THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Institut National Polytechnique de Toulouse (Toulouse INP)

Discipline ou spécialité :

Agrosystèmes, Écosystèmes et Environnement

Présentée et soutenue par :

Mme JUSTINE RIVERS-MOORE

le jeudi 7 avril 2022

Titre :

Effets de la complémentarité des habitats semi-naturels dans les paysages agricoles sur les communautés d'abeilles sauvages. Quelles contributions des habitats arborés ?

Ecole doctorale :

Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingénieries (SEVAB)

Unité de recherche :

Dynamiques et écologie des paysages agriforestiers (DYNAFOR)

Directeur(s) de Thèse :

MME ANNIE OUIN

MME AUDE VIALATTE

Rapporteurs :

MME ISABELLE DAJOZ, UNIVERSITE PARIS 7

Membre(s) du jury :

M. BERTRAND SCHATZ, CTRE ECOLOGIE FONCTIONNELLE ET EVOLUTIVE, Président

M. LAURENT BERGÈS, INRAE SAINT MARTIN D'HERES, Membre

MME ANNIE OUIN, TOULOUSE INP, Invité(e)

MME AUDE ERNOULT, UNIVERSITE RENNES 1, Membre

MME AUDE VIALATTE, TOULOUSE INP, Membre

SOUTIENS FINANCIERS

Cette thèse a été financée par la Fondation de France (appel à projets 2018 « Recherches sur les agroforesteries »). Les données utilisées sont issues des projets ANR Farmland (2012-2015, ANR-11-EBID-0004), PSDR4 SEBIOREF (2015-2018, Région Occitanie, INRAe), MUESLI (2015-2018, Idex Toulouse), PACSE (2018-2021, Projet Région Occitanie Recherche et Société(s)) et du stage de M2 de Ludivine Laffon (2020, Dynafor).



VALORISATIONS DE LA THÈSE

Publications

Rivers-Moore, Justine, Emilie Andrieu, Aude Vialatte et Annie Ouin (2020). "Wooded semi-natural habitats complement permanent grasslands in supporting wild bee diversity in agricultural landscapes". In : *Insects* 11.11, p. 812.

Rivers-Moore, Justine, Aude Vialatte, Emilie Andrieu et Annie Ouin (2021). *Les lisières de bois, les haies et les prairies contribuent de manière complémentaire au maintien des abeilles sauvages - Fiche résultat projet SEBIOREF*. url : https://www.psdr-occitanie.fr/PSDR4-Occitanie/Le-projet-SEBIOREF-Services-Ecosystemiques-rendus-par-la-biodiversite/Resultats-Scientifiques/Resultats-SEBIOREF-en-5-fiches.

Présentations orales

Rivers-Moore, Justine, Emilie Andrieu, Romain Carrié, Aude Vialatte, Sylvie Ladet et Annie Ouin (2021a). "Positive effects of different semi-natural habitats in agricultural landscapes to support wild bee diversity and mitigate negative effects of pesticide use." In : Bommarco Lab Ecoservice lunch meetings, Swedish University of Agricultural Sciences (Sweden), November.

Rivers-Moore, Justine, Emilie Andrieu, Annie Ouin et Aude Vialatte (2020a). "Contribution of wooded semi-natural habitats to wild bee diversity in agricultural landscapes." In : Présentation au laboratoire d'Interactions Écologiques de Diego Vazquez.

Rivers-Moore, Justine, Emilie Andrieu, Aude Vialatte, Romain Carrié, Sylvie Ladet et Annie Ouin (2021b). "Positive effects of different semi-natural habitats in agricultural landscapes to support wild bee diversity and mitigate negative effects of pesticide use." In : Landscape 2021, Berlin (Germany), September.

Rivers-Moore, Justine, Emilie Andrieu, Aude Vialatte et Annie Ouin (2020b). "Wooded semi-natural habitats and wild bee diversity in agricultural landscapes." In : Rencontres du GDR Pollineco, Mons (Belgium), October.

Rivers-Moore, Justine, Annie Ouin, Emilie Andrieu et Aude Vialatte (2019). "Contribution des habitats semi-naturels arborés à la diversité d'abeilles sauvages dans les paysages agricoles." In : Rencontres d'Ecologie des Paysages, Bordeaux (France), November.

Rivers-Moore, Justine, Aude Vialatte, Emilie Andrieu, Romain Carrié, Sylvie Ladet et Annie Ouin (2021c). "Contrasting effects of wooded and herbaceous semi-natural habitats to mitigate negative effects of pesticide use on wild bees." In : Rencontres du GDR Pollineco, November.

Posters

Rivers-Moore, Justine, Annie Ouin, Aude Vialatte et Emilie Andrieu (2019). "Contribution of wooded habitats to wild bee richness and pollen resources in agricultural landscapes." In : World Congress on Agroforestry (WCA), Montpellier, May.

REMERCIEMENTS

Cette thèse aura duré trois ans et demi, dont un an pour trouver mon chemin dans l'océan des possibilités qu'offre une thèse puis deux ans de pandémie mondiale qui a eu le soin de mettre de nombreux obstacles sur un sentier déjà caillouteux. Vient enfin le moment des remerciements, dernière phase de ce manuscrit et confirmation que, d'une manière ou d'une autre, j'ai réussi à déjouer une partie de ces obstacles. Je n'aurai pas réussi ce miracle sans l'accompagnement de mes trois encadrantes, Emilie Andrieu, Annie Ouin et Aude Vialatte. On m'a dit il y a quelques années que la réussite d'une thèse ne dépendait pas tant du sujet que de l'encadrement, et je pense en effet que la réussite de ma thèse est aussi dûe à votre présence à mes côtés du début à la fin. Ca a été un immense plaisir de travailler avec vous, et j'ai beaucoup appris. Merci.
Merci aux rapporteur·es de ma thèse, Isabelle Dajoz et Bertrand Schatz, ainsi que les examinateur·rices Aude Ernoult et Laurent Bergès, d'avoir accepté d'évaluer mon travail. Je remercie également les membres de mon comité de thèse : Nadia Michel, Audrey Alignier et Christophe Bouget. Vous avez réussi à me conseiller et m'orienter au fûr et à mesure des rebondissements de mon projet de thèse, ça m'a été d'une grande aide.

Voilà exactement six ans que j'ai posé pour la première fois le pied à Dynafor. Je suis arrivée là par hasard, comme stagiaire à la Chambre d'Agriculture, co-encadrée par Jean-Philippe Choisis à Dynafor. Ca a été le début d'une découverte du monde de la recherche, pour moi qui avais un projet professionnel totalement différent. Merci Jean-Philippe de m'avoir accueillie les bras ouverts dans ce nouveau monde, de m'avoir mise à ton niveau et de m'avoir fait réfléchir des heures durant. C'est avec émotion que je me rends compte que ces quelques mois ont un peu "changé ma vie". Un an après, je suis revenue pour mon stage de fin d'études et ne suis plus partie, enchainant ensuite des petits contrats et nouvelles expériences au sein du labo, jusqu'au début de ma thèse. Six ans, donc, qui sont pour moi passées comme un éclair. Moi qui cherchais ma voie, j'ai passé six années épanouies à me dire que j'avais enfin trouvé un début de chemin qui me plaisait vraiment.

Me voilà arrivée à un tournant du chemin, et en regardant derrière je me rends compte que six années, c'est aussi beaucoup de monde à remercier ! Merci d'abord à l'entité Dynafor, *best lab' ever* pour moi (qui n'en ai pas connu d'autre). Merci à toutes les personnes qui font que ce laboratoire est ce qu'il est : un lieu le plus bienveillant possible où on se sent bien, où l'humain est au centre et où j'ai appris beaucoup plus que juste à faire de la science. Parmi les nombreuses personnes de ce labo que je remercie déjà beaucoup, je tiens plus particulièrement à remercier un pilier sur lequel on peut tou·tes s'appuyer : Sylvie. Merci pour ta joie de vivre, ta présence pour nous les jeunes qui sommes souvent perdus dans les limbes du fonctionnement d'un laboratoire, tu es toujours là pas loin et tu as été, pour moi, une pièce essentielle du puzzle Dynafor. Merci à Clélia pour ton écoute et ta sympathie, Marc D. aussi pour tes retours toujours pertinents et donnés avec le sourire. Merci à Fabien pour ta dynamique, ta sympathie et le temps que tu prends depuis que tu es arrivé à Dynafor pour former les troupes, et nous aider chacun dans nos problèmes spécifiques. Tu m'as vraiment été d'une grande aide rassurante à des moments précis de ma thèse. Merci à tou·tes les autres chercheur·es et ingénieur·es de Dynafor avec qui j'ai eu moins l'occasion de collaborer mais avec qui j'ai eu de nombreux échanges très chouettes. Francois, Michel, Floriane, Cécile, Luc, David, Magalie, Antoine, Magali... merci !
Merci Romain pour tes données et ton aide précieuse sur une partie de cette thèse. Notre

collaboration a pas été facile tous les jours et j'ai bien cru qu'on n'y arriverait pas...mais finalement ça a fonctionné et on s'en sort pas mal !
Merci Wilfried pour ton soutien et ton combat pour la science ouverte, vive Linux ! !
Merci à l'équipe de techniciens, sans qui la récolte des données n'est pas possible et sans qui on ne ferait pas ou peu de recherche. J'ai eu un grand plaisir à travailler avec vous, avant ma thèse notamment, puis pour réfléchir à mon projet de terrain de thèse même si celui ci n'a pas pu avoir lieu. Un spécial merci Jérôme W. pour ta gentillesse pendant ces six années, c'est vraiment un plaisir de te connaitre.
Merci à l'équipe de gestion pour sa réactivité et pour faire tourner le bateau en arrière plan. Je crois qu'on ne vous dit jamais assez merci...

J'en arrive à remercier d'autres personnes très importantes : les jeunes et autres non-permanent·es de Dynafor. Les doctorant·es, post-doctorant·es et stagiaires qui m'ont entourée durant toute ou partie de cette thèse. Franchement, ça aurait pas été pareil sans vous. Merci à tou·tes les stagiaires qui dynamisent un peu les printemps du labo, spécialement à Ludivine qui a travaillé avec moi pendant ma thèse et qui m'a permis d'avancer, malgré tous les changements que son stage a subis avec l'arrivée de la pandémie. Merci à Mélodie, James, Marc L. et Jérémy pour tous les échanges intéressants qu'on a pu avoir. Merci à Julien pour ces bons moments quand tu etais là, et pour avoir accepté de faire les Pyrénées à vélo avec moi, beau challenge ;) Merci aux autres doctorant·es, vous avez été un peu ma deuxième petite famille durant ces quelques années. Spécialement, un big hug à Gabriel, à Yousra, à Clémence et à Éléonore...vous m'avez beaucoup apporté. Encore plus spécialement, je voudrais envoyer beaucoup d'amour et de remerciements à Axelle et à Nirina. Pour nos échanges scientifiques et amicaux. Vous avez été les pièces spéciales du puzzle sans qui je me serais sentie sans doutes beaucoup plus perdue que je n'ai pu l'être. Vous m'avez apporté un soutien quotidien et infaillible, dans le cadre de la thèse et en dehors. Merci <3

Merci à toutes les personnes de Dynafor que je n'ai pas citées personnellement mais qui m'ont aussi forcément apporté !

La réussite d'une thèse, c'est aussi les moments où l'on ne travaille pas. Et j'ai eu la chance durant toute ma thèse d'avoir une vie très épanouie, faite de beaucoup de musique, d'ami·es et de colocataires tou·tes plus chouettes les un·es que les autres. Merci à Léo, Solène, Maelle, Emma, Franck pour avoir égayé mes soirées et mes week-ends, mais aussi pour ce confinement qui aura, finalement, été si beau et drôle avec vous à mes côtés. Ma thèse n'aurait pas été la même sans vous ! Merci à La Bruja, mes amies, mes sorcières, pour tous ces moments musicaux et non-musicaux, je suis restée vivante grâce à vous. Ces trois années de thèse, ça a aussi été 35 concerts tous plus géniaux les uns que les autres, une tournée en Amérique Latine, et un album qui va naître officiellement au moment où j'écris ces mots. Je suis très fière d'avoir fait tout ça avec vous.

Enfin, merci à tou·tes mes ami·es d'ici et d'ailleurs, je ne vais pas citer tout le monde mais vous savez déjà :) A Feña aussi, mon petit payaso, gracias por todo.
Merci à ma famille, et surtout à mes parents, pour leur soutien dans les mauvais moments comme dans les bons.

Un spécial bigup aux abeilles sauvages, aussi. Merci <3

Cette thèse est dédiée à mon grand-père, et à mon oncle Bertrand. Amis des plantes, de la nature et des abeilles.

TABLE DES MATIÈRES

i Introduction

1 Contexte scientifique et cadre théorique 3
- 1.1 Agroécosystèmes, biodiversité et services écosystémiques 3
  - 1.1.1 L'intensification agricole comme cause principale de l'érosion de la biodiversité 3
  - 1.1.2 Biodiversité, fonctions et services écosystémiques 4
  - 1.1.3 Essor de l'agroécologie 5
- 1.2 Paysages hétérogènes et biodiversité 6
  - 1.2.1 Écologie des paysages et hétérogénéités 6
  - 1.2.2 Effets du paysage sur la biodiversité et les services écosystémiques 8
- 1.3 Les abeilles sauvages et le service de pollinisation dans les paysages agricoles 14
  - 1.3.1 Présentation générale des abeilles sauvages 14
  - 1.3.2 Interactions plantes-abeilles et pollinisation 17
  - 1.3.3 Les menaces sur les abeilles sauvages liées à l'intensification agricole 20
  - 1.3.4 Relations entre paysage, communautés d'abeilles sauvages et pollinisation 22

2 Objectifs de la thèse et questions de recherche 27

3 Matériel et méthodes 29
- 3.1 Le site d'étude « Vallées et Coteaux de Gascogne » 29
- 3.2 Protocoles d'échantillonnage et de récolte de données 30
  - 3.2.1 Sélection et composition des paysages 30
  - 3.2.2 Abeilles sauvages et pollens 30
  - 3.2.3 Plantes 32
  - 3.2.4 Potentiel de pollinisation 34
  - 3.2.5 Pratiques agricoles 35
- 3.3 Mobilisation de jeux de données et constitution de bases de données 36
  - 3.3.1 Données liées aux abeilles 36
  - 3.3.2 Les données botaniques 37
- 3.4 Projet d'étude de la dynamique temporelle de la ressource florale 38

ii Le rôle essentiel des habitats arborés pour fournir des ressources florales et soutenir la diversité des communautés d'abeilles sauvages dans les paysages agricoles

4 Wooded Semi-Natural Habitats Complement Permanent Grasslands in Supporting Wild Bee Diversity in Agricultural Landscapes 43
- 4.1 Introduction 44
- 4.2 Materials & Methods 46
  - 4.2.1 Study site and sampling design 46
  - 4.2.2 Data collection 47
  - 4.2.3 Data analysis 47
- 4.3 Results 49
  - 4.3.1 Bee communities within and between SNH types 50
  - 4.3.2 Plant communities within and between SNH types 52

4.3.3 Pollen selection by wild bees 52
4.3.4 Bee–pollen interaction network 53
4.4 Discussion 54
4.4.1 Wooded habitats have specific bee and plant communities 54
4.4.2 Wooded habitats provide specific and over-selected floral resources 56
4.4.3 Wooded habitats participate in the diversity of interactions in plant–bee networks 57
4.4.4 Management of SNH in agricultural landscapes 57
4.5 Conclusions 58
5 Temporal continuity of floral resources is enhanced by the presence of wooded semi-natural habitats in agricultural landscapes. 61
5.1 Introduction 61
5.2 Material & Methods 63
5.2.1 Study area and site selection 63
5.2.2 Landscape characterization 63
5.2.3 Estimation of floral resources provided by the 17 land use types 65
5.2.4 Estimation of floral resource temporal continuity at the landscape scale 67
5.2.5 Wild bees 68
5.2.6 Data analysis 69
5.3 Results 70
5.3.1 Comparison of floral resource covers between crops, grasslands and wooded habitats 71
5.3.2 Respective roles of crops, grasslands and wooded habitats in the floral resource supply in agricultural landscapes 72
5.3.3 Effect of landscape composition on floral resource continuity 73
5.3.4 Effect of temporal continuity of floral resources on wild bees 74
5.4 Discussion 75
5.4.1 A positive role of wooded semi-natural habitats for floral resource temporal continuity 76
5.4.2 An effect of temporal continuity of floral resources on wild bee communities' composition 77
5.4.3 Conclusion and perspectives 78
5.5 Supporting information 79
iii L'influence complexe de la composition du paysage sur la réponse des communautés d'abeilles sauvages à l'utilisation locale de pesticides
6 Contrasting effects of wooded and herbaceous semi-natural habitats to support wild bee diversity 85
6.1 Introduction 85
6.2 Material & Methods 87
6.2.1 Study site and sampling design 87
6.2.2 Data collection 87
6.2.3 Data analysis 91
6.3 Results 92
6.3.1 Influence of farming practices and landscape composition on wild bee taxonomic and functional diversity 92
6.3.2 Influence of farming practices, landscape, functional composition and bee diversity on pollination potential 93
6.4 Discussion 96

6.4.1 Relative impact of local and landscape factors and their interactions on taxonomic diversity of wild bees 96
6.4.2 No impact of local and landscape factors and their interactions on functional diversity of wild bees 97
6.4.3 Forests and grasslands play different roles for wild bees in agricultural landscapes 98
6.4.4 Consequences on pollination potential 99
6.4.5 Applications and conclusion 99
7 Pesticide use and landscape composition drive functional composition of wild bee communities in cereal field borders 103
7.1 Introduction 103
7.2 Materials & Methods 104
7.2.1 Datasets 104
7.2.2 Data analysis 105
7.3 Results 106
7.3.1 Influence of farming practices and landscape on wild bee species traits 106
7.4 Discussion 108

iv Discussion générale
8 Discussion générale 113
8.1 Les habitats semi-naturels arborés ont un effet positif sur la diversité et l'abondance d'abeilles sauvages 115
8.2 Le rôle positif des habitats prairiaux pour les communautés d'abeilles sauvages 118
8.3 Les habitats semi-naturels arborés et herbacés sont complémentaires pour soutenir une diversité d'abeilles sauvages 120
8.4 Quelle gestion des paysages agricoles pour la conservation des abeilles sauvages ? 122
8.4.1 Des changements de pratiques à l'échelle de la parcelle 122
8.4.2 Une diversité d'HSN à l'échelle du paysage 123
8.5 Limites de notre étude et perspectives de recherche 124
8.5.1 La complexité de l'approche fonctionnelle 124
8.5.2 Un échantillonnage au printemps 125
8.5.3 Évaluation du potentiel de pollinisation dans le paysage 126
9 Conclusion 127

v Bibliographie

Bibliographie 131

vi Annexes
A Annexes au chapitre 4 159
a.1 Complete lists of bee and pollen species studied in the chapter 159
B Annexes au chapitre 5 161
b.1 List of the 75 land use types 161
b.2 List of the 585 plant species 163
b.3 Plots of the results with the three scenarios 178
b.4 Complete list of wild bee species 183
b.5 Models results 184

C Annexes au chapitre 6 187
c.1 Method used to rebalance botanical data 187
c.2 Correlations between variables (Total dataset) 189
c.3 Correlations between variables ("pollination" sub-dataset) 191
c.4 List of the 86 bee species, their abundance and traits 193
c.5 Results of models of pollination potential 195

TABLE DES FIGURES

Figure 1.1 Production mondiale de nourriture entre les années 1961 et 1996. 4
Figure 1.2 Différentes représentations d'un paysage 7
Figure 1.3 Illustration des effets prédits de l'hétérogénéité de composition du paysage sur la biodiversité 10
Figure 1.4 Trois paysages agricoles hypothétiques et la quantité de ressources florales qu'ils fournissent au cours de la saison 11
Figure 1.5 Illustration du processus de spillover 12
Figure 1.6 Représentation du modèle de filtres écologiques 13
Figure 1.7 Illustration de l'hypothèse d'unimodalité des effets de la composition et de la configuration du paysage sur l'abondance ou sur les services 13
Figure 1.8 Photographies d'espèces d'abeilles de familles différentes 14
Figure 1.9 Schémas de différents types de nidification 16
Figure 1.10 Mesure de la Distance Inter-Tégulaire 17
Figure 1.11 La complémentarité conceptualisée à différentes échelles et mécanismes des interactions plantes-pollinisateurs 19
Figure 1.12 Représentations de réseaux d'interactions mutualistes plantes-abeilles 20
Figure 1.13 Hypothèse de l'interaction entre paysage et pratiques locales sur la richesse spécifique d'abeilles 22
Figure 2.1 Schéma de synthèse des différentes hypothèses testées dans les chapitres de la thèse 28
Figure 3.1 Localisation du site d'étude « Vallées et Coteaux de Gascogne » 29
Figure 3.2 Photographie d'un bois typique des coteaux de Gascogne 30
Figure 3.3 Exemple de composition des paysages étudiés dans le chapitre 6 de la thèse 31
Figure 3.4 Photographie de trois bols colorés placés en bordure de champs de céréale 32
Figure 3.5 Positionnement des transects de relevés botaniques le long a) d'une haie ou b) d'une lisière 33
Figure 3.6 Photographies de la méthode utilisée pour mesurer la pollinisation via des fraisiers 35
Figure 4.1 Maps showing the study area with the 30 landscapes sampled and the location of the three sampling points in one of the 30 landscapes 46
Figure 4.2 Species accumulation curves comparing wild bee species richness between the three types of habitat 50
Figure 4.3 Bee abundance, species richness, and plant species richness in the sampling points of each semi-natural habitat type 51
Figure 4.4 Dendrogram of the three types of SNH 51
Figure 4.5 Boxplots of Sørensen's index between sampling points of each type of SNH 52
Figure 4.6 Selectivity of pollen sources by wild bees (Jacobs' index D) 53
Figure 4.7 Bipartite graph of the bee–pollen interaction network containing the most abundant species in this study 55

Figure 4.8 Impact of the removal of species of each type of SNH on the proportion of bee–pollen interactions remaining in the network 56
Figure 5.1 Aerial photograph of the study area and cartography of land-use composition of a 500-m radius landscape 64
Figure 5.2 Steps for estimating the average floral resource cover for a botanical sample 65
Figure 5.3 Potential flowering resource cover per square meter in each group of land use from March to October 71
Figure 5.4 Proportion of potential flowering resource cover in the landscape, from March to October 72
Figure 5.5 PCA of landscape composition, divided in 10 land use classes 73
Figure 5.6 Barplot of the proportion of each class in the landscapes depending on floral resource temporal continuity 74
Figure 5.7 Plot of the relationship between floral resource temporal continuity index and the mean foraging duration of wild bees in the communities 75
Figure 6.1 Maps showing the study area with the 107 sampling points, and one of the 500-m radius landscapes centered on a sampling point 88
Figure 6.2 Responses of wild bee species richness and abundance to forest and permanent grassland covers in a 500-m radius landscape 93
Figure 6.3 Graphs showing the interactive effects of land-use intensity x the proportion of permanent grassland in the landscape on bee species richness and abundance 95
Figure 7.1 Trait responses to landscape composition and local practices 107
Figure 8.1 Synthèse des résultats de la thèse sur le rôle des HSN arborés dans la mosaïque paysagère 114
Figure B.1 Potential flowering resource cover per square meter in each group of land use from March to October 178
Figure B.2 Proportion of potential flowering resource cover in the landscapes for each group of land use 179
Figure B.3 Proportion of potential flowering resource cover in the landscape for all the land uses summed 180
Figure B.4 PCA of landscape composition, divided in 10 land use classes 181
Figure B.5 Barplots of the proportion of each class in the landscapes ordered depending on floral resource temporal continuity 182
Figure C.1 Illustration of the two protocols used to sample species richness of plants 187
Figure C.2 Illustration of an example of the random sampling of 25 pixels in a grid of 400 pixels 188
Figure C.3 Correlations between landscape variables 189
Figure C.4 Correlations between farming practice variables 189
Figure C.5 Correlations between variables finally used in the different models 190
Figure C.6 Correlations between landscape variables 191
Figure C.7 Correlations between farming practice variables 191
Figure C.8 Correlations between environmental variables finally used in models 192
Figure C.9 Correlations between bee species and functional diversity variables 192

LISTE DES TABLEAUX

Table 3.1 Traits présents dans la BDD de traits fonctionnels d'abeilles sauvages et leurs définitions 37
Table 5.1 List of the 17 land use types and the number of botanical samples compiled to calculate floral resource provided in time by each type 66
Table 5.2 The six bee functional traits used in the study 68
Table 5.3 Results of mixed linear models testing the effects of floral resource continuity, stability, quantity and landscape diversity on the bee CWM of foraging duration 75
Table 6.1 The four bee functional traits used in the study 88
Table 6.2 Agricultural practices for the 107 crops 89
Table 6.3 Landscape composition in a 500-m radius around the 107 sampling points 90
Table 6.4 Models of bee abundance, bee species richness, and of the two functional diversity indices as a function of farming practices, landscape composition and interactions, resulting from multi-model inference and averaging 94
Table 6.5 Results of generalized linear mixed models, testing the effect of the species richness of weeds in the crop on species richness, abundance and functional diversity of wild bees 95
Table 7.1 Bee functional traits used and their types 105
Table 7.2 Correlation coefficients between environmental or trait variables and the first and second axis of the RLQ 106
Table A.1 Complete list of bee species 159
Table A.2 Complete list of pollen species and genera 160
Table B.1 List of the 75 land use types and three thematic resolutions 161
Table B.2 List of the 585 plant species their functional traits 163
Table B.3 Complete list of wild bee species studied in Chapter 5, their abundance and their functional traits 183
Table B.4 Results of mixed linear models for the three scenarios 184
Table C.1 List of the 86 bee species, their abundance and traits 193
Table C.2 Results of the linear mixed models testing the effects of landscape and farming practice variables and of bee taxonomic and functional diversity on pollination potential 195

ACRONYMES

ACP	Analyse en Composantes Principales
AICc	Corrected Akaike Information criterion
BDD	Base de données
BD TOPO	Base de données topographiques
BD ORTHO	Base de données orthophotographiques
CA	Correspondence Analysis
CAP	Common Agricultural Policy
CI	Confidence Interval
CV	Coefficient of Variation
CWM	Community Weighted Mean
DIT	Distance Inter-Tégulaire
GIS	Geographic Information System
GLMM	Generalized Linear Mixed Model
HR	Harvest Rate
HSN	Habitat semi-naturel
IGN	Institut Géographique National
INRAe	Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'alimentation et l'environnement
ITD	Inter-Tegular Distance
KW	Kruskall–Wallis
LMM	Linear Mixed Model
LTSER	Site d'étude à long terme
LUI	Land-use intensity
ML	Maximum Likelihood
MMI	Multi-model inference
OSO	Occupation des sols
OSR	Oilseed rape
PA	Pollen Availability
PAC	Politique Agricole Commune
RPG	Registre Parcellaire Graphique
SAU	Surface Agricole Utile
SD	Standard deviation
SE	Standard error
SHDI	Shannon Diversity Index
SIE	Surface d'Intérêt Écologique
SNH	Semi-natural habitat
VIF	Variance Inflation Factor
YB	Year before
ZA PYGAR	Zone Atelier Pyrénées-Garonne

Première partie

INTRODUCTION

1

CONTEXTE SCIENTIFIQUE ET CADRE THÉORIQUE

1.1 Agroécosystèmes, biodiversité et services écosystémiques

1.1.1 *L'intensification agricole comme cause principale de l'érosion de la biodiversité*

Il est désormais admis qu'un déclin de la biodiversité se produit dans le monde entier (Johnson et al., 2017). Dans les dernières décennies, les raisons majeures de cette érosion ont été la perte, le changement, ou la dégradation des habitats (Pereira, Navarro et Martins, 2012). L'intensification agricole depuis les années 1950 contribue fortement à cette dégradation. Suite à la seconde guerre mondiale et aux pénuries alimentaires, un changement de politiques agricoles et les recherches en agronomie ont permis un doublement de la production de nourriture au niveau mondial entre les années 1960 et 2000 (figure 1.1, Tilman, 1999). L'objectif de ces nouvelles politiques était une augmentation de la productivité, entre autres par la sélection des semences, la mécanisation et l'utilisation d'intrants, pour une dépendance moindre aux aléas. Cette intensification de la production agricole s'est opérée à deux échelles spatiales, celle de la parcelle et celle du paysage (Tscharntke et al., 2005) :

- A l'échelle de la parcelle agricole, elle s'est traduite par une forte augmentation de l'utilisation de fertilisants et de pesticides, des labours profonds, un changement de production et une réduction de la diversité cultivée avec une part de plus en plus importante de céréales d'hiver dans les assolements (Le Roux et al., 2009 ; Robinson et Sutherland, 2002 ; Tilman, 1999).
- A l'échelle du paysage, l'intensification a engendré une simplification des paysages. Cette dernière s'est faite via une augmentation de la taille des parcelles par remembrement pour simplifier la mécanisation, au détriment des **habitats semi-naturels** (HSN) comme les haies (Burel et Baudry, 1990). La spécialisation des productions au sein des exploitations agricoles et des terroirs a conduit à une homogénéisation de la mosaïque agricole. La polyculture élevage disparaissant, les prairies permanentes ont régressé dans beaucoup de régions agricoles. De plus, les systèmes d'élevage intensifs étant moins basés sur la pâture, les prairies permanentes ont aussi régressé dans les terroirs se spécialisant sur l'élevage bovin. L'intensification agricole a également mené à une simplification des assolements et des rotations à l'échelle des exploitations.

Encadré 1 : Habitat-semi naturel
Tout habitat d'un agroécosystème dans ou autour duquel se développe une végétation spontanée essentiellement composée d'espèces bisannuelles, pluri-annuelles ou pérennes, ou un couvert semé dit «de service» et intentionnellement non récolté. Il est un lieu de vie permanent ou intermittent, permettant reproduction, alimentation, refuge, estivation ou hivernation de groupes biologiques appartenant aux six règnes du vivant (archées, bactéries, protistes, fonge, flore, faune) (Sarthou, 2016). Dans cette thèse les principaux HSN étudiés sont les haies, bois, lisières et prairies permanentes.

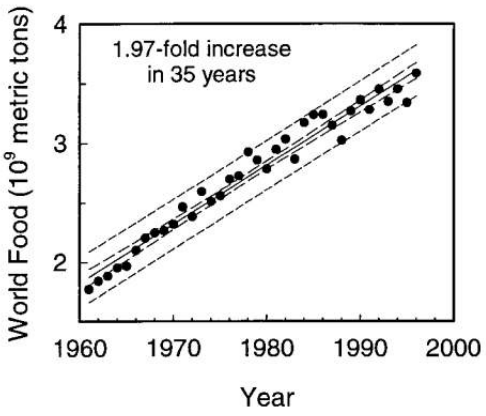

Figure 1.1 : Production mondiale de nourriture entre les années 1961 et 1996. Données FAO. Tiré de Tilman (1999).

1.1.2 *Biodiversité, fonctions et services écosystémiques*

Les écosystèmes fournissent ce qu'on appelle communément des « services écosystémiques », qui sont les fonctions écologiques[1] que l'humanité considère comme bénéfiques. On trouve parmi eux les services d'approvisionnement, qui permettent la production de ressources (aliments, bois, eau douce, énergies), et les services de régulation qui limitent les changements environnementaux via, par exemple, la modulation du climat, la pollinisation ou la régulation des ravageurs (Cardinale et al., 2012). De nombreuses études montrent une relation globalement positive entre la biodiversité et les services écosystémiques (Cardinale et al., 2012 ; Chapin III et al., 2000 ; Purvis et Hector, 2000). Cependant selon les services considérés, le lien positif entre les services écosystémiques et la diversité des espèces impliquées est plus ou moins avéré par la littérature scientifique. Alors que les études sur la régulation de la qualité de l'eau, la séquestration de carbone et la pollinisation montrent en majorité des relations positives entre diversité des espèces et services écosystémiques, la régulation des ravageurs semble moins dépendante de la diversité en espèces (Ricketts et al., 2016). A une échelle large comme le paysage, notamment les paysages agricoles, les services écosystémiques dépendent également de composantes sociales comme les utilisateurs de l'espace et la gestion individuelle et collective que ceux-ci en ont (Vialatte et al., 2019). De plus, des éléments de l'agroécosystème considérés comme pourvoyeurs de services pour un individu peuvent être perçus comme des disservices[2] pour un autre (Blanco et al., 2020).

Encadré 2 : Services écosystémiques dans les agroécosystèmes
Dans les agroécosystèmes, les services écosystémiques présentent la particularité d'être co-produits par la nature et les hommes. Par exemple, le service d'approvisionnement (la production agricole) résulte à la fois des activités humaines et des processus écologiques tels que la pollinisation. De même, la qualité des paysages ruraux est le produit de l'interaction entre les conditions environnementales locales et les activités humaines (Sirami, Theau et Ryschawy, 2016).

La notion de niche est importante lorsqu'on étudie le lien entre biodiversité et services écosystémiques, car en fonction des niches fonctionnelles des espèces présentes dans une communauté, un changement dans sa composition peut engendrer une altération des services (Chapin III et al., 2000). La niche est un espace multidimensionnel qui comprend l'ensemble

1 Processus biologiques de fonctionnement et de maintien de l'écosystème.
2 Effets négatifs de la nature sur le bien-être humain.

des conditions environnementales qui permettent à une espèce de satisfaire ses exigences minimales, mais aussi l'ensemble des impacts qu'a l'espèce sur cet environnement. Le concept de niche peut ainsi être divisé en deux composantes : les besoins de l'espèce et ses impacts (Chase et Leibold, 2003). La première composante peut être dite « niche Hutchinsonienne » (ou plus communément niche écologique) et comprend les ressources ou facteurs environnementaux clés qui influencent la survie, la croissance et la reproduction de l'espèce. La deuxième, dite « niche fonctionnelle », comprend l'ensemble des propriétés fonctionnelles de l'espèce qui sont considérées comme importantes pour le fonctionnement de l'écosystème, comme la production de biomasse ou le taux de prédation (Rosenfeld, 2002). Pour décrire la niche d'une espèce, des mesures de caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques des espèces sont utilisées, appelées traits fonctionnels (Violle et al., 2007). Ces derniers sont à la fois liés à la tolérance de l'espèce à des filtres environnementaux (traits de réponse), mais également à l'effet que l'espèce peut avoir sur une fonction (traits d'effet).

Des communautés diversifiées sont généralement plus stables et fonctionnent mieux que celles qui ont perdu des espèces (Purvis et Hector, 2000). Ceci peut être expliqué par plusieurs hypothèses : (i) l'effet de complémentarité de niche, qui fait que la performance de plusieurs espèces est meilleure que la performance de chacune de ces espèces seule ; (ii) l'effet d'échantillonnage, où l'espèce ayant la niche fonctionnelle nécessaire à la réalisation d'une fonction écologique a davantage de probabilités d'être présente lorsque la biodiversité est importante ; (iii) la redondance fonctionnelle, où la présence de plusieurs espèces ayant la même fonction écologique augmente la capacité de réorganisation après une perturbation (Blüthgen et Klein, 2011 ; Chase et Leibold, 2003 ; Loreau et Hector, 2001 ; Loreau et al., 2001 ; Tscharntke et al., 2005). Ainsi, le maintien de la biodiversité semble être essentiel pour le fonctionnement, la résistance et la résilience des processus de l'écosystème dans des environnements changeants, et la stabilité des services écosystémiques nécessaires à l'humanité (Chapin III et al., 2000 ; Tscharntke et al., 2005). La biodiversité est donc une « assurance » contre les perturbations et les changements environnementaux. De plus, même si un minimum d'espèces communes semblent avoir un rôle clé dans certains services écosystémiques (Winfree et al., 2015), il est de plus en plus évident que les espèces rares y contribuent également de manière importante (e.g. Klein, Steffan–Dewenter et Tscharntke, 2003).

1.1.3 *Essor de l'agroécologie*

L'intensification dans les systèmes agricoles a engendré une diminution de la diversité spécifique de plantes, d'oiseaux et d'insectes, dont une partie des espèces est aujourd'hui rare ou menacée (Robinson et Sutherland, 2002). Elle a également engendré de manière plus indirecte des variations dans les services écosystémiques liés à l'agriculture, comme le contrôle biologique des ravageurs et la pollinisation (Duflot et al., 2022). Préserver et restaurer l'agrobiodiversité[3] constitue donc aujourd'hui un enjeu sociétal. Face à ces constats, l'agroécologie a pris son essor ces dernières années, pour produire tout en diminuant les pressions sur l'environnement. Elle intègre les concepts et méthodes d'une diversité de disciplines comme l'agronomie, l'écologie ou la sociologie, et elle est une alternative à une agriculture intensive basée sur l'artificialisation des cultures. L'agroécologie vise notamment à promouvoir des systèmes alimentaires viables, respectueux des hommes et de leur environnement. Les systèmes agroécologiques engagent des modes de productions agricoles et des filières valorisant les potentialités écologiques, économiques et sociales d'un

3 Part de la biodiversité reconnue comme ressource par les agriculteurs pour la production agricole.

territoire (Hazard et al., 2016). L'agroécologie mobilise fortement les services écosystémiques, que ce soit ceux qui contribuent à la production agricole (pollinisation, régulation des ravageurs, fertilité des sols), permettant ainsi de diminuer le recours aux intrants chimiques, ou ceux qui sont fournis par l'agriculture à la société (paysages, qualité de l'eau) (Sirami, Theau et Ryschawy, 2016).

1.2 Paysages hétérogènes et biodiversité

1.2.1 *Écologie des paysages et hétérogénéités*

Les multiples relations et boucles de rétroaction entre les pratiques agricoles, les habitats, la biodiversité et les fonctions écologiques forment un système d'interactions complexes (Gaba et al., 2018 ; Le Roux et al., 2009). En effet, les différents groupes d'organismes ou composantes de la biodiversité peuvent réagir de façon différente à un même facteur agricole. La biodiversité et les fonctions qui lui sont associées peuvent également être prises en compte à différentes échelles spatiales et temporelles.

Ainsi, une nouvelle discipline scientifique, l'écologie du paysage, a pris son essor à partir des années 1980 (Naveh et Lieberman, 1994). Celle ci a été définie de nombreuses manières depuis. Mais, si on considère le paysage comme « un niveau d'organisation des systèmes écologiques, supérieur à l'écosystème », qui se « caractérise essentiellement par son hétérogénéité et par sa dynamique gouvernée en partie par les activités humaines » (Burel, Baudry et al., 1999), l'écologie du paysage consiste de son côté en la compréhension des interactions réciproques entre cette hétérogénéité spatiale et des processus écologiques (Turner, 2005). Cette « science de l'hétérogénéité » consiste notamment à étudier des patrons et processus écologiques à différentes échelles spatiales et temporelles, la connectivité et la fragmentation des paysages ou encore les effets de l'utilisation du sol et ses changements sur la biodiversité ou les services associés (Wu, 2013). L'hétérogénéité du paysage a en effet été reconnue comme influençant une variété de réponses écologiques, dont les mouvements de la faune, la diversité des espèces et leurs interactions, la persistance des populations ou encore le fonctionnement des écosystèmes (Gaba et al., 2018).

Tout comme la biodiversité peut être évaluée à de nombreuses échelles (ibid.), l'hétérogénéité dans un paysage peut se mesurer à des niveaux différents. De nombreuses études ont d'abord considéré les paysages de manière binaire, en les divisant en « habitats semi-naturels», favorables à la biodiversité et contenant des ressources, et en « matrice agricole hostile », lieu de perturbations ne contenant pas de ressources (Fahrig et al., 2011 ; Gaba et al., 2018). Ce « paradigme habitat-matrice » s'est basé sur la théorie biogéographique des îles (MacArthur et Wilson, 1967), en considérant les paysages comme des îlots d'habitats dans une mer hostile. Ainsi, plus un paysage contient d'habitats semi-naturels, plus il est considéré comme complexe, alors qu'un paysage dominé par l'agriculture est considéré comme simple (e.g. Batáry et al., 2011 ; Roschewitz et al., 2005). Cependant, même si cette représentation dichotomique peut être parfois suffisante ou utile pour expliquer l'effet du paysage sur la biodiversité, il est aujourd'hui reconnu que les espèces perçoivent le paysage de manière beaucoup plus complexe.

Une nouvelle représentation des paysages a donc vu le jour, non plus binaire mais basée sur l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère (figure 1.2). On y considère deux aspects de l'hétérogénéité : l'hétérogénéité de composition, qui dépend du nombre et de la proportion relative des différentes taches d'habitats, et l'hétérogénéité de configuration, qui dépend de l'arrangement spatial de ces taches (Fahrig et Nuttle, 2005). Fahrig et al. (2011) sont allés

plus loin dans l'étude du lien entre hétérogénéité du paysage et biodiversité en considérant l'hétérogénéité fonctionnelle des paysages (qui diffère donc de l'hétérogénéité « structurelle » des paysages). Celle ci considère les taches d'habitats selon leur fourniture de ressources pour une espèce ou un groupe d'espèces donné (figure 1.1). Ainsi, contrairement à l'hétérogénéité structurelle des paysages qui considère les taches d'habitats selon leurs caractéristiques physiques sans prise en compte des espèces étudiées, l'hétérogénéité fonctionnelle d'un paysage peut fortement varier suivant le taxon ou l'espèce étudiés.

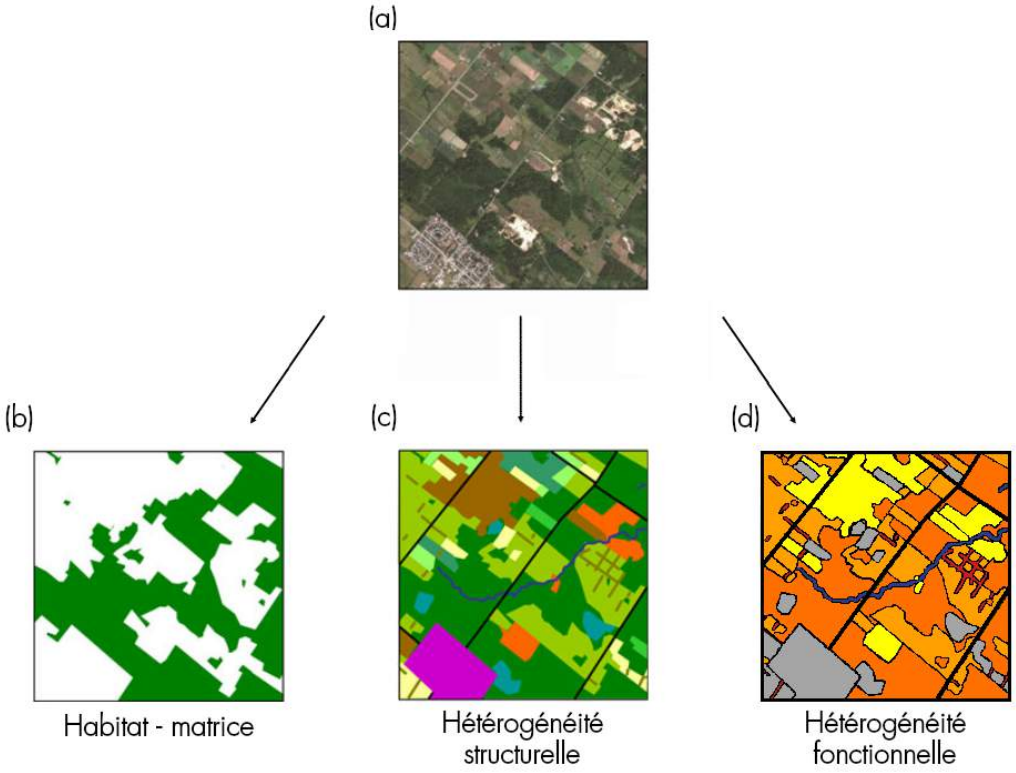

Figure 1.2 : Un paysage Canadien, représenté comme : (a) une image satellite, (b) une vision habitat-matrice, (c) un paysage structurellement hétérogène, où chaque couleur est un type d'habitat, et (d) un paysage fonctionnellement hétérogène, où les couleurs représentent une quantité de ressources disponible à un temps t pour un taxon donné. Adapté de Fahrig et al. (2011).

Les hétérogénéités de composition et de configuration peuvent être mesurées autant au niveau structurel que fonctionnel via différentes métriques. Les métriques d'hétérogénéité de composition du paysage principalement utilisées sont le nombre de types d'utilisation du sol (richesse) et leur équitabilité[4], qui permet de voir si un type d'utilisation du sol est dominant dans le paysage où s'il y a un certain équilibre. Ces deux métriques sont souvent combinées pour calculer l'indice de diversité paysagère de Shannon (SHDI). L'hétérogénéité de configuration du paysage est souvent calculée en utilisant des métriques comme la taille moyenne des taches, la densité de lisières des taches, ou la forme moyenne des parcelles (ibid.).

Deux autres types d'hétérogénéités peuvent également être pris en compte en écologie du paysage. Les paysages se trouvent sous l'influence des activités humaines, l'humain faisant partie intégrante du système écologique. Ainsi, le passage d'une approche « habitat-matrice » à une approche « mosaique paysagère » ne consiste pas qu'à prendre en compte la diversité

4 Régularité de la distribution. Écart entre la distribution observée et une distribution uniforme.

d'habitats hors cultures mais aussi à considérer l'hétérogénéité des cultures elles mêmes. Celle ci, qui peut également varier en composition et en configuration, a été montrée ces dernières années comme ayant un effet positif sur la biodiversité en milieu agricole (Raderschall et al., 2021 ; Sirami et al., 2019). Deuxièmement, l'hétérogénéité du paysage considère toutes les taches d'habitat du même type comme équivalentes, apportant des ressources identiques. Or, il existe une hétérogénéité « cachée » qui est rarement prise en compte (Vasseur et al., 2013). Celle ci est induite entre autres par l'activité humaine, via les pratiques agricoles dans les cultures ou la gestion qui est faite des habitats semi-naturels (e.g. Graham et al., 2018). Par exemple, deux parcelles de blé peuvent être gérées très différemment et donc fournir des ressources différentes à un taxon donné. La complexité structurelle des habitats semi-naturels, leur taille ou leur âge peuvent également avoir un effet sur la biodiversité (Chamberlain et Wilson, 2000 ; Kremen et M'Gonigle, 2015 ; Langellotto et Denno, 2004). La variabilité au sein d'un type d'utilisation du sol peut aussi être due au contexte pédoclimatique, ou aux différences micro-climatiques. Par exemple, l'utilisation des lisières forestières par les syrphes varie en fonction de leur orientation (Sarthou et al., 2005), et l'effet des prairies permanentes dans le paysage sur la richesse spécifique[5] d'abeilles sauvages en bordure de cultures dépend de leur pente moyenne (Carrié et al., 2018). Cette hétérogénéité « cachée » peut être complexe à prendre en compte dans les études à l'échelle du paysage, en particulier celle qui découle des pratiques et qui nécessite des enquêtes approfondies auprès des agriculteurs ou des gestionnaires. De même, la prise en compte de l'hétérogénéité des paysages basée sur l'ensemble des types d'habitats, semi-naturels et cultivés, n'est pas toujours évidente et de nombreuses études considèrent encore aujourd'hui ces paysages de manière binaire avec une représentation habitat-matrice. Cette représentation a déjà permis de faire avancer la compréhension du lien entre paysage et biodiversité (e.g. Shackelford et al., 2013), mais elle peut limiter la compréhension des leviers de gestion des paysages en faveur de la biodiversité.

1.2.2 *Effets du paysage sur la biodiversité et les services écosystémiques*

L'effet du paysage sur la biodiversité en milieu agricole agit à plusieurs niveaux. Au niveau global du paysage, l'hétérogénéité influence les communautés, les flux et la présence d'espèces. Si l'on considère les types d'habitats eux mêmes, ils jouent également des rôles contrastés pour la biodiversité. Ainsi, dans un paysage, la biodiversité peut être évaluée en considérant (i) la diversité alpha, qui est la diversité au sein d'un écosystème « local » comme une parcelle ou une haie, (ii) la diversité beta, qui reflète les différences de composition entre les assemblages d'espèces locales, et (iii) la diversité gamma, qui correspond à la richesse en espèces à une échelle large d'analyse, comme le paysage ou la région (Le Roux et al., 2009 ; Socolar et al., 2016).

Au niveau paysager, la complexité du paysage (proportion d'habitats semi-naturels) est associée à une plus grande diversité de nombreux taxons, tels que les plantes, les arthropodes et les oiseaux (e.g. Eeraerts, Smagghe et Meeus, 2019 ; Roschewitz et al., 2005). Ces habitats, comme les forêts, les haies et les prairies permanentes, peuvent fournir des ressources pour l'alimentation et la nidification, des sites d'hivernage, et favoriser la dispersion des individus en contribuant à la connectivité du paysage (Krewenka et al., 2011 ; Proesmans et al., 2019a ; Requier et Leonhardt, 2020 ; Sarthou et al., 2005). Par leur capacité à fournir des ressources à de nombreuses espèces, les habitats semi-naturels permettent également le soutien des fonctions écosystémiques d'importance économique telles que le contrôle biologique des ravageurs ou la pollinisation (Duarte et al., 2018 ; Rusch et al., 2011). Cependant, les résultats des études alliant complexité du paysage, biodiversité et services associés ne sont

5 Nombre d'espèces.

pas toujours cohérents. L'effet de la complexité est parfois variable pour un taxon donné, mais les résultats varient aussi entre les groupes taxonomiques ou fonctionnels, en fonction de la saison, de l'échelle considérée, et des traits des organismes étudiés (Chaplin-Kramer et al., 2011 ; Karp et al., 2018 ; Steffan-Dewenter, Münzenberg et Tscharntke, 2001 ; Tscharntke et al., 2016).

La prise en compte de l'hétérogénéité de l'ensemble des types d'habitats comme suggéré par Fahrig et al. (2011) a permis d'aller plus loin dans la compréhension des effets du paysage sur la biodiversité et les services écosystémiques. En effet, une partie des services écosystémiques en milieu agricole sont fournis par des organismes mobiles, qui dépendent d'habitats séparés dans l'espace ou dans le temps de l'endroit où les services sont fournis (Kremen et al., 2007). L'étude du lien entre paysage, biodiversité et services écosystémiques nécessite donc de prendre en compte non seulement l'échelle locale où les services sont fournis, mais aussi la distribution des ressources à l'échelle du paysage, ainsi que les aires de recherche de nourriture et les mouvements de dispersion des espèces mobiles.

Parmi les espèces des paysages agricoles, certaines utilisent les ressources provenant de différents types d'habitats au cours de leur cycle de vie (Bertrand et al., 2019). Ainsi, plus le paysage a une composition hétérogène, plus la diversité gamma est importante via l'accumulation d'espèces associées aux différents types d'habitats individuellement, mais également grâce à la présence d'espèces qui dépendent de plusieurs types d'habitats (Fahrig et al., 2011, figure 1.3). Par exemple, les arthropodes auxiliaires des cultures, tels que les insectes pollinisateurs ou prédateurs des ravageurs, peuvent pour certains se déplacer sur de grandes distances, vivent pendant plusieurs mois et ont besoin de multiples ressources pour accomplir leur cycle de vie. Ces espèces sont donc favorisées dans les paysages hétérogènes par la « complémentation du paysage » (Dunning, Danielson et Pulliam, 1992), où différents habitats fournissent des ressources complémentaires non substituables (par exemple des ressources de nidification et des ressources florales) à une espèce à un moment donné ou à différents moments de son cycle de vie. La présence de l'espèce dans le paysage dépendra de l'éloignement géographique de ces habitats et de sa capacité de dispersion. L'hétérogénéité de configuration peut également accroître l'effet de complémentation entre taches de ressources au sein d'un paysage en augmentant la complexité des formes de taches de différents types d'habitats et ainsi la juxtaposition et la longueur des frontières entre des ressources potentiellement complémentaires (Fahrig et al., 2011). Dunning, Danielson et Pulliam (1992) ont par ailleurs aussi développé l'hypothèse de « supplémentation du paysage », basée sur la quantité de ressources disponibles dans le paysage. Les individus d'une espèce donnée peuvent trouver la ressource dont ils ont besoin dans différents habitats alentours, surtout si celle-ci manque dans un des habitats. En fournissant des ressources nécessaires aux espèces dans le temps et l'espace, différents habitats sont dits **complémentaires**. Cet effet de complémentarité entre les habitats est donc plus important dans les paysages hétérogènes et permet de supporter efficacement certains taxons et fonctions écologiques. Cependant, il faut noter que même si l'hétérogénéité des types d'habitats favorise la biodiversité dans le paysage, certaines espèces spécialistes d'un type d'habitat (Jeanneret et al., 2021b) peuvent être défavorisées par l'hétérogénéité et donc la diminution de leur habitat favorable.

Encadré 3 : Complémentarité
Elle peut être considérée comme les différences entre les espèces, les groupes fonctionnels ou les génotypes qui peuvent améliorer le fonctionnement de l'écosystème (Barry et al., 2019). Cette notion est appliquée ici sur les habitats, dont les différences améliorent la capacité du paysage à fournir des ressources aux espèces.

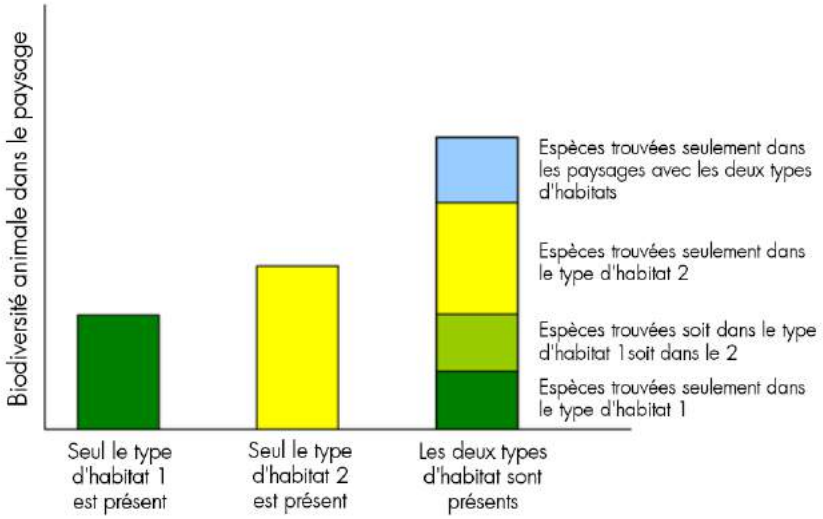

Figure 1.3 : Illustration des effets prédits de l'hétérogénéité de composition du paysage sur la biodiversité. La biodiversité animale augmente avec le nombre de types d'habitats dans le paysage, parce qu'un sous ensemble d'espèces trouvées dans chaque type d'habitat sont trouvées seulement (ou préférentiellement) dans cet habitat. Les paysages qui contiennent un grand nombre de types d'habitats peuvent avoir une biodiversité plus importante que ce qu'on pourrait prédire en accumulant simplement les espèces associées à chaque type d'habitat individuellement. L'augmentation de la biodiversité est due à la présence d'espèces qui ont besoin de la présence de deux ou plusieurs types d'habitats dans un paysage (complémentation du paysage). Adapté de Fahrig et al. (2011).

La **dynamique temporelle des ressources** dans le paysage est un concept clé en écologie du paysage qui a été moins étudié que la dynamique spatiale des ressources. Pour qu'un paysage puisse soutenir une diversité d'espèces, toutes leurs ressources doivent pourtant être présentes en cas de besoin tout au long de l'année et pas seulement pendant la saison des cultures (Schellhorn, Gagic et Bommarco, 2015). Cette dynamique temporelle peut se jouer au sein de la mosaïque agricole via la phénologie des cultures et les pratiques de gestion (dates de fauche, récolte, herbicides, etc.), mais aussi via la présence d'habitats non-cultivés et la phénologie des espèces qui les composent. Ainsi, suivant la composition du paysage et son hétérogénéité, les ressources dont un organisme a besoin au cours de son cycle de vie peuvent être présentes de manière continue dans le paysage, ou il peut y avoir des discontinuités (figure 1.4).

L'effet du paysage sur la biodiversité agit donc principalement sur les variations spatiales et temporelles des ressources (Benton, Vickery et Wilson, 2003). Si l'hétérogénéité du paysage a un effet sur des espèces peu mobiles comme les plantes (e.g. Alignier et al., 2021), cet effet est très important sur les organismes mobiles, et la réponse des espèces au paysage dépend de leur capacité de dispersion (Tscharntke et al., 2005). La disponibilité des ressources, accessibles en différentes quantité ou qualité, à différents endroits de la mosaïque agricole et à différentes périodes de la saison, a ainsi des conséquences sur la dispersion des organismes. Plusieurs processus ont ainsi lieu dans les paysages agricoles, dans le temps et l'espace :

- **Le spillover des organismes entre les habitats**. Celui ci est un mouvement de l'individu d'un type d'habitat à un autre, qui peut être lié à la dispersion ou la recherche de nourriture (Tscharntke et al., 2012). Dans les paysages agricoles, ces mouvements des habitats semi-naturels vers les habitats anthropisés, ou le contraire, sont des processus importants qui affectent les communautés, mais également les services

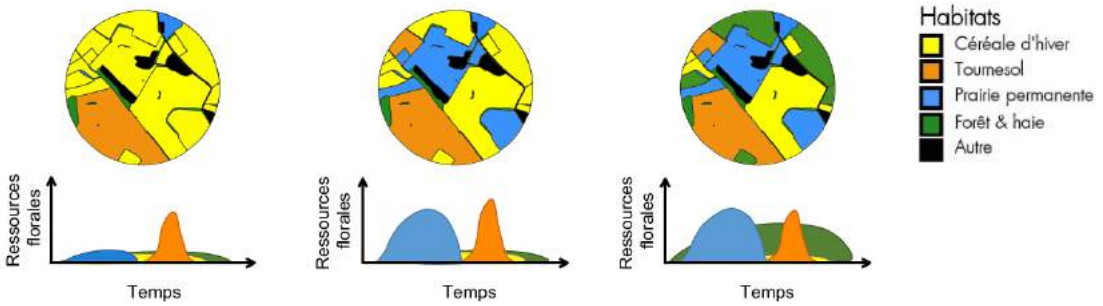

Figure 1.4 : Trois paysages agricoles hypothétiques et la quantité de ressources florales qu'ils fournissent au cours de la saison. Le paysage à gauche est principalement composé de céréales à pailles et de tournesol, il contient donc peu de ressources en quantité sur la saison, sauf au moment de la floraison du tournesol où les ressources sont abondantes. Le paysage au centre contient davantage de prairies, qui fleurissent plus tôt dans la saison que le tournesol. Il y a dans ce paysage une grande quantité de ressources sur la saison mais une discontinuité, avec une période de creux, où il n'y a que très peu de ressources dans le paysage. Certaines de ces ressources viennent des adventices présentes dans les céréales d'hiver. Le paysage de droite contient davantage d'habitats semi-naturels dont des forêts et des haies. On y trouve sur la saison une grande quantité de ressources et de manière continue, grâce à la floraison importante des habitats arborés, qui commence tôt et finit tard dans la saison. Il y a dans ce paysage une complémentarité importante des habitats.

écosystémiques (figure 1.5). La stabilité spatio-temporelle des habitats semi-naturels en fait des éléments souvent « source » de populations (qui peuvent être autant bénéfiques à l'agriculture que défavorables ou neutres) qui se déplacent de manière ponctuelle vers les habitats cultivés (e.g. Klaus et al., 2021). L'effet inverse, un déplacement des habitats cultivés vers les habitats semi-naturels, a été également montré dans un nombre d'études croissant (Blitzer et al., 2012 ; Madeira et al., 2016 ; Rand, Tylianakis et Tscharntke, 2006). Le spillover est plus important dans les paysages hétérogènes, et il concerne principalement les organismes mobiles.

- **La concentration et la dilution des populations**. Celles-ci peuvent être dues à des changements spatiaux et temporels dans la composition du paysage ou dans la répartition des ressources dans le paysage. Par exemple, la destruction d'un habitat (e.g. la moisson) va engendrer la concentration des populations d'espèces spécialistes de cet habitat dans les patchs restants dans le paysage (Rand, Tylianakis et Tscharntke, 2006). Également, la floraison d'une culture entomophile ou d'habitats semi-naturels ayant une couverture importante dans le paysage mènera à la concentration des espèces dans ces habitats (qui limitera leur présence dans d'autres habitats), et à une dilution de la densité de pollinisateurs si la couverture de ces habitats en fleur est importante (e.g. Riedinger et al., 2015 ; Warzecha et al., 2021). Les effets de dilution et de concentration peuvent avoir des effets sur les fonctions écologiques.

- **Le paysage comme filtre fonctionnel à l'échelle des communautés**. Comme nous l'avons vu précédemment, les espèces n'ont pas toutes la même niche écologique. La réponse des communautés aux changements environnementaux va dépendre des traits de réponse des espèces (Suding et al., 2008). Ces traits vont également jouer sur la sensibilité des espèces aux changements dans l'écosystème agricole (Tscharntke et al., 2012). Le concept de filtres permet d'expliquer l'assemblage des communautés, en décrivant l'occurrence des espèces présentes dans une communauté comme étant le résultat de l'action de filtres agissant à différentes échelles spatio-temporelles et

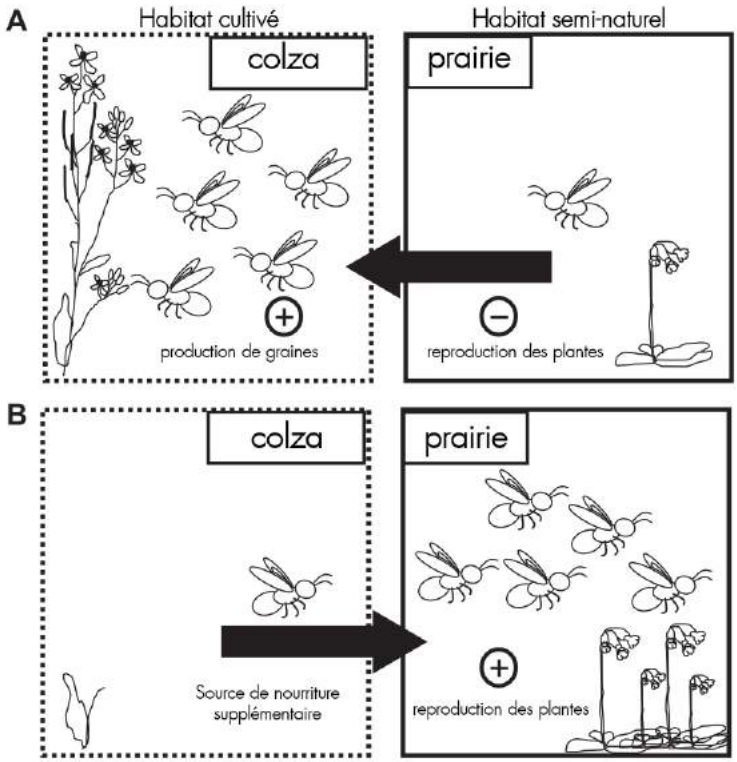

Figure 1.5 : Illustration du processus de spillover. (A) Spillover de pollinisateurs des habitats semi-naturels vers la culture durant la floraison du colza. (B) Spillover de pollinisateurs de la culture vers les habitats semi-naturels après la floraison du colza. Adapté de Blitzer et al. (2012).

excluant successivement certaines espèces à partir d'un pool d'espèces global (Belyea et Lancaster, 1999). Ainsi, le pool d'espèces présent localement dans un habitat ou dans un paysage est le résultat d'interactions biotiques, de contraintes abiotiques et de contraintes de dispersion, qui filtrent les espèces en fonction de leurs traits fonctionnels (figure 1.6). Les organismes ayant des réponses similaires aux filtres environnementaux peuvent partager des combinaisons spécifiques de traits de réponse, connues sous le nom de « syndromes de traits » (Gámez-Virués et al., 2015). La composition des communautés, issue de ces interactions entre filtres et traits de réponse, aura à son tour un impact sur les fonctions écologiques et donc les services écosystémiques à travers les traits d'effet portés par les espèces présentes dans le pool local (Le Roux et al., 2009). Cette approche par les traits fonctionnels permet de mieux quantifier, prédire et anticiper les effets des perturbations sur les communautés, et de plus en plus d'auteurs complètent l'étude de la diversité taxonomique des communautés par une étude de leur diversité fonctionnelle (Mouillot et al., 2013). Celle ci peut être divisée en trois principaux composants : la richesse fonctionnelle, l'équitabilité fonctionnelle et la divergence fonctionnelle (Legras, Loiseau et Gaertner, 2018).

L'ensemble de ces processus écologiques permettent de mieux comprendre le rôle de la composition et de la configuration du paysage pour déterminer la structure des communautés, ainsi que le fonctionnement des écosystèmes et les services associés (Tscharntke et al., 2012). Cependant, ils nous permettent également de comprendre davantage pourquoi les effets de l'hétérogénéité des paysages agricoles sur la biodiversité et les services associés sont encore difficiles à cerner. De plus, les effets de la configuration et de la composition du paysage sur la biodiversité semblent non linéaires (figure 1.7).

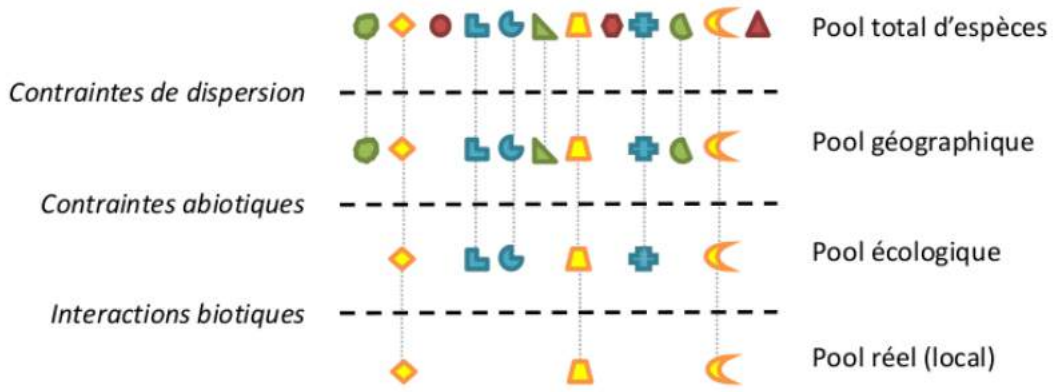

Figure 1.6 : Représentation du modèle de filtres écologiques (tirets horizontaux) sélectionnant les espèces (formes des polygones) en fonction de leurs traits de réponse (couleurs des polygones). Le pool total d'espèces est déterminé par des processus à larges échelle spatio-temporelles (histoire biogéographique, spéciation). Un premier filtre exclut les espèces qui ne peuvent effectivement pas disperser jusqu'à l'habitat donné et détermine le filtre géographique. Un deuxième type de filtre exclut les espèces ne pouvant pas survivre dans les conditions abiotiques (T°C, humidité) imposées par le milieu. Un troisième type de filtre, correspondant aux contraintes imposées par les interactions biotiques (exclusion compétitive par exemple) détermine le pool d'espèces effectivement présentes (tiré de Carrié (2016), adapté de Belyea et Lancaster (1999))

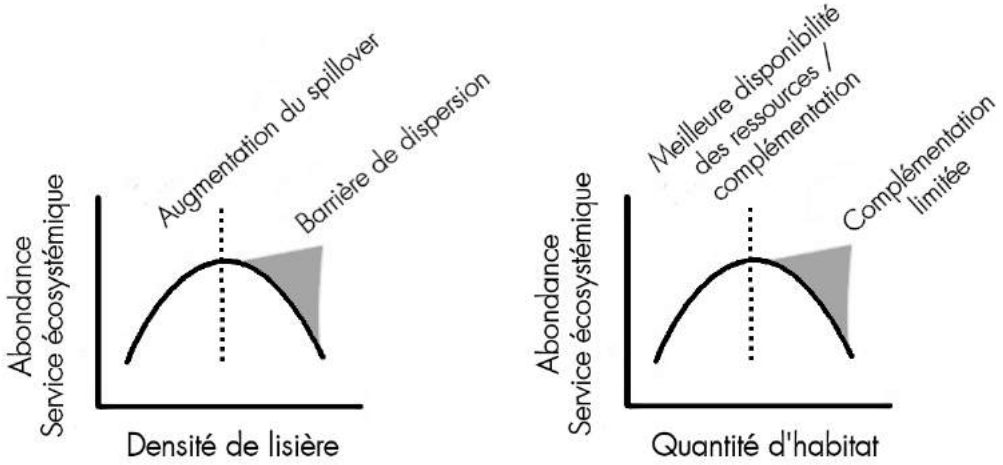

Figure 1.7 : Illustration de l'hypothèse selon laquelle les effets de la composition et de la configuration du paysage sur l'abondance ou sur les services sont unimodaux avec différents mécanismes opérant à chaque extrémité des gradients. Par exemple, une faible complémentarité des ressources due à de grandes quantités d'habitats semi-naturels, mais peu de terres cultivées peut diminuer l'abondance des arthropodes et/ou les services écosystémiques si les organismes bénéficient des deux types de ressources (par exemple, les pollinisateurs qui profitent de la floraison des cultures ou les ennemis qui se nourrissent des ravageurs, mais qui ont besoin des ressources des habitats semi-naturels pour se reproduire). Cependant, la forme des extrémités de la courbe (zone grise) devrait dépendre de l'état d'autres variables. Par exemple, les contraintes sur la complémentation des ressources lorsque la quantité d'habitat est élevée devraient être levées lorsque la densité de la lisière augmente, facilitant ainsi le débordement. Tiré de Martin et al. (2019).

Il est de nos jours acté que la biodiversité est fortement impactée par l'intensification dans les paysages agricoles. Les conséquences de l'intensification ont été largement étudiées sur

certains taxons (notamment les plantes et les oiseaux) ou sur l'abeille domestique, mais les recherches sur les abeilles sauvages sont plus récentes et moins nombreuses. Pourtant, les abeilles sauvages sont incontournables pour comprendre davantage les liens entre gestion agricole, aménagement des paysages et biodiversité. Non seulement ce taxon comprend une grande richesse d'espèces, avec des enjeux de conservation pour certaines, mais présente également une diversité de traits fonctionnels portant sur les habitudes alimentaires, la socialité ou la capacité de dispersion des espèces. L'étude des abeilles sauvages permet également d'explorer les réseaux d'interactions avec les plantes, et surtout d'étudier un des services majeurs dans les agroécosystèmes : la pollinisation.

1.3 Les abeilles sauvages et le service de pollinisation dans les paysages agricoles

1.3.1 *Présentation générale des abeilles sauvages*

Il existe environ 20000 espèces d'abeilles (Hymenoptera : Apoidea) dans le monde, dont environ 2000 espèces sont présentes en Europe, et autour de 1000 en France (Nieto et al., 2017 ; Rasmont, 1995). Parmi les espèces européennes, 20% sont endémiques de l'Europe et 9% environ sont considérées comme menacées (Nieto et al., 2017). Sur les sept familles d'abeilles que l'on peut trouver dans le monde, six (Andrenidae, Colletidae, Halictidae, Apidae, Megachilidae, Melittidae) sont présentes en France (figure 1.8). La famille la plus diversifiée est celle des Apidae. On trouve dans cette famille l'espèce *Apis mellifera* L., dite « abeille domestique », qui a été très étudiée et est la plus connue des espèces d'abeilles. Cela est dû notamment à sa domestication pour sa capacité à produire du miel, ainsi que par la fascinante organisation sociale de ses colonies. Dans cette thèse, nous étudierons toutes les espèces d'abeilles non-apis qu'on appelle « abeilles sauvages ». L'abeille domestique ne sera pas prise en compte car sa distribution dans les paysages dépend essentiellement de la localisation des ruches, elles mêmes positionnées par les apiculteurs.

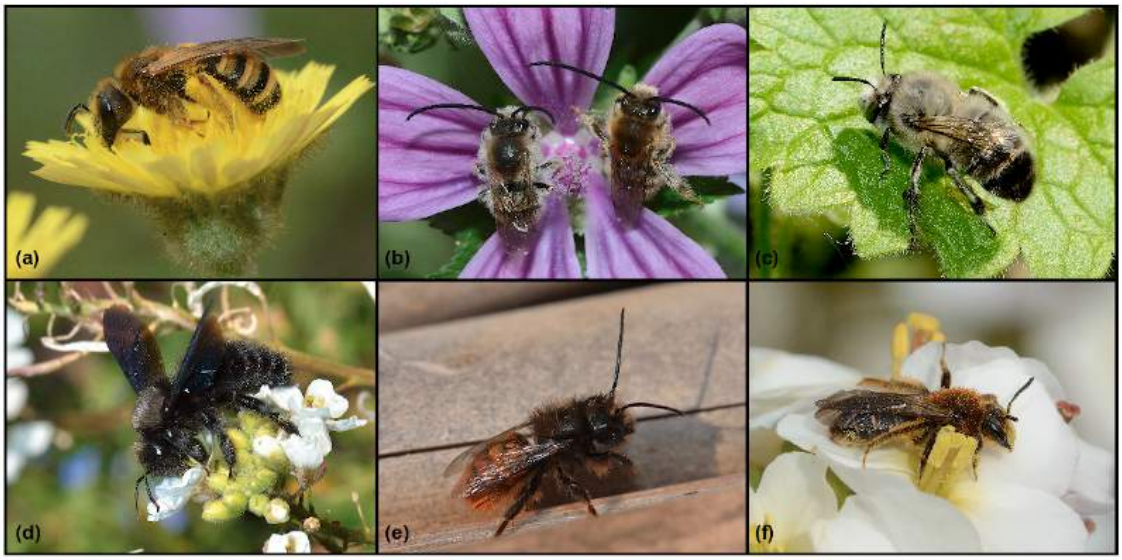

Figure 1.8 : Photographies d'espèces d'abeilles de familles différentes. (a) *Halictus scabiosae* (Rossi, 1790) (Hymenoptera : Halictidae) ; (b) *Eucera nigrifacies* Lepeletier, 1841 (Hymenoptera : Apidae) ; (c) *Anthophora plumipes* (Pallas, 1772) (Hymenoptera : Apidae) ; (d) *Xylocopa violacea* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera : Apidae) ; (e) *Osmia cornuta* (Latreille, 1805) (Hymenoptera : Megachilidae) ; (f) *Andrena lagopus* Latreille, 1809 (Hymenoptera : Andrenidae). © David Genoud

La socialité est très variable entre les espèces d'abeilles sauvages, qui peuvent être solitaires, sociales ou cleptoparasites. Les espèces solitaires sont majoritaires. Chez ces espèces, chaque femelle construit elle même le nid et prépare le nid pour ses larves, puis meurt avant l'hiver (tout comme le mâle). Les espèces solitaires passent donc l'hiver sous forme de larve (Danforth, 2007). A l'inverse, les espèces sociales passent l'hiver sous forme adulte (mais seulement les femelles pondeuses). Elles ne représentent que 6% des espèces au niveau mondial et concernent principalement deux familles, les Apidae et les Halictidae. Parmi ces espèces, il existe une grande diversité de comportements. Certaines forment des communautés où les femelles pondeuses partagent un nid commun, sans s'entraider nécessairement mais pour améliorer la défense collective du nid. D'autres sont dites « eusociales » et effectuent une division du travail entre la ponte, la recherche de nourriture et la défense du nid (Danforth, 2007 ; Michener, 2000). Enfin, environ 20% des espèces d'abeilles sauvages sont dites cleptoparasites. Elles ne récoltent pas de nectar ou de pollen mais consomment celui de leurs hôtes, qui sont d'autres espèces d'abeilles sauvages.

Pour compléter leur cycle de vie, les abeilles sauvages ont besoin de deux ressources principales :

- **Les ressources florales**, dont elles récoltent le nectar, le pollen, et plus rarement l'huile et les parfums (Michener, 2000). Le pollen est leur principal apport de protéines, alors que le nectar est source de glucides. Les adultes consomment nectar et pollen, et le récoltent également pour en faire un 'pain' qui sert à nourrir les larves. Celui ci est déposé dans chaque cellule des nids, et sert de ressource alimentaire à la larve lorsque l'œuf, pondu sur le pain, éclos (ibid.). Certaines espèces d'abeilles, dites « spécialistes », limitent leurs visites de fleurs à certaines familles de plantes, tandis que d'autres espèces d'abeilles dites « généralistes » sont plus opportunistes et exploitent un large éventail de fleurs différentes (Dötterl et Vereecken, 2010). Des spécialistes vers les généralistes, on trouve ainsi trois stratégies de butinage des abeilles : la monolectie (une espèce de plante hôte), l'oligolectie (une famille de plantes hôtes) et la polylectie (plus d'une famille de plantes hôtes). Les abeilles consomment du pollen et du nectar tout au long de leur cycle de vie, et les variations temporelles de la disponibilité de ces ressources alimentaires peuvent entraîner des déficiences physiologiques, réduire leur survie ou l'abondance[6] des espèces (Persson et Smith, 2013 ; Requier et al., 2017). Du moins, ces effets sont connus pour les bourdons et l'abeille domestique mais il y a encore peu d'études sur l'effet des variations temporelles des ressources florales sur les abeilles solitaires, par exemple. A l'échelle des communautés d'abeilles, la phénologie des plantes peut jouer le rôle de filtre écologique et agir sur les espèces présentes et leurs traits, à un temps donné (Ogilvie et Forrest, 2017).

- **Les sites de nidification**, qui sont très variés mais tous composés de plusieurs cellules de pontes (figure 1.9). Pour la plupart des espèces (excepté certains Bombus), ces cellules sont assez grandes pour contenir un individu adulte. Elles contiennent une seule ponte, et servent à protéger la croissance de l'individu et sa nourriture (Michener, 2000). Environ 75% des espèces d'abeilles sont terricoles et nichent dans le sol (Westrich, 1996). Elles apprécient particulièrement les berges et les talus orientés vers le sud, les pentes instables et les chemins de campagne, surtout lorsqu'ils sont dénudés ou à végétation éparse (Potts et al., 2005 ; Westrich, 1996). Les autres espèces sont cavicoles et, plus opportunistes, elles utilisent des cavités préexistantes comme des forages d'insectes dans le bois, des tiges creuses ou des anfractuosités dans la roche ou

6 Nombre d'individus.

les murs. Pour fabriquer ou fermer les cellules, elles utilisent alors des matériaux qu'elles apportent de l'extérieur, comme des feuilles, de la résine, de la terre, des poils de plantes ou des pétales de fleurs (Michener, 2000). Une partie de ces espèces cavicoles, comme certains bourdons, peut réutiliser des sites creusés par des micro-mammifères, alors que d'autres comme les Xylocopes creusent elle mêmes des cavités dans du bois tendre. Enfin, certaines espèces ne construisent pas de nid mais pondent dans les cellules d'autres espèces d'abeilles. Leur larve consomme alors le pain de nectar et de pollen, ainsi que la larve parasitée. Ces espèces, cléptoparasites, sont dites « coucous ».

