



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>



THÈSE

Présentée pour l'obtention du titre de

**Docteur de l'université de Lorraine
en sciences agronomiques**

par

Colin VAN REETH

**Influences de l'organisation du paysage sur l'abondance des
abeilles sauvages, leur diversité et le service de pollinisation
en prairie permanente**

Thèse soutenue publiquement le 27/11/2017, devant un jury composé de :

Mme Françoise BUREL, Directrice de recherche (CNRS)
Mme Isabelle DAJOZ, Professeure (Université Paris Diderot)
M. Bernard AMIAUD, Professeur (Université de Lorraine)
Mme Annie OUIN, Maître de conférences (ENSAT)
M. Christian BOCKSTALLER, Ingénieur de recherche (INRA)
Mme Nadia MICHEL, Maître de conférences (Université de Lorraine)

Rapportrice
Rapportrice
Examineur
Examinatrice
Directeur de thèse
Co-directrice de thèse

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier chaleureusement Françoise Burel, Isabelle Dajoz, Annie Ouin, et Bernard Amiaud qui ont accepté d'évaluer ce travail de thèse.

Merci à mes encadrants, Christian Bockstaller et Nadia Michel de m'avoir accompagné au cours de ces trois années. Merci Christian pour tes conseils, tes relectures et ta réactivité lors de nos échanges durant ces trois années. Merci Nadia pour la confiance que tu m'accordes depuis le stage mémoire, ta gentillesse et la liberté de recherche que tu m'as laissée. Merci également de m'avoir proposé d'assurer des activités d'enseignement et de participer ainsi aux « parenthèses botaniques » de la colline de Sion.

Merci à Gaël Caro pour son soutien tout au long de la thèse notamment sur les parties statistiques et rédactionnelles des articles de thèse.

Merci aux membres de mon comité de thèse, Emilie Andrieu, Gaël Caro, Violette Le Féon, Bernard Vaissière pour leurs conseils sur ce travail. Merci Violette pour avoir accepté de relire certaines de mes productions.

Merci à l'équipe du Parc Naturel Régional de Lorraine et notamment Arnaud Brasselle, Laurent Godé, Raphael Gouill et Morgane Henard pour m'avoir aidé à sélectionner les parcelles d'étude. Merci également à Sebastien Husse pour m'avoir invité à participer aux concours des prairies fleuries du parc. Je me souviendrai longtemps de l'ambiance très chaleureuse de cette journée et de la météo franchement moins chaleureuse...

Merci aux organisateurs des journées Apoidea Gallica de m'avoir invité à présenter une partie de mes travaux de recherche. Merci à Violette Le Féon mais aussi à Eric Dufrêne, Pierre Rasmont, Mickael Henry, Benoit Geslin pour leurs retours constructifs.

Merci aux stagiaires M2, Loris Petry et Chloé Fournier, qui ont grandement contribué à l'avancement de cette thèse. Votre investissement sur le terrain pour la capture d'abeilles et votre patience pour la préparation des insectes m'ont été d'une aide précieuse. C'était un plaisir d'échanger avec vous et de sentir votre soutien même dans les moments les plus galères (« C'était pas notre prairie ici?? ah bah c'est du maïs maintenant » ou encore « Si le tracteur tire ta voiture et qu'on la pousse, ça va le faire pour sortir du trou ? »). J'en profite pour remercier les « pneus du Saulnois » dont j'ai été un client fidèle et qui, un jour, ont eu la riche idée de s'installer en plein centre de la zone d'étude.

Merci à Eric Dufrêne, David Genoud, Alain Pauly, l'Observatoire des abeilles et Anne Vallet qui ont accepté d'identifier les insectes capturés. Merci pour votre rapidité et pour avoir pris le temps de répondre à mes nombreuses questions sur l'écologie passionnante des abeilles.

Merci aux agriculteurs du Parc Naturel Régional de Lorraine pour nous avoir permis d'accéder à leurs prairies. Merci d'avoir répondu à nos enquêtes et d'avoir accepté la mise en œuvre de nos protocoles ayant parfois nécessité des retards de fauche.

Merci à Nathael Leclech (Chambre régionale d'agriculture Grand Est) et Pierre Dolle (Chambre d'agriculture de Moselle) pour nous avoir fourni des informations sur les conduites culturales du colza dans la région.

Merci aux membres du Laboratoire Agronomie Environnement et de PAT pour leur accueil, leur soutien et les moments de détente passés ensemble. Pour tout cela, je remercie Abdelhak, Alain, Alex, Alice, Armand, Aude, Audray, Caro, Claude, Clément, Christophe, David, Françoise, Fred, Frédéric B, Gaël,

Gianni, Helmut, Hugues, Jean, Jérémie Go, Jérémie Gr, Julie, Justinne, Jodie, Léa, Léonor, Mariana, Nadia, Romain, Ryosuke, Sandro, Séverine, Simon, Sophie, Sylvain, Victoire et Yuka. Merci aux amateurs de course à pied pour les encouragements et les nombreuses propositions de footing.

Merci Claude de m'avoir aidé à concevoir le dispositif de terrain, dépêtré de nombreux problèmes automobiles, apporté ta bonne humeur et ton aide précieuse sur le terrain.

Merci Gianni, Caro, Mariana, Jérémie, Clément, Jordan, David pour les supers moments passés ensemble. Merci Gianni d'avoir bien voulu perdre quelques parties de Dobble et Mariana de ne pas en avoir gagné beaucoup ;). Merci Caro pour nos nombreuses discussions autour d'une tasse de quelque chose (à nous deux, nous aurons testé l'intégralité du rayon thé/tisane et découvert quelques horreurs (« y'en a marre de la tisane détox !!! »)). Merci David pour tes talents culinaires (surtout la pizza-roquette). Merci Jérémie et Fred pour votre gentillesse et ces années passées ensemble au sein du bureau D06.