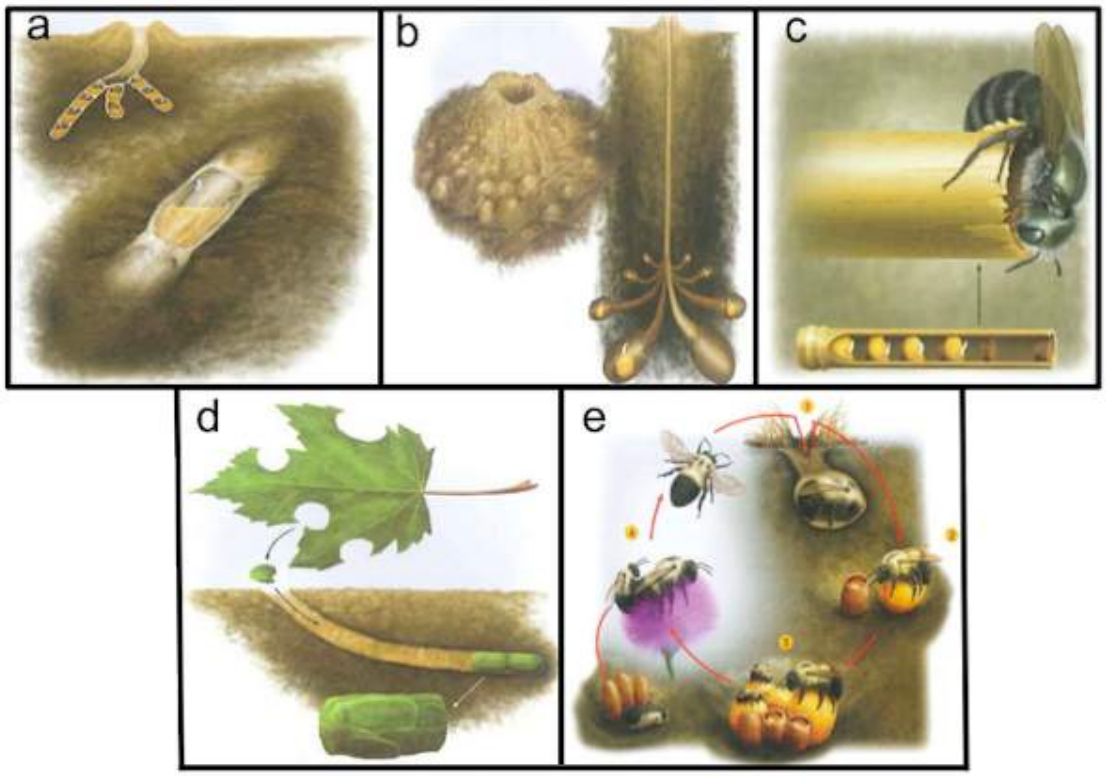

Figure 1.9 : Schémas de différents types de nidification. a) Nid souterrain de *Colletes* spp. ; b) Nid souterrain d'*Andrena* spp. ; c) Nid d'*Osmia* spp. dans une tige creuse ; d) Nid souterrain de *Megachile* sp ; e) Cycle de vie d'une colonie de *Bombus* spp. (1. Emergence d'une reine, 2. Accumulation de réserves de nectar et de pollen et ponte, 3. Emergence des ouvrières, 4. Production de nouvelles reines et de mâles, dispersion des nouvelles reines et mort de la colonie). Adapté de Fortel (2014) et Mäder et al. (2011).

Ces ressources alimentaires et de nidification (dont les sites de nidification, mais aussi les matériaux de construction) sont essentielles pour les abeilles, et doivent donc se trouver dans le domaine vital de la femelle (Requier et Leonhardt, 2020 ; Westrich, 1996). Ce domaine dépend de la capacité de dispersion des abeilles, qui lui même est fortement corrélé à leur taille (Gathmann et Tscharntke, 2002). Plus une espèce est grande, plus elle aura la capacité de prospecter sur de longues distances. Pour connaître la taille des abeilles et ainsi évaluer de manière simple leur capacité de dispersion, de nombreux chercheurs utilisent aujourd'hui la Distance Inter-Tégulaire (DIT), qui est la distance entre les deux *tegulae* [7] des abeilles (figure 1.10) et est considéré comme une bonne approximation de la taille du corps (Greenleaf et al., 2007).

7 Écaille protégeant la base de l'aile antérieure.

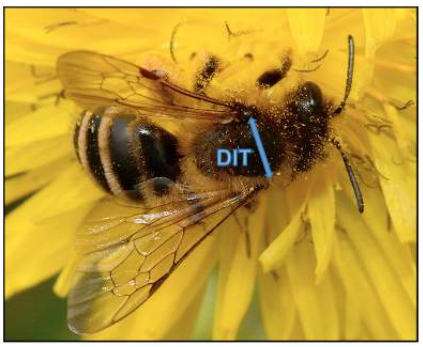

Figure 1.10 : Mesure de la Distance Inter-Tégulaire (DIT) sur *Andrena flavipes* Panzer, 1799 (Hymenoptera : Andrenidae). © David Genoud

La période de vol des abeilles sauvages peut être décrite en trois « phénophases[8] » : l'émergence du nid (et donc le début du butinage des adultes), le moment du pic d'abondance et la sénescence (qui correspond à la fin du butinage) (Stemkovski et al., 2020). La durée de la période de vol est variable selon les espèces. Par exemple, l'espèce plurivoltine *Andrena flavipes* Panzer 1799 a une période de vol huit mois, alors que celle de l'espèce *Andrena ranunculi* Schmiedeknecht 1884 est de deux mois. Par ailleurs, la phénologie des abeilles est également variable d'une espèce à l'autre, certaines Andrènes émergeant très tôt dans la saison au moment de la floraison des plantes les plus précoces, alors que certaines espèces du genre Colletes n'émergent qu'à la fin de l'été (Ogilvie et Forrest, 2017). La période de vol est importante du point de vue de la pollinisation puisque c'est la période au cours de laquelle les adultes transfèrent le pollen d'une fleur à l'autre. Elle est également importante d'un point de vue de la conservation des pollinisateurs, puisque c'est la période au cours de laquelle les espèces ont besoin de zones peu perturbées pour nidifier, et de ressources florales disponibles pendant toute cette période (Blüthgen et Klein, 2011).

L'ensemble des caractéristiques précédentes (i.e. la socialité, le régime alimentaire, les préférences de nidification, la capacité de dispersion ou la période de vol) varient d'une espèce d'abeille à l'autre et semblent être des facteurs importants de la réponse des abeilles sauvages aux changements environnementaux, mais également de leur capacité de pollinisation des cultures et des plantes sauvages. Ces caractéristiques sont les principaux traits fonctionnels utilisés ces dernières décennies pour comprendre ces mécanismes (e.g. Bommarco et al., 2010 ; Carrié et al., 2017a ; Kratschmer et al., 2019).

1.3.2 *Interactions plantes-abeilles et pollinisation*

La pollinisation entomophile tient une place centrale parmi les différents services écosystémiques contribuant à la production agricole. En collectant des ressources florales pour se nourrir, les insectes pollinisateurs transportent du pollen et le transfèrent de fleur en fleur. Ils permettent par ce biais aux plantes de se reproduire sexuellement et participent au maintien de la diversité végétale dans les écosystèmes (Potts et al., 2003). Dans les paysages agricoles, la pollinisation par les insectes participe au rendement de nombreuses cultures (Bartomeus et al., 2014), dont 70% des plantes cultivées et 35% du volume de production mondial (Klein et al., 2007). Ces pollinisateurs améliorent le rendement et la qualité des cultures, et ont par ce biais un effet économique important (Catarino et al., 2019 ; Khalifa et al., 2021 ; Klatt et al., 2014) qui peut se compter en centaines de milliards d'euros à l'échelle mondiale (Gallai et al., 2009).

8 Phases du cycle de vie.

Parmi ces insectes, les abeilles, dont les abeilles sauvages, jouent un rôle primordial (Garibaldi et al., 2013 ; Khalifa et al., 2021), avec certains diptères (dont les syrphes) et les coléoptères dans une moindre mesure. Si les abeilles domestiques sont d'importantes pollinisatrices, les abeilles sauvages en sont complémentaires et parfois plus efficaces dans la pollinisation de cultures (MacInnis et Forrest, 2019 ; Winfree et al., 2008). Même si certaines études ont montré que le service de pollinisation est principalement effectué par quelques espèces dominantes et que les autres espèces sont souvent rares et ne jouent pas de rôle dans la pollinisation des cultures (Winfree et al. 2015, Kleijn et al. 2015), d'autres études ont souligné l'importance d'une diversité d'abeilles pour assurer la pollinisation des cultures. En effet, la complémentarité des niches fonctionnelles a un effet positif sur la qualité de la pollinisation et la stabilité du rendement (Hoehn et al., 2008 ; Mallinger et Gratton, 2015). Cette complémentarité entre les pollinisateurs pour la pollinisation des plantes, cultivées ou non, peut se jouer à différents niveaux, selon Blüthgen et Klein (2011) :

- Au niveau temporel et environnemental (figure 1.11D) : il peut y avoir une complémentarité phénologique des espèces d'abeilles le long de la saison, qui peut jouer un rôle pour les espèces qui fleurissent sur de longues périodes. Il peut y avoir complémentarité également lorsque des espèces d'abeilles butinent à différents moments de la journée, ou ont des exigences environnementales différentes.

- Au niveau architectural (figure 1.11E et figure 1.11F) : il y a une complémentarité entre les espèces d'abeilles au sein d'une plante, et même parfois sur une même fleur. Certaines espèces d'abeilles préfèrent butiner les fleurs proches du sol alors que d'autres ont une préférence pour les fleurs plus hautes (Hoehn et al., 2008). Sur une fleur, certaines espèces plus petites pollinisent les stigmates proches de la base de la fleur, alors que d'autres abeilles plus grosses se concentrent sur ceux du haut.

Compte tenu de l'importance de la diversité d'abeilles pour assurer la pollinisation des plantes, il est donc nécessaire de préserver des communautés d'abeilles sauvages diversifiées dans les agroécosystèmes.

Comme nous pouvons le voir sur la figure 1.11(B-C), il y a également une complémentarité entre les espèces de plantes qui peut être favorable aux abeilles. Les pollens de différentes espèces de plantes ont des compositions en acides aminés, lipides ou minéraux différentes (Weiner et al., 2010), et certaines espèces fournissent énormément de pollen alors que d'autres sont sélectionnées par les abeilles pour leur nectar (Requier et al., 2015). Ainsi, la présence d'une diversité de plantes et leur complémentarité est importante pour l'alimentation des abeilles. De plus, les plantes, comme les abeilles, ont des phénologies variées. Les périodes de vol plus ou moins longues des différentes espèces d'abeilles sauvages rend la complémentarité phénologique des plantes importante pour éviter les périodes de disette alimentaire pour les abeilles (Jachuła, Denisow et Wrzesień, 2021).

Les interactions plantes-abeilles sont essentielles dans les systèmes agricoles pour générer et maintenir la biodiversité, les fonctions et les services écosystémiques (Astegiano et al., 2015). Ces dernières années, l'étude des réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs s'est ainsi développée. Ceux ci décrivent les interactions mutualistes entre les espèces de plantes et de pollinisateurs, et sont souvent représentés par un graphe bipartite, ou par une matrice d'interactions composée de lignes représentant les espèces de plantes, et de colonnes représentant les espèces de pollinisateurs (figure 1.12). L'utilisation et la représentation des réseaux mutualistes illustre explicitement la réciprocité impliquée dans l'interaction et contribue à la compréhension de la stabilité et de la résilience des communautés et des fonctions écologiques telles que la pollinisation (Gill et al., 2016 ; Montoya, Pimm et

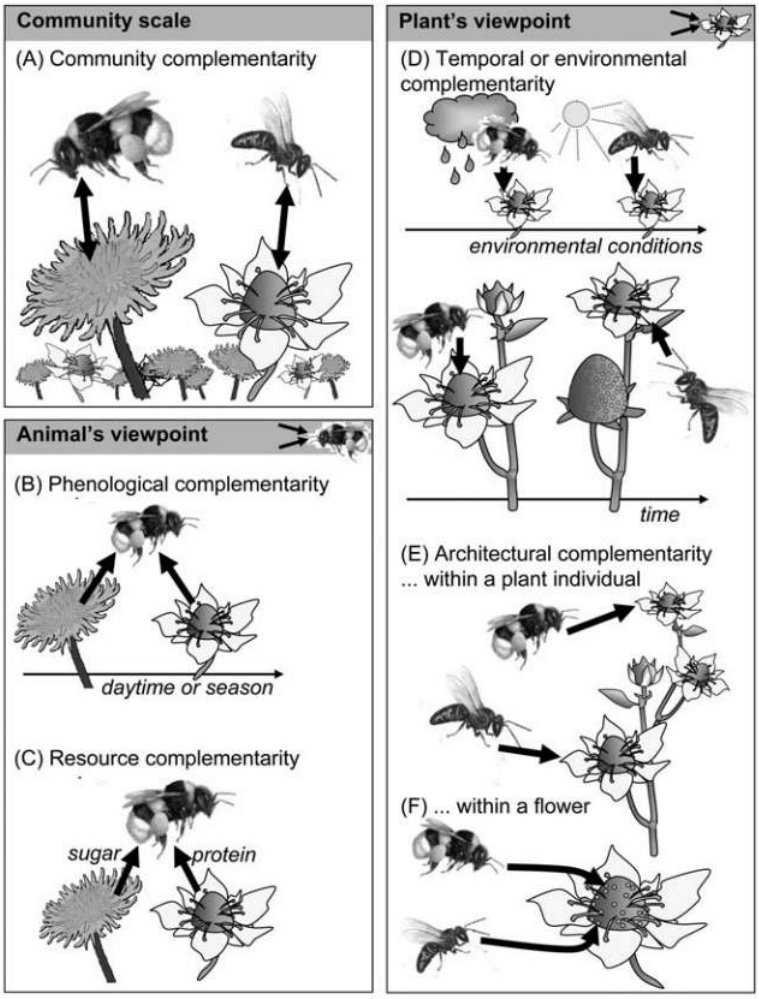

Figure 1.11 : La complémentarité conceptualisée à différentes échelles et mécanismes des interactions plantes-pollinisateurs. (A) Le partitionnement des interactions à l'échelle de la communauté ; (B) et (C) la complémentarité des plantes, du point de vue des pollinisateurs ; (D) à (F) la complémentarité des pollinisateurs du point de vue des plantes. Tiré de Blüthgen et Klein (2011)

Solé, 2006). La stabilité de ces réseaux dans l'écosystème dépend, entre autres, du nombre d'espèces et du nombre d'interactions entre les espèces, et peut être affectée par de nombreux facteurs environnementaux dont, par exemple, les pratiques agricoles intensives ou la perte d'habitat (Evans, Pocock et Memmott, 2013 ; Rollin et al., 2016 ; Vázquez et al., 2009). Par exemple, la structure d'un réseau d'interactions mutualistes influence le taux de déclin des espèces avec la perte d'habitat (Fortuna et Bascompte, 2006). Pour étudier ces réseaux, plusieurs indices peuvent être utilisés :

- La connectance, c'est à dire la proportion du nombre d'interactions observées par rapport au nombre total d'interactions possibles. Plus la connectance est importante, plus l'habitat et le nombre d'espèces doivent être détruits pour mener à l'extinction de toutes les espèces (Fortuna, Krishna et Bascompte, 2013).

- L'emboîtement, qui rend le réseau asymétrique. Un réseau emboîté signifie que les espèces spécialistes interagissent principalement avec les espèces les plus généralistes, et vice versa (figure 1.12b). La plupart des réseaux mutualistes sont emboîtés, ce qui permet aux espèces les plus rares ou les plus spécialistes de persister malgré les perturbations (Bascompte et al., 2003 ; Memmott, Waser et Price, 2004).

- La robustesse, qui est une mesure de la tolérance du réseau à l'extinction d'espèces. Elle peut être mesurée comme la proportion d'espèces qu'il faut retirer du réseau pour avoir une perte totale de 50% des espèces (Dunne, Williams et Martinez, 2002). La valeur maximale que peut atteindre la robustesse est donc de 0,5. Elle comprend le retrait des espèces « primaires », et les extinctions secondaires[9] que ce retrait engendre. La robustesse a également été utilisée par Evans, Pocock et Memmott (2013) pour évaluer la tolérance du réseau à la perte d'habitat.

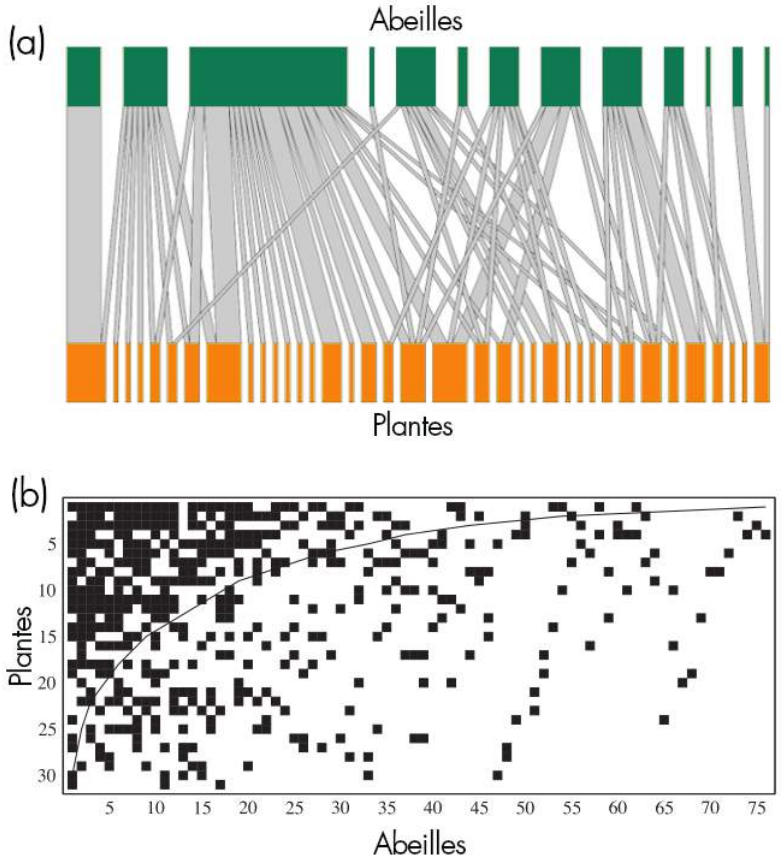

Figure 1.12 : Représentations de réseaux d'interactions mutualistes plantes-abeilles. (a) Graphe bipartite avec en vert les espèces d'abeilles et en orange les plantes qu'elles pollinisent. Chaque rectangle est une espèce, et la largeur correspond au nombre d'individus, ou au nombre d'interactions qu'a eu l'espèce. Les liens en gris sont les interactions entre une espèce de plantes et une espèce d'abeilles. Leur largeur dépend du nombre de fois où cette interaction a été observée. (b) Matrice d'interactions. Les nombres qualifient les espèces de plantes et d'abeilles, qui sont ordonnées selon le nombre décroissant d'interactions par espèce. Une case remplie indique une interaction observée entre une espèce de plantes et une espèce d'abeilles. La ligne représente l'emboîtement parfait. Dans un scenario d'emboîtement parfait, toutes les interactions (cases noires) se tiendraient à gauche de la ligne. Adapté de Bascompte et al. (2003)

1.3.3 *Les menaces sur les abeilles sauvages liées à l'intensification agricole*

Comme nous avons pu le voir, les abeilles sauvages sont sensibles au manque de ressources (florales et de nidification) et sont en sérieux déclin (Biesmeijer et al., 2006). Comme de

9 Lorsqu'une espèce disparaît, il y a souvent d'autres extinctions, voire une avalanche d'extinctions d'espèces dépendantes de la première.

nombreux taxons en milieu agricole, elles sont impactées par différents stress environnementaux, dont l'intensification des pratiques et notamment l'utilisation de pesticides à l'échelle locale, et par la simplification des paysages (Fahrig et al., 2011 ; Goulson et al., 2015).

A l'échelle locale des parcelles agricoles, l'effet sur les abeilles sauvages peut se jouer plus précisément à deux niveaux :

- **Via des effets directs** sur les individus, influençant leur comportement et leur survie. Les abeilles sont en effet exposées à de nombreux pesticides pendant leur période de vol. Par exemple, les pesticides systémiques se diffusent dans tous les tissus végétaux et contaminent par ce biais les ressources en nectar et en pollen utilisées par les abeilles (Rortais et al., 2005), mais peuvent également se retrouver dans le sol via les traitements de semences et avoir ainsi un effet négatif sur la diversité d'abeilles (Main et al., 2021 ; Rundlöf et al., 2015). Les pesticides, dont les insecticides particulièrement, peuvent avoir à la fois des effets létaux et provoquer la mort des individus, ou avoir des effets sub-létaux en engendrant des troubles physiologiques (problèmes de fécondité, de développement larvaire, etc.) ou des troubles du comportement (impactant l'orientation, la capacité de recherche de nourriture et la mobilité) (Brittain et Potts, 2011 ; Straub et al., 2021). La plupart des études portant sur l'effet des pesticides sur les abeilles a été faite sur l'abeille domestique ou sur les bourdons (e.g. Bernauer, Gaines-Day et Steffan, 2015 ; Tamburini et al., 2021), mais encore peu d'études ont ciblé les communautés d'abeilles sauvages. La sensibilité des différentes abeilles sauvages à l'exposition de pesticides semble variée et inférieure en moyenne à celle de l'abeille domestique (Arena et Sgolastra, 2014). Cette sensibilité variable en fonction des espèces peut dépendre de leurs traits fonctionnels (Brittain et Potts, 2011). Par exemple, les petites espèces sont a priori plus sensibles aux insecticides que les grosses car elles ont un rapport surface/volume élevé qui augmente l'absorption par contact et un rayon de butinage plus court qui les rend plus vulnérables (ibid.). Parmi les pratiques agricoles dans la parcelle affectant directement les abeilles sauvages, le travail du sol a également un effet négatif via la destruction des nids (Shuler, Roulston et Farris, 2005 ; Williams et al., 2010).
- **De manière plus indirecte** via la diminution de la quantité de sites de nidification et de ressources florales dans les parcelles et les paysages. L'utilisation intensive d'herbicides et de fertilisants ainsi que le labour homogénéisent les communautés végétales et limitent par ce biais la disponibilité en ressources florales pour les abeilles dans les parcelles annuelles mais aussi dans les prairies permanentes (Bretagnolle et Gaba, 2015 ; Hudewenz et al., 2012 ; Isbell et al., 2013 ; Rollin et al., 2016). De même, les pratiques de gestion des prairies influencent la disponibilité des ressources et la diversité d'abeilles (Klimek et al., 2007 ; Kruess et Tscharntke, 2002 ; Tadey, 2015). La nidification des espèces terricoles est, elle, principalement défavorisée par le tassement des sols par la mécanisation (Potts et Willmer, 1997). Même si ses effets sont moins visibles car indirects, la disponibilité en ressources florales est un facteur extrêmement important dans la diversité et la structuration des communautés d'abeilles (Potts et al., 2003 ; Roulston et Goodell, 2011).

De nombreuses études ont évalué les effets des pratiques agricoles sur les abeilles sauvages non pas en se basant sur les pratiques séparément, mais en comparant deux types de production agricole : l'agriculture biologique et l'agriculture conventionnelle. Globalement, ces études ont trouvé une diversité d'abeilles sauvages plus importante dans les parcelles en agriculture biologique, notamment via une plus grande diversité de fleurs dans les parcelles et

une absence d'utilisation d'insecticides (Happe et al., 2018 ; Rundlöf, Nilsson et Smith, 2008). Cependant, les pratiques peuvent être variables au sein de ces deux types d'agriculture, ce qui limite la compréhension des effets de chacune d'entre elles, et ainsi l'appréhension des leviers permettant de limiter le déclin des abeilles sauvages.

De plus, l'effet des pratiques agricoles locales sur les abeilles dépend également du contexte paysager. De nombreuses études ont ainsi montré que les pratiques agricoles extensives augmentent la diversité de pollinisateurs au niveau local dans les paysages simples mais peu dans les paysages complexes (e.g. Batáry et al., 2011 ; Park et al., 2015 ; Rundlöf, Nilsson et Smith, 2008). La complexité du paysage semble donc permettre de limiter les effets négatifs des pratiques agricoles locales (figure 1.13), du moins pour les organismes mobiles (Tscharntke et al., 2005). Tscharntke et al. (2021) ont même récemment suggéré qu'augmenter la complexité du paysage aurait un effet favorable plus important sur les abeilles que la diminution de l'intensité des pratiques à l'échelle locale.

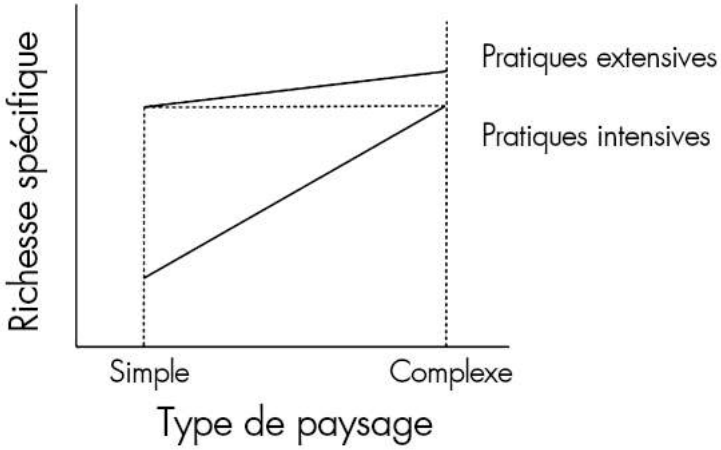

Figure 1.13 : Hypothèse de l'interaction entre paysage (simple vs. complexe) et pratiques locales (extensives vs. intensives) sur la richesse spécifique d'abeilles. Les lignes pleines montrent les différentes réponses, alors que celles en pointillé servent seulement d'orientation et indiquent que la diversité d'abeilles est plus haute lorsque les pratiques sont extensives, et que la complexité du paysage peut compenser les effets de l'agriculture intensive. Adapté de Tscharntke et al. (2005).

1.3.4 *Relations entre paysage, communautés d'abeilles sauvages et pollinisation*

Comme nous l'avons vu précédemment, l'hétérogénéité du paysage est un élément clé pour expliquer la structure des communautés, le fonctionnement des écosystèmes et les services associés. Ses effets sont cependant variables d'un taxon à l'autre, et pour un taxon donné. Les abeilles sauvages sont des « central place foragers », c'est-à-dire que les femelles reviennent toujours au même endroit (au nid) pour l'approvisionner en pollen et en nectar. Le plus souvent, les ressources alimentaires dans les paysages agricoles ne se trouvent pas dans les mêmes taches d'habitat que les sites de nidification et les femelles doivent rechercher ces ressources dans des taches distantes (Westrich, 1996). Elles sont de ce fait impactées par le paysage.

L'effet de la configuration des paysages agricoles sur les communautés d'abeilles sauvages et la pollinisation a été peu étudié (voir cependant Hass et al., 2018 ; Holzschuh, Steffan-Dewenter et Tscharntke, 2010 ; Hopfenmüller, Steffan-Dewenter et Holzschuh, 2014 ; Martin

et al., 2019). En complexifiant l'arrangement spatial des différents habitats dans le paysage, une configuration hétérogène du paysage engendre des variations dans la disponibilité spatiale et temporelle des ressources pour les abeilles sauvages, en jouant en théorie sur la distance entre les ressources, les opportunités de spillover et le potentiel de dispersion des espèces (Kremen et al. 2007, Martin et al. 2019). Cependant, cet effet sur les abeilles sauvages semble variable suivant les études, voire est parfois très faible (e.g. Holzschuh et al., 2010 ; Kennedy et al., 2013). De plus, la configuration et la composition du paysage sont souvent corrélées (Fahrig, 2003, 2013). Dans cette thèse, nous avons donc choisi de nous concentrer sur la composition du paysage.

L'effet de la composition des paysages sur les communautés d'abeilles sauvages a été souvent abordé via la complexité du paysage, c'est à dire la proportion d'habitats semi-naturels. Celle ci a été montrée à plusieurs reprises comme étant favorable à la diversité et à l'abondance d'abeilles sauvages (Eeraerts, Smagghe et Meeus, 2019 ; Garibaldi et al., 2011 ; Raderschall et al., 2021). Les habitats semi-naturels fournissent en effet des ressources florales et de nidification aux abeilles, et leur présence dans le paysage leur est donc nécessaire. Cependant, il y a des exceptions à l'impact positif de la complexité du paysage, car les pollinisateurs n'y répondent pas toujours positivement et l'effet peut varier selon l'habitat local dans lequel les communautés sont étudiées, l'échelle, la saison, ou la composition des communautés (Betts, Hadley et Kormann, 2019 ; Carré et al., 2009 ; Galpern et al., 2021 ; Holzschuh, Steffan-Dewenter et Tscharntke, 2008 ; Neumüller et al., 2020). Les paysages agricoles sont en effet dynamiques, et les abeilles sauvages sont des espèces mobiles utilisant différentes ressources et différents habitats au cours de leur cycle de vie (Mandelik et al., 2012). La prise en compte de la mosaïque paysagère dans son ensemble a permis de faire avancer la compréhension de l'effet du paysage sur les communautés d'abeilles sauvages (e.g. Bartual et al., 2019). Les études séparant les effets de différents types d'habitats en prenant en compte leurs proportions relatives sont cependant encore relativement rares.

Étant donné le peu d'informations existantes pour l'instant sur les liens entre chaque type d'habitat, les ressources qu'ils fournissent et leur effet sur les communautés d'abeilles, on peut les classer en trois groupes : les cultures, les habitats semi-naturels arborés et les habitats semi-naturels herbacés. Ceux ci sont les trois grands types d'utilisation du sol les plus courants dans les paysages agricoles français, et fournissent une variété de ressources pour les abeilles, à des échelles temporelles variées :

- **Les cultures** : leur intérêt pour les abeilles est très variable. Les cultures dites « entomophiles », comme le colza ou le tournesol mais aussi les vergers et les prairies temporaires entomophiles, fournissent une grande quantité de fleurs sur de grandes surfaces (Grab et al., 2017 ; Holzschuh et al., 2013). Au moment de la floraison, elles fournissent du pollen et surtout du nectar bénéfiques aux abeilles (Hemberger et al., 2020 ; Requier et al., 2015), et peuvent avoir également des effets positifs sur la diversité d'abeilles l'année suivante (Beyer, Gabriel et Westphal, 2021 ; Meersch et al., 2021). Cependant, la courte période de floraison de ces cultures entomophiles engendre souvent des périodes de disettes alimentaires ayant des effets négatifs sur la diversité, la survie et la reproduction des abeilles (Eeraerts et al., 2021a ; Horn et al., 2020), mais aussi indirectement sur le service de pollinisation (Schellhorn, Gagic et Bommarco, 2015). Dans les cultures non-entomophiles comme les céréales à pailles, les ressources florales sont limitées aux adventices (Bretagnolle et Gaba, 2015). Ces ressources sont donc souvent rares, et leur présence dépend principalement des pratiques de gestion de la parcelle, mais Requier et al. (2015) ont montré qu'elles pouvaient constituer jusqu'à 40% du régime de l'abeille domestique lorsque les cultures entomophiles ne sont pas en fleurs.

- **Les habitats semi-naturels herbacés**, dont font principalement partie les **prairies permanentes**. Dans cette thèse, nous considérons les prairies permanentes comme elles sont définies par la Politique Agricole Commune (PAC) et donc déclarées par les agriculteurs, c'est à dire une surface déclarée en herbe de manière ininterrompue pendant plus de cinq ans. Les prairies permanentes contiennent souvent une diversité importante d'espèces végétales, qui dépend en partie des pratiques de gestion comme la fauche ou le pâturage (Klimek et al., 2007). Ces pratiques peuvent affecter les communautés d'abeilles, notamment via la perturbation des interactions plantes-abeilles (Kruess et Tscharntke, 2002 ; Vanbergen et al., 2014). Néanmoins, de nombreuses études considérant les prairies permanentes ont montré leur fort intérêt pour les communautés d'abeilles dans les paysages agricoles, notamment via la fourniture de ressources florales et de nidifications (présence de sol nu pour les abeilles terricoles) qu'elles permettent (Lane et al., 2020 ; Larkin et Stanley, 2021 ; Ockinger et Smith, 2007). La présence de prairies dans le paysage alentour favorise également la diversité des communautés d'abeilles (Le Provost et al., 2020 ; Morandin et al., 2007), et peut permettre le spillover d'abeilles vers les cultures (Klaus et al., 2021).

  Encadré 4 : Prairie permanente
  Couvert végétal herbacé installé depuis de nombreuses années. La prairie permanente est caractérisée par une grande richesse d'espèces végétales spontanées en équilibre écologique sous l'effet conjoint du milieu et des pratiques agricoles. Ces dernières sont indispensables pour sa pérennité (fertilisation, pâturage et fauche). Elle se singularise des prairies semées par l'absence de travail du sol et la limitation des produits phytosanitaires, ce qui préserve la vie du sol et les nombreuses espèces animales qu'elle abrite. Theau et Choisis (2016)

- **Les habitats semi-naturels arborés**, qui comprennent entre autres les forêts et leurs lisières, les haies et les arbres isolés. Si l'importance des prairies pour fournir des ressources aux abeilles est connue depuis plusieurs années, le rôle des éléments arborés a été questionné plus récemment. La flore des haies et des lisières de forêts comprend des strates ligneuses et herbacées, et parfois une forte densité de buissons à fleurs qui sont plus rares dans d'autres éléments du paysage (Montgomery, Caruso et Reid, 2020 ; Morandin et Kremen, 2013b). Les habitats semi-naturels arborés sont importants pour les abeilles car ils fournissent des ressources florales riches en nectar et en pollens, des ressources non-florales nécessaires à la santé de certaines abeilles (Requier et Leonhardt, 2020), mais aussi des sites de nidification pour les abeilles terricoles et cavicoles (Bentrup et al., 2019 ; Morandin et Kremen, 2013b ; Proesmans et al., 2019a). Ces habitats semblent être favorables à une diversité d'abeilles sauvages, et notamment abritent des espèces peu communes qui, pour certaines, sont susceptibles de polliniser les cultures adjacentes (Castle, Grass et Westphal, 2019 ; Hannon et Sisk, 2009 ; Morandin et Kremen, 2013b). Ainsi, la présence d'habitats semi-naturels arborés dans le paysage soutient une diversité d'abeilles sauvages, et a indirectement un effet positif sur le potentiel de pollinisation des cultures (Dainese et al., 2017 ; Pfeiffer et al., 2019). En plus de fournir des ressources de nidification aux abeilles, un rôle important des habitats arborés est leur floraison sur une longue période de l'année. Ainsi, ils permettent de fournir des ressources aux espèces d'abeilles précoces et tardives, lorsque les autres habitats présents dans le paysage ne sont pas ou plus en fleurs (Bentrup et al., 2019 ; Bertrand et al., 2019). Aussi, quelques études ont montré que les ressources florales qu'ils fournissent permettent de limiter la disette alimentaire

des abeilles entre les périodes de floraison des cultures entomophiles (Requier et al., 2015 ; Timberlake, Vaughan et Memmott, 2019). Cependant, nombreuses de ces études faisant ressortir le rôle des habitats semi-naturels arborés sur les abeilles ont focalisé sur l'abeille domestique ou sur les bourdons (e.g. Eckerter et al., 2020 ; Pfeiffer et al., 2019), et étudient souvent des paramètres démographiques. Encore trop peu d'études ont ciblé les communautés d'abeilles sauvages, en étudiant notamment leur diversité. Celles ci semblent avoir des exigences alimentaires différentes de celles des espèces eusociales que sont les bourdons et l'abeille domestique, et il est donc important de comprendre comment la présence d'habitats arborés dans un paysage peut y répondre. Par ailleurs, une grande partie de ces études est focalisée sur les haies, mais les lisières de forêts ont été peu étudiées et la présence d'abeilles en intérieur de forêt est, elle, quasiment non documentée.

2

OBJECTIFS DE LA THÈSE ET QUESTIONS DE RECHERCHE

La littérature s'accorde aujourd'hui sur l'effet majeur de la perte d'habitats et de l'intensification des pratiques agricoles sur le déclin des abeilles sauvages (Potts et al., 2010a). Ces deux facteurs de déclin ont un effet sur la diversité et la continuité des ressources florales dans le paysage, vitales pour les abeilles. Parmi les habitats semi-naturels qui participent favorablement au maintien d'une diversité d'abeilles sauvages en milieu agricole, les habitats arborés semblent avoir un rôle clé qui est encore peu connu, notamment le rôle complémentaire qu'ils peuvent jouer vis à vis des autres habitats.

L'ambition de cette thèse est donc d'améliorer les connaissances sur le rôle des habitats semi-naturels arborés des paysages agricoles sur trois facteurs susceptibles d'influencer les communautés d'abeilles sauvages :

- La fourniture d'une diversité de ressources florales
- La continuité temporelle des ressources florales
- La compensation de l'effet négatif de l'utilisation de pesticides dans les cultures

Nous adopterons pour cela une approche taxonomique, fonctionnelle et temporelle, en considérant deux niveaux : local et paysager.

Dans les différents chapitres de la thèse, les hypothèses suivantes seront testées :

1. Spécificité des habitats arborés pour les abeilles sauvages. Les habitats arborés, comme les haies et lisières de forêts, soutiennent des communautés d'abeilles sauvages spécifiques[10]. Ces habitats fournissent des ressources florales spécifiques, favorables à la présence d'une diversité d'abeilles. chapitre 4

2. Complémentarité temporelle des ressources florales dans les mosaïques paysagères complexes. Les habitats présents dans les paysages agricoles fournissent des ressources florales à des moments différents. Les paysages composés d'une diversité d'habitats et qui contiennent des HSN arborés fournissent des ressources florales plus stables dans le temps. Ces paysages abritent une plus grande diversité d'abeilles sauvages et favorisent les espèces précoces ou à cycle long. chapitre 5

3. Interactions entre la complexité du paysage et les pratiques dans les parcelles. L'effet des pratiques agricoles sur la diversité d'abeilles sauvages dans les cultures et leur potentiel de pollinisation varie en fonction de la composition du paysage. Les HSN arborés jouent un rôle clé dans l'atténuation des effets négatifs des pratiques agricoles sur les abeilles. chapitre 6

4. Paysages et pratiques comme filtres fonctionnels. L'intensité des pratiques associée à la composition du paysage affectent la composition fonctionnelle des communautés d'abeilles sauvages. chapitre 7

10 Dans cette thèse, le terme « spécifique » est utilisé pour décrire une espèce échantillonnée ou présente dans un seul type d'habitat.

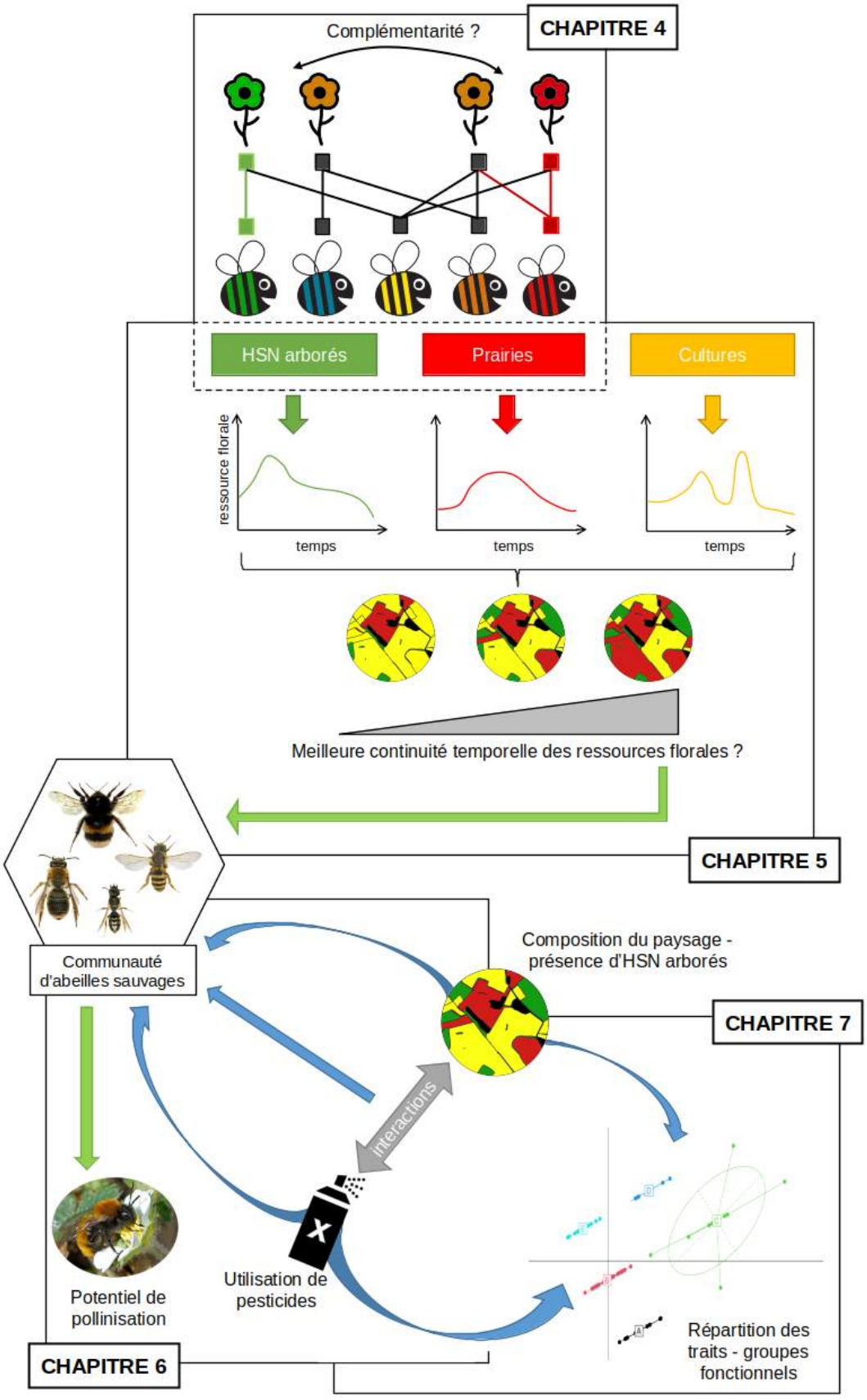

Figure 2.1 : Schéma de synthèse des différentes hypothèses testées dans les chapitres de la thèse

3

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'ensemble des données traitées dans cette thèse ont été récoltées dans le cadre de plusieurs projets, entre 2013 et 2019. Nous présenterons ici le site d'étude dans lequel l'ensemble des projets a été mené, et les protocoles utilisés pour la récolte des données seront détaillés. Nous présenterons ensuite les méthodes utilisées dans le cadre de cette thèse pour utiliser l'ensemble de ces données, construire les bases de données et gérer les différences de protocoles. Enfin, le projet de terrain initialement prévu durant cette thèse pour le printemps 2020 sera présenté. Ce projet n'a pas pu avoir lieu en raison du confinement dû à la crise sanitaire.

3.1 Le site d'étude « Vallées et Coteaux de Gascogne »

Les données de terrain ont été récoltées dans le site atelier « Vallées et Coteaux de Gascogne », faisant partie depuis 2017 de la LTSER (Long-Term Socio-Ecological Research) Zone Atelier PYGAR (Ouin et al., 2022) (figure 3.1). Située à environ 60 km au sud-ouest de Toulouse, cette région est caractérisée par une alternance de vallées et coteaux orientés Est-Ouest parallèles à la chaîne pyrénéenne. Le maintien d'exploitations en polyculture-élevage contribue à préserver une mosaïque paysagère hétérogène composée principalement de cultures annuelles, de prairies et d'éléments boisés (Figure 1). Les grandes cultures sont principalement situées dans les fonds de vallées et les prairies permanentes dans les pentes (Choisis et al., 2010). Malgré l'agrandissement des parcelles dû à l'intensification agricole depuis les années 60, les éléments boisés (bois, haies) sont encore très présents dans cette région (figure 3.2) car ils sont associés à la permanence du système social dit « à maison » (Sourdril et al., 2012).

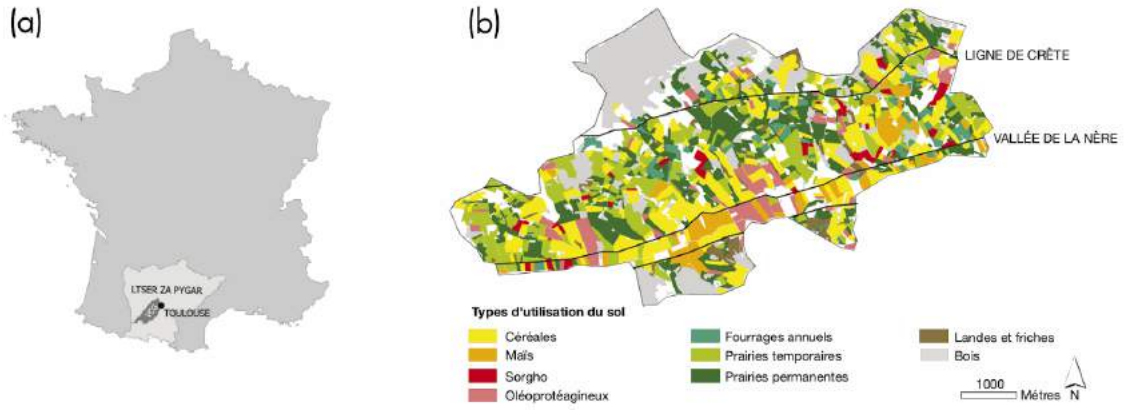

Figure 3.1 : Localisation du site d'étude « Vallées et Coteaux de Gascogne » (VCG) dans la Zone Atelier PYGAR (LTSER ZA PYGAR) (d'après Ouin et al., 2022) (a) et principaux types d'utilisation des sols en 2006 autour d'une vallée et d'une ligne de crête dans la zone d'étude (d'après Choisis et al., 2010) (b).



Figure 3.2 : Photographie d'un bois typique des coteaux de Gascogne.

3.2 Protocoles d'échantillonnage et de récolte de données

3.2.1 *Sélection et composition des paysages*

Dans les chapitre 5, chapitre 6 et chapitre 7 de cette thèse, nous étudierons l'effet de la composition du paysage, et notamment de la proportion d'HSN arborés et herbacés, sur les communautés d'abeilles sauvages. Nous avons pour cela sélectionné les différents paysages étudiés dans chacun des chapitres pour obtenir un gradient de proportion de forêt dans un rayon de 500 m autour du point étudié (figure 3.3a). Nous avons également cherché à avoir un gradient de proportion de prairie permanente dans les paysages (figure 3.3b), en décorrélant autant que possible la proportion de forêt et de prairie permanente (figure 3.3c). Réduire la corrélation entre ces deux descripteurs paysagers, tout en cherchant à avoir une gamme de variation la plus grande possible au sein de chaque descripteur, permet de se placer dans les conditions statistiques requises pour étudier les effets propres et les interactions entre ces variables paysagères et des variables écologiques (Pasher et al., 2013). L'obtention de ces gradients a été facilitée par le fait que la plupart des projets desquels sont issues les données avaient d'ores et déjà sélectionné les paysages sur un gradient de proportion d'HSN dans un rayon de 500 m. Ce rayon est souvent utilisé pour étudier l'effet du paysage sur les abeilles sauvages, et il a été choisi parce qu'il a été montré que le contexte paysager affecte la plupart des espèces des communautés d'abeilles à des échelles spatiales relativement petites, dans un rayon de 300 à 750 m (Steffan-Dewenter et al., 2002). De plus, sur la base de l'ensemble des abeilles sauvages observées dans la zone d'étude entre 2013 et 2019, les Distance Inter-Tégulaires des espèces nous ont permis de prédire une distance d'effet du paysage moyenne de 502 m (Desaegher, Sheeren et Ouin, soumis).

3.2.2 *Abeilles sauvages et pollens*

3.2.2.1 *Communautés d'abeilles sauvages dans les HSN et identification des pollens*

Dans le chapitre 4, nous étudierons les communautés d'abeilles sauvages présentes dans différents types d'HSN. Les abeilles étudiées dans ce chapitre ont été capturées entre le 20

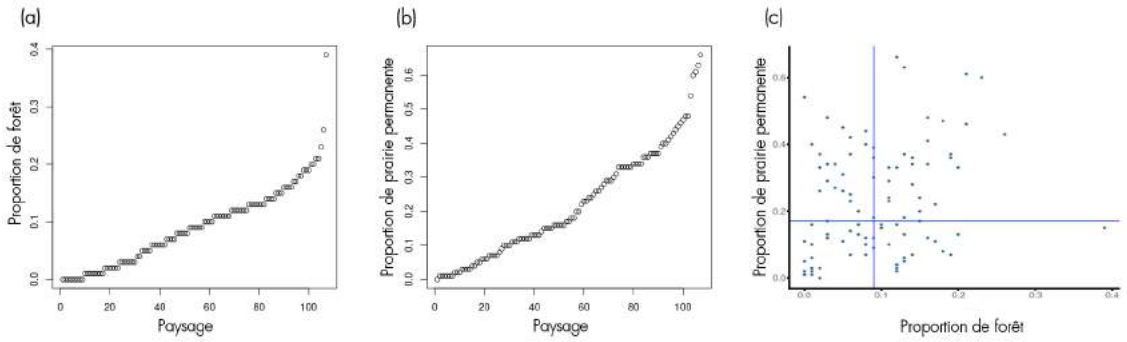

Figure 3.3 : Exemple de composition des paysages étudiés dans le chapitre 6 de la thèse, avec un gradient de proportion de forêt (a), un gradient de proportion de prairie permanente (b), et un graphique montrant la position des 107 paysages en fonction de leur composition en forêt et en prairie permanente (c). La ligne verticale correspond à la médiane de proportion de forêt dans les 107 paysages, et la ligne horizontale à la médiane de proportion de prairie permanente.

mai et le 21 juin 2016 à l'aide d'un filet à insectes le long de transects dans chaque point d'échantillonnage. Les abeilles ont été chassées pendant 10 min, sans compter le temps de capture et de préparation de chaque individu. Les transects, d'une longueur de 100 m et d'une largeur de 5 m, étaient situés au milieu des prairies et en bordure des forêts et des haies. La méthode du filet a été choisie pour permettre le stockage individuel de chaque abeille, afin d'étudier les pollens que chaque individu transportait, et éviter le transfert de pollen entre les spécimens. Dans les prairies, pour éviter un effet de bordure, les transects étaient situés à au moins 10 m d'une bordure. L'échantillonnage était réalisé entre 9h30 et 17h, à une température supérieure à 17°C, mais la température pouvait descendre à 13°C par temps ensoleillé, sans vent et sans nuages (Pollard, 1977). Chaque abeille sauvage capturée était placée individuellement dans un flacon contenant du papier imbibé d'acétate d'éthyle. Elle était ensuite montée et identifiée à l'espèce par deux spécialistes (Rémi Rudelle et David Genoud) de l'identification des abeilles sauvages, sur la base de leur collection de référence d'abeilles et de la littérature taxonomique (Atlas Hymenoptera, 2020 ; Observatoire des abeilles, 2020). Après identification, seules les femelles des espèces les plus abondantes (>4 individus sur l'ensemble des données) ont été envoyées pour la détermination du pollen porté par les abeilles (par Johanna Villenave-Chasset).

Les grains de pollen ont été collectés sur le corps de chaque abeille à l'aide d'une pince fine et d'un pinceau humidifié, et déposés directement dans une goutte d'eau placée sur une lame de microscope. Les grains de pollen de chaque individu étaient observés au microscope optique × 400 et identifiés au niveau du genre ou de l'espèce en se basant sur la collection de référence de pollen de l'INRAe du Magneraud (Vialatte et al., 2017 ; Villenave et al., 2005).

3.2.2.2 *Communautés d'abeilles sauvages en bordure de céréales d'hiver*

Les communautés d'abeilles principalement visées par cette thèse (chapitre 5, chapitre 6 et chapitre 7) étaient celles présentes en bordure de culture de céréales d'hiver au mois de mai. Le choix de cette communauté est justifié par l'hypothèse que les abeilles capturées en bordure de parcelles de céréales d'hiver au printemps sont probablement en transit (contrairement à un échantillonnage dans des habitats où les abeilles sauvages peuvent boucler l'ensemble de leur cycle biologique) et constituent ainsi un échantillon de la communauté présente et circulante dans les paysages. De plus, ces abeilles capturées dans les bords de champ sont potentiellement celles qui peuvent utiliser les ressources florales des plantes cultivées et leurs

adventices, et assurer la pollinisation des cultures entomophiles présentes dans le paysage. Nous faisons ainsi l'hypothèse qu'une communauté d'abeilles sauvages diverse et abondante en bordure de culture indique à la fois un bon état des communautés présentes à l'échelle du paysage, sans doutes plus résilientes et résistantes aux changements environnementaux et pouvant assurer la pollinisation des plantes cultivées mais aussi des plantes sauvages (Hoehn et al., 2008 ; Klein, Steffan–Dewenter et Tscharntke, 2003).
Les abeilles étudiées en bordure de culture de céréales d'hiver ont été collectées entre mi-avril et fin mai, de 2013 à 2019. Elles ont été capturées à l'aide de trois « pièges à noyade », des coupelles en plastique colorées de 15 cm de diamètre et 7 cm de hauteur, situées sur un poteau planté sur la limite champs/bordure du champs (figure 3.4). En 2013 et 2014, les trois coupelles étaient sur trois poteaux éloignés de 25 m les uns des autres, en suivant la bordure. A partir de 2015, les trois bols étaient placés sur le même poteau. Nous avons utilisé trois couleurs de pièges (peinture UV bleue, jaune et blanche). Les pièges étaient remplis aux 2/3 d'eau, avec une petite quantité de savon pour briser la tension de surface. La hauteur des pièges sur le poteau était ajustable en fonction du couvert végétal (10 à 120 cm). Les pièges étaient placés à la limite du champ pendant quatre jours en 2013 et trois jours les autres années. Comme pour les abeilles chassées au filet, les individus capturés étaient identifiés à l'espèce ou au genre par des spécialistes.



Figure 3.4 : Photographie de trois bols colorés placés en bordure de champs de céréale.

3.2.3 *Plantes*

Les données botaniques utilisées dans cette thèse ont été récoltées dans différents types d'habitats et selon différents protocoles d'inventaire.

- Pour les données utilisées dans le chapitre 4, datant de 2016, les relevés dans les haies, lisières de bois et prairies permanentes comprenaient des observations d'abondance-dominance des plantes vasculaires selon l'échelle de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1955), et ont été effectués comme suit :
  - Pour les prairies permanentes (relevés réalisés en 2015 et 2016) : en déambulant librement dans la prairie, dans une zone écologiquement homogène, pendant environ 15 minutes.
  - Pour les haies (relevés réalisés en 2016) : le long d'un transect de 25 m de part et d'autre de la haie, à 10 m du début de la haie pour éviter l'effet bordure (figure 3.5). Les espèces présentes étaient notées pour les trois strates (arborescente > 3 m, 1 m < arbustive < 3 m et herbacée < 1 m). La strate arborée était considérée comme commune aux deux côtés de la haie.
  - Pour les lisières de forêts (relevés réalisés en 2016) : le long d'un transect de 50 m, à 10 m du début de la lisière. Les espèces présentes dans les trois strates étaient également relevées (figure 3.5).

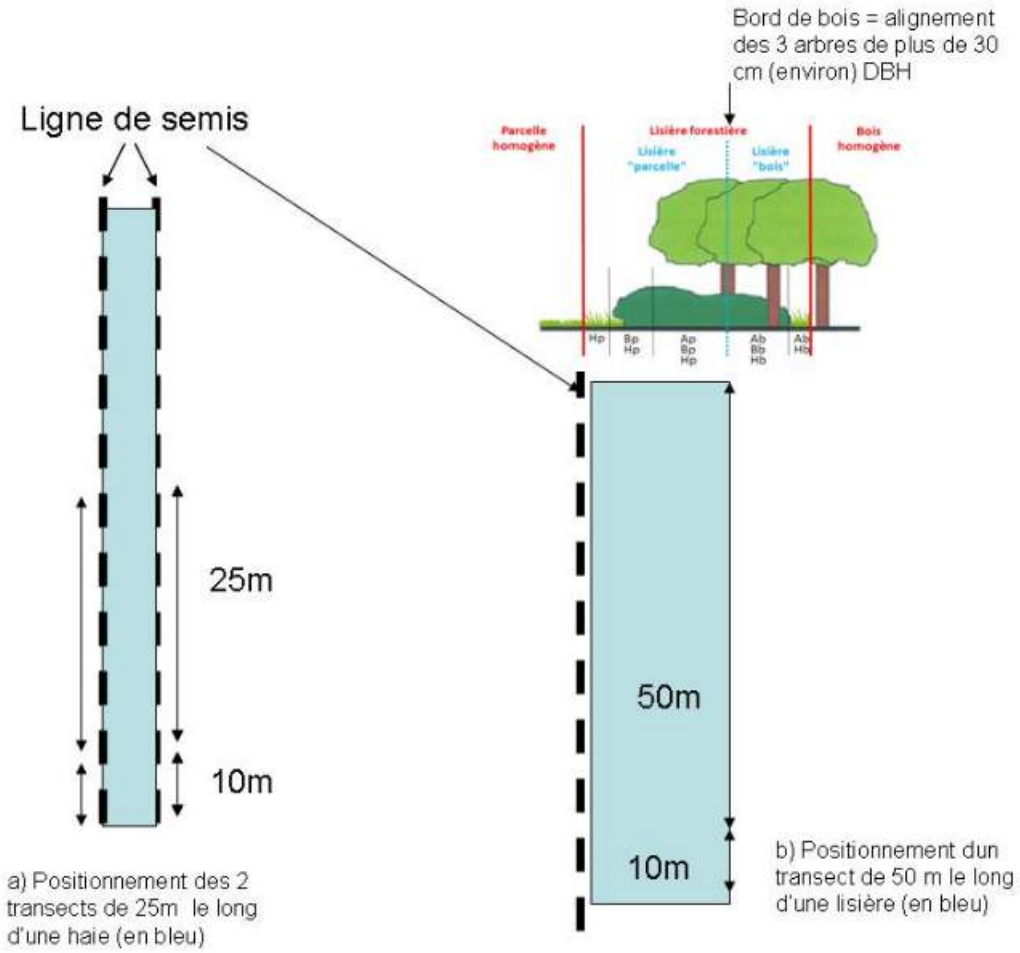

Figure 3.5 : Positionnement des transects de relevés botaniques le long a) d'une haie ou b) d'une lisière.

Une haie est ici définie comme un alignement d'arbres entre deux parcelles cultivées (cultures annuelles ou prairies permanentes). Sur un même côté, il ne peut y avoir qu'un type de culture. Une haie est souvent accompagnée d'une bande herbeuse et d'une strate buissonnante. Une lisière est définie comme la limite entre un espace boisé et un espace cultivé. Elle est à l'interface d'un bois et d'un champ cultivé ou d'une prairie et présente une orientation constante. Elle est souvent accompagnée d'une bande herbeuse et d'une strate buissonnante. Une prairie permanente est un couvert végétal herbacé, installé depuis de nombreuses années, n'ayant pas été travaillé ou retourné depuis plus de 5 ans.

- Pour les données botaniques dans les parcelles cultivées (céréales), deux protocoles ont été utilisés :
  - En 2013 et 2014, dans cinq quadrats de 4 m^2, répartis tous les 10 m sur un transect parallèle à la bordure, et à au moins 25 m de celle-ci. Le pourcentage de recouvrement de chaque espèce était relevé dans chaque quadrat.
  - A partir de 2015, dans dix quadrats de 50 x 50 cm, positionnés tous les 5 mètres sur une bande située à 50 m de la bordure de la parcelle et perpendiculaire au sens du semis. En fonction des années, soit le pourcentage de recouvrement de chaque espèce était relevé, soit l'ensemble des espèces était identifié mais le recouvrement n'était estimé que pour l'espèce dominante.

La différence importante entre ces deux protocoles nous a amené à mettre en œuvre dans le chapitre 6 une méthode pour recalculer des valeurs de richesse spécifique d'adventices équilibrées entre les protocoles. Cette démarche est présentée en annexe C, section C.1.

- Pour les données botaniques utilisées dans le chapitre 5, issues de relevés dans quatorze types d'occupation du sol différents, plusieurs protocoles ont été utilisés. Cependant, ils ne seront pas détaillés ici car nous n'avons dans ce chapitre considéré que la moyenne de recouvrement d'espèces en fleurs dans 1 m^2 de relevé, que l'on a considérée décorrélée du protocole ou de la surface échantillonnée.

3.2.4 *Potentiel de pollinisation*

Des données de « potentiel de pollinisation » ont été utilisées dans le chapitre 6 de cette thèse. Elles correspondent à une estimation expérimentale du niveau de pollinisation entomophile, via l'utilisation de phytomètres (Steffan-Dewenter, Münzenberg et Tscharntke, 2001 ; Steffan-Dewenter et Tscharntke, 1999). Les phytomètres sont des plantes sentinelles permettant de mesurer le niveau de pollinisation en étant placées une courte période sur le terrain après avoir été produites en conditions contrôlées.

Dans les projets dont sont issues les données de potentiel de pollinisation utilisées, deux phytomètres différents ont été choisis. En 2014, la pollinisation a été mesurée à l'aide de pétunias, et les années suivantes en utilisant des fraisiers de variété Korona. Ce cultivar est considéré comme le plus dépendant de la pollinisation entomophile parmi les cultivars que l'on trouve aisément auprès des horticulteurs (Klatt et al., 2014).

Les plantes en pot étaient maintenues dans des tentes « insect-proof » (ou de la moustiquaire en 2014), permettant d'empêcher leur contact avec des insectes jusqu'à leur floraison (figure 3.6a). A ce moment là, les fleurs déjà ouvertes étaient marquées à l'aide d'un scotch imperméable bleu. Les pots étaient ensuite déposés en bordure de chaque parcelle de céréales :

- En 2014, trois plants de pétunia étaient déposés par parcelle, dont deux exposés à la pollinisation et un ensaché dans de la gaze pour empêcher l'accès des pollinisateurs mais maintenir ce plant dans les mêmes conditions climatiques que les plants ouverts.
- Les années suivantes, quatre fraisiers étaient déposés dans la parcelle, dont deux exposés et deux ensachés (figure 3.6b).

Les plantes étaient disposées dans des plateaux contenant un litre d'eau pour leur irrigation.

Après 3 jours d'exposition, les plants étaient ramenés au laboratoire et les fleurs ouvertes pendant ces trois jours marquées d'un scotch rouge puis placés dans les tentes insect-proof jusqu'à la la fin de la fructification. Le marquage au scotch permettait de distinguer les fleurs ayant été pollinisées sur les parcelles étudiées des autres fleurs s'étant ouvertes après l'expérimentation. Après une phase de maturation :

- En 2014, les fruits de pétunia issus des fleurs marquées étaient récoltés et séchés en étuve pendant 72 heures. Chaque fruit était ensuite décortiqué et le nombre de graines fertiles par fruit était calculé via un produit en croix, en pesant 10 graines fertiles par fruit et en pesant le total des graines. Le succès de pollinisation était mesuré par le nombre moyen de graines par fruit à l'échelle des phytomètres (« seed set », Steffan-Dewenter, Münzenberg et Tscharntke, 2001 ; Steffan-Dewenter et Tscharntke, 1999), qui est fortement corrélé à un dépôt de pollen efficace, c'est-à-dire menant à la fécondation du maximum d'ovules contenus dans les ovaires de la plante.

- Après 2014, les fraises mures étaient récoltées puis pesées le jour même (figure 3.6c). Le développement du fruit du fraisier est contrôlé par les akènes (Nitsch, 1950). Les akènes doivent être fertilisés afin de fournir de l'auxine, une hormone végétale qui assure la croissance de la plante. Si les fleurs sont bien pollinisées, elles produisent des gros fruits bien formés, alors que si elles n'ont pas été pollinisées par les insectes, les fruits sont déformés et plus petits (figure 3.6d).

Les plantes ensachées servaient à mesurer la dépendance des phytomètres à la pollinisation entomophile, mais également à mesurer la pollinisation réellement fournie par les insectes sur chaque site. Le « potentiel de pollinisation » en bord de culture correspondait donc à la différence entre la production (nombre de graines de pétunias ou poids des fraises) des plantes libres et celle des plantes ensachées (la production de celles ci étant lié à l'autopollinisation et la pollinisation anémophile).

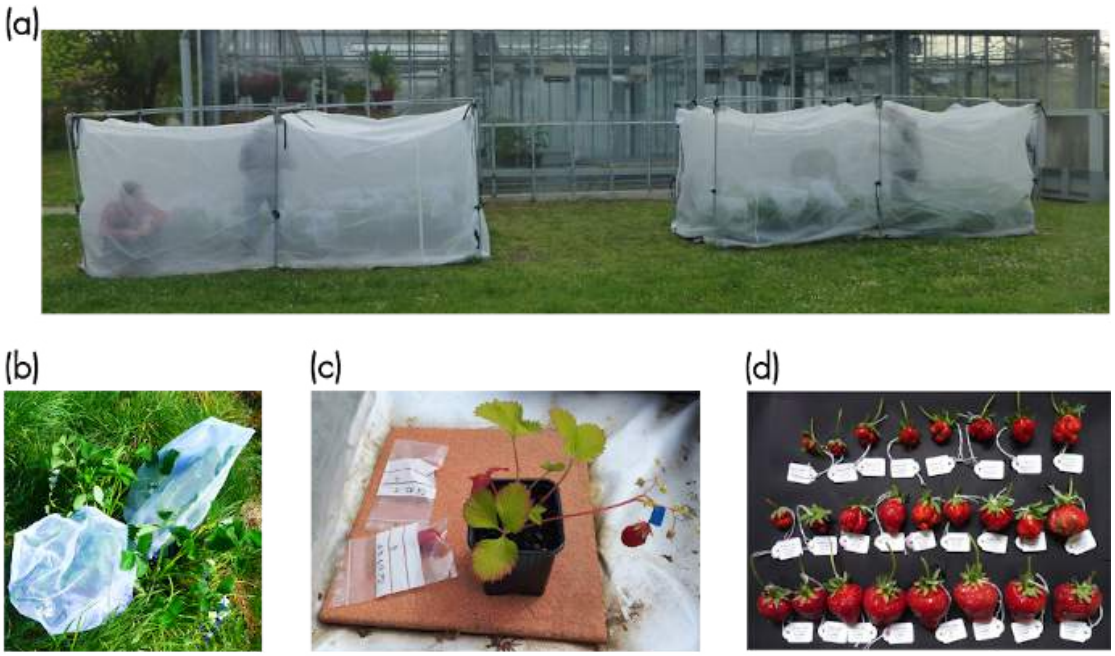

Figure 3.6 : Photographies de la méthode utilisée pour mesurer la pollinisation via des fraisiers. (a) Les tentes « insect-proof », (b) les quatre fraisiers en bordure de culture, dont deux ensachés et (c) la récolte des fraises à maturité. (d) Photographie de la taille des fraises en fonction des modes de pollinisation (d'après Requier et Le Féon, 2016). La rangée du haut correspond à des fraises seulement auto-fécondées, celles du milieu ont également reçu une pollinisation anémophile (par le vent), et les fraises de la rangée du bas ont, en plus, été pollinisées par les insectes. *Photos : A. Ouin, J. Rivers-Moore, N. Morison et M. Harruis.*

3.2.5 *Pratiques agricoles*

Les pratiques des agriculteurs ont été recueillies via des enquêtes standardisées. Dans ces enquêtes, les agriculteurs devaient fournir des informations sur diverses pratiques : les différents pesticides utilisés ainsi que leur dose et fréquence d'utilisation, la fréquence et la quantité de fertilisation organique et minérale, ainsi que d'autres pratiques comme le travail du sol ou la gestion des bordures, non utilisées dans cette thèse.

3.3 Mobilisation de jeux de données et constitution de bases de données

L'ensemble des protocoles décrits précédemment pour échantillonner la biodiversité ou renseigner des pratiques ont été mis en place dans le cadre d'autres projets, et par des personnes extérieures à cette thèse. Un avantage du lien entre l'UMR DYNAFOR et la zone d'étude à long terme « Vallées et Coteaux de Gascogne » est la possibilité de mettre en place un grand nombre de projets dans la même zone, et d'avoir accès à de nombreuses données sur plusieurs années. Cependant, la multiplication des projets rend la gestion et la cohésion des données entre projets parfois complexe. Une partie importante de cette thèse a donc consisté à regrouper, nettoyer et standardiser l'ensemble des données d'abeilles sauvages récoltées par l'UMR DYNAFOR depuis 2013 dans le cadre de divers projets, ainsi que des données liées à ces relevés (botanique, pratiques, paysage, localisation, etc.).

3.3.1 *Données liées aux abeilles*

3.3.1.1 *La BDD abeilles sauvages*

Après compilation des données et nettoyage, la base de données (BDD) abeilles de l'UMR DYNAFOR comprend des relevés liés à quatre projets différents, dont certains sont liés à un suivi annuel d'une vingtaine de parcelles dans le cadre du réseau SEBIOPAG (Ricci et al., 2019) mis en place pour 10 ans à partir de 2014 chaque année dans les mêmes parcelles. La base de données complète contient 8948 abeilles sauvages de 171 espèces et 18 genres différents, 63% des individus appartenant au genre Lasioglossum. Ces abeilles ont été capturées entre 2013 et 2019 lors de 614 relevés différents, dont 74 ont été effectués au filet.

3.3.1.2 *La BDD de traits fonctionnels d'abeilles sauvages*

Sur les 171 espèces de la BDD d'abeilles, 137 étaient présentes dans les données utilisées dans les chapitre 5, chapitre 6 et chapitre 7 de cette thèse, dans lesquels nous nous sommes posé des questions liées aux traits fonctionnels des espèces. Une base de données de traits fonctionnels a donc été constituée pour ces 137 espèces. Cette BDD contient des informations sur six traits écologiques et d'histoire de vie des espèces, impliqués dans la réponse à des facteurs environnementaux ou pouvant influencer l'efficacité de pollinisation : la socialité, la localisation du nid, la taille du corps, la spécialisation alimentaire, le début et la longueur de la période de butinage (tableau 3.1). La taille du corps est estimée par la distance inter-tégulaire, qui est fortement corrélée à la taille du corps et détermine l'aire de butinage des espèces (Greenleaf et al. 2007). Les informations relatives à ces six traits fonctionnels ont été trouvées dans la littérature, notamment dans les articles de Bommarco et al. (2010), Carrié (2016), Fortel et al. (2014), Gérard et al. (2018), Kratschmer, Kriechbaum et Pachinger (2018), Kratschmer et al. (2018, 2019) et Le Féon (2010). Certaines valeurs manquantes ont été complétées par des connaissances d'expert (Genou, D. com. pers.). Si une valeur de trait différait pour un taxon entre différentes sources, la valeur la plus fréquente était conservée dans notre base de données.

Table 3.1 : Traits présents dans la BDD de traits fonctionnels d'abeilles sauvages et leurs définitions.

Trait	**Catégories ou unité**	**Définitions**
Distance inter-tégulaire (DIT)	mm.	Distance entre les deux tegulae, ou largeur du thorax. Permet d'évaluer la distance de vol de l'espèce.
Socialité	Sociale	Espèces grégaires à eusociales.
	Solitaire	Femelle fertile construit son propre nid et nourrit sa progéniture.
Localisation du nid	Terricole	Creuse son nid dans le sol.
	Cavicole	Niche dans des cavités, des tiges de plantes, du bois mort ou construit sur des structures.
Spécialisation alimentaire (lectisme)	Polylectique	Récolte le pollen d'une large gamme de fleurs.
	Oligolectique	Spécialiste d'un genre ou d'une famille de plantes, voire parfois de plusieurs familles.
Début de la saison de butinage	Numéro du mois (1 à 12)	Mois d'émergence de la femelle adulte.
Durée de la saison de butinage	Nombre de mois (1 à 12)	Nombre de mois de présence de femelles adultes entre l'émergence et la fin du stage « imago ».

3.3.2 *Les données botaniques*

3.3.2.1 *Données botaniques*

De la même manière que les abeilles, de nombreux échantillonnages botaniques ont été effectués depuis 2013, sur les points de capture des abeilles mais également ailleurs. Les projets, parfois en lien avec d'autres laboratoires et d'autres pays, impliquaient l'utilisation de protocoles différents. De plus, certaines de ces données n'avaient encore jamais été exploitées, donc ont nécessité un important nettoyage préalable (corrections, mise en forme, etc.). En tout, dans la thèse, des données botaniques de 844 points différents ont été utilisées, échantillonnées dans quatorze types d'habitats différents.

3.3.2.2 *Données de traits fonctionnels*

Pour le chapitre 5, des données étaient nécessaires sur la phénologie des plantes à fleurs présentes dans différents types d'habitats. Une BDD de traits botaniques a donc été créée pour 608 espèces présentes dans les relevés botaniques effectués dans les coteaux de Gascogne. La phénologie de floraison (mois de début et de fin de floraison) est issue de la base de données BaseFlor (Julve, 1998). Cette base de données concerne la flore française et a donc été privilégiée pour la phénologie. Pour les espèces non répertoriées dans BaseFlor et pour d'autres dont la phénologie n'était pas donnée, la période de floraison a été déterminée à l'aide des bases de données EcoFlora (Fitter et Peat, 1994) et BiolFlor (Klotz et al., 2002). Le mode de pollinisation a également été extrait de la BDD BiolFlor. Il nous a permis de définir les différents vecteurs de pollinisation pour chaque espèce, et l'importance de la

pollinisation par les insectes. Les traits utilisés dans les bases de données BiolFlor et Ecoflora ont été extraits à l'aide de la base de données de traits végétaux TRY (Kattge et al., 2020).

3.4 Projet d'étude de la dynamique temporelle de la ressource florale

Pour étudier la continuité temporelle des ressources florales dans le paysage, nous avions préparé une campagne d'observations de terrain dans les coteaux de Gascogne. Le projet était d'échantillonner tous les mois, de mars à septembre, dans 45 points différents : 15 lisières de bois, 15 prairies permanentes et 15 haies. Des relevés botaniques devaient être effectués tous les mois dans ces habitats (soit sept relevés), et des bols colorés pour piéger les abeilles devaient être posés un mois sur deux (soit quatre piégeages). Nous souhaitions par ce biais évaluer la phénologie réelle de floraison dans chaque type d'habitat pendant une grande partie de la saison, mais aussi identifier les espèces d'abeilles sauvages fréquentant ces HSN au cours du temps. Nous cherchions ainsi à comprendre le lien entre l'abondance et la répartition spatiale et temporelle des ressources florales et les communautés d'abeilles. Suite à plusieurs mois de préparation, de sélection des points (correspondant aux critères de composition du paysage, d'orientation des éléments arborés et de type de parcelle adjacente à ces éléments), de rédaction des protocoles, de communication avec les agriculteurs et d'organisation avec les équipes prêtes à partir sur le terrain, ce projet a été annulé en mars 2020 suite aux annonces de pandémie, à quelques jours de son commencement. Nous avons cependant tout de même cherché à répondre aux mêmes questions dans le chapitre 5, en utilisant des données botaniques déjà échantillonnées par le passé, et en se basant sur la phénologie théorique des espèces pour modéliser la fourniture de ressources florales dans le temps pour chaque type d'habitat.

Deuxième partie

LE RÔLE ESSENTIEL DES HABITATS ARBORÉS POUR FOURNIR DES RESSOURCES FLORALES ET SOUTENIR LA DIVERSITÉ DES COMMUNAUTÉS D'ABEILLES SAUVAGES DANS LES PAYSAGES AGRICOLES

PRÉFACE AU CHAPITRE 4

Avant propos Afin de comprendre le rôle des habitats semi-naturels (HSN) arborés pour soutenir une diversité d'abeilles sauvages dans les paysages agricoles, nous nous sommes tout d'abord concentrées sur les communautés d'abeilles et de plantes hébergées par ces HSN, comparé aux HSN herbacés.

Contexte La perte d'HSN dans les paysages agricoles affecte les abeilles sauvages, souvent de manière négative. Cependant, la façon dont les communautés d'abeilles réagissent varie et n'est pas toujours claire. Jusqu'à présent, peu d'études ont utilisé des descripteurs précis pour comprendre ces effets.

Objectifs Notre objectif était de comprendre les influences respectives et complémentaires de différents habitats arborés et herbacés sur les communautés d'abeilles sauvages.

Méthodes Nous avons sélectionné trente paysages de 500 m de rayon sur un gradient de pourcentage de HSN arborés dans le sud-ouest de la France. Dans chaque paysage, nous avons échantillonné des abeilles sauvages au printemps 2016 et des plantes aux printemps 2015 et 2016 en lisière de bois, dans une haie et dans une prairie permanente. Le pollen transporté par les espèces d'abeilles les plus abondantes a été collecté et identifié.

Résultats En utilisant les indices de diversité beta, nous avons trouvé que la composition des communautés d'abeilles sauvages différait entre les trois types d'HSN, et surtout entre les HSN herbacés et arborés. Sur la base de l'indice de sélection de Jacobs, nous avons montré que le pollen de certaines espèces de plantes enregistrées dans les HSN arborés était sélectionné de manière préférentielle par les abeilles sauvages. En étudiant l'impact de la perte de chaque type d'HSN sur le réseau global d'interactions abeilles-pollens, nous avons constaté que les HSN arborés contribuaient à sa résilience, permettant des interactions plantes-abeilles spécifiques.

Conclusion Nos résultats soulignent la contribution non négligeable des HSN arborés à la diversité d'abeilles sauvages dans les paysages agricoles, et donc l'importance de maintenir différents types de HSN.

Mots clés habitats semi-naturels, abeilles sauvages, habitats arborés, prairies permanentes, communautés d'abeilles, pollen, réseau d'interaction

4

WOODED SEMI-NATURAL HABITATS COMPLEMENT PERMANENT GRASSLANDS IN SUPPORTING WILD BEE DIVERSITY IN AGRICULTURAL LANDSCAPES

Rivers-Moore, J., Andrieu, E., Vialatte, A., and Ouin, A. (2020). Wooded Semi-Natural Habitats Complement Permanent Grasslands in Supporting Wild Bee Diversity in Agricultural Landscapes. Insects, 11(11), 812. doi:10.3390/insects11110812

Simple summary

Loss of semi-natural habitats in agricultural landscapes negatively affects wild bees. These pollinators are, however, very important in agricultural landscapes as they enable the pollination of crops and wild plants. The aim of this study was thus to understand the respective roles of different wooded and herbaceous habitats in their ability to support a diversity of wild bees. We first found that wild bee communities differed between wooded and herbaceous habitats, some bee species being found in one type of habitat and not in the other. We also showed that wooded semi-natural habitats provide some species of pollen preferred by the bees. Finally, we found that in wooded habitats there are some interactions between plant and bee species that do not happen in permanent grasslands. However, the latter also plays an important role in the diversity of bees and plants, and these wooded and herbaceous habitats complement each other. Overall, our results underline the importance of maintaining a diversity of semi-natural habitats in agricultural landscapes to maintain a diversity of wild bees and thus promote the pollination of wild plants and crops.

Abstract

Loss of semi-natural habitats (SNH) in agricultural landscapes affects wild bees, often negatively. However, how bee communities respond varies and is still unclear. To date, few studies have used precise descriptors to understand these effects. Our aim was to understand the respective and complementary influences of different wooded and herbaceous habitats on wild bee communities. We selected thirty 500-m radius landscapes on a gradient of a percentage of wooded SNH in south-western France. At each landscape, we sampled wild bees in spring 2016 and plants in spring 2015 and 2016 at the forest edge, in a hedgerow, and in a permanent grassland. Pollen carried by the most abundant bee species was collected and identified. Using beta diversity indices, we showed that wild bee community composition differs between the three SNH types, and especially between herbaceous and wooded SNH. Based on Jacobs' selection index, we showed that pollen of some plant species recorded in wooded SNH are preferentially selected by wild bees. Studying the impact of the loss of each SNH type on the global bee-pollen interaction network, we found that wooded SNH contributed to its resilience, enabling specific plant–bee interactions. Overall, our results underline the non-negligible contribution of wooded SNH to the diversity of wild bees in agricultural landscapes, and thus the importance of maintaining different types of SNH.

Keywords

semi-natural habitats; wild bees; wooded habitats; permanent grasslands; bee communities; pollen; interaction network

4.1 Introduction

Since the 1960s, agricultural intensification has led to landscape simplification (removal of semi-natural habitats and enlargement of fields), which is one of the main causes of biodiversity decline, including the diversity and abundance of pollinators (Astegiano et al., 2015; Goulson et al., 2015). These practices not only have direct effects on pollinators, but also impact plant communities and floral resource availability, which themselves have strong effects on species richness and abundance of pollinators (Bretagnolle and Gaba, 2015; Rollin et al., 2019; Roulston and Goodell, 2011).

Approximately 75% of food crop species worldwide depend on animal pollination (Klein et al., 2007), and pollinators increase the yields of several crop species (Bartomeus et al., 2014; Bommarco, Marini, and Vaissière, 2012). Wild bees, which pollinate a diversity of wild plant species, also contribute to crop pollination (Winfree et al., 2018), often to a greater extent than managed honeybees (MacInnis and Forrest, 2019; Reilly et al., 2020; Winfree et al., 2008). As a consequence, they can compensate for possible yield losses caused by the increasing loss of honeybee colonies (Goulson et al., 2015; Potts et al., 2010b; Winfree, Griswold, and Kremen, 2007).

Loss of semi-natural habitats in agricultural landscapes affects both wild bee diversity and pollination (Holzschuh, Steffan-Dewenter, and Tscharntke, 2010; Klein et al., 2012; Potts et al., 2010a). SNH provide food and nesting sites for wild bees (Westrich, 1996), the decline of which may be more specifically due to loss of suitable host plants and lack of resources (Scheper et al., 2014). However, the amount of SNH in a landscape affects wild bees differently depending on the landscape context (Holland et al., 2017; Roulston and Goodell, 2011). The term "semi-natural habitat" refers to different types of habitats (herbaceous, wooded) with no reference to their spatial configuration, and thus, their effect on bee diversity can vary widely. For instance, Winfree, Griswold, and Kremen (2007) found a negative effect of the proportion of natural habitat (mainly forest) on wild bee abundance and species richness. Some studies have also shown that bee diversity decreases with an increase in the area of predominantly natural habitat (Roulston and Goodell, 2011). In the end, only a few studies use precise descriptors to understand the impacts of SNH on pollinators (Bartual et al., 2019), yet this information is needed for better farm management strategies to increase pollination potential in agroecosystems (Birkhofer et al., 2015).

Among the different SNH present in agricultural landscapes, permanent grasslands and wooded habitats like hedgerows or small forests are the most common. The favorable role of grasslands in supporting wild bees and providing them with the resources they need is well known (see, e.g. Hatfield and LeBuhn, 2007; Morandin et al., 2007), whereas the contribution of wooded habitats has received little attention despite the fact they provide floral and nesting resources to bees. Hedgerow and forest edge's flora comprise woody and herbaceous strata, and sometimes a high density of flowering bushes (Hannon and Sisk, 2009) that are scarcer in other landscape elements and are important for attracting bees. Hedges appear to be attractive habitats for wild bees (Hannon and Sisk, 2009; Morandin and Kremen, 2013b), and their role is especially important in early summer, when the species richness of plants is higher than in other SNH (Bertrand et al., 2019). Some trees and bushes in wooded habitats have also been shown to offer a more abundant and sugar-rich nectar than plant

species found in permanent grasslands (Bentrup et al., 2019). Although in some instances this seems to depend on local resources (Andrieu et al., 2018), several studies have found a higher bee diversity in wooded habitats than in adjacent habitats (McKechnie, Thomsen, and Sargent, 2017; Stangler, Hanson, and Steffan-Dewenter, 2015). All these scattered studies have shown the importance that these wooded habitats can have for wild bees, and this link needs to be studied further, especially in a landscape context or on a larger scale.

Indeed, some studies have shown that bee diversity is associated with diverse habitats or resources in a landscape (Bendel et al., 2019; Billeter et al., 2007; Kremen, M'Gonigle, and Ponisio, 2018), as many species require several—and sometimes specific—habitats to maintain their population (Westrich, 1996). Because some of the wild and solitary bee species are specialist flower foragers, they may be more abundant in semi-natural features, such as grasslands and grassy strips, and look for more specific flowers than crops can provide (Bretagnolle and Gaba, 2015). Different habitats can provide a variety of resources that a species requires at a given time or at different stages of its life cycle (Bertrand et al., 2019; Kremen et al., 2007; Mallinger, Gibbs, and Gratton, 2016; Schellhorn, Gagic, and Bommarco, 2015). Wooded habitats, which are less common than grasslands in many landscapes, play an important role in this complementarity (Bertrand et al., 2019).

Because bees need plant resources, and more than 75% of plants depend on pollinators to maintain their populations (Bretagnolle and Gaba, 2015), plant–bee interactions are essential in agricultural systems. These links between species have been overlooked but, in the last years, the study of plant-pollinator networks to better understand biodiversity has expanded (Gill et al., 2016). These networks describe the mutualistic interactions between species, and help the understanding of ecosystem stability and functions such as pollination (Astegiano et al., 2015; Montoya, Pimm, and Solé, 2006). The stability of these networks in the ecosystem depends, among others, on the number of species and the number of interactions between species, and can be affected by many environmental factors, loss of habitat being an important one (Evans, Pocock, and Memmott, 2013; Rollin et al., 2016; Vázquez et al., 2009). Few studies have so far focused on plant–bee networks in the face of habitat loss, and particularly on the contribution of different types of SNH to this network on a bigger scale. It is, however, important to understand these processes in order to improve the stability and resilience of plant-pollinator networks in agricultural landscapes, and thus the pollination of wild and cultivated plants present in these ecosystems.

Following this greater goal of understanding how to improve pollinator diversity and pollination in agricultural landscapes, the aim of our study was to understand the respective and complementary influences of different wooded and herbaceous habitats on wild bee communities. To that end, we pursued three specific objectives: (1) To compare bee and plant communities in hedgerows, forest edges and permanent grasslands. Our hypothesis being that these communities differ, i.e., that wooded habitats host specific plant or bee species that are not found in grasslands; (2) to determine the proportion of pollen loaded by bees originating from wooded versus herbaceous SNH. Our hypothesis being that wild bees consume more wooded SNH plant species; (3) to study the impact of the loss of the three types of SNH on the plant-pollinator network at the scale of our study site. Our hypothesis being that wooded semi-natural habitats enable specific plant–bee interactions and contribute to the resilience of the network.

4.2 Materials & Methods

4.2.1 *Study site and sampling design*

The study was conducted in the *Vallées et Coteaux de Gascogne* in south-western France (Figure 4.1), which is part of the Long-Term Socio-Ecological Research site ZA PYGAR (43°17'N, 0°54'E). This hilly region (250–400 m a.s.l.) is characterized by a mosaic of grasslands, small forests and crop fields (mainly winter cereals) (Choisis et al., 2010). The climate is sub-Atlantic with slight Mediterranean influences (mean annual temperature, 12.5 °C; mean annual precipitation, 750 mm).

Based on French agricultural land cover data (Registre Parcellaire Graphique, RPG) and woodland cover data (BD TOPO, IGN), we selected in this 220-km^2 study site 30 circles with a radius of 500 m (hereafter referred to as landscapes). They were selected to maximize variations in the proportion of wooded semi-natural habitats cover (5–39%). In each landscape, we selected three sampling points of three SNH types: a forest edge, a hedgerow, and a permanent grassland (Figure 4.1). A forest edge is defined here as the interface between a forest and a cultivated field (annual crop or permanent grassland). A hedgerow is defined here as a line of trees between two crops. Both forest edges and hedgerows had to have a relatively constant orientation, to be as straight as possible and to be at least 100 m long. Hedgerows with at least a tree stratum were chosen. To avoid an effect of orientation, we avoided choosing south or north-facing forest edges and hedgerows, as these appeared to be used differently by insects and plants than other orientations (Chevalier et al., 2015; Sarthou et al., 2005). A permanent grassland is defined here as an area dominated by herbaceous species that had not been sown or plowed for at least five years. Because seven of the 30 landscapes did not contain all three types of SNH, we finally sampled 30 hedgerows, 29 grasslands and 24 forest edges.

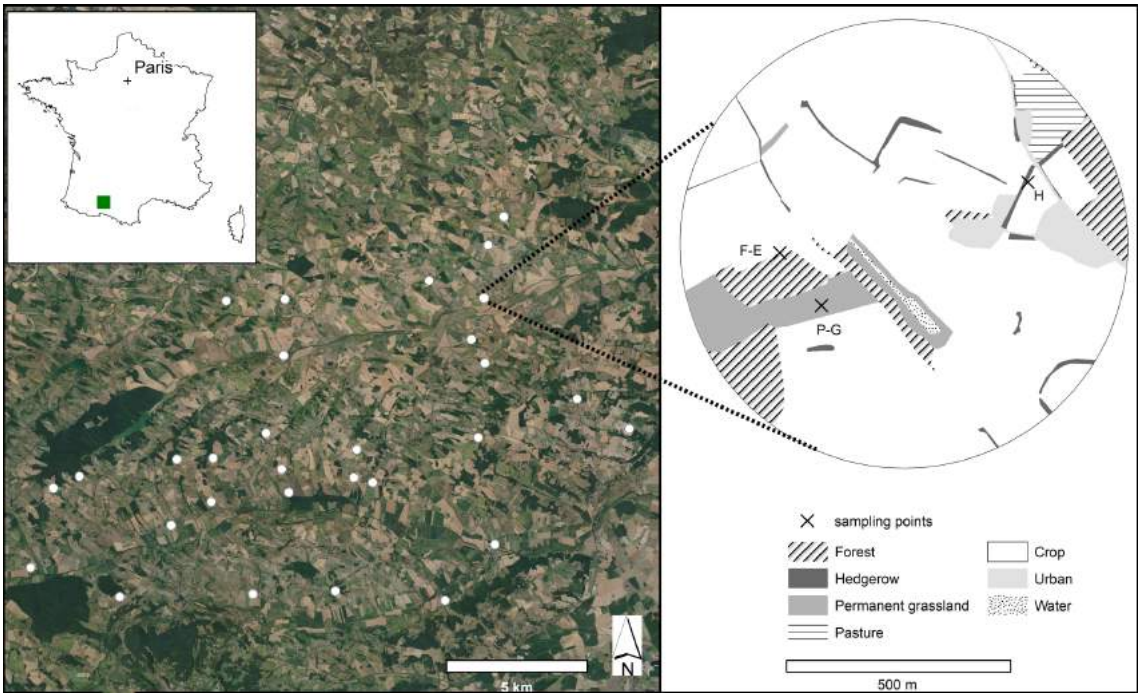

Figure 4.1: Maps showing the study area with on the left the 30 landscapes sampled, and on the right the location of the three sampling points in one of the 30 landscapes. P-G: permanent grassland, H: hedgerow and F-E: forest edge. BD ORTHO® 20cm 2019.

4.2.2 *Data collection*

Wild bees (Apoidae) were collected between May 20th and June 21st 2016 using an insect net along transects in each sampling point. Even if using only sweep nets to study bee communities may bias the outcome of the results (Prendergast et al., 2020; Wilson, Griswold, and Messinger, 2008), the use of pan traps to complement the sampling would not have allowed us to work on pollen and interaction networks. The net method was thus chosen to enable the individual storage of each bee and to avoid pollen transfer between specimens. Bees were hunted for 10 min, excluding time of capture and preparation of each individual insect. The transects were 100 m long and 5 m wide and were located in the middle of grasslands and along forest edges and hedgerows. To avoid an edge effect, the transects were at least 10 m from a border (Andrieu et al., 2018). Sampling was carried out between 9:30 a.m. and 5:00 p.m., at a temperature of more than 17 °C, but the temperature could drop to 13 °C in sunny, windless, and cloudless conditions (Pollard, 1977). Each captured wild bee was placed individually in a vial containing paper soaked in ethyl acetate. It was then mounted and identified to species level by two specialists in wild bee identification, based on their bee reference collection and on taxonomic literature (Atlas Hymenoptera, 2020; Observatoire des abeilles, 2020). We did not catch honeybees *Apis mellifera* because the abundance of this managed species is likely to be related to beekeeping rather than to a direct effect of landscape structure. After identification, the females of the most abundant species only (>4 individuals in the whole dataset) were kept for pollen sampling, because it would not have been possible to differentiate between the effect of the specific diet of rare species on the pollens they harvest versus a habitat effect. Pollen grains were collected on the bee's body with a fine tweezer and a moistened brush and were deposited directly into a droplet of water placed on a microscope slide. Pollen grains from each individual bee were observed under a × 400 optical microscope and identified to genera or species level based on the pollen reference collection of the *INRAe du Magneraud* (Vialatte et al., 2017; Villenave et al., 2005).

Botanical surveys were conducted in May and June 2016 in forest edges and hedgerows. Concerning permanent grasslands, 13 of them were surveyed in April and May 2015 and 16 in May and June 2016. We considered that botanical composition in permanent grasslands is constant from year to year under similar management (Klimek et al., 2007). The surveys comprised abundance-dominance records of all vascular plant species according to the Braun-Blanquet scale (Braun-Blanquet, 1955) in three vegetation layers (herbaceous: 0–1 m, shrubs: 1–3 m and trees: > 3 m). Data were collected along a 25-m transect on each side of the hedgerows, on a 50-m transect along the forest edges, and wandering freely in grasslands.

4.2.3 *Data analysis*

All statistical analyses were performed with R 3.6.3 (R Core Team, 2020).

Because light or seasons have been shown to sometimes impact bee presence or diversity (e.g. Rollin et al., 2015), we first and foremost tested the impact of weather conditions and the date of capture on the abundance and diversity of bees, using Wilcoxon tests for quantitative variables and Kruskal–Wallis tests for categorical variables.

4.2.3.1 *Abundance and diversity analyses*

Individual-based species accumulation curves were created to compare total species richness and abundance between hedgerows, forest edges and permanent grasslands. We aggregated

bee data within each type of SNH and calculated accumulation curves with the package *iNEXT* (Hsieh, Ma, and Chao, 2016). Following MacGregor-Fors and Payton (2013), we used 84% confidence intervals to determine statistical significance between accumulation curves with an error rate of 0.05.

We evaluated differences in wild bee abundance and species richness between sampling points in hedgerows, forest edges and grasslands with Kruskal–Wallis rank tests followed by Dunn's test of multiple comparisons (package *dunn.test* (Dinno, 2017)). Dunn's tests *p-values* were adjusted following Bonferroni's method to account for multiple comparisons.

We compared bee community composition in the three types of SNH using beta diversity. The same method was used for communities of botanical species. Based on the work of Baselga (2010), we divided beta diversity into two components: nestedness (species subset) (Wright and Reeves, 1992) and spatial turnover (species replacement) (Jackson and Sax, 2010). Using the *betapart* package (Baselga and Orme, 2012), one by one, we calculated total dissimilarity between the three types of SNH with Sørensen's index β_{sor}. Nestedness (β_{sne}) and turnover (β_{sim}/Simpson dissimilarity) are part of β_{sor} and can be found as follows:

$$\beta_{sor} = \beta_{sim} + \beta_{sne} \equiv \frac{b+c}{2a+b+c} = \frac{b}{b+a} + \left(\frac{c-b}{2a+b+c}\right) + \frac{a}{a+b} \tag{4.1}$$

where *a* is the number of common species shared by two sites, b is the number of species unique to the poorest site, and c the number of species unique to the richest site. Only presence/absence data were used for these calculations. To test for the difference between beta diversity values expected by chance (neutral sampling effect) and the differences driven by the habitat type filter, we used null model controls (Tucker et al., 2016; Veech, 2012) constructed with random permutations of samples.

Bee community composition was also compared between the sampling points within each type of SNH. To that end, we calculated Sørensen's index β_{sor} between each pair of sampling points within one type of SNH, and used Kruskal–Wallis rank tests followed by Dunn's test of multiple comparisons to identify significant differences between the three types of SNH. The *dunn.test* (Dinno, 2017) and *betapart* (Baselga and Orme, 2012) packages were used for these analyses.

4.2.3.2 *Pollen availability and preference*

For the sake of convenience, hereafter we use the term plant species for a plant species resulting from botanical surveys and pollen species for the name of a plant species determined from the pollen grains collected on a bee's body.

Because of the high variability of pollen size and quantity among plant species (Broström et al., 2008) and because of the different foraging efficiency between bee species (Rollin et al., 2016), we chose to use presence–absence data for pollens and for botanical data. This choice may have biased our results, but as suggested by Vialatte et al. (2017), the use of presence–absence data appears to be the least-biased way to estimate pollen availability at a study site and pollen carrying by bees.

The pollen availability index (PA) is a proxy of the availability of pollen species in a given study site. The PA for a given plant species is the number of times a species occurs compared to the total number of samples (a sample being a plant species found at a given sampling point) in the study site. Only plant species that were found on the wild bees we captured were

included in the analyses, i.e., the species that actually supply the pollen to the bees. The list of pollen species allowed us to calculate a pollen harvest rate (HR) at the species level, which is the number of times a pollen species was present at least once on a bee compared to the total number of pollen samples found. To allow for the use of HR and PA for the same plant/pollen species, and because some of the pollen species were not determined at the species level, we had to switch some species in the botanical data to the level of genus.

According to Jacobs (1974), selective feeding occurs when a feeder uses co-occurring resources at different rates. We applied Jacobs's selection index D to evaluate wild bees' preferences for a given pollen species, using:

$$D_i = \frac{HR_i - PA_i}{HR_i + PA_i - 2HR_i x PA_i} \tag{4.2}$$

where HR_i is the consumption rate of pollen of species i (i = 1–49) and PA_i is the availability of pollen species i in the sampling points (N = 83). A positive Jacobs's selection index indicates bees have a higher preference for a given pollen species (here called "over-selected" species) than would be expected from the resource abundance, while a negative index indicates a lower consumption (here called "under-selected" species). Using the bootstrap method, we conducted random resampling of the data concerning the pollen consumption rate, using 5000 bootstrap samples to calculate the confidence intervals (2.5 and 97.5%) of D for each plant species.

Hereafter, when we use the term "specific" to an SNH type, we mean that, in our dataset, the species was found only in this type of SNH.

4.2.3.3 *Network analysis*

We constructed a pollen–bee interaction network, at the level of our study site, based on the interactions observed between bee species and pollen species in each type of habitat. To that end, we used a subset of the whole dataset that only included the most abundant bee species (>4 ind.). Based on a study by Evans, Pocock, and Memmott (2013), the importance of each SNH type for the robustness of this network was examined by calculating the impact of the removal of pollen/bee interactions observed in a given habitat type on the network (ibid.). Because of the differences in sample sizes, we resampled sampling points in each habitat type using the bootstrap method (random sample with no replacement) to reach N = 24 in each type of habitat. We constructed 5000 interaction networks, each containing data from the 24 forest edges, and from 24 grasslands and 24 hedgerows randomly selected among the original 29 grasslands and 30 hedgerows. In each of the 5000 networks, we measured the percentage of remnant interactions and species in the network resulting from the removal of pollen and bee species in each type of SNH. The mean value of remnant species and interactions was then calculated for each type of SNH.

4.3 Results

Wilcoxon tests between wild bee abundance or species richness and luminosity, wind speed, clouds and temperature gave all p-values < 0.01. Kruskall–Wallis tests between bee diversity variables and date of sampling gave p-values > 0.05. It means none of the weather or date variables had a significant influence on bee diversity.

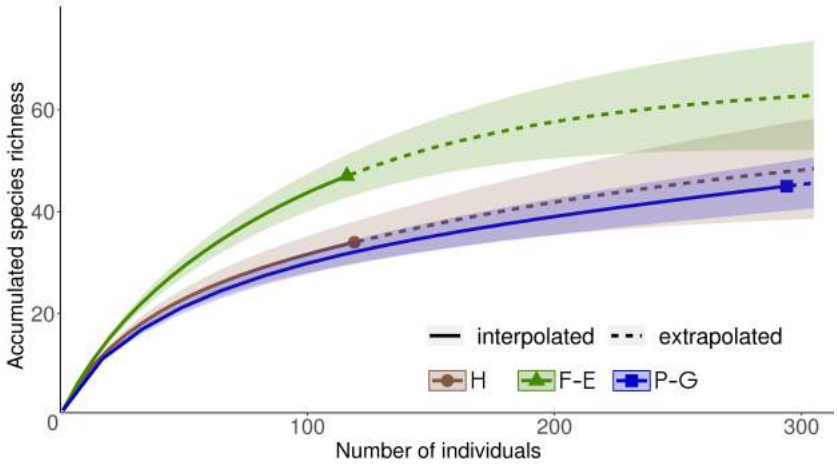

Figure 4.2: Individual-based randomized species accumulation curves comparing wild bee species richness between the three types of habitat (H: hedgerows, F-E: forest edges and P-G: permanent grasslands). The shaded areas represent 84% confidence intervals. Non-overlapping of these intervals indicates significant differences with an error rate of 0.05.

4.3.1 *Bee communities within and between SNH types*

In total, we netted 529 individual wild bees belonging to 77 species (see Table A.1 for a complete list of species). The most abundant were the social species *Lasioglossum malachurum* (N = 72), *Bombus lapidarius* (N = 31) and *Lasioglossum villosulum* (N = 29) and the solitary species *Eucera nigrifacies* (N = 46) and *Halictus simplex* (N = 24). We collected 294 individuals belonging to 45 species in grasslands, 116 individuals belonging to 47 species in forest edges and 119 individuals belonging to 34 species in hedgerows. Accumulation curves between the three types of SNH show the significantly higher total species richness of wild bees in forest edge habitats compared to grasslands, despite its weaker abundance of bees (Figure 4.2). In forest edges, 75% (N = 35) of the species were represented by one or two individuals. This was the case of 53% (N = 18) of the species in hedgerows and 46% (N = 21) in grasslands. Specific species, i.e., found only in one type of SNH, accounted for 30% (N = 14) in forest edges, 24% (N = 8) in hedgerows, and 33% (N = 15) in grasslands.

Per sampling point, bee abundance and species richness differed significantly among the three types of SNH (respectively KW = 17, $p < 0.001$ and KW = 13.4, $p < 0.01$). Grasslands had significantly greater abundance (median = 9, SE = 1.56) and species richness (median = 4, SE = 0.51) than hedgerows (respectively 3 ± 0.69 and 2 ± 0.31; median $\pm$ SE) and forest edges (respectively 2.5 ± 1.08 and 2 ± 0.51; median $\pm$ SE) (Figure 4.3).

Wild bee beta diversity (inter SNH-type) between hedgerows and forest edges was 0.43 for β_{sor} (β_{sim} = 0.32, β_{nes} = 0.11). It was 0.54 (0.47, 0.07) between grasslands and hedgerows, and 0.5 (0.49, 0.01) between grasslands and forest edges. The difference in composition between grasslands and the two wooded SNH was greater than the difference between hedgerows and forest edges (Figure 4.4), and was more due to species turnover than to community nestedness.

The median of the β_{sor} values between sampling points (intra SNH-type) in hedgerows and forest edges was similar (median = 1.0, $\sigma = 0.22$ for these two types of SNH, whereas in permanent grasslands it was 0.83 ($\sigma = 0.23$). Beta diversity was significantly higher in each of the two wooded SNH than in permanent grasslands (KW = 292, p-value < 0.001) (Figure 4.5).

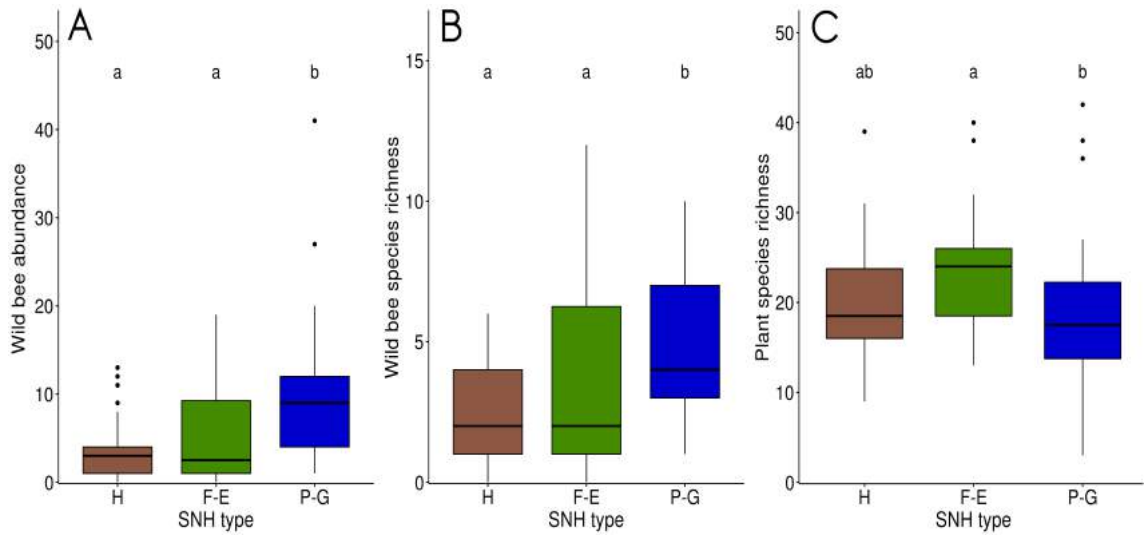

Figure 4.3: Bee abundance (A) and species richness (B), and plant species richness (C) in the sampling points of each semi-natural habitats (SNH) type (H: hedgerows, F-E: forest edges and P-G: permanent grasslands). The letters above each plot indicate significant differences between land cover types after multiple comparisons (Dunn's test) following the Kruskal–Wallis (KW) test. Boxplots represent the median value, first and third quartile.

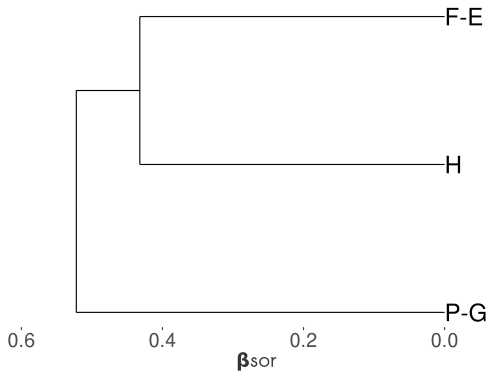

Figure 4.4: Dendrogram of the three types of SNH (H: hedgerows, F-E: forest edges and P-G: permanent grasslands) ranked according to Sørensen's index (β_{sor}) calculated between the three wild bee communities. β_{sor} is lower between H and F-E than between P-G and the two wooded SNH, indicating a lower difference in species composition in these communities.

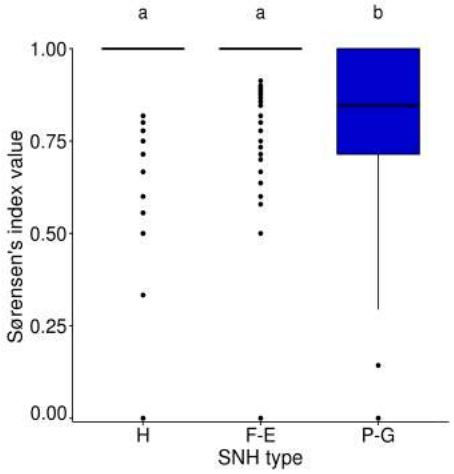

Figure 4.5: Boxplots of Sørensen's index between sampling points of each type of SNH (H: hedgerows, F-E: forest edges and P-G: permanent grasslands). The letters above each plot indicate significant differences between types of SNH after multiple comparisons (Dunn's test) following the KW test. Boxplots represent median value, first and third quartile.

4.3.2 *Plant communities within and between SNH types*

A total of 308 plant species were observed in the three types of SNH. A total of 73.7% (N = 227) were considered "entomophilous" (i.e., pollen and/or nectar harvested by insects) and were used in the study. The most common were small ligneous species: *Rubus* spp. (observed in 53 sampling points/83), *Prunus spinosa* L. (47/83) and *Hedera helix* L. (43/83). When all the sampling points were pooled, forest edges had the highest plant species richness (144 species), followed by grasslands (119) and last hedgerows (113). Per sampling point, plant species richness differed significantly among grasslands and forest edges (KW = 7, $p < 0.05$), but not between hedgerows and the two other types of SNH. Forest edges had significantly higher species richness (median = 24, $\sigma = 6.85$) than grasslands (17.5 ± 8.77). The species richness of hedgerows (18.5 ± 6.47) did not differ significantly from that of the two others (Figure 4.3). Plant beta diversity between grasslands and hedgerows was 0.58 for β_{sor} (β_{sim}= 0.56, β_{nes} = 0.02). It was 0.51 (0.46, 0.05) between grasslands and forest edges, and 0.31 (0.28, 0.03) between hedgerows and forest edges.

4.3.3 *Pollen selection by wild bees*

Among the 349 bees belonging to the 27 most abundant species retained for pollen analysis, we found 462 samples of pollen belonging to 55 species (see Table A.2 for a complete list of species). A total of 15% of the bees carried no pollen. A maximum of six pollen species were found per individual, but 95% of the bees carried only one or two species. Pollen harvest rates (HR) ranged from 0.003 to 0.106 (mean = 0.02, $\sigma = 0.027$). The five most frequently harvested species or genera were *Lotus corniculatus* L., *Lathyrus pratensis* L., *Trifolium repens* L., *Cirsium* spp. and *Ranunculus* spp. Seven pollen species were not found in the vegetation surveys and were thus not used to calculate the Jacobs' index. Five of these seven species (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh, *Lathyrus aphaca* L., *Linum perenne* L., *Lonicera caprifolium* L. and *Sinapis arvensis* L.) were found on only one bee, one on two individuals in the same sampling place (*Solanum nigrum* L.), and *Tilia* ^{x}*europaea* L. was found on 12 bees at different locations. Jacobs' selection index D was therefore calculated for

only 48 of the 55 species. The index went from −0.91 to 0.81 (mean = −0.09, $\sigma = 0.51$) (Figure 4.6). A total of 46% of the species had a positive Jacobs' index. Most of the species with a high D had a low pollen availability index (PA) and a higher HR. For instance, *Vitis vinifera* L., the species with the highest Jacobs' index, was encountered only three times in the botanical surveys (PA = 0.001), but each time was found on bees in these samples. It was highly harvested compared to its estimated availability in the study site, and is therefore considered here as « over-selected » by wild bees. Among the pollen species « over-selected » by bees (i.e., with a significant positive Jacobs' index), 31% were found only in hedgerows or in both forest edges and hedgerows, like *Vitis vinifera* L., *Raphanus raphanistrum* L. or *Papaver rhoeas* L. Eight percent were specific to grasslands (e.g., *Polygonum* spp.), and 54% were found in both herbaceous and wooded habitats (e.g., *Lotus corniculatus* L.).

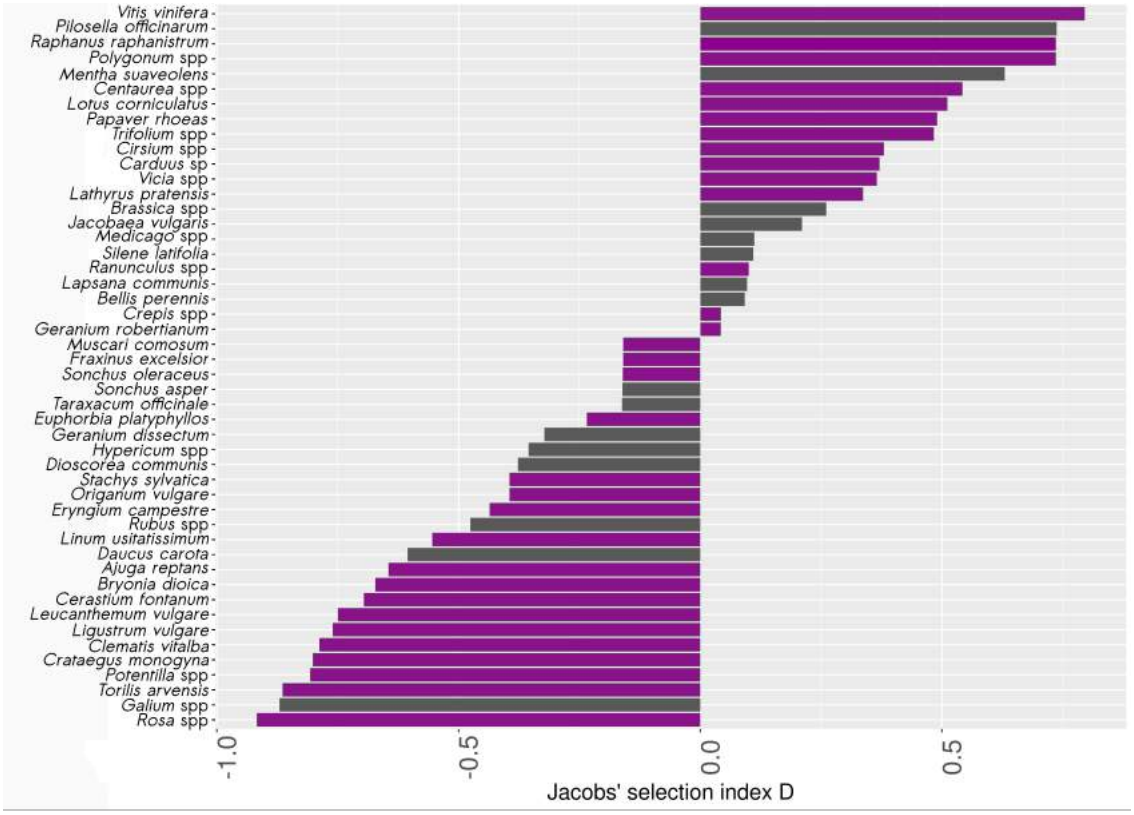

Figure 4.6: Selectivity of pollen sources by wild bees (Jacobs' index D). An index > 0 indicates higher relative abundance of the pollen species on bees' bodies compared to its availability in the botanical survey, whereas an index < 0 indicates negative selection of the species. Purple bars represent species with a significant positive or negative D, following the calculation of the confidence intervals (2.5 and 97.5%) with bootstrap resampling in pollen species, and grey otherwise. For this analysis, some pollen species have been switched at the genus level

4.3.4 *Bee–pollen interaction network*

The overall study-site network, constructed with a subset of data from the most abundant bee species, comprised 226 unique interactions between 27 bee species and 55 pollen species (Figure 4.7). All the bee species were linked to at least two plant species and the median number of links per bee species was seven. The social bee species *Lasioglossum malachurum* had the maximum number of links, with 38 interactions with plant species. In total, 37% of the bee species were specific to grasslands, i.e., caught only in this type of SNH, and 7%

were specific to wooded habitats. The removal of all grasslands from the network resulted in the mean reduction of 53.3% ($\sigma = 1.9$) of species interactions (Figure 4.8), 36.8% ($\sigma = 2.8$) of plant species and 38.8% ($\sigma = 2.1$) of bee species. Removal of hedgerows led to a mean reduction of 17.4% ($\sigma = 1.7$), 9.8% ($\sigma = 1.9$) and 0.1% ($\sigma = 0.6$) in species interactions, plant species and bee species, respectively. Removal of forest edges resulted in a mean loss of 19.1% ($\sigma = 1.0$), 10.1% ($\sigma = 1.6$) and 0.8% ($\sigma = 1.4$) in species interactions, plant species and bee species, respectively. Removing the two wooded habitats had less impact than removing only grasslands on bee and plant species richness of the network. However, together, wooded habitats hosted about 40% of unique interactions (Figure 4.8), i.e., links between bee and plant species not present in the other habitats.

4.4 Discussion

The data highlight the important role played by permanent grasslands for wild bees in agricultural landscapes. However, it also highlights the important complementary role of two other habitats, hedgerows and forest edges, for wild bee diversity. We showed that hedgerows and forest edges host specific bee and plant species, some of which pollen was over-selected (i.e., highly harvested compared to its availability in the study site) by wild bees. Moreover, these wooded semi-natural habitats support specific plant–bee interactions that are not observed in grasslands. Below we discuss the complementary contribution of the two wooded semi-natural habitats to permanent grasslands for bees in agricultural landscapes.

4.4.1 *Wooded habitats have specific bee and plant communities*

In our study, bee and plant community composition partially differed between the three types of semi-natural habitat, due to species turnover, i.e., a change in species composition between habitat types. Nestedness was particularly low between grasslands and forest edges, meaning few species are shared by these two SNH. These findings validate our first hypothesis: communities differ in the types of semi-natural habitat, and bee and plant communities in wooded habitats are not a simple subset of communities found in grasslands. Consequently, the presence of a wooded SNH in a landscape increases gamma diversity, i.e., the total species diversity at the landscape scale (Tuomisto, 2010). Furthermore, it seems that communities in wooded SNH, particularly in forest edges, are more varied than communities in grasslands that show lower beta diversity, at least in this season. Beta diversity is the component of regional diversity that accumulates as a result of compositional differences between local species assemblages (Socolar et al., 2016). In this part of the study, we considered local assemblages as each of the communities found in sampling points, and regional assemblage as the total community of a type of SNH. A high beta diversity between species assemblages of wooded SNH sampling points means then that there is a large difference of species composition between the sampling points in these types of SNH. Forest edges are ecotones, special ecosystems in which two habitats and their communities interact (Harris, 1988). They thus have more chance of differing from each other than permanent grasslands. Their higher variability suggests that adding a wooded element to a landscape would result in more species diversity to landscape scale biodiversity than a grassland, which may have a lower intrinsic value. All these results are consistent with those obtained by Bartual et al. (2019), who concluded that biodiversity patterns vary across SNH types and across subsites within SNH types. The higher diversity between sampling points at forest edges could also be due to differences in their management that were not taken into account in our study. Impacting local floral resources affects bee communities (Lane et al., 2020; Potts

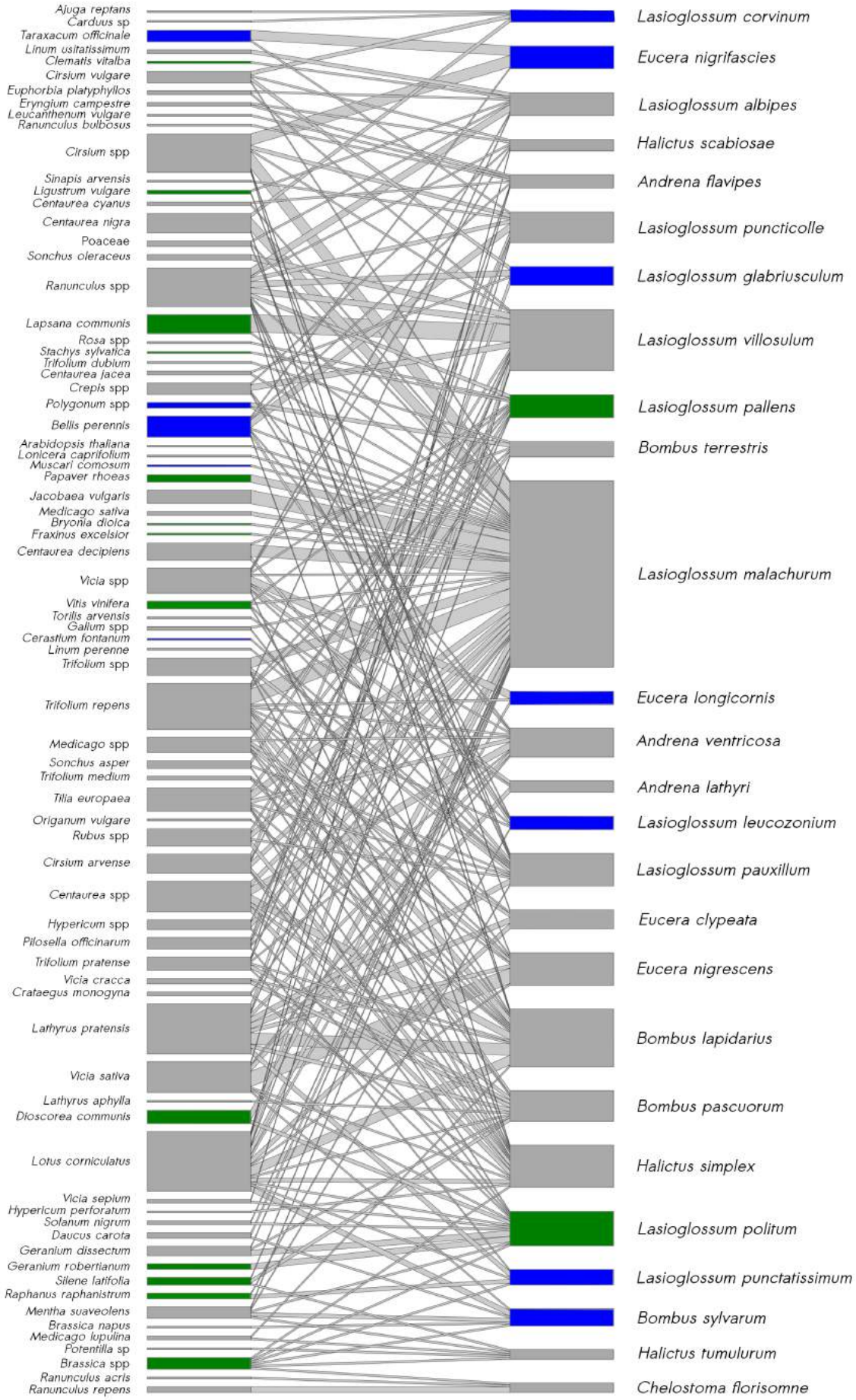

Figure 4.7: Bipartite graph of the bee–pollen interaction network containing the most abundant species in this study (> 4 individuals). The width of the link indicates the frequency of the interaction. Blue bars represent species found only in grasslands; green bars represent species that were found in wooded SNH (i.e., hedgerows and/or forest edges).

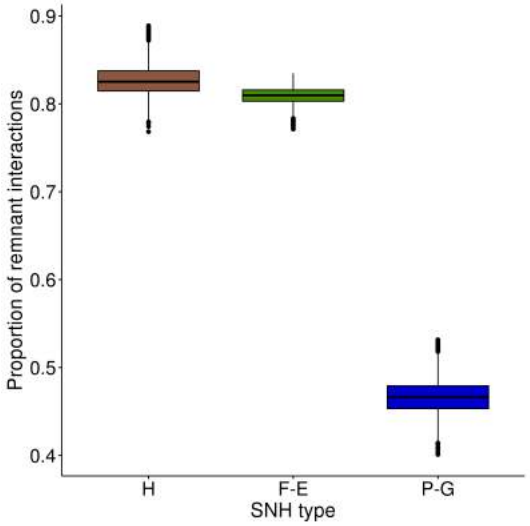

Figure 4.8: Impact of the removal of species of each type of SNH (H: hedgerows, F-E: forest edges and P-G: permanent grasslands) on the proportion of bee–pollen interactions remaining in the network. Boxplots represent median value, first and third quartile. Mean is equal to median.

et al., 2003), and management of these SNH could play a role in enhancing bee or plant biodiversity (Alignier et al., 2014; Garratt et al., 2017; Ouin et al., 2015).

Extending this study to the entire flight period of the bees could have enabled a more precise understanding of the role of wooded habitats to support bee and plant communities. The different species of bees are not present at the same times in agricultural landscapes, and it seems that they adapt and move according to the resources present at different periods (Schellhorn, Gagic, and Bommarco, 2015). Some studies are already beginning to show the importance of hedges and forest edges in providing resources over extended periods for wild pollinators, especially at times when few resources are present in cultivated plots (e.g. Timberlake, Vaughan, and Memmott, 2019). However, this research is still in progress, and our study over a very short period of time already shows the value of wooded SNH.

4.4.2 *Wooded habitats provide specific and over-selected floral resources*

Some of the pollen species harvested by wild bees were found to be more frequently selected than others, compared to their availability in the study site. Even if, according to Montoya, Pimm, and Solé (2006), abundant plant species are more likely to receive the attention of pollinators, other factors can play a role in bees' foraging choices. Their visits to plant species may vary depending on bees and flower traits. For instance, nectar composition but also flower shape or color can play a role in attraction of visiting bees (Rollin et al., 2016). Moreover, some specialist bees can be more selective and have a preference for specific plant families or genera (Michener, 2000). Among the pollen species over-selected by bees according to Jacobs' index, less than 10% were specific to grasslands, whereas a much larger proportion (31%) came from plants we observed only in wooded SNH. This could be because, as we found, grasslands have a smaller intra-SNH-type beta diversity. Species found in a permanent grassland are therefore more likely to be found in several other grasslands, and thus to have a high pollen availability index and a negative Jacobs' index. On their side, plant communities in wooded SNH are more diverse and resemble each other less, given the higher intra-SNH-type beta diversity index. The pollen species harvested by wild bees in these types of SNH may thus be less frequent in the total study site, have a smaller pollen availability

index and hence a positive Jacobs' index. It shows the importance of wooded SNH in providing wild bees with diverse and attractive resources, and pollens that they preferentially look for. Among the significantly over-selected pollen species found only on bees caught in wooded SNH, two were mainly found in wooded or shaded habitats in our study region: *Geranium robertianum* L. (Tofts, 2004) and *Vitis vinifera* L. The latter probably originates from former grape vines that have become rewilded, and today only survive in wooded SNH. Even if *Vitis vinifera* is mainly self or wind pollinated, other authors have shown that it was frequently visited by bees, who harvest the partly sterile pollen from hermaphrodite flowers (Brantjes, 1978; Zito et al., 2018). The two other species with a positive Jacobs' index that were found only on bees collected in wooded SNH, *Raphanus raphanistrum* L. and *Papaver rhoeas* L., are weeds mainly found in crop fields and on their borders. They may thus be found at the base of hedgerows or forest edges, but not in permanent grasslands. As we did not sample plants growing in crop fields, in our study, weed species had a weak pollen availability index, which consequently influenced Jacobs' index. To limit the effect of rare species in network analysis, we only analyzed pollen carried by the most abundant bee species. This resulted in a pollen data subset that was much more limited in the two wooded SNH. Indeed, these SNH hosted lots of uncommon bee species. Here we showed wild bees' preference for certain pollen species specific to wooded SNH, but the positive role of these habitats is underestimated, as lots of bee and hence pollen species were lacking in the subset.

4.4.3 *Wooded habitats participate in the diversity of interactions in plant–bee networks*

The network we studied resembles other networks described in the literature, with the majority of species connected with few other species, and a few species being highly connected (Astegiano et al., 2015; Rollin et al., 2016). Even if only the most abundant species were taken into account, our results confirmed our third hypothesis concerning the positive contribution of wooded SNH to the resilience of plant–bee networks by allowing for specific interactions. While only the loss of grasslands resulted in a major disappearance of bee and plant species, the removal of wooded habitats from the network impacted the number of interactions by causing the loss of about 40% of unique plant and bee links in the network. In our study, permanent grasslands enabled almost double the number of single wild bee–pollen interactions. The importance of permanent grasslands for wild bees is widely reported in the literature (Carvell, 2002; Griffin et al., 2017; Kwaiser and Hendrix, 2008), but their positive role has been little studied in connection with interaction networks. In a study led by Evans and collaborators in 2013, the most important habitat for the robustness of a complex network of ecological networks to habitat loss was mature hedgerows. Grassland was the least important habitat (Evans, Pocock, and Memmott, 2013). The results obtained by these authors differed from our study, but confirm the positive role played by wooded habitats in increasing the number of species interactions in our network. Ecological interactions can lead to the loss of ecological functions that determine the dynamics of populations, communities, and ecosystems (Valiente-Banuet et al., 2015). These trophic links between species reinforce network complexity (Montoya, Pimm, and Solé, 2006) and its stability and resilience to environmental change (Vázquez et al., 2009). Wooded habitats thus play a fundamental role in supporting bee–plant networks and the stability of agricultural ecosystems.

4.4.4 *Management of SNH in agricultural landscapes*

As we showed in this study, wooded and herbaceous semi-natural habitats complement each other and all participate in a greater diversity of bees in agricultural landscapes. Their

difference in botanical composition may be one of the main reasons explaining their respective roles to provide floral but also nidification resources to a diversity of bees (Bartual et al., 2019; Cole et al., 2017). Understanding beta-diversity between bee and plant communities of these different habitats is a first step and will help protect regional bee diversity (Socolar et al., 2016). Because management of wooded habitats is a probable source of diversity and because grasslands may have a lower biodiversity threshold, management practices at landscape and SNH scales should be taken into account in projects aimed at maintaining biodiversity in agricultural landscapes (Deckers, Hermy, and Muys, 2004; Garratt et al., 2017). According to (Benton, Vickery, and Wilson, 2003), heterogeneity at the landscape and local scales is a key to sustain biodiversity in farmlands. At a time when many insects are disappearing and crop pollination is a central issue in agriculture, wooded habitats like hedgerows and small forests should not be seen as limits to agricultural practices but rather as assets to be taken into account in overall management, for a more agro-ecological farming.

4.5 Conclusions

Taken together, our data suggest that wooded SNH like forest edges or hedgerows contribute to bee diversity and complement grasslands in supporting diverse and functionally efficient bee communities in rural landscapes. Wooded SNH promote bee diversity in agricultural landscapes by hosting specific bee and plant communities, providing pollen, and enabling plant–bee interactions that do not occur in permanent grasslands. This result underlines the importance of maintaining diverse SNH in agricultural landscapes, and of including wooded habitats in management and conservation projects, not only to maintain bee and other pollinators diversity (e.g. Proesmans et al., 2019a) but also to enable efficient pollination of a wide range of crops and wild plants.

Supporting Information

See Appendix A

PRÉFACE AU CHAPITRE 5

Avant propos Nous avons constaté dans le chapitre précédent que les HSN arborés favorisent une diversité d'abeilles dans les paysages agricoles, en hébergeant des communautés d'abeilles et de plantes différentes de celles des prairies permanentes et en fournissant des pollens particulièrement consommés par les abeilles. Les prairies participent également à soutenir une diversité d'abeilles sauvages, et sont notamment des éléments clés pour la stabilité du réseau d'interactions mutualistes plantes-abeilles à l'échelle de notre site d'études. Ces résultats soulignent l'importance de maintenir une diversité d'habitats semi-naturels dans les paysages agricoles, dont des HSN arborés.

Contexte Les populations d'abeilles sauvages sont en grave déclin, principalement en raison de l'intensification des pratiques agricoles et de la simplification des systèmes de culture, ce qui entraîne une réduction des ressources florales disponibles.

Objectifs L'objectif de notre étude était d'appréhender le rôle des habitats arborés dans la continuité temporelle des ressources florales dans les paysages, et de comprendre l'effet de cette continuité temporelle sur les communautés d'abeilles sauvages.

Méthodes Sur la base de relevés botaniques et d'informations sur la phénologie des espèces végétales, nous avons caractérisé la couverture des ressources florales fournies au cours de la saison par 17 types d'utilisation des sols. Cela nous a permis d'évaluer la continuité temporelle des ressources florales au cours d'une saison dans 48 paysages de 500 m de rayon, ainsi que la saison précédente. Nous avons utilisé des analyses en composantes principales pour comprendre la contribution des différents types d'utilisation des sols à la continuité des ressources florales dans les paysages. Nous avons ensuite utilisé des modèles linéaires mixtes pour évaluer les effets de cette continuité temporelle sur les communautés d'abeilles sauvages, aux niveaux taxonomique et fonctionnel.

Résultats Les habitats semi-naturels arborés jouaient un rôle évident dans la continuité temporelle des ressources florales, par leur phénologie ainsi que par la grande quantité de ressources fournies par m^2. Ils étaient complémentaires des prairies et des cultures, et nos résultats ont montré l'importance de la diversité des utilisations du sol dans le paysage pour une meilleure continuité temporelle des ressources florales. Nous avons trouvé un effet positif d'une plus grande continuité temporelle des ressources florales sur la durée moyenne de butinage dans les communautés d'abeilles, mais aucun effet sur l'abondance et la diversité d'abeilles sauvages dans les bordures de cultures céréalières au printemps.

Conclusion Notre étude souligne le rôle important des habitats semi-naturels arborés pour améliorer la continuité temporelle des ressources florales dans les paysages agricoles, mais des recherches supplémentaires doivent être menées pour mieux comprendre l'importance réelle de cette continuité pour les communautés d'abeilles sauvages présentes au printemps à proximité des cultures.

Mots clés Continuité des ressources, habitats arborés, abeilles sauvages, paysage, ressources florales, phénologie de la floraison

5

TEMPORAL CONTINUITY OF FLORAL RESOURCES IS ENHANCED BY THE PRESENCE OF WOODED SEMI-NATURAL HABITATS IN AGRICULTURAL LANDSCAPES.

Justine Rivers-Moore[1,2], Emilie Andrieu[1,2], Sylvie Ladet[1,2], Ludivine Laffon[3], Aude Vialatte[1,2], Annie Ouin[1,2]

[1] DYNAFOR, Université de Toulouse, INRAE, 31320 Castanet-Tolosan, France
[2] LTSER Zone Atelier « PYRÉNÉES GARONNE », 31320 Auzeville-Tolosane, France
[3] Avignon Université, Aix Marseille Univ, CNRS, IRD, IMBE, Avignon, France

Abstract

Wild bee populations are in serious decline, mainly due to intensification of agricultural practices and simplification of cropping systems, resulting in a reduction in available floral resources. The aim of our study was to apprehend the role of wooded habitats in the temporal continuity of floral resources in landscapes, and to understand the effect of this temporal continuity on wild bee communities. Based on botanical surveys and on phenological informations of plant species, we characterized the cover of floral resources provided during the season by 17 land use types. It allowed us to evaluate temporal continuity of floral resources during a season in 48 500-m radius landscapes, as well as the previous season. We used Principal Component Analyses to understand the contribution of different land use types to floral resource continuity in the landscapes. We then used linear mixed models to evaluate the effects of this temporal continuity on wild bee communities, at taxonomic and functional levels. We found that wooded semi-natural habitats played an obvious role in the temporal continuity of floral resources, through their phenology as well as the large amount of resources provided per m^2. They were complementary to grasslands and crops and our results showed the importance of a diversity of land uses in the landscape for a better temporal continuity of floral resources. We found a positive effect of a higher temporal continuity of floral resources on the mean foraging duration in bee communities, but no effect on the abundance and diversity of wild bees in cereal crop borders in spring. Our study highlights the important role of wooded semi-natural habitats to improve the temporal continuity of floral resources in agricultural landscapes, but more research has to be done for a better understanding of the real importance of this continuity for spring wild bee communities found near crops.

Keywords

Resource continuity, wooded habitats, wild bees, landscape, floral resources, flowering phenology

5.1 Introduction

Mobile organisms depend on habitats that vary spatially or temporally to acquire the resources they need. This spatial and temporal distribution of resources can act as an ecological filter of the composition of mobile organism communities (Ogilvie and Forrest, 2017). Resource

continuity - the uninterrupted availability of resources that an organism requires for survival and for reproduction throughout its life cycle (Schellhorn, Gagic, and Bommarco, 2015) - though plays a key role for the presence and diversity of beneficial mobile species in agricultural landscapes. In these landscapes, heterogeneity can vary strongly in space and time depending on their composition and their configuration (Fahrig et al., 2011). One approach to consider the effect of landscape-scale resources on mobile organisms is to consider the landscape in terms of patches of resource provision, and thus to take a functional view of the landscape (e.g. Ausseil, Dymond, and Newstrom, 2018; Eckerter et al., 2020).

In agricultural landscapes, many different habitats offer various floral resources to florivorous organisms. Semi-natural habitats (SNH) such as permanent grasslands or hedgerows provide diversified and continuous floral resources (Cole et al., 2017; Hannon and Sisk, 2009; Timberlake, Vaughan, and Memmott, 2019). Among other SNH present in agricultural landscapes, the important role of wooded habitats is more and more studied. Indeed, they are attractive habitats to pollinators and provide a high quality and quantity of nectar and pollens (Bentrup et al., 2019; Morandin and Kremen, 2013a; Timberlake, Vaughan, and Memmott, 2019). Their particular interest also comes from their phenology: tree species have a longer phenological continuity, they flower earlier than herbaceous species and can provide the first nectar and pollen resources of the season (Bentrup et al., 2019; Timberlake, Vaughan, and Memmott, 2019). These habitats can provide floral resources when other habitats like crops are not in flower. On their side, cultivated environments, such as entomophilous crops or orchards, offer a large amount of monospecific flowers over large areas (Grab et al., 2017; Holzschuh et al., 2013). However, this abundant floral resource is often present for very short periods (Couvillon et al., 2014). Non-entomophilous crops also provide floral resources but they are limited to weeds and are therefore sometimes very scarce (Bretagnolle and Gaba, 2015). Floral resources provided by all these habitats are heterogeneous in space and time, but their phenological complementarity may allow florivorous organisms to survive in highly dynamic agricultural landscapes (Mandelik et al., 2012; Williams, Regetz, and Kremen, 2012).

Among beneficial organisms in agricultural landscapes, bees play a key role for crop pollination (Klein et al., 2007; Kremen et al., 2007). The presence of abundant and diverse bee communities improves the efficiency of pollination service and can result in increased yields or improved production quality (Garibaldi et al., 2013; Klatt et al., 2014). Bees consume pollen and nectar throughout all their life cycle, and temporal variations in the availability of food resources have been shown to lead to physiological deficiencies and reduced survival or abundance of bumble bees and honeybees (Persson and Smith, 2013; Requier et al., 2017). Especially, these species can experience dearth episodes between crop flowering periods (during "resource gaps") (Henry et al., 2016; Requier et al., 2015). Honeybees and bumble bees are social species with long foraging periods, they therefore face more floral species turnover and resource gaps than bee species with shorter phenologies (Ogilvie and Forrest, 2017). This can explain their sensitivity to floral resource discontinuity. On the other hand, other wild bee species are very diverse in terms of ecology. Nevertheless, most of them are solitary species, in which a female will gather resources for its larvae, which will become mobile adults the following year. Therefore, wild bee populations may be impacted by the abundance and continuity of floral resources of the previous year. However, for now, very few studies have tried to understand how other wild bee species are affected by resource continuity and gaps (ibid.). It is known that the presence of mass flowering crops in the previous year has a positive effect on wild bee density and reproduction (e.g. Beyer, Gabriel, and Westphal, 2021; Meersch et al., 2021), but the effect of past floral resource continuity on wild bee communities remains unknown. We also lack information on how floral temporal continuity

in the landscape filters wild bee communities depending on their functional traits. Indeed, the response of communities to environmental changes depend on the 'response traits' of the species (Suding et al., 2008). These functional traits are morphological, physiological or phenological characteristics of the species (Violle et al., 2007). The main functional traits of wild bee species that have been shown to be influenced by floral resource availability are their phenology (beginning and length of foraging period), lecty, body size and sociality (Ogilvie and Forrest, 2017).

The objectives of this study are (i) to characterise the respective roles of wooded, herbaceous and cultivated habitats in the potential supply of floral resources and its continuity throughout the year, and (ii) to assess the consequences of floral resource continuity on the abundance and the taxonomic and functional diversities of an identified bee community: the bees of the edges of arable plots in May. We hypothesise that: (i) wooded semi-natural habitats provide resources that are complementary in time to those provided by crops and grasslands, (ii) the temporal continuity of floral resources in the landscape depends on the presence of a diversity of habitats, and in particular on the presence of wooded semi-natural habitats, and (iii) the temporal continuity of floral resources in the landscape over the season and the previous year have a positive effect on the diversity of wild bees at taxonomic and functional levels. More precisely, we think that in landscapes with a higher temporal continuity of floral resources, wild bee communities will be more diverse and contain a higher proportion of species with an early emergence and with a long foraging length.

5.2 Material & Methods

5.2.1 *Study area and site selection*

The study took place in the *Vallées et Coteaux de Gascogne* site, in south-western France (Figure 5.1), which is part of the Long-Term Socio-Ecological Research site ZA PYGAR (43°17'N, 0°54'E). This study site is characterized by mixed crop-livestock farming, with a mosaic of grasslands, small forests, and crop fields (mainly winter cereals). The region is hilly (250–400 m above sea level) and has a sub-Atlantic climate with slight Mediterranean influences (mean annual temperature 12.5 °C; mean annual precipitation 750 mm). In two areas of the study site situated about 20 km from each other, hereafter called «Coteaux» and «Auradé» (Figure 5.1), we selected 27 conventional winter cereal fields in 2016 (only in "Coteaux" area) and 21 in 2019 (from both areas). Studying these two areas allowed us to have more variation in the proportion of flowering crops (from 0% to 60%, with a median of 17%). Fields were selected to maximize variation in the proportion of semi-natural habitats (2 - 67%, median = 22%) in 500-m radius circles (hereafter called landscapes) centered on a point on the crop border (hereafter called sampling point). Minimal distance between sampling points was 800 m.

5.2.2 *Landscape characterization*

We used the ALM package under R (for Automated Landscape Mapping ; Allart, Ricci, and Poggi, 2021) to group the information on land use for the sampling years (2016 or 2019) as well as for the years preceeding the sampling (2015 or 2018). Land use information was extracted from three sources: the Topographic Large Scale Geographic Repository (BD TOPO of the IGN), the Geographic Land Register (RPG of the IGN), and finally the Operational Land Occupation map (OSO of the THEIA cluster).

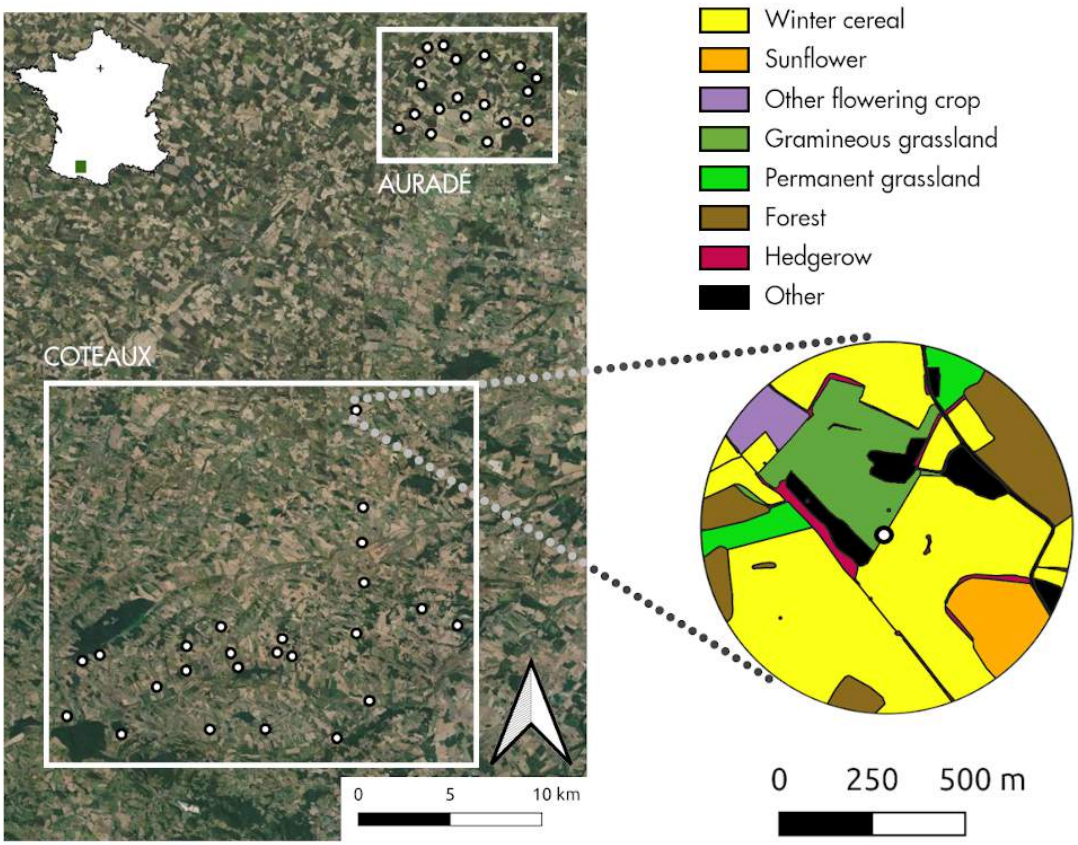

Figure 5.1: On the left, aerial photograph (IGN) of the study area with the 48 sampling points located in cereal field borders (white dots). On the right, cartography of land-use composition of the 500-m radius landscape centered on one of the sampling points.

Forest edge cover was calculated as the area between forest border and a limit situated 5 m to the border inside the forest (distance to the border was chosen based on works of Alignier et al. (2014) and Andrieu et al. (2018)). The final land use extraction led to the separation of the landscapes in 75 very precise land use types (Table B.1), some of which were very similar (e.g. "Alfalfa sown for the 2015 harvest" and "Alfalfa sown for the 2016 harvest"). We aggregated these 75 types in three nested thematic resolutions (Table B.1).

First, we grouped them in 17 categories (hereafter called "land use types") which contained the main land use types in the studied landscapes (e.g. sunflower) as well as some land use types less present on average but providing a lot of floral resources to pollinators (e.g. fava bean). This thematic resolution was used to evaluate floral resource in each of the studied landscapes.

Second, these land use types were grouped into 10 categories (hereafter called "land use classes") based on their provision of floral resources. These 10 classes contained different semi-natural habitats (e.g. forest), crops (e.g. oilseed rape: OSR), grasslands (e.g. gramineous meadow) and a class "other" attributed to land use types that were considered not to provide resources (e.g. water) or that were too scarce in the study site and for which we had no data (e.g. onion crops or vineyards). This second thematic resolution was used to calculate the Shannon Diversity Index (SHDI) of the landscapes based on the proportion of each of the land use classes in the landscape.

Finally, we aggregated the classes in 3 categories (hereafter called "groups"): wooded (forest and hedgerow), grassland (all the grassland classes, including permanent grasslands)

and crop (all the crops, entomophilous or not). A fourth group "other" was not used in this third aggregation.

The use of these three thematic resolutions allowed us to calculate temporal furniture of floral resources using the most accurate data possible, while grouping them to simplify analyses and increase our ability to interpret the processes.

5.2.3 *Estimation of floral resources provided by the 17 land use types*

Our aim was to estimate, for each type of land use and for each month, the cover of plants providing flowers to bees. Our method consisted of four steps (Figure 5.2).

First, for each of the land use types, we compiled botanical surveys (hereafter called samples) carried out between 2016 and 2019 in different research projects in the study area. Except for the type "other" which was not considered as providing flower resources, and for the two land use types "linen" and "chickpea" for which we had no botanical surveys, between 2 to 113 samples (median = 11 samples) were compiled per land use type (Table 5.1). Protocols to survey plant species covers differed between samples and types. For instance, for grasslands, some of them were based on five 1-m^2 quadrats and some others on ten 0.25-m^2 quadrats. The latter protocol was also used for crops. In the case of forests, protocol consisted in the calculation of cover of each herbaceous and shrubby species in a 10-m radius, and the measure of the basal surface of each tree in a 26-m radius. The use of different techniques can have an important effect on species richness of plants detected by each protocol, for example because the number of quadrats can influence beta diversity between them, and therefore total species richness (Güler et al., 2016). However, we were not interested by species richness of plants but only by the mean cover of plants per square meter in each land use type. For that, we calculated, for each sample, the mean cover (in one square meter) of each species present in the sample (Figure 5.2a). The total cover in a sample can be over 100% when considering all species. For instance, in hedgerows and forest edges, the total abundance was the sum of the abundances found in the three strata. In grasslands or in the herbaceous stratum of wooded habitats, the cover rate can also be higher than 100% because the species present do not necessarily have the same height and their cover may overlap. In crops and temporary grasslands, the sown species were not included in most of the botanical surveys, which were focused on weeds: we therefore added 100% cover of the sown target species. Because no botanical surveys were available for linen and chickpea crops, these habitats were considered as only composed of 100% cover of target species.

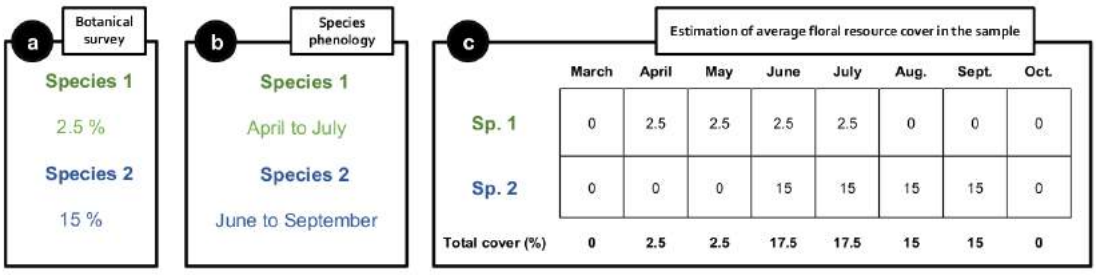

Figure 5.2: Steps for estimating the average floral resource cover for a botanical sample. Step "a" is the measure of the mean cover on each species in the sample, step "b" is the literature search for species phenology data and step "c" is the estimation of the average floral resource cover each month in the sample, based on steps "a" and "b".

Table 5.1: List of the 17 land use types and the number of botanical samples compiled to calculate floral resource provided in time by each type.

Land use type	**Number of samples compiled**
Forest	113
Permanent grassland	113
Winter cereal	77
Hedgerow	58
Forest edge	42
Sunflower	23
Gramineous meadow	13
Alfalfa	9
Corn	9
Oilseed rape	8
Mixed meadow	7
Clover	5
Fava bean	2
Soybean	2
Chickpea	0
Linen	0
Other	0

Second, for each plant species of the botanical surveys, we identified the flowering phenology (months of beginning and end of flowering, Figure 5.2b) using the BaseFlor database (Julve, 1998). This database concerns the French flora and was therefore preferred for phenology. For species which were not listed in BaseFlor and for others for which the phenology was not given, the flowering period was determined using the EcoFlora (Fitter and Peat, 1994) and BioIFlor (Klotz et al., 2002) databases. Based on the phenology, we also calculated the duration of the flowering period (number of months) for each species. All plant species with insect as pollen vector given to the BioIFlor database were considered as entomophilous, even if it was not the main vector. Traits used from BioIFlor and Ecoflora databases were extracted using the online TRY plant trait database (Kattge et al., 2020). List of plant species and their traits can be found in Table B.2. Phenology of crop species in our region was issued from the regional department for food, agriculture and forestry .

Third, in each sample and for each month, we gave to each entomophilous plant species its cover value for the months of flowering (Figure 5.2c). This allowed us to calculate the cover of flowering plants (hereafter called "floral resource cover") in each sample per month.

Finally, for each grassland samples, we took into account mowing and grazing. We considered that mowing leads to a drastic reduction of floral resources, i.e. a resource cover

of 0. This concerned all the temporary meadows from June (beginning of mowing period in our region) to September (end of the mowing period), and 23% of permanent grasslands in June. Indeed, in our study site, we considered that 23% of permanent grasslands were harvested at least once and then grazed from July, and that the 77% left were only grazed. However, we did not have enough information on the impact of grazing on floral resources. Some studies have shown the positive effect of grazing on plant species richness compared to mowed pastures or meadows (Klimek et al., 2007) but we were not able to find data on the floral resource availability for pollinators when these pastures are grazed. In order to avoid taking a decision which could impact significantly the results of this study, we constructed three datasets depending on the impact of grazing on floral resource provision. One dataset, hereafter called "PG30", considered grazed permanent grasslands with 30% of floral resources from June to September, another called "PG50" considered 50% of resources in this period, and a last one called "PG70" considered 70% of resources left.

At the end, for each land use type, we obtained X resource cover values for each month, corresponding to the X samples available by land use type. We then extracted the median floral resource cover for one square meter of each land use type and for each month.

For the following, we chose to work only on the period from March to October. This choice was made for two reasons: (i) our botanical surveys were all conducted in May-June, period from which it can be very difficult to sample plants that normally flower before March or after October, and (ii) even if it is not the case for bumblebees, the phenology of most wild bees ranges from March to October (Michener, 2000).

5.2.4 *Estimation of floral resource temporal continuity at the landscape scale*

We used these median floral resource cover data and the composition of the 48 landscapes (based on the 17 land use types) for year "Y" and for the year before "YB" to calculate the theoretical floral resource cover available in each landscape each month. This was done for the three "PG30", "PG50" and "PG70" scenarios.

To evaluate resource continuity in the landscapes, we first calculated an index of resource stability, which is measured as the inverse of the coefficient of variation (CV) in each landscape across months (Haddad et al., 2011; Ives and Carpenter, 2007). Stability can therefore be calculated as:

$$resource\ stability = CV^{-1} = \frac{mean}{sd} \tag{5.1}$$

The higher the resource stability coefficient is, the more floral resource provisioning is stable between months in the landscape. However, resource stability index does not take into account resource quantity. Stability can be very high in a landscape all along the season, but with only a very low quantity of floral resources. To overcome this, we calculated an index of **total resource**, which is the sum of the floral resource cover in the landscape from March to October. A final **index of resource continuity** was then calculated as follow:

$$continuity\ index = resource\ stability \times total\ resource \tag{5.2}$$

Finally, we calculated the Shannon Diversity Index (**SHDI**) of each landscape to analyse if resource continuity was linked to diversity of land uses in the landscape, and also to test if wild bee communities were more influenced by resource continuity or by landscape diversity of land uses.

All these indices were calculated for year of study "Y" and the previous one "YB" and for scenarios "PG30", "PG50" and "PG70" related to the resource availability estimated in permanent grasslands.

5.2.5 *Wild bees*

At each sampling point, wild bees (*Apoidae*) were collected between mid-April and end of May using three pan traps (colored plastic cups, 15 cm diameter and 7 cm height) placed on a pole 50 cm inside the field during three days. We used three colors of pan traps (blue, yellow and white UV color paints). Traps were filled with water at 2/3, with a small amount of soap to break surface tension. The height of the traps on the pole was adjustable to the crop canopy (10 to 120 cm). Wild bee individuals were identified to species or genus level by specialists based on their bee reference collection and on taxonomic literature. We excluded parasite species in our analysis, because they may depend more on their host-species presence than on the environmental context.

Six ecological and life-history traits linked to foraging period length and beginning, diet (lectism), nesting site, mobility (body size) and sociality were used to study functional diversity of bee communities (Table 5.2). Body size was estimated via the inter-tegular distance (ITD), which is strongly correlated with body size and determines species foraging range (Greenleaf et al., 2007). Information for these six functional traits was found in the literature, in particular from Bommarco et al. (2010), Carrié (2016), Fortel et al. (2014), Gérard et al. (2018), Kratschmer, Kriechbaum, and Pachinger (2018) and Kratschmer et al. (2018, 2019) and Le Féon et al. (2010). Some missing values were completed by expert knowledge (Genoud, D. pers. com.). If a trait value differed for a taxon between different sources, the most frequently occurring value was kept in our database.

Table 5.2: The six bee functional traits used in the study

Functional trait (unit)	**Trait type**	**Categories**
ITD (mm)	Continuous	NA
Sociality	Categorical	1. social 2. solitary
Nest location	Categorical	1. above ground 2. below ground
Lectism	Categorical	1. oligolectic 2. polylectic
Beginning of foraging (month)	Discrete	NA
Foraging period duration (number of months)	Discrete	NA

We calculated two multidimensional indices of functional diversity using the FD library (Laliberté and Legendre, 2010) in R. We first calculated Rao's quadratic entropy (RaoQ) index, which takes into account both the species-abundance based diversity and differences among species. It is the mean functional dissimilarity between two randomly selected individuals. The highest is RaoQ, the more the community is functionally diversified (Botta-Dukát, 2005). Species functional redundancy in a community - when species are mutually substitutable in

terms of an ecological function - was measured using functional evenness (FEve) index. A low functional evenness indicates that trait abundances are not evenly distributed in the niche space and that there may be some dominant traits or groups of traits in the community (Mason et al., 2005; Villéger, Mason, and Mouillot, 2008). Non Euclidean distances due to the inclusion of categorical traits were corrected using the Cailliez correction. To test our third hypothesis, we also calculated Community Weighted Means (CWM) of the traits "beginning of foraging" and "foraging period duration", as well as the proportion of polylectic species in the communities.