Enfin, un grand merci à tous les amis que je n'ai pas encore mentionnés, à ma famille (Patrick, Françoise, Aude, Mélie, Éric, Cécile, Hugo, Sohel et Swann) et à Justine qui m'ont soutenu et apporté beaucoup de bonheur pendant ces années intenses.

A ma sœur, Aude

Sommaire

Introduction : paysages agricoles, service de pollinisation et abeilles sauvages	9
1. L'évolution de l'agriculture en Europe et ses impacts sur les paysages et la biodiversité	10
1.1. La révolution verte en Europe	10
1.2. Les impacts sur les paysages ruraux et la biodiversité	11
1.3. L'introduction du concept de service écosystémique	12
2. Le service de pollinisation et les pollinisateurs.....	14
2.1. Présentation générale du service de pollinisation	14
2.2. Présentation générale des abeilles	16
2.2.1. Les abeilles: taxonomie, paléontologie, et biologie	16
2.2.2. Caractéristiques écologiques des abeilles sauvages	17
2.2.2.1. La taille des espèces et leur capacité de dispersion	17
2.2.2.2. Les différents niveaux de socialité	18
2.2.2.3. Les préférences alimentaires des abeilles	19
2.2.2.4. Les différents sites de nidification des abeilles sauvages	20
2.2.2.5. La phénologie des abeilles	20
2.3. L'implication des abeilles dans le service de pollinisation	21
2.3.1. Les contributions relatives des abeilles sauvages et de l'abeille domestique	21
2.3.2. Les différences d'efficacité de pollinisation entre espèces d'abeilles sauvages et leur complémentarité	21
3. Le déclin des abeilles : du constat aux causes.....	22
3.1. L'abeille domestique : des déclins régionaux mais une augmentation mondiale du nombre de colonies	22
3.2. Le déclin des abeilles sauvages : un nombre croissant d'études et un seul constat.....	24
4. Les causes du déclin des abeilles sauvages	27
4.1. Pratiques agricoles	27
4.1.1. Pesticides	27
4.1.1.1. Insecticides	28
4.1.1.2. Herbicides	29
4.1.1.3. Fongicides	29
4.1.1.4. Les interactions entre molécules.....	30
4.1.2. Fertilisation	30
4.1.3. Travail du sol	30
4.1.4. Irrigation.....	31
4.2. Destruction et dégradation des habitats.....	31
4.3. Changement climatique	33
4.3.1. Changement climatique et aire de répartition	33
4.3.2. Les effets du changement climatique sur la phénologie des plantes et des pollinisateurs	34
4.4. Introduction d'espèces.....	34
4.5. Compétition entre abeilles domestiques et abeilles sauvages ?.....	36
4.6. Interactions entre ces stress environnementaux	37
5. Les abeilles sauvages dans les paysages agricoles	39
5.1. L'écologie du paysage : le cadre conceptuel	40
5.2. Prairie permanente et habitats semi-naturels : des habitats riches et sources d'abeilles sauvages dans le paysage	41
5.2.1. Avant-propos : ressource floristique, abeilles sauvages et régimes de perturbation en prairie permanente	41
5.2.2. Les effets de la surface des habitats semi-naturels dans le paysage sur les abeilles sauvages et le service de pollinisation	44

5.2.3. Les effets de la configuration spatiale des habitats semi-naturels sur les abeilles sauvages et le service de pollinisation	46
5.3. Les multiples effets du colza à l'échelle paysagère	48
5.3.1. Le colza : une culture en expansion, à fort potentiel nectarifère et pollinifère.....	48
5.3.2. Les effets de la surface de colza dans le paysage sur les abeilles sauvages.....	49
5.3.2.1. Les effets intra-annuels de la surface de colza dans le paysage sur les abeilles sauvages	49
5.3.2.2. Les effets interannuels de la surface de colza dans le paysage sur les abeilles sauvages	51
6. Contexte et objectifs de la thèse	52
 CHAPITRE 1. Analyse multi-échelle de l'influence des surfaces de colza et d'habitats semi-naturels dans le paysage sur l'abondance et la richesse spécifique des abeilles sauvages en prairie permanente.....	54
Le résumé du chapitre 1.....	55
Abstract	57
1. Introduction	58
2. Material and Methods	60
2.1. Study region and sites	60
2.2. Bee community sampling and characterization	61
2.3. Quantification of local habitat quality and landscape composition	62
2.4. Data Analysis	62
2.4.1. First analysis: %SNH and %OSR effects during and after OSR flowering	62
2.4.2. Second analysis: testing the change of %OSR effect rapidly after OSR flowering	63
2.4.3. Third analysis: testing the influence of %OSR on the number of reproductive individuals in the late season	63
3. Results	64
3.1. Wild bee diversity and abundance	64
3.2. First analysis: %SNH and %OSR effects during and after OSR flowering.....	64
3.3. Second analysis: testing the change of %OSR effect rapidly after OSR flowering.....	66
3.4. Third analysis: the influence of %OSR on the number of reproductive individuals in the late season	67
4. Discussion	68
4.1. Oilseed rape effects on wild bees	68
4.1.1. Eusocial bees	68
4.1.2. Social bees.....	69
4.1.3. Solitary bees.....	69
4.2. Implications of oilseed rape effect on the reproductive success of bees and plants.....	69
4.2.1. Implications on the reproductive success of bees	69
4.2.2. Implications on the reproductive success of plants	70
4.3. Semi-natural habitats effects on wild bees in permanent grasslands.....	70
5. Conclusion.....	70
 CHAPITRE 2. Influence du contexte floristique local, de la surface d'habitats semi-naturels et de la répartition spatiale intra-annuelle et interannuelle des cultures de colza dans le paysage sur l'abondance et la taille du corps d'une espèce d'abeille solitaire en prairie permanente.....	75
Avant-propos	76
Le résumé du chapitre 2.....	77
Abstract	79
1. Introduction	80