5.2.6 *Data analysis*

All statistical analyses were performed using R software 4.1.0 (R Core Team, 2021).

They all have been done for the three scenarios using "PG30", "PG50" and "PG70" datasets.

5.2.6.1 *Comparison of floral resource cover in crops, grasslands and wooded habitats*

To answer to our first hypothesis and understand if wooded semi-natural habitats provide resources that are complementary in time to those provided by crops and grasslands, the first part of our work was to compare resource provision among land use types. To have a more general understanding, we used the third aggregation, i.e. the three groups. We used bootstrap methods to balance sample sizes, these three groups being unbalanced in the number of samples used (n = 124 crops, 147 grasslands and 213 wooded respectively). Moreover, they were unbalanced in the number of samples in each class they contained (e.g. the group "crop" contains 58 cereal crops, 8 OSR, 23 sunflower and 7 other flowering crops samples). For that, we first listed the classes present in each group (n=4 classes for the group "crop", 3 classes for the group "grassland" and 2 classes for the group "wooded"). For each class in the "grassland" group, we sampled for a given month 100 times five resource values (one value being for instance a floral resource cover in April, in a permanent grassland sample). For the two classes in the "wooded" group, we sampled for each month 150 times five resource values. For each class in the "crop" group, we sampled for each month 75 times five resource values. At the end, we obtained 1500 values for each of the three groups, with a balanced number of values for each classes in each group. This was done for each month.

Data of these three groups were then plotted, and floral resource covers were compared between groups for each month. For that, we used the non-parametric Kruskal-Wallis test, followed by a posthoc pairwise comparison by Dunn's tests. The p-values of the Dunn tests were adjusted according to Holm's method to account for multiple comparisons. Package « multcompView » (Graves, Piepho, and Sundar Dorai-Raj, 2019) and « PMCMRplus » (Pohlert, 2021) were used for these analyses.

5.2.6.2 *Respective roles of crops, grasslands and wooded habitats in the floral resource supply in agricultural landscapes*

In order to evaluate floral resources provided by the three groups in the landscapes of our study site, depending on their composition, we did the same comparisons and tests than previous ones but on resources per group for each of the 48 landscapes. We merged data for the year "Y" and "YB" in order to have 96 different landscape compositions.

5.2.6.3 *Effect of landscape composition on floral resource temporal continuity*

To understand if landscape composition had an effect on resource continuity, and if one of the land use type could play a higher role on this index, we used Principal Component Analysis (PCA) with the package « ade4 » (Dray and Dufour, 2007). The use of PCA allowed us to simplify the description of the dataset, and to analyse the structure of the landscapes when considering their land use composition (Abdi and Williams, 2010). For that, we used landscapes composition with the 10 classes aggregation. The variable « continuity index » was added as supplementary variable after the computation of principal axes of the PCA, which allowed us to interpret its correlation to landscape composition (Saporta and Niang, 2009). PCA was plotted using package « factoextra » (Kassambara and Mundt, 2020).

For visual interpretation, we also constructed a barplot of the landscapes' composition, ordered given the continuity of resource in the landscapes, using the package « ggplot2 » (Wickham, 2016).

5.2.6.4 *Effect of floral resource temporal continuity on wild bee diversity*

We used Mixed Linear Models (LMM) to test for the effect of temporal continuity of floral resources in the landscape on cereal field border's wild bee taxonomic and functional diversity. We also tested for the effects of stability and of resource quantity to see if one of these factors were better predictors of bee diversity than the continuity index. Finally, we tested if landscape compositional diversity (SHDI) had a higher effect on bees than floral resource continuity. The effect of these four predictors (continuity, stability, resource quantity and SHDI) the previous year were also modeled. Because some of the predictors were correlated (Spearman's correlation > 0.5), we chose to model all the predictors in separate models. Models were constructed as following, using the package « lmerTest » (Kuznetsova, Brockhoff, and Christensen, 2017):

$$y \sim predictor + (1|year) + (1|area) \tag{5.3}$$

Year (2016 and 2019) and area (Auradé or Coteaux) were used as random factors.

Response variables y were the two taxonomic diversity indices (species richness and abundance), and the two functional diversity indices (RaoQ (functional diversity) and FEve (functional evenness)). We also applied these models with the proportion of polylectic species, and the CWM of first foraging month and of foraging period duration as response variables. All models assumed a Gaussian error distribution. We removed outliers using function romr.fnc from package LMERConvenienceFunctions (Tremblay et al., 2020). Validity of models' assumptions was checked using package « DHARMa » (Hartig, 2021). To check for spatial autocorrelation in each Auradé and Coteaux areas, we constructed correlograms with Moran's I using package « spdep » (Bivand and Wong, 2018).

5.3 Results

We present here only the results for the "PG50" scenario, given that there were no significant differences in the results between the three scenarios. Results for "PG30" and "PG70" scenarios can be found in Section B.3.

5.3.1 *Comparison of floral resource covers between crops, grasslands and wooded habitats*

In total, we used botanical samples taken from 124 crops, 147 grasslands and 213 wooded semi-natural habitats. Details can be found in Table 5.1. We sampled 606 plant species, of which 435 were considered entomophilous (See Table B.2 for the list of all plant species).

After balancing the sample sizes between groups, we found that crops, grasslands and wooded habitats do not provide floral resources at the same time during the season (i.e. between March and October). A square meter of grassland provides floral resources in April and May principally. From June, resources supplied by grasslands fall because of harvest and grazing, and the only group providing resources that month is wooded habitat, which is at its highest level (Figure 5.3 and Figure B.1). A square meter of crop (considering flowering crops (that are mainly summer flowering species in our study site), and weeds in cereal crops) provides on average a high quantity of resources in July with the flowering of sunflowers, but less the other months (note that in our study area, rapeseed that blooms in early spring is scarce). Resources supplied by crops in April and July have a higher variance than other months because of the contrast between flowering crops (all flowering at different periods) and cereal crops. Wooded habitats provide resources in a more balanced way with a gradual increase in the amount of resources from March to May, a peak in June and a gradual decrease until October. They provide a significantly higher cover of floral resources than grasslands and crops during all the season, except in July were crops provide on average the same quantity of floral resources.

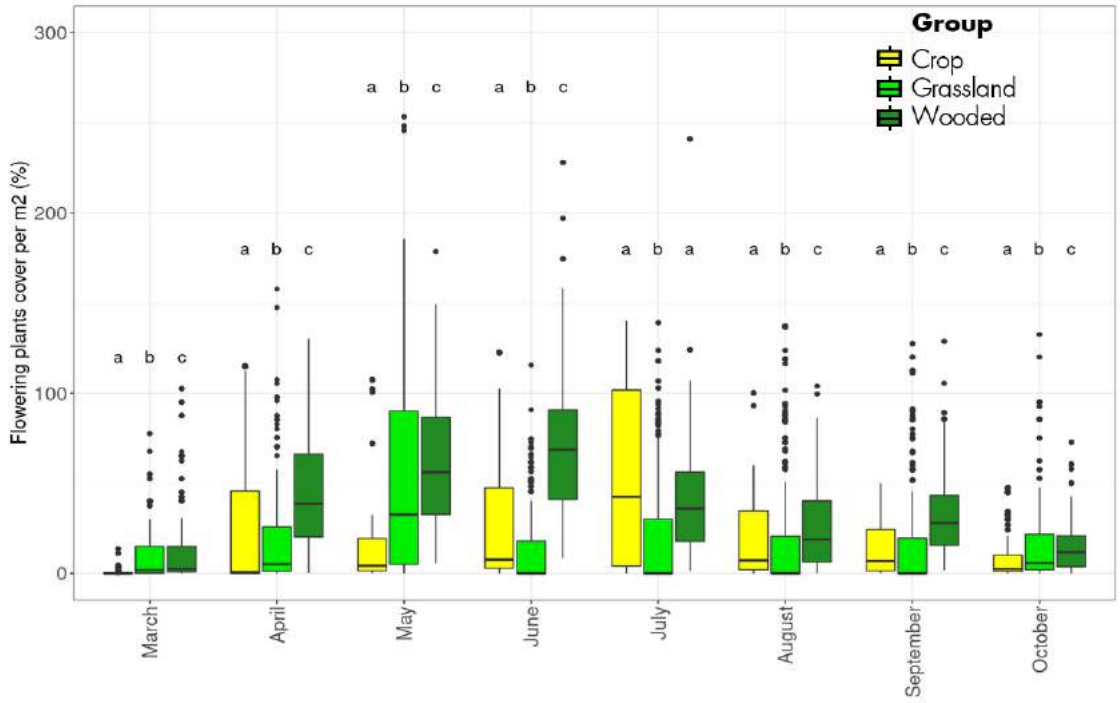

Figure 5.3: Potential flowering resource cover per square meter in each group of land use (crops, grasslands and wooded habitats) from March to October. Letters indicate significantly different resource supplies between groups.

5.3.2 *Respective roles of crops, grasslands and wooded habitats in the floral resource supply in agricultural landscapes*

In agricultural landscapes of the study site, the surface of each main habitat types (crops, grasslands and wooded habitats) are not equivalent and this may strongly influence the availability of floral resources for wild bees. Median crop proportion in the landscapes is 60% (min = 6% and max = 95%), while it is 21% (1 - 70%) for grasslands and 8% (1 - 39%) for wooded habitats. Despite their significantly higher median proportion in the landscapes, crop fields provide less resources than wooded habitats in April, and the same quantity in May and June (Figure 5.4a and Figure B.2). From July to October, crop fields provide a significantly higher quantity of resources than grasslands or wooded habitats. Grasslands present a peak of resource supply in May, before harvest starting in June.

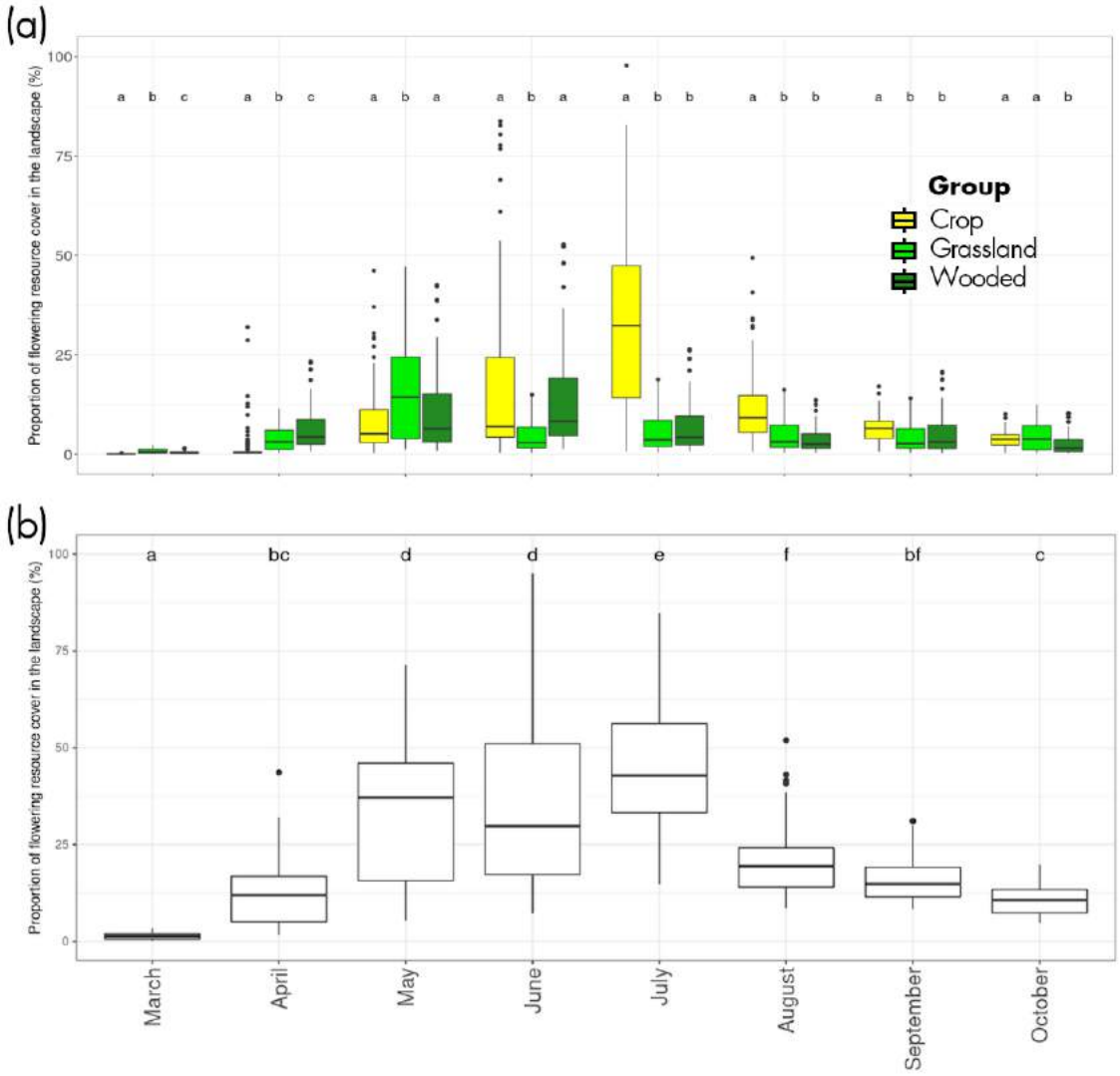

Figure 5.4: Proportion of potential flowering resource cover in the landscape, from March to October, based on the 96 500-m radius landscape compositions: a) for each group of land use (crops, grasslands and wooded habitats) and b) for all the land use summed. Letters indicate significantly different resource supplies a) between groups for and b) between months.

When summing floral resource provided by the three land use groups together, we see that resources not supplied by crops in May and June are compensated by the presence of

wooded habitats and grasslands (Figure 5.4 and Figure B.3). It leads to a constant cover of flowering resources in the landscape from May to July. However, from August, total resource provided by the three groups together is twice lower than from May to July. At the beginning of the season, even if scarce, resources are supplied by grasslands and wooded habitats.

5.3.3 *Effect of landscape composition on floral resource continuity*

The PCA was performed on the ten classes of land use (Table 5.1). The first axis accounted for 28.7% of the total inertia. On this axis, forest and grassland (permanent grasslands and gramineous meadows) covers were opposed to winter cereals, sunflower and OSR, suggesting that this axis was related to agricultural intensification with SNH on a side and crops on the other (Figure 5.5 and Figure B.4). The second axis, which accounted for 18.3% of total inertia, is mainly correlated to hedgerow cover and the area of other flowering crops like soy bean or chickpea which are scarcer in the landscapes. Hedgerow cover is uncorrelated to the different crops' covers or to the other SNH's covers, as it is the case for the « other flowering crop » cover. Indeed, a small cover of these two types of land use can be found in many of the studied landscapes, no matter their crop or forest covers. This second axis could be related to the presence or not of hedgerows.

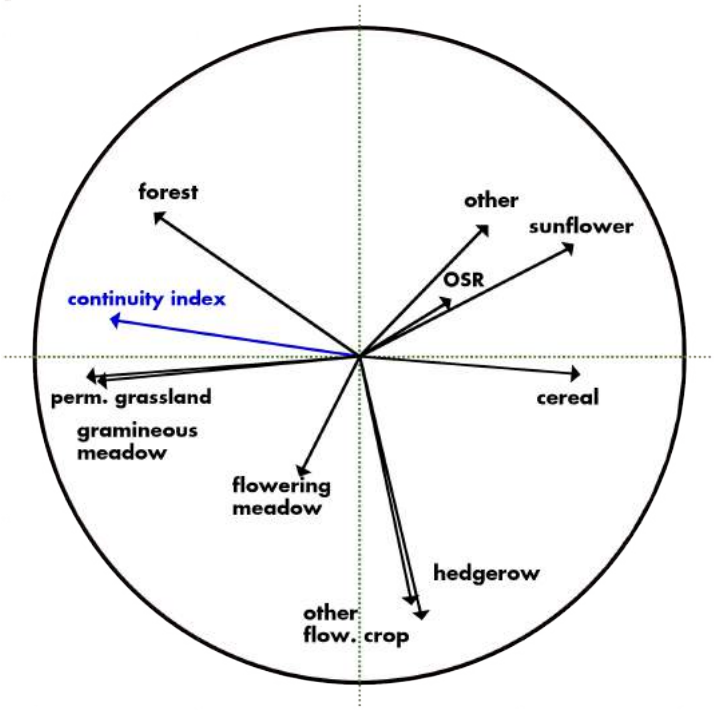

Figure 5.5: PCA of landscape composition, divided in 10 land use classes. Arrow in blue is a supplementary variable. Variances explained are 28.7% and 18.3% for axis 1 and 2, respectively. Perm. = permanent ; flow. = flowering.

The supplementary variable of resource continuity index in the landscape is highly correlated to the first axis of the PCA with permanent grassland, gramineous meadow and forest covers. This means that landscapes containing high covers of forests and grasslands have also a high continuity of resource. On the opposite, landscapes with a high cover of crops (and mainly winter cereals or sunflower) may be the ones with the lowest floral resource temporal continuity.

Barplots showing the composition of the landscapes ordered by temporal continuity of floral resources (Figure 5.6 and Figure B.5) support these results. The more landscapes are composed of sunflower and cereals, the less continuous floral resource provision is in the landscape, and on the other hand the more they are composed of grasslands and forests, the more continuous the provision is. In addition, the plot illustrates that temporal continuity of floral resources is higher in landscapes with a diversity and evenness of land uses.

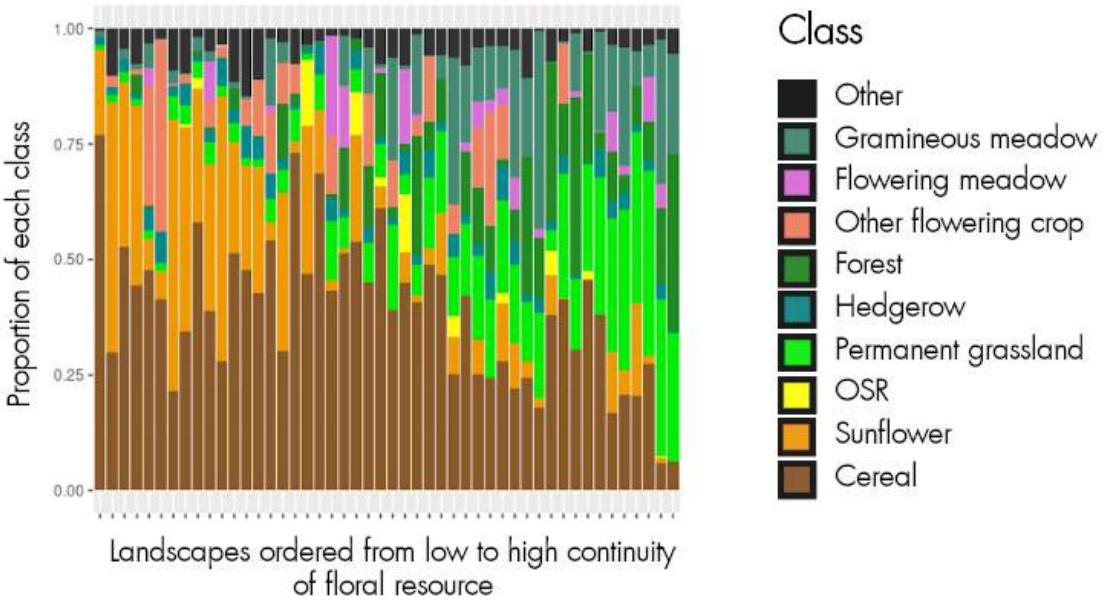

Figure 5.6: Barplot of the proportion of each class in the landscapes depending on floral resource temporal continuity.

5.3.4 *Effect of temporal continuity of floral resources on wild bee species richness and abundance in cereal field edges in spring*

In total, on the 48 sampling points, we collected 737 wild bees of 63 different species (see Table B.2 for complete list of wild bee species and their functional traits). Median abundance per sampling point was 14 bees (min = 3 and max = 39 individuals). Median species richness per sampling point was 8 species (min = 2 and max = 15 species). 53% of the individuals belonged to social species, 98% nested below-ground and 84% belonged to polylectic species. We had information on species phenology for 83% of the individuals: median month of beginning of foraging was April (min: January ; max: June), and median foraging duration was seven months (min: two months ; max: twelve months).

We found no effect of resource continuity, stability or quantity as well as of SHDI on wild bee abundance nor species richness. At a functional point of vue, these variables had no effect neither on functional diversity of bee communities nor on the proportion of polylectic species and the mean month of emergence in the communities. We however found a significant positive effect of resource continuity on the mean foraging duration in wild bee communities (Table 5.3). Mean foraging duration was higher in landscapes with a higher temporal resource continuity the year of sampling (Figure 5.7) as well as the year before. It was also higher in landscapes with a high stability and with a high quantity of floral resources through the season. R^2 and estimate were higher for the model with floral resource continuity as explanatory variable than for stability, resource quantity and floral resource continuity the previous year.

Results of all the models and for the three scenarios «PG30 », «PG50 » and «PG70» can be found in Table B.4.

Table 5.3: Results of mixed linear models testing the effects of floral resource continuity, stability, quantity and landscape diversity the year « y » and the year before (.yb) on the bee Community Weighted Mean of foraging duration. Only effects with a p-value < 0.1 are given: empty cells indicate that predictor had no significant effect. Significant coefficients (p-value < 0.05) are in bold. R^2 is given only for fixed effects.

Response variable	Predictor	Estimate	SE	P-value	R2
CWM foraging duration	continuity	**0.33**	**0.1**	**0.001 ****	**0.23**
	continuity.yb	**0.21**	**0.09**	**0.04 ***	**0.1**
	shdi				
	shdi.yb				
	stability	**0.22**	**0.09**	**0.02 ***	**0.12**
	resource quantity	**0.26**	**0.09**	**0.009 ****	**0.17**
	stability.yb				
	resource quantity .yb	0.16	0.09	0.08 .	0.06

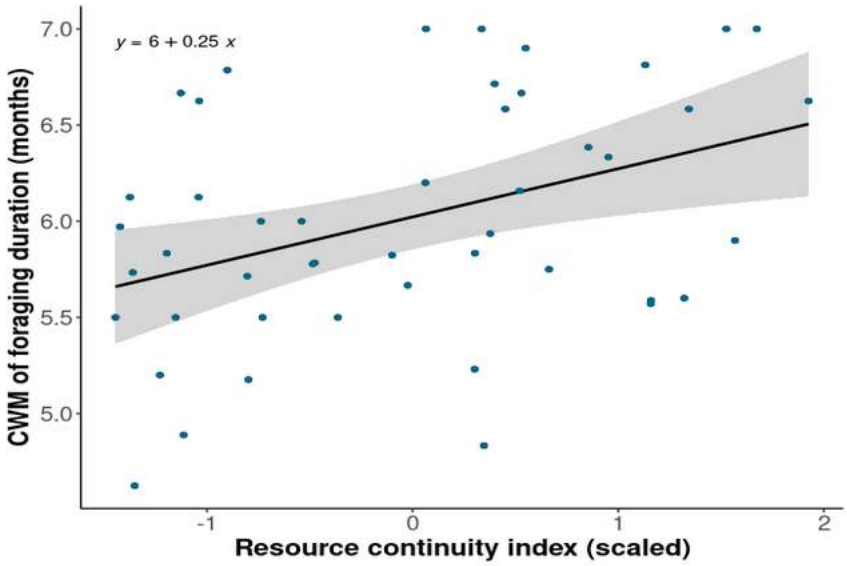

Figure 5.7: Plot of the relationship between floral resource temporal continuity index and the mean foraging duration of wild bees in the communities. Shaded area indicates 95% confidence interval.

5.4 Discussion

The aim of our study was to quantify the contribution of wooded habitats to the continuity of floral resources over time in agricultural landscapes, and to assess the effect of this continuity on the diversity of wild bees present on cereal field borders in spring. We showed the importance of wooded habitats in agricultural landscapes for floral resource temporal

continuity, and found that this continuity had an effect on the presence of bees with a higher foraging duration in the communities.

5.4.1 *A positive role of wooded semi-natural habitats for floral resource temporal continuity*

Our results showed the importance of the presence of wooded semi-natural habitats in agricultural landscapes to enhance floral resource continuity during the season. Indeed, we first found that wooded habitats, crops and grasslands provide flowering resources at different times across the season. Resource provided by crops is unstable and low, except for a peak in July when sunflowers are flowering. Grasslands could provide stable and important supplies but mowing leads to a high decrease of flower cover from July. These two groups of habitats alone in a landscape would result in "resource gaps" in April, June, and from late summer, as it has been shown by Requier et al. (2015). As we hypothesised, the presence of wooded habitats therefore becomes important for the high cover of floral resources they can provide, particularly in March, April and June, but also from summer to the end of the season when floral resources provided to bees come mainly from this type of habitat (Jachuła, Denisow, and Wrzesień, 2021).

Looking at the landscapes of our study area and giving to each of the 17 land use types a value of flowering cover for each month, we found that composition of landscapes and proportions of each groups influence resource supplies at the landscape scale. Thus, the provision of resources by the wooded habitat group is low, because its average area in the landscape is low. However, we found that even if crops' cover is significantly higher than wooded habitats in the landscapes, the latter provide a significantly higher amount of floral resources in April, and they both provide the same quantity of floral resources in May and June. Also, grasslands still provide a significantly higher quantity of resources than crops before mowing starts in June. Herbaceous and wooded habitats, despite their small cover in the landscapes of our study site, hence provide at least as much floral resource as conventional crops. The latter tend to drag the level down and result in an overall resource quantity that is much lower than if there were more semi-natural habitats in the landscapes.

The resources supplied by grasslands in May and wooded habitats in May and June allowed for a total median cover of flowering resource of about 40% of the landscapes' surface (Figure 5.4b) from May to July. Nevertheless, we found no « June gap » of flowering resource cover in the landscapes we studied, on average, contrary to what had been shown in other agricultural study sites (Jachuła, Denisow, and Wrzesień, 2021; Timberlake, Vaughan, and Memmott, 2019). In our case, this gap is certainly filled by the presence of wooded habitats, but also by other entomophilous crops present in some of the landscapes studied, such as soy beans, as well as by weeds present in winter cereals, which also seem to play a major role in bee feeding (Bretagnolle and Gaba, 2015; Henry et al., 2016). The absence of gap can also be due to the fact that, in our study site, OSR crops are really scarce and sunflower cover varies a lot between landscapes. As a result, the absence of the "June gap" can result from an absence of May and July peaks. In any case, from August, the total resource supplied by the three groups of habitats is halved, leading to a potential shortage of food for bees, as it has been found in a study by Couvillon et al. (2014).

Our work also showed that, more precisely, the main land use types correlated with temporal continuity of floral resource in the landscape were forests, permanent grasslands and gramineous meadows. Continuity index was inversely correlated with winter cereal and sunflower covers. These results confirm the previous ones and support the important positive role of wooded SNH in complementing the one of grasslands. The role of hedgerows is less obvious and did not appear in the PCA. But, looking at landscapes' compositions, there were

no variability in hedgerows' cover between landscapes, that almost all contained hedgerows. The involvement of gramineous meadows in the floral resource continuity is probably due to the fact that, in our study site, the thirteen sampled gramineous meadows used to estimate the resource provided by this habitat type were probably not recently sown meadows and a variety of other plant species than those originally sown were present.

Finally, these results all together emphasise the importance of a diversity of land use types in landscapes. Wooded habitats play an evident role, but are also complementary to crops and grasslands, in a phenological point of view. This diversity is also important to support a diversity of pollinators, given that wild bees forage mainly on semi-natural habitats, contrary to honey bees that use mainly crop supplies when possible (Rollin et al., 2013). Moreover, Henry et al. (2016) showed that this complementarity between groups can be found in terms of pollen and nectar supplies as, in their study, entomophilous crops were mainly used by bees for nectar, whereas 80% of pollen supplies came from woodlands.

5.4.2 *An effect of temporal continuity of floral resources on wild bee communities' composition*

We found that the temporal continuity of floral resources in the landscape had a positive effect on the mean foraging duration in wild bee communities. In landscapes with a higher temporal continuity of resources the studied year and the previous one, communities contained some wild bee species with a higher foraging duration. This confirms a part of our third hypothesis, which was that the temporal continuity of floral resources in the landscape over the season and the previous year contains a higher proportion of species with an early emergence and with a large foraging duration. Most of the studies that have so far shown a positive effect of the temporal continuity of floral resources on bees have studied bumblebees and honeybees (e.g. Ausseil, Dymond, and Newstrom, 2018; Eckerter et al., 2020). These species have a long foraging period and seem to be affected in their growth and survival by periods of lack of resources (Requier et al., 2017). There is little information on the effect of this continuity on the fitness and survival of other wild bee species (Ogilvie and Forrest, 2017), but it is possible that those with the longest foraging periods are also affected in the same way by resource discontinuity. Species with shorter foraging periods may be affected by resource gaps only if their activity period coincides with a period of resource shortage. Even if there were bumblebees in the bee communities we studied, they were very few (ten bumblebees out of 737 individuals, maybe because of the sampling method (Thompson et al., 2021)). These significant results are therefore certainly not only due to the presence of bumblebees, but to an ecological filter linked to the temporal continuity of floral resources and acting directly on the species according to their foraging duration trait. The models showed that the effect of resource on this trait was due to both the total amount of resource present over the season and the stability of that resource. Although Hemberger et al. (2020) showed that, for the fitness of bumblebee colonies, the amount of resources is more important than their stability, both factors seemed here to play a role on communities containing many different species.

Contrary to what we thought, neither temporal continuity of floral resources nor land use diversity (SHDI) was found to have any effect on abundance, species richness and functional diversity indices of wild bees captured at field borders. Recently, Nicholson et al. (2021) found a positive effect of floral resource temporal continuity on bumblebee abundance but not on other wild bees' diversity. Wild bee communities include a variety of species with various needs and different foraging preferences or emergence times (Michener, 2000) and it is possible that floral resource continuity or habitat diversity are just a need for a subgroup of species with particular needs. Even if floral phenology can shape species composition of

bee communities (Ogilvie and Forrest, 2017), many species have specific needs that may not depend on floral phenology. Oligolectic species need floral resources of a specific family at a given time (Dötterl and Vereecken, 2010) and may not be dependant on the diversity and stability of resources at the landscape scale but only, for instance, on the presence of *Brassica* species when they emerge. In this study, we focused on bee communities composed of individuals that come in winter cereal crops' borders in May-June. The aim of studying these bee communities was that they may be representatives of the diversity of bees present in a landscape that can pollinate crops. Moreover, because winter cereals do not provide floral resources except through weeds, they may attract few or no bees, and the ones that are found there are those that pass by in search of resources and may not be only the ones specific to crops. These communities are thus composed of a diversity of species, among which there are some really abundant and generalist social species such as *Lasioglossum malachurum* (Kirby 1802), but also solitary oligolectic species such as *Eucera nigrescens* (Pérez 1879) who is a *Fabaceae* specialist. As the first one will be present during seven months in the landscape and may look for a high diversity of flowers on a long period, the second one has a very short foraging period and may not be present in landscapes with a high continuity of floral resources which does not contain the resource the species needs at the right time. Therefore, the study of response of bees at the community scale and for only one month may have influenced the results. Moreover, given that there are also high variations in response and needs of wild bees during the season (Galpern et al., 2021), studying bee communities at different times of the season would have helped understanding their temporal dynamics of response to floral resource availability (Leong et al., 2016).

In this study, by looking at floral resource continuity only, we can have missed the effect of the presence or not of nesting sites. Ammann et al. (2021) showed for instance the prediction capacity of land cover maps but not of floral resource maps on predators. Similarly, Eckerter et al. (2020) found no effect of pollen resource availability on fitness and growth of bumblebee colonies, but found a positive effect of distance to forest indicating that even if this habitat type was a good provider of pollens, this was not the only resource it brought to bees. Characterising habitats from a functional point of view by their provision of floral resources is a first step to better understand the role of each habitat in biodiversity patterns (Fahrig et al., 2011; Vialatte et al., 2017), but working on only one function can lead to missing information and should probably be done in a complementary way with the characterisation of habitats for other functions, as their availability in nesting resources.

Finally, this study estimates the resource supply capacity of different habitats based on a more or less important number of surveys in these habitat types, in the same study site. Characterisation of one habitat was based on surveys of different landscapes and different years. The use of this mean value in each of the habitat type is a generalisation that can be close but also far from reality. Modelling resources based on functional maps is an interesting tool to study their dynamics in different landscapes and the role of habitats or heterogeneity on that resource (Fahrig et al., 2011). But, when trying to understand the effects of resources on bees, this generalisation could bias the results by erasing the « hidden heterogeneity », which comes from the particularities of each habitat in reality, due for example to their specific management (Vasseur et al., 2013). Besides, we saw that the effect of management on floral resource, for instance in grazed permanent grasslands, is hard to evaluate.

5.4.3 *Conclusion and perspectives*

Our study highlighted the important role of wooded semi-natural habitats on the temporal continuity of floral resources in agricultural landscapes. The high quantity of flowering species

they provide and their phenology make these habitats fundamental in a landscape to avoid gaps of resources during the foraging season of bees. By promoting continuity, resources are present throughout the season and in sufficient quantity to support bee species and communities present at different times of the season, even if this is not necessarily visible in the diversity of the community studied. Rethinking crop rotation within and between fields to promote a diversity and continuity of floral resources is a necessary evolution in agriculture to curb the major crisis of pollinator decline. Thus, agroecological methods favouring plant diversification in fields (e.g. agroforestry, crop mixes, flower strips, hedges) as well as in landscapes with the re-establishment of semi-natural habitats open up very positive future potential for a phenological complementarity of habitats and a continuity of floral resources for pollinators. More knowledge are now necessary for a better understanding of the importance of floral resource continuity for wild bee communities, as it has for now mainly been shown for honey bees and bumblebees.

5.5 Supporting information

See Appendix B.

Troisième partie

L'INFLUENCE COMPLEXE DE LA COMPOSITION DU PAYSAGE SUR LA RÉPONSE DES COMMUNAUTÉS D'ABEILLES SAUVAGES À L'UTILISATION LOCALE DE PESTICIDES

PRÉFACE AU CHAPITRE 6

Avant propos Les chapitres précédents nous ont permis de comprendre l'importance des habitats arborés pour soutenir des communautés d'abeilles sauvages spécifiques. Nous avons vu qu'ils fournissent aussi des ressources florales à des périodes clés, pour permettre la présence de fleurs en continue dans le paysage, ce qui est favorable aux espèces d'abeilles sauvages ayant une longue période de recherche de nourriture. Nous allons maintenant évaluer comment la présence de forêts, de haies et de prairies permanentes dans le paysage agit sur les communautés d'abeilles en bordure de cultures de céréales au mois de mai, et notamment comment la composition du paysage interagit avec l'intensité de différentes pratiques agricoles.

Contexte L'utilisation de pesticides et le manque de ressources dû à la simplification des paysages sont souvent cités comme les principaux facteurs de la disparition des abeilles sauvages. Il a été démontré que la complexité du paysage atténue parfois les effets négatifs de l'utilisation des pesticides, mais peu d'études ont pour l'instant étudié simultanément les effets locaux et paysagers sur les abeilles sauvages dans les paysages agricoles en utilisant des descripteurs plus précis du paysage et des pratiques agricoles.

Objectifs Dans cette étude, nous avons cherché à démêler les effets de la composition du paysage et des pratiques agricoles sur la diversité taxonomique et fonctionnelle des abeilles sauvages et les conséquences possibles sur le potentiel de pollinisation.

Méthodes Nous avons étudié un ensemble de données de 107 cultures au bord desquelles des abeilles sauvages ont été capturées une fois entre 2013 et 2019. Les traitements pesticides sur la culture ont été répertoriés au cours de l'année. Au niveau du paysage, les proportions des différents types d'utilisation des terres ont été calculées dans un rayon de 500 m.

Résultats Nous avons capturé 1536 abeilles sauvages de 86 espèces et, à l'aide de modèles mixtes généralisés, nous avons constaté que le nombre d'applications d'insecticides avait un effet négatif sur la diversité d'abeilles sauvages. La couverture forestière dans un rayon de 500 m avait un effet positif sur l'abondance et la richesse spécifique d'abeilles. De plus, la proportion de prairies permanentes contrebalançait les effets négatifs de l'intensité des pratiques dans la culture sur la diversité taxonomique d'abeilles sauvages.

Conclusion Cette étude permet de mieux comprendre les rôles contrastés mais complémentaires des divers habitats semi-naturels dans les paysages agricoles pour soutenir une diversité d'abeilles sauvages et atténuer les conséquences néfastes des activités agricoles.

Mots clés paysage, pratiques agricoles, pesticides, abeilles sauvages, habitats arborés, prairies permanentes.

6

CONTRASTING EFFECTS OF WOODED AND HERBACEOUS SEMI-NATURAL HABITATS TO SUPPORT WILD BEE DIVERSITY

Justine Rivers-Moore[1,2], Aude Vialatte[1,2], Annie Ouin[1,2], Romain Carrié[3], Sylvie Ladet[1,2], Emilie Andrieu[1,2]

[1] DYNAFOR, Université de Toulouse, INRAE, 31320 Castanet-Tolosan, France
[2] LTSER Zone Atelier « PYRÉNÉES GARONNE », 31320 Auzeville-Tolosane, France
[3] Centre for Environmental and Climate Science, Lund University, Solvegatan 37, SE-223 62 Lund, Sweden

Abstract

The use of pesticides and the lack of resources caused by the simplification of landscapes are often cited as the main drivers of the loss of wild bees. Landscape complexity has been shown to sometimes mitigate negative effects of pesticide use, but few studies have for now simultaneously investigated local and landscape effects on wild bees in agricultural landscapes by using more precise landscape and farming practice descriptors. In this study, we aimed at disentangle the effects of landscape composition and farming practices on wild bee taxonomic and functional diversity and the possible consequences on pollination potential. We investigated a dataset of 107 crops on the edge of which wild bees were captured once between 2013 and 2019. Pesticide treatments on the crop were listed over the year. At the landscape level, the proportions of different types of land use were calculated in a radius of 500 m. We caught 1536 wild bees of 86 species and, using generalized mixed modelling, we found that the number of insecticide applications had a negative effect on wild bee diversity. The cover of forests in a 500-m radius had a positive effect on abundance and species richness. Moreover, permanent grasslands' proportion counterbalanced the negative effects of farming practice intensity in the crop on taxonomic diversity of wild bees. This study helps to better understand the contrasting but complementary roles of diverse semi-natural habitats in agricultural landscapes to support wild bee diversity and counterbalance the detrimental consequences of agricultural activities.

Keywords

landscape, farming practices, pesticides, wild bees, wooded habitats, permanent grasslands

6.1 Introduction

In agricultural landscapes, insect pollinators support yields of many crops, as well as the reproduction of non-crop plants (Bartomeus et al., 2014; Bommarco, Marini, and Vaissière, 2012; Klein et al., 2007). Approximately 75% of crop species worldwide depend on animal pollination (Klein et al., 2007), and most of it is provided by wild bees (MacInnis and Forrest, 2019; Mallinger and Gratton, 2015; Winfree et al., 2018). The current worldwide decline in pollinators and pollination service (Dirzo et al., 2014) can have important consequences on food production (Khalifa et al., 2021). The reason for this decline seems to be multi-factorial

but mainly linked to agricultural intensification since the 1960s (Vanbergen and Initiative, 2013). Agricultural intensification led to the increase of fields' size, the loss of semi-natural habitats, the reduction of crop diversity and the use of pesticides and fertilizers (Goulson et al., 2015; Robinson and Sutherland, 2002; Tilman, 2001).

In agricultural ecosystems, wild bees are influenced by factors acting at the field and landscape scales (Gaba et al., 2018; Gonthier et al., 2014). At the field scale, pesticides and fertilizers have direct and indirect negative effects on bees or on pollination service (Catarino et al., 2019; Goulson et al., 2015). Insecticide use, especially of neonicotinoids, negatively impacts wild bee richness and abundance, but also affects nidification success of solitary species and the reproduction and colony growth of social species (Brittain et al., 2010; Rundlöf et al., 2015; Siviter, Richman, and Muth, 2021). Herbicides and fertilizers such as nitrogen have a more indirect impact, reducing the diversity of plant species and thereby limiting the availability of floral resources for bees (Bretagnolle and Gaba, 2015; Hudewenz et al., 2012; Isbell et al., 2013; Rollin et al., 2016). Indeed, in-field plant diversity can enhance bee abundance (Holzschuh et al., 2006; Sidemo-Holm et al., 2021). Finally, although underestimated until now, fungicides have more recently been shown to have also negative effects on bees (e.g. Bernauer, Gaines-Day, and Steffan, 2015; Park et al., 2015).

At the landscape scale, landscape complexity – the amount of semi-natural habitats (SNH) in the landscape – plays an important role for mobile organisms like bees, that are affected by habitat loss in agricultural landscapes (Eeraerts, Smagghe, and Meeus, 2019; Goulson et al., 2015; Holzschuh, Steffan-Dewenter, and Tscharntke, 2010; Proesmans et al., 2019b; Rollin et al., 2015). It has recently been suggested that increasing landscape complexity would have a higher effect on bees than decreasing local farming intensity in crop fields (Tscharntke et al., 2021). Moreover, landscape complexity has been shown to compensate for negative effects of intensive practices. For instance, Park et al. (2015) found that wild bee diversity decreased in orchards with increasing pesticide use, but that this negative effect was limited in landscapes with a higher proportion of SNH. Nicholson et al. (2017) and Carrié et al. (2017b) showed a similar interaction on other types of crops. However, most of studies showing a landscape-moderated effect of local farming intensity divided farming practices in organic and conventional categories, without going further in the type of practices, but this dichotomy may not be totally relevant for beneficial insects (Puech et al., 2014). Moreover, these studies focused on landscape complexity. But "semi-natural habitats" refers to different types of habitats depending on the study. They can include permanent grasslands, forests, forest edges, hedgerows and grassy strips, among others, but also a mix of all of them. Permanent grasslands have been shown to support a diversity of bees in agricultural landscapes, and to be source of wild bees for crop pollination via the spillover of species from grassland to crop (e.g. Klaus et al., 2021; Morandin et al., 2007). Wooded habitats have recently been shown to provide a high diversity and abundance of resources (Donkersley, 2019; Eeraerts et al., 2021b; Rivers-Moore et al., 2020), and may also play an important seasonal role by providing nectar and pollen to bees during "resource gaps" in the landscape (Mallinger, Gibbs, and Gratton, 2016; Timberlake, Vaughan, and Memmott, 2019). The composition and management practices of these SNH can however lead to variability in their quality for bees, sometimes resulting in additive or synergistic effects among different types of SNH (Dunning, Danielson, and Pulliam, 1992; Fahrig et al., 2011; Mandelik et al., 2012).

The effects of local or landscape factors on bee species depend on their functional traits (e.g. Hopfenmüller, Steffan-Dewenter, and Holzschuh, 2014). For instance, body size influences dispersion and food seeking capacity (Greenleaf et al., 2007). Nest location preferences, underground or in cavities, will influence species response to soil disturbance or to nesting material availability in the landscape (Bukovinszky et al., 2017; Shuler, Roulston, and Farris,

2005). Species lectism (specialist to some plant species or generalist) make it more or less dependant on a diversity of floral resources. A diversity of these trait values in a community may then allow for a higher resilience to anthropogenic disturbance. Furthermore, ecosystem functions like pollination have been shown to be more influenced by functional richness and composition than by species richness per se (Gagic et al., 2015; Mouillot et al., 2013; Petchey and Gaston, 2006).

The objective of our study was to disentangle the effects of landscape composition and farming practices on wild bee taxonomic and functional diversity and to apprehend the possible consequences on pollination potential. We hypothesized that (i) depending on their type (wooded vs. herbaceous habitats), SNH have specific effects on bee communities and interact differently with farming practices, and (ii) the diversity of bees have a positive effect on pollination potential in the crop.

6.2 Material & Methods

6.2.1 *Study site and sampling design*

The study was conducted in the *Vallées et Coteaux de Gascogne* site in south-western France (Figure 6.1), which is part of the Long-Term Socio-Ecological Research site ZA PYGAR (43°17'N, 0°54'E). This study site is characterized by a mosaic of grasslands, small forests, and crop fields (mainly winter cereals) with a sub-Atlantic climate with some Mediterranean influences (mean annual temperature, 12.5 °C ; mean annual precipitation, 750 mm). In this hilly region (250–400 m a.s.l.), 107 fields were studied from 2013 to 2019 (Figure 6.1). Each year (n=6), from 7 to 39 fields were selected to maximize variation in the proportion of semi-natural habitats (6 – 86%, median = 32%) in circles with a 500-m radius (hereafter called landscapes) centered on a point on the crop border (hereafter called "sampling point"). All target fields were either winter cereals or sunflower, representing the dominant crops in the study site. The radius was chosen according to the results of previous studies on wild bees (e.g. Steffan-Dewenter and Tscharntke, 2002).

The land use data of the landscapes were obtained by linking sampling year and the desired landscape description. For instance, for most of the years studied, the annual crops were obtained from the Geographical Land Register (RPG), which is made available annually through farmers' declarations for the Common Agricultural Policy (CAP).

6.2.2 *Data collection*

6.2.2.1 *Wild bees*

Wild bees (*Apoidae*) were collected between mid-April and end of May during six years from 2013 to 2019 (2015 excepted) on winter cereal crop borders. They were caught using three pan traps (coloured plastic cups, 15 cm diameter, 7 cm height) located on a pole 50 cm inside the field. We used three colours of pan traps (blue, yellow and white UV colour paint). Traps were 2/3 filled with water, with a small amount of soap to break surface tension. The height of the traps on the pole was adjustable to the crop canopy (10 to 120 cm). Pan traps were placed on the field-border during four days in 2013 and three days the other years. Wild bee individuals were identified to species or genus level by specialists based on their bee reference collection and on taxonomic literature. We excluded parasite species in our analysis. They seem to depend more on their host-species presence than on the environmental context, and may also not play any role on pollination potential in the landscape.

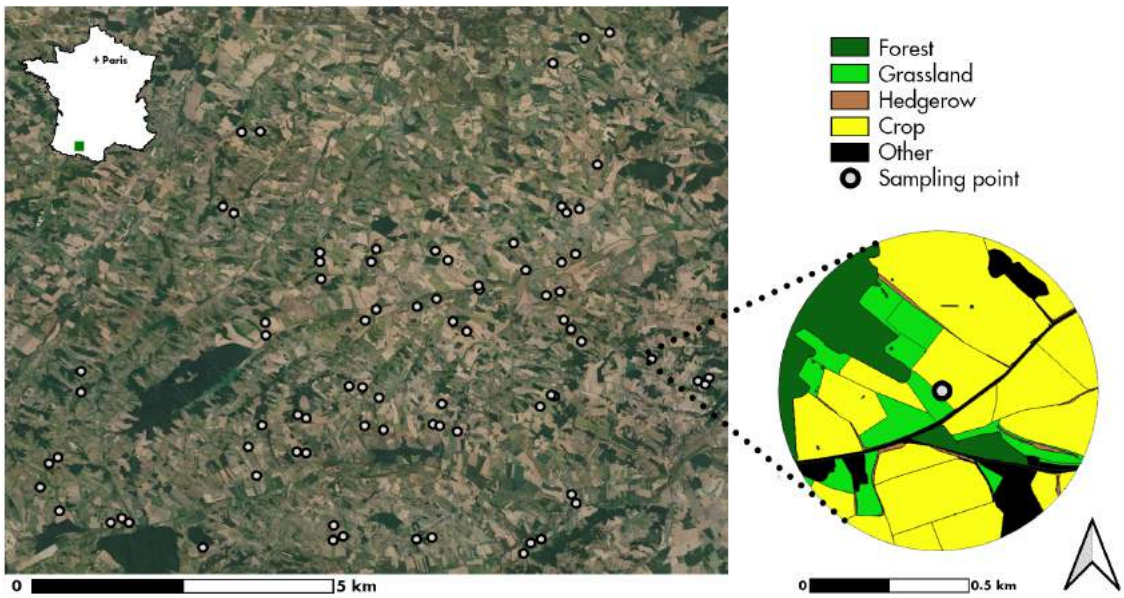

Figure 6.1: Maps showing on the left the study area with the 107 sampling points (cereal field borders), and on the right one of the 500-m radius landscapes centered on a sampling point.

6.2.2.2 *Bee traits*

To investigate functional diversity, we chose to study four ecological and life-history traits linked to diet (lectism), nesting site, mobility (body size) and sociality (Table 6.1). Body size was estimated via the intertegular distance (ITD), which is strongly correlated with body size and determines species foraging range (Greenleaf et al., 2007). Information for the selected traits was found in the literature, in particular from Bommarco et al. (2010), Carrié (2016), Fortel et al. (2014), Gérard et al. (2018), Kratschmer, Kriechbaum, and Pachinger (2018) and Kratschmer et al. (2018, 2019) and Le Féon et al. (2010). Some missing values were completed by expert knowledge (Genou, D. com. pers.). If a trait value differed for a taxon between different sources, the most frequently occurring data was kept in our database.

Table 6.1: The four bee functional traits used in the study

Functional trait (unit)	**Trait type**	**Categories**
ITD (mm)	Continuous	NA
Sociality	Categorical	1. social 2. solitary
Nest location	Categorical	1. above ground 2. below ground
Lectism	Categorical	1. oligolectic 2. polylectic

We calculated two multidimensional indices of functional diversity using the FD library (Laliberté and Legendre, 2010) in R: functional evenness and RaoQ. Rao's quadratic entropy (RaoQ) index combines both functional richness and divergence and is used to calculate trait dispersion in the community. The highest is RaoQ, the more the community is functionally diversified (Botta-Dukát, 2005). Functional evenness (FEve) is a measure of species functional

redundancy in a community. A low functional evenness indicates that some parts of niche space, although occupied, are under utilized (Mason et al., 2005; Villéger, Mason, and Mouillot, 2008). Non Euclidean distances due to the inclusion of categorical traits were corrected using the Cailliez correction.

6.2.2.3 *Plants*

Botanical surveys in the crops were conducted in May-June each year. In 2013 and 2014, plants were sampled in five 4-m^2 quadrats placed on a transect at least 25 m from all edges, parallel to the border. For each quadrat, the percent cover of each species was estimated. In 2016 and after, plants were sampled in ten 50x50 cm quadrats positioned every 5 meters on a transect 50 m from the edge of the field and perpendicular to the sowing rows. Plant cover was estimated for each species using the Braun-Blanquet scale (Wikum and Shanholtzer, 1978). To deal with the difference between the two protocols, we chose to work only with plant species richness because transformation of cover values would have led to too much approximation of abundance. Methods used to balance the sampling effort of plant surveys and estimate plant species richness from the two dataset can be found in Section C.1.

6.2.2.4 *Farming practices*

Farming practices were recorded by interviewing farmers. For each crop, we collected information on nitrogen input to the crop and number of herbicide, insecticide and fungicide applications (Table 6.2). To calculate the amount of nitrogen input, farmers were asked about the frequency and the doses of mineral and organic fertilizers for the complete crop cycle, and the amount of nitrogen was calculated using reference tables.

Following Blüthgen et al. (2012), we calculated an index of land-use intensity (LUI). It takes into account insecticide, herbicide and fungicide applications, as well as the amount of nitrogen input. Each of these individual LUI components was standardized relative to its mean within the study site. For each experimental sampling point i, the land-use intensity LUI_i is defined as :

$$LUI_i = \frac{I_i}{I_S} + \frac{H_i}{H_S} + \frac{F_i}{F_S} + \frac{N_i}{N_S} \tag{6.1}$$

where I_i, H_i and F_i are respectively the number of insecticide, herbicide and fungicide applications, and I_S, H_S and F_S their respective mean within the study site.

Due to the standardization by ratios, LUI_i is dimensionless.

Table 6.2: Agricultural practices for the 107 crops. Mean ± SD, minima and maxima are given in brackets

Type of practice	**Values**	**Short name**
Number of insecticide applications	0.21 ± 0.43 (0-2)	insecticides
Number of herbicide applications	1.20 ± 0.69 (0-5)	herbicides
Number of fungicide applications	1.33 ± 0.90 (0-3)	fungicides
Fertilization (kg $N.ha^{-1}$)	148.3 ± 73.5 (0-425)	nitrogen

6.2.2.5 *Landscape variables*

Landscape variables were calculated within a 500-m radius buffer centered on bee sampling point (Table 6.3). Using aerial photographs (BD ORTHO® 2013, IGN), the different land covers (forests , hedgerows, permanent grasslands and crop fields) of the landscapes in 2013 and 2014 were digitalized using ArcGIS 10.2 (ESRI) and were validated by ground surveys in July 2013 and May 2014. Since 2016, we used the ALM package (for Automated Landscape Mapping ; Allart, Ricci, and Poggi (2021)) to group within the same vector layer the hedges of the Topographic Large Scale Geographic Repository (BD TOPO of the IGN), the Geographic Land Register (RPG of the IGN) and finally the Operational Land Occupation map (OSO of the THEIA cluster).

Table 6.3: Landscape composition in a 500-m radius around the 107 sampling points. Mean cover ratio ± SD, minima and maxima are given.

Type of land cover	**Cover ratio**
Forest	0.09 ± 0.07 (0-0.39)
Permanent grassland	0.22 ± 0.16 (0-0.66)
Hedgerow	0.04 ± 0.02 (0.01-0.13)
Crop	0.60 ± 0.19 (0.1-0.92)

6.2.2.6 *Pollination*

Pollination potential was evaluated on a subset of 61 points on the 107 studied, using phytometers, i.e entomophilous potted plants grown in controlled conditions and brought in a field to measure pollination success (Steffan-Dewenter and Tscharntke, 1999). Plants were placed under insect-proof tents inside a greenhouse before the exposition in the fields. Phytometers used differed depending on the year. Petunias plants were used in 2014, and strawberry plants from 2016 to 2019. To deal with the possible self-compatibility of these species, we bagged one (petunias) or two (strawberries) potted plants with insect-proof gauze. In each field, bagged potted plants were placed on the field border with two unbagged potted plants, at the same location as bee sampling points, during a period of three days. Plants were placed in plastic trays with one liter of water. After the field exposure, potted plants were stored again under insect-proof tents until the harvesting. Then, protocol varied depending on the phytometer used. In 2014, all petunia flowers that opened during and just before the field exposure were harvested. Pollination success was estimated using the mean weight of seeds per fruit (seed set) at the field level. From 2016, pollination success was assessed using the mean weight of strawberries for each point. Indeed, strawberry weight and quality have been shown to be improved with bee pollination (Castle, Grass, and Westphal, 2019; Klatt et al., 2014).

Because of the different protocols used, the values of pollination potential were standardized per year using z-scores, i.e. by centering and reducing the pollination data of each year. This transformation does not constrain the variability found in the raw data and allows focusing on each effect independently of the year and protocol effects.

6.2.3 *Data analysis*

6.2.3.1 *Bee diversity*

Multi-model inference (MMI) and averaging of multiple regression models were used to evaluate effects of plant richness, landscape composition and farming practices in the crop, as well as their interactions, on wild bee abundance, species richness, and functional diversity. We first calculated Spearman's correlations between all landscape and practice descriptors (see Section C.2). After removing some variables leading to $|r|>0.6$, we kept three landscape descriptors (forest, permanent grassland and hedgerow covers), and three farming-practice variables (amount of nitrogen input, number of herbicide applications and number of insecticide applications). Because of the potential collinearity between farming practices separately and *LUI* or weed species richness in the crop, these variables were analysed separately. The number of fungicide applications was not used in the analyses because of its medium correlation with the amount of nitrogen input ($|r|=0.45$), its potential collinearity with other farming practices and finally the weak hypotheses we had on its potential effects on bee communities. The selected variables were all scaled (mean centered and divided by the standard deviation, to make the coefficients comparable) and included in three multiple regression models with different explanatory variables: (i) the three landscape predictors and the three farming practice variables and their interactions, (ii) the three landscape predictors and LUI and their interactions and (iii) weed species richness in crop border.

After automatic removing of outliers, these three types of "complete models" were analysed using MMI and model averaging, except for the third model including only weed species richness as explanatory variable. MMI analysis deals with model selection uncertainty (Burnham, Anderson, and Burnham, 2002; Johnson and Omland, 2004; Lukacs, Burnham, and Anderson, 2010), which is useful when running complex mixed models (Zuur et al., 2009). Following the MMI procedure, we constructed Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) or Linear Mixed Models (LMMs) for each possible combination of the explanatory variables, including interactions between landscape and farming practice descriptors. The year was included as random factor (i.e. random intercepts) in each model. To account for over-dispersion due to count data with many zero observations, models with bee abundance and bee species richness as response variable assumed a negative binomial error distribution with a log link. For functional diversity indices, we constructed LMMs for FEve which was y^3 transformed, and for RaoQ which was sqrt(y)-transformed to meet assumptions of normality and homoscedasticity. All models, fitted by Maximum Likelihood (ML), were ranked based on the corrected Akaike information criterion (AICc). Then, we computed standardised average regression coefficients weighted by the Akaike weights across supported best models (ΔAICc < 2) (Burnham and Anderson, 2004; Johnson and Omland, 2004) using the MuMIn package. We report the full model average, which incorporates relative variable importance to the averaged model, a more conservative estimate of significant explanatory variables than the conditional average (Burnham, Anderson, and Burnham, 2002). We calculated the 95% confidence interval (CI) of variable estimates and the relative importance of each variable (variable weight). It is the sum of the weights of all the models in which that factor was present in the set of best models (ΔAICc < 2). Variable weight reaches 1 for the more important variables that appear in all top models, and is equal to zero if the variable is not present in any of the top models (Burnham, Anderson, and Burnham, 2002; Symonds and Moussalli, 2011). All best models used for model averaging were checked individually for normality of residuals and homogeneity of variance, as well as for collinearity between explanatory variables using Variance Inflation Factors (VIF). Because, for a given year, some of the sampling points were close from each other (minimum distance: 146.54 m ; mean±sd: 2091±1138 m), all

models were also systematically checked for spatial auto-correlation in model residuals with Moran's correlograms. No models showed spatial auto-correlation. Although similar sets of explanatory variables were included in the different models, a different set of variables was retained for each final averaged model at the end of the MMI procedure. The R^2 (total amount of variance explained) was calculated for the global model (model including all the parameters of the averaged model), as suggested by Symonds and Moussalli (2011). We report marginal R^2 (R^2m) which includes only fixed effects, and conditional R^2 (R^2c) which also takes into account the variance explained by random factors.

6.2.3.2 *Pollination potential*

To test for the impact of bee diversity, local practices and landscape composition on pollination potential, we used the same MMI procedure. We constructed linear mixed models (LMM) with pollination potential as response variable. The latter was y^2 transformed to have only positive values, and then box-cox transformed as following: $(y^\lambda - 1) / \lambda$, using the boxcox function of the MASS package to find the optimal λ and make the distribution more symmetrical (Sakia, 1992; Venables and Ripley, 2002). The same explanatory variables were used as before. We also used the same modelling procedure with the bee species richness and the two functional indices as explanatory variables to see if functional and taxonomic diversity of bee communities had an impact on pollination potential in the landscape. We did not use bee abundance, because it was too much correlated to wild bee species richness ($|r| > 0.8$).

All statistical tests were performed using R software 4.1.0 (R Core Team, 2021). We used the 'lme4' package to fit models (Bates et al., 2015), the 'MASS' package for box-cox transformation (Venables and Ripley, 2002), the 'optimx' package for mixed effect models optimization (Nash and Varadhan, 2011), the 'performance' and 'DHARMa' packages to check the validity of models' assumptions (Hartig, 2021; Lüdecke et al., 2021), the 'spdep' package for neighbouring matrices to check for spatial auto-correlation (Bivand and Wong, 2018), 'LMERConvenienceFunctions' package for outlier removal (Tremblay et al., 2020), 'MuMIn' package for MMI analysis (Bartoń, 2020), 'PerformanceAnalytics' to calculate correlations (Peterson and Carl, 2020), 'ggplot2' package for plots (Wickham, 2016), and 'effects' packages for interaction plotting (Fox and Weisberg, 2019).

6.3 Results

In total, in the 107 sampling points, 1536 wild bees belonging to 86 species (excluding cleptoparasites) were sampled (See Table C.1 for the complete list of wild bee species and their total abundance). Abundance and species richness per sampling point were respectively 11±1.24 bees and 7±0.37 species (median±SE). The four most abundant species were *Lasioglossum marginatum* (n=208), *L. malachurum* (n=149), *Halictus gr.simplex* (n=116) and *H. scabiosae* (n=105).

6.3.1 *Influence of farming practices and landscape composition on wild bee taxonomic and functional diversity*

Wild bee diversity was influenced by landscape composition as well as by local farming practices (Table 6.4). Forest cover in the landscape had a significant positive effect on wild bee abundance and species richness (Figure 6.2). The number of insecticide applications had a significant negative impact on wild bee species richness (Figure 6.2), as well as permanent

grassland cover in the landscape. For both taxonomic diversity measures, the Land-Use Intensity index significantly interacted with the proportion of grassland in the landscape. We found a strong positive effect of grassland proportion on bee species richness and abundance as the LUI index was high, but also a significant negative effect of grasslands as the index was low (Figure 6.3). The fixed effects in the models explained between 19% and 28% of the variance of wild bee abundance and species richness (Table 6.4). We found no effect neither of landscape composition nor of farming practices on functional indices RaoQ and FEve of bee communities (Table 6.4). Weed species richness in crop had no effect on any wild bee response variable (Table 6.5).

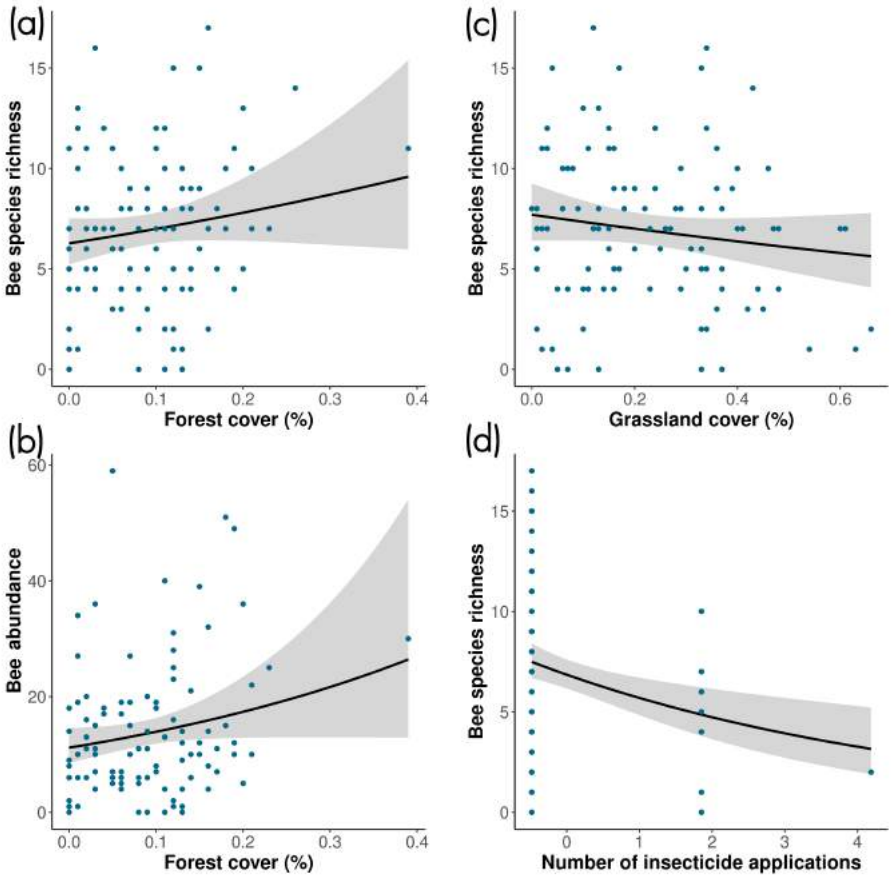

Figure 6.2: Responses of wild bee species richness (a) and abundance (b) to forest cover in a 500-m radius landscape, and response of wild bee species richness to the permanent grassland cover in the landscape (c) and to the number of insecticide applications in the crop (d). Shaded area indicates 95% confidence interval.

6.3.2 *Influence of farming practices, landscape, functional composition and bee diversity on pollination potential*

Neither bee taxonomic nor functional diversity had any effect on pollination potential. We also found no effect of landscape or farming practice variables on pollination potential (Table C.2).

Table 6.4: Models of bee abundance, bee species richness, and of the two functional diversity indices as a function of farming practices, landscape composition and interactions, resulting from multi-model inference and averaging. Weight (w), estimated coefficient (β), 95% confidence intervals (CI) and p-value are given for each explanatory variable. Conditional R^2 (R^2c - total R^2) and marginal R^2 (R^2m - only fixed effects) are given for the global model. Significant terms with CI not including zero and p-value <0.05 are in bold. All explanatory variables were centered and reduced before analyses.

Model type	Predictor	w	β	lower CI	upper CI	p-value	R^2c / R^2m
Bee abundance							
~ Landscape x practices	**forest**	**1.00**	**0.23**	**0.07**	**0.38**	**0.0038597**	0.43 / 0.22
	insecticides	1.00	-0.16	-0.31	0.00	0.0540712	
	nitrogen	1.00	-0.15	-0.30	0.01	0.0647833	
	insecticides : grassland	0.77	0.15	-0.07	0.37	0.1793925	
	grassland	0.77	-0.06	-0.20	0.09	0.4598198	
	insecticides : forest	0.52	0.08	-0.12	0.29	0.4140683	
	hedgerow : nitrogen	0.24	-0.04	-0.22	0.13	0.6179487	
	hedgerow	0.24	-0.02	-0.11	0.08	0.7633743	
~ Landscape x LUI	**forest**	**1.00**	**0.26**	**0.12**	**0.39**	**0.0002156**	0.46 / 0.19
	LUI : grassland	**1.00**	**0.25**	**0.09**	**0.40**	**0.0020243**	
	LUI	**1.00**	**-0.21**	**-0.35**	**-0.06**	**0.0050978**	
	grassland	1.00	-0.05	-0.20	0.11	0.5341583	
	LUI : forest	0.63	0.10	-0.10	0.30	0.3364504	
Bee richness							
~ Landscape x practices	**forest**	**1.00**	**0.15**	**0.06**	**0.24**	**0.0014845**	0.35 / 0.25
	insecticides	**1.00**	**-0.14**	**-0.25**	**-0.03**	**0.009358**	
	grassland	**1.00**	**-0.13**	**-0.24**	**-0.03**	**0.0127005**	
	nitrogen	0.86	-0.10	-0.23	0.03	0.1479141	
	herbicides	0.72	0.07	-0.05	0.19	0.2326654	
	insecticides : grassland	0.58	0.06	-0.07	0.19	0.3849595	
	herbicides : grassland	0.12	0.01	-0.04	0.05	0.8174839	
~ Landscape x LUI	**forest**	**1.00**	**0.13**	**0.05**	**0.21**	**0.0016152**	0.37 / 0.28
	LUI : grassland	**1.00**	**0.16**	**0.05**	**0.26**	**0.0025767**	
	LUI	**1.00**	**-0.10**	**-0.19**	**-0.01**	**0.0339435**	
	grassland	**1.00**	**-0.10**	**-0.19**	**0.00**	**0.0438686**	
	LUI : forest	0.37	0.02	-0.07	0.12	0.6072384	
RaoQ							
~ Landscape x practices	herbicides	0.29	0.01	-0.03	0.05	0.6390066	0.15 / 0.03
	insecticides	0.21	0.00	-0.04	0.03	0.7570861	
	nitrogen	0.13	0.00	-0.02	0.03	0.801186	
	hedgerow	0.11	0.00	-0.02	0.02	0.8544412	
	grassland	0.10	0.00	-0.02	0.02	0.8939463	
~ Landscape x LUI	hedgerow	0.23	0.00	-0.02	0.03	0.7838338	0.14 / 0.02
	grassland	0.21	0.00	-0.03	0.02	0.8434518	
FEve							
~ Landscape x practices	herbicides	0.56	0.01	-0.01	0.02	0.4233218	0.07 / 0.04
	nitrogen	0.25	0.00	-0.01	0.01	0.6965192	
	hedgerow	0.21	0.00	-0.01	0.01	0.7566969	
	grassland	0.10	0.00	-0.01	0.00	0.8519561	
~ Landscape x LUI	LUI	0.28	0.00	-0.01	0.01	0.6573823	0.05 / 0.00
	hedgerow	0.17	0.00	-0.01	0.01	0.809808	
	grassland	0.16	0.00	-0.01	0.01	0.8235865	

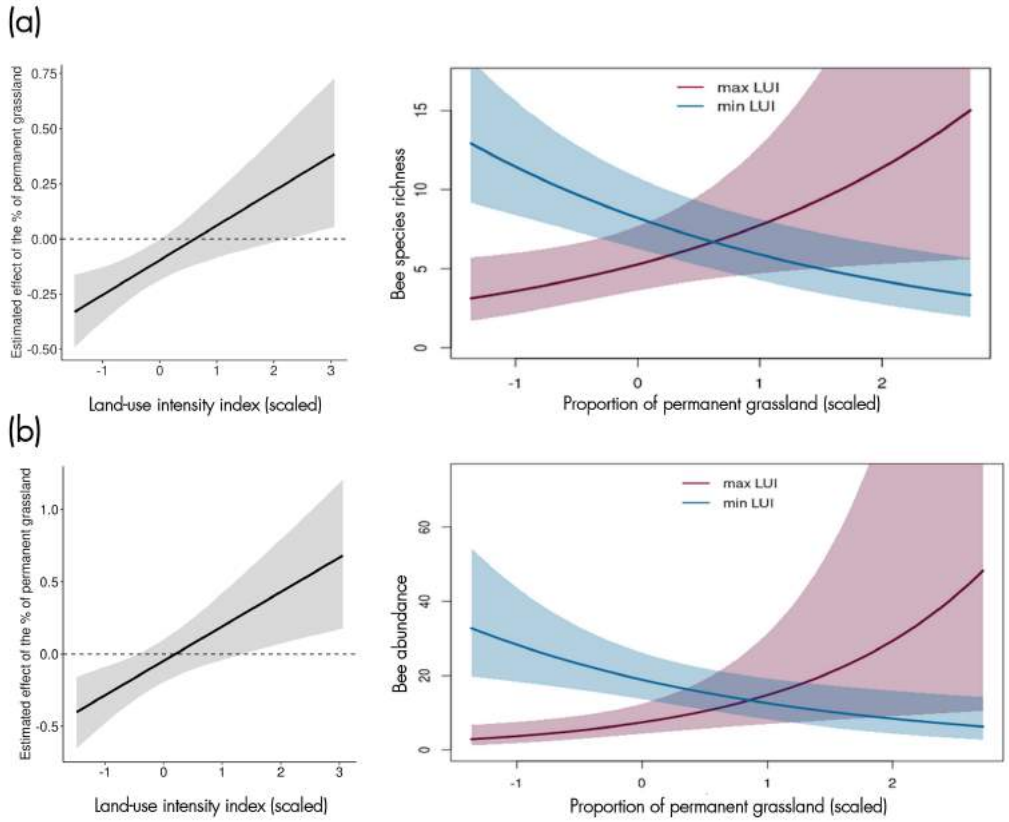

Figure 6.3: Graphs showing the interactive effects of land-use intensity (LUI) x the proportion of permanent grassland in a 500-m radius landscape on bee species richness (a) and abundance (b). The left-hand side graphs show the effect size of permanent grassland proportion on bees and 95% confidence interval (y axis) depending on land-use intensity (x axis). Where the confidence interval does not overlap 0, the effect of permanent grassland proportion on bees is significant. The right-hand side graphs show the response of bee species richness (a) and abundance (b) to permanent grassland proportion for minimum and maximum values of LUI index (significant slopes: solid lines with 95% confidence interval, non-significant slopes: dashed lines).

Table 6.5: Results of generalized linear mixed models, testing the effect of the species richness of weeds in the crop on species richness, abundance and functional diversity of wild bees. Significant coefficients are in bold (p>0.05). R^2 is given for fixed effect only.

Response variable	**Predictor**	**Estimate**	**SE**	**P-value**	**R^2**
Bee abundance	weed richness	0.11	0.08	0.16	0.02
Bee richness	weed richness	0.05	0.05	0.36	0
RaoQ	weed richness	0.00	0.01	0.92	0
FEve	weed richness	0.00	0.03	0.92	0

6.4 Discussion

Based on a large dataset of 107 landscapes surveyed over a six-year period, our study showed an important effect of landscape composition and local farming practices on wild bee species richness and abundance, but also underlined the importance of interactive effects of grassland cover and farming practices. Forest cover showed a positive effect on wild bee species richness and abundance, with no interaction with local farming practices.

6.4.1 *Relative impact of local and landscape factors and their interactions on taxonomic diversity of wild bees*

6.4.1.1 *Factors affecting wild bee communities at field scale*

We found a strong negative impact of the number of insecticide applications in the crop on wild bee species richness but not on their abundance. Compared to fields with no insecticide applications, bee species richness was 33% lower in border of fields with a single insecticide application. Insecticide use had already been shown to have negative effects on insects and especially on pollinators, and can cause local species extinction (Brittain and Potts, 2011; Siviter, Richman, and Muth, 2021). Kovács-Hostyánszki, Batáry, and Báldi (2011) have shown for instance a significant negative effect of insecticides on wild bee species richness as well as on the abundance of the large ones. Brittain et al. (2010) found cumulative effect of insecticide application on wild bee species richness, which started to decline after two or more applications. In our study, we already detected a strong negative effect on bee species richness in crops with only one insecticide application. This difference with the results of Brittain et al. (ibid.) could be due to the molecules used, their concentration, and/or the date of application.

We did not find any significant effect neither of herbicide use nor of nitrogen amount on bees. By decreasing the quantity and diversity of flowering weed species in crops, herbicide and nitrogen use can have an indirect effect on bees (Bretagnolle and Gaba, 2015; Lüscher et al., 2014; Rollin et al., 2016). However, in our study, the species richness of entomophilous weeds in the crop had no effect either on wild bee communities. This could be due to the low value of plant species richness in the sampling points studied (median=3.18 species ; SD=3.22) and their weak variance among farming practices.

6.4.1.2 *Factors affecting bee communities at landscape scale*

We found a significant positive effect of the proportion of forests in the landscape on wild bee species richness and abundance in field border. This result is consistent with the recent work of Griffin, Bruninga-Socolar, and Gibbs (2021) who found a higher bee species richness located in landscapes with a higher forest cover, although these bees were sampled in grasslands. Other studies also highlighted the importance of the presence of forests in the landscape to support a high diversity of wild bees (e.g. Nery et al., 2018; Pfeiffer et al., 2019; Proesmans et al., 2019a). Most of these studies suggest that the positive effect of forests on bees can be due to their edges (McKechnie, Thomsen, and Sargent, 2017; Rivers-Moore et al., 2020). However, forest edge length and cover are often highly correlated to forest cover, as it was the case in our study, preventing to disentangle their respective effects. Nevertheless, forest edges contain both cavities or wood for above-ground-nesting bees (Ouin et al., 2015), and bare ground and slopes for those nesting below-ground. Moreover, forest edges can support pollinator communities in agricultural landscapes by providing floral resources at times where crops are not flowering (Bertrand et al., 2019; Mallinger, Gibbs, and Gratton, 2016). This

temporal stability is important for species emerging at different times of the year, but also for long-time forager species and social bees like bumble bees that are dependant on resource continuity (Goulson, 2003).

Our results show a significant negative effect of the proportion of permanent grasslands in the landscape on wild bee species richness but not on their abundance. Permanent grasslands are often considered as essential semi-natural habitats for wild bees, providing food and nesting resources (Bartual et al., 2019; Jauker et al., 2013) and often leading to a spillover of individuals to crop fields (Bartholomée et al., 2020; Klaus et al., 2021; Ockinger and Smith, 2007). Wild bees may thus visit crops for foraging but also return to grasslands to complete their life cycle (Blitzer et al., 2012) or because grasslands are flowering. Indeed, bee species can move in different habitats depending on floral resource availability (Bendel et al., 2019; Leong et al., 2016). At the time of the year we sampled the bees, grasslands provide a high quantity of floral resources, and are then highly attractive to bees. There may be a concentration of some bee species in grasslands (Tscharntke et al., 2012), while crops may provide suboptimal resources at this period. This can explain the attraction by permanent grasslands in grassland-rich landscapes, which limit crops attractivity for wild bees. When grasslands' proportion is lower in the landscape, wild bee species may be moving through crop borders while looking for resources.

6.4.1.3 *Interactive effects of local farming intensity and permanent grassland cover on bee communities*

When adding an interaction between landscape and land-use intensity, we found that bee species richness and abundance in field border responded positively to the cover of grassland in the landscape when land use intensity was high in the field, while the effect of surrounding grasslands on bees was negative in unsprayed fields. This finding is partly convergent with other studies (e.g. Rundlöf, Nilsson, and Smith, 2008; Tscharntke et al., 2005) in which the effect of some semi-natural habitats cover was significantly positive, but only in intensively farmed fields. In these studies, effect is often significant in a case (e.g. in conventional fields) and not significant in the other (e.g. in organic fields). The particularity of our results was their significance in both ways. In fields with less intensive practices, the increase in the cover of surrounding permanent grasslands had a negative effect on wild bee diversity in the crop border, leading to a concentration effect in grasslands (Tscharntke et al., 2012). However, when considering fields with more intensive practices, there were at the same time a positive effect of surrounding grasslands which may be higher than the concentration effect. Our results suggest that grasslands act as a source of bees for the crop (Klaus et al., 2021; Tscharntke et al., 2005), but that this effect is visible only when fields provide few resources and are less favourable to local bee communities. This result observed in conventionally managed fields does probably not predict the effects of the proportion of grasslands around agroecologically managed fields.