2. Material and methods	81
2.1. Study area and study sites	81
2.2. Study species: <i>Andrena cineraria</i>	81
2.3. Bee sampling and floristic characterization	82
2.4. Bee functional characterization	82
2.5. Landscape characterization	83
2.6. Data analysis	83
3. Results	84
4. Discussion	85
5. Conclusion	87
 CHAPITRE 3. Influence du contexte floristique local et de la répartition spatiale des cultures de colza sur l'abondance des abeilles sauvages et le succès reproducteur d'une plante sauvage en prairie permanente	 89
Avant-propos	90
Le résumé du chapitre 3	91
Abstract	93
1. Introduction	94
2. Material and methods	95
2.1. Study region and study sites	95
2.2. Study plant and seed set monitoring	96
2.3. Pollinator monitoring	97
2.4. Quantifying landscape composition and configuration	97
2.5. Data Analysis	98
3. Results	99
3.1. Plant and bee monitoring	99
3.2. Local and landscape influences	99
3.2.1. Influences on <i>C. pratensis</i> seed set	99
3.2.2. Influences on bee abundance	100
3.2.3. Linking bee abundance and <i>C. pratensis</i> seed set	101
4. Discussion	101
4.1. Local and landscape influences on seed set	102
4.2. Local and landscape influences on pollinator abundance	102
4.3. Linking pollinators and <i>C. pratensis</i> seed set	103
4.4. Implications and conclusion	103
 Discussion et perspectives	 106
1. Influence spatio-temporelle des cultures de colza dans le paysage sur les abeilles et le service de pollinisation en prairie permanente	108
1.1. Effet intra-annuel de l'organisation spatiale des champs de colza dans le paysage	108
1.1.1. Pendant la floraison du colza. Concentration et dilution des abeilles dans le paysage: conséquences pour la pollinisation des plantes sauvages	108
1.1.2. Après la floraison du colza. Des effets qui s'estompent au cours du temps	111
1.2. Effet interannuel de l'organisation spatiale des champs de colza dans le paysage	112
2. Influence des habitats semi-naturels sur les abeilles sauvages et le service de pollinisation en prairie permanente	113
2.1. Influence locale du contexte floristique en prairie permanente	114
2.2. Influence de la surface d'habitats semi-naturels dans le paysage	115
3. Limites et perspectives	116

3.1. La prise en compte des traits fonctionnels pour mieux comprendre l'influence du colza sur les abeilles sauvages	116
3.2. La prise en compte de la diversité des pollinisateurs pour appréhender l'influence du colza sur le service de pollinisation en prairie permanente	118
3.3. La prise en compte de la phylogénie et des traits fonctionnels des plantes pour mieux comprendre l'influence du colza sur le service de pollinisation en prairie permanente	119
3.4. La prise en compte des pratiques agricoles pour affiner les effets de la composition du paysage	121
Références bibliographiques	123
Annexes.....	149
Annexe 1 : Liste des espèces capturées au cours de la thèse et leur statut UICN.....	149
Annexe 2 : Liste des communications.....	152
Annexe 3 : Activités d'enseignement	153

Introduction : paysages agricoles, service de pollinisation et abeilles sauvages

1. L'évolution de l'agriculture en Europe et ses impacts sur les paysages et la biodiversité

1.1. La révolution verte en Europe

La période de la seconde guerre mondiale et les quelques années qui ont suivi la fin de la guerre ont été marquées par une pénurie alimentaire en Europe (FAO, 1948, 1951). Pour satisfaire ces besoins alimentaires, les gouvernements européens ont encouragé et soutenu financièrement la production agricole à l'échelle nationale puis à l'échelle européenne dans le cadre de la PAC (Politique Agricole Commune) mise en place à partir de 1962. Grâce à l'essor de la mécanisation, du drainage, de l'irrigation, des intrants chimiques (fertilisants et pesticides) et de la sélection variétale, les rendements ont augmenté de façon spectaculaire (Figure 1). Depuis la création de la PAC jusqu'au milieu des années 90, les rendements ont en effet doublé pour la plupart des grandes cultures.

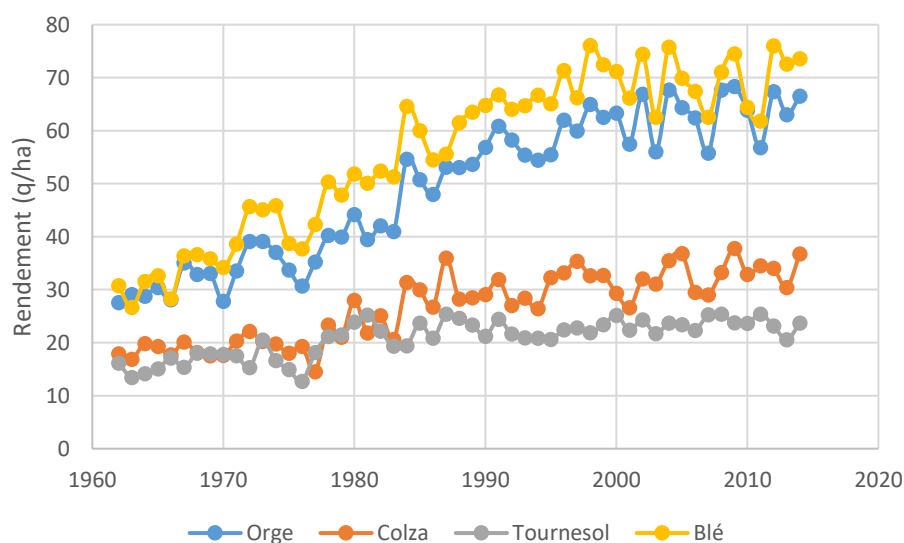


Figure 1: Evolution du rendement français de quatre cultures entre 1962 et 2014. Source : FAOSTAT

En parallèle, les systèmes agricoles français ont évolué vers des systèmes de polyculture au détriment des systèmes centrés sur l'élevage (Figure 2). Ainsi, le nombre d'exploitations spécialisées dans l'élevage a chuté de 54% entre 1988 et 2010 et la surface associée a diminué de 13%. Pendant cette même période, le nombre d'exploitations en grandes cultures a également diminué de 25%, alors que la surface associée a augmenté de 15%. Ces exploitations de polyculture sont donc devenues moins nombreuses mais plus grandes (Agreste, 2016).

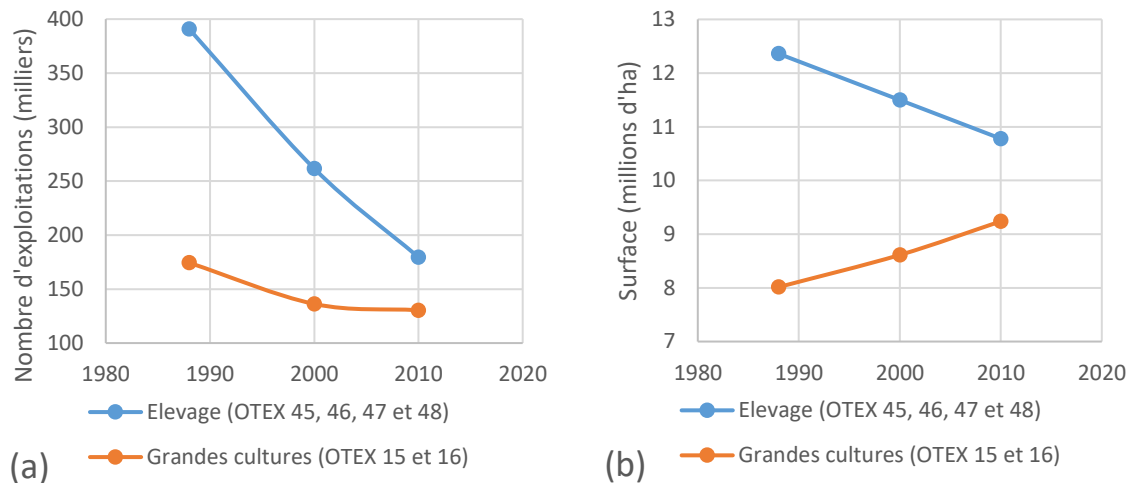


Figure 2: (a) Evolution du nombre d'exploitations agricoles françaises en fonction de leur Orientation Technico-Economique (OTEX). (b) Evolution des surfaces françaises associées à chaque OTEX. OTEX 15 : Céréales et oléoprotéagineux ; OTEX 16 : Cultures générales ; OTEX 45 : Bovins lait ; OTEX 46 : Bovins viande ; OTEX 47 : Bovins mixtes ; OTEX 48 : Ovins, caprins et autres herbivores. Source : Agreste, 2016.

1.2. Les impacts sur les paysages ruraux et la biodiversité

Ces changements de pratiques et de systèmes agricoles ont conduit à des modifications majeures des paysages ruraux (Fuller, 1987; Meeus, 1993), se traduisant par : une simplification des assolements, la raréfaction de certaines cultures (e.g. les protéagineux), la perte d'habitats non cultivés (haies, prairies permanentes et arbres isolés) et une augmentation de la taille des parcelles agricoles par remembrement (Figure 3).

Les conséquences sur l'environnement sont nombreuses : érosion et compaction des sols, pollution de l'eau, du sol et de l'air, émission accrue de gaz à effets de serre et déclin de la biodiversité (Stoate *et al.*, 2001; Benton *et al.*, 2003; Green *et al.*, 2005). En lien avec ce dernier point, un déclin des espèces inféodées aux milieux agricoles a été observé pour différents taxons. Fuller *et al.* (1995) ont montré que l'abondance de 83% des espèces d'oiseaux de milieux agricoles a diminué entre la fin des années 60 et le début des années 90 en Grande Bretagne. Donald *et al.* (2001) ont fait le lien entre ce déclin et l'intensification des pratiques agricoles en montrant que 30% du déclin des oiseaux en Europe serait imputable à l'augmentation des rendements des céréales. Des déclin comparables ont été constatés pour d'autres taxons tels que les mammifères (Flowerdew, 1997), les arthropodes (Sotherton & Self, 2000; Biesmeijer *et al.*, 2006; van Swaay *et al.*, 2006) et les plantes sauvages (Aebischer, 1991; Andreasen *et al.*, 1996; Sotherton & Self, 2000; Baessler & Klotz, 2006; Storkey *et al.*, 2012; Richner *et al.*, 2017) à travers l'Europe.



Figure 3: Le paysage autour des villages de Dalhain (en haut de l'image) et Vannecourt (à gauche) (Moselle) dans les années 50 et en 2015. Source : Institut national de l'information géographique et forestière (IGN).

1.3. L'introduction du concept de service écosystémique

La biodiversité fournit des bénéfices gratuits à l'Homme. Pour évaluer ces bénéfices, la notion de service écosystémique a été introduite par Daily (1997) et Costanza *et al.* (1997) et affirmée dans le cadre du Millenium Ecosystem Assessment (2005). Un service écosystémique peut être défini comme « un service fourni par la nature qui améliore ou maintient le bien-être humain » (Daily, 1997). Ce concept assez récent permet de sensibiliser le grand public et les preneurs de décisions sur les enjeux de la perte de biodiversité en associant, quand c'est pertinent, une valeur économique et donc politique aux services rendus par cette biodiversité (Spangenberg & Settele, 2010). Par exemple, Losey & Vaughan (2006) ont évalué à 57 milliards de \$/an les services rendus par les insectes aux Etats Unis.