6.4.2 *No impact of local and landscape factors and their interactions on functional diversity of wild bees*

Contrary to bee abundance and species richness, bee functional diversity was neither impacted by insecticide applications nor by forest or grassland cover in the landscape. It means that when species richness of wild bees decreased with insecticide applications or with growing proportion of surrounding grasslands, it did not affect bee functional diversity or evenness. Even with less species, there was still a niche differentiation between species in the communities found in crop borders (Mason et al., 2005). Similarly, the proportion of

forests in the landscape did not have any significant effect on functional diversity or trait eveness in the communities, yet it had a significant positive effect on abundance and species richness of bees. New species or individuals provided by increasing forest cover did not have any effect on the functional structure of bee communities. These additional species might be functionally redundant to the set of species already present in landscapes with low forest cover (Tscharntke et al., 2005).

Both RaoQ and FEve indices took into account the relative abundance of species (Botta-Dukát, 2005) and were calculated based on four functional traits, of which three were composed of two categories. Based on these traits, bee species may be easily functionally similar. The use of other traits like the time of emergence could have changed the indices, which depend a lot on traits choices (Petchey and Gaston, 2006), and thus the understanding of the effect of landscape and local changes on functional response of bees. The study of functional composition of communities, by looking at functional traits separately or at clusters of traits, may help the understanding of these processes (Kleyer et al., 2012; Laliberté and Legendre, 2010).

6.4.3 *Forests and grasslands play different roles for wild bees in agricultural landscapes*

Several studies have highlighted a combined effect of farming practices intensity and landscape heterogeneity on wild bees over the last decade (e.g. Ballare et al., 2019; Carrié et al., 2017b; Le Féon et al., 2010; Miljanic et al., 2019; Rundlöf, Nilsson, and Smith, 2008). Here, we showed a contrasting effect of two types of semi-natural habitats on wild bee diversity in crop borders. Our results suggest that permanent grasslands proportion in the landscape can lead to a concentration of bee populations that keep them away from the crop border, but also to a spillover of species favouring the presence of bees in the crop. Bees are highly mobile organisms and most of them move through the landscape to find the resources they need across their foraging period (Ragué, 2021). Grasslands provide a high quantity and quality of resources that are attractive to wild bees but also allow for the presence of bees in the landscape, and in this way are beneficial to the presence of bees in crop borders when land use intensity is high and limit resources in the field-patch. They play a role of source and sink at the same time, which may be favourable to the pollination of flowering crops in the landscape in flowering periods, but also mask the negative effect of pesticides on bee communities.

Forest cover in the landscape is beneficial to the diversity of bees in the crop border irrespective of local farming practices. Forests may play a complementation-role (Dunning, Danielson, and Pulliam, 1992; Fahrig et al., 2011) by providing non-substitutable resources that some species need during their life cycle and that they do not find in open habitats, for instance for nidification (McKechnie, Thomsen, and Sargent, 2017; Proesmans et al., 2019b) or for food diversification or stability (Donkersley, 2019). The cover of forests may thus favour abundance and species richness of bees at the landscape scale, and we suppose that bee species that need both open and wooded habitats would not be present in landscapes without forests.

We highlighted here the importance of forests and permanent grasslands that complement each other in supporting wild bee communities in agricultural landscapes, while acting on these communities through different ecological mechanisms (spillover and concentration). However, wild bees were sampled at a single time and we did not sample in grasslands or forests. We are therefore not able to verify if wild bees were present in these habitats at the same time, and if they move through different habitats of the landscapes during the

season, as it has been suggested in studies focused on temporal variations of bee communities (Ragué, 2021).

6.4.4 *Consequences on pollination potential*

In our study, we measured the pollination potential in non-entomophilous crops' borders using phytometers. We tried to understand the direct effect of bee taxonomic and functional diversity on pollination potential, and the indirect effect of landscape and local farming practices on it. We did not find any effect of these factors, contrary to our expectations. However, these results are in line with current literature on the subject. There is no clear pattern linking wild bee diversity to pollination (Ricketts et al., 2016), or landscape composition to pollination. Results vary depending on the study, the variables used and the way to measure pollination success (see for instance Castle, Grass, and Westphal, 2019; Dainese et al., 2019; MacInnis and Forrest, 2019; Martin et al., 2019). Pollination is measured as pollinator visits, pollen deposit, fruits weight, seed set or crop yield depending on studies, and this may explain the differences between results and the difficulty to understand drivers of pollination success.

6.4.5 *Applications and conclusion*

This study highlighted the positive effects that forests have on wild bees, and the complementarity role that permanent grasslands can play on bee communities. Forests may be essential to provide specific resources to some species and have a positive effect on wild bee diversity in crop borders by providing complementary nesting and floral resources to the ones in fields. Permanent grasslands have a more contrasted effect which depend on local land use intensity, but they look to have however a role of mitigation of the negative effects of intensive local practices and of providing floral resources to bees at times where floral resources may be scarce in crops. Both these wooded and herbaceous habitats, by increasing wild bee diversity in the field borders, may reinforce the resilience of wild bee communities to disturbances (Tscharntke et al., 2005).

Supporting information

See Appendix C

PRÉFACE AU CHAPITRE 7

Avant propos Dans le chapitre précédent, nous avons vu les effets contrastés des habitats arborés et herbacés pour soutenir une diversité d'abeilles en bordure de culture, et atténuer les effets négatifs des pratiques agricoles sur la diversité taxonomique des abeilles sauvages mais pas sur la diversité fonctionnelle. Afin de comprendre plus précisément comment ces processus agissent sur les communautés d'abeilles, nous nous sommes donc intéressé·e·s plus précisément aux traits fonctionnels des abeilles.

Contexte L'utilisation de pesticides a été montré comme ayant un impact négatif sur les communautés d'abeilles, et la proportion d'HSN a souvent un effet positif sur l'abondance et la richesse spécifique d'abeilles sauvages. Les paysages agricoles sont très dynamiques et, en fonction de leurs traits fonctionnels dits « de réponse », les espèces peuvent être plus ou moins sensibles aux changements dans ces écosystèmes.

Objectifs L'objectif de notre étude était de vérifier si les effets de la composition du paysage et de l'utilisation de pesticides et d'azote sur les abeilles sauvages différaient en fonction de leurs traits fonctionnels, et plus encore de leur appartenance à un groupe fonctionnel.

Méthodes Nous avons utilisé une RLQ, analyse à trois tables, pour relier les caractéristiques fonctionnelles des abeilles avec la proportion de différents types d'habitats dans le paysage et l'utilisation de différents types de pesticides et d'azote. Nous avons ensuite utilisé des techniques de clustering pour évaluer, au sein de la RLQ, la relation entre les variables environnementales et des « syndromes de traits » (groupes d'espèces partageant les mêmes traits fonctionnels).

Résultats Nous avons trouvé que les caractéristiques écologiques des espèces changeaient à l'échelle de la communauté en association avec les pratiques agricoles mais aussi la présence d'HSN. La répartition des traits s'expliquait mieux par l'utilisation locale des pesticides que par la composition du paysage, mais les deux jouaient un rôle de filtre sur les communautés d'abeilles sauvages. Les petites espèces sociales terricoles étaient davantage présentes dans les communautés lorsque les pratiques étaient moins intensives et les parcelles entourées de prairies permanentes, alors que les espèces de grande taille semblaient moins affectées par l'utilisation d'insecticides.

Conclusion Nos résultats suggèrent que même si le paysage et les pratiques n'ont pas d'effet direct sur la diversité fonctionnelle, l'utilisation de syndromes de traits permet une meilleure connaissance de la façon dont ces facteurs environnementaux filtrent les espèces présentes dans les communautés d'abeilles sauvages. La compréhension de ces processus permettra de mieux prédire et comprendre les effets potentiels sur le service de pollinisation.

Mots clés traits fonctionnels, abeilles sauvages, habitats semi-naturels, pesticides, paysage

7

PESTICIDE USE AND LANDSCAPE COMPOSITION DRIVE FUNCTIONAL COMPOSITION OF WILD BEE COMMUNITIES IN CEREAL FIELD BORDERS

Justine Rivers-Moore[1,2], Aude Vialatte[1,2], Annie Ouin[1,2], Romain Carrié[3], Sylvie Ladet[1,2], Emilie Andrieu[1,2]

[1] DYNAFOR, Université de Toulouse, INRAE, 31320 Castanet-Tolosan, France
[2] LTSER Zone Atelier « PYRÉNÉES GARONNE », 31320 Auzeville-Tolosane, France
[3] Centre for Environmental and Climate Science, Lund University, Solvegatan 37, SE-223 62 Lund, Sweden

Abstract

Pesticide use has been shown to have a negative impact on bee communities, and % SNH often has a positive effect on wild bee abundance and species richness. Agricultural landscapes are highly dynamic and, depending on their response functional traits, species may be more or less sensitive to changes in these ecosystems. The objective of our study was to test whether the effects of landscape composition and pesticide and nitrogen use on wild bees differed according to their functional traits, and even more so according to their functional group. We used RLQ, a three-table analysis, to link functional traits of wild bees with the proportion of different habitat types in the landscape and the use of different types of pesticides and nitrogen. We then used clustering techniques to assess the relationship between environmental variables and 'trait syndromes' (groups of species sharing the same functional traits) within the RLQ. We found that ecological traits of species changed at the community level in association with agricultural practices but also the presence of SNH. The distribution of traits was better explained by local pesticide use than by landscape composition, but both acted as filters on wild bee communities. Smaller social ground-dwelling species were more present in communities where practices were less intensive and fields were surrounded by permanent grassland, while larger species seemed less affected by insecticide use. Our results suggest that although landscape and practices do not have a direct effect on functional diversity, the use of trait syndromes provides a better understanding of how these environmental factors filter the species present in wild bee communities. Understanding these processes will allow better prediction and understanding of potential effects on pollination service.

Keywords

functional traits, wild bees, semi-natural habitats, pesticides, landscape

7.1 Introduction

Response of communities to environmental changes can depend on the 'response traits' of the species (Suding et al., 2008), i.e. functional traits influencing tolerance of the species to environmental filters. Agricultural landscapes are very dynamic and, depending on their response traits, species can be more or less sensitive to changes in these ecosystems (Tscharntke et al., 2012). Organisms with similar responses to environmental filters (Belyea

and Lancaster, 1999) may share specific combinations of response traits, known as 'trait syndromes' (Gámez-Virués et al., 2015). This functional trait approach makes it possible to better quantify, predict and anticipate the effects of disturbances on communities.

In agricultural ecosystems, the use of pesticides in the crop has been shown to impact negatively wild bee diversity (Brittain et al., 2010). At the landscape scale, the proportion of semi-natural habitats (landscape complexity) has often a positive effect on wild bee species richness and abundance (Eeraerts, Smagghe, and Meeus, 2019; Raderschall et al., 2021). Depending on their type, these semi-natural habitats can drive wild bees abundance or diversity (Bartual et al., 2019; Mandelik et al., 2012). In order to better understand the effects of these factors on wild bee communities, some studies showed that their response to local or landscape factors can depend of functional traits of the species (Hopfenmüller, Steffan-Dewenter, and Holzschuh, 2014). For example, several studies have shown an effect of landscape simplification on wild bee traits in the communities (e.g. Hall et al., 2019). Similarly, effects of the intensity of agricultural practices on the distribution of traits have been somewhat studied (e.g. Brittain and Potts, 2011). However, lots of papers studying responses of wild bee functional traits to disturbance or habitat loss found no effects on traits or have contrasting results (Bartomeus et al., 2018). There may be interferences between traits that make it difficult to understand effects of environment on communities (Jauker et al., 2013). Therefore, these effects could be better understood using a combination of traits instead of having en individual-trait approach (Martin et al., 2019). For instance, Gámez-Virués et al. (2015) found that large generalist species were less impacted by in-field management practice intensity, while small generalist species preferred landscapes with a higher configurational heterogeneity. Studying trait syndromes makes it easier to highlight processes that are still blurred (Nock, Vogt, and Beisner, 2016).

To our knowledge, if some separated studies have shown an effect of landscape composition or of farming practices intensity on functional composition of bee communities, little work has yet been done on the combined effects of both pesticide use and landscape composition on these communities using a functional group approach. The objective of our study is then to test if the effects of landscape factors and pesticide and nitrogen use on wild bees differ according to their functional traits, and moreover to their belonging to a functional group. We hypothesize that the grouping of species into clusters of traits can allow to understand the effects of the use of different pesticides, coupled with the composition of the landscape.

7.2 Materials & Methods

7.2.1 *Datasets*

We used the same datasets as in Chapter 6, that is to say a dataset of 107 landscapes centered on a cereal crop field. Wild bees were sampled in spring in field border. We used the data on: i) landscape composition in a 500-m radius around the point of bee sampling (hereafter called "sampling point"), ii) chemical input (pesticides and nitrogen use) and iii) weed species richness in the field. See the Material and Methods of the Chapter 6 for more information on these datasets.

For each of the 86 wild bee species sampled, we compiled data on four ecological and life-history traits, that we already used to calculate functional diversity indices in Chapter 6. These traits (Table 7.1) were used in this chapter to better understand the distribution of bee traits in field borders depending on landscape composition and farming practices.

Table 7.1: Bee functional traits used and their types. ITD=Inter Tegular Distance.

Functional trait (unit)	**Trait type**	**Categories**
ITD (mm)	Continuous	NA
Sociality	Categorical	1. social 2. solitary
Nest location	Categorical	1. above ground 2. below ground
Lectism	Categorical	1. oligolectic 2. polylectic

7.2.2 *Data analysis*

To assess the link between the environmental descriptors (landscape composition and in-field/local farming practices) and wild bee traits, we used a three-table analysis method. RLQ analysis (Dolédec et al., 1996) is a useful way to explore the relationship between correlated variables and species functional traits by reducing the number of environmental variables influencing communities (Dray et al., 2014). It allowed us to study the combined effects of farming practices and landscape on the traits, and more specifically on trait syndromes (i.e. groups of species sharing the same traits). For that, three data tables were constructed. First, the L-table, comprising 86 bee species presence-absence data in the 107 sampling points. Second, the R-table (eight environmental descriptors recorded at 107 sampling points), which include four farming practice variables, weed richness in the field, and three landscape composition variables. Finally, the Q-table (four functional traits of the 86 bee species), comprising ITD, nest location, sociality and lectism of the species. The three tables were analysed separately with different ordination methods: L-table with a Correspondence Analysis (CA), R-table with a Principal Component Analyses (PCA) and with CA site scores used as row weights to couple R and L, and Q-table using a Hill Smith PCA, which combines quantitative and qualitative variables, and with CA species scores as column weights to couple Q and L. L-species table represents the link between the R-environment table and the Q-trait table (Dolédec et al., 1996). Finally, a RLQ analysis allowed us to analyse the joint structure of the three datasets, by selecting ordination axes maximizing the covariance between the site scores constrained by the environmental variables (R-table), and the species scores constrained by the species traits (Q-table) (Barbaro and Halder, 2009; Dolédec et al., 1996; Trichard, 2013). The overall significance of the relationships between environmental variables of the R-table and species traits of the Q-table was assessed by a Monte-Carlo test with 9999 permutations on total inertia of the RLQ analyses. We then tested the association between environmental descriptors and site scores on the RLQ axis using Spearman correlations, and between traits values and species scores on the RLQ axis using Kruskal-Wallis tests (Carrié et al., 2017a; Dolédec et al., 1996; Trichard, 2013).

Clusters of species within RLQ component-space were identified following Kleyer et al. (2012) and Gámez-Virués et al. (2015). The relative position of the species along the first two RLQ axes were calculated, and species were then clustered based on Euclidean distances via Ward's hierarchical clustering, and Calinski–Harabasz stopping criterion (Caliński and Harabasz, 1974) to determine the optimal number of clusters. The latter are groups of

species that can have similar traits and respond in the same way to environmental filters (Gámez-Virués et al., 2015).

7.3 Results

In total, in the 107 sampling points, 1536 wild bees belonging to 86 species were sampled (See Table C.1 for the complete list of wild bee species and their total abundance). Abundance and species richness per sampling point were respectively 11 ± 1.24 bees and 7 ± 0.37 species (median ± SE). The four most abundant species were *Lasioglossum marginatum* (n = 208), *L. malachurum* (n = 149), *Halictus gr.simplex* (n = 116) and *H. scabiosa*e (n = 105).

Median ITD of the 1536 individuals was 1.64 mm (min and max respectively 0.73 and 6.54 mm). 55% of individuals were social species, 89% belonged to polylectic species and 98% to below-ground nesting species.

7.3.1 *Influence of farming practices and landscape on wild bee species traits*

The RLQ analysis showed a significant association between wild bee traits and environmental variables (permutation tests, p <0.05). The majority of co-inertia between traits and environmental filters was represented by the association between pesticide use, nitrogen inputs, grassland cover and weed richness and the four functional traits (Table 7.2). This association explained 81.65% of the co-inertia among the three RLQ tables. The remaining variance (14.52% of the co-inertia, 2nd axis) was explained by an association between the four traits and the cover of hedgerows, the use of herbicides and insecticides.

Table 7.2: Correlation coefficients between environmental or trait variables and the first and second axis of the RLQ. Values represent Spearman correlation coefficients for environmental variables and continuous traits, and Kruskal–Wallis chi-squared statistics for categorical variables (marked with a *). The highest correlations are in bold (p < 0.05 * ; p < 0.01 ** ; p < 0.001 ***).

Environmental	**RLQ 1st axis**	**RLQ 2nd axis**
plant richness	**-0.47 *****	0.1
grassland	**-0.4 *****	0.11
forest	-0.19 .	-0.05
hedgerow	-0.04	**0.52 *****
herbicides	**0.50 *****	**-0.45 *****
insecticides	**0.64 *****	**0.50 *****
nitrogen	**0.73 *****	-0.24 *
pesticides	**0.81 *****	-0.17

Traits	**RLQ 1st axis**	**RLQ 2nd axis**
ITD	**0.80 *****	**0.38 *****
sociality*	**8.1 *****	**35.6 *****
nest location*	**23.9 *****	**11 *****
lectism*	**13.2 *****	**40.8 *****

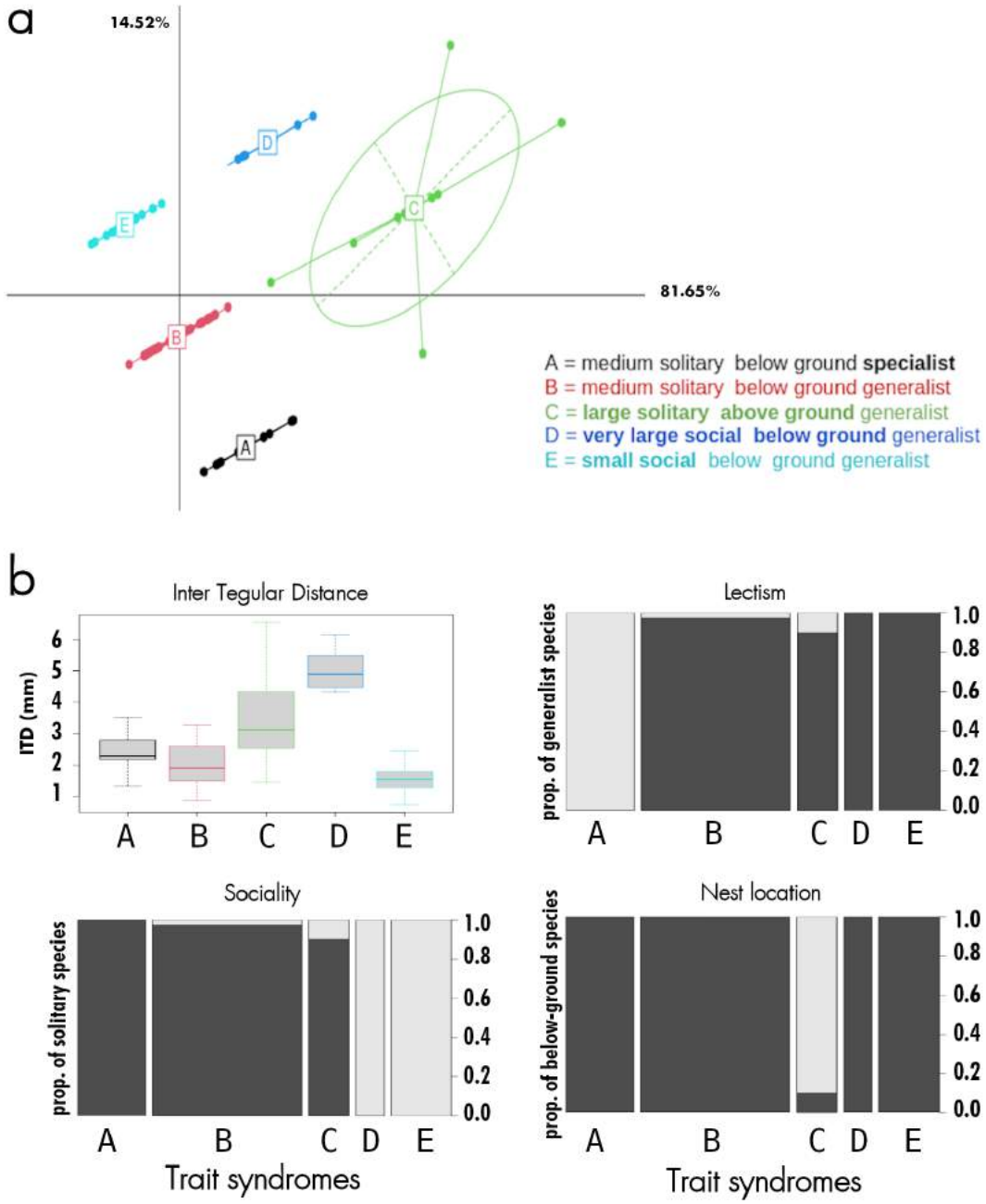

Figure 7.1: Trait responses to landscape composition and local practices. (a) RLQ biplots showing the trait syndrome clusters represented by letters and colors and with each point being a species and (b) plots showing the distribution of the traits in each of the five clusters. Boxplots show ITD (median and quartiles), and black barplots show the proportion of categorical traits in each cluster, with relative abundance represented by the width of the bars. Prop. = proportion.

The Ward ascendant hierarchy grouping performed on species coordinates in the RLQ multivariate space highlighted five trait syndromes, i.e. combinations of trait values shared by clusters of species and having a similar response to landscape composition and pesticide use (Figure 7.1). Figure 7.1b highlights the main differences in trait attributes between these trait syndromes. Some of these traits syndromes were associated with environmental predictors (Figure 7.1a and Table 7.2). Clusters C and D, gathered large species (ITD, Figure 7.1b), which looked less sensitive to the use of insecticides in the field and to landscape composition (Figure 7.1a and Table 7.2). Cluster C was mainly composed of *Bombus* social species, and

cluster D of *Osmia* genera which included solitary above ground species. These two trait syndromes were separated because of the presence of above-ground and of below-ground species, but this difference did not seem to impact response of these clusters to environmental filters. Clusters E and A were opposite on the RLQ biplot. The first one was composed mainly by very small social generalist species like some *Lasioglossum* species, and was the only one on the left side of the first axis. This trait syndrome occurred when the cover of grasslands and hedgerows was high, and when local practices were extensive and weed richness higher in the crop. On the other hand, trait syndrome A comprised medium solitary specialist species like some of the genera *Andrena*. This cluster occurred in fields with highly intensive practices, and in landscapes with low SNH cover and a high cover of crops. Finally, cluster B was composed of a high quantity of species that were medium sized, solitary and generalist feeders, and were not filtered by any landscape or local factors.

7.4 Discussion

Based on a large dataset of 107 landscapes surveyed over a six-year period, our study showed an effect of local farming practices as well as of landscape composition on wild bees trait distribution. Looking at the relationship between wild bee functional traits and local and landscape parameters, RLQ analysis allowed to identify functional groups of species that were more or less sensitive to environmental effects, and principally to pesticide use. We found that bee species with large or very large body size were more present in crop borders with insecticide use. More specifically, large solitary species nesting above-ground were less impacted by pesticide use and by the scarce floral resource in the crop. This is consistent with other results showing that small-bodied bees were more sensitive to pesticide exposure (e.g. Mallinger, Werts, and Gratton, 2015). Small bees have a smaller moving capacity and are more impacted when local management and landscape at short scale are not favourable. They have also a high surface area to volume ratio, which increases the contact absorption of sprayed insecticides (Brittain and Potts, 2011). On the opposite, very large bees like bumble bees have a high dispersing capacity and can find food at larger distances, making them less sensitive to more homogeneous landscapes and unfavourable local practices (Greenleaf et al., 2007). Le Féon et al. (2010) found, as we did, more bumble bees (i.e. very large bees, for most of them) in sites with high insecticide applications, even if Kovács-Hostyánszki, Batáry, and Báldi (2011) and Mallinger, Werts, and Gratton (2015) found on their side a negative impact of pesticides exposure on these large bee species.

Medium solitary and oligolectic *Andrena* and *Eucera* species were present in a higher proportion than other bees in crop borders with herbicides and nitrogen use. Herbicides and fertilizers can reduce plant species diversity in the crop and its border, and thereby limit the availability of a diversity of floral resources for bees (Bretagnolle and Gaba, 2015; Rollin et al., 2016). Therefore, polylectic generalist species that need a diversity of floral resources may be less present in these landscapes. Specialist wild bee species have been shown to be more vulnerable to loss of resources and agricultural intensification, even if they can also increase if they are specialists of plants that profit from land use intensity (Weiner et al., 2014). Most of the oligolectic bee species of our dataset were specialist foragers of brassicaceae, asteraceae and fabaceae families (Genoud, 2017). They can easily find these resources within the cultivated mosaic, either in wild form (weeds in field margins) or in cultivated form (mustard, oilseed rape, soybean, fava bean, pea, etc.) (Bretagnolle and Gaba, 2015). For instance, some brassicaceae species like *Sinapis arvensis* L. can still be found in cereal crops after herbicide use (Markéta, Jan, and Josef, 2018).

Small social generalist below-ground species, mainly belonging to Lasioglossum genera, were present in the crop borders with the less intensive practices, a higher weed richness, but also in landscapes containing semi-natural habitats like grasslands and hedgerows. Previous studies also found a weaker abundance of small-bodied species with decreasing habitat amount (e.g. Bommarco et al., 2010). Small-bodied species have limited dispersal abilities and therefore need to nest closer to floral resources (Greenleaf et al., 2007). They are therefore more abundant in landscapes with a high amount of grasslands or wooded habitats, and may less be found in crop borders which are more isolated from semi-natural habitats. Moreover, social below-ground nesting species of this cluster need favourable habitat to build their colonies, but also floral resources on longer periods than solitary species (Michener, 2000). Given to Potts et al. (2005), a high part of the variation in below-ground nesting species abundance is explained by nesting resource availability. They notably depend on the presence of hard soil bare-ground, but also of its slope (Carrié et al., 2018; Potts et al., 2005; Sardiñas and Kremen, 2014). Hedgerows, permanent grasslands and other SNH may provide long term favourable nesting sites that will not be destructed by farming practice intensity (Shuler, Roulston, and Farris, 2005; Williams et al., 2010), but also floral resource on a longer period (Timberlake, Vaughan, and Memmott, 2019) to support colony needs.

This study highlights the difference in wild bee communities functional composition depending on environmental factors. Trait repartition was better explained by local pesticide use than landscape composition, but both play a role of filter on wild bee communities. Repartition of species in functional groups allowed us to better understand these effects. Notably, it highlighted the higher resistance of large polylectic species and the higher sensitivity of small below-ground social species to farming practices and landscape simplification. The presence of SNH like grasslands and hedgerows in the landscape around may help favour this functional group. Associated to a diminution of the use of pesticides, it may help maintaining a diversity of wild bees in crop borders.

Quatrième partie

DISCUSSION GÉNÉRALE

8

DISCUSSION GÉNÉRALE

L'objectif principal de cette thèse était de comprendre l'influence des habitats semi-naturels (HSN) arborés sur les communautés d'abeilles sauvages en considérant deux échelles spatiales : (i) au niveau local, la parcelle agricole et sa bordure, l'habitat boisé (haie, lisière de bois) ou herbacé (prairie permanente) et (ii) la mosaïque paysagère. Nous avons étudié l'effet de la composition du paysage sur les communautés d'abeilles sauvages, en s'appuyant sur une approche fonctionnelle de l'étude des paysages prenant en compte la disponibilité dans le temps des ressources florales. Nous avons considéré également l'effet de l'utilisation de pesticides et d'azote dans la culture sur la diversité taxonomique et fonctionnelle des abeilles présentes en bordure, et l'effet d'atténuation des HSN environnants.

Ce travail a bénéficié de données échantillonnées entre 2013 et 2019 dans le site d'étude à long terme (LTSER) Vallées et Coteaux de Gascogne de la Zone Atelier PYGAR, issues de six projets différents. L'utilisation de données issues d'un site d'étude à long terme nous a permis d'associer différents jeux de données pour tester des hypothèses supplémentaires à celles ayant gouverné les acquisitions initiales de données. Cela permet donc une multi-valorisation des données déjà récoltées, un gain de financements et de temps, mais également cela évite d'échantillonner le vivant de manière trop intensive. Cependant, l'usage de jeux de données existants engendre aussi des contraintes de gestion des données, et d'accès à des données adaptées pour tester les hypothèses émises. Ce travail illustre également l'importance et les opportunités de l'ouverture des données de recherche (OpenData).

Au total sur l'ensemble des chapitres de la thèse, les données de communautés d'abeilles sauvages de 213 points d'échantillonnage différents ont donc été utilisées (soit 124 espèces et 2470 individus). Parmi ces points on peut trouver 130 bordures de céréales d'hiver, 24 lisières de bois, 29 haies et 30 prairies permanentes. Des données botaniques provenant de 481 points d'échantillonnage dans 14 types d'occupation du sol différents ont également été utilisées.

Nous développerons dans cette discussion les différents résultats de cette thèse, dont les principaux sont résumés dans la figure 8.1. Cette discussion en cinq parties s'appuiera sur les principaux résultats de cette thèse : (i) les effets positifs des HSN arborés sur la diversité et l'abondance d'abeilles sauvages et la fourniture de ressources florales ; (ii) l'importance des prairies dans les paysages agricoles pour soutenir une diversité d'abeilles sauvages en bordure de cultures et contrebalancer l'effet négatif de l'utilisation de pesticides ; (iii) la complémentarité entre ces deux types d'habitats pour fournir des ressources florales et favoriser une diversité d'abeilles en bordure de cultures. Nous discuterons ensuite des apports de cette thèse pour la gestion des paysages agricoles dans une perspective de transition agroécologique, et enfin des limites de notre étude ainsi que des perspectives de recherche qu'elle ouvre.

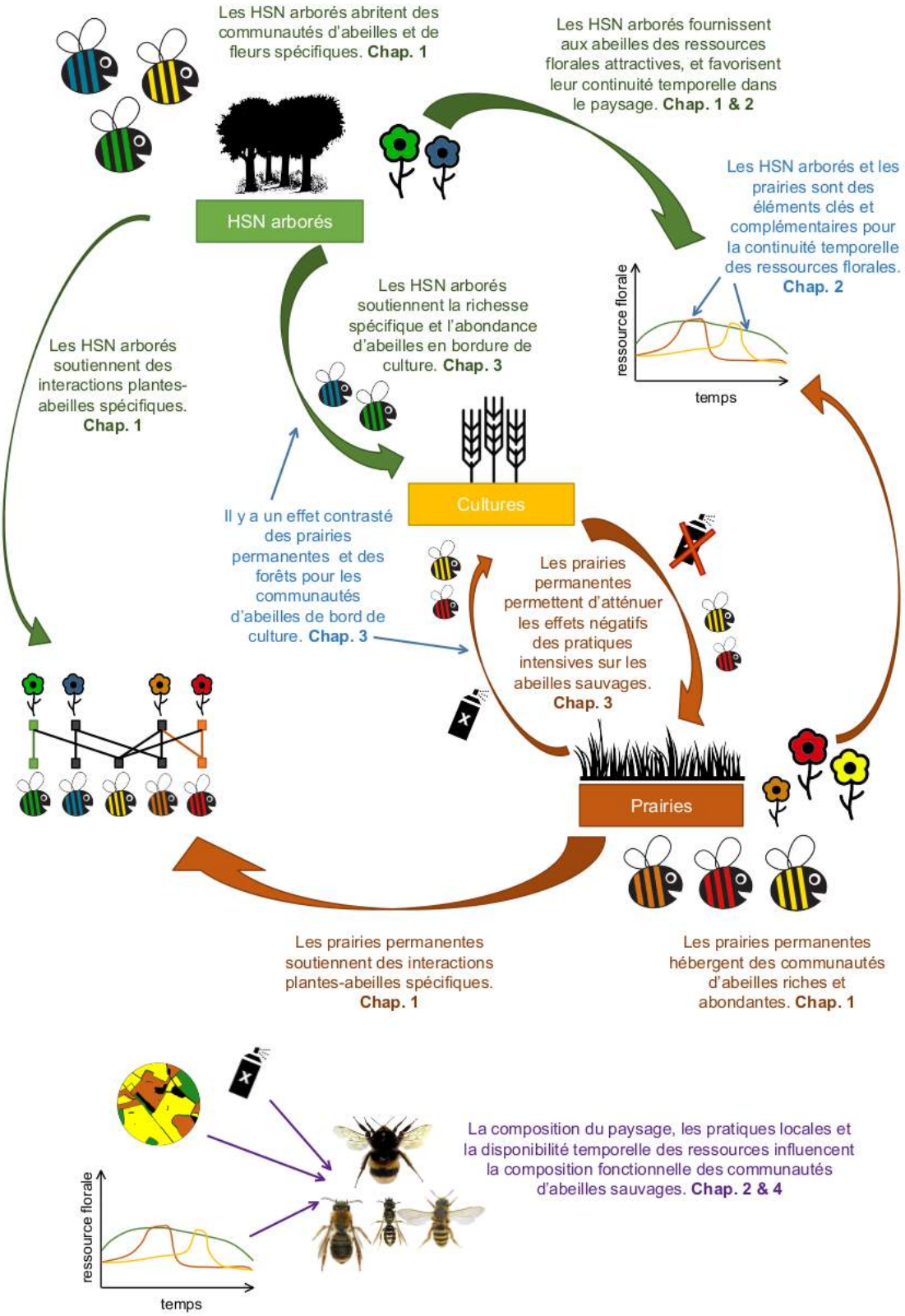

Figure 8.1 : Synthèse des résultats de la thèse sur le rôle des HSN arborés dans la mosaïque paysagère. Ces HSN ont un rôle clé pour la continuité temporelle des ressources florales et contribuent à la diversité d'abeilles sauvages dans la mosaïque agricole. *Légende de la figure : voir page suivante.*

Légende de la figure 8.1 :
En vert, les résultats principaux concernant le rôle des HSN arborés dans la mosaïque paysagère. Ces résultats soulignent l'effet positif important que ces habitats ont sur la fourniture de ressources florales, notamment à des périodes où les cultures fournissent peu de ressources. Les HSN arborés ont également un effet positif important sur la richesse spécifique et l'abondance d'abeilles sauvages en bordure de céréale d'hiver. En orange, les résultats principaux concernant le rôle des prairies. Celles ci participent également mais de manière plus limitée à la continuité temporelle des ressources florales. Au mois de mai, les ressources qu'elles fournissent les rendent très attractives pour les abeilles, mais leur effet favorable sur la diversité d'abeilles leur permet du même temps d'atténuer les effets négatifs joués par les pratiques intensives sur les communautés d'abeilles sauvages en bordure de cultures. Les prairies permanentes permettent également une grande part des interactions plantes-abeilles dans la zone d'étude. En bleu, les résultats de la thèse qui concernent la complémentarité entre les habitats arborés et prairiaux. Ceux ci fournissent des ressources à phénologie variée, et sont complémentaires pour apporter des ressources florales dans le paysage lorsque les cultures ne sont pas en fleur. Les habitats arborés et herbacés ont des effets contrastés sur les communautés d'abeilles sauvages de bord de culture et jouent donc des rôles différents mais complémentaires. En violet, les résultats concernant le rôle de filtre écologique de certains facteurs environnementaux, notamment la composition du paysage et la continuité temporelle des ressources florales.
Le terme « spécifique » désigne ici des espèces qui n'ont été échantillonnées que dans un type d'habitat. La taille des flèches est relative à l'importance de l'effet.

8.1 Les habitats semi-naturels arborés ont un effet positif sur la diversité et l'abondance d'abeilles sauvages

Nos résultats ont permis de mettre en évidence un effet positif des HSN arborés sur les communautés d'abeilles sauvages. Dans le chapitre 6, nous avons vu que la richesse spécifique et l'abondance d'abeilles en bordure de cultures de céréales d'hiver sont significativement plus importantes lorsqu'il y a des forêts de feuillus dans le paysage. Nous avons également montré que cet effet des forêts est présent quelles que soient les pratiques agricoles dans la parcelle de céréales échantillonnée. Dans la littérature, plusieurs études ont montré l'effet positif global des HSN sur les abeilles sauvages (e.g. Raderschall et al., 2021 ; Winfree et al., 2009). Ces HSN contiennent souvent des forêts, mais également d'autres habitats comme les haies et les prairies, ce qui ne permet pas de déterminer l'effet propre à chaque type d'habitat et d'avoir une gestion adaptée des paysages agricoles. L'effet de la proportion de forêts elles-mêmes sur les communautés d'abeilles dans les cultures a été jusqu'ici très peu étudié et les quelques travaux récents ont montré leurs effets positifs sur la densité des colonies ou la diversité de bourdons, par exemple dans des cultures de canneberge (Pfeiffer et al., 2019), ou en bordure de culture en lisière de forêt (Sõber et al., 2020).

Cet effet positif de la proportion de forêts dans le paysage peut être dû à plusieurs particularités des forêts et habitats arborés qui les rendent favorables aux abeilles :

- Ils fournissent des ressources florales (Donkersley, 2019). Dans le chapitre 4, nous avons notamment montré que les lisières de forêts et les haies fournissent des ressources florales spécifiques (i.e. trouvées seulement dans ces habitats), dont certaines sont préférentiellement visitées par les abeilles. Ces plantes n'étaient pour la plupart pas des espèces forestières, mais des espèces de milieux ouverts théoriquement associés aux cultures ou prairies. Les lisières de forêts peuvent en effet être des zones de refuge

pour de nombreuses espèces végétales, initialement prairiales ou de cultures, mais qui sont en forte régression dans les zones agricoles intensives (Chevalier et al., 2015). Ces espèces de plantes trouvées spécifiquement dans les haies et lisières participent à la complexité du réseau d'interactions mutualistes plantes-abeilles, et ainsi à la résilience des communautés de plantes et d'abeilles face aux changements environnementaux (Montoya, Pimm et Solé, 2006 ; Vázquez et al., 2009). Dans le chapitre 4, nous avons ainsi montré que la simulation de l'effet du retrait des haies et lisières de bois du réseau global à l'échelle du site d'études engendrait la perte de presque 40% d'interactions plantes-abeilles. Par ailleurs, nous avons montré dans le chapitre 6 que les ressources florales fournies par les HSN arborés sont abondantes et ont des phénologies variées qui permettent à ces habitats de fournir des ressources florales sur une longue période de l'année et en particulier tôt et tard dans la saison. Ils ont également un pic de floraison à une période où la fauche et/ou la pâture des prairies limitent les ressources qu'elles fournissent et où les cultures ne sont pour la plupart pas en fleurs. Les HSN arborés sont ainsi des éléments clés pour limiter les périodes de disette en ressources florales, défavorables à certaines espèces d'abeilles (e.g. Requier et al., 2020). Ces ressources florales de début et de fin de saison permettent de répondre aux besoins alimentaires d'un grand nombre d'espèces émergeant à différentes périodes (e.g. Yourstone et al., 2021). Nous avons d'ailleurs montré qu'en bordure de culture, la continuité des ressources florales dans le paysage au cours de la saison, ainsi que l'année précédente, augmentait la présence d'abeilles avec de longues périodes de recherche de nourriture. Celles-ci peuvent être plus sensibles aux périodes de disette (Ogilvie et Forrest, 2017), comme cela a été montré pour les bourdons et l'abeille domestique (Henry et al., 2016 ; Nicholson et al., 2021). Cependant, cette étude n'a pas permis de mettre en évidence un effet direct de la continuité temporelle des ressources florales sur les indices de diversité et d'abondance d'abeilles en bordure de culture. Il est malgré tout possible que la continuité temporelle soit importante car elle permet la fourniture de ressources pour les espèces émergeant à différents moments de l'année (Ogilvie et Forrest, 2017) et peut donc favoriser certaines espèces à d'autres périodes que celle étudiée. Il est par ailleurs possible que les méthodes utilisées pour estimer la continuité des ressources soient trop peu précises ou peu adaptées, mais nous discuterons cet aspect dans les limites de la thèse.

- Ils fournissent des ressources de nidification (Holzschuh, Steffan-Dewenter et Tscharntke, 2009 ; Mola et al., 2021). Celles-ci sont principalement des micro-habitats présents sur les arbres ou au sol et favorables aux espèces d'abeilles cavicoles (Ouin et al., 2015 ; Westerfelt, 2015), mais également des zones de sol nu et de talus, souvent présents en lisière de forêt, et favorables aux abeilles terricoles (Potts et al., 2005 ; Westrich, 1996). Les sites de nidification des bourdons semblent aussi souvent situés dans les forêts ou en lisière de forêt (Mola et al., 2021). Par ailleurs, plus ces patchs de forêts sont grands, plus ils sont susceptibles d'être hétérogènes (Ouin et al., 2006) et ainsi de contenir une diversité de sites de nidification pour les communautés d'abeilles sauvages.

Les ressources florales fournies par les HSN arborés, et vraisemblablement les ressources de nidification, en font donc des habitats très favorables aux abeilles sauvages. Plusieurs études ont montré un effet positif de la couverture de forêt dans le paysage sur les communautés d'abeilles sauvages dans les prairies (e.g. Griffin, Bruninga-Socolar et Gibbs, 2021). Les prairies fournissent des ressources florales en abondance pour les abeilles, mais les communautés présentes dans ces prairies sont tout de même influencées positivement par la présence de forêts aux alentours. Cela laisse à penser que l'effet positif des HSN arborés comme fourniture de ressources absentes dans les prairies, comme des ressources florales à certaines périodes

critiques ou des sites de nidification pour les abeilles, n'est sans doute pas négligeable et mériterait des travaux plus approfondis. Dans le chapitre 4, nous avons d'ailleurs montré que ces habitats abritaient des communautés d'abeilles sauvages spécifiques, différentes de celles que l'on trouvait dans les prairies permanentes. Les lisières de forêt contenaient un nombre d'espèces d'abeilles sauvages cumulé à l'échelle du site d'étude significativement plus important (+30% environ) que les prairies permanentes. 75% de ces espèces étaient représentées par un ou deux individus. De plus, nous avons trouvé que la diversité beta - la composante de la diversité globale qui s'accumule en raison des différences de composition entre les assemblages d'espèces locales (Socolar et al., 2016) - était importante entre les différentes lisières de forêts, comparé aux prairies permanentes entre elles. Ainsi, plus il y a de lisières de forêt dans un paysage, plus ces lisières sont susceptibles d'abriter de nouvelles espèces d'abeilles qui ne sont pas présentes ailleurs dans le paysage.

Le rôle clé des HSN arborés, et notamment des forêts et leurs lisières, dans la fourniture de ressources florales et de nidification pour les abeilles sauvages est vraisemblablement un facteur majeur de l'effet positif de la proportion de forêts dans le paysage sur la richesse spécifique et l'abondance d'abeilles en bordure de culture, comme nous l'avons montré dans le chapitre 6. Les lisières de forêts abritent ou favorisent une grande diversité d'espèces d'abeilles sauvages, et il semble y avoir un spillover, c'est à dire une dispersion des espèces, de ces habitats vers les bordures de cultures de céréale d'hiver (Tscharntke et al., 2012). Ragué (2021) a récemment confirmé que les pollinisateurs visitent différents habitats au cours de la saison, et dispersent pour certains vers les céréales, notamment après la floraison du colza. Ses résultats montrent également que la diversité de pollinisateurs dans les céréales est influencée par l'abondance de plantes adventices. Dans notre travail, nous n'avons pas trouvé d'effet de la richesse spécifique des plantes adventices en bordure de culture sur les communautés d'abeilles, mais il est possible que l'abondance ait pu influencer les communautés d'abeilles étudiées. On suppose ici que la présence d'HSN arborés favorise la présence d'espèces d'abeilles dans le paysage, celles-ci se déplaçant d'un habitat à l'autre via les bords de champs sans pour autant y entrer. Kleijn et al. (2015) ont notamment montré que la proportion d'HSN favorise principalement les espèces qui sont peu dominantes dans les cultures, qui effectuent la plus grande partie de leur cycle dans les HSN et qui participent peu à la pollinisation des cultures entomophiles. Même si nous n'avons pas échantillonné en bordure de culture entomophile, cela pourrait expliquer pourquoi, dans cette thèse, l'effet des forêts est positif sur la diversité et l'abondance d'abeilles quelles que soient les pratiques locales dans les cultures.

Même si les différents chapitres de ce travail confirment l'effet positif des HSN arborés sur les communautés d'abeilles et notamment de la proportion de forêts dans le paysage, ces résultats ne doivent pas amener à penser que les abeilles sauvages nécessitent seulement des forêts pour boucler leur cycle de vie, comme le soulignent Mola et al. (2021) pour le cas des bourdons. Les effets du paysage sur la biodiversité sont en effet non linéaires (voir la figure 1.7 en introduction), et une quantité trop importante d'un type d'habitat peut, à partir d'un certain point, engendrer une diminution de l'hétérogénéité du paysage et limiter la complémentation avec les autres types d'habitats (Martin et al., 2019). Les ressources fournies pas les HSN arborés sont en effet cruciales pour une partie des espèces d'abeilles sauvages (Mola et al., 2021), et nécessaires pour d'autres, mais sont complémentaires de ressources florales et de nidification fournies par d'autres types d'habitats (Steinert et al., 2020).

8.2 Le rôle positif des habitats prairiaux pour les communautés d'abeilles sauvages

Dans cette thèse, nous avons confirmé que les prairies, et particulièrement les prairies permanentes, jouent aussi un rôle important pour favoriser la diversité d'abeilles sauvages dans les paysages agricoles. Nous avons notamment montré dans le chapitre 4 que les prairies permanentes hébergent des communautés d'abeilles sauvages riches et abondantes. En moyenne, au moment de la capture d'abeilles aux mois de mai et juin, la richesse spécifique et l'abondance d'abeilles par échantillon étaient significativement plus importantes dans les prairies que dans les haies et lisières de forêts. Les prairies permanentes sont souvent considérées comme des habitats semi-naturels essentiels pour les abeilles sauvages, car ils fournissent des ressources florales et des sites de nidification (Hopfenmüller, Steffan-Dewenter et Holzschuh, 2014 ; Jauker et al., 2013 ; Steffan-Dewenter et Tscharntke, 1999). Plusieurs études ont par ailleurs montré que les prairies gérées de manière plus extensive, comme les prairies permanentes, ont une diversité et une abondance d'abeilles plus importantes que les prairies temporaires gérées de manière intensive (e.g. Byrne et Trillo, 2018 ; Hudewenz et al., 2012). La diversité d'abeilles dans les prairies est souvent liée à la richesse de plantes à fleurs qu'elles contiennent (Lane et al., 2020 ; Larkin et Stanley, 2021). Même si les lisières de forêt étudiées dans le chapitre 4 contenaient une richesse spécifique de plantes (tous types de plantes confondus) significativement plus importante, les prairies permanentes abritaient tout de même une importante diversité de plantes (17,5 ± 8,77 espèces).

Nous avons également montré que malgré un nombre total d'espèces d'abeilles sauvages et de plantes moins important que les lisières de bois (et similaire aux haies) à l'échelle du site d'étude, les prairies permanentes soutenaient une grande quantité d'interactions plantes-abeilles. La simulation du retrait des prairies permanentes du réseau d'interactions mutualistes global engendrait ainsi une perte de plus de 50% des interactions plantes abeilles totales. La diminution du nombre de ces liens trophiques entre les espèces réduit la complexité du réseau (Montoya, Pimm et Solé, 2006) ainsi que sa stabilité et sa résilience aux changements de l'environnement (Vázquez et al., 2009). Cependant, le réseau d'interactions étudié dans le chapitre 4 a été construit à partir des espèces d'abeilles contenant au moins cinq individus sur l'ensemble des individus échantillonnés. Sur les 77 espèces d'abeilles sauvages capturées au filet, seulement 27 ont donc servi à l'étude du réseau d'interactions. Parmi les espèces capturées dans les lisières de bois, 75% n'étaient représentées que par un ou deux individus, contre 46% pour les prairies. Ainsi, le réseau d'interactions construit dans le chapitre 4, sans être représentatif de l'ensemble des interactions mutualistes ayant lieu entre les espèces d'abeilles de chaque type d'habitat et les plantes présentes dans le paysage,montre comment les espèces les plus communes participent à la complexité du réseau. Les prairies permanentes y jouent un rôle majeur.

L'étude plus précise des ressources florales fournies par les prairies (permanentes et temporaires) fait ressortir leur intérêt pour les abeilles dans le temps (chapitre 5). Du mois de mars au mois de mai, un m^2 de prairie fournissait une quantité de ressources significativement plus importante qu'un m^2 de culture (comprenant à la fois des cultures entomophiles et non entomophiles). En attribuant la quantité de ressources moyennes par m^2 à la surface occupée par les prairies dans les paysages étudiés de notre site d'études, nous avons pu voir que les prairies étaient à leur pic au mois de mai, en offrant en moyenne une quantité de ressources florales significativement plus importante que les cultures (dont les cultures entomophiles, soit, sur le site d'étude et en mai, majoritairement la féverole) et HSN arborés. Timberlake, Vaughan et Memmott (2019) avaient déjà montré, parmi différents types d'HSN, que les prairies sont celles qui fournissent le moins de nectar au m^2 mais que leur surface relativement importante par rapport aux autres HSN leur permet de fournir une grande quantité de nectar

dans le paysage, participant ainsi à compenser le manque de ressources florales à des périodes de creux. Dans le site atelier des Vallées et Coteaux de Gascogne, les ressources fournies par les cultures sont faibles, excepté au mois de juillet (pic de floraison du tournesol). La présence de prairies apporte des ressources florales complémentaires aux cultures jusqu'au début du mois de juin, mais leur gestion en fait ensuite des habitats offrant moins de ressources florales pour les abeilles. En effet, le début du mois de juin (voire fin mai) est la période de début des fauches. Celle-ci est quasi systématique sur les prairies temporaires, et varie pour les prairies permanentes dont une partie est pâturée. La gestion des prairies peut influencer la diversité de ressources florales, notamment le type de pratiques (pâturage ou fauche) et leur intensité qui peuvent expliquer une part importante de la diversité de plantes dans les prairies (Klimek et al., 2007). Ces pratiques ont également été montrées comme ayant un impact indirect sur la présence de pollinisateurs (via l'impact direct sur les ressources florales ou sur les sites de nidification), et sur les interactions plantes-pollinisateurs (Kruess et Tscharntke, 2002). Par ailleurs, même si la richesse en fleurs est favorable à la présence d'abeilles dans les prairies (Potts et al., 2009), la fauche dans ces prairies a un effet négatif plus important sur la présence des pollinisateurs (Hudewenz et al., 2012). La prise en compte des modalités des pratiques de gestion des prairies a fait ressortir dans le chapitre 5 une diminution drastique de la ressource dans celles-ci à partir du mois de juin jusqu'au mois de septembre.

Le pic de floraison des prairies a donc principalement lieu au mois de mai jusqu'aux premières fauches, période à laquelle nous avons échantillonné des abeilles en bord de champs de céréales pour le chapitre 6 de la thèse. Dans ce dernier, nous avons mis en évidence un effet contrasté des prairies sur la richesse spécifique et l'abondance des abeilles en fonction de l'intensité des pratiques locales. Dans un sens, nous supposons qu'il y a un effet de concentration joué par les prairies permanentes (Tscharntke et al., 2012). En effet, au moment de l'échantillonnage, les prairies en fleur étaient très attractives (chapitre 5) et une plus grande proportion de prairies dans le paysage engendrait une diminution de la richesse spécifique d'abeilles sauvages en bordure de culture de céréale d'hiver, en tout cas lorsque les pratiques locales étaient peu intensives. Cet effet d'attraction a déjà été montré, notamment sur les bourdons, et dans le cas de cultures à floraison massive comme le colza (Holzschuh et al., 2011) ou le trèfle (Rundlöf et al., 2014). Ainsi, de grandes zones de cultures attractives peuvent attirer les communautés d'abeilles en dehors de l'habitat focal, ou dans notre cas engendrer une concentration des individus dans les zones attractives. D'après Cole et al. (2017), les abeilles semblent en effet répondre aux changements des ressources florales clés dans le paysage, en utilisant de manière dynamique différents habitats semi-naturels pour satisfaire leurs besoins. De l'autre côté, l'interaction entre la proportion de prairies et l'intensité des pratiques a fait ressortir un effet positif de la proportion de prairies sur la richesse spécifique et l'abondance d'abeilles lorsque les pratiques agricoles dans la parcelle étaient intensives. Nous supposons qu'il y a donc un effet source des prairies permanentes (Tscharntke et al., 2012), qui fait que davantage de prairies dans le paysage engendre des communautés plus diversifiées à l'échelle du paysage et donc un flux passif plus important d'abeilles sauvages passant en bordure de cultures. Morandin et al. (2007) ont également montré cet effet positif des prairies sur l'abondance de bourdons. Dans cette thèse, nous avons donc trouvé au mois de mai à la fois un effet source/spillover et un effet concentration des prairies, dont l'effet sur les communautés présentes en bord de cultures de céréales dépend des pratiques. Nos résultats suggèrent que les parcelles agricoles gérées de manière plus intensive ont tendance à davantage dépendre de l'immigration d'individus depuis les prairies permanentes que les parcelles gérées de manière moins intensive. Mais n'ayant pas échantillonné dans les prairies et dans les cultures simultanément, nous ne pouvons pas vérifier la dynamique des abeilles dans le paysage et séparer les effets des deux processus.

Les résultats du chapitre 7 confirment que la présence de prairies dans le paysage joue un rôle de filtre sur les communautés d'abeilles sauvages. Les prairies favorisent notamment les petites espèces sociales polylectiques terricoles, appartenant principalement au genre Lasioglossum. Ces petites espèces ont une dispersion limitée (Greenleaf et al., 2007) et nichent dans des zones de sol nu non perturbées présentes dans les HSN, dont les prairies permanentes (Potts et al., 2005). Par ailleurs, Williams et al. (2010) ont montré que les espèces sociales sont plus sensibles à l'isolement des HSN et à l'utilisation de pesticides. La présence de prairies dans le paysage favorise ainsi la présence de ces espèces en bordure de cultures (Bommarco et al., 2010).

La proportion de prairies dans le paysage joue donc deux rôles contrastés : (i) elle fournit une quantité importante de ressources florales, ce qui est bénéfique dans le temps pour les abeilles et a un effet attractif, et (ii) elle permet de contrebalancer l'effet négatif des pratiques intensives sur les communautés d'abeilles en bordure de cultures, et de favoriser des espèces spécialistes, moins mobiles et peut être plus sensibles aux pratiques agricoles.

8.3 Les habitats semi-naturels arborés et herbacés sont complémentaires pour soutenir une diversité d'abeilles sauvages

De nombreuses études ont travaillé sur l'effet de la complexité du paysage (% HSN) sur les abeilles ou sur leurs ressources florales. Bien que le rôle des HSN dans la paysage a souvent été montré comme positif, les résultats restent variables (e.g. Hopfenmüller, Steffan-Dewenter et Holzschuh, 2014 ; Westphal, Steffan-Dewenter et Tscharntke, 2006). Un nombre limité d'études considèrent séparément les différents types d'habitats pour comprendre les effets des HSN sur les pollinisateurs (Bartual et al., 2019). Dans cette thèse, nous avons donc cherché à comprendre les rôles respectifs et complémentaires de différents types d'habitats. Nous avons ainsi trouvé des effets positifs de différents HSN arborés et de prairies sur les ressources florales et sur les communautés d'abeilles sauvages. Les rôles de ces différents habitats se sont souvent montrés complémentaires :

- En comparant les habitats entre eux, nous avons vu dans le chapitre 4 qu'ils abritaient des communautés de plantes et d'abeilles sauvages différentes. Notamment, la diversité beta entre les communautés d'abeilles sauvages des habitats herbacés (prairies permanentes) et arborés (lisières ou haies) était plus importante qu'entre les deux habitats semi-naturels arborés. Les communautés particulières et riches que l'on peut trouver dans ces différents HSN les rendent complémentaires pour soutenir une diversité d'abeilles plus importante dans les paysages agricoles. Cette complémentarité entre types d'habitats arborés et herbacés hébergeant des communautés d'abeilles sauvages différentes a également été montrée par Mallinger, Gibbs et Gratton (2016).

- Nous avons également montré dans le chapitre 5 que les HSN arborés et les prairies sont des éléments clés et complémentaires pour la continuité temporelle des ressources florales dans les paysages agricoles. La couverture plus importante des prairies dans les paysages étudiés, comparée aux HSN arborés, en fait des habitats majeurs à la fourniture des ressources florales aux abeilles, notamment au mois de mai. Ensuite, la faible quantité de ressources fournie globalement par les cultures, ainsi que la fauche des prairies, engendre une diminution des ressources florales dans le paysage qui est compensée par la présence d'HSN arborés dont le pic de floraison est au mois de juin. Ces derniers fournissent également la majorité des ressources en début et en fin de saison. La complémentarité temporelle de la phénologie des plantes fleuries entre les habitats arborés et herbacés offre une disponibilité en ressources florales dans le paysage

toute la saison, ce qui répond aux besoins des abeilles, mais aussi d'autres organismes mobiles présents dans les paysages agricoles (Schellhorn, Gagic et Bommarco, 2015). Par ailleurs, les cultures, notamment les cultures entomophiles, participent de manière plus ponctuelle mais en grande quantité à la fourniture de nectar, et sont nécessaires à certaines espèces d'abeilles (Williams, Regetz et Kremen, 2012 ; Yourstone et al., 2021).

- Enfin, nous avons montré dans le chapitre 6 des effets différents des forêts et des prairies permanentes sur les communautés d'abeilles présentes en bordure de céréales d'hiver. Ainsi, les forêts (et / ou leurs lisières) semblent jouer un rôle de complémentation des ressources. Leur présence dans le paysage favorise la présence d'une diversité et abondance d'abeilles sauvages en bordure de culture, quelles que soient les pratiques et les ressources locales. Nous avons donc fait l'hypothèse que la capacité des HSN arborés à fournir des sites de nidification ainsi que des ressources florales continues dans le temps soutient dans le paysage une diversité d'espèces, qui ne seraient pas présentes dans les paysages avec des taux de boisement faibles. Les prairies, elles, sont souvent considérées comme des habitats essentiels (Morandin et al., 2007) et jouaient là un rôle important de fourniture de ressources florales engendrant sûrement une concentration des abeilles, comme c'est le cas pour certaines cultures à floraison massive (e.g. Van Reeth et al., 2019 ; Westphal, Steffan-Dewenter et Tscharntke, 2006). Par ailleurs, nous avons montré leur capacité, par leur proportion dans le paysage, à contrebalancer l'effet négatif de l'intensité des pratiques dans la parcelle sur les communautés d'abeilles, en favorisant par leur présence dans le paysage le spillover ou le passage d'individus en bordure de culture de céréales.

Si certaines études soutiennent qu'il est important d'avoir une quantité importante d'HSN dans le paysage pour soutenir une diversité d'abeilles sauvages (Eeraerts, Smagghe et Meeus, 2019 ; Forrest et al., 2015), notre étude montre qu'il est également important de maintenir une **diversité d'HSN** dans le paysage. Ainsi, Neumüller et al. (2020) ont montré que l'effet du paysage sur les abeilles sauvages variait au cours de la saison, avec un effet positif des lisières de forêts en début et en fin de saison, et un effet positif des prairies en début et en milieu de saison. La présence d'HSN à la fois arborés et herbacés dans le paysage fournit des ressources florales complémentaires dans le temps, et des ressources florales et de nidification variées qui peuvent répondre aux besoins de nombreuses espèces d'abeilles ayant des traits fonctionnels différents (Ogilvie et Forrest, 2017). De plus, des paysages peu diversifiés présentant une proportion trop importante de certains types d'habitats dans le paysage peuvent avoir, au contraire, des effets négatifs sur la richesse des communautés d'abeilles dans les milieux ouverts, comme par exemple des paysages dominés par des cultures (Gámez-Virués et al., 2015) ou avec une forte proportion de prairies (Alison et al., 2021). La présence de divers types d'habitats complémentaires est ainsi nécessaire aux communautés d'abeilles (Mallinger, Gibbs et Gratton, 2016), et nos résultats montrent l'intérêt de considérer les différents types d'habitats séparément pour comprendre leurs effets respectifs. Par ailleurs, plusieurs études ont également souligné l'importance de prendre en compte l'hétérogénéité au sein de chaque type d'habitat, qui peut également avoir un effet sur la diversité d'espèces dans l'habitat (Bartual et al., 2019 ; Graham et al., 2018).

8.4 Quelle gestion des paysages agricoles pour la conservation des abeilles sauvages ?

La littérature ne présente pas un consensus sur la relation entre la diversité d'abeilles et la pollinisation d'une espèce de plante. Certaines études suggèrent que la pollinisation est effectuée seulement par quelques espèces dominantes (Kleijn et al., 2015 ; Winfree et al., 2015) et que, comme l'indiquent nos résultats, la diversité d'abeilles n'a pas d'effet sur la pollinisation (Bukovinszky et al., 2017). D'autres affirment que celle-ci est meilleure lorsqu'une diversité d'espèces est présente (Mallinger et Gratton, 2015). Dans leur méta-analyse, Ricketts et al. (2016) ont par ailleurs montré que plus de 50% de études sur le lien entre biodiversité et pollinisation trouvaient un effet positif, mais qu'il était non significatif dans environ 30% des études. Cependant, si la diversité n'a pas d'effet direct sur la pollinisation de certaines cultures, la théorie de l'effet d'échantillonnage laisse à penser qu'il est important de favoriser une diversité d'abeilles pour augmenter la résilience des populations aux variations environnementales, et pour augmenter la probabilité que les espèces participant à la pollinisation de chaque culture entomophiles soient présentes dans la communauté. Les résultats issus de cette thèse peuvent être pris en compte dans les pratiques de gestion des parcelles et paysages agricoles, dans un objectif de conservation des abeilles sauvages.

Ainsi, nos résultats suggèrent que la présence d'HSN arborés ainsi que de prairies permanentes dans le paysage est favorable à la diversité d'abeilles présentes en bordure de culture. Nous avons montré également que les communautés d'abeilles sont impactées par l'intensité des pratiques de gestion, et notamment par l'utilisation d'insecticides dans la culture. De ce fait, deux leviers d'action non exclusifs permettraient de limiter la réduction de la diversité d'abeilles dans les agroécosystèmes : (i) l'amélioration des pratiques à l'échelle de la parcelle et (ii) le maintien ou l'augmentation des HSN et de leur diversité à l'échelle de la mosaïque paysagère.

8.4.1 *Des changements de pratiques à l'échelle de la parcelle*

Suite à un premier « plan pollinisateurs » mis en place par le gouvernement de 2016 à 2021, il a été fait le constat que « les mesures telles que la protection réglementaire des habitats naturels, la politique agricole commune, le soutien à l'apiculture et l'application de restrictions à l'utilisation de pesticides nocifs pour les abeilles, n'ont pas suffi à protéger nos insectes pollinisateurs » (Plan national d'action, 2021). Un nouveau plan d'actions a ainsi été mis en place en 2021, pour une durée de 5 ans. Celui-ci propose notamment des actions pour (i) aménager l'espace agricole de manière favorable aux pollinisateurs, par des aides économiques et d'accompagnement des agriculteur·rices, et (ii) travailler sur la réglementation pour la protection des pollinisateurs lors de l'autorisation et l'utilisation des pesticides, notamment lors de la période de floraison (ibid.). L'accompagnement des agriculteur·rices pour aller vers des exploitations plus favorables aux pollinisateurs a ses limites puisque, par exemple, l'accompagnement à la réduction de l'utilisation des produits phytosanitaires via le Plan Ecophyto 2008-2018 n'a pas mené à des réductions de l'achat ou de l'utilisation de pesticides (Hossard et al., 2017). L'effet négatif de l'utilisation des pesticides en grandes cultures sur la biodiversité a été montré à de nombreuses reprises (Brühl et Zaller, 2019), et nous avons confirmé dans cette thèse leur effet négatif sur les abeilles sauvages. Les changements de pratiques à l'échelle locale seraient donc un très bon levier pour limiter les impacts écologiques de l'agriculture. Cependant, ces changements sont encore peu encadrés, et semblent très difficiles à mettre en œuvre sans une transformation systémique du système de production pour s'affranchir des pesticides.

Tscharntke et al. (2021) ont suggéré récemment que l'augmentation de la complexité du paysage aurait un effet plus important sur les abeilles que la diminution de l'intensité des pratiques dans les parcelles cultivées. Si les changements de pratiques à l'échelle de la parcelle et l'éventualité d'une modification du système de production peuvent susciter de la crainte, la possibilité d'augmenter l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère à l'échelle de l'exploitation, en maintenant ou réimplantant une diversité d'HSN et de cultures variées, peut être un levier favorable aux abeilles sauvages qui peut susciter plus aisément l'adhésion des agriculteur·rices. Cependant, ces pratiques de diversification de la végétation connaissent leurs propres verrous socio-technico-économiques (Vialatte et al., 2022).

8.4.2 *Une diversité d'HSN à l'échelle du paysage*

Nous avons montré dans cette thèse que la présence de lisières de forêt et de prairies permanentes est favorable à la conservation des abeilles sauvages. Les HSN dans les paysages agricoles sont également favorables à de nombreux autres taxons (Duflot et al., 2018) et soutiennent notamment le contrôle biologique des ravageurs dans les cultures (Holland et al., 2017) ainsi que d'autres services comme par exemple la conservation des sols (Montgomery, Caruso et Reid, 2020). Augmenter la quantité d'HSN dans le paysage est donc favorable pour les agriculteur·rices, mais cela ne doit pas limiter de manière trop importante la production agricole, qui reste l'objectif principal dans ces territoires ruraux. Un équilibre est donc à trouver entre la proportion d'HSN dans le paysage et celle des cultures. Récemment, plusieurs études ont montré qu'une surface d'environ 20% d'HSN permettrait à la fois de maintenir la biodiversité dans le paysage et la connectivité entre les patchs, de maximiser la production de cultures entomophiles, et de limiter la perte de rendement ou de surface de cultures non entomophiles (Garibaldi et al., 2020 ; Montoya et al., 2019 ; Tscharntke et al., 2002). C'est un compromis difficile à atteindre dans certaines régions de France intensément cultivées. Les paysages étudiés dans cette thèse répondent à ce critère : sur les 107 paysages étudiés dans les chapitre 6 et chapitre 7, seulement 22 contenaient moins de 20% d'HSN. Cette proportion pouvait atteindre 86% dans certains paysages, surtout grâce aux prairies permanentes.

Les HSN sont des structures pérennes sans perturbations majeures au niveau du sol et avec une couverture végétale a peu près constante dans le temps. A l'échelle de l'exploitation, la Politique Agricole Commune (PAC) incite les agriculteur·rices à conserver 5% de la SAU (Surface Agricole Utile) en SIE (Surface d'Intérêt Écologique). Parmi les SIE déclarables chaque année, les HSN arborés tiennent une bonne place avec la prise en compte des bosquets, haies ou arbres isolés. Cependant, les prairies permanentes/semi-naturelles ne font pas partie des SIE. Parmi la liste, on trouve les surfaces de « plantes fixant l'azote » ou les « jachères mellifères », qui sont des prairies favorables aux pollinisateurs en terme de ressources florales mais peuvent être limitées en terme de sites de nidification si le sol est travaillé. Si l'on considère l'ensemble de la liste des SIE, on peut par ailleurs très rapidement atteindre 5% de la SAU de l'exploitation sans aucune surface perenne arborée. Il est donc nécessaire d'inciter à la fois au maintien de ces SIE, mais aussi à leur diversité. Les habitats arborés fournissent des ressources en quantité et dans le temps, à des périodes où il n'y a pas ou peu de ressources dans le paysage, comme le début ou la fin de la saison végétative et de vol des abeilles sauvages. Ils sont donc d'une grande importance pour les pollinisateurs. Même si l'augmentation des prairies temporaires entomophiles dans le paysage permet de fournir des ressources florales aux abeilles de la même manière que les cultures à floraison massive, c'est à dire dans un laps de temps très court, nous pensons que ces mesures sont insuffisantes si elles ne sont pas associées au maintien de surfaces pérennes et stables comme les lisières de bois, les haies ou les prairies permanentes. En terme d'habitats arborés, la plantation de

petites forêts est une option difficilement envisageable de part les surfaces à convertir, mais la plantation de haies pourrait être favorable aux abeilles à moindre coût et sur une surface limitée, le grand avantage de ces éléments étant leur « troisième dimension » qui leur permet de fournir des ressources florales en hauteur. Ainsi, la plantation de haies contenant des espèces buissonnantes et arborées à phénologies variées, dont certaines à floraison précoce comme les prunus, saules ou aubépines fait partie des actions à mettre en place dans les exploitations contenant une faible diversité d'HSN. Le maintien de prairies permanentes dans les paysages est, lui, souvent lié aux pratiques de polyculture élevage des exploitations. Certaines régions agricoles ne pratiquent plus l'élevage, et les paysages dans ces régions ne contiennent plus de prairies permanentes. Si le maintien de ce type de surfaces est difficile à valoriser sans élevage à proximité, il pourra être nécessaire pour favoriser la présence de pollinisateurs dans ces régions. Avec la diminution de la biodiversité de pollinisateurs sauvages, viendra probablement un temps où la perte de surface engendrée par le maintien de couverts herbacés restaurant la végétation de prairies permanentes dans les régions de grandes cultures sera compensée par les bénéfices que celles-ci permettent.

8.5 Limites de notre étude et perspectives de recherche

8.5.1 *La complexité de l'approche fonctionnelle*

Une approche basée sur les traits fonctionnels permet de mieux quantifier, et donc prédire et anticiper, les impacts des perturbations de l'environnement sur les communautés écologiques (Mouillot et al., 2013). De plus, l'approche par traits fonctionnels permet de comprendre avec plus de précisions l'effet des communautés sur les fonctions écologiques, et notamment les services écosystémiques (Le Roux et al., 2009). Si nous avons pu montrer dans cette thèse quelques liens entre traits fonctionnels des abeilles et effet de l'environnement, voici cependant les principaux freins à l'utilisation des traits fonctionnels, de façon générale et durant la thèse :

- **Le manque de données**. Le niveau de connaissances sur les espèces d'abeilles sauvages ou les plantes est très variable : certaines valeurs de traits fonctionnels ne sont pas connues pour une partie des espèces, en particulier les traits phénologiques qui sont souvent absents des bases de données d'abeilles sauvages. La valeur de ces traits peut par ailleurs varier au sein de populations, ou géographiquement (par exemple, la période d'émergence d'une espèce d'abeilles ou la durée de floraison d'une espèce de plantes), et il manque aujourd'hui des bases de données de traits d'abeilles sauvages et de plantes françaises complètes.

- **L'existence de plusieurs valeurs pour un même trait**. La typologie des valeurs de traits peut différer entre les bases de données. Par exemple, la plupart des études divisent la socialité des abeilles sauvages en deux catégories : espèce sociale ou solitaire. Cependant, il y a de nombreux détails dans la définition de la socialité des abeilles. Ainsi, une espèce peut être « eusociale », « eusociale primitive », « parasociale » ou encore « semi-sociale » (Michener, 2000). Ainsi, les choix de définition des valeurs de traits en fonction des études conduisent parfois à des données contradictoires dans les bases. Par exemple, l'espèce *Andrena labialis* (Kirby, 1802) était considérée solitaire par Bommarco et al. (2010) et Gérard et al. (2018) et sociale par Fortel et al. (2014). Des différences de ce type se sont retrouvées également pour la définition des sites de nidification (terricole vs. cavité) ou le lectisme des espèces. La constitution de la base

de données de traits de la thèse à partir de bases existantes a donc impliqué des choix qui ont pu avoir un effet sur les résultats de la partie fonctionnelle de cette thèse.

- **Les nombreux indices de diversité fonctionnelle**. Plusieurs chercheur·e·s ont développé des indices pour étudier la diversité fonctionnelle des communautés, mais il n'y a pas aujourd'hui d'indice qui fait consensus (comme c'est le cas pour les indices de diversité spécifique). Par exemple, Legras, Loiseau et Gaertner (2018) ont comparé quatre indices permettant de calculer la richesse fonctionnelle et ils ont montré qu'aucun de ces indices ne permettait de calculer la richesse fonctionnelle, mais seulement une partie de cette richesse. Ils conseillent de choisir l'indice utilisé en fonction du contexte, mais ce choix n'est pas si évident dans la réalité. On retrouve également d'autres indices fonctionnels dans la littérature permettant de calculer la divergence fonctionnelle, la dispersion, l'équitabilité, etc. Ces indices peuvent être calculés de différentes manières et avoir chacun leurs limites respectives. Dans cette thèse, le choix des deux indices utilisés a été fait car ils semblaient appropriés à nos questions, mais aussi en fonction de notre capacité à les interpréter. Au vu du nombre d'indices existant, il est possible que notre compréhension du lien entre environnement et diversité fonctionnelle des abeilles aurait pu être différente en choisissant d'autres méthodes de calcul.

- **Les résultats très variés dans les études adoptant une approche fonctionnelle**. La revue de littérature de Brittain et Potts (2011) sur les traits des abeilles montre bien que des valeurs de traits seules ne peuvent pas expliquer l'effet des insecticides sur les abeilles. Par exemple, ils montrent que les espèces d'abeilles solitaires peuvent avoir un risque important d'être impactées par les insecticides si la période de vol de l'espèce correspond à une période d'utilisation d'insecticides, alors que le risque est faible si ça n'est pas le cas. Les résultats souvent variés lorsque l'on s'intéresse aux traits des abeilles peuvent être ainsi dus à des interférences entre les traits (Jauker et al., 2013) qui peuvent être limitées en utilisant une approche par « syndromes de traits » (Gámez-Virués et al., 2015).

L'ensemble des points ci dessus peuvent expliquer le peu d'effets des facteurs environnementaux que nous avons trouvé dans cette thèse sur la diversité fonctionnelle d'abeilles sauvages.

8.5.2 *Un échantillonnage au printemps*

Les données utilisées dans la thèse provenaient de mesures réalisées principalement aux mois de mai et juin (une seule date par an). Pour les abeilles, nous avons principalement étudié les communautés présentes en bord de culture de céréales à pailles principalement, ainsi que quelques parcelles de cultures de maïs et tournesol, considérées comme non entomophiles au mois de mai. Étant données les contraintes humaines et temporelles qui limitent le nombre d'échantillonnages possibles, le choix de cette période est le plus adapté dans le cas d'une seule capture dans l'année, car de nombreuses espèces d'abeilles sont en vol à ce moment là. Ces observations sur un temps et un espace limités engendrent cependant ensuite des difficultés de compréhension des processus écologiques en jeu à l'échelle des paysages. La disponibilité des ressources varie d'un type d'habitat à l'autre dans le temps, comme on a pu le voir dans le chapitre 5, et ces variations modifient la dispersion des organismes dans la mosaïque agricole au cours de la saison. Pour évaluer l'effet des différents types d'HSN sur les communautés d'abeilles à l'échelle du paysage, il serait donc nécessaire dans de futures recherches d'échantillonner tout au long de la saison de vol et dans différents habitats

simultanément. Ceci pose cependant la question de l'impact des captures létales à grande échelle sur des organismes déjà en déclin.

L'échantillonnage ou l'observation des plantes à fleurs dans les différents types d'habitats présents dans le paysage sur l'ensemble de la saison de vol des abeilles serait également intéressant. Nous avons en effet modélisé la présence de fleurs en partant des échantillonnages effectués au mois de mai, mais cela a augmenté l'imprécision de nos données de présence des ressources florales. De plus, l'utilisation de traits phénologiques des plantes pour calculer la présence de ressources dans la saison nous a obligés à se baser sur la phénologie des espèces de plantes au niveau national, sans avoir de données précises sur la floraison réelle des espèces dans le site d'étude. Des relevés botaniques tout au long de la saison apporteraient donc davantage de précision pour les futures études.

8.5.3 *Évaluation du potentiel de pollinisation dans le paysage*

Dans le chapitre 6, nous n'avons pas constaté d'effet ni de la diversité ou de l'abondance d'abeilles ni du paysage ou des pratiques agricoles sur le potentiel de pollinisation dans le paysage. Celui ci a été mesuré à l'aide de différents phytomètres en fonction des années, notamment des pétunias et des fraisiers. Or, Carrié (2016) avait montré dans la même zone d'études que suivant l'espèce de plantes utilisée comme phytomètre (pétunia et moutarde dans son cas), la structure des communautés d'abeilles sauvages influençait différemment le succès de pollinisation. Dans les futures études sur le lien entre communautés d'abeilles, paysage et pollinisation, l'utilisation d'un seul type de phytomètre favorisera la compréhension des processus.

9 CONCLUSION

Nous avons montré dans cette thèse que les HSN arborés sont des habitats clés dans les paysages agricoles pour soutenir une diversité d'abeilles sauvages. Nous avons mis en évidence l'intérêt des HSN arborés pour fournir des ressources florales stables dans le temps, et notamment à des périodes où les prairies et cultures ne fournissent que peu de ressources. Certaines des ressources florales présentes dans les HSN arborés sont par ailleurs préférentiellement consommées par les communautés d'abeilles qu'ils abritent, dont une partie des espèces ne se trouvent pas dans les communautés d'abeilles hébergées par les prairies. Nous avons également montré que la diversité d'abeilles présente aux mois de mai et juin en bordure de céréales est favorisée par la présence de forêts dans le paysage alentour. La proportion de prairies permanentes a, elle, un effet attractif qui laisse à penser que les abeilles se concentrent dans ces habitats à la fin du printemps, mais ils favorisent également la présence d'abeilles en bordure de cultures et contrebalancent ainsi l'effet négatif de l'intensité des pratiques.

La complémentarité des habitats arborés et herbacés fait que le maintien d'une diversité d'HSN dans les paysages agricoles est nécessaire à la conservation des abeilles sauvages. Les agroécosystèmes se caractérisent par une hétérogénéité dans l'espace et le temps, conduite par les activités humaines, qui nécessite une réflexion à l'échelle de la mosaïque paysagère pour favoriser la diversité d'HSN. Le maintien ou la réimplantation d'habitats arborés comme les haies, en favorisant la présence d'espèces à phénologies variées, soutiendra la biodiversité et les services associés pour les cultures. Des pratiques de gestion agroécologiques, à l'échelle de la parcelle et de l'exploitation, sont un bon moyen de soutenir les communautés d'abeilles tout en étant compatibles avec la conservation de nombreux autres taxons et l'optimisation de différents services écosystémiques (Jeanneret et al., 2021a). Au vu des résultats de cette thèse soulignant le rôle essentiel des HSN arborés pour les abeilles sauvages, associés à des études montrant leur intérêt pour d'autres taxons, nous faisons l'hypothèse que les meilleurs compromis entre services écosystémiques et pour la diversité de nombreux taxons seraient atteints dans des paysages avec une diversité d'HSN, dont des HSN arborés.

Cinquième partie

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

Abdi, Hervé et Lynne J. Williams (2010). "Principal component analysis : Principal component analysis". In : *Wiley Interdisciplinary Reviews : Computational Statistics* 2.4, p. 433-459. doi : 10.1002/wics.101.

Alignier, Audrey, Didier Alard, Richard Chevalier et Emmanuel Corcket (2014). "Can contrast between forest and adjacent open habitat explain the edge effects on plant diversity ?" In : *Acta Botanica Gallica* 161.3, p. 253-259. doi : 10.1080/12538078.2014.902771.

Alignier, Audrey, Stephanie Aviron, Ariel A. Farías, Eduardo C. Arellano et Marcelo D. Miranda (2021). "Landscape context but not management strategies affects the diversity of native and exotic semi-natural vegetation in Mediterranean agroecosystems of Central Chile". In : *Biological Conservation* 255, p. 108976. doi : 10.1016/j.biocon.2021.108976.

Alison, Jamie et al. (2021). "Woodland, cropland and hedgerows promote pollinator abundance in intensive grassland landscapes, with saturating benefits of flower cover". In : *Journal of Applied Ecology*, p. 1365-2664.14058. doi : 10.1111/1365-2664.14058.

Allart, Roland, Benoît Ricci et Sylvain Poggi (2021). "Procédure alm de cartographie automatique du paysage". In : *Cahiers des Techniques de l'INRA* 103, p. 12.

Ammann, Lolita, Aliette Bosem-Baillod, Philipp W. Eckerter, Martin H. Entling, Matthias Albrecht et Felix Herzog (2021). "Comparing floral resource maps and land cover maps to predict predators and aphid suppression on field bean". In : *Landscape Ecology*. doi : 10.1007/s10980-021-01361-0.

Andrieu, Emilie et al. (2018). "Edge contrast does not modulate edge effect on plants and pollinators". In : *Basic and Applied Ecology* 27, p. 83-95. doi : 10.1016/j.baae.2017.11.003.

Arena, Maria et Fabio Sgolastra (2014). "A meta-analysis comparing the sensitivity of bees to pesticides". In : *Ecotoxicology* 23.3, p. 324-334. doi : 10.1007/s10646-014-1190-1.

Astegiano, Julia, Paulo R. Guimarães, Pierre-Olivier Cheptou, Mariana Morais Vidal, Camila Yumi Mandai, Lorena Ashworth et François Massol (2015). "Persistence of Plants and Pollinators in the Face of Habitat Loss". In : *Advances in Ecological Research*. T. 53. Elsevier, p. 201-257. isbn : 978-0-12-803885-7. doi : 10.1016/bs.aecr.2015.09.005.

Atlas Hymenoptera (2020). *Atlas Hymenoptera*. url : http://www.atlashymenoptera.net.

Ausseil, Anne-Gaelle E., John R. Dymond et Linda Newstrom (2018). "Mapping floral resources for honey bees in New Zealand at the catchment scale". In : *Ecological Applications* 28.5, p. 1182-1196. doi : 10.1002/eap.1717.

Ballare, Kimberly M., John L. Neff, Rebecca Ruppel et Shalene Jha (2019). "Multi-scalar drivers of biodiversity : local management mediates wild bee community response to regional urbanization". In : *Ecological Applications* 29.3. doi : 10.1002/eap.1869.

Barbaro, Luc et Inge van Halder (2009). "Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes". In : p. 13. doi : 10.1111/j.1600-0587.2008.05546.x.

Barry, Kathryn E. et al. (2019). "The Future of Complementarity : Disentangling Causes from Consequences". In : *Trends in Ecology & Evolution* 34.2, p. 167-180. doi : 10.1016/j.tree.2018.10.013.

Bartholomée, Océane, Amandine Aullo, Juliette Becquet, Clémence Vannier et Sandra Lavorel (2020). "Pollinator presence in orchards depends on landscape-scale habitats more than in-field flower resources". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 293, p. 106806. doi : 10.1016/j.agee.2019.106806.

Bartomeus, Ignasi, Daniel P. Cariveau, Tina Harrison et Rachael Winfree (2018). "On the inconsistency of pollinator species traits for predicting either response to land-use change or functional contribution". In : *Oikos* 127.2, p. 306-315. doi : 10.1111/oik.04507.

Bartomeus, Ignasi et al. (2014). "Contribution of insect pollinators to crop yield and quality varies with agricultural intensification". In : *PeerJ* 2, e328. doi : 10.7717/peerj.328.

Bartoń, Kamil (2020). *MuMIn : Multi-Model Inference. R package version 1.43.17*. url : https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn.

Bartual, Agustín M. et al. (2019). "The potential of different semi-natural habitats to sustain pollinators and natural enemies in European agricultural landscapes". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 279, p. 43-52. doi : 10.1016/j.agee.2019.04.009.

Bascompte, Jordi, Pedro Jordano, Carlos J. Melian et Jens M. Olesen (2003). "The nested assembly of plant-animal mutualistic networks". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100.16, p. 9383-9387. doi : 10.1073/pnas.1633576100.

Baselga, Andrés (2010). "Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity : Partitioning beta diversity". In : *Global Ecology and Biogeography* 19.1, p. 134-143. doi : 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x.

Baselga, Andrés et C. David L. Orme (2012). "betapart : an R package for the study of beta diversity : *Betapart package*". In : *Methods in Ecology and Evolution* 3.5, p. 808-812. doi : 10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x.

Bates, Douglas, Martin Mächler, Ben Bolker et Steve Walker (2015). "Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4". In : *Journal of Statistical Software* 67.1. doi : 10.18637/jss.v067.i01.

Batáry, Péter, András Báldi, David Kleijn et Teja Tscharntke (2011). "Landscape-moderated biodiversity effects of agri-environmental management : a meta-analysis". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 278.1713, p. 1894-1902. doi : 10.1098/rspb.2010.1923.

Belyea, Lisa R. et Jill Lancaster (1999). "Assembly Rules within a Contingent Ecology". In : *Oikos* 86.3, p. 402. doi : 10.2307/3546646.

Bendel, Cayla R., Katherine C. Kral-O'Brien, Torre J. Hovick, Ryan F. Limb et Jason P. Harmon (2019). "Plant–pollinator networks in grassland working landscapes reveal seasonal shifts in network structure and composition". In : *Ecosphere* 10.1, e02569. doi : 10.1002/ecs2.2569.

Benton, Tim G., Juliet A. Vickery et Jeremy D. Wilson (2003). "Farmland biodiversity : is habitat heterogeneity the key ?" In : *Trends in Ecology & Evolution* 18.4, p. 182-188. doi : 10.1016/s0169-5347(03)00011-9.

Bentrup, Gary, Jennifer Hopwood, Nancy Lee Adamson et Mace Vaughan (2019). "Temperate Agroforestry Systems and Insect Pollinators : A Review". In : *Forests* 10.11, p. 981. doi : 10.3390/f10110981.

Bernauer, Olivia, Hannah Gaines-Day et Shawn Steffan (2015). "Colonies of Bumble Bees (Bombus impatiens) Produce Fewer Workers, Less Bee Biomass, and Have Smaller Mother Queens Following Fungicide Exposure". In : *Insects* 6.2, p. 478-488. doi : 10.3390/insects6020478.

Bertrand, Colette, Philipp W. Eckerter, Lolita Ammann, Martin H. Entling, Erika Gobet, Felix Herzog, Laia Mestre, Willy Tinner et Matthias Albrecht (2019). "Seasonal shifts and complementary use of pollen sources by two bees, a lacewing and a ladybeetle species in European agricultural landscapes". In : *Journal of Applied Ecology*. doi : 10.1111/1365-2664.13483.

Betts, Matthew G., Adam S. Hadley et Urs Kormann (2019). "The landscape ecology of pollination". In : *Landscape Ecology* 34.5, p. 961-966. doi : 10.1007/s10980-019-00845-4.

Beyer, Nicole, Doreen Gabriel et Catrin Westphal (2021). "Contrasting effects of past and present mass-flowering crop cultivation on bee pollinators shaping yield components in oilseed rape". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 319, p. 107537. doi : 10.1016/j.agee.2021.107537.

Biesmeijer, Jacobus C, Stuart PM Roberts, Menno Reemer, R Ohlemuller, Mike Edwards, Tom Peeters, AP Schaffers, Simon G Potts, RJMC Kleukers, CD Thomas et al. (2006). "Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands". In : *Science* 313.5785, p. 351-354.

Billeter, Regula et al. (2007). "Indicators for biodiversity in agricultural landscapes : a pan-European study : Biodiversity in European Agro-ecosystems". In : *Journal of Applied Ecology* 45.1, p. 141-150. doi : 10.1111/j.1365-2664.2007.01393.x.

Birkhofer, Klaus, Eva Diehl, Jesper Andersson, Johan Ekroos, Andrea Früh-Müller, Franziska Machnikowski, Viktoria L Mader, Lovisa Nilsson, Keiko Sasaki, Maj Rundlöf et al. (2015). "Ecosystem services—current challenges and opportunities for ecological research". In : *Frontiers in Ecology and Evolution* 2, p. 87. doi : 10.3389/fevo.2014.00087.

Bivand, Roger S. et David W. S. Wong (2018). "Comparing implementations of global and local indicators of spatial association". In : *Test* 27.3, p. 716-748. doi : 10.1007/s11749-018-0599-x.

Blanco, Julien, Anne Sourdril, Marc Deconchat, Cécile Barnaud, Magali San Cristobal et Emilie Andrieu (2020). "How farmers feel about trees : Perceptions of ecosystem services and disservices associated with rural forests in southwestern France". In : *Ecosystem Services* 42, p. 101066. doi : 10.1016/j.ecoser.2020.101066.

Blitzer, Eleanor J., Carsten F. Dormann, Andrea Holzschuh, Alexandra-Maria Klein, Tatyana A. Rand et Teja Tscharntke (2012). "Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 146.1, p. 34-43. doi : 10.1016/j.agee.2011.09.005.

Blüthgen, Nico et Alexandra-Maria Klein (2011). "Functional complementarity and specialisation : The role of biodiversity in plant–pollinator interactions". In : *Basic and Applied Ecology* 12.4, p. 282-291. doi : 10.1016/j.baae.2010.11.001.

Blüthgen, Nico et al. (2012). "A quantitative index of land-use intensity in grasslands : Integrating mowing, grazing and fertilization". In : *Basic and Applied Ecology* 13.3, p. 207-220. doi : 10.1016/j.baae.2012.04.001.

Bommarco, Riccardo, Jacobus C. Biesmeijer, Birgit Meyer, Simon G. Potts, Juha Pöyry, Stuart P. M. Roberts, Ingolf Steffan-Dewenter et Erik Öckinger (2010). "Dispersal capacity and diet breadth modify the response of wild bees to habitat loss". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 277.1690, p. 2075-2082. doi : 10.1098/rspb.2009.2221.

Bommarco, Riccardo, Lorenzo Marini et Bernard E. Vaissière (2012). "Insect pollination enhances seed yield, quality, and market value in oilseed rape". In : *Oecologia* 169.4, p. 1025-1032. doi : 10.1007/s00442-012-2271-6.

Botta-Dukát, Zoltán (2005). "Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits". In : *Journal of Vegetation Science* 16.5, p. 533-540. doi : 10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x.

Brantjes, B M (1978). "Pollinator attraction of Vitis vinifera subsp. silvestris". In : p. 5.

Braun-Blanquet, Josias (1955). "Clef écologique pour déterminer les classes, ordres et alliances phytosociologiques du Midi méditerranéen". In : *Comm. SIGMA N° 132*, 25 p.

Bretagnolle, Vincent et Sabrina Gaba (2015). "Weeds for bees ? A review". In : *Agronomy for Sustainable Development* 35.3, p. 891-909. doi : 10.1007/s13593-015-0302-5.

Brittain, Claire A, Marco Vighi, Riccardo Bommarco, Josef Settele et Simon G Potts (2010). "Impacts of a pesticide on pollinator species richness at different spatial scales". In : *Basic and Applied Ecology* 11.2, p. 106-115. doi : 10.1016/j.baae.2009.11.007.

Brittain, Claire et Simon G. Potts (2011). "The potential impacts of insecticides on the life-history traits of bees and the consequences for pollination". In : *Basic and Applied Ecology* 12.4, p. 321-331. doi : 10.1016/j.baae.2010.12.004.

Broström, Anna et al. (2008). "Pollen productivity estimates of key European plant taxa for quantitative reconstruction of past vegetation : a review". In : *Vegetation History and Archaeobotany* 17.5, p. 461-478. doi : 10.1007/s00334-008-0148-8.

Brühl, Carsten A. et Johann G. Zaller (2019). "Biodiversity Decline as a Consequence of an Inappropriate Environmental Risk Assessment of Pesticides". In : *Frontiers in Environmental Science* 7, p. 177. doi : 10.3389/fenvs.2019.00177.

Bukovinszky, Tibor, Joke Verheijen, Susan Zwerver, Esther Klop, Jacobus C. Biesmeijer, Felix L. Wäckers, Herbert H.T. Prins et David Kleijn (2017). "Exploring the relationships between landscape complexity, wild bee species richness and reproduction, and pollination services along a complexity gradient in the Netherlands". In : *Biological Conservation* 214, p. 312-319. doi : 10.1016/j.biocon.2017.08.027.

Burel, Françoise et Jacques Baudry (1990). "Structural dynamic of a hedgerow network landscape in Brittany France". In : *Landscape Ecology* 4.4, p. 197-210. doi : 10.1007/bf00129828.

Burel, Françoise, Jacques Baudry et al. (1999). *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Editions TEC et DOC.

Burnham, Kenneth P. et David R. Anderson (2004). "Multimodel Inference : Understanding AIC and BIC in Model Selection". In : *Sociological Methods & Research* 33.2, p. 261-304. doi : 10.1177/0049124104268644.

Burnham, Kenneth P., David Raymond Anderson et Kenneth P. Burnham (2002). *Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach*. 2nd ed. New York : Springer. isbn : 978-0-387-95364-9.

Byrne, Fiach et Javier delBarco Trillo (2018). "The effect of management practices on bumblebee densities in hedgerow and grassland habitats". In : *Basic and Applied Ecology*. doi : 10.1016/j.baae.2018.11.004.

Caliński, Tadeusz et Jerzy Harabasz (1974). "A dendrite method for cluster analysis". In : *Communications in Statistics - Theory and Methods* 3.1, p. 1-27. doi : 10.1080/03610927408827101.

Cardinale, Bradley J. et al. (2012). "Biodiversity loss and its impact on humanity". In : *Nature* 486.7401, p. 59-67. doi : 10.1038/nature11148.

Carrié, Romain (2016). "Hétérogénéité des paysages et des pratiques agricoles - Effets sur la diversité des abeilles sauvages et la pollinisation". Thèse de doct.

Carrié, Romain, Emilie Andrieu, Saul A. Cunningham, Pia E. Lentini, Michel Loreau et Annie Ouin (2017a). "Relationships among ecological traits of wild bee communities along gradients of habitat amount and fragmentation". In : *Ecography* 40.1, p. 85-97. doi : 10.1111/ecog.02632.

Carrié, Romain, Emilie Andrieu, Annie Ouin et Ingolf Steffan-Dewenter (2017b). "Interactive effects of landscape-wide intensity of farming practices and landscape complexity on wild bee diversity". In : *Landscape Ecology* 32.8, p. 1631-1642. doi : 10.1007/s10980-017-0530-y.

Carrié, Romain, Maïlys Lopes, Annie Ouin et Emilie Andrieu (2018). "Bee diversity in crop fields is influenced by remotely-sensed nesting resources in surrounding permanent grasslands". In : *Ecological Indicators* 90, p. 606-614. doi : 10.1016/j.ecolind.2018.03.054.

Carré, Gabriel et al. (2009). "Landscape context and habitat type as drivers of bee diversity in European annual crops". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 133.1-2, p. 40-47. doi : 10.1016/j.agee.2009.05.001.

Carvell, Claire (2002). "Habitat use and conservation of bumblebees (Bombus spp.) under different grassland management regimes". In : *Biological Conservation* 103.1, p. 33-49. doi : 10.1016/s0006-3207(01)00114-8.

Castle, Denise, Ingo Grass et Catrin Westphal (2019). "Fruit quantity and quality of strawberries benefit from enhanced pollinator abundance at hedgerows in agricultural landscapes". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 275, p. 14-22. doi : 10.1016/j.agee.2019.01.003.

Catarino, Rui, Vincent Bretagnolle, Thomas Perrot, Fabien Vialloux et Sabrina Gaba (2019). "Bee pollination outperforms pesticides for oilseed crop production and profitability". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 286.1912, p. 20191550. doi : 10.1098/rspb.2019.1550.

Chamberlain, Dan E et Jeremy D Wilson (2000). "The contribution of hedgerow structure to the value of organic farms to birds". In : p. 12.

Chapin III, F. Stuart et al. (2000). "Consequences of changing biodiversity". In : *Nature* 405.6783, p. 234-242.

Chaplin-Kramer, Rebecca, Megan E. O'Rourke, Eleanor J. Blitzer et Claire Kremen (2011). "A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity : Pest and natural enemy response to landscape complexity". In : *Ecology Letters* 14.9, p. 922-932. doi : 10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x.

Chase, Jonathan M. et Mathew A. Leibold (2003). *Ecological niches : linking classical and contemporary approaches*. Interspecific interactions. Chicago : University of Chicago Press. isbn : 978-0-226-10179-8 978-0-226-10180-4.

Chevalier, Richard, Audrey Alignier, Émilie Andrieu et Frédéric Archaux (2015). "Effet de l'exposition sur la richesse et la composition floristique des lisières forestières dans le Gâtinais oriental (Loiret)". In : *Revue Forestière Française* 5. doi : 10.4267/2042/59954.

Choisis, Jean-Philippe, Anne Sourdril, Marc Deconchat, Gérard Balent et Annick Gibon (2010). "Comprendre la dynamique régionale des exploitations de polyculture élevage pour accompagner le développement rural dans les Coteaux de Gascogne". In : *Cahiers Agricultures* 19.2, p. 97-103. doi : 10.1684/agr.2010.0375.

Cole, Lorna J., Sarah Brocklehurst, Duncan Robertson, William Harrison et David I. McCracken (2017). "Exploring the interactions between resource availability and the utilisation of semi-natural habitats by insect pollinators in an intensive agricultural landscape". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 246, p. 157-167. doi : 10.1016/j.agee.2017.05.007.

Couvillon, Margaret J, Katherine A Fensome, Shaun KL Quah et Roger Schürch (2014). "Summertime blues : August foraging leaves honey bees empty-handed". In : *Communicative & Integrative Biology* 7.3, e28821. doi : 10.4161/cib.28821.

Dainese, Matteo, Silvia Montecchiari, Tommaso Sitzia, Maurizia Sigura et Lorenzo Marini (2017). "High cover of hedgerows in the landscape supports multiple ecosystem services in Mediterranean cereal fields". In : *Journal of Applied Ecology* 54.2, p. 380-388. doi : 10.1111/1365-2664.12747.

Dainese, Matteo et al. (2019). "A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production". In : *Science Advances* 5.10, eaax0121. doi : 10.1126/sciadv.aax0121.

Danforth, Bryan (2007). "Bees". In : *Current biology* 17.5, R156-r161.

Deckers, Bart, Martin Hermy et Bart Muys (2004). "Factors affecting plant species composition of hedgerows : relative importance and hierarchy". In : *Acta Oecologica* 26.1, p. 23-37. doi : 10.1016/j.actao.2004.03.002.

Desaegher, James, David Sheeren et Annie Ouin (soumis). "How far is enough ? Estimated distance beyond which the scale of effect for wild bee species is unlikely to be detected". In.

Dinno, A. (2017). *dunn.test : Dunn's test of multiple comparisons using rank sums*.

Dirzo, Rodolfo, Hillary S Young, Mauro Galetti, Gerardo Ceballos, Nick JB Isaac et Ben Collen (2014). "Defaunation in the Anthropocene". In : *Science* 345.6195, p. 401-406. doi : 10.1126/science.1251817.

Dolédec, Sylvain, Daniel Chessel, Cajo JF Ter Braak et Stéphane Champely (1996). "Matching species traits to environmental variables : a new three-table ordination method". In : *Environmental and Ecological Statistics* 3.2, p. 143-166. doi : 10.1007/bf02427859.

Donkersley, Philip (2019). "Trees for bees". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 270-271, p. 79-83. doi : 10.1016/j.agee.2018.10.024.

Dray, Stéphane, Philippe Choler, Sylvain Dolédec, Pedro R. Peres-Neto, Wilfried Thuiller, Sandrine Pavoine et Cajo J. F. ter Braak (2014). "Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation". In : *Ecology* 95.1, p. 14-21. doi : 10.1890/13-0196.1.

Dray, Stéphane et Anne-Béatrice Dufour (2007). "The ade4 Package : Implementing the Duality Diagram for Ecologists". In : *Journal of Statistical Software* 22.4. doi : 10.18637/jss.v022.i04.

Duarte, Gabriela Teixeira, Paloma Marques Santos, Tatiana Garabini Cornelissen, Milton Cezar Ribeiro et Adriano Pereira Paglia (2018). "The effects of landscape patterns on ecosystem services : meta-analyses of landscape services". In : *Landscape Ecology* 33.8, p. 1247-1257. doi : 10.1007/s10980-018-0673-5.

Duflot, Rémi, Hervé Daniel, Stéphanie Aviron, Audrey Alignier, Véronique Beaujouan, Françoise Burel, Arnaud Cochard, Aude Ernoult, Guillaume Pain et Joséphine A. Pithon (2018). "Adjacent woodlands rather than habitat connectivity influence grassland plant, carabid and bird assemblages in farmland landscapes". In : *Biodiversity and Conservation* 27.8, p. 1925-1942. doi : 10.1007/s10531-018-1517-y.

Duflot, Rémi et al. (2022). "Farming intensity indirectly reduces crop yield through negative effects on agrobiodiversity and key ecological functions". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 326, p. 107810. doi : 10.1016/j.agee.2021.107810.

Dunne, Jennifer A., Richard J. Williams et Neo D. Martinez (2002). "Network structure and biodiversity loss in food webs : robustness increases with connectance". In : *Ecology Letters* 5.4, p. 558-567. doi : 10.1046/j.1461-0248.2002.00354.x.

Dunning, John B., Brent J. Danielson et H. Ronald Pulliam (1992). "Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes". In : *Oikos* 65.1, p. 169. doi : 10.2307/3544901.

Dötterl, Stefan et Nicolas J. Vereecken (2010). "The chemical ecology and evolution of bee–flower interactions : a review and perspectives." In : *Canadian Journal of Zoology* 88.7, p. 668-697. doi : 10.1139/z10-031.

Eckerter, Philipp W., Lars Albus, Sharumathi Natarajan, Matthias Albrecht, Lolita Ammann, Erika Gobet, Felix Herzog, Willy Tinner et Martin H. Entling (2020). "Using Temporally Resolved Floral Resource Maps to Explain Bumblebee Colony Performance in Agricultural Landscapes". In : *Agronomy* 10.12, p. 1993. doi : 10.3390/agronomy10121993.

Eeraerts, Maxime, Niels Piot, Matti Pisman, Gregor Claus, Ivan Meeus et Guy Smagghe (2021a). "Landscapes with high amounts of mass-flowering fruit crops reduce the reproduction of two solitary bees". In : *Basic and Applied Ecology* 56, p. 122-131. doi : 10.1016/j.baae.2021.07.005.

Eeraerts, Maxime, Guy Smagghe et Ivan Meeus (2019). "Pollinator diversity, floral resources and semi-natural habitat, instead of honey bees and intensive agriculture, enhance pollination service to sweet cherry". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 284. doi : 10.1016/j.agee.2019.106586.

Eeraerts, Maxime, Sanne Van Den Berge, Willem Proesmans, Kris Verheyen, Guy Smagghe et Ivan Meeus (2021b). "Fruit orchards and woody semi-natural habitat provide complementary

resources for pollinators in agricultural landscapes". In : *Landscape Ecology*. doi : 10.1007/s10980-021-01220-y.

Evans, Darren M., Michael J. O. Pocock et Jane Memmott (2013). "The robustness of a network of ecological networks to habitat loss". In : *Ecology Letters* 16.7, p. 844-852. doi : 10.1111/ele.12117.

Fahrig, Lenore, Jacques Baudry, Lluís Brotons, Françoise G. Burel, Thomas O. Crist, Robert J. Fuller, Clelia Sirami, Gavin M. Siriwardena et Jean-Louis Martin (2011). "Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes : Heterogeneity and biodiversity". In : *Ecology Letters* 14.2, p. 101-112. doi : 10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x.

Fahrig, Lenore et William K Nuttle (2005). "Population ecology in spatially heterogeneous environments". In : *Ecosystem function in heterogeneous landscapes*. Springer, p. 95-118.

Fitter, A. H. et H. J. Peat (1994). "The Ecological Flora Database". In : *The Journal of Ecology* 82.2, p. 415. doi : 10.2307/2261309.

Forrest, Jessica R. K., Robbin W. Thorp, Claire Kremen et Neal M. Williams (2015). "Contrasting patterns in species and functional-trait diversity of bees in an agricultural landscape". In : *Journal of Applied Ecology* 52.3, p. 706-715. doi : 10.1111/1365-2664.12433.

Fortel, Laura (2014). "Écologie et conservation des abeilles sauvages le long d'un gradient d'urbanisation". Thèse de doct.

Fortel, Laura, Mickaël Henry, Laurent Guilbaud, Anne Laure Guirao, Michael Kuhlmann, Hugues Mouret, Orianne Rollin et Bernard E. Vaissière (2014). "Decreasing Abundance, Increasing Diversity and Changing Structure of the Wild Bee Community (Hymenoptera : Anthophila) along an Urbanization Gradient". In : *PLoS ONE* 9.8. doi : 10.1371/journal.pone.0104679.

Fortuna, Miguel A. et Jordi Bascompte (2006). "Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks : Mutualistic networks and habitat loss". In : *Ecology Letters* 9.3, p. 281-286. doi : 10.1111/j.1461-0248.2005.00868.x.

Fortuna, Miguel A., Abhay Krishna et Jordi Bascompte (2013). "Habitat loss and the disassembly of mutalistic networks". In : *Oikos* 122.6, p. 938-942. doi : 10.1111/j.1600-0706.2012.00042.x.

Fox, John et Sanford Weisberg (2019). *An R companion to applied regression*. Sage publications. url : https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/index.html.

Gaba, Sabrina, Audrey Alignier, Stéphanie Aviron, Sébastien Barot, Manuel Blouin, Mickaël Hedde, Franck Jabot, Alan Vergnes, Anne Bonis, Sébastien Bonthoux et al. (2018). *Ecology for sustainable and multifunctional agriculture*. Springer, p. 1-46.

Gagic, V. et al. (2015). "Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 282.1801. doi : 10.1098/rspb.2014.2620.

Gallai, Nicola, Jean-Michel Salles, Josef Settele et Bernard E. Vaissière (2009). "Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline". In : *Ecological Economics* 68.3, p. 810-821. doi : 10.1016/j.ecolecon.2008.06.014.

Galpern, Paul, Lincoln R. Best, James H. Devries et Sarah A. Johnson (2021). "Wild bee responses to cropland landscape complexity are temporally-variable and taxon-specific : Evidence from a highly replicated pseudo-experiment". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 322, p. 107652. doi : 10.1016/j.agee.2021.107652.

Garibaldi, Lucas A. et al. (2011). "Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits : Habitat isolation and pollination stability". In : *Ecology Letters* 14.10, p. 1062-1072. doi : 10.1111/j.1461-0248.2011.01669.x.

Garibaldi, Lucas A. et al. (2013). "Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance". In : *Science* 339.6127, p. 1608-1611.

Garibaldi, Lucas A. et al. (2020). "Working landscapes need at least 20% native habitat". In : *Conservation Letters*. doi : 10.1111/conl.12773.

Garratt, Michael P.D., Deepa Senapathi, Duncan J. Coston, Simon R. Mortimer et Simon G. Potts (2017). "The benefits of hedgerows for pollinators and natural enemies depends on hedge quality and landscape context". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 247, p. 363-370. doi : 10.1016/j.agee.2017.06.048.

Gathmann, Achim et Teja Tscharntke (2002). "Foraging ranges of solitary bees". In : p. 8.

Genoud, D (2017). "Synthèse des connaissances sur les hyménoptères apoïdes–Prélèvements 2002-2009 et étude 2014". In : *Travaux de la Massane* 108, p. 55.

Gill, Richard J. et al. (2016). "Protecting an Ecosystem Service". In : *Advances in Ecological Research*. T. 54. Elsevier, p. 135-206. isbn : 978-0-08-100978-9. doi : 10.1016/bs.aecr.2015.10.007.

Gonthier, David J., Katherine K. Ennis, Serge Farinas, Hsun-Yi Hsieh, Aaron L. Iverson, Péter Batáry, Jörgen Rudolphi, Teja Tscharntke, Bradley J. Cardinale et Ivette Perfecto (2014). "Biodiversity conservation in agriculture requires a multi-scale approach". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 281.1791. doi : 10.1098/rspb.2014.1358.

Goulson, Dave (2003). "Conserving wild bees for crop pollination". In : *Journal of Food Agriculture and Environment* 1, p. 142-144.

Goulson, Dave, Elizabeth Nicholls, Cristina Botías et Ellen L Rotheray (2015). "Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers". In : *Science* 347.6229, p. 1255957-1255957. doi : 10.1126/science.1255957.

Grab, Heather, Eleanor J. Blitzer, Bryan Danforth, Greg Loeb et Katja Poveda (2017). "Temporally dependent pollinator competition and facilitation with mass flowering crops affects yield in co-blooming crops". In : *Scientific Reports* 7.1, p. 45296. doi : 10.1038/srep45296.

Graham, Lyndsey, Rachel Gaulton, France Gerard et Joanna T. Staley (2018). "The influence of hedgerow structural condition on wildlife habitat provision in farmed landscapes". In : *Biological Conservation* 220, p. 122-131. doi : 10.1016/j.biocon.2018.02.017.

Graves, Spencer, Hans-Peter Piepho et Luciano Selzer with help from Sundar Dorai-Raj (2019). *multcompView : Visualizations of Paired Comparisons*. url : https://CRAN.R-project.org/package=multcompView.

Greenleaf, Sarah S., Neal M. Williams, Rachael Winfree et Claire Kremen (2007). "Bee foraging ranges and their relationship to body size". In : *Oecologia* 153.3, p. 589-596. doi : 10.1007/s00442-007-0752-9.

Griffin, Sean R., Bethanne Bruninga-Socolar et Jason Gibbs (2021). "Bee communities in restored prairies are structured by landscape and management, not local floral resources". In : *Basic and Applied Ecology* 50, p. 144-154. doi : 10.1016/j.baae.2020.12.004.

Griffin, Sean R., Bethanne Bruninga-Socolar, Morgan A. Kerr, Jason Gibbs et Rachael Winfree (2017). "Wild bee community change over a 26-year chronosequence of restored tallgrass prairie : Bee communities of restored tallgrass prairie". In : *Restoration Ecology* 25.4, p. 650-660. doi : 10.1111/rec.12481.

Gámez-Virués, Sagrario et al. (2015). "Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization". In : *Nature Communications* 6.1, p. 8568. doi : 10.1038/ncomms9568.

Gérard, Maxence, Maryse Vanderplanck, Markus Franzen, Michael Kuhlmann, Simon G. Potts, Pierre Rasmont, Oliver Schweiger et Denis Michez (2018). "Patterns of size variation in bees at a continental scale : does Bergmann's rule apply ?" In : *Oikos* 127.8, p. 1095-1103. doi : 10.1111/oik.05260.

Güler, Behlül et al. (2016). "How plot shape and spatial arrangement affect plant species richness counts : implications for sampling design and rarefaction analyses". In : *Journal of Vegetation Science* 27.4, p. 692-703. doi : 10.1111/jvs.12411.

Haddad, Nick M., Gregory M. Crutsinger, Kevin Gross, John Haarstad et David Tilman (2011). "Plant diversity and the stability of foodwebs : Plant diversity and foodweb stability". In : *Ecology Letters* 14.1, p. 42-46. doi : 10.1111/j.1461-0248.2010.01548.x.

Hall, Mark A., Dale G. Nimmo, Saul A. Cunningham, Kenneth Walker et Andrew F. Bennett (2019). "The response of wild bees to tree cover and rural land use is mediated by species' traits". In : *Biological Conservation* 231, p. 1-12. doi : 10.1016/j.biocon.2018.12.032.

Hannon, Laura E. et Thomas D. Sisk (2009). "Hedgerows in an agri-natural landscape : Potential habitat value for native bees". In : *Biological Conservation* 142.10, p. 2140-2154. doi : 10.1016/j.biocon.2009.04.014.

Happe, Anne-Kathrin, Friederike Riesch, Verena Rösch, Róbert Gallé, Teja Tscharntke et Péter Batáry (2018). "Small-scale agricultural landscapes and organic management support wild bee communities of cereal field boundaries". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 254, p. 92-98. doi : 10.1016/j.agee.2017.11.019.

Harris, Larry D. (1988). "Edge Effects and Conservation of Biotic Diversity". In : *Conservation Biology* 2.4, p. 330-332. doi : 10.1111/j.1523-1739.1988.tb00196.x.

Hartig, Florian (2021). *DHARMa : Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.3.* url : https://CRAN.R-project.org/package=DHARMa.

Hass, Annika L et al. (2018). "Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, p. 10.

Hatfield, Richard G. et Gretchen LeBuhn (2007). "Patch and landscape factors shape community assemblage of bumble bees, Bombus spp. (Hymenoptera : Apidae), in montane meadows". In : *Biological Conservation* 139.1-2, p. 150-158. doi : 10.1016/j.biocon.2007.06.019.

Hazard, Laurent, Claude Monteil, Michel Duru, Laurent Bedoussac, Eric Justes et Jean-Pierre Theau (2016). *Agroécologie : Définition. Dictionnaire d'Agroecologie*. url : https://dicoagroecologie.fr/encyclopedie/agroecologie/.

Hemberger, Jeremy, Agathe Frappa, Grant Witynski et Claudio Gratton (2020). "Saved by the pulse ? Separating the effects of total and temporal food abundance on the growth and reproduction of bumble bee microcolonies". In : *Basic and Applied Ecology* 45, p. 1-11. doi : 10.1016/j.baae.2020.04.004.

Henry, Mickael, Jean-Francois Odoux, Cédric Alaux, Pierrick Aupinel, Vincent Bretagnolle, Garance Di Pasquale, Fabrice Requier, Orianne Rollin et Axel Decourtye (2016). "Alimentation des abeilles domestiques et sauvages en système de grandes cultures". In : doi : 10.15454/1.513585974246653e12.

Hoehn, Patrick, Teja Tscharntke, Jason M Tylianakis et Ingolf Steffan-Dewenter (2008). "Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 275.1648, p. 2283-2291. doi : 10.1098/rspb.2008.0405.

Holland, John M., Jacob C. Douma, Liam Crowley, Laura James, Laura Kor, David R.W. Stevenson et Barbara M. Smith (2017). "Semi-natural habitats support biological control, pollination and soil conservation in Europe. A review". In : *Agronomy for Sustainable Development* 37.4, p. 31. doi : 10.1007/s13593-017-0434-x.

Holzschuh, Andrea, Carsten F. Dormann, Teja Tscharntke et Ingolf Steffan-Dewenter (2011). "Expansion of mass-flowering crops leads to transient pollinator dilution and reduced wild

plant pollination". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 278.1723, p. 3444-3451. doi : 10.1098/rspb.2011.0268.

Holzschuh, Andrea, Carsten F. Dormann, Teja Tscharntke et Ingolf Steffan-Dewenter (2013). "Mass-flowering crops enhance wild bee abundance". In : *Oecologia* 172.2, p. 477-484. doi : 10.1007/s00442-012-2515-5.

Holzschuh, Andrea, Ingolf Steffan-Dewenter, David Kleijn et Teja Tscharntke (2006). "Diversity of flower-visiting bees in cereal fields : effects of farming system, landscape composition and regional context : Pollinator diversity in organic farming". In : *Journal of Applied Ecology* 44.1, p. 41-49. doi : 10.1111/j.1365-2664.2006.01259.x.

Holzschuh, Andrea, Ingolf Steffan-Dewenter et Teja Tscharntke (2008). "Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity". In : *Oikos* 117.3, p. 354-361. doi : 10.1111/j.2007.0030-1299.16303.x.

– (2009). "Grass strip corridors in agricultural landscapes enhance nest-site colonization by solitary wasps". In : *Ecological Applications* 19.1, p. 123-132. doi : 10.1890/08-0384.1.

– (2010). "How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids ?" In : *Journal of Animal Ecology* 79.2, p. 491-500. doi : 10.1111/j.1365-2656.2009.01642.x.

Hopfenmüller, Sebastian, Ingolf Steffan-Dewenter et Andrea Holzschuh (2014). "Trait-Specific Responses of Wild Bee Communities to Landscape Composition, Configuration and Local Factors". In : *PLoS ONE* 9.8, e104439. doi : 10.1371/journal.pone.0104439.

Horn, Juliane, Matthias A Becher, Karin Johst, Peter J Kennedy, Juliet L Osborne, Viktoriia Radchuk et Volker Grimm (2020). "Honey bee colony performance affected by crop diversity and farmland structure : a modeling framework". In : *Ecological Applications* 0.0, p. 22. doi : 10.1002/eap.2216.

Hossard, Laure, Laurence Guichard, Céline Pelosi et David Makowski (2017). "Lack of evidence for a decrease in synthetic pesticide use on the main arable crops in France". In : *Science of The Total Environment* 575, p. 152-161. doi : 10.1016/j.scitotenv.2016.10.008.

Hsieh, T. C., K. H. Ma et Anne Chao (2016). "iNEXT : an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity." In : *Methods in Ecology and Evolution* 7.12, p. 1451-1456. doi : 10.1111/2041-210x.12613.

Hudewenz, Anika, Alexandra-Maria Klein, Christoph Scherber, Lea Stanke, Teja Tscharntke, Anja Vogel, Alexandra Weigelt, Wolfgang W. Weisser et Anne Ebeling (2012). "Herbivore and pollinator responses to grassland management intensity along experimental changes in plant species richness". In : *Biological Conservation* 150.1, p. 42-52. doi : 10.1016/j.biocon.2012.02.024.

Isbell, Forest, Peter B Reich, David Tilman, Sarah E Hobbie, Stephen Polasky et Seth Binder (2013). "Nutrient enrichment, biodiversity loss, and consequent declines in ecosystem productivity". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110.29, p. 11911-11916. doi : 10.1073/pnas.1310880110.

Ives, Anthony R. et Stephen R. Carpenter (2007). "Stability and Diversity of Ecosystems". In : *Science* 317.5834, p. 58-62. doi : 10.1126/science.1133258.

Jachuła, Jacek, Bożena Denisow et Małgorzata Wrzesień (2021). "Habitat heterogeneity helps to mitigate pollinator nectar sugar deficit and discontinuity in an agricultural landscape". In : *Science of The Total Environment* 782, p. 146909. doi : 10.1016/j.scitotenv.2021.146909.

Jackson, Stephen T. et Dov F. Sax (2010). "Balancing biodiversity in a changing environment : extinction debt, immigration credit and species turnover". In : *Trends in Ecology & Evolution* 25.3, p. 153-160. doi : 10.1016/j.tree.2009.10.001.

Jacobs, Jrgen (1974). "Quantitative measurement of food selection : A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index". In : *Oecologia* 14.4, p. 413-417. doi : 10.1007/bf00384581.

Jauker, Birgit, Jochen Krauss, Frank Jauker et Ingolf Steffan-Dewenter (2013). "Linking life history traits to pollinator loss in fragmented calcareous grasslands". In : *Landscape Ecology* 28.1, p. 107-120. doi : 10.1007/s10980-012-9820-6.

Jeanneret, Ph., S. Aviron, A. Alignier, C. Lavigne, J. Helfenstein, F. Herzog, S. Kay et S. Petit (2021a). "Agroecology landscapes". In : *Landscape Ecology* 36.8, p. 2235-2257. doi : 10.1007/s10980-021-01248-0.

Jeanneret, Philippe et al. (2021b). "An increase in food production in Europe could dramatically affect farmland biodiversity". In : *Communications Earth & Environment* 2, p. 9. doi : 10.1038/s43247-021-00256-x.

Johnson, Christopher N., Andrew Balmford, Barry W. Brook, Jessie C. Buettel, Mauro Galetti, Lei Guangchun et Janet M. Wilmshurst (2017). "Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene". In : *Science* 356.6335, p. 270-275. doi : 10.1126/science.aam9317.

Johnson, Jerald B. et Kristian S. Omland (2004). "Model selection in ecology and evolution". In : *Trends in Ecology & Evolution* 19.2, p. 101-108. doi : 10.1016/j.tree.2003.10.013.

Julve, Philippe (1998). *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France*. url : http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm (visité le 15/01/2021).

Karp, Daniel S. et al. (2018). "Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115.33, E7863-e7870. doi : 10.1073/pnas.1800042115.

Kassambara, Alboukadel et Fabian Mundt (2020). *factoextra : Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses*.

Kattge, Jens, Gerhard Bönisch, Sandra Díaz, Sandra Lavorel, Iain Colin Prentice, Paul Leadley, Susanne Tautenhahn, Gijsbert DA Werner, Tuomas Aakala, Mehdi Abedi et al. (2020). "TRY plant trait database–enhanced coverage and open access". In : *Global change biology* 26.1, p. 119-188.

Khalifa, Shaden A. M. et al. (2021). "Overview of Bee Pollination and Its Economic Value for Crop Production". In : *Insects* 12.8, p. 688. doi : 10.3390/insects12080688.

Klatt, Björn K., Andrea Holzschuh, Catrin Westphal, Yann Clough, Inga Smit, Elke Pawelzik et Teja Tscharntke (2014). "Bee pollination improves crop quality, shelf life and commercial value". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 281.1775. doi : 10.1098/rspb.2013.2440.

Klaus, Felix, Teja Tscharntke, Johannes Uhler et Ingo Grass (2021). "Calcareous grassland fragments as sources of bee pollinators for the surrounding agricultural landscape". In : *Global Ecology and Conservation* 26, e01474. doi : 10.1016/j.gecco.2021.e01474.

Kleijn, David et al. (2015). "Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation". In : *Nature Communications*, p. 9.

Klein, Alexandra-Maria, Claire Brittain, Stephen D. Hendrix, Robbin Thorp, Neal Williams et Claire Kremen (2012). "Wild pollination services to California almond rely on semi-natural habitat : Wild pollination services to California almond". In : *Journal of Applied Ecology*, no-no. doi : 10.1111/j.1365-2664.2012.02144.x.

Klein, Alexandra-Maria, Bernard E Vaissiere, James H Cane, Ingolf Steffan-Dewenter, Saul A Cunningham, Claire Kremen et Teja Tscharntke (2007). "Importance of pollinators in changing landscapes for world crops". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 274.1608, p. 303-313. doi : 10.1098/rspb.2006.3721.

Klein, Alexandra–Maria, Ingolf Steffan–Dewenter et Teja Tscharntke (2003). "Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees". In : *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences* 270.1518, p. 955-961. doi : 10.1098/rspb.2002.2306.

Kleyer, Michael, Stéphane Dray, Francescode Bello, Jan Lepš, Robin J. Pakeman, Barbara Strauss, Wilfried Thuiller et Sandra Lavorel (2012). "Assessing species and community functional responses to environmental gradients : which multivariate methods ?" In : *Journal of Vegetation Science* 23.5, p. 805-821. doi : 10.1111/j.1654-1103.2012.01402.x.

Klimek, Sebastian, Anne Richter gen. Kemmermann, Martina Hofmann et Johannes Isselstein (2007). "Plant species richness and composition in managed grasslands : The relative importance of field management and environmental factors". In : *Biological Conservation* 134.4, p. 559-570. doi : 10.1016/j.biocon.2006.09.007.

Klotz, Stefan, Ingolf Kühn, Walter Durka et Gottfried Briemle (2002). *BIOLFLOR : Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland*. T. 38. Bundesamt für Naturschutz Bonn.

Kovács-Hostyánszki, Anikó, Péter Batáry et András Báldi (2011). "Local and landscape effects on bee communities of Hungarian winter cereal fields". In : *Agricultural and Forest Entomology* 13.1, p. 59-66. doi : 10.1111/j.1461-9563.2010.00498.x.

Kratschmer, Sophie, Monika Kriechbaum et Bärbel Pachinger (2018). "Buzzing on top : Linking wild bee diversity, abundance and traits with green roof qualities". In : *Urban Ecosystems* 21.3, p. 429-446. doi : 10.1007/s11252-017-0726-6.

Kratschmer, Sophie et al. (2018). "Tillage intensity or landscape features : What matters most for wild bee diversity in vineyards ?" In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 266, p. 142-152. doi : 10.1016/j.agee.2018.07.018.

Kratschmer, Sophie et al. (2019). "Response of wild bee diversity, abundance, and functional traits to vineyard inter-row management intensity and landscape diversity across Europe". In : *Ecology and Evolution* 9.7, p. 4103-4115. doi : 10.1002/ece3.5039.

Kremen, Claire et Leithen K. M'Gonigle (2015). "EDITOR'S CHOICE : Small-scale restoration in intensive agricultural landscapes supports more specialized and less mobile pollinator species". In : *Journal of Applied Ecology* 52.3, p. 602-610. doi : 10.1111/1365-2664.12418.

Kremen, Claire, Leithen K. M'Gonigle et Lauren C. Ponisio (2018). "Pollinator Community Assembly Tracks Changes in Floral Resources as Restored Hedgerows Mature in Agricultural Landscapes". In : *Frontiers in Ecology and Evolution* 6, p. 170. doi : 10.3389/fevo.2018.00170.

Kremen, Claire et al. (2007). "Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms : a conceptual framework for the effects of land-use change". In : *Ecology Letters* 10.4, p. 299-314. doi : 10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x.

Krewenka, Kristin M., Andrea Holzschuh, Teja Tscharntke et Carsten F. Dormann (2011). "Landscape elements as potential barriers and corridors for bees, wasps and parasitoids". In : *Biological Conservation* 144.6, p. 1816-1825. doi : 10.1016/j.biocon.2011.03.014.

Kruess, Andreas et Teja Tscharntke (2002). "Grazing Intensity and the Diversity of Grasshoppers, Butterflies, and Trap-Nesting Bees and Wasps". In : *Conservation Biology* 16.6, p. 1570-1580. doi : 10.1046/j.1523-1739.2002.01334.x.

Kuznetsova, Alexandra, Per B. Brockhoff et Rune H. B. Christensen (2017). "lmerTest Package : Tests in Linear Mixed Effects Models". In : *Journal of Statistical Software* 82.13, p. 1-26. doi : 10.18637/jss.v082.i13.

Kwaiser, Kyle S. et Stephen D. Hendrix (2008). "Diversity and abundance of bees (Hymenoptera : Apiformes) in native and ruderal grasslands of agriculturally dominated

landscapes". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 124.3-4, p. 200-204. doi : 10.1016/j.agee.2007.09.012.

Laliberté, Etienne et Pierre Legendre (2010). "A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits". In : *Ecology* 91.1, p. 299-305. doi : 10.1890/08-2244.1.

Lane, Ian G., Christina R. Herron-Sweet, Zachary M. Portman et Daniel P. Cariveau (2020). "Floral resource diversity drives bee community diversity in prairie restorations along an agricultural landscape gradient". In : *Journal of Applied Ecology*, p. 1365-2664.13694. doi : 10.1111/1365-2664.13694.

Langellotto, Gail A. et Robert F. Denno (2004). "Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats : a meta-analytical synthesis". In : *Oecologia* 139.1, p. 1-10. doi : 10.1007/s00442-004-1497-3.

Larkin, Michelle et Dara A. Stanley (2021). "Impacts of management at a local and landscape scale on pollinators in semi-natural grasslands". In : *Journal of Applied Ecology*, p. 1365-2664.13990. doi : 10.1111/1365-2664.13990.

Le Féon, Violette (2010). "Insectes pollinisateurs dans les paysages agricoles : approche pluri-échelle du rôle des habitats semi-naturels, des pratiques agricoles et des cultures entomophiles". Thèse de doct.

Le Féon, Violette, Agnès Schermann-Legionnet, Yannick Delettre, Stéphanie Aviron, Regula Billeter, Rob Bugter, Frederik Hendrickx et Françoise Burel (2010). "Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities : A large scale study in four European countries". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 137.1-2, p. 143-150. doi : 10.1016/j.agee.2010.01.015.

Le Provost, Gaëtane, Isabelle Badenhausser, Cyrille Violle, Fabrice Requier, Marie D'Ottavio, Marilyn Roncoroni, Louis Gross et Nicolas Gross (2020). "Grassland-to-crop conversion in agricultural landscapes has lasting impact on the trait diversity of bees". In : *Landscape Ecology*. doi : 10.1007/s10980-020-01141-2.

Le Roux, Xavier, R Barbault, J Baudry, F Burel, B Chauvel, D Couvet, C Deverre, I Doussan, A Farrugia, P Fleury et al. (2009). *Agriculture et biodiversité : valoriser les synergies ; expertise scientifique collective Inra, Juillet 2008*. Ed. Quæ.

Legras, G., N. Loiseau et J.-C. Gaertner (2018). "Functional richness : Overview of indices and underlying concepts". In : *Acta Oecologica* 87, p. 34-44. doi : 10.1016/j.actao.2018.02.007.

Leong, Misha, Lauren C. Ponisio, Claire Kremen, Robbin W. Thorp et George K. Roderick (2016). "Temporal dynamics influenced by global change : bee community phenology in urban, agricultural, and natural landscapes". In : *Global Change Biology* 22.3, p. 1046-1053. doi : 10.1111/gcb.13141.

Loreau, Michel et Andy Hector (2001). "Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments". In : *Nature* 412.6842, p. 72-76. doi : 10.1038/35083573.

Loreau, Michel, Shahid Naeem, Pablo Inchausti, Jan Bengtsson, J Philip Grime, Andrew Hector, DU Hooper, MA Huston, David Raffaelli, Bernhard Schmid et al. (2001). "Biodiversity and Ecosystem Functioning : Current Knowledge and Future Challenges". In : *Science* 294.5543, p. 804-808. doi : 10.1126/science.1064088.

Lukacs, Paul M., Kenneth P. Burnham et David R. Anderson (2010). "Model selection bias and Freedman's paradox". In : *Annals of the Institute of Statistical Mathematics* 62.1, p. 117-125. doi : 10.1007/s10463-009-0234-4.

Lüdecke, Daniel, Mattan Ben-Shachar, Indrajeet Patil, Philip Waggoner et Dominique Makowski (2021). "performance : An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models". In : *Journal of Open Source Software* 6.60, p. 3139. doi : 10.21105/joss.03139.

Lüscher, Gisela et al. (2014). "Responses of plants, earthworms, spiders and bees to geographic location, agricultural management and surrounding landscape in European arable fields". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 186, p. 124-134. doi : 10.1016/j.agee.2014.01.020.

MacArthur, Robert H et Edward O Wilson (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton university press.

MacGregor-Fors, Ian et Mark E. Payton (2013). "Contrasting Diversity Values : Statistical Inferences Based on Overlapping Confidence Intervals". In : *PLoS ONE* 8.2, e56794. doi : 10.1371/journal.pone.0056794.

MacInnis, Gail et Jessica RK Forrest (2019). "Pollination by wild bees yields larger strawberries than pollination by honey bees". In : *Journal of Applied Ecology* 0.ja. doi : 10.1111/1365-2664.13344.

Madeira, Filipe, Teja Tscharntke, Zoltán Elek, Urs G. Kormann, Xavier Pons, Verena Rösch, Ferenc Samu, Christoph Scherber et Péter Batáry (2016). "Spillover of arthropods from cropland to protected calcareous grassland – the neighbouring habitat matters". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 235, p. 127-133. doi : 10.1016/j.agee.2016.10.012.

Mäder, E, M Shepherd, M Vaughan, G LeBuhn et al. (2011). *Attracting native pollinators : protecting North America's bees and butterflies : The Xerces Society Guide*. Storey Pub, North Adams, MA.

Main, Anson R., Elisabeth B. Webb, Keith W. Goyne, Robert Abney et Doreen Mengel (2021). "Impacts of neonicotinoid seed treatments on the wild bee community in agricultural field margins". In : *Science of The Total Environment* 786, p. 147299. doi : 10.1016/j.scitotenv.2021.147299.

Mallinger, Rachel E., Jason Gibbs et Claudio Gratton (2016). "Diverse landscapes have a higher abundance and species richness of spring wild bees by providing complementary floral resources over bees' foraging periods". In : *Landscape Ecology* 31.7, p. 1523-1535. doi : 10.1007/s10980-015-0332-z.

Mallinger, Rachel E. et Claudio Gratton (2015). "Species richness of wild bees, but not the use of managed honeybees, increases fruit set of a pollinator-dependent crop". In : *Journal of Applied Ecology* 52.2, p. 323-330. doi : 10.1111/1365-2664.12377.

Mallinger, Rachel E., Peter Werts et Claudio Gratton (2015). "Pesticide use within a pollinator-dependent crop has negative effects on the abundance and species richness of sweat bees, Lasioglossum spp., and on bumble bee colony growth". In : *Journal of Insect Conservation* 19.5, p. 999-1010. doi : 10.1007/s10841-015-9816-z.

Mandelik, Yael, Rachael Winfree, Thomas Neeson et Claire Kremen (2012). "Complementary habitat use by wild bees in agro-natural landscapes". In : *Ecological Applications* 22.5, p. 1535-1546. doi : 10.1890/11-1299.1.

Markéta, Mayerová, Mikulka Jan et Soukup Josef (2018). "Effects of selective herbicide treatment on weed community in cereal crop rotation". In : *Plant, Soil and Environment* 64.No. 9, p. 413-420. doi : 10.17221/289/2018-pse.

Martin, Emily A. et al. (2019). "The interplay of landscape composition and configuration : new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe". In : *Ecology Letters*, ele.13265. doi : 10.1111/ele.13265.

Mason, Norman W. H., David Mouillot, William G. Lee et J. Bastow Wilson (2005). "Functional richness, functional evenness and functional divergence : the primary components of functional diversity". In : *Oikos* 111.1, p. 112-118. doi : 10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x.

McKechnie, Irene M., Christina J.M. Thomsen et Risa D. Sargent (2017). "Forested field edges support a greater diversity of wild pollinators in lowbush blueberry (Vaccinium

angustifolium)". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 237, p. 154-161. doi : 10.1016/j.agee.2016.12.005.

Meersch, Victor Van der, Olivier Billaud, Magali San Cristobal, Aude Vialatte et Emmanuelle Porcher (2021). "Landscape floral resources provided by rapeseed correlate with next-year reproduction of cavity-nesting pollinators in a national participatory monitoring program". In : *Landscape Ecology*. doi : 10.1007/s10980-021-01353-0.

Memmott, Jane, Nickolas M. Waser et Mary V. Price (2004). "Tolerance of pollination networks to species extinctions". In : *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences* 271.1557, p. 2605-2611. doi : 10.1098/rspb.2004.2909.

Michener, Charles Duncan (2000). *The Bees of the World*. JHU Press. isbn : 978-0-8018-6133-8.

Miljanic, Andriana S., Xingwen Loy, David L. Gruenewald, Emily K. Dobbs, Isabel G. W. Gottlieb, Robert J. Fletcher et Berry J. Brosi (2019). "Bee communities in forestry production landscapes : interactive effects of local-level management and landscape context". In : *Landscape Ecology* 34.5, p. 1015-1032. doi : 10.1007/s10980-018-0651-y.

Mola, John M, Jeremy Hemberger, Jade Kochanski, Leif L Richardson et Ian S Pearse (2021). "The Importance of Forests in Bumble Bee Biology and Conservation". In : *BioScience* 71.12, p. 1234-1248. doi : 10.1093/biosci/biab121.

Montgomery, Ian, Tancredi Caruso et Neil Reid (2020). "Hedgerows as Ecosystems : Service Delivery, Management, and Restoration". In : *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 51.1, p. 81-102. doi : 10.1146/annurev-ecolsys-012120-100346.

Montoya, Daniel, Bart Haegeman, Sabrina Gaba, Claire Mazancourt, Vincent Bretagnolle et Michel Loreau (2019). "Trade-offs in the provisioning and stability of ecosystem services in agroecosystems". In : *Ecological Applications* 29.2. doi : 10.1002/eap.1853.

Montoya, José M., Stuart L. Pimm et Ricard V. Solé (2006). "Ecological networks and their fragility". In : *Nature* 442.7100, p. 259-264. doi : 10.1038/nature04927.

Morandin, Lora A. et Claire Kremen (2013a). "Bee Preference for Native versus Exotic Plants in Restored Agricultural Hedgerows". In : *Restoration Ecology* 21.1, p. 26-32. doi : 10.1111/j.1526-100X.2012.00876.x.

– (2013b). "Hedgerow restoration promotes pollinator populations and exports native bees to adjacent fields". In : *Ecological Applications* 23.4, p. 829-839. doi : 10.1890/12-1051.1.

Morandin, Lora A., Mark L. Winston, Virginia A. Abbott et Michelle T. Franklin (2007). "Can pastureland increase wild bee abundance in agriculturally intense areas ?" In : *Basic and Applied Ecology* 8.2, p. 117-124. doi : 10.1016/j.baae.2006.06.003.

Mouillot, David, Nicholas A.J. Graham, Sébastien Villéger, Norman W.H. Mason et David R. Bellwood (2013). "A functional approach reveals community responses to disturbances". In : *Trends in Ecology & Evolution* 28.3, p. 167-177. doi : 10.1016/j.tree.2012.10.004.

Nash, John C. et Ravi Varadhan (2011). "Unifying Optimization Algorithms to Aid Software System Users : optimx for R". In : *Journal of Statistical Software* 43.9. doi : 10.18637/jss.v043.i09.

Naveh, Zev et Arthur S. Lieberman (1994). *Landscape Ecology*. New York, NY : Springer New York. isbn : 978-0-387-94059-5 978-1-4757-2331-1. doi : 10.1007/978-1-4757-2331-1.

Nery, Laura Silva, Juliana Toshie Takata, Bruna Bertagni De Camargo, Aryane Moreno Chaves, Patrícia Alves Ferreira et Danilo Boscolo (2018). "Bee diversity responses to forest and open areas in heterogeneous Atlantic Forest". In : *Sociobiology* 65.4, p. 686. doi : 10.13102/sociobiology.v65i4.3472.

Neumüller, Ulrich, Hannah Burger, Sabrina Krausch, Nico Blüthgen et Manfred Ayasse (2020). "Interactions of local habitat type, landscape composition and flower availability moderate wild bee communities". In : *Landscape Ecology* 35.10, p. 2209-2224. doi : 10.1007/s10980-020-01096-4.

Nicholson, Charlie C, Jen J.-M. Hayes, Samantha Connolly et Taylor H Ricketts (2021). "Corridors through time : Does resource continuity impact pollinator communities, populations, and individuals ?" In : *Ecological Applications* 31.3. doi : 10.1002/eap.2260.

Nicholson, Charlie C., Insu Koh, Leif L. Richardson, Anna Beauchemin et Taylor H. Ricketts (2017). "Farm and landscape factors interact to affect the supply of pollination services". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 250, p. 113-122. doi : 10.1016/j.agee.2017.08.030.

Nieto, Ana, Stuart PM Roberts, James Kemp, Pierre Rasmont, Michael Kuhlmann, M García Criado, Jacobus C Biesmeijer, Petr Bogusch, Holger H Dathe, P De la Rúa et al. (2017). "European red list of bees". In.

Nitsch, J. P. (1950). "Growth and morphogenesis of the strawberry as related to auxin". In : *American Journal of Botany* 37.3, p. 211-215. doi : 10.1002/j.1537-2197.1950.tb12183.x.

Nock, Charles A, Richard J Vogt et Beatrix E Beisner (2016). "Functional Traits". In : *eLS*. Chichester, UK : John Wiley & Sons, Ltd, p. 1-8. isbn : 978-0-470-01590-2 978-0-470-01617-6. doi : 10.1002/9780470015902.a0026282.

Observatoire des abeilles (2020). *Observatoire des abeilles. Liste des clés de détermination pour identification des espèces d'abeilles de France et Belgique*. url : https://oabeilles.net/bibliographie/cles-de-determination.

Ockinger, Erik et Henrik G. Smith (2007). "Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes : Population sources for pollinators". In : *Journal of Applied Ecology* 44.1, p. 50-59. doi : 10.1111/j.1365-2664.2006.01250.x.

Ogilvie, Jane E et Jessica RK Forrest (2017). "Interactions between bee foraging and floral resource phenology shape bee populations and communities". In : *Current Opinion in Insect Science* 21, p. 75-82. doi : 10.1016/j.cois.2017.05.015.

Ouin, Annie, Alain Cabanettes, Emilie Andrieu, Marc Deconchat, Anthony Roume, Martin Vigan et Laurent Larrieu (2015). "Comparison of tree microhabitat abundance and diversity in the edges and interior of small temperate woodlands". In : *Forest Ecology and Management* 340, p. 31-39. doi : 10.1016/j.foreco.2014.12.009.

Ouin, Annie, Jean-Pierre Sarthou, Bernard Bouyjou, Marc Deconchat, Jean-Paul Lacombe et Claude Monteil (2006). "The species-area relationship in the hoverfly (Diptera, Syrphidae) communities of forest fragments in southern France". In : *Ecography* 29.2, p. 183-190. doi : 10.1111/j.2006.0906-7590.04135.x.

Ouin, Annie et al. (2022). "Building a shared vision of the future for multifunctional agricultural landscapes. Lessons from a long term socio-ecological research site in south-western France". In : *Advances in Ecological Research*. T. 65. Elsevier, p. 57-106. isbn : 978-0-323-91503-8. doi : 10.1016/bs.aecr.2021.05.001.

Park, Mia G., E. J. Blitzer, Jason Gibbs, John E. Losey et Bryan N. Danforth (2015). "Negative effects of pesticides on wild bee communities can be buffered by landscape context". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 282.1809, p. 20150299. doi : 10.1098/rspb.2015.0299.

Pasher, Jon, Scott W. Mitchell, Douglas J. King, Lenore Fahrig, Adam C. Smith et Kathryn E. Lindsay (2013). "Optimizing landscape selection for estimating relative effects of landscape variables on ecological responses". In : *Landscape Ecology* 28.3, p. 371-383. doi : 10.1007/s10980-013-9852-6.

Pereira, Henrique Miguel, Laetitia Marie Navarro et Inês Santos Martins (2012). "Global Biodiversity Change : The Bad, the Good, and the Unknown". In : *Annual Review of Environment and Resources* 37.1, p. 25-50. doi : 10.1146/annurev-environ-042911-093511.

Persson, Anna S. et Henrik G. Smith (2013). "Seasonal persistence of bumblebee populations is affected by landscape context". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 165, p. 201-209. doi : 10.1016/j.agee.2012.12.008.

Petchey, Owen L. et Kevin J. Gaston (2006). "Functional diversity : back to basics and looking forward". In : *Ecology Letters* 9.6, p. 741-758. doi : 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x.

Peterson, Brian et Peter Carl (2020). *PerformanceAnalytics : Econometric Tools for Performance and Risk Analysis. R package version 2.0.4*.

Pfeiffer, Vera, Janet Silbernagel, Christelle Guédot et Juan Zalapa (2019). "Woodland and floral richness boost bumble bee density in cranberry resource pulse landscapes". In : *Landscape Ecology* 34.5, p. 979-996. doi : 10.1007/s10980-019-00810-1.

Plan national d'action (2021). *Plan national en faveur des insectes pollinisateurs et de la pollinisation 2021-2026. Ministère de la Transition Ecologique & Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation*.

Pohlert, Thorsten (2021). *PMCMRplus : Calculate Pairwise Multiple Comparisons of Mean Rank Sums Extended*. R package version 1.9.3. url : https://CRAN.R-project.org/package=PMCMRplus.

Pollard, Ernest (1977). "A method for assessing changes in the abundance of butterflies". In : *Biological Conservation* 12.2, p. 115-134. doi : 10.1016/0006-3207(77)90065-9.

Potts, S. G., B. A. Woodcock, S. P. M. Roberts, T. Tscheulin, E. S. Pilgrim, V. K. Brown et J. R. Tallowin (2009). "Enhancing pollinator biodiversity in intensive grasslands". In : *Journal of Applied Ecology* 46.2, p. 369-379. doi : 10.1111/j.1365-2664.2009.01609.x.

Potts, Simon G., Jacobus C. Biesmeijer, Claire Kremen, Peter Neumann, Oliver Schweiger et William E. Kunin (2010a). "Global pollinator declines : trends, impacts and drivers". In : *Trends in Ecology & Evolution* 25.6, p. 345-353. doi : 10.1016/j.tree.2010.01.007.

Potts, Simon G, Stuart P M Roberts, Robin Dean, Gay Marris, Mike A Brown, Richard Jones, Peter Neumann et Josef Settele (2010b). "Declines of managed honey bees and beekeepers in Europe". In : *Journal of Apicultural Research* 49.1, p. 15-22. doi : 10.3896/ibra.1.49.1.02.

Potts, Simon G., Betsy Vulliamy, Amots Dafni, Gidi Ne'eman et Pat Willmer (2003). "Linking bees and flowers : how do floral communities structure pollinator communities ?" In : *Ecology* 84.10, p. 2628-2642. doi : 10.1890/02-0136.

Potts, Simon G., Betsy Vulliamy, Stuart Roberts, Chris O'Toole, Amots Dafni, Gidi Ne'eman et Pat Willmer (2005). "Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape". In : *Ecological Entomology* 30.1, p. 78-85. doi : 10.1111/j.0307-6946.2005.00662.x.

Potts, Simon et Pat Willmer (1997). "Abiotic and biotic factors influencing nest-site selection by *Halictus rubicundus* , a ground-nesting halictine bee". In : *Ecological Entomology* 22.3, p. 319-328. doi : 10.1046/j.1365-2311.1997.00071.x.

Prendergast, Kit S., Myles H. M. Menz, Kingsley W. Dixon et Philip W. Bateman (2020). "The relative performance of sampling methods for native bees : an empirical test and review of the literature". In : *Ecosphere* 11.5. doi : 10.1002/ecs2.3076.

Proesmans, Willem, Dries Bonte, Guy Smagghe, Ivan Meeus et Kris Verheyen (2019a). "Importance of forest fragments as pollinator habitat varies with season and guild". In : *Basic and Applied Ecology* 34, p. 95-107. doi : 10.1016/j.baae.2018.08.004.

Proesmans, Willem et al. (2019b). "Small forest patches as pollinator habitat : oases in an agricultural desert ?" In : *Landscape Ecology*. doi : 10.1007/s10980-019-00782-2.

Puech, Camille, Jacques Baudry, Alexandre Joannon, Sylvain Poggi et Stéphanie Aviron (2014). "Organic vs. conventional farming dichotomy : Does it make sense for natural

enemies ?" In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 194, p. 48-57. doi : 10.1016/j.agee.2014.05.002.

Purvis, Andy et Andy Hector (2000). "Getting the measure of biodiversity". In : *Nature* 405.6783, p. 212-219. doi : 10.1038/35012221.

R Core Team (2020). *R : A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria : R Foundation for Statistical Computing.

– (2021). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.

Raderschall, Chloé A., Riccardo Bommarco, Sandra A.M. Lindström et Ola Lundin (2021). "Landscape crop diversity and semi-natural habitat affect crop pollinators, pollination benefit and yield". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 306, p. 107189. doi : 10.1016/j.agee.2020.107189.

Ragué, Maxime (2021). "Dynamiques spatiale et temporelle des paysages agricoles : conséquences sur les interactions plantes-pollinisateurs et la pollinisation". Thèse de doct.

Rand, Tatyana A., Jason M. Tylianakis et Teja Tscharntke (2006). "Spillover edge effects : the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats". In : *Ecology Letters* 9.5, p. 603-614. doi : 10.1111/j.1461-0248.2006.00911.x.

Rasmont, Pierre (1995). *Hymenoptera Apoidea Gallica : liste taxonomique des abeilles de France, de Belgique, de Suisse et du Grand-Duché de Luxembourg*. na.

Reilly, J. R. et al. (2020). "Crop production in the USA is frequently limited by a lack of pollinators". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 287.1931, p. 20200922. doi : 10.1098/rspb.2020.0922.

Requier, Fabrice, Kim K. Jowanowitsch, Katharina Kallnik et Ingolf Steffan-Dewenter (2020). "Limitation of complementary resources affects colony growth, foraging behavior, and reproduction in bumble bees". In : *Ecology* 101.3. doi : 10.1002/ecy.2946.

Requier, Fabrice et Violette Le Féon (2016). "Abeilles et agriculture". In : *Revue OpenField.net* 7, 12-p.

Requier, Fabrice et Sara D. Leonhardt (2020). "Beyond flowers : including non-floral resources in bee conservation schemes". In : *Journal of Insect Conservation* 24.1, p. 5-16. doi : 10.1007/s10841-019-00206-1.

Requier, Fabrice, Jean-François Odoux, Mickaël Henry et Vincent Bretagnolle (2017). "The carry-over effects of pollen shortage decrease the survival of honeybee colonies in farmlands". In : *Journal of Applied Ecology* 54.4, p. 1161-1170. doi : 10.1111/1365-2664.12836.

Requier, Fabrice, Jean-François Odoux, Thierry Tamic, Nathalie Moreau, Mickaël Henry, Axel Decourtye et Vincent Bretagnolle (2015). "Honey bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds". In : *Ecological Applications* 25.4, p. 881-890. doi : 10.1890/14-1011.1.

Ricci, B et al. (2019). "Local pesticide use intensity conditions landscape effects on biological pest control". In : p. 10.

Ricketts, Taylor H., Keri B. Watson, Insu Koh, Alicia M. Ellis, Charles C. Nicholson, Stephen Posner, Leif L. Richardson et Laura J. Sonter (2016). "Disaggregating the evidence linking biodiversity and ecosystem services". In : *Nature Communications* 7.1. doi : 10.1038/ncomms13106.

Riedinger, Verena, Oliver Mitesser, Thomas Hovestadt, Ingolf Steffan-Dewenter et Andrea Holzschuh (2015). "Annual dynamics of wild bee densities : attractiveness and productivity effects of oilseed rape". In : *Ecology* 96.5, p. 1351-1360. doi : 10.1890/14-1124.1.

Rivers-Moore, Justine, Emilie Andrieu, Aude Vialatte et Annie Ouin (2020). "Wooded Semi-Natural Habitats Complement Permanent Grasslands in Supporting Wild Bee Diversity in Agricultural Landscapes". In : *Insects* 11.11, p. 812. doi : 10.3390/insects11110812.

Robinson, Robert A. et William J. Sutherland (2002). "Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain". In : *Journal of Applied Ecology* 39.1, p. 157-176. doi : 10.1046/j.1365-2664.2002.00695.x.

Rollin, Orianne, Giovanni Benelli, Stefano Benvenuti, Axel Decourtye, Steve D. Wratten, Angelo Canale et Nicolas Desneux (2016). "Weed-insect pollinator networks as bio-indicators of ecological sustainability in agriculture. A review". In : *Agronomy for Sustainable Development* 36.1, p. 8. doi : 10.1007/s13593-015-0342-x.

Rollin, Orianne, Vincent Bretagnolle, Axel Decourtye, Jean Aptel, Nadia Michel, Bernard E. Vaissière et Mickaël Henry (2013). "Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 179, p. 78-86. doi : 10.1016/j.agee.2013.07.007.

Rollin, Orianne, Vincent Bretagnolle, Laura Fortel, Laurent Guilbaud et Mickaël Henry (2015). "Habitat, spatial and temporal drivers of diversity patterns in a wild bee assemblage". In : *Biodiversity and Conservation* 24.5, p. 1195-1214. doi : 10.1007/s10531-014-0852-x.

Rollin, Orianne, Néstor Pérez-Méndez, Vincent Bretagnolle et Mickaël Henry (2019). "Preserving habitat quality at local and landscape scales increases wild bee diversity in intensive farming systems". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 275, p. 73-80. doi : 10.1016/j.agee.2019.01.012.

Rortais, Agns, Grard Arnold, Marie-Pierre Halm et Frdrique Touffet-Briens (2005). "Modes of honeybees exposure to systemic insecticides : estimated amounts of contaminated pollen and nectar consumed by different categories of bees". In : *Apidologie* 36.1, p. 71-83. doi : 10.1051/apido:2004071.

Roschewitz, Indra, Doreen Gabriel, Teja Tscharntke et Carsten Thies (2005). "The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming : Landscape complexity and weed species diversity". In : *Journal of Applied Ecology* 42.5, p. 873-882. doi : 10.1111/j.1365-2664.2005.01072.x.

Rosenfeld, Jordan S. (2002). "Functional redundancy in ecology and conservation". In : *Oikos* 98.1, p. 156-162. doi : 10.1034/j.1600-0706.2002.980116.x.

Roulston, T'ai H. et Karen Goodell (2011). "The Role of Resources and Risks in Regulating Wild Bee Populations". In : *Annual Review of Entomology* 56.1, p. 293-312. doi : 10.1146/annurev-ento-120709-144802.

Rundlöf, Maj, Helena Nilsson et Henrik G. Smith (2008). "Interacting effects of farming practice and landscape context on bumble bees". In : *Biological Conservation* 141.2, p. 417-426. doi : 10.1016/j.biocon.2007.10.011.

Rundlöf, Maj, Anna S. Persson, Henrik G. Smith et Riccardo Bommarco (2014). "Late-season mass-flowering red clover increases bumble bee queen and male densities". In : *Biological Conservation* 172, p. 138-145. doi : 10.1016/j.biocon.2014.02.027.

Rundlöf, Maj et al. (2015). "Seed coating with a neonicotinoid insecticide negatively affects wild bees". In : *Nature* 521.7550, p. 77-80. doi : 10.1038/nature14420.

Rusch, Adrien, Muriel Valantin-Morison, Jean-Pierre Sarthou et Jean Roger-Estrade (2011). "Multi-scale effects of landscape complexity and crop management on pollen beetle parasitism rate". In : *Landscape Ecology* 26.4, p. 473-486. doi : 10.1007/s10980-011-9573-7.

Sakia, Remi M (1992). "The Box-Cox Transformation Technique : A Review". In : *The Statistician* 41.2, p. 169. doi : 10.2307/2348250.

Saporta, Gilbert et Ndye Niang (2009). "Principal Component Analysis : Application to Statistical Process Control". In : *Data Analysis*. London, UK : Iste, p. 1-23. isbn : 978-0-470-61177-7 978-1-84821-098-1. doi : 10.1002/9780470611777.ch1.

Sardiñas, Hillary S. et Claire Kremen (2014). "Evaluating nesting microhabitat for ground-nesting bees using emergence traps". In : *Basic and Applied Ecology* 15.2, p. 161-168. doi : 10.1016/j.baae.2014.02.004.

Sarthou, Jean-Pierre (2016). *Infrastructure agroécologique : Définition. Dictionnaire d'Agroecologie*. url : https://dicoagroecologie.fr/encyclopedie/infrastructure-agroecologique-2/.

Sarthou, Jean-Pierre, Annie Ouin, Florent Arrignon, Gael Barreau et Bernard Bouyjou (2005). "Landscape parameters explain the distribution and abundance of Episyrphus balteatus (Diptera : Syrphidae)". In : *European Journal of Entomology* 102.3, p. 539-545. doi : 10.14411/eje.2005.077.

Schellhorn, Nancy A, Vesna Gagic et Riccardo Bommarco (2015). "Time will tell : resource continuity bolsters ecosystem services". In : *Trends in Ecology & Evolution* 30.9, p. 524-530. doi : 10.1016/j.tree.2015.06.007.

Scheper, Jeroen, Menno Reemer, Ruud van Kats, Wim A. Ozinga, Giel T. J. van der Linden, Joop H. J. Schaminée, Henk Siepel et David Kleijn (2014). "Museum specimens reveal loss of pollen host plants as key factor driving wild bee decline in The Netherlands". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111.49, p. 17552-17557. doi : 10.1073/pnas.1412973111.

Shackelford, Gorm, Peter R. Steward, Tim G. Benton, William E. Kunin, Simon G. Potts, Jacobus C. Biesmeijer et Steven M. Sait (2013). "Comparison of pollinators and natural enemies : a meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops : Comparison of pollinators and natural enemies". In : *Biological Reviews* 88.4, p. 1002-1021. doi : 10.1111/brv.12040.

Shuler, Rachel E, T'Ai H Roulston et Grace E Farris (2005). "Farming Practices Influence Wild Pollinator Populations on Squash and Pumpkin". In : p. 7. doi : 10.1603/0022-0493-98.3.790.

Sidemo-Holm, William, Romain Carrié, Johan Ekroos, Sandra A. M. Lindström et Henrik G. Smith (2021). "Reduced crop density increases floral resources to pollinators without affecting crop yield in organic and conventional fields". In : *Journal of Applied Ecology*, p. 1365-2664.13887. doi : 10.1111/1365-2664.13887.