Le classement des services écosystémiques fait l'objet de débat (Wallace, 2007). Celui qui a été retenu dans le cadre du Millenium Ecosystem Assessment (2005) est le suivant :

- Les **services d'approvisionnement** permettant la production de biens (aliments, bois, eau douce, énergies).
- Les **services de régulation** ne produisent pas de biens « palpables » contrairement aux services d'approvisionnement mais modulent le fonctionnement du climat, des maladies, de l'eau mais aussi de la pollinisation et du contrôle des ravageurs.

- Les **services culturels** par lesquels l'Homme bénéficie de la dimension récréative, esthétique et spirituelle des écosystèmes.
- Les **services de support** sont à la base de la réalisation des précédents services. Ils permettent notamment la formation des sols, le recyclage des nutriments ou encore la production primaire.

D'autres classifications ont été proposées sur la base de celle établie dans le cadre du Millenium Ecosystem Assessment (2005) (Bastian *et al.*, 2012; Kandziora *et al.*, 2013). Elles diffèrent sur la façon de considérer les services de support : Kandziora *et al.* (2013) estiment notamment que la prise en compte des services de support n'est pas pertinente et peut poser des problèmes de double comptage dans l'évaluation des services écosystémiques (Fu *et al.*, 2011; EFSE, 2017). Même si la typologie du Millenium Ecosystem Assessment (2005) forme une liste hétérogène de services, les contributeurs du rapport EFSE (2017) (« Evaluation Française des Ecosystèmes et des Services Ecosystémiques ») soulignent qu'elle reste très largement utilisée et constitue un « inventaire des enjeux majeurs dans les relations société-biodiversité ».

La production agricole dépend de différents services de régulation et de support dont les principaux sont (Swinton *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2007; EFSE, 2017) :

- Services de régulation :
 - Pollinisation animale. Elle est à l'origine de la reproduction des plantes et de la production des graines/fruits.
 - Régulation des insectes ravageurs. La prédation par les auxiliaires de cultures permet de limiter l'abondance des ravageurs et donc l'herbivorie.
 - Régulation des graines d'adventices. De nombreux organismes consomment des graines d'adventices (oiseaux, rongeurs, invertébrés) réduisant ainsi la compétition avec les espèces cultivées en place.
- Services de support :
 - Formation, fertilité et structure du sol. La formation du sol (pédogénèse) est le résultat d'un long processus de dégradation de la roche mère. Le sol dont la fertilité et la structure sont entretenues par les micro-organismes et les macro-invertébrés, contient les nutriments nécessaires à la croissance et au développement des plantes cultivées.
 - L'approvisionnement en eau. Les cultures nécessitent une quantité d'eau suffisante pour se développer.
 - Diversité génétique. Au cours de l'évolution, les espèces s'adaptent à leur milieu et présentent une variabilité génétique potentiellement utile à l'Homme.

La production agricole bénéficie de services écosystémiques mais peut également subir les effets négatifs du fonctionnement des écosystèmes. Ces effets négatifs sont définis par le terme de «contraintes» dans le cadre de EFSE (2017) et renvoie à ce qui est également appelé «dis-service de type 1» (Zhang *et al.*, 2007; Lyytimäki *et al.*, 2008). Par exemple, la présence de campagnol des champs (*Microtus arvalis*) est à l'origine de la dégradation des prairies permanentes et influence ainsi négativement la production agricole (Lyytimäki *et al.*, 2008).

La production agricole dépend de services écosystémiques mais peut également les influencer positivement ou négativement. Au travers de leur activité et de leurs pratiques agricoles, les

agriculteurs peuvent promouvoir des services d'approvisionnement (production alimentaire et de biocarburants) mais aussi des services de régulation tels que le contrôle biologique, la fertilité et la structure des sols, l'approvisionnement en eau, la diminution des émissions de gaz à effets de serre et la pollinisation (Power, 2010). Cependant, certaines pratiques agricoles peuvent également être à l'origine de dégradation des services et contribuent à la pollution des eaux et de l'air, à l'érosion des sols, aux émissions de gaz à effets de serre et à l'empoisonnement par des pesticides d'organismes non ciblés (l'impact négatif associé à ces pratiques est appelé « nuisance » ou « dis-service de type 2 » dans le rapport EFSE (2017)). La complexité du système provient du fait que chaque pratique agricole n'agit pas sur un seul service. Par exemple, l'utilisation d'azote minéral comme fertilisant augmente la production agricole (contribution au service de production d'aliments) ainsi que les émissions de gaz à effet de serre (dégradation du service de régulation du climat) (Snyder *et al.*, 2009). Des compromis entre services doivent donc être trouvés et constituent un enjeu majeur pour assurer la durabilité des systèmes agricoles futurs (Cord *et al.*, 2017).

L'exemple du service de pollinisation est particulièrement intéressant à présenter car il est à la fois essentiel pour une grande partie de la production agricole (Klein *et al.*, 2007) tout en étant fortement dépendant des pratiques agricoles réalisées et de leurs effets sur les agroécosystèmes. Du fait de cette interdépendance, une intensification de certaines pratiques agricoles peut dégrader le service de pollinisation (selon des modalités décrites dans la 4^{ème} partie de cette introduction) qui, en retour, dégradera la pollinisation de certaines plantes (et ainsi le service de production d'aliments). Dans la partie suivante et plus largement dans cette thèse, nous nous focaliserons sur le service de pollinisation et les abeilles, vecteurs majeurs de ce service.

2. Le service de pollinisation et les pollinisateurs

2.1. Présentation générale du service de pollinisation

La pollinisation permet la reproduction des espèces végétales des angiospermes et des gymnospermes. Il s'agit du transfert des gamètes mâles jusqu'aux gamètes femelles (ovules) entre une ou plusieurs fleurs d'un même individu (autogamie), ou entre les fleurs de deux individus distincts (allogamie). Les modalités de transport des gamètes mâles sont nombreuses. Elles comprennent :

- Le vent (anémophilie). C'est le cas des poacées.
- L'eau (hydrophilie), vecteur de la pollinisation de quelques plantes aquatiques (exemple : *Posidonia oceanica*).
- Les animaux. Le transfert du pollen peut être réalisé par des oiseaux (ornithophilie), des chauves-souris (chiroptérophilie) et très majoritairement par des insectes (entomophilie).

Ollerton *et al.* (2011) ont estimé que parmi les 352 000 espèces angiospermes, 87.5% sont pollinisées par les animaux. Cependant, parmi ces espèces la dépendance aux pollinisateurs varie. Certaines espèces sont partiellement dépendantes à la pollinisation animale dans la mesure où elles ont la capacité de s'auto-polliniser alors que d'autres espèces en sont incapables ce qui les rend totalement dépendantes de la pollinisation animale. La proportion des espèces concernées n'est pas connue à ce jour et mériterait d'être approfondie.

Parmi les plantes cultivées, Klein *et al.* (2007) ont évalué que 76% sont dépendantes de la pollinisation par les animaux, correspondant à 35% de la quantité mondiale produite (tonnage). Comme pour les plantes sauvages, le degré de dépendance varie d'une culture à l'autre mais peut plus facilement être évalué (Figure 4).

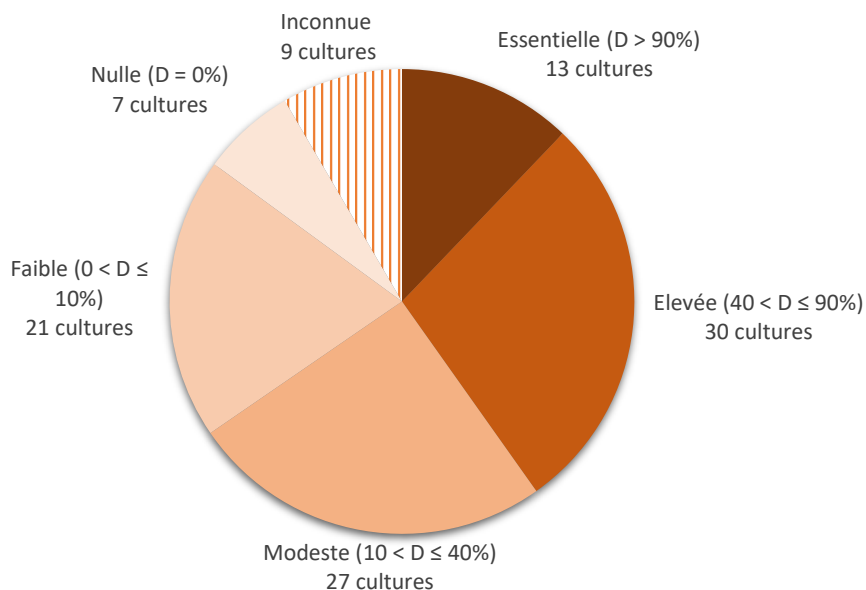


Figure 4: Dépendance (D) à l'égard de la pollinisation animale des principales cultures mondiales. Cette figure n'inclue que les cultures destinées directement à la consommation humaine (107 cultures). Figure adaptée depuis Klein *et al.* (2007).

A partir du degré de dépendance aux pollinisateurs de chaque culture, mais également des quantités produites pour chaque culture et de leur prix, plusieurs estimations économiques du service de pollinisation ont été réalisées. Costanza *et al.* (1997) l'ont évalué à 117 milliards \$/an (104,6 milliards €/an). Gallai *et al.* (2009) ont estimé le service de pollinisation à 152,9 milliards €/an (101,5 milliards €/an uniquement pour les fruits et légumes). Plus récemment, Lautenbach *et al.* (2012) ont revu à la hausse la valeur du service de pollinisation (361 milliards \$/an; augmentation d'un facteur de 1.9 par rapport à Gallai *et al.* (2009)). Les différences peuvent s'expliquer par la fluctuation des rendements et des prix en fonction des années. L'écart entre ces estimations est tout autant impressionnant que les montants dont il est question. Plus localement, le service de pollinisation a été évalué à 14,6 milliards €/an en Europe et à environ 2 milliards €/an en France (Leonhardt *et al.*, 2013; EFSE, 2017). Les trois cultures contribuant le plus à cette valeur du service en France sont les pommes, les pêches et le colza. Parmi les plantes dépendantes de la pollinisation animale, la grande majorité est pollinisée par les insectes. Les fleurs sont visitées par différents groupes d'insectes se nourrissant du nectar et/ou du pollen tels que certains coléoptères, diptères, lépidoptères et hyménoptères. Pour autant, ces insectes floricoles ne sont pas tous des pollinisateurs efficaces de par leur morphologie (e.g. pas d'organe de transport) ou leur comportement (Fenster *et al.*, 2004; King *et al.*, 2013). A titre d'exemple, King *et al.* (2013) ont quantifié la quantité de pollen déposée par différents visiteurs sur 13 espèces de plantes sauvages. Leurs résultats montrent que sur les 105 interactions étudiées entre une espèce de plante et une espèce de visiteur, 42 interactions n'engendraient pas de dépôt de pollen de l'espèce visitée.

Les coléoptères ne sont pas de bons pollinisateurs sauf pour un nombre limité de plantes (e.g. certaines plantes présentes à l'Est du bassin méditerranéen pollinisées par des coléoptères très velus de la famille des Glaphyridae (Dafni *et al.*, 1990) et d'autres espèces de plantes situées dans les régions tropicales et subtropicales appartenant à la famille des Annonaceae (Gottsberger, 1989) Araceae (Young, 1986; Gibernau *et al.*, 1999), Cyclanthaceae (Beach, 1982), Iridaceae (Steiner, 1998), Magnoliaceae (Dieringer *et al.*, 1999)). Pour les espèces de plantes qu'ils ne pollinisent pas, les

coléoptères pourraient même nuire à la pollinisation en endommageant les fleurs mais aussi en privant les pollinisateurs réels d'une partie du pollen et du nectar produits par la plante (Söber *et al.*, 2010).