Sirami, Clélia, Jean-Pierre Theau et Julie Ryschawy (2016). *Services écosystémiques dans les agroécosystèmes : Définition. Dictionnaire d'Agroecologie*. url : https://dicoagroecologie.fr/encyclopedie/services-ecosystemiques-dans-les-agroecosystemes/.

Sirami, Clélia et al. (2019). "Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences*, p. 201906419. doi : 10.1073/pnas.1906419116.

Siviter, Harry, Sarah K. Richman et Felicity Muth (2021). "Field-realistic neonicotinoid exposure has sub-lethal effects on non- *Apis* bees : A meta-analysis". In : *Ecology Letters*, ele.13873. doi : 10.1111/ele.13873.

Socolar, Jacob B., James J. Gilroy, William E. Kunin et David P. Edwards (2016). "How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation ?" In : *Trends in Ecology & Evolution* 31.1, p. 67-80. doi : 10.1016/j.tree.2015.11.005.

Sourdril, Anne, Emilie Andrieu, Alain Cabanettes, Bernard Elyakime et Sylvie Ladet (2012). "How to Maintain Domesticity of Usages in Small Rural Forests ? Lessons from Forest Management Continuity through a French Case Study". In : *Ecology and Society* 17.2, art6. doi : 10.5751/es-04746-170206.

Stangler, Eva S., Paul E. Hanson et Ingolf Steffan-Dewenter (2015). "Interactive effects of habitat fragmentation and microclimate on trap-nesting Hymenoptera and their trophic interactions in small secondary rainforest remnants". In : *Biodiversity and Conservation* 24.3, p. 563-577. doi : 10.1007/s10531-014-0836-x.

Steffan-Dewenter, Ingolf, Ute Münzenberg, Christof Bürger, Carsten Thies et Teja Tscharntke (2002). "Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds". In :

Ecology 83.5, p. 1421-1432. doi : 10.1890/0012-9658(2002)083[1421:sdeolc]2.0.co;2.

Steffan-Dewenter, Ingolf, Ute Münzenberg et Teja Tscharntke (2001). "Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale". In : *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences* 268.1477, p. 1685-1690. doi : 10.1098/rspb.2001.1737.

Steffan-Dewenter, Ingolf et Teja Tscharntke (1999). "Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set". In : *Oecologia* 121.3, p. 432-440. doi : 10.1007/s004420050949.

– (2002). "Insect communities and biotic interactions on fragmented calcareous grasslands—a mini review". In : *Biological Conservation* 104.3, p. 275-284. doi : 10.1016/s0006-3207(01)00192-6.

Steinert, M., M.A.K. Sydenham, K. Eldegard et S.R. Moe (2020). "Conservation of solitary bees in power-line clearings : Sustained increase in habitat quality through woody debris removal". In : *Global Ecology and Conservation* 21, e00823. doi : 10.1016/j.gecco.2019.e00823.

Stemkovski, Michael et al. (2020). "Bee phenology is predicted by climatic variation and functional traits". In : *Ecology Letters* 23.11, p. 1589-1598. doi : 10.1111/ele.13583.

Straub, Lars, Laura Villamar-Bouza, Selina Bruckner, Panuwan Chantawannakul, Eleonora Kolari, Jakkrawut Maitip, Beatriz Vidondo, Peter Neumann et Geoffrey R. Williams (2021). "Negative effects of neonicotinoids on male honeybee survival, behaviour and physiology in the field". In : *Journal of Applied Ecology*, p. 1365-2664.14000. doi : 10.1111/1365-2664.14000.

Suding, Katharine N., Sandra Lavorel, F. S. Chapin, Johannes H. C. Cornelissen, Sandra Díaz, Eric Garnier, Deborah Goldberg, David U. Hooper, Stephen T. Jackson et Marie-Laure Navas (2008). "Scaling environmental change through the community-level : A trait-based response-and-effect framework for plants". In : *Global Change Biology* 14.5, p. 1125-1140. doi : 10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x.

Symonds, Matthew R. E. et Adnan Moussalli (2011). "A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion". In : *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65.1, p. 13-21. doi : 10.1007/s00265-010-1037-6.

Sõber, Virve, Mariann Leps, Ants Kaasik, Marika Mänd et Tiit Teder (2020). "Forest proximity supports bumblebee species richness and abundance in hemi-boreal agricultural landscape". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 298, p. 106961. doi : 10.1016/j.agee.2020.106961.

Tadey, Mariana (2015). "Indirect effects of grazing intensity on pollinators and floral visitation : Grazing effect on pollinator visitation frequency". In : *Ecological Entomology* 40.4, p. 451-460. doi : 10.1111/een.12209.

Tamburini, Giovanni et al. (2021). "Fungicide and insecticide exposure adversely impacts bumblebees and pollination services under semi-field conditions". In : *Environment International* 157, p. 106813. doi : 10.1016/j.envint.2021.106813.

Theau, Jean-Pierre et Jean-Philippe Choisis (2016). *Prairie permanente : Définition. Dictionnaire d'Agroecologie*. url : https://dicoagroecologie.fr/encyclopedie/prairie-permanente/.

Thompson, Amibeth, Mark Frenzel, Oliver Schweiger, Martin Musche, Till Groth, Stuart P.M. Roberts, Michael Kuhlmann et Tiffany M. Knight (2021). "Pollinator sampling methods influence community patterns assessments by capturing species with different traits and at different abundances". In : *Ecological Indicators* 132, p. 108284. doi : 10.1016/j.ecolind.2021.108284.

Tilman, David (1999). "Global environmental impacts of agricultural expansion : The need for sustainable and efficient practices". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96.11, p. 5995-6000. doi : 10.1073/pnas.96.11.5995.

– (2001). "Forecasting Agriculturally Driven Global Environmental Change". In : *Science* 292.5515, p. 281-284. doi : 10.1126/science.1057544.

Timberlake, Thomas P., Ian P. Vaughan et Jane Memmott (2019). "Phenology of farmland floral resources reveals seasonal gaps in nectar availability for bumblebees". In : *Journal of Applied Ecology*, p. 1365-2664.13403. doi : 10.1111/1365-2664.13403.

Tofts, Richard J (2004). "Geranium robertianum L." In : *Journal of Ecology*, p. 20.

Tremblay, Antoine, Statistics Canada, Johannes Ransijn et University of Copenhagen (2020). *LMERConvenienceFunctions : Model Selection and Post-Hoc Analysis for (G)LMER Models*. R package version 3.0. url : https://CRAN.R-project.org/package=LMERConvenienceFunctions.

Trichard, Aude (2013). "Identification of weed community traits response to conservation agriculture". In : p. 8. doi : 10.1016/j.agee.2013.08.012.

Tscharntke, Teha, Ingolf Steffan-Dewenter, Andreas Kruess et Carsten Thies (2002). "Contribution of Small Habitat Fragments to Conservation of Insect Communities of Grassland-Cropland Landscapes". In : *Ecological Applications* 12.2, p. 354. doi : 10.2307/3060947.

Tscharntke, Teja, Ingo Grass, Thomas C. Wanger, Catrin Westphal et Peter Batary (2021). "Beyond organic farming - harnessing biodiversity-friendly landscapes". In : *Trends in Ecology & Evolution* 36.10, p. 919-930. doi : 10.1016/j.tree.2021.06.010.

Tscharntke, Teja, Alexandra M. Klein, Andreas Kruess, Ingolf Steffan-Dewenter et Carsten Thies (2005). "Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management". In : *Ecology Letters* 8.8, p. 857-874. doi : 10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x.

Tscharntke, Teja et al. (2012). "Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses". In : *Biological Reviews* 87.3, p. 661-685. doi : 10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x.

Tscharntke, Teja et al. (2016). "When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses". In : *Biological Conservation* 204, Part B, p. 449-458. doi : 10.1016/j.biocon.2016.10.001.

Tucker, Caroline M., Lauren G. Shoemaker, Kendi F. Davies, Diana R. Nemergut et Brett A. Melbourne (2016). "Differentiating between niche and neutral assembly in metacommunities using null models of -diversity". In : *Oikos* 125.6, p. 778-789. doi : 10.1111/oik.02803.

Tuomisto, Hanna (2010). "A diversity of beta diversities : straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity". In : *Ecography* 33.1, p. 2-22. doi : 10.1111/j.1600-0587.2009.05880.x.

Turner, Monica G. (2005). "Landscape Ecology : What Is the State of the Science ?" In : *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36.1, p. 319-344. doi : 10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152614.

Valiente-Banuet, Alfonso et al. (2015). "Beyond species loss : the extinction of ecological interactions in a changing world". In : *Functional Ecology* 29.3, p. 299-307. doi : 10.1111/1365-2435.12356.

Van Reeth, Colin, Nadia Michel, Christian Bockstaller et Gaël Caro (2019). "Influences of oilseed rape area and aggregation on pollinator abundance and reproductive success of a co-flowering wild plant". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 280, p. 35-42. doi : 10.1016/j.agee.2019.04.025.

Vanbergen, Adam J et the Insect Pollinators Initiative (2013). "Threats to an ecosystem service : pressures on pollinators". In : *Frontiers in Ecology and the Environment* 11.5, p. 251-259. doi : 10.1890/120126.

Vanbergen, Adam J., Ben A. Woodcock, Alan Gray, Fiona Grant, Annika Telford, Phil Lambdon, Dan S. Chapman, Richard F. Pywell, Matt S. Heard et Stephen Cavers (2014). "Grazing alters insect visitation networks and plant mating systems". In : *Functional Ecology* 28.1, p. 178-189. doi : 10.1111/1365-2435.12191.

Vasseur, Chloé, Alexandre Joannon, Stéphanie Aviron, Françoise Burel, Jean-Marc Meynard et Jacques Baudry (2013). "The cropping systems mosaic : How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations ?" In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 166, p. 3-14. doi : 10.1016/j.agee.2012.08.013.

Veech, Joseph A. (2012). "Significance testing in ecological null models". In : *Theoretical Ecology* 5.4, p. 611-616. doi : 10.1007/s12080-012-0159-z.

Venables, William N et Brian D Ripley (2002). *Modern applied statistics with S*. 4th ed. Statistics and computing. New York : Springer. isbn : 978-0-387-95457-8.

Vialatte, Aude, Anaïs Tibi, Audrey Alignier, Valérie Angeon, Laurent Bedoussac, David A Bohan, Douadia Bougherara, Alain Carpentier, Bastien Castagneyrol, Stéphane Cordeau et al. (2022). "Promoting crop pest control by plant diversification in agricultural landscapes : A conceptual framework for analysing feedback loops between agro-ecological and socio-economic effects". In : *Advances in Ecological Research*. T. 65. Elsevier, p. 133-165. doi : 10.1016/bs.aecr.2021.10.004.

Vialatte, Aude, Noëlline Tsafack, Diab Al Hassan, Rémi Duflot, Manuel Plantegenest, Annie Ouin, Johanna Villenave-Chasset et Aude Ernoult (2017). "Landscape potential for pollen provisioning for beneficial insects favours biological control in crop fields". In : *Landscape Ecology* 32.3, p. 465-480. doi : 10.1007/s10980-016-0481-8.

Vialatte, Aude et al. (2019). "A conceptual framework for the governance of multiple ecosystem services in agricultural landscapes". In : *Landscape Ecology*. doi : 10.1007/s10980-019-00829-4.

Villenave, Johanna, Dominique Thierry, Abdullah Al Mamun, Thierry Lode et Elizabeth Rat-Morris (2005). "The pollens consumed by common green lacewings Chrysoperla spp. (Neuroptera : Chrysopidae) in cabbage crop environment in western France". In : *European Journal of Entomology* 102.3, p. 547-552. doi : 10.14411/eje.2005.078.

Villéger, Sébastien, Norman W. H. Mason et David Mouillot (2008). "New Multidimensional Functional Diversity Indices For A Multifaceted Framework In Functional Ecology". In : *Ecology* 89.8, p. 2290-2301. doi : 10.1890/07-1206.1.

Violle, Cyrille, Marie-Laure Navas, Denis Vile, Elena Kazakou, Claire Fortunel, Irène Hummel et Eric Garnier (2007). "Let the concept of trait be functional !" In : *Oikos* 116.5, p. 882-892. doi : 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x.

Vázquez, Diego P., Nico Blüthgen, Luciano Cagnolo et Natacha P. Chacoff (2009). "Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks : a review". In : *Annals of Botany* 103.9, p. 1445-1457. doi : 10.1093/aob/mcp057.

Warzecha, Daniela, Tim Diekötter, Volkmar Wolters et Frank Jauker (2021). "Spatial configuration and landscape context of wildflower areas determine their benefits to pollinator α-and β-diversity". In : *Basic and Applied Ecology* 56, p. 335-344. doi : 10.1016/j.baae.2021.08.001.

Weiner, Christiane Natalie, Andrea Hilpert, Michael Werner, Karl Eduard Linsenmair et Nico Blüthgen (2010). "Pollen amino acids and flower specialisation in solitary bees". In : *Apidologie* 41.4, p. 476-487. doi : 10.1051/apido/2009083.

Weiner, Christiane Natalie, Michael Werner, Karl Eduard Linsenmair et Nico Blüthgen (2014). "Land-use impacts on plant–pollinator networks : interaction strength and specialization predict pollinator declines". In : *Ecology* 95.2, p. 466-474. doi : 10.1890/13-0436.1.

Westerfelt, Per (2015). "Bees and wasps (Aculeata) in young boreal forests". Thèse de doct.

Westphal, Catrin, Ingolf Steffan-Dewenter et Teja Tscharntke (2006). "Bumblebees experience landscapes at different spatial scales : possible implications for coexistence". In : *Oecologia* 149.2, p. 289-300. doi : 10.1007/s00442-006-0448-6.

Westrich, Paul (1996). "Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats." In : *Linnean Society Symposium Series*. Academic Press Limited. T. 18, p. 1-16.

Wickham, Hadley (2016). *ggplot2 Elegant Graphics for Data Analysis*. Use R ! Cham : Springer International Publishing. isbn : 978-3-319-24275-0 978-3-319-24277-4. doi : 10.1007/978-3-319-24277-4.

Wikum, Douglas A. et G. Frederick Shanholtzer (1978). "Application of the Braun-Blanquet cover-abundance scale for vegetation analysis in land development studies". In : *Environmental Management* 2.4, p. 323-329. doi : 10.1007/bf01866672.

Williams, Neal M., Elizabeth E. Crone, T'ai H. Roulston, Robert L. Minckley, Laurence Packer et Simon G. Potts (2010). "Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances". In : *Biological Conservation* 143.10, p. 2280-2291. doi : 10.1016/j.biocon.2010.03.024.

Williams, Neal M., James Regetz et Claire Kremen (2012). "Landscape-scale resources promote colony growth but not reproductive performance of bumble bees". In : *Ecology* 93.5, p. 1049-1058. doi : 10.1890/11-1006.1.

Wilson, Joseph S., Terry Griswold et Olivia J. Messinger (2008). "Sampling Bee Communities (Hymenoptera : Apiformes) in a Desert Landscape : Are Pan Traps Sufficient ?" In : *Journal of the Kansas Entomological Society* 81.3, p. 288-300. doi : 10.2317/jkes-802.06.1.

Winfree, Rachael, Ramiro Aguilar, Diego P. Vázquez, Gretchen LeBuhn et Marcelo A. Aizen (2009). "A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance". In : *Ecology* 90.8, p. 2068-2076. doi : 10.1890/08-1245.1.

Winfree, Rachael, Terry Griswold et Claire Kremen (2007). "Effect of Human Disturbance on Bee Communities in a Forested Ecosystem". In : *Conservation Biology* 21.1, p. 213-223. doi : 10.1111/j.1523-1739.2006.00574.x.

Winfree, Rachael, James R. Reilly, Ignasi Bartomeus, Daniel P. Cariveau, Neal M. Williams et Jason Gibbs (2018). "Species turnover promotes the importance of bee diversity for crop pollination at regional scales". In : *Science* 359.6377, p. 791-793. doi : 10.1126/science.aao2117.

Winfree, Rachael, Jeremy W. Fox, Neal M. Williams, James R. Reilly et Daniel P. Cariveau (2015). "Abundance of common species, not species richness, drives delivery of a real-world ecosystem service". In : *Ecology Letters* 18.7, p. 626-635. doi : 10.1111/ele.12424.

Winfree, Rachael, Neal M. Williams, Hannah Gaines, John S. Ascher et Claire Kremen (2008). "Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA : Crop Visitation By Wild Pollinators". In : *Journal of Applied Ecology* 45.3, p. 793-802. doi : 10.1111/j.1365-2664.2007.01418.x.

Wright, David H. et Jaxk H. Reeves (1992). "On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages". In : *Oecologia* 92.3, p. 416-428. doi : 10.1007/bf00317469.

Wu, Jianguo (2013). "Key concepts and research topics in landscape ecology revisited : 30 years after the Allerton Park workshop". In : *Landscape Ecology* 28.1, p. 1-11. doi : 10.1007/s10980-012-9836-y.

Yourstone, Johanna, Melanie Karlsson, Björn K. Klatt, Ola Olsson et Henrik G. Smith (2021). "Effects of crop and non-crop resources and competition : High importance of trees and oilseed rape for solitary bee reproduction". In : *Biological Conservation* 261, p. 109249. doi : 10.1016/j.biocon.2021.109249.

Zito, Pietro, Francesca Serraino, Francesco Carimi, Francesca Tavella et Maurizio Sajeva (2018). "Inflorescence-visiting insects of a functionally dioecious wild grapevine (Vitis

vinifera subsp. sylvestris)". In : *Genetic Resources and Crop Evolution* 65.5, p. 1329-1335. doi : 10.1007/s10722-018-0616-7.

Zuur, Alain F., Elena N. Ieno, Neil Walker, Anatoly A. Saveliev et Graham M. Smith (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Statistics for Biology and Health. New York, NY : Springer New York. isbn : 978-0-387-87457-9 978-0-387-87458-6. doi : 10.1007/978-0-387-87458-6.

Sixième partie

ANNEXES

A

ANNEXES AU CHAPITRE 4

a.1 Complete lists of bee and pollen species studied in the Chapter 4.

Table A.1: Complete list of bee species studied in Chapter 4

bee species		
Andrena agilissima	*Bombus hortorum*	*Lasioglossum corvinum*
Andrena alfkenella	*Bombus lapidarius*	*Lasioglossum discum*
Andrena carantonica	*Bombus lucorum*	*Lasioglossum glabriusculum*
Andrena cineraria	*Bombus pascuorum*	*Lasioglossum interruptum*
Andrena dorsata	*Bombus pomorum*	*Lasioglossum laevigatum*
Andrena flavipes	*Bombus pratorum*	*Lasioglossum lativentre*
Andrena florea	*Bombus sylvarum*	*Lasioglossum leucozonium*
Andrena fulvago	*Bombus terrestris*	*Lasioglossum malachurum*
Andrena haemorrhoa	*Ceratina cucurbitina*	*Lasioglossum medinai*
Andrena impunctata	*Ceratina cyanea*	*Lasioglossum morio*
Andrena labialis	*Chelostoma florisomne*	*Lasioglossum pallens*
Andrena labiata	*Eucera clypeata*	*Lasioglossum pauxillum*
Andrena lathyri	*Eucera longicornis*	*Lasioglossum politum*
Andrena minutula	*Eucera nigrescens*	*Lasioglossum punctatissimum*
Andrena nigroaenea	*Eucera nigrifacies*	*Lasioglossum puncticolle*
Andrena ovatula	*Eucera numida*	*Lasioglossum villosulum*
Andrena ranunculi	*Eucera taurica*	*Lasioglossum zonulum*
Andrena simontornyella	*Halictus scabiosae*	*Nomada basalis*
Andrena strohmella	*Halictus simplex*	*Nomada kohli*
Andrena subopaca	*Halictus smaragdulus*	*Nomada striata*
Andrena variabilis	*Halictus subauratus*	*Osmia bicornis*
Andrena ventricosa	*Halictus tumulorum*	*Osmia brevicornis*
Andrena vetula	*Hylaeus brevicornis*	*Osmia caerulescens*
Andrena viridescens	*Hylaeus communis*	*Osmia niveata*
Anthidium manicatum	*Hylaeus gibbus*	*Sphecodes gibbus*
Anthophora plumipes	*Lasioglossum albipes*	

Table A.2: Complete list of pollen species and genera studied in Chapter 4

pollen species	
Ajuga reptans L.	*Lotus corniculatus* L.
Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.	*Medicago lupulina* L.
Bellis perennis L.	*Medicago sativa* L.
Brassica napus L.	*Medicago* spp
Brassica spp	*Mentha suaveolens* Ehrh.
Bryonia dioica Jacq.	*Muscari comosum* (L.) Mill.
Carduus sp	*Origanum vulgare* L.
Centaurea cyanus L.	*Papaver rhoeas* L.
Centaurea decipiens Thuill.	*Pilosella officinarum* Vaill.
Centaurea jacea L.	*Polygonum* spp
Centaurea nigra L.	*Potentilla* spp
Centaurea spp	*Ranunculus acris* L.
Cerastium fontanum Baumg.	*Ranunculus bulbosus* L.
Cirsium arvense (L.) Scop.	*Ranunculus repens* L.
Cirsium spp	*Ranunculus* spp
Cirsium vulgare (Savi) Ten.	*Raphanus raphanistrum* L.
Clematis vitalba L.	*Rosa* spp
Crataegus monogyna Jacq.	*Rubus* spp
Crepis spp	*Silene latifolia* Poir.
Daucus carota L.	*Sinapis arvensis* L.
Dioscorea communis (L.) Caddick & Wilkin	*Solanum nigrum* L.
Eryngium campestre L.	*Sonchus asper* (L.) Hill
Euphorbia platyphyllos L.	*Sonchus oleraceus* L.
Fraxinus excelsior L.	*Stachys sylvatica* L.
Galium spp	*Taraxacum officinale* (L.) Weber
Geranium dissectum L.	*Tilia* ^{x}*europaea* L.
Geranium robertianum L.	*Torilis arvensis* (Huds.) Link
Hypericum perforatum L.	*Trifolium dubium* Sibth.
Hypericum spp	*Trifolium medium* L.
Jacobaea vulgaris Gaertn.	*Trifolium pratense* L.
Lapsana communis L.	*Trifolium repens* L.
Lathyrus aphaca L.	*Trifolium* spp
Lathyrus pratensis L.	*Vicia cracca* L.
Leucanthemum vulgare Lam.	*Vicia sativa* L.
Ligustrum vulgare L.	*Vicia sepium* L.
Linum perenne L.	*Vicia* spp
Linum usitatissimum L.	*Vitis vinifera* L.
Lonicera caprifolium L.	

B

ANNEXES AU CHAPITRE 5

b.1 List of the 75 land use types

Table B.1: List of the 75 land use types extracted from GIS tools, and the three thematic resolutions used to aggregate them

3 groups	10 classes	17 land use types	75 Land use types (in french)
Crop	Cereal	Corn	Mais
Crop	Cereal	Corn	Sorgho
Crop	Cereal	Corn	Mais ensilage
Crop	Cereal	Winter cereal	Ble tendre d'hiver
Crop	Cereal	Winter cereal	Ble dur d'hiver
Crop	Cereal	Winter cereal	Orge d'hiver
Crop	Cereal	Winter cereal	Culture hiver
Crop	Cereal	Winter cereal	Cereales a pailles
Crop	Cereal	Winter cereal	Triticale d'hiver
Crop	Cereal	Winter cereal	Melange de cereales
Crop	Cereal	Winter cereal	Avoine d'hiver
Crop	Cereal	Winter cereal	Autre cereale d'hiver de genre Triticum
Crop	OSR	Osr	Colza d'hiver
Crop	OSR	Osr	Colza
Crop	Other flowering crop	Chickpea	Pois chiche
Crop	Other flowering crop	Fava bean	Feverole semee avant le 31/05
Crop	Other flowering crop	Fava bean	Pois d'hiver
Crop	Other flowering crop	Fava bean	Pois de printemps seme avant le 31/05
Crop	Other flowering crop	Fava bean	Melange de proteagineux (pois et/ou feverole) semes avant le 31/05 et de cereales
Crop	Other flowering crop	Fava bean	Proteagineux
Crop	Other flowering crop	Linen	Lin non textile d'hiver
Crop	Other flowering crop	Soy bean	Soja
Crop	Sunflower	Sunflower	Tournesol
Grassland	Flowering meadow	Alfalfa	Luzerne
Grassland	Flowering meadow	Alfalfa	Luzerne implantee pour la recolte 2015
Grassland	Flowering meadow	Alfalfa	Luzerne implantee pour la recolte 2016
Grassland	Flowering meadow	Alfalfa	Luzerne implantee pour la recolte 2018
Grassland	Flowering meadow	Alfalfa	Luzerne implantee pour la recolte 2017
Grassland	Flowering meadow	Alfalfa	Melange de legumineuses fourrageres implantees pour la recolte 2015 et de cereales
Grassland	Flowering meadow	Clover	Trefle implante pour la recolte 2015
Grassland	Flowering meadow	Clover	Trefle implante pour la recolte 2016
Grassland	Flowering meadow	Clover	Trefle
Grassland	Flowering meadow	Mixed meadow	Melange de legumineuses et de graminees fourrageres de 5 ans ou moins
Grassland	Flowering meadow	Mixed meadow	Melange de legumineuses fourrageres implantees pour la recolte 2016 et d'herbacees
Grassland	Flowering meadow	Mixed meadow	Melange de legumineuses fourrageres implantees pour la recolte 2015 et d'herbacees

Continued on next page

Table B.1 List of the 75 land use types extracted from GIS tools – continued from previous page

3 groups	10 classes	17 land use types	75 Land use types (in french)
Grassland	Gramineous meadow	Gramineous meadow	Autre prairie temporaire de 5 ans ou moins
Grassland	Gramineous meadow	Gramineous meadow	Ray-grass de 5 ans ou moins
Grassland	Gramineous meadow	Gramineous meadow	Jachere de 5 ans ou moins
Grassland	Gramineous meadow	Gramineous meadow	Autre fourrage annuel d'un autre genre
Grassland	Gramineous meadow	Gramineous meadow	Dactyle de 5 ans ou moins
Grassland	Gramineous meadow	Gramineous meadow	Bande admissible le long d'une foret avec production
Grassland	Gramineous meadow	Gramineous meadow	Brome de 5 ans ou moins
Grassland	Permanent grassland	Permanent grassland	Prairie permanente - herbe predominante
Grassland	Permanent grassland	Permanent grassland	Prairies
Grassland	Permanent grassland	Permanent grassland	Jachere de 6 ans ou plus declaree comme Surface d'interet ecologique
Grassland	Permanent grassland	Permanent grassland	Prairie en rotation longue (6 ans ou plus)
Grassland	Permanent grassland	Permanent grassland	Pelouses
Grassland	Permanent grassland	Permanent grassland	Bande tampon
Grassland	Permanent grassland	Permanent grassland	Landes ligneuses
Grassland	Permanent grassland	Permanent grassland	Surface agricole temporairement non exploitee
Grassland	Permanent grassland	Permanent grassland	Bordure de champ
Grassland	Permanent grassland	Permanent grassland	Jachere de 6 ans ou plus
Grassland	Permanent grassland	Permanent grassland	Bande admissible le long d'une foret sans production
Grassland	Permanent grassland	Permanent grassland	Surface pastorale - ressources fourrageres ligneuses predominantes
Other	Other	Other	Urbain diffus
Other	Other	Other	Batis diffus
Other	Other	Other	Zones industrielles et commerciales
Other	Other	Other	Culture ete
Other	Other	Other	Foret de coniferes
Other	Other	Other	Eau
Other	Other	Other	Lisiere coniferes
Other	Other	Other	Ail
Other	Other	Other	Vergers
Other	Other	Other	Vigne : raisins de cuve
Other	Other	Other	Autre legume ou fruit annuel
Other	Other	Other	Pomme de terre de consommation
Other	Other	Other	Oignon / echalote
Other	Other	Other	Persil
Other	Other	Other	Fourrage compose de cereales et/ou de proteagineux et/ou de legumineuses fourrageres
Other	Other	Other	Orge de printemps

Continued on next page

Table B.1 List of the 75 land use types extracted from GIS tools – continued from previous page

3 groups	10 classes	17 land use types	75 Land use types (in french)
Wooded	Forest	Forest	Foret de feuillus
Wooded	Forest	Forest	Bois pature
Wooded	Forest	Forest edge	Lisiere feuillus
Wooded	Forest	Forest edge	Lisiere BOP
Wooded	Hedgerow	Hedgerow	Haie

b.2 List of the 585 plant species

Table B.2: List of the 585 plant species studied in Chapter 5 and their functional traits

Taxa	Complete name	Family	Beginning of flowering (month)	End of flowering (month)	Flowering duration (number of months)	Pollen vector	Entomophilous species
Acer campestre	*Acer campestre* L., 1753	Sapindaceae	5	6	2	insect	yes
Acer platanoides	*Acer platanoides* L., 1753	Sapindaceae	4	5	2	insect	yes
Acer pseudoplatanus	*Acer pseudoplatanus* L., 1753	Sapindaceae	5	5	1	wind	no
Achillea millefolium	*Achillea millefolium* L., 1753	Asteraceae	6	9	4	insect	yes
Adenocarpus complicatus	*Adenocarpus complicatus* (L.) J.Gay, 1836	Fabaceae	5	9	5	insect	yes
Adonis aestivalis	*Adonis aestivalis* L., 1762	Ranunculaceae	5	7	3	insect	yes
Adonis sp	NA	NA	5	7	3	insect	yes
Agrimonia eupatoria	*Agrimonia eupatoria* L., 1753	Rosaceae	6	9	4	insect & self	yes
Agrostis capillaris	*Agrostis capillaris* L., 1753	Poaceae	6	9	4	wind	no
Agrostis sp	NA	NA	5	9	5	wind	no
Agrostis stolonifera	*Agrostis stolonifera* L., 1753	Poaceae	5	9	5	wind	no
Ajuga reptans	*Ajuga reptans* L., 1753	Lamiaceae	4	7	4	insect & wind	yes
Alisma plantago	*Alisma plantago-aquatica* L., 1753	Alismataceae	5	9	5	wind & insect	yes
Alisma sp	NA	NA	5	9	5	insect & self	yes
Alliaria petiolata	*Alliaria petiolata* (M.Bieb.) Cavara & Grande, 1913	Brassicaceae	4	6	3	insect	yes
Allium sp	NA	NA	6	7	2	insect	yes
Allium vineale	*Allium vineale* L., 1753	Amaryllidaceae	6	7	2	wind	no
Alnus glutinosa	*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., 1790	Betulaceae	2	3	2	insect	yes
Alopecurus myosuroides	*Alopecurus myosuroides* Huds., 1762	Poaceae	4	7	4	wind	no
Alopecurus pratensis	*Alopecurus pratensis* L., 1753	Poaceae	5	7	3	wind	no
Alopecurus sp	NA	NA	4	7	4	wind	no
Althaea officinalis	*Althaea officinalis* L., 1753	Malvaceae	6	9	4	insect & self	yes
Amaranthus hybridus	*Amaranthus hybridus* L., 1753	Amaranthaceae	7	10	4	self & wind	no
Amaranthus sp	NA	NA	7	10	4	self & wind	no
Anacamptis laxiflora	*Anacamptis laxiflora* (Lam.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase, 1997	Orchidaceae	4	6	3	insect	yes
Anacamptis morio	*Anacamptis morio* (L.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase, 1997	Orchidaceae	4	6	3	insect	yes
Anacamptis pyramidalis	*Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich., 1817	Orchidaceae	5	7	3	insect	yes

Continued on next page

Table B.2 List of the 585 plant species and their functional traits – continued from previous page

Taxa	Complete name	Family	Beginning of flowering (month)	End of flowering (month)	Flowering duration (number of months)	Pollen vector	Entomophilous species
Anemone nemorosa	*Anemone nemorosa* L., 1753	Ranunculaceae	3	5	3	insect	yes
Angelica sp	NA	NA	6	9	4	insect	yes
Anisantha sterilis	*Anisantha sterilis* (L.) Nevski, 1934	Poaceae	5	8	4	self	no
Anthemis altissima	*Anthemis altissima* L., 1753	Asteraceae	5	7	3	insect & self	yes
Anthemis arvensis	*Anthemis arvensis* L., 1753	Asteraceae	6	9	4	insect	yes
Anthemis cotula	*Anthemis cotula* L., 1753	Asteraceae	6	9	4	insect	yes
Anthemis sp	*NA*	NA	6	9	4	insect	yes
Anthoxanthum odoratum	*Anthoxanthum odoratum* L., 1753	Poaceae	4	7	4	wind & self	no
Anthyllis vulneraria	*Anthyllis vulneraria* L., 1753	Fabaceae	5	8	4	insect & self	yes
Aphanes arvensis	*Aphanes arvensis* L., 1753	Rosaceae	4	7	4	insect & self	yes
Arctium lappa	*Arctium lappa* L., 1753	Asteraceae	7	8	2	insect & self	yes
Arctium nemorosum	*Arctium nemorosum* Lej., 1833	Asteraceae	8	9	2	insect & self	yes
Arctium sp	NA	NA	7	8	3	insect & self	yes
Arenaria serpyllifolia	*Arenaria serpyllifolia* L., 1753	Caryophyllaceae	5	7	3	insect	yes
Arrhenatherum elatius	*Arrhenatherum elatius* (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl, 1819	Poaceae	5	8	4	wind & self	no
Artemisia vulgaris	*Artemisia vulgaris* L., 1753	Asteraceae	7	9	3	wind	no
Arum italicum	*Arum italicum* Mill., 1768	Araceae	4	5	2	insect	yes
Arum maculatum	*Arum maculatum* L., 1753	Araceae	4	5	2	insect	yes
Arum sp	NA	NA	4	5	2	insect & self	yes
Asperula arvensis	*Asperula arvensis* L., 1753	Rubiaceae	4	6	3	insect & self	yes
Asplenium scolopendrium	*Asplenium scolopendrium* L., 1753	Aspleniaceae	5	10	6	water	no
Atriplex patula	*Atriplex patula* L., 1753	Amaranthaceae	6	10	5	wind & self & insect	yes
Avena barbata	*Avena barbata* Pott ex Link, 1799	Poaceae	5	7	3	wind	no
Avena fatua	*Avena fatua* L., 1753	Poaceae	5	8	4	wind	no
Avena sativa	*Avena sativa* L., 1753	Poaceae	5	7	3	wind	no
Avena sp	NA	NA	5	7	3	wind	no
Avenula pubescens	*Avenula pubescens* (Huds.) Dumort., 1868	Poaceae	5	7	3	wind	no
Ballota nigra	*Ballota nigra* L., 1753	Lamiaceae	5	9	5	insect & self	yes
Bellis perennis	*Bellis perennis* L., 1753	Asteraceae	3	11	9	insect & self	yes
Betonica officinalis	*Betonica officinalis* L., 1753	Lamiaceae	6	9	4	insect & self	yes
Bidens tripartita	*Bidens tripartita* L., 1753	Asteraceae	8	10	3	insect & self	yes
Blackstonia perfoliata	*Blackstonia perfoliata* (L.) Huds., 1762	Gentianaceae	5	9	5	self	no
Brachypodium pinnatum	*Brachypodium pinnatum* (L.) P.Beauv., 1812	Poaceae	6	8	3	wind	no
Brachypodium sp	NA	NA	6	9	4	self & wind	no
Brachypodium sylvaticum	*Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P.Beauv., 1812	Poaceae	6	9	4	wind	no
Brassica napus	*Brassica napus* L., 1753	Brassicaceae	4	8	1	insect	yes
Brassica nigra	*Brassica nigra* (L.) W.D.J.Koch, 1833	Brassicaceae	6	9	4	insect	yes
Brassica sp	NA	NA	5	8	4	insect	yes
Briza media	*Briza media* L., 1753	Poaceae	5	7	3	wind	no

Continued on next page

Table B.2 List of the 585 plant species and their functional traits – continued from previous page

Taxa	Complete name	Family	Beginning of flowering (month)	End of flowering (month)	Flowering duration (number of months)	Pollen vector	Entomophilous species
Briza minor	*Briza minor* L., 1753	Poaceae	5	8	4	wind	no
Bromopsis erecta	*Bromopsis erecta* (Huds.) Fourr., 1869	Poaceae	5	7	3	wind	no
Bromus arvensis	*Bromus arvensis* L., 1753	Poaceae	6	7	2	self & wind	no
Bromus catharticus	*Bromus catharticus* Vahl, 1791	Poaceae	5	9	5	self & wind	no
Bromus erectus	*Bromus erectus* Huds., 1762	Poaceae	5	10	6	wind	no
Bromus hordeaceus	*Bromus hordeaceus* L., 1753	Poaceae	4	7	4	self & wind	no
Bromus mollis	*Bromus mollis* L., 1762	Poaceae	4	7	4	wind & self	no
Bromus racemosus	*Bromus racemosus* L., 1762	Poaceae	5	7	3	wind	no
Bromus sp	NA	NA	4	10	7	self & wind	no
Bromus sterilis	*Bromus sterilis* L., 1753	Poaceae	5	8	4	self & wind	no
Bryonia dioica	*Bryonia dioica* Jacq., 1774	Cucurbitaceae	5	9	5	insect	yes
Buglossoides arvensis	*Buglossoides arvensis* (L.) I.M.Johnst., 1954	Boraginaceae	5	7	3	insect & self	yes
Calystegia sepium	*Calystegia sepium* (L.) R.Br., 1810	Convolvulaceae	7	9	3	insect	yes
Campanula glomerata	*Campanula glomerata* L., 1753	Campanulaceae	6	9	4	insect	yes
Capsella bursa-pastoris	*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., 1792	Brassicaceae	3	12	10	insect & self	yes
Cardamine hirsuta	*Cardamine hirsuta* L., 1753	Brassicaceae	3	6	4	insect & self	yes
Cardamine pratensis	*Cardamine pratensis* L., 1753	Brassicaceae	4	6	3	insect	yes
Carduus nutans	*Carduus nutans* L., 1753	Asteraceae	7	9	3	insect & self	yes
Carduus sp	NA	NA	7	9	3	insect & self	yes
Carex acutiformis	*Carex acutiformis* Ehrh., 1789	Cyperaceae	4	6	3	wind	no
Carex caryophyllea	*Carex caryophyllea* Latourr., 1785	Cyperaceae	3	7	5	wind	no
Carex cuprina	*Carex cuprina* (Sandor ex Heuff.) Nendtv. ex A.Kern., 1863	Cyperaceae	5	7	3	wind	no
Carex divulsa	*Carex divulsa* Stokes, 1787	Cyperaceae	4	6	3	wind	no
Carex flacca	*Carex flacca* Schreb., 1771	Cyperaceae	4	6	3	wind	no
Carex hirta	*Carex hirta* L., 1753	Cyperaceae	5	7	3	wind	no
Carex leersii	*Carex leersii* F.W.Schultz, 1870	Cyperaceae	4	6	3	wind	no
Carex otrubae	*Carex otrubae* Podp., 1922	Cyperaceae	6	7	2	wind	no
Carex pairae	*Carex pairae* F.W.Schultz, 1868	Cyperaceae	4	8	5	wind	no
Carex pendula	*Carex pendula* Huds., 1762	Cyperaceae	5	7	3	wind	no
Carex riparia	*Carex riparia* Curtis, 1783	Cyperaceae	4	6	3	wind	no
Carex sp	NA	NA	4	8	5	wind	no
Carex spicata	*Carex spicata* Huds., 1762	Cyperaceae	5	6	2	wind	no
Carex sylvatica	*Carex sylvatica* Huds., 1762	Cyperaceae	5	7	3	wind	no
Carex umbrosa	*Carex umbrosa* Host, 1801	Cyperaceae	4	7	4	wind	no
Carex vulpina	*Carex vulpina* L., 1753	Cyperaceae	5	7	3	wind	no
Carpinus betulus	*Carpinus betulus* L., 1753	Betulaceae	4	5	2	wind	no
Carpinus sp	NA	NA	4	5	2	wind	no
Castanea sativa	*Castanea sativa* Mill., 1768	Fagaceae	6	7	2	wind & insect	yes
Castanea sp	NA	NA	6	7	2	wind & insect	yes
Catapodium rigidum	*Catapodium rigidum* (L.) C.E.Hubb., 1953	Poaceae	5	7	3	self & wind	no
Centaurea decipiens	*Centaurea decipiens* Thuill., 1799	Asteraceae	6	10	5	insect	yes
Centaurea jacea	*Centaurea jacea* L., 1753	Asteraceae	6	9	4	insect	yes
Centaurea nigra	*Centaurea nigra* L., 1753	Asteraceae	7	9	3	insect	yes

Continued on next page

Table B.2 List of the 585 plant species and their functional traits – continued from previous page

Taxa	Complete name	Family	Beginning of flowering (month)	End of flowering (month)	Flowering duration (number of months)	Pollen vector	Entomophilous species
Centaurea sp	NA	NA	6	10	5	insect	yes
Cerastium arvense	*Cerastium arvense* L., 1753	Caryophyllaceae	4	7	4	insect	yes
Cerastium fontanum	*Cerastium fontanum* Baumg., 1816	Caryophyllaceae	3	10	8	self	no
Cerastium glomeratum	*Cerastium glomeratum* Thuill., 1799	Caryophyllaceae	4	6	3	self	no
Cervaria rivini	*Cervaria rivini* Gaertn., 1788	Apiaceae	7	10	4	insect	yes
Chaenorhinum minus	*Chaenorhinum minus* (L.) Lange, 1870	Plantaginaceae	5	10	6	self	no
Chenopodiastrum hybridum	*Chenopodiastrum hybridum* (L.) S.Fuentes, Uotila & Borsch, 2012	Amaranthaceae	7	9	3	wind	no
Chenopodium album	*Chenopodium album* L., 1753	Amaranthaceae	6	10	5	wind	no
Chenopodium sp	NA	NA	6	10	5	wind	no
Cichorium intybus	*Cichorium intybus* L., 1753	Asteraceae	7	9	3	insect & self	yes
Circaea lutetiana	*Circaea lutetiana* L., 1753	Onagraceae	6	9	4	insect	yes
Cirsium arvense	*Cirsium arvense* (L.) Scop., 1772	Asteraceae	7	9	3	insect	yes
Cirsium dissectum	*Cirsium dissectum* (L.) Hill, 1768	Asteraceae	5	7	3	insect	yes
Cirsium eriophorum	*Cirsium eriophorum* (L.) Scop., 1772	Asteraceae	7	8	2	insect	yes
Cirsium palustre	*Cirsium palustre* (L.) Scop., 1772	Asteraceae	7	9	3	insect	yes
Cirsium sp	NA	NA	5	9	5	insect	yes
Cirsium vulgare	*Cirsium vulgare* (Savi) Ten., 1838	Asteraceae	6	9	4	insect	yes
Clematis vitalba	*Clematis vitalba* L., 1753	Ranunculaceae	6	8	3	insect	yes
Clinopodium vulgare	*Clinopodium vulgare* L., 1753	Lamiaceae	7	9	3	insect	yes
Colchicum autumnale	*Colchicum autumnale* L., 1753	Colchicaceae	8	10	3	insect & self	yes
Convolvulus arvensis	*Convolvulus arvensis* L., 1753	Convolvulaceae	5	10	6	insect	yes
Convolvulus sepium	*Convolvulus sepium* L., 1753	Convolvulaceae	6	9	4	insect	yes
Convolvulus sp	NA	NA	5	9	5	insect	yes
Conyza canadensis	*Conyza canadensis* (L.) Cronquist, 1943	Asteraceae	7	10	4	self & insect	yes
Conyza sumatrensis	*Conyza sumatrensis* (Retz.) E.Walker, 1971	Asteraceae	8	9	2	insect	yes
Coriaria myrtifolia	*Coriaria myrtifolia* L., 1753	Coriariaceae	4	7	4	insect	yes
Cornus sanguinea	*Cornus sanguinea* L., 1753	Cornaceae	5	6	2	insect	yes
Corylus avellana	*Corylus avellana* L., 1753	Betulaceae	1	3	3	wind	no
Corylus sp	NA	NA	1	3	3	wind	no
Crataegus germanica	*Crataegus germanica* (L.) Kuntze, 1891	Rosaceae	5	5	1	insect & self	yes
Crataegus laevigata	*Crataegus laevigata* (Poir.) DC., 1825	Rosaceae	5	6	2	insect	yes
Crataegus monogyna	*Crataegus monogyna* Jacq., 1775	Rosaceae	4	5	3	insect & self	yes
Crataegus sp	NA	NA	4	5	3	insect	yes
Crepis capillaris	*Crepis capillaris* (L.) Wallr., 1840	Asteraceae	6	9	4	insect	yes
Crepis sancta	*Crepis sancta* (L.) Bornm., 1913	Asteraceae	3	5	3	insect & self	yes
Crepis setosa	*Crepis setosa* Haller f., 1797	Asteraceae	6	8	3	insect & self	yes
Crepis sp	NA	NA	5	6	2	insect & self	yes
Crepis taraxacifolia	*Crepis taraxacifolia* Thuill., 1799	Asteraceae	5	6	2	insect	yes
Crepis vesicaria	*Crepis vesicaria* L., 1753	Asteraceae	5	6	2	insect & self	yes
Cruciata laevipes	*Cruciata laevipes* Opiz, 1852	Rubiaceae	4	6	3	insect & self	yes
Cynodon dactylon	*Cynodon dactylon* (L.) Pers., 1805	Poaceae	7	9	3	self & wind	no

Continued on next page

Table B.2 List of the 585 plant species and their functional traits – continued from previous page

Taxa	Complete name	Family	Beginning of flowering (month)	End of flowering (month)	Flowering duration (number of months)	Pollen vector	Entomophilous species
Cynosurus cristatus	*Cynosurus cristatus* L., 1753	Poaceae	5	7	3	wind	no
Cytisus lotoides	*Cytisus lotoides* Pourr., 1788	Fabaceae	5	7	3	insect	yes
Cytisus scoparius	*Cytisus scoparius* (L.) Link, 1822	Fabaceae	4	7	4	insect	yes
Dactylis glomerata	*Dactylis glomerata* L., 1753	Poaceae	4	9	6	wind	no
Danthonia decumbens	*Danthonia decumbens* (L.) DC., 1805	Poaceae	5	8	4	wind & self	no
Daucus carota	*Daucus carota* L., 1753	Apiaceae	5	10	6	insect	yes
Deschampsia flexuosa	*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., 1836	Poaceae	5	8	4	wind	no
Digitaria sanguinalis	*Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., 1771	Poaceae	7	10	4	self & wind	no
Dioscorea communis	*Dioscorea communis* (L.) Caddick & Wilkin, 2002	Dioscoreaceae	3	7	5	insect	yes
Dipsacus fullonum	*Dipsacus fullonum* L., 1753	Caprifoliaceae	7	9	3	insect	yes
Dryopteris affinis	*Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenk., 1979	Dryopteridaceae	7	10	4	water	no
Dryopteris filix-mas	*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, 1834	Dryopteridaceae	6	10	5	water	no
Echinochloa crus-galli	*Echinochloa crus-galli* (L.) P.Beauv., 1812	Poaceae	7	10	4	wind	no
Elytrigia repens	*Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Nevski, 1934	Poaceae	6	9	4	wind	no
Epilobium angustifolium	*Epilobium angustifolium* L., 1753	Onagraceae	6	9	4	insect & self	yes
Epilobium hirsutum	*Epilobium hirsutum* L., 1753	Onagraceae	6	9	4	insect & self	yes
Epilobium sp	NA	NA	6	9	4	insect & self	yes
Epilobium tetragonum	*Epilobium tetragonum* L., 1753	Onagraceae	6	9	4	self	no
Equisetum arvense	*Equisetum arvense* L., 1753	Equisetaceae	3	5	0	water	no
Equisetum sp	NA	NA	3	5	3	water	no
Equisetum telmateia	*Equisetum telmateia* Ehrh., 1783	Equisetaceae	3	5	3	water	no
Erica scoparia	*Erica scoparia* L., 1753	Ericaceae	5	7	3	insect	yes
Erica vagans	*Erica vagans* L., 1770	Ericaceae	6	10	5	insect	yes
Erigeron sumatrensis	*Erigeron sumatrensis* Retz., 1810	Asteraceae	8	9	2	insect	yes
Eryngium campestre	*Eryngium campestre* L., 1753	Apiaceae	7	9	3	insect	yes
Euonymus europaeus	*Euonymus europaeus* L., 1753	Celastraceae	4	5	2	insect	yes
Euonymus japonicus	*Euonymus japonicus* L.f., 1780	Celastraceae	4	5	2	insect	yes
Eupatorium cannabinum	*Eupatorium cannabinum* L., 1753	Asteraceae	7	8	2	insect & self	yes
Euphorbia cyparissias	*Euphorbia cyparissias* L., 1753	Euphorbiaceae	4	9	6	insect	yes
Euphorbia dulcis	*Euphorbia dulcis* L., 1753	Euphorbiaceae	5	7	3	insect	yes
Euphorbia exigua	*Euphorbia exigua* L., 1753	Euphorbiaceae	4	10	7	insect	yes
Euphorbia helioscopia	*Euphorbia helioscopia* L., 1753	Euphorbiaceae	4	11	8	insect	yes
Euphorbia platyphyllos	*Euphorbia platyphyllos* L., 1753	Euphorbiaceae	6	9	4	insect	yes
Euphorbia serrata	*Euphorbia serrata* L., 1753	Euphorbiaceae	5	7	3	insect	yes
Euphorbia sp	NA	NA	4	11	8	insect	yes
Euphrasia officinalis	*Euphrasia officinalis* L., 1753	Orobanchaceae	6	9	4	insect & self	yes
Fagopyrum esculentum	*Fagopyrum esculentum* Moench, 1794	Polygonaceae	7	9	3	insect	yes
Fagus sylvatica	*Fagus sylvatica* L., 1753	Fagaceae	4	5	2	wind	no
Fallopia convolvulus	*Fallopia convolvulus* (L.) A.Love, 1970	Polygonaceae	7	10	4	insect & self	yes

Continued on next page

Table B.2 List of the 585 plant species and their functional traits – continued from previous page

Taxa	Complete name	Family	Beginning of flowering (month)	End of flowering (month)	Flowering duration (number of months)	Pollen vector	Entomophilous species
Festuca arundinacea	*Festuca arundinacea* Schreb., 1771	Poaceae	6	7	2	wind	no
Festuca heterophylla	*Festuca heterophylla* Lam., 1779	Poaceae	5	7	3	wind	no
Festuca marginata	*Festuca marginata* (Hack.) K.Richt., 1890	Poaceae	5	7	3	wind	no
Festuca nigrescens	*Festuca nigrescens* Lam., 1788	Poaceae	7	8	2	wind	no
Festuca ovina	*Festuca ovina* L., 1753	Poaceae	5	8	4	wind	no
Festuca pratensis	*Festuca pratensis* Thuill., 1799	Poaceae	5	7	3	wind	no
Festuca rubra	*Festuca rubra* L., 1753	Poaceae	5	7	3	wind	no
Festuca sp	NA	NA	5	7	4	wind	no
Ficaria verna	*Ficaria verna* Huds., 1762	Ranunculaceae	3	5	3	insect	yes
Filago germanica	*Filago germanica* L., 1763	Asteraceae	7	9	3	insect & self	yes
Filipendula vulgaris	*Filipendula vulgaris* Moench, 1794	Rosaceae	5	7	3	insect & wind	yes
Fragaria vesca	*Fragaria vesca* L., 1753	Rosaceae	4	6	3	insect & self	yes
Frangula alnus	*Frangula alnus* Mill., 1768	Rhamnaceae	4	7	4	insect	yes
Fraxinus angustifolia	*Fraxinus angustifolia* Vahl, 1804	Oleaceae	4	5	2	wind	no
Fraxinus excelsior	*Fraxinus excelsior* L., 1753	Oleaceae	4	5	2	wind	no
Fraxinus sp	NA	NA	4	5	2	wind	no
Fumaria officinalis	*Fumaria officinalis* L., 1753	Papaveraceae	4	9	6	insect	yes
Galactites tomentosus	*Galactites tomentosus* Moench, 1794	Asteraceae	5	8	4	insect	yes
Galega officinalis	*Galega officinalis* L., 1753	Fabaceae	6	8	3	insect	yes
Galeopsis ladanum	*Galeopsis ladanum* L., 1753	Lamiaceae	7	10	4	insect	yes
Galium aparine	*Galium aparine* L., 1753	Rubiaceae	6	10	5	insect & self	yes
Galium debile	*Galium debile* Desv., 1818	Rubiaceae	5	7	3	insect	yes
Galium divaricatum	*Galium divaricatum* Pourr. ex Lam., 1788	Rubiaceae	5	7	3	insect	yes
Galium mollugo	*Galium mollugo* L., 1753	Rubiaceae	6	8	3	insect	yes
Galium palustre	*Galium palustre* L., 1753	Rubiaceae	5	8	4	insect & self	yes
Galium verum	*Galium verum* L., 1753	Rubiaceae	6	9	4	insect	yes
Gaudinia fragilis	*Gaudinia fragilis* (L.) P.Beauv., 1812	Poaceae	4	8	5	wind	no
Genista tinctoria	*Genista tinctoria* L., 1753	Fabaceae	5	8	4	insect	yes
Geranium columbinum	*Geranium columbinum* L., 1753	Geraniaceae	5	8	4	self & insect	yes
Geranium dissectum	*Geranium dissectum* L., 1755	Geraniaceae	5	8	4	insect & self	yes
Geranium molle	*Geranium molle* L., 1753	Geraniaceae	4	9	6	insect & self	yes
Geranium nodosum	*Geranium nodosum* L., 1753	Geraniaceae	5	9	5	insect	yes
Geranium pusillum	*Geranium pusillum* L., 1759	Geraniaceae	5	9	5	insect & self	yes
Geranium robertianum	*Geranium robertianum* L., 1753	Geraniaceae	4	9	6	insect & self	yes
Geranium rotundifolium	*Geranium rotundifolium* L., 1753	Geraniaceae	4	9	6	insect & self	yes
Geranium sp	NA	NA	5	9	5	insect & self	yes
Geum urbanum	*Geum urbanum* L., 1753	Rosaceae	5	9	5	insect & self	yes
Gladiolus illyricus	*Gladiolus illyricus* W.D.J.Koch, 1838	Iridaceae	6	8	3	insect	yes
Gladiolus italicus	*Gladiolus italicus* Mill., 1768	Iridaceae	5	6	2	insect	yes
Gladiolus sp	NA	NA	5	6	2	insect	yes
Glechoma hederacea	*Glechoma hederacea* L., 1753	Lamiaceae	3	5	3	insect	yes
Glycine max	*Glycine max* (L.) Merr., 1917	Fabaceae	8	9	1	insect	yes
Hainardia cylindrica	*Hainardia cylindrica* (Willd.) Greuter, 1967	Poaceae	4	6	3	wind	no

Continued on next page

Table B.2 List of the 585 plant species and their functional traits – continued from previous page

Taxa	Complete name	Family	Beginning of flowering (month)	End of flowering (month)	Flowering duration (number of months)	Pollen vector	Entomophilous species
Hedera helix	*Hedera helix* L., 1753	Araliaceae	9	10	2	insect	yes
Helianthemum nummularium	*Helianthemum nummularium* (L.) Mill., 1768	Cistaceae	5	9	5	insect	yes
Helianthus annuus	*Helianthus annuus* L., 1753	Asteraceae	7	10	2	insect	yes
Helictotrichon sedenense	*Helictotrichon sedenense* (Clarion ex DC.) Holub, 1970	Poaceae	6	8	3	wind	no
Helleborus foetidus	*Helleborus foetidus* L., 1753	Ranunculaceae	1	5	5	insect	yes
Helleborus viridis	*Helleborus viridis* L., 1753	Ranunculaceae	3	4	2	insect	yes
Helminthotheca echioides	*Helminthotheca echioides* (L.) Holub, 1973	Asteraceae	6	9	4	insect	yes
Hieracium pilosella	*Hieracium pilosella* L., 1753	Asteraceae	5	10	6	insect & self	yes
Hieracium sp	NA	NA	6	9	4	insect	yes
Hieracium vulgatum	*Hieracium vulgatum* Fr., 1819	Asteraceae	6	8	3	insect	yes
Himantoglossum hircinum	*Himantoglossum hircinum* (L.) Spreng., 1826	Orchidaceae	5	7	3	insect	yes
Hippocrepis comosa	*Hippocrepis comosa* L., 1753	Fabaceae	4	7	4	insect	yes
Holcus lanatus	*Holcus lanatus* L., 1753	Poaceae	5	8	4	wind	no
Holcus mollis	*Holcus mollis* L., 1759	Poaceae	6	9	4	wind	no
Holcus sp	NA	NA	5	8	4	wind	no
Hordeum murinum	*Hordeum murinum* L., 1753	Poaceae	5	8	4	self & wind	no
Hordeum sp	NA	NA	5	8	4	self & wind	no
Humulus lupulus	*Humulus lupulus* L., 1753	Cannabaceae	6	9	4	wind	no
Hypericum androsaemum	*Hypericum androsaemum* L., 1753	Hypericaceae	6	8	3	insect	yes
Hypericum hirsutum	*Hypericum hirsutum* L., 1753	Hypericaceae	6	9	4	insect	yes
Hypericum humifusum	*Hypericum humifusum* L., 1753	Hypericaceae	6	9	4	insect & self	yes
Hypericum perforatum	*Hypericum perforatum* L., 1753	Hypericaceae	6	9	4	insect	yes
Hypericum pulchrum	*Hypericum pulchrum* L., 1753	Hypericaceae	6	8	3	insect & self	yes
Hypericum tetrapterum	*Hypericum tetrapterum* Fr., 1823	Hypericaceae	6	9	4	insect & self	yes
Hypochaeris maculata	*Hypochaeris maculata* L., 1753	Asteraceae	6	6	1	insect	yes
Hypochaeris radicata	*Hypochaeris radicata* L., 1753	Asteraceae	5	9	5	insect	yes
Ilex aquifolium	*Ilex aquifolium* L., 1753	Aquifoliaceae	5	6	2	insect	yes
Inula conyza	*Inula conyza* DC., 1836	Asteraceae	7	9	3	insect	yes
Iris sp	NA	NA	4	8	5	insect	yes
Juglans regia	*Juglans regia* L., 1753	Juglandaceae	4	5	2	wind	no
Juncus bufonius	*Juncus bufonius* L., 1753	Juncaceae	5	9	5	wind & self	no
Juncus conglomeratus	*Juncus conglomeratus* L., 1753	Juncaceae	6	8	3	wind & self & insect	yes
Juncus effusus	*Juncus effusus* L., 1753	Juncaceae	6	9	4	wind	no
Juncus sp	NA	NA	5	9	5	wind & self & insect	yes
Juniperus communis	*Juniperus communis* L., 1753	Cupressaceae	4	5	2	wind	no
Kickxia elatine	*Kickxia elatine* (L.) Dumort., 1827	Plantaginaceae	6	10	5	self	no
Kickxia sp	NA	NA	6	10	5	self	no
Kickxia spuria	*Kickxia spuria* (L.) Dumort., 1827	Plantaginaceae	6	10	5	self	no
Knautia arvensis	*Knautia arvensis* (L.) Coult., 1828	Caprifoliaceae	6	8	3	insect	yes
Knautia dipsacifolia	*Knautia dipsacifolia* (Host) Kreutzer, 1840	Caprifoliaceae	6	9	4	insect	yes

Continued on next page

Table B.2 List of the 585 plant species and their functional traits – continued from previous page

Taxa	Complete name	Family	Beginning of flowering (month)	End of flowering (month)	Flowering duration (number of months)	Pollen vector	Entomophilous species
Knautia integrifolia	*Knautia integrifolia* (L.) Bertol., 1836	Caprifoliaceae	5	6	2	insect	yes
Lactuca saligna	*Lactuca saligna* L., 1753	Asteraceae	6	8	3	insect & self	yes
Lactuca serriola	*Lactuca serriola* L., 1756	Asteraceae	7	8	2	insect & self	yes
Lactuca sp	NA	NA	7	8	2	insect & self	yes
Lamium maculatum	*Lamium maculatum* (L.) L., 1763	Lamiaceae	4	10	7	insect	yes
Lamium purpureum	*Lamium purpureum* L., 1753	Lamiaceae	3	9	7	insect	yes
Lamium sp	NA	NA	4	9	6	insect	yes
Lapsana communis	*Lapsana communis* L., 1753	Asteraceae	6	8	3	insect & self	yes
Lathraea clandestina	*Lathraea clandestina* L., 1753	Orobanchaceae	3	5	3	insect & self	yes
Lathyrus annuus	*Lathyrus annuus* L., 1753	Fabaceae	5	6	2	insect	yes
Lathyrus aphaca	*Lathyrus aphaca* L., 1753	Fabaceae	5	7	3	insect & self	yes
Lathyrus hirsutus	*Lathyrus hirsutus* L., 1753	Fabaceae	5	7	3	insect & self	yes
Lathyrus linifolius	*Lathyrus linifolius* (Reichard) Bassler, 1971	Fabaceae	4	6	3	insect	yes
Lathyrus niger	*Lathyrus niger* (L.) Bernh., 1800	Fabaceae	5	7	3	insect	yes
Lathyrus nissolia	*Lathyrus nissolia* L., 1753	Fabaceae	5	7	3	insect & self	yes
Lathyrus pratensis	*Lathyrus pratensis* L., 1753	Fabaceae	5	8	4	insect	yes
Lathyrus sp	NA	NA	5	7	3	insect	yes
Lathyrus sylvestris	*Lathyrus sylvestris* L., 1753	Fabaceae	6	8	3	insect	yes
Laurus nobilis	*Laurus nobilis* L., 1753	Lauraceae	3	5	3	insect	yes
Legousia speculum-veneris	*Legousia speculum-veneris* (L.) Chaix, 1785	Campanulaceae	5	7	3	insect & self	yes
Leontodon hispidus	*Leontodon hispidus* L., 1753	Asteraceae	5	9	5	insect	yes
Leontodon sp	NA	NA	5	9	5	insect	yes
Lepidium campestre	*Lepidium campestre* (L.) W.T.Aiton, 1812	Brassicaceae	6	7	2	self	no
Lepidium draba	*Lepidium draba* L., 1753	Brassicaceae	4	7	4	insect & self	yes
Leucanthemum vulgare	*Leucanthemum vulgare* Lam., 1779	Asteraceae	5	8	4	insect	yes
Ligustrum japonicum	*Ligustrum japonicum* Thunb., 1780	Oleaceae	4	8	5	insect	yes
Ligustrum vulgare	*Ligustrum vulgare* L., 1753	Oleaceae	5	7	3	insect & self	yes
Linum bienne	*Linum bienne* Mill., 1768	Linaceae	5	9	5	insect & self	yes
Linum catharticum	*Linum catharticum* L., 1753	Linaceae	6	7	2	insect & self	yes
Linum perenne	*Linum perenne* auct. non L., 1753, sensu Vill., 1787	Linaceae	5	8	4	insect	yes
Linum usitatissimum	*Linum usitatissimum* L., 1753	Linaceae	4	7	4	insect	yes
Lipandra polysperma	*Lipandra polysperma* (L.) S.Fuentes, Uotila & Borsch, 2012	Amaranthaceae	7	9	3	self	no
Lithospermum officinale	*Lithospermum officinale* L., 1753	Boraginaceae	5	7	3	insect & self	yes
Lolium multiflorum	*Lolium multiflorum* Lam., 1779	Poaceae	5	8	4	wind	no
Lolium perenne	*Lolium perenne* L., 1753	Poaceae	5	10	6	wind	no
Lolium sp	NA	NA	5	10	6	wind	no
Lonicera periclymenum	*Lonicera periclymenum* L., 1753	Caprifoliaceae	6	9	4	insect	yes
Lonicera xylosteum	*Lonicera xylosteum* L., 1753	Caprifoliaceae	5	6	2	insect	yes
Lotus angustissimus	*Lotus angustissimus* L., 1753	Fabaceae	5	7	3	insect	yes
Lotus corniculatus	*Lotus corniculatus* L., 1753	Fabaceae	5	9	5	insect	yes
Luzula campestris	*Luzula campestris* (L.) DC., 1805	Juncaceae	4	6	3	wind & self & insect	yes
Luzula forsteri	*Luzula forsteri* (Sm.) DC., 1806	Juncaceae	3	5	3	wind	no

Continued on next page

Table B.2 List of the 585 plant species and their functional traits – continued from previous page

Taxa	Complete name	Family	Beginning of flowering (month)	End of flowering (month)	Flowering duration (number of months)	Pollen vector	Entomophilous species
Luzula multiflora	*Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej., 1811	Juncaceae	5	6	2	wind & insect	yes
Luzula pilosa	*Luzula pilosa* (L.) Willd., 1809	Juncaceae	3	5	3	wind	no
Luzula sp	NA	NA	4	6	3	wind & self & insect	yes
Lychnis flos-cuculi	*Lychnis flos-cuculi* L., 1753	Caryophyllaceae	5	7	3	insect	yes
Lychnis sp	NA	NA	5	7	3	insect	yes
Lycopus europaeus	*Lycopus europaeus* L., 1753	Lamiaceae	7	9	3	insect	yes
Lysimachia arvensis	*Lysimachia arvensis* (L.) U.Manns & Anderb., 2009	Primulaceae	5	11	7	insect & self	yes
Lysimachia foemina	*Lysimachia foemina* (Mill.) U.Manns & Anderb., 2009	Primulaceae	5	11	7	insect	yes
Lysimachia nummularia	*Lysimachia nummularia* L., 1753	Primulaceae	6	8	3	insect	yes
Lysimachia sp	NA	NA	5	11	7	insect	yes
Malus sp	NA	NA	5	5	1	insect	yes
Malus sylvestris	*Malus sylvestris* Mill., 1768	Rosaceae	5	5	1	insect	yes
Malva sp	NA	NA	6	9	4	insect	yes
Malva sylvestris	*Malva sylvestris* L., 1753	Malvaceae	6	9	4	insect	yes
Matricaria chamomilla	*Matricaria chamomilla* L., 1753	Asteraceae	5	9	5	insect & self	yes
Matricaria discoidea	*Matricaria discoidea* DC., 1838	Asteraceae	6	11	6	insect & self	yes
Matricaria sp	NA	NA	6	10	5	insect & self	yes
Medicago arabica	*Medicago arabica* (L.) Huds., 1762	Fabaceae	5	7	3	insect	yes
Medicago lupulina	*Medicago lupulina* L., 1753	Fabaceae	4	10	7	insect & self	yes
Medicago minima	*Medicago minima* (L.) L., 1754	Fabaceae	5	6	2	insect & self	yes
Medicago orbicularis	*Medicago orbicularis* (L.) Bartal., 1776	Fabaceae	5	7	3	insect	yes
Medicago polymorpha	*Medicago polymorpha* L., 1753	Fabaceae	5	8	4	self	no
Medicago sativa	*Medicago sativa* L., 1753	Fabaceae	6	9	4	insect	yes
Medicago sp	NA	NA	4	10	7	insect & self	yes
Melampyrum cristatum	*Melampyrum cristatum* L., 1753	Orobanchaceae	5	8	4	insect	yes
Melica uniflora	*Melica uniflora* Retz., 1779	Poaceae	5	7	3	wind	no
Melissa officinalis	*Melissa officinalis* L., 1753	Lamiaceae	6	9	4	insect	yes
Mentha arvensis	*Mentha arvensis* L., 1753	Lamiaceae	7	10	4	insect	yes
Mentha sp	NA	NA	7	9	3	insect	yes
Mentha suaveolens	*Mentha suaveolens* Ehrh., 1792	Lamiaceae	7	9	3	insect	yes
Mercurialis annua	*Mercurialis annua* L., 1753	Euphorbiaceae	4	11	8	wind	no
Mercurialis perennis	*Mercurialis perennis* L., 1753	Euphorbiaceae	4	6	3	wind	no
Mercurialis sp	NA	NA	4	8	5	wind	no
Milium effusum	*Milium effusum* L., 1753	Poaceae	5	8	4	wind	no
Moehringia trinervia	*Moehringia trinervia* (L.) Clairv., 1811	Caryophyllaceae	5	7	3	insect & self	yes
Molinia caerulea	*Molinia caerulea* (L.) Moench, 1794	Poaceae	7	10	4	wind	no
Muscari comosum	*Muscari comosum* (L.) Mill., 1768	Asparagaceae	4	7	4	insect	yes
Muscari sp	NA	NA	4	7	4	insect	yes
Myagrum perfoliatum	*Myagrum perfoliatum* L., 1753	Brassicaceae	5	7	3	insect	yes
Myosotis arvensis	*Myosotis arvensis* (L.) Hill, 1764	Boraginaceae	4	9	6	insect & self	yes
Myosotis discolor	*Myosotis discolor* Pers., 1797	Boraginaceae	5	9	5	insect	yes
Myosotis ramosissima	*Myosotis ramosissima* Rochel, 1814	Boraginaceae	4	6	3	insect & self	yes

Continued on next page

Table B.2 List of the 585 plant species and their functional traits – continued from previous page

Taxa	Complete name	Family	Beginning of flowering (month)	End of flowering (month)	Flowering duration (number of months)	Pollen vector	Entomophilous species
Myosotis sp	NA	NA	4	8	5	insect & self	yes
Neotinea ustulata	*Neotinea ustulata* (L.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase, 1997	Orchidaceae	4	7	4	insect	yes
Nigella damascena	*Nigella damascena* L., 1753	Ranunculaceae	6	7	2	insect & self	yes
Oenanthe fistulosa	*Oenanthe fistulosa* L., 1753	Apiaceae	7	9	3	insect	yes
Oenanthe pimpinelloides	*Oenanthe pimpinelloides* L., 1753	Apiaceae	6	7	2	insect	yes
Oenanthe sp	NA	NA	6	9	4	insect	yes
Onobrychis viciifolia	*Onobrychis viciifolia* Scop., 1772	Fabaceae	5	8	4	insect	yes
Ononis natrix	*Ononis natrix* L., 1753	Fabaceae	5	7	3	insect	yes
Ononis reclinata	*Ononis reclinata* L., 1763	Fabaceae	5	7	3	insect	yes
Ononis repens	*Ononis repens* L., 1753	Fabaceae	6	9	4	insect	yes
Ononis sp	NA	NA	5	9	5	insect	yes
Ononis spinosa	*Ononis spinosa* L., 1753	Fabaceae	6	8	3	insect	yes
Ophioglossum vulgatum	*Ophioglossum vulgatum* L., 1753	Ophioglossaceae	5	7	3	water	no
Ophrys apifera	*Ophrys apifera* Huds., 1762	Orchidaceae	5	7	3	insect & self	yes
Ophrys aranifera	*Ophrys aranifera* Huds., 1778	Orchidaceae	4	5	2	insect	yes
Ophrys occidentalis	*Ophrys occidentalis* (Scappat.) Scappat. & M.Demange, 2005	Orchidaceae	4	5	2	insect	yes
Ophrys scolopax	*Ophrys scolopax* Cav., 1793	Orchidaceae	3	5	3	insect	yes
Ophrys sp	NA	NA	3	7	5	insect & self	yes
Orchis anthropophora	*Orchis anthropophora* (L.) All., 1785	Orchidaceae	4	6	3	insect	yes
Orchis morio	*Orchis morio* L., 1753	Orchidaceae	4	6	3	insect	yes
Orchis purpurea	*Orchis purpurea* Huds., 1762	Orchidaceae	4	6	3	insect	yes
Origanum vulgare	*Origanum vulgare* L., 1753	Lamiaceae	7	9	3	insect	yes
Ornithogalum umbellatum	*Ornithogalum umbellatum* L., 1753	Asparagaceae	4	6	3	insect & self	yes
Orobanche gracilis	*Orobanche gracilis* Sm., 1798	Orobanchaceae	5	8	4	insect & self	yes
Orobanche lutea	*Orobanche lutea* Baumg., 1816	Orobanchaceae	5	7	3	insect & self	yes
Orobanche minor	*Orobanche minor* Sm., 1797	Orobanchaceae	5	es	4	insect	yes
Orobanche rapum-genistae	*Orobanche rapum-genistae* Thuill., 1799	Orobanchaceae	5	6	2	insect	yes
Orobanche sp	NA	NA	5	8	4	insect & self	yes
Panicum sp	NA	NA	7	10	4	wind	no
Papaver rhoeas	*Papaver rhoeas* L., 1753	Papaveraceae	5	7	3	insect	yes
Papaver sp	NA	NA	5	7	3	insect	yes
Persicaria lapathifolia	*Persicaria lapathifolia* (L.) Delarbre, 1800	Polygonaceae	7	9	3	self	no
Persicaria maculosa	*Persicaria maculosa* Gray, 1821	Polygonaceae	7	9	3	insect & self	yes
Peucedanum cervaria	*Peucedanum cervaria* (L.) Lapeyr., 1813	Apiaceae	7	10	4	insect	yes
Phalaris paradoxa	*Phalaris paradoxa* L., 1763	Poaceae	4	7	4	wind	no
Phleum pratense	*Phleum pratense* L., 1753	Poaceae	7	7	1	wind & self & insect	yes
Phyteuma spicatum	*Phyteuma spicatum* L., 1753	Campanulaceae	6	8	3	insect & self	yes
Picris echioides	*Picris echioides* L., 1753	Asteraceae	6	9	4	insect & self	yes
Picris hieracioides	*Picris hieracioides* L., 1753	Asteraceae	7	9	3	insect	yes

Continued on next page

Table B.2 List of the 585 plant species and their functional traits – continued from previous page

Taxa	Complete name	Family	Beginning of flowering (month)	End of flowering (month)	Flowering duration (number of months)	Pollen vector	Entomophilous species
Picris sp	NA	NA	7	9	3	insect	yes
Pilosella officinarum	*Pilosella officinarum* F.W.Schultz & Sch.Bip., 1862	Asteraceae	5	9	5	insect & self	yes
Pimpinella sp	NA	NA	6	9	4	insect	yes
Plantago lanceolata	*Plantago lanceolata* L., 1753	Plantaginaceae	4	10	7	wind & insect	yes
Plantago major	*Plantago major* L., 1753	Plantaginaceae	5	11	7	wind & self	no
Plantago media	*Plantago media* L., 1753	Plantaginaceae	5	9	5	wind & insect	yes
Plantago sp	NA	NA	5	10	6	wind & insect	yes
Poa annua	*Poa annua* L., 1753	Poaceae	1	12	12	wind	no
Poa bulbosa	*Poa bulbosa* L., 1753	Poaceae	4	6	3	wind	no
Poa pratensis	*Poa pratensis* L., 1753	Poaceae	5	8	4	wind & self	no
Poa sp	NA	NA	4	8	5	wind & self	no
Poa trivialis	*Poa trivialis* L., 1753	Poaceae	4	7	4	wind	no
Polygala vulgaris	*Polygala vulgaris* L., 1753	Polygalaceae	5	9	5	insect & self	yes
Polygonum aviculare	*Polygonum aviculare* L., 1753	Polygonaceae	5	11	7	insect & self	yes
Polygonum persicaria	*Polygonum persicaria* L., 1753	Polygonaceae	7	10	4	self	no
Polygonum sp	NA	NA	6	10	5	insect & self	yes
Polypodium vulgare	*Polypodium vulgare* L., 1753	Polypodiaceae	8	9	2	self & water	no
Polystichum setiferum	*Polystichum setiferum* (Forssk.) T.Moore ex Woyn., 1913	Dryopteridaceae	7	8	2	water	no
Populus deltoides	*Populus deltoides* Bartram ex Marshall, 1785	Salicaceae	3	4	2	wind	no
Populus nigra	*Populus nigra* L., 1753	Salicaceae	3	4	2	wind	no
Populus sp	NA	NA	3	4	2	wind	no
Populus tremula	*Populus tremula* L., 1753	Salicaceae	3	4	2	wind	no
Potentilla erecta	*Potentilla erecta* (L.) Raeusch., 1797	Rosaceae	5	8	4	insect	yes
Potentilla montana	*Potentilla montana* Brot., 1804	Rosaceae	5	6	2	insect	yes
Potentilla reptans	*Potentilla reptans* L., 1753	Rosaceae	6	10	5	insect	yes
Potentilla sp	NA	NA	5	10	6	insect	yes
Potentilla sterilis	*Potentilla sterilis* (L.) Garcke, 1856	Rosaceae	3	5	3	insect & self	yes
Poterium sanguisorba	*Poterium sanguisorba* L., 1753	Rosaceae	5	9	5	wind & self	no
Prunella laciniata	*Prunella laciniata* (L.) L., 1763	Lamiaceae	6	8	3	insect	yes
Prunella sp	NA	NA	6	9	4	insect	yes
Prunella vulgaris	*Prunella vulgaris* L., 1753	Lamiaceae	6	9	4	insect	yes
Prunus avium	*Prunus avium* (L.) L., 1755	Rosaceae	4	5	2	insect & self	yes
Prunus cerasifera	*Prunus cerasifera* Ehrh., 1784	Rosaceae	4	6	3	insect	yes
Prunus cerasus	*Prunus cerasus* L., 1753	Rosaceae	4	5	2	insect	yes
Prunus domestica	*Prunus domestica* L., 1753	Rosaceae	3	4	2	insect & self	yes
Prunus laurocerasus	*Prunus laurocerasus* L., 1753	Rosaceae	6	6	1	insect	yes
Prunus sp	NA	NA	4	6	3	insect & self	yes
Prunus spinosa	*Prunus spinosa* L., 1753	Rosaceae	4	4	1	insect	yes
Pseudotsuga menziesii	*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, 1950	Pinaceae	3	4	0	wind	no
Pteridium aquilinum	*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, 1879	Dennstaedtiaceae	7	10	4	water	no
Pulicaria dysenterica	*Pulicaria dysenterica* (L.) Gaertn., 1791	Asteraceae	7	9	3	insect	yes
Pulmonaria affinis	*Pulmonaria affinis* Jord., 1854	Boraginaceae	4	5	2	insect	yes

Continued on next page

Table B.2 List of the 585 plant species and their functional traits – continued from previous page