Les lépidoptères et diptères sont souvent considérés comme des pollinisateurs mineurs car ils se nourrissent uniquement de nectar et ne possèdent pas d'organe adapté au transport du pollen. Les soies à la surface de ces espèces sont fines et non ramifiées, et ne permettent donc pas de retenir efficacement les grains de pollen. Par exemple, Jauker *et al.* (2012a) ont montré qu'*Osmia bicornis*, une abeille solitaire a une efficacité de pollinisation cinq fois supérieure à celles de deux espèces de syrphes (*Eristalis tenax* et *Episyrphus balteatus*). De plus, Orford *et al.* (2015) ont trouvé que les abeilles solitaires transportaient en moyenne environ 10 fois plus de pollen que les syrphes, et que les syrphes transportaient significativement plus de pollen que les lépidoptères. Cependant, il est important de noter que le peu de pollen transporté par les diptères peut parfois être compensé par leurs fréquences de visite élevées (Orford *et al.*, 2015). Autrement dit, les diptères sont rarement des pollinisateurs efficaces (quantité de pollen déposé sur une fleur/visite) mais ils peuvent être des pollinisateurs efficaces (quantité de pollen déposé sur une fleur/unité de temps) (Sahli & Conner, 2007; Ne'eman *et al.*, 2010).

Parmi les hyménoptères, les abeilles, les fourmis et les guêpes visitent les fleurs. Les guêpes peuvent être des pollinisateurs essentiels chez certaines plantes spécialisées (e.g. famille des Agaonidae (guêpe) sur *Ficus* (Kjellberg *et al.*, 2001; Rodriguez *et al.*, 2017)). Les fourmis participent à la pollinisation de certaines espèces (e.g. famille des Brassicaceae (Gomez & Zamora, 1992), Crassulaceae (Wyatt, 1981) Dioscoreaceae (Garcia *et al.*, 1995), Polygonaceae (Hickman, 1974)) qui se retrouvent essentiellement dans les zones désertiques ou semi-désertiques (Hickman, 1974).

Les abeilles sont particulièrement adaptées à la pollinisation car :

- Elles disposent d'organes spécialisés pour la collecte du pollen (brosse tibiale ou ventrale et corbeille) munis de poils branchus (poils ramifiés).
- Elles se nourrissent exclusivement de substances contenues dans les fleurs. Il s'agit du pollen, du nectar (sécrété par une glande, le nectaire, située à la base des pièces florales) et éventuellement d'huile.
- Elles présentent un comportement de fidélité aux espèces butinées.

Les abeilles possèdent donc les caractéristiques morphologiques, physiologiques et comportementales permettant de les considérer comme de bons pollinisateurs. Dans la partie suivante, nous nous focaliserons sur ce groupe. Nous montrerons qu'au-delà de l'abeille domestique, les autres espèces d'abeilles présentent une grande diversité qu'il est important de décrire pour comprendre leur rôle dans le service de pollinisation.

2.2. Présentation générale des abeilles

2.2.1. Les abeilles: taxonomie, paléontologie, et biologie

Les abeilles appartiennent à l'embranchement des Arthropodes, à l'ordre des Hyménoptères, à la super famille des Apoïdes et au clade des Apiformes (ou Anthophila). Ce groupe monophylétique représente environ 20 000 espèces à travers le monde, 2 065 espèces en Europe et 949 en France métropolitaine (Rasmont *et al.*, 1995; Michener, 2007; Rasmont *et al.*, 2017) . Les espèces d'abeilles sauvages peuvent se regrouper en 6 familles : Andrenidae, Apidae, Colletidae, Halictidae, Megachilidae et Melittidae. La répartition des espèces en France métropolitaine est assez hétérogène avec un

nombre d'espèces plus élevé qu'ailleurs sur le pourtour méditerranéen (Rasmont *et al.*, 1995; Michener, 2007).

Jusqu'au début des années 2000, le plus vieux spécimen d'abeille retrouvé datait d'environ 80 millions d'années (Michener & Grimaldi, 1988). Cependant, les scientifiques pensaient que l'apparition des abeilles devait être étroitement liée à celle des angiospermes dont l'essor est daté d'il y a environ 120/125 millions d'années (Soltis *et al.*, 2005). En 2006, un mâle *Melittosphex burmensis* d'environ 100 millions d'années a été retrouvé dans de l'ambre en Birmanie (Poinar & Danforth, 2006). Celui-ci présente de grandes similitudes avec les abeilles actuelles et constitue ainsi le plus vieux spécimen s'apparentant aux abeilles actuelles.

Comme beaucoup d'autres hyménoptères, les abeilles ont un mode de reproduction par parthénogenèse arrhénotoque : les mâles sont obtenus en absence de fécondation de l'œuf (ils sont donc haploïdes) alors que les femelles sont issues d'œufs fécondés (et sont donc diploïdes). Ce processus est bien connu des apiculteurs dont certaines colonies d'abeille domestique peuvent produire uniquement des mâles (on parle alors de colonies « bourdonnantes »). Il s'agit de colonies pour lesquelles la reine a épuisé son stock de gamètes mâles contenu dans sa spermathèque et ne peut donc plus produire que des mâles (appelés « faux bourdons », d'où l'expression de colonie « bourdonnante »). Pendant leur développement, les œufs (fécondés ou non) passent successivement par un état larvaire, de nymphe et enfin d'imago. La durée totale du développement (de l'œuf à l'adulte) est assez variable d'un groupe d'abeilles sauvages à l'autre. Elle atteint environ 5 semaines pour les bourdons (Alford, 1975) et certaines espèces d'Halictidae (Smith *et al.*, 2003) alors qu'elle peut être beaucoup plus longue pour d'autres espèces (e.g. 14-15 semaines pour *Osmia bicornis* et *Osmia lignaria*) (Tasei & Picart, 1973; Bosch & Kemp, 2000).