Taxa	Complete name	Family	Beginning of flowering (month)	End of flowering (month)	Flowering duration (number of months)	Pollen vector	Entomophilous species
Pyracantha pauciflora	*Pyracantha pauciflora* (Poir.) M.Roem., 1847	Rosaceae	5	5	1	insect	yes
Pyrus communis	*Pyrus communis* L., 1753	Rosaceae	4	5	2	insect	yes
Pyrus sp	NA	NA	4	5	2	insect	yes
Quercus pubescens	*Quercus pubescens* Brot., 1804	Fagaceae	4	5	2	wind	no
Quercus robur	*Quercus robur* L., 1753	Fagaceae	4	5	2	wind	no
Quercus sp	NA	NA	4	5	2	wind	no
Ranunculus acris	*Ranunculus acris* L., 1753	Ranunculaceae	5	9	5	insect	yes
Ranunculus arvensis	*Ranunculus arvensis* L., 1753	Ranunculaceae	5	7	3	insect	yes
Ranunculus auricomus	*Ranunculus auricomus* L., 1753	Ranunculaceae	4	6	3	insect	yes
Ranunculus bulbosus	*Ranunculus bulbosus* L., 1753	Ranunculaceae	3	9	7	insect & self	yes
Ranunculus nemorosus	*Ranunculus nemorosus* DC., 1817	Ranunculaceae	5	7	3	insect	yes
Ranunculus parviflorus	*Ranunculus parviflorus* L., 1758	Ranunculaceae	4	6	3	insect	yes
Ranunculus repens	*Ranunculus repens* L., 1753	Ranunculaceae	5	9	5	insect & self	yes
Ranunculus sardous	*Ranunculus sardous* Crantz, 1763	Ranunculaceae	6	10	5	insect & self	yes
Ranunculus sp	NA	NA	5	7	3	insect & self	yes
Raphanus raphanistrum	*Raphanus raphanistrum* L., 1753	Brassicaceae	5	9	5	insect & self	yes
Rapistrum rugosum	*Rapistrum rugosum* (L.) All., 1785	Brassicaceae	5	10	6	insect	yes
Rhamnus alaternus	*Rhamnus alaternus* L., 1753	Rhamnaceae	3	4	2	wind	no
Rhinanthus angustifolius	*Rhinanthus angustifolius* C.C.Gmel., 1806	Orobanchaceae	6	9	4	insect	yes
Rhinanthus minor	*Rhinanthus minor* L., 1756	Orobanchaceae	5	8	4	insect	yes
Rhinanthus sp	NA	NA	5	9	5	insect	yes
Robinia pseudoacacia	*Robinia pseudoacacia* L., 1753	Fabaceae	5	6	2	insect	yes
Rosa arvensis	*Rosa arvensis* Huds., 1762	Rosaceae	5	7	3	insect	yes
Rosa canina	*Rosa canina* L., 1753	Rosaceae	6	7	2	insect & self	yes
Rosa pervirens	*Rosa pervirens* Gren. ex Tourlet, 1908	Rosaceae	6	7	2	insect	yes
Rosa sp	NA	NA	5	7	3	insect & self	yes
Rubia peregrina	*Rubia peregrina* L., 1753	Rubiaceae	5	8	4	insect	yes
Rubus fruticosus	*Rubus fruticosus* L., 1753	Rosaceae	6	6	1	insect & self	yes
Rubus sp	NA	NA	6	6	1	insect & self	yes
Rubus ulmifolius	*Rubus ulmifolius* Schott, 1818	Rosaceae	6	8	3	insect	yes
Rumex acetosa	*Rumex acetosa* L., 1753	Polygonaceae	5	9	5	wind	no
Rumex acetosella	*Rumex acetosella* L., 1753	Polygonaceae	4	9	6	wind	no
Rumex conglomeratus	*Rumex conglomeratus* Murray, 1770	Polygonaceae	6	9	4	wind	no
Rumex crispus	*Rumex crispus* L., 1753	Polygonaceae	7	9	3	wind	no
Rumex longifolius	*Rumex longifolius* DC., 1815	Polygonaceae	6	7	2	wind	no
Rumex obtusifolius	*Rumex obtusifolius* L., 1753	Polygonaceae	6	9	4	wind	no
Rumex pulcher	*Rumex pulcher* L., 1753	Polygonaceae	5	9	5	wind	no
Rumex sanguineus	*Rumex sanguineus* L., 1753	Polygonaceae	6	8	3	wind	no
Rumex sp	NA	NA	4	9	6	wind	no
Ruscus aculeatus	*Ruscus aculeatus* L., 1753	Asparagaceae	9	4	6	insect	yes
Salix alba	*Salix alba* L., 1753	Salicaceae	3	4	2	insect	yes
Salix aurita	*Salix aurita* L., 1753	Salicaceae	3	4	2	insect	yes
Salix caprea	*Salix caprea* L., 1753	Salicaceae	3	4	2	insect	yes
Salix cinerea	*Salix cinerea* L., 1753	Salicaceae	3	4	2	insect	yes

Continued on next page

Table B.2 List of the 585 plant species and their functional traits – continued from previous page

Taxa	Complete name	Family	Beginning of flowering (month)	End of flowering (month)	Flowering duration (number of months)	Pollen vector	Entomophilous species
Salvia sp	NA	NA	3	9	7	insect	yes
Salvia verbenaca	*Salvia verbenaca* L., 1753	Lamiaceae	3	9	7	insect	yes
Sambucus ebulus	*Sambucus ebulus* L., 1753	Adoxaceae	6	8	3	insect	yes
Sambucus nigra	*Sambucus nigra* L., 1753	Adoxaceae	6	6	1	insect & self	yes
Sanguisorba minor	*Sanguisorba minor* Scop., 1771	Rosaceae	5	8	4	wind	no
Sanicula europaea	*Sanicula europaea* L., 1753	Apiaceae	5	7	3	insect	yes
Saponaria officinalis	*Saponaria officinalis* L., 1753	Caryophyllaceae	6	9	4	insect & self	yes
Saxifraga granulata	*Saxifraga granulata* L., 1753	Saxifragaceae	4	6	3	insect	yes
Scabiosa columbaria	*Scabiosa columbaria* L., 1753	Caprifoliaceae	6	10	5	insect	yes
Scandix pecten-veneris	*Scandix pecten-veneris* L., 1753	Apiaceae	5	7	3	insect & self	yes
Schedonorus arundinaceus	*Schedonorus arundinaceus* (Schreb.) Dumort., 1824	Poaceae	5	7	3	wind	no
Scilla lilio-hyacinthus	*Scilla lilio-hyacinthus* L., 1753	Asparagaceae	4	6	3	insect	yes
Scilla verna	*Scilla verna* Huds., 1778	Asparagaceae	4	6	3	insect	yes
Scirpus palustris	*Scirpus palustris* L., 1753	Cyperaceae	5	9	5	wind	no
Scrophularia nodosa	*Scrophularia nodosa* L., 1753	Scrophulariaceae	6	9	4	insect	yes
Senecio jacobaea	*Senecio jacobaea* L., 1753	Asteraceae	6	10	5	insect	yes
Senecio vulgaris	*Senecio vulgaris* L., 1753	Asteraceae	1	12	12	insect & self	yes
Serapias lingua	*Serapias lingua* L., 1753	Orchidaceae	6	7	2	insect	yes
Serapias vomeracea	*Serapias vomeracea* (Burm.f.) Briq., 1910	Orchidaceae	4	6	3	insect & wind	yes
Serratula tinctoria	*Serratula tinctoria* L., 1753	Asteraceae	7	9	3	insect	yes
Setaria italica	*Setaria italica* (L.) P.Beauv., 1812	Poaceae	6	9	4	self & wind	no
Setaria pumila	*Setaria pumila* (Poir.) Roem. & Schult., 1817	Poaceae	6	9	4	wind	no
Setaria sp	NA	NA	6	9	4	self & wind	no
Sherardia arvensis	*Sherardia arvensis* L., 1753	Rubiaceae	5	10	6	insect & self	yes
Silene latifolia	*Silene latifolia* Poir., 1789	Caryophyllaceae	4	6	3	insect	yes
Silene nutans	*Silene nutans* L., 1753	Caryophyllaceae	5	7	3	insect & self	yes
Silene sp	NA	NA	4	7	4	insect & self	yes
Silene vulgaris	*Silene vulgaris* (Moench) Garcke, 1869	Caryophyllaceae	4	7	4	insect	yes
Silybum marianum	*Silybum marianum* (L.) Gaertn., 1791	Asteraceae	6	8	3	insect & self	yes
Sinapis alba	*Sinapis alba* L., 1753	Brassicaceae	6	7	2	insect	yes
Sinapis arvensis	*Sinapis arvensis* L., 1753	Brassicaceae	6	10	5	insect	yes
Sinapis sp	NA	NA	6	10	5	insect & self	yes
Sison amomum	*Sison amomum* L., 1753	Apiaceae	7	9	3	insect	yes
Sison segetum	*Sison segetum* L., 1753	Apiaceae	7	9	3	insect	yes
Solanum dulcamara	*Solanum dulcamara* L., 1753	Solanaceae	6	9	4	insect	yes
Solanum nigrum	*Solanum nigrum* L., 1753	Solanaceae	6	11	6	insect & self	yes
Solanum sp	NA	NA	6	10	5	insect	yes
Solanum villosum	*Solanum villosum* Mill., 1768	Solanaceae	6	10	5	insect	yes
Sonchus asper	*Sonchus asper* (L.) Hill, 1769	Asteraceae	6	10	5	insect	yes
Sonchus oleraceus	*Sonchus oleraceus* L., 1753	Asteraceae	6	10	5	self	no
Sonchus sp	NA	NA	6	10	5	insect & self	yes
Sorbus domestica	*Sorbus domestica* L., 1753	Rosaceae	4	6	3	insect	yes
Sorbus torminalis	*Sorbus torminalis* (L.) Crantz, 1763	Rosaceae	5	5	1	insect	yes

Continued on next page

Table B.2 List of the 585 plant species and their functional traits – continued from previous page

Taxa	Complete name	Family	Beginning of flowering (month)	End of flowering (month)	Flowering duration (number of months)	Pollen vector	Entomophilous species
Spartium junceum	*Spartium junceum* L., 1753	Fabaceae	5	8	4	insect	yes
Stachys officinalis	*Stachys officinalis* (L.) Trevis., 1842	Lamiaceae	6	9	4	insect & self	yes
Stachys sylvatica	*Stachys sylvatica* L., 1753	Lamiaceae	6	9	4	insect & self	yes
Stellaria graminea	*Stellaria graminea* L., 1753	Caryophyllaceae	6	7	2	insect	yes
Stellaria holostea	*Stellaria holostea* L., 1753	Caryophyllaceae	4	6	3	insect & self	yes
Stellaria media	*Stellaria media* (L.) Vill., 1789	Caryophyllaceae	1	12	12	insect	yes
Succisa pratensis	*Succisa pratensis* Moench, 1794	Caprifoliaceae	7	10	4	insect	yes
Symphytum officinale	*Symphytum officinale* L., 1753	Boraginaceae	5	7	3	insect	yes
Symphytum tuberosum	*Symphytum tuberosum* L., 1753	Boraginaceae	4	6	3	insect	yes
Syringa vulgaris	*Syringa vulgaris* L., 1753	Oleaceae	4	5	2	insect & self	yes
Tanacetum parthenium	*Tanacetum parthenium* (L.) Sch.Bip., 1844	Asteraceae	6	8	3	insect	yes
Taraxacum officinale	*Taraxacum officinale* F.H.Wigg., 1780	Asteraceae	4	6	3	insect	yes
Taraxacum sp	NA	NA	4	6	3	insect	yes
Teucrium chamaedrys	*Teucrium chamaedrys* L., 1753	Lamiaceae	7	8	2	insect & self	yes
Teucrium scorodonia	*Teucrium scorodonia* L., 1753	Lamiaceae	6	9	4	insect	yes
Teucrium sp	NA	NA	6	9	4	insect	yes
Thymus polytrichus	*Thymus polytrichus* A.Kern. ex Borbas, 1890	Lamiaceae	5	8	4	insect	yes
Thymus praecox	*Thymus praecox* Opiz, 1824	Lamiaceae	5	7	3	insect	yes
Thymus pulegioides	*Thymus pulegioides* L., 1753	Lamiaceae	7	9	3	insect	yes
Tilia cordata	*Tilia cordata* Mill., 1768	Malvaceae	7	7	1	insect	yes
Tilia sp	NA	NA	7	7	1	insect	yes
Torilis arvensis	*Torilis arvensis* (Huds.) Link, 1821	Apiaceae	6	9	4	insect & self	yes
Torilis japonica	*Torilis japonica* (Houtt.) DC., 1830	Apiaceae	6	9	4	insect	yes
Torilis nodosa	*Torilis nodosa* (L.) Gaertn., 1788	Apiaceae	5	8	4	insect	yes
Torilis sp	NA	NA	5	9	5	insect & self	yes
Tragopogon pratensis	*Tragopogon pratensis* L., 1753	Asteraceae	5	7	3	insect	yes
Trifolium angustifolium	*Trifolium angustifolium* L., 1753	Fabaceae	5	7	3	insect	yes
Trifolium arvense	*Trifolium arvense* L., 1753	Fabaceae	5	9	5	insect & self	yes
Trifolium campestre	*Trifolium campestre* Schreb., 1804	Fabaceae	6	9	4	insect & self	yes
Trifolium dubium	*Trifolium dubium* Sibth., 1794	Fabaceae	5	9	5	insect	yes
Trifolium hybridum	*Trifolium hybridum* L., 1753	Fabaceae	6	9	4	insect	yes
Trifolium incarnatum	*Trifolium incarnatum* L., 1753	Fabaceae	5	7	3	insect	yes
Trifolium medium	*Trifolium medium* L., 1759	Fabaceae	6	8	3	insect	yes
Trifolium ochroleucon	*Trifolium ochroleucon* Huds., 1762	Fabaceae	6	7	2	insect	yes
Trifolium pratense	*Trifolium pratense* L., 1753	Fabaceae	5	9	5	insect	yes
Trifolium repens	*Trifolium repens* L., 1753	Fabaceae	5	9	5	insect	yes
Trifolium sp	NA	NA	5	9	5	insect	yes
Trisetum flavescens	*Trisetum flavescens* (L.) P.Beauv., 1812	Poaceae	5	8	4	wind	no
Triticum aestivum	*Triticum aestivum* L., 1753	Poaceae	6	8	3	self	no
Triticum sp	NA	NA	6	8	3	self	no
Triticum turgidum	*Triticum turgidum* L., 1753	Poaceae	6	8	3	self & wind	no
Turgenia latifolia	*Turgenia latifolia* (L.) Hoffm., 1814	Apiaceae	5	8	4	insect & self	yes
Ulex europaeus	*Ulex europaeus* L., 1753	Fabaceae	3	6	4	insect	yes

Continued on next page

Table B.2 List of the 585 plant species and their functional traits – continued from previous page

Taxa	Complete name	Family	Beginning of flowering (month)	End of flowering (month)	Flowering duration (number of months)	Pollen vector	Entomophilous species
Ulmus minor	*Ulmus minor* Mill., 1768	Ulmaceae	3	4	2	wind	no
Ulmus sp	NA	NA	3	4	2	wind	no
Urospermum dalechampii	*Urospermum dalechampii* (L.) Scop. ex F.W.Schmidt, 1795	Asteraceae	5	6	2	insect	yes
Urtica dioica	*Urtica dioica* L., 1753	Urticaceae	6	10	5	self & wind	no
Urtica urens	*Urtica urens* L., 1753	Urticaceae	5	10	6	wind	no
Valeriana officinalis	*Valeriana officinalis* L., 1753	Caprifoliaceae	5	7	3	insect	yes
Valerianella locusta	*Valerianella locusta* (L.) Laterr., 1821	Caprifoliaceae	4	6	3	insect & self	yes
Verbascum sp	NA	NA	6	8	3	insect	yes
Verbena officinalis	*Verbena officinalis* L., 1753	Verbenaceae	6	10	5	insect & self	yes
Veronica agrestis	*Veronica agrestis* L., 1753	Plantaginaceae	3	10	8	insect & self	yes
Veronica arvensis	*Veronica arvensis* L., 1753	Plantaginaceae	3	10	8	insect & self	yes
Veronica chamaedrys	*Veronica chamaedrys* L., 1753	Plantaginaceae	3	7	5	insect	yes
Veronica hederifolia	*Veronica hederifolia* L., 1753	Plantaginaceae	3	8	6	self	no
Veronica montana	*Veronica montana* L., 1755	Plantaginaceae	4	7	4	insect	yes
Veronica officinalis	*Veronica officinalis* L., 1753	Plantaginaceae	5	7	3	insect	yes
Veronica persica	*Veronica persica* Poir., 1808	Plantaginaceae	3	10	8	insect & self	yes
Veronica polita	*Veronica polita* Fr., 1819	Plantaginaceae	3	10	8	insect & self	yes
Veronica serpyllifolia	*Veronica serpyllifolia* L., 1753	Plantaginaceae	5	10	6	insect	yes
Veronica sp	NA	NA	3	9	7	insect	yes
Viburnum lantana	*Viburnum lantana* L., 1753	Adoxaceae	4	5	2	insect & self	yes
Vicia bithynica	*Vicia bithynica* (L.) L., 1759	Fabaceae	5	6	2	insect	yes
Vicia cracca	*Vicia cracca* L., 1753	Fabaceae	6	8	3	insect	yes
Vicia faba	*Vicia faba* L., 1753	Fabaceae	5	7	2	insect & self	yes
Vicia hirsuta	*Vicia hirsuta* (L.) Gray, 1822	Fabaceae	4	9	6	insect & self	yes
Vicia sativa	*Vicia sativa* L., 1753	Fabaceae	5	7	3	insect & self	yes
Vicia sepium	*Vicia sepium* L., 1753	Fabaceae	5	9	5	insect & self	yes
Vicia sp	NA	NA	5	8	4	insect	yes
Vicia tetrasperma	*Vicia tetrasperma* (L.) Schreb., 1771	Fabaceae	5	7	3	insect	yes
Viola arvensis	*Viola arvensis* Murray, 1770	Violaceae	4	10	7	insect	yes
Viola hirta	*Viola hirta* L., 1753	Violaceae	3	5	3	insect	yes
Viola sp	NA	NA	3	10	8	insect	yes
Viscum album	*Viscum album* L., 1753	Viscaceae	3	5	3	insect	yes
Vitis vinifera	*Vitis vinifera* L., 1753	Vitaceae	6	6	1	insect & self & wind	yes
Vulpia bromoides	*Vulpia bromoides* (L.) Gray, 1821	Poaceae	4	7	4	wind	no
Vulpia myuros	*Vulpia myuros* (L.) C.C.Gmel., 1805	Poaceae	4	7	4	self	no
Vulpia sp	NA	NA	4	7	4	self	no
Xanthium strumarium	*Xanthium strumarium* L., 1753	Asteraceae	7	10	4	wind & self	no
Xeranthemum cylindraceum	*Xeranthemum cylindraceum* Sm., 1813	Asteraceae	7	8	2	insect	yes
Xeranthemum sp	NA	NA	7	8	2	insect	yes

b.3 Plots of the results with the « PG30 », « PG50 » and « PG70 » scenarios

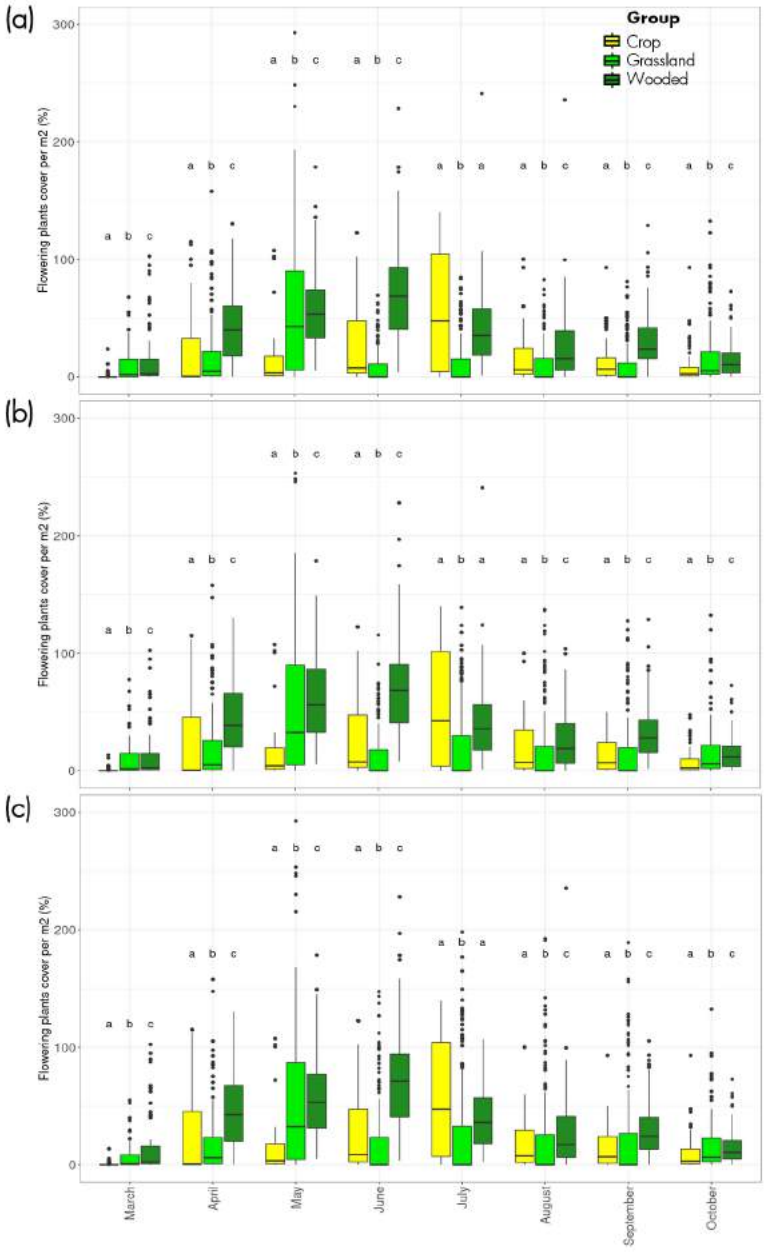

Figure B.1: Potential flowering resource cover per square meter in each group of land use (crops, grasslands and wooded habitats) from March to October for (a) "PG30", (b) "PG50" and (b) "PG70" scenarios. Letters indicate significantly different resource supplies between groups. The three scenarios'datasets differ in the resources in grasslands from June to September. The rest of the data is similar between datasets.

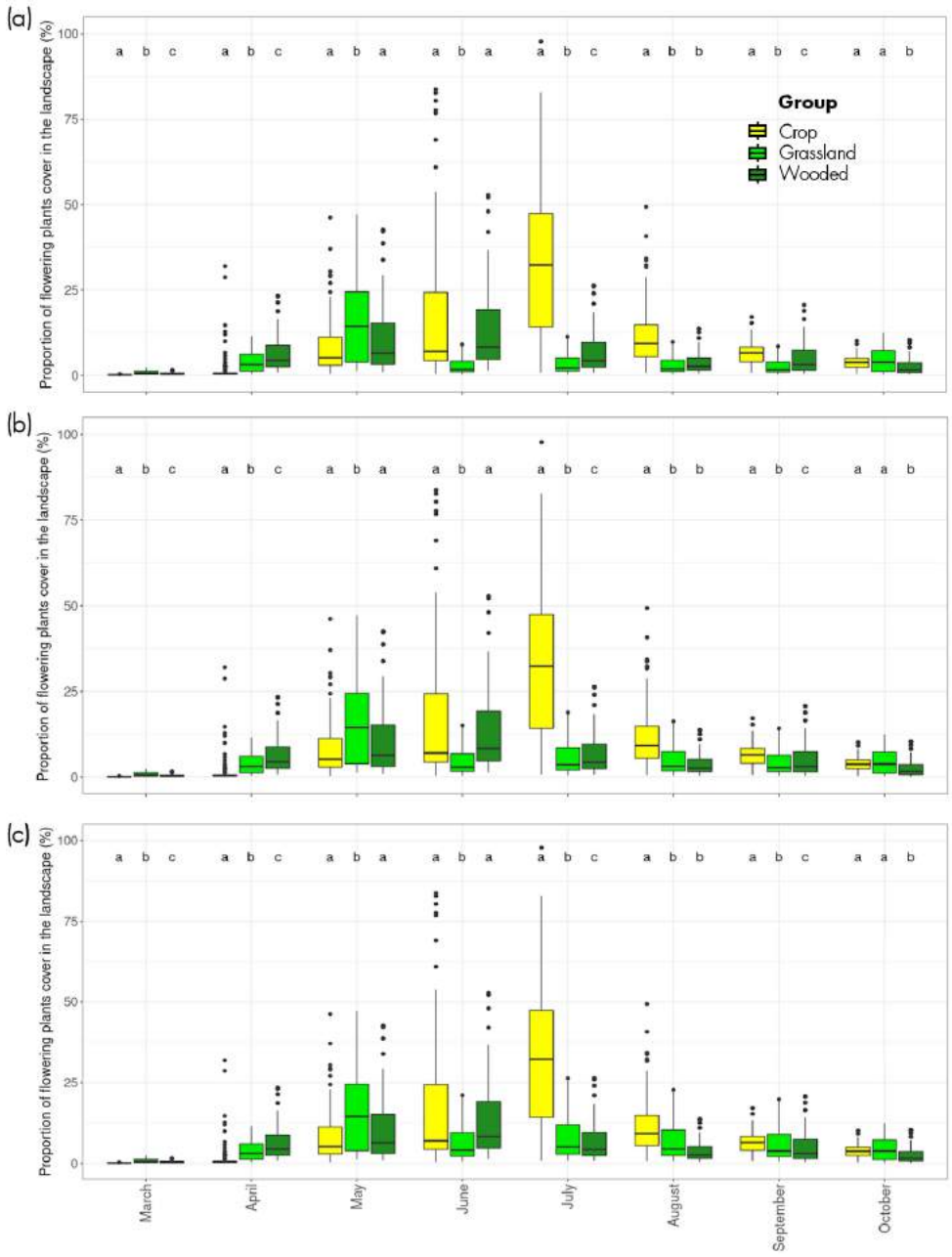

Figure B.2: Proportion of potential flowering resource cover in the landscapes, from March to October, based on the 96 500m-radius landscape compositions, for each group of land use (crops, grasslands and wooded habitats). Plots are given for the three scenarios: (a) "PG30", (b) "PG50" and (c) "PG70". Letters indicate significantly different resource supplies between groups. The three scenarios' datasets differ in the resources in grasslands from June to September. The rest of the data is similar between datasets.

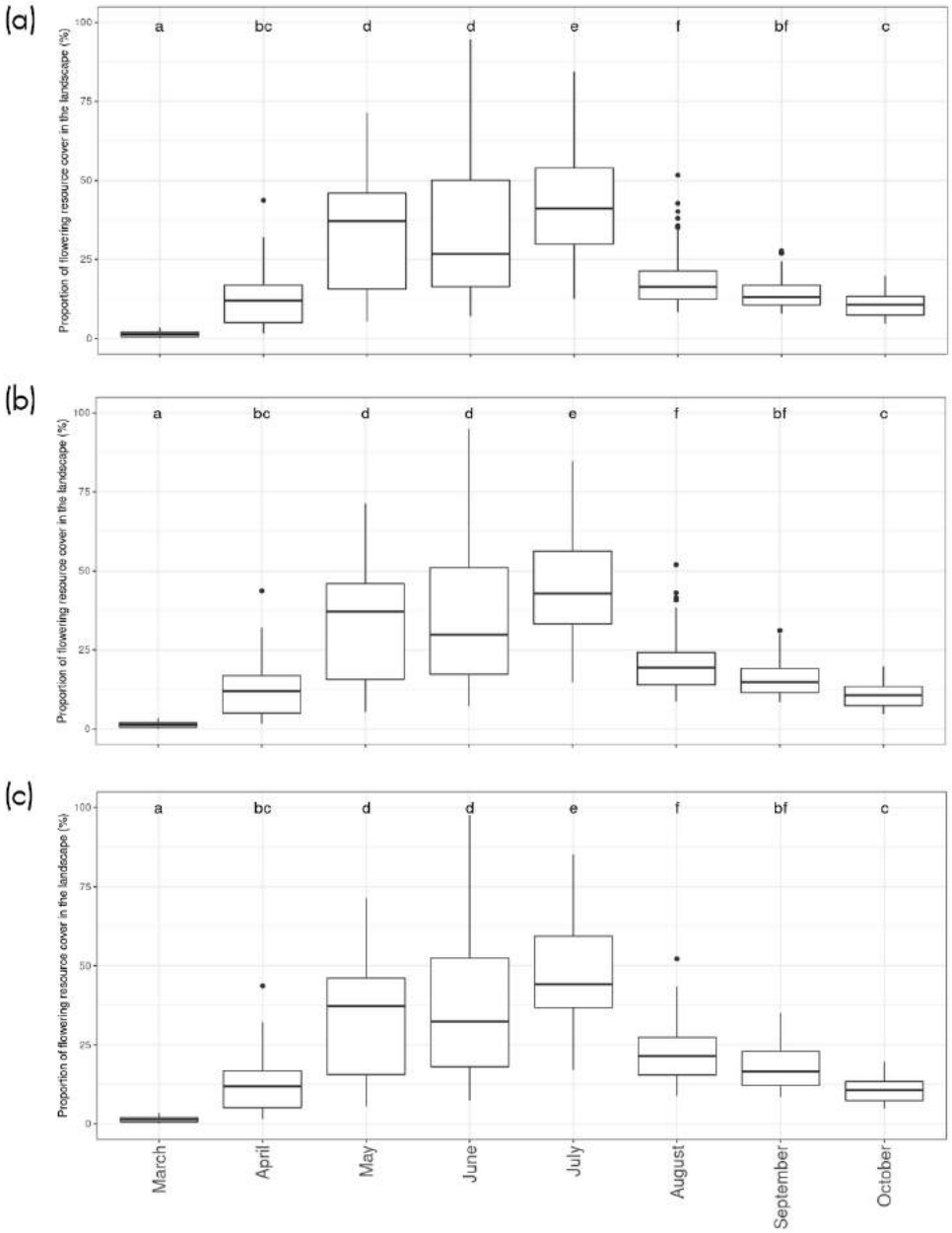

Figure B.3: Proportion of potential flowering resource cover in the landscape, from March to October, based on the 96 500m-radius landscape compositions, for all the land uses summed. Plots are given for the three scenarios: (a) "PG30", (b) "PG50" and (c) "PG70". Letters indicate significantly different resource supplies between months. The three scenarios'datasets differ in the resources in grasslands from June to September. The rest of the data is similar between datasets.

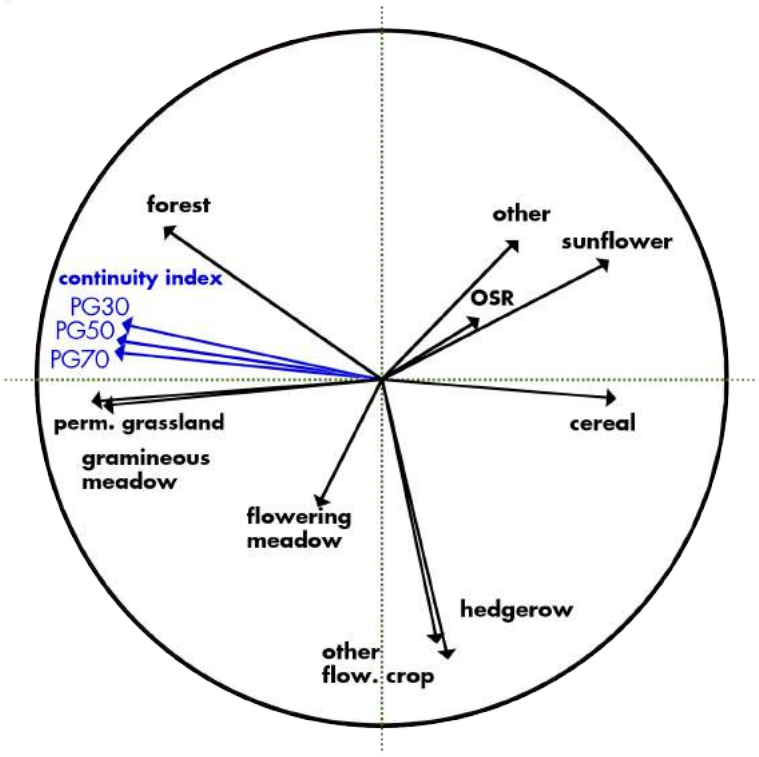

Figure B.4: PCA of landscape composition, divided in 10 land use classes. Elements in blue are supplementary variables representing continuity index for the three scenarios "PG30", "PG50" and "PG70". Variances explained are 28.7% and 18.3% for axis 1 and 2, respectively. Perm. = permanent ; flow. = flowering.

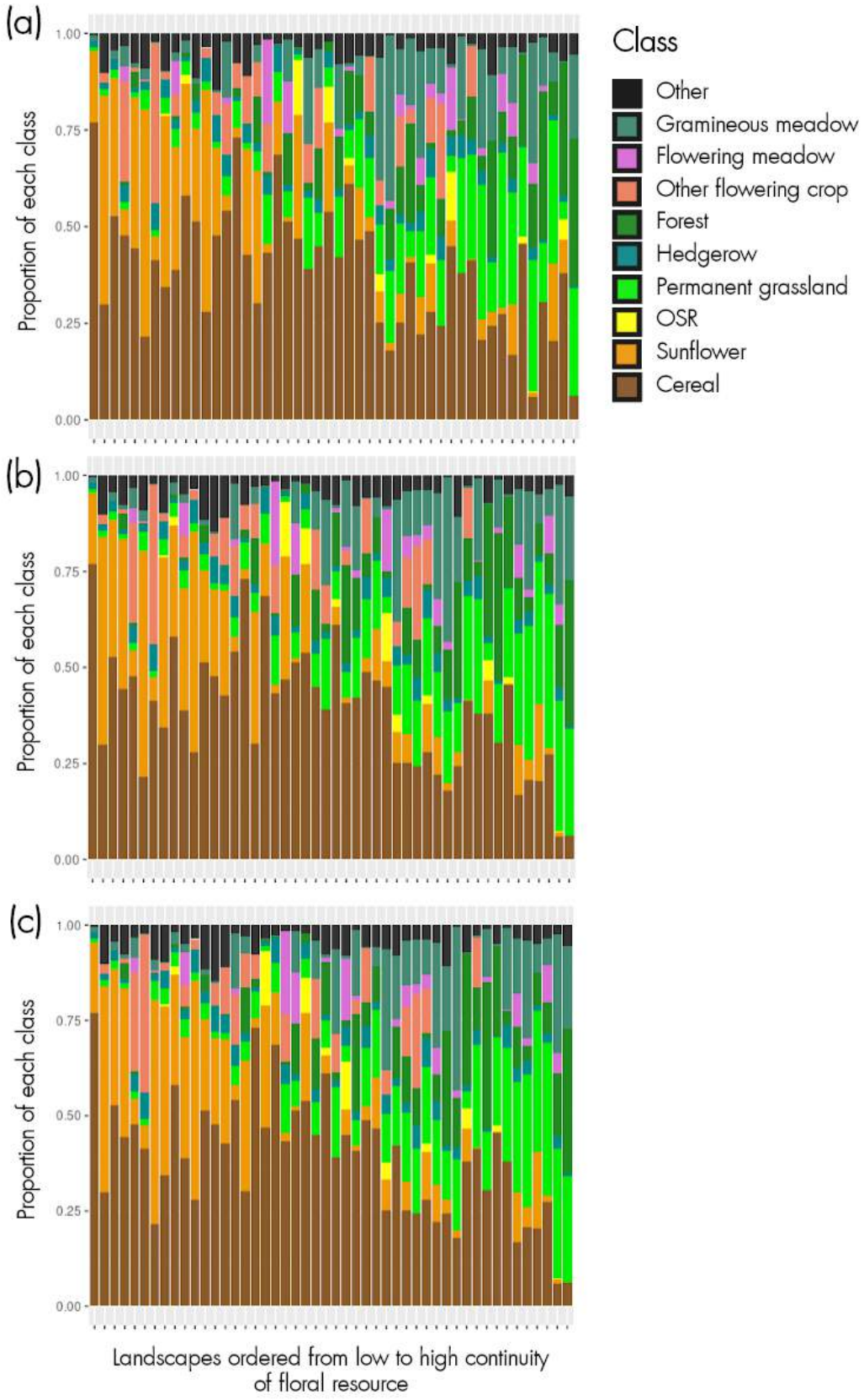

Figure B.5: Barplots of the proportion of each class in the landscapes ordered depending on floral resource temporal continuity, for the three scenarios (a) "PG30", (b) "PG50" and (c) "PG70".

b.4 Complete list of wild bee species

Table B.3: Complete list of wild bee species studied in Chapter 5, their abundance and their functional traits

Taxa	Abundance	ITD	Sociality	Nest location	Lectism	Beginning of foraging (month)	Foraging period duration (number of months)
Lasioglossum malachurum (Kirby 1802)	112	1.79	social	below-ground	polylectic	4	7
Lasioglossum marginatum (Brullé 1832)	84	1.59	social	below-ground	polylectic	NA	NA
Lasioglossum glabriusculum (Morawitz 1872)	63	0.73	social	below-ground	polylectic	5	5
Lasioglossum pauxillum (Schenck 1853)	45	1.24	social	below-ground	polylectic	4	7
Andrena flavipes Panzer 1799	44	2.36	solitary	below-ground	polylectic	3	8
Lasioglossum villosulum (Kirby 1802)	42	1.33	solitary	below-ground	oligolectic	4	8
Lasioglossum puncticolle (Morawitz 1872)	39	1.49	solitary	below-ground	polylectic	5	5
Lasioglossum corvinum (Morawitz 1872)	22	1.29	solitary	below-ground	polylectic	6	2
Andrena livens Pérez 1895	20	2.2	solitary	below-ground	oligolectic	NA	NA
Halictus gr simplex	20	1.9	solitary	below-ground	polylectic	4	5
Lasioglossum morio (Fabricius 1793)	19	1.1	social	below-ground	polylectic	3	8
Lasioglossum politum (Schenck 1853)	18	0.82	social	below-ground	polylectic	4	5
Lasioglossum pallens (Brullé 1832)	15	1.59	solitary	below-ground	polylectic	3	7
Eucera nigrescens Pérez 1879	14	3.52	solitary	below-ground	oligolectic	4	2
Andrena nigroolivacea Dours 1873	12	2.46	solitary	below-ground	oligolectic	NA	NA
Halictus scabiosae (Rossi 1790)	11	2.44	social	below-ground	polylectic	4	6
Andrena nigroaenea (Kirby 1802)	10	2.84	solitary	below-ground	polylectic	3	5
Anthophora plumipes Pallas 1772	9	4.33	solitary	below-ground	polylectic	3	4
Andrena nitida (Müller 1776)	8	2.97	solitary	below-ground	polylectic	3	5
Lasioglossum leucozonium (Schrank 1781)	8	1.91	solitary	below-ground	polylectic	4	7
Andrena minutula (Kirby 1802)	7	1.43	solitary	below-ground	polylectic	4	6
Lasioglossum interruptum (Panzer 1798)	7	2.23	social	below-ground	polylectic	6	3
Andrena lagopus Latreille 1809	6	2.34	solitary	below-ground	oligolectic	3	4
Andrena ranunculi Schmiedeknecht 1884	6	1.75	solitary	below-ground	oligolectic	3	2
Halictus maculatus Smith 1848	6	1.55	social	below-ground	polylectic	4	7
Andrena haemorrhoa (Fabricius 1781)	5	2.63	solitary	below-ground	polylectic	4	4
Lasioglossum albipes (Fabricius 1781)	5	1.64	social	below-ground	polylectic	4	5
Andrena ventricosa Dours 1873	4	1.63	solitary	below-ground	oligolectic	4	4
Lasioglossum calceatum (Scopoli 1763)	4	1.82	social	below-ground	polylectic	3	8
Lasioglossum subhirtum (Lepeletier 1841)	4	1.32	social	below-ground	polylectic	4	4
Osmia bicornis (Linnaeus, 1758)	4	3.51	solitary	above-ground	polylectic	4	3
Osmia cornuta (Latreille 1805)	4	3.36	solitary	above-ground	polylectic	3	3
Andrena angustior (Kirby 1802)	3	1.88	solitary	below-ground	polylectic	4	3
Andrena bicolor Fabricius 1775	3	2.1	solitary	below-ground	polylectic	3	6
Bombus gr terrestris	3	6.15	social	below-ground	polylectic	1	12
Bombus pascuorum (Scopoli 1763)	3	4.32	social	below-ground	polylectic	3	9
Lasioglossum medinai (Vachal 1895)	3	1.52	social	below-ground	oligolectic	5	4

Continued on next page

Table B.3 Complete list of wild bee species, their abundance and their functional traits – continued from previous page

Taxa	Abundance	ITD	Sociality	Nest location	Lectism	Beginning of foraging (month)	Foraging period duration (number of months)
Lasioglossum minutissimum (Kirby 1802)	3	0.86	solitary	below-ground	polylectic	4	7
Andrena distinguenda Schenck 1871	2	1.68	solitary	below-ground	oligolectic	2	5
Andrena dorsata (Kirby 1802)	2	2.03	solitary	below-ground	polylectic	3	6
Andrena ovatula (Kirby 1802)	2	2.24	solitary	below-ground	oligolectic	4	6
Andrena rufula Schmiedeknecht 1883	2	2.2	solitary	below-ground	polylectic	4	2
Andrena strohmella Stoeckhert 1928	2	1.58	solitary	below-ground	polylectic	3	5
Andrena trimmerana (Kirby 1802)	2	2.66	solitary	below-ground	polylectic	3	5
Bombus pratorum (Linnaeus 1761)	2	4.61	social	above-ground	polylectic	2	9
Ceratina cucurbitina (Rossi 1792)	2	1.45	solitary	above-ground	polylectic	4	8
Lasioglossum griseolum Morawitz 1872	2	0.93	solitary	below-ground	polylectic	4	5
Lasioglossum laticeps (Schenck 1869)	2	1.48	social	below-ground	polylectic	4	6
Lasioglossum punctatissimum Schenck 1853	2	1.23	solitary	below-ground	polylectic	4	7
Lasioglossum sp	2	1.5	solitary	below-ground	polylectic	NA	NA
Lasioglossum tricinctum (Schenck 1874)	2	1.25	solitary	below-ground	polylectic	NA	NA
Xylocopa violacea (Linnaeus 1758)	2	6.54	solitary	above-ground	polylectic	2	9
Andrena ferox Smith 1847	1	2.29	solitary	below-ground	oligolectic	5	2
Andrena fulvata Stoeckhert 1930	1	1.97	solitary	below-ground	polylectic	4	2
Andrena gravida Imhoff 1832	1	2.59	solitary	below-ground	polylectic	3	4
Andrena mitis Schmiedeknecht 1883	1	2.3	solitary	below-ground	oligolectic	NA	NA
Andrena sericata Imhoff 1868	1	2.28	solitary	below-ground	NA	NA	NA
Andrena simontornyella Noskiewicz 1939	1	1.37	solitary	below-ground	polylectic	3	5
Andrena sp	1	2.23	solitary	below-ground	NA	NA	NA
Bombus hortorum (Linnaeus 1761)	1	5.77	social	below-ground	polylectic	4	6
Bombus sylvarum (Linnaeus 1761)	1	4.44	social	below-ground	polylectic	5	5
Eucera numida Lepeletier 1841	1	3.28	solitary	below-ground	polylectic	5	3
Lasioglossum discum (Smith 1853)	1	2.14	solitary	below-ground	polylectic	6	2
Lasioglossum pauperatum (Brullé 1832)	1	1.2	solitary	below-ground	polylectic	4	7
Lasioglossum zonulum (Smith 1848)	1	1.91	solitary	below-ground	polylectic	4	7
Seladonia tumulorum (Linnaeus 1758)	1	1.49	social	below-ground	polylectic	4	6

b.5 Models results

Table B.4: Results of mixed linear models for the three scenarios « PG30 », « PG50 » and « PG70 », testing the effects of resource continuity and landscape diversity the studied year and the year before (.yb) on wild bee taxonomic and functional diversity, as well as on bee Community Weighted Means of some functional traits. Only effects with a p-value <0.1 are given: empty cells indicate that predictor had no effect. Significant coefficients (p-value < 0.05) are in bold. R2 is given only for fixed effects.

		PG30 scenario				PG50 scenario				PG70 scenario			
Response variable	Predictor	Estimate	SE	p-value	R^2	Estimate	SE	p-value	R^2	Estimate	SE	p-value	R^2
Species richness	continuity												
	continuity.yb												

Continued on next page

Table B.4 Results of mixed linear models for the three scenarios – continued from previous page

		PG30 scenario				PG50 scenario				PG70 scenario			
Response variable	**Predictor**	**Estimate**	**SE**	**p-value**	**R^2**	**Estimate**	**SE**	**p-value**	**R^2**	**Estimate**	**SE**	**p-value**	**R^2**
	shdi												
	shdi.yb												
	stability												
	stability.yb												
	resource												
	resource.yb												
Abundance	continuity												
	continuity.yb												
	shdi												
	shdi.yb												
	stability												
	stability.yb												
	resource												
	resource.yb												
RaoQ	continuity												
	continuity.yb												
	shdi												
	shdi.yb												
	stability												
	stability.yb												
	resource												
	resource.yb												
Feve	continuity												
	continuity.yb												
	shdi												
	shdi.yb												
	stability												
	stability.yb												
	resource	-0.03	0.02	0.08 .	0.07	-0.03	0.02	0.09 .	0.06				
	resource.yb												
Prop. Polylectic	continuity												
	shdi												
	continuity.yb									0.04	0.02	0.096	0.09
	shdi.yb												
	stability												
	resource												
	stability.yb												
	resource.yb												
CWM first month	continuity												
	continuity.yb												
	shdi												
	shdi.yb												
	stability												
	stability.yb												
	resource												
	resource.yb												
CWM foraging duration	**continuity**	**0.26**	**0.09**	**0.006 ****	**0.17**	**0.33**	**0.1**	**0.001 ****	**0.23**	**0.36**	**0.1**	**0.0007 *****	**0.3**
	continuity.yb					**0.21**	**0.09**	**0.04 ***	**0.1**	**0.26**	**0.1**	**0.02 ***	**0.17**
	shdi												
	shdi.yb												
	stability	0.18	0.09	0.05 .	0.08	**0.22**	**0.09**	**0.02 ***	**0.12**	**0.23**	**0.09**	**0.01 ***	**0.14**
	resource	**0.2**	**0.09**	**0.03 ***	**0.1**	**0.26**	**0.09**	**0.009 ****	**0.17**	**0.3**	**0.09**	**0.003 ****	**0.22**
	stability.yb												
	resource.yb					0.16	0.09	0.08 .	0.06	**0.19**	**0.06**	**0.045 ***	**0.09**

ANNEXES AU CHAPITRE 6

c.1 Method used to rebalance botanical data between two different protocols.

We used data from two different protocols with unbalanced sampling effort: the first protocol samples in five 4-m² quadrats, and the second one in ten 0.25-m² quadrats (Figure C.1). There is though a high difference in the total surface sampled, but also in the number of replicates within the protocols. Correcting sampling effort by using values of one quadrat of protocol 1 and extrapolating data of protocol 2 to reach the same area would have meant comparing results from a high quantity of discontinuous sampling units to those of continuous ones. This comparison is not recommended, as scattered plots generally lead to a higher species richness of plants than a single large sample (Güler et al., 2016).

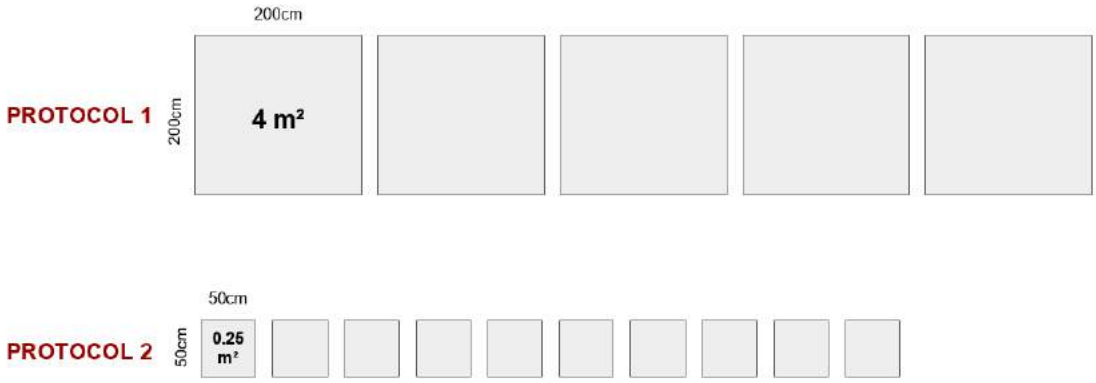

Figure C.1: Illustration of the two protocols used to sample species richness of plants.

To take into account beta diversity related to the number of plots in the sample, we chose first of all to rarefy data from protocol 2 to obtain values in each sample for five 0.25-m² quadrats instead of ten, using function estimateD of package iNEXT (Hsieh et al. 2016).

For protocol 1, we chose to sample 0.25-m² covers within each of the five 4-m² quadrats, to obtain five 0.25-m² quadrats, as for rarefied protocol 2. For this purpose, we divided theoretically each 4-m² quadrat in 400 parts (hereafter called « pixels »). The cover of each species present in the quadrat was then transposed in a number of pixels per quadrat. For example, a plant species with a 4% cover was present in 16 pixels of the 400. To estimate the species presence in a 0.25-m² quadrat (i.e. in 25 pixels), 25 of the 400 pixels were randomly drawn 1000 times, and species occurrence was recorded for each random draw (Figure C.2). We did that for each plant species and each of the five quadrats. We then averaged plant species richness over the 1000 random draws for the five 0.25-m² quadrats.

This sub-sampling approach of protocol 1 is necessarily an approximation, since an exact sub-sampling approach would require records of the exact spatial configuration for each species cover within plots. Precisely, our procedure is based on the assumption that plant populations are not spatially aggregated. Said differently, we neglected the presence of significant beta-diversity within the 4-m² plots, which we considered to be an acceptable approximation.

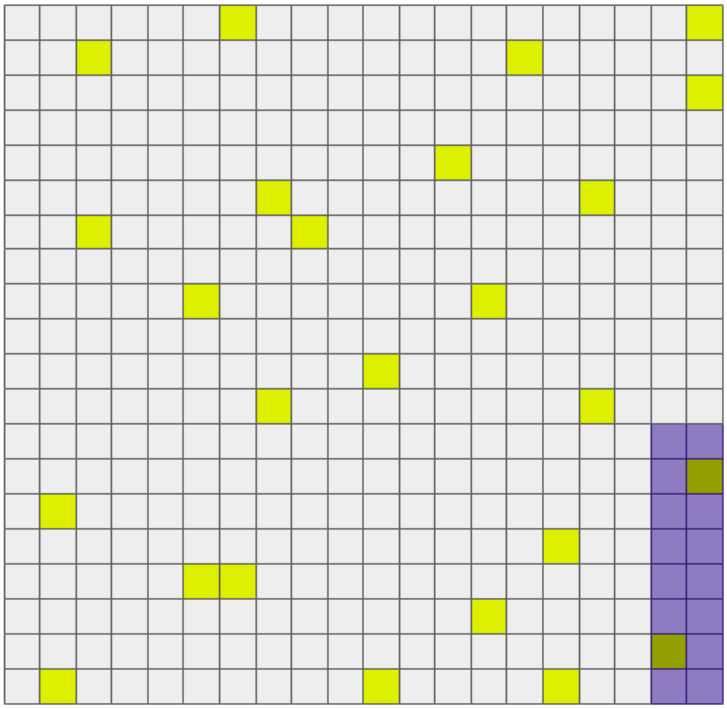

Figure C.2: Illustration of an example of the random sampling of 25 pixels (yellow pixels) in a grid of 400 pixels (a 4-m^2 quadrat). Purple pixels are those with presence of the plant species. In this example, random sampled pixels contain two purple pixels, so the plant species is considered as present in a 0.25-m^2 quadrat.

To check if our method did not give aberrant results, we compared estimated species richness of the two protocol's datasets using Wilcoxon's rank test for non parametrical data. The two datasets were considered as not different (W = 1815.5, p-value = 0.3904).

c.2 Correlations between variables (Total dataset of 107 points)

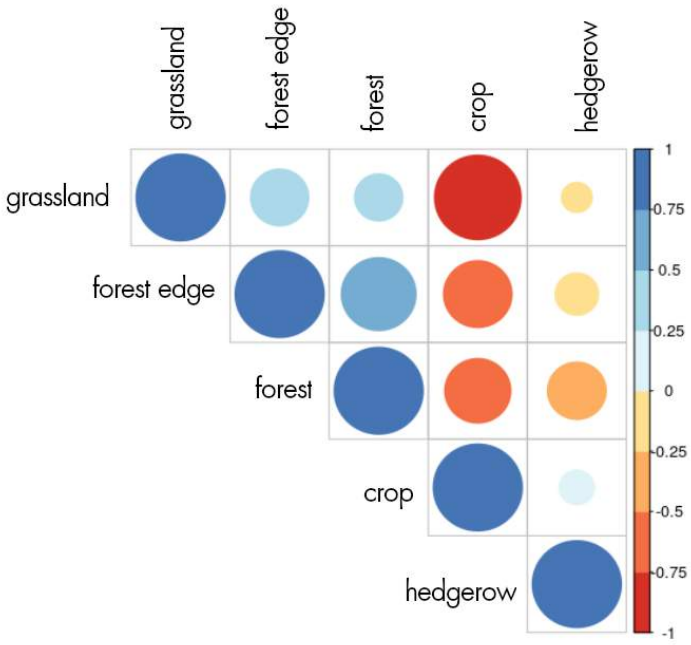

Figure C.3: Landscape variables

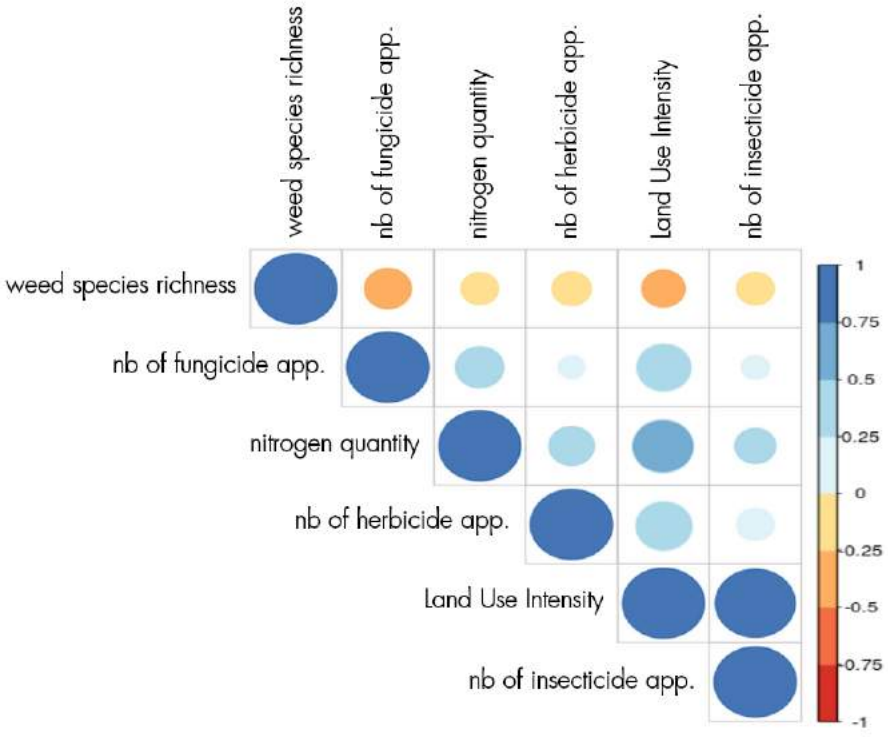

Figure C.4: Farming practice variables. nb = number ; app. = applications

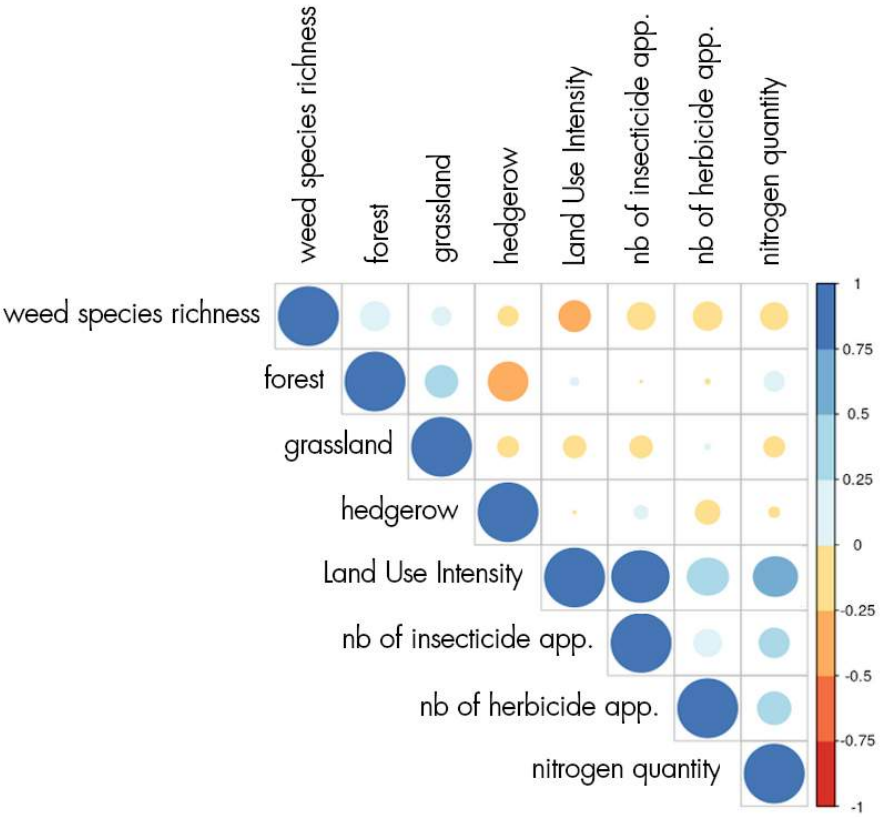

Figure C.5: Variables finally used in the different models. nb = number ; app. = applications

c.3 Correlations between variables ("pollination" sub-dataset of 61 points)

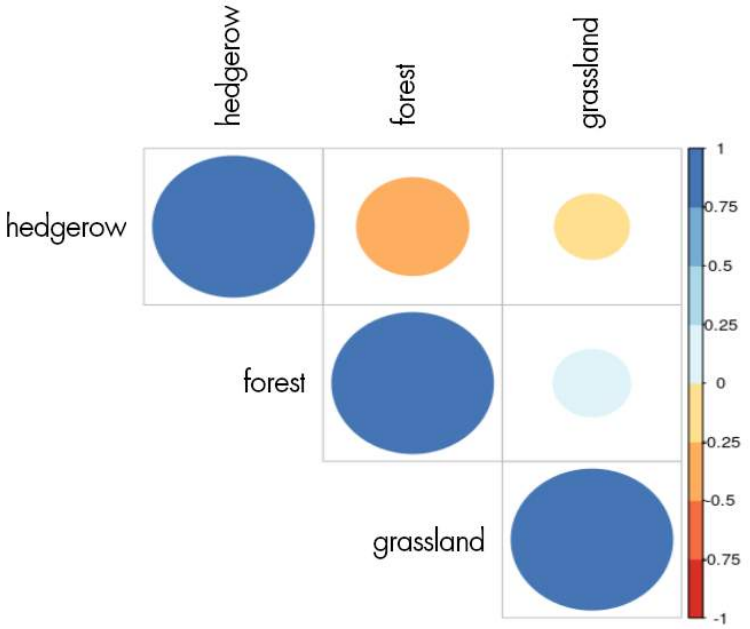

Figure C.6: Landscape variables

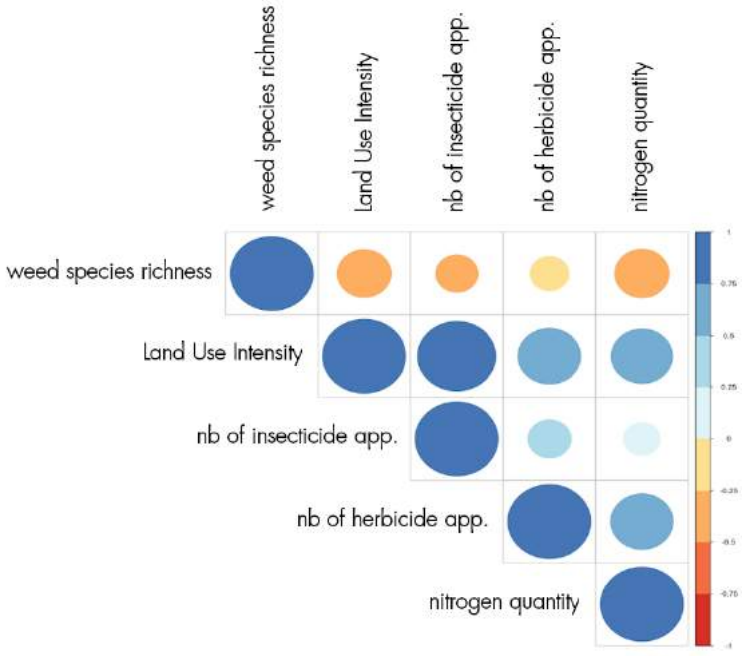

Figure C.7: Farming practice variables. nb = number ; app. = applications

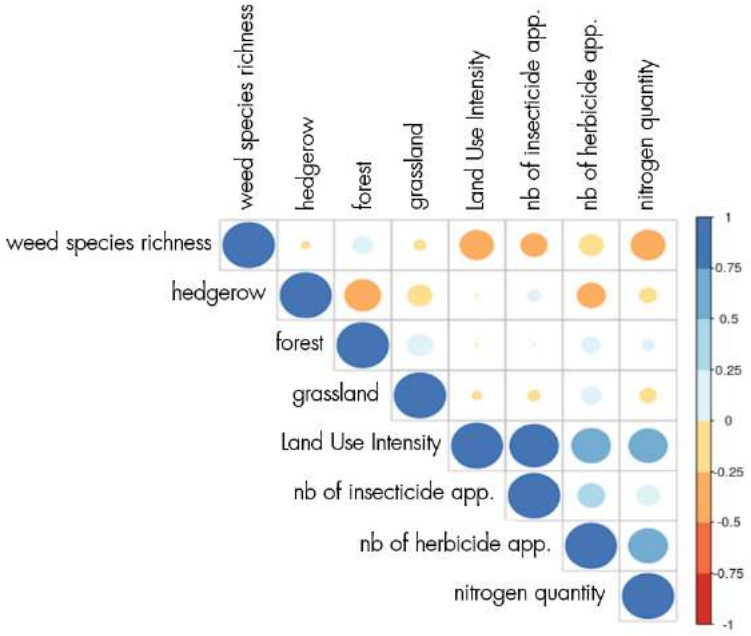

Figure C.8: Environmental variables finally used in models. nb = number ; app. = applications

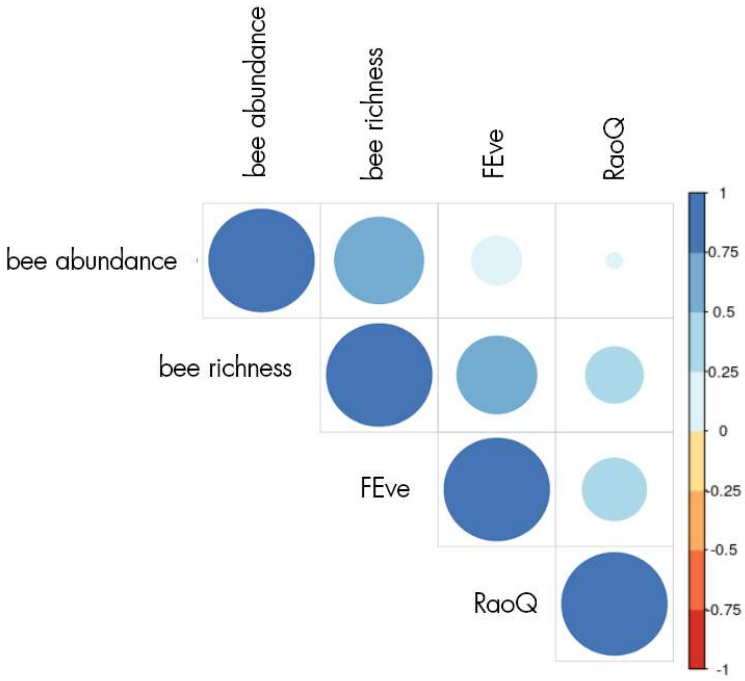

Figure C.9: Bee species and functional diversity variables used as explanatory variables

c.4 List of the 86 bee species studied in the Chapter 6, their abundance and their traits.

Table C.1: List of the 86 bee species studied in the Chapter 6, their abundance and their traits

Taxa	Abundance	ITD (mm)	Sociality	Nest location	Lectism
Andrena agilissima (Scopoli 1770)	2	2.94	solitary	below-ground	oligolectic
Andrena angustior (Kirby 1802)	2	1.88	solitary	below-ground	polylectic
Andrena bicolorata (Rossi 1790)	1	2.8	solitary	below-ground	oligolectic
Andrena bucephala Stephens 1846	2	2.15	solitary	below-ground	polylectic
Andrena bicolor Fabricius 1775	2	2.1	solitary	below-ground	polylectic
Andrena cineraria (Linnaeus 1758)	2	2.76	solitary	below-ground	polylectic
Andrena distinguenda Schenck 1871	4	1.68	solitary	below-ground	oligolectic
Andrena dorsata (Kirby 1802)	4	2.03	solitary	below-ground	polylectic
Andrena ferox Smith 1847	1	2.29	solitary	below-ground	oligolectic
Andrena flavipes Panzer 1799	57	2.36	solitary	below-ground	polylectic
Andrena fulva (Müller 1766)	1	2.78	solitary	below-ground	polylectic
Andrena gravida Imhoff 1832	3	2.59	solitary	below-ground	polylectic
Andrena haemorrhoa (Fabricius 1781)	11	2.63	solitary	below-ground	polylectic
Andrena humilis Imhoff 1832	6	2.23	solitary	below-ground	oligolectic
Andrena lagopus Latreille 1809	3	2.34	solitary	below-ground	oligolectic
Andrena livens Pérez 1895	19	2.2	solitary	below-ground	oligolectic
Andrena minutula (Kirby 1802)	3	1.43	solitary	below-ground	polylectic
Andrena nigroaenea (Kirby 1802)	10	2.84	solitary	below-ground	polylectic
Andrena nigroolivacea Dours 1873	19	2.46	solitary	below-ground	oligolectic
Andrena nitida (Müller 1776)	10	2.97	solitary	below-ground	polylectic
Andrena ovatula (Kirby 1802)	3	2.24	solitary	below-ground	oligolectic
Andrena ranunculi Schmiedeknecht 1884	7	1.75	solitary	below-ground	oligolectic
Andrena rhenana	1	2.17	solitary	below-ground	oligolectic
Andrena rufula Schmiedeknecht 1883	2	2.2	solitary	below-ground	polylectic
Andrena sericata Imhoff 1868	1	2.28	solitary	below-ground	oligolectic
Andrena simontornyella Noskiewicz 1939	1	1.37	solitary	below-ground	polylectic
Andrena sp	1	2.23	solitary	below-ground	polylectic
Andrena strohmella Stoeckhert 1928	1	1.58	solitary	below-ground	polylectic
Andrena trimmerana (Kirby 1802)	3	2.66	solitary	below-ground	polylectic
Andrena ventricosa Dours 1873	7	1.63	solitary	below-ground	oligolectic
Anthophora plumipes Pallas 1772	11	4.33	solitary	below-ground	polylectic
Bombus gr terrestris	14	6.15	social	below-ground	polylectic
Bombus hortorum (Linnaeus 1761)	2	5.77	social	below-ground	polylectic
Bombus lapidarius (Linnaeus 1758)	5	4.9	social	below-ground	polylectic
Bombus lucorum (Linnaeus 1761)	1	4.49	social	below-ground	polylectic
Bombus pascuorum (Scopoli 1763)	5	4.32	social	below-ground	polylectic
Bombus pratorum (Linnaeus 1761)	4	4.61	social	above-ground	polylectic
Bombus ruderarius (Müller 1776)	3	5.2	social	below-ground	polylectic
Bombus sylvarum (Linnaeus 1761)	5	4.44	social	below-ground	polylectic
Ceratina cucurbitina (Rossi 1792)	1	1.45	solitary	above-ground	polylectic
Chelostoma emarginatum (Nylander 1856)	1	1.79	solitary	above-ground	oligolectic
Eucera interrupta Bär 1850	1	2.79	solitary	below-ground	oligolectic
Eucera longicornis (Linnaeus 1758)	1	3.48	solitary	below-ground	oligolectic
Eucera nigrescens Pérez 1879	32	3.52	solitary	below-ground	oligolectic
Eucera nigrifacies Lepeletier 1841	7	2.8	solitary	below-ground	polylectic

Continued on next page

Table C.1 List of the 86 bee species, their abundance and their traits – continued from previous page

Taxa	Abundance	ITD (mm)	Sociality	Nest location	Lectism
Eucera numida Lepeletier 1841	2	3.28	solitary	below-ground	polylectic
Halictus gr simplex	116	1.9	solitary	below-ground	polylectic
Halictus maculatus Smith 1848	8	1.55	social	below-ground	polylectic
Halictus patellatus Morawitz 1873	1	2.31	solitary	below-ground	polylectic
Halictus quadricinctus (Fabricius 1777)	6	2.93	solitary	below-ground	polylectic
Halictus scabiosae (Rossi 1790)	105	2.44	social	below-ground	polylectic
Lasioglossum albipes (Fabricius 1781)	4	1.64	social	below-ground	polylectic
Lasioglossum calceatum (Scopoli 1763)	1	1.82	social	below-ground	polylectic
Lasioglossum corvinum (Morawitz 1872)	43	1.29	solitary	below-ground	polylectic
Lasioglossum glabriusculum (Morawitz 1872)	99	0.73	social	below-ground	polylectic
Lasioglossum interruptum (Panzer 1798)	39	2.23	social	below-ground	polylectic
Lasioglossum laevigatum (Kirby 1802)	5	1.84	solitary	below-ground	polylectic
Lasioglossum laticeps (Schenck 1869)	3	1.48	social	below-ground	polylectic
Lasioglossum lativentre (Schenck 1853)	2	1.55	solitary	below-ground	polylectic
Lasioglossum leucozonium (Schrank 1781)	14	1.91	solitary	below-ground	polylectic
Lasioglossum malachurum (Kirby 1802)	149	1.79	social	below-ground	polylectic
Lasioglossum marginatum (Brullé 1832)	208	1.59	social	below-ground	polylectic
Lasioglossum medinai (Vachal 1895)	5	1.52	social	below-ground	oligolectic
Lasioglossum minutissimum (Kirby 1802)	2	0.86	solitary	below-ground	polylectic
Lasioglossum morio (Fabricius 1793)	5	1.1	social	below-ground	polylectic
Lasioglossum nigripes (Lepeletier 1841)	15	1.97	social	below-ground	polylectic
Lasioglossum nitidulum (Fabricius 1804)	3	1.24	solitary	below-ground	polylectic
Lasioglossum pallens (Brullé 1832)	45	1.59	solitary	below-ground	polylectic
Lasioglossum pauxillum (Schenck 1853)	57	1.24	social	below-ground	polylectic
Lasioglossum politum (Schenck 1853)	104	0.82	social	below-ground	polylectic
Lasioglossum punctatissimum Schenck 1853	7	1.23	solitary	below-ground	polylectic
Lasioglossum puncticolle (Morawitz 1872)	95	1.49	solitary	below-ground	polylectic
Lasioglossum pygmaeum (Schenck 1853)	1	1.3	solitary	below-ground	polylectic
Lasioglossum sp	1	1.48	solitary	below-ground	polylectic
Lasioglossum subhirtum (Lepeletier 1841)	4	1.32	social	below-ground	polylectic
Lasioglossum tricinctum (Schenck 1874)	2	1.25	solitary	below-ground	polylectic
Lasioglossum villosulum (Kirby 1802)	57	1.33	solitary	below-ground	oligolectic
Lasioglossum xanthopus (Kirby 1802)	1	2.37	solitary	below-ground	polylectic
Lasioglossum zonulum (Smith 1848)	10	1.91	solitary	below-ground	polylectic
Osmia aurulenta (Panzer 1799)	2	2.88	solitary	above-ground	polylectic
Osmia bicolor (Schrank 1781)	1	2.7	solitary	above-ground	polylectic
Osmia bicornis (Linnaeus, 1758)	21	3.51	solitary	above-ground	polylectic
Osmia cornuta (Latreille 1805)	5	3.36	solitary	above-ground	polylectic
Osmia rufohirta Latreille 1811	2	2.53	solitary	above-ground	polylectic
Seladonia tumulorum (Linnaeus 1758)	3	1.49	social	below-ground	polylectic
Xylocopa violacea (Linnaeus 1758)	1	6.54	solitary	above-ground	polylectic

c.5 Results of models of pollination potential

Table C.2: Results of the linear mixed models testing the effects of landscape and farming practice variables and of bee taxonomic and functional diversity on pollination potential. Weight (w), estimated coefficient (β), 95% confidence intervals (CI) and p-value are given for each explanatory variable. Conditional R^2 (R^2c - total R^2) and marginal R^2 (R^2m - only fixed effects) are given for the global model. Significant terms with CI not including zero and p-value <0.05 are in bold. All explanatory variables were centered and reduced before analysis.

Model type	**Predictor**	**w**	β	**Lower CI**	**Upper CI**	**p-value**	**R^2c / R^2m**
Landscape x practices	herbicides	0.43	-0.02	-0.09	0.05	0.50	0.08 / 0.08
	insecticides	0.34	0.02	-0.04	0.07	0.60	
	nitrogen	0.16	-0.01	-0.04	0.03	0.75	
	grassland	0.16	0.00	-0.04	0.03	0.79	
	hedgerow	0.07	0.00	-0.02	0.02	0.88	
Landscape x LUI	grassland	0.26	-0.01	-0.05	0.03	0.70	0.02 / 0.02
	hedgerow	0.21	0.01	-0.03	0.04	0.78	
Bee diversity	RaoQ	0.28	0.53	-1.67	2.73	0.64	0.05 / 0.05
	bee richness	0.23	0.00	-0.01	0.02	0.69	
	FEve	0.14	0.01	-0.08	0.10	0.83	

RÉSUMÉ

La pollinisation entomophile tient une place centrale parmi les différents services écosystémiques contribuant à la production agricole, et en Europe les abeilles sauvages en sont des actrices majeures. Dans les paysages agricoles, ces espèces mobiles dépendent de ressources fournies par les cultures et par les habitats semi-naturels (HSN) herbacés (prairies) ou arborés (bois, lisières, haies). L'objectif de cette thèse est de comprendre dans quelles mesures les HSN arborés fournissent des ressources florales complémentaires à celles des HSN herbacés et soutiennent une diversité d'abeilles dans les paysages agricoles. Notre étude se base principalement sur plusieurs jeux de données récoltées entre 2013 et 2019 dans le site d'étude à long-terme des Vallées et Coteaux de Gascogne. Les résultats obtenus confirment l'importance de la présence d'HSN arborés dans les paysages agricoles pour soutenir une diversité d'abeilles sauvages. Nous mettons en évidence que, localement, les HSN arborés abritent des communautés d'abeilles riches, dont des espèces qui ne sont pas présentes dans les autres HSN. Ils fournissent des pollens préférentiellement consommés par les abeilles sauvages et permettent ainsi des interactions plantes-abeilles complémentaires à celles favorisées par les prairies. Nous montrons que les HSN arborés fournissent des ressources florales de manière stable dans le temps, et notamment à des périodes où les autres HSN et cultures ne fournissent pas de ressources florales, favorisant ainsi la présence d'espèces d'abeilles ayant une longue période de recherche de nourriture. Enfin, nous montrons que la présence d'HSN arborés dans le paysage a un effet positif sur la diversité et l'abondance d'abeilles en bordure de cultures. Nous mettons par ailleurs en lumière le rôle positif que jouent les prairies pour fournir des ressources florales aux abeilles sauvages et contrebalancer l'effet négatif de l'intensité des pratiques agricoles dans les cultures de céréales d'hiver. Cette thèse met ainsi en évidence la complémentarité entre les prairies et les HSN arborés, et montre que le maintien d'une quantité mais également d'une diversité d'HSN dans les paysages agricoles est nécessaire à la conservation d'une diversité d'abeilles sauvages dans les agroécosystèmes.

Mots-clés habitats semi-naturels arborés, abeilles sauvages, paysages agricoles, prairies, pratiques agricoles, traits fonctionnels

ABSTRACT

Pollination by insects is central to the various ecosystem services that contribute to agricultural production, and in Europe wild bees are major players. In agricultural landscapes, these mobile species depend on resources provided by crops and by semi-natural habitats (SNH), both herbaceous (grasslands) or wooded (forests, edges, hedgerows). The objective of this thesis is to understand to what extent wooded SNH provide complementary floral resources to herbaceous habitats and support wild bee diversity in agricultural landscapes. Our study is mainly based on several datasets collected between 2013 and 2019 in the long-term study site 'Vallées et Coteaux de Gascogne'. The results obtained confirm the importance of the presence of wooded SNH in agricultural landscapes to support a diversity of wild bees. We show that, locally, wooded SNH support rich bee communities, including species that are not present in other SNH. They provide pollen preferentially consumed by wild bees and thus allow plant-bee interactions complementary to those favoured by grasslands. We show that wooded SNH provide stable floral resources over time, and in particular at periods when other SNH and crops do not provide floral resources, thus favouring the presence of bee species with a long foraging period. Finally, we show that the presence of wooded SNH in the landscape has a positive effect on the diversity and abundance of bees in crop borders. Furthermore, we highlight the positive role that grasslands play in providing floral resources for wild bees and counterbalancing the negative effect of the intensity of farming practices in cereal crops. This thesis thus highlights the complementarity between grasslands and wooded SNH, and shows that maintaining not only a quantity but also a diversity of SNH in agricultural landscapes is necessary for the conservation of a diversity of wild bees in agroecosystems.

Keywords wooded habitats, wild bees, agricultural landscapes, grasslands, farming practices, functional traits