Les abeilles vivent pendant une période assez courte de l'ordre de quelques semaines (e.g. 3 semaines pour les ouvrières de *Halictus rubicundus* (Yanega, 1989)) sauf exception, comme pour les reines d'*Apis mellifera* pouvant vivre plusieurs années. Au cours de l'année, les espèces alternent une phase d'activité s'étalant de la fin de l'hiver pour les espèces les plus précoces (e.g. genre *Andrena*, *Bombus*) jusqu'au début de l'automne, avec une phase d'inactivité pendant l'hiver. Leur activité dépend de conditions environnementales précises puisque les abeilles sont thermophiles et héliophiles.

Les abeilles présentent des caractéristiques écologiques assez variées concernant leur capacité de dispersion, leur socialité, leur préférence alimentaire, leur site de nidification, leur phénologie.

2.2.2. Caractéristiques écologiques des abeilles sauvages

2.2.2.1. La taille des espèces et leur capacité de dispersion

Les différences de taille entre espèces sont assez frappantes. Les abeilles les plus grandes peuvent mesurer plusieurs centimètres de long (*Xylocopa violacea* peut mesurer jusqu'à 28 mm (Amiet *et al.*, 2007)) alors que les plus petites atteignent seulement 4 mm (genre *Nomioides*).

Gathmann & Tscharrntke (2002) ont montré que la taille des insectes était fortement corrélée à la distance parcourue par les espèces pour rechercher leur ressource alimentaire (Figure 5). Ainsi plus une espèce est grande plus elle aura la capacité de prospecter sur de longues distances. La longueur du corps peut s'avérer être compliquée à mesurer car les corps des abeilles peuvent se recroqueviller lors des captures et devenir cassants lorsqu'ils sont épinglés pour une future détermination. La distance entre les deux *tegulae* (écaille protégeant la base de l'aile antérieure) des abeilles est

considérée comme une bonne approximation de la taille du corps (Greenleaf *et al.*, 2007). Cette distance (i.e. ITD) se mesure de façon beaucoup plus aisée que la longueur du corps et est également étroitement liée avec les distances de prospection alimentaire ($R^2 = 0,55$).

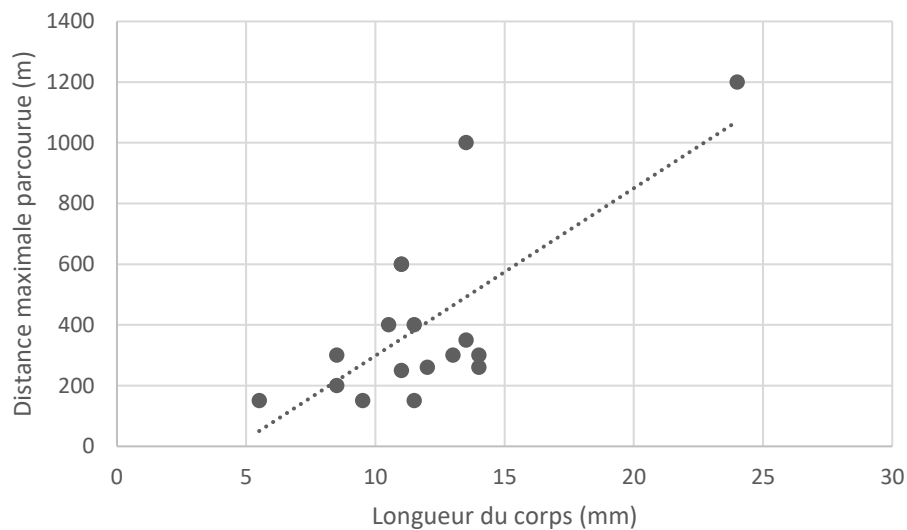


Figure 5: la relation entre la longueur du corps de 17 espèces d'abeilles et la distance maximale qu'elles parcourent pour rechercher leur ressource alimentaire. $R^2 = 0,47$. Deux espèces (*Megachile lapponica* et *Osmia bicornis*) ont la même taille et la même distance parcourue ce qui explique pourquoi seuls 16 points sont représentés. Figure adaptée de Gathmann & Tscharrntke (2002).

La taille du corps peut également varier au sein d'une même espèce (Goulson *et al.*, 2002; Peat *et al.*, 2005a; Jauker *et al.*, 2016; Renauld *et al.*, 2016). Par exemple, la taille des ouvrières de *Bombus terrestris* peut varier du simple au double (Goulson *et al.*, 2002) : l'ITD des plus petits individus est de 3,6 mm contre 6,3 mm pour les plus grands. Concernant les abeilles solitaires, Renauld *et al.* (2016) ont observé des femelles d'*Andrena nasonii* dont l'ITD variait de 1,5 à 2 mm et Jauker *et al.* (2016) ont mesuré des mâles d'*Osmia bicornis* dont l'ITD variait de 2,3 à 3,0 mm. Ces différences intra-spécifiques de taille du corps s'expliqueraient par la disponibilité des ressources au stade larvaire plutôt que par la génétique (Tepedino *et al.*, 1984; Roulston & Cane, 2002; Couvillon & Dornhaus, 2009). Roulston & Cane (2002) ont montré que l'augmentation de la proportion de protéines dans la nourriture larvaire de 20 à 37% engendrait une augmentation de 25% de la taille des individus émergeant.

2.2.2.2. Les différents niveaux de socialité

Les espèces d'abeilles sauvages présentent une gamme de socialité très variée. Les deux extrêmes sont représentés d'une part par les espèces eusociales et d'autre part par les espèces solitaires. Les abeilles eusociales vivent en colonie au sein de laquelle deux générations (la reine et ses filles) se partagent le travail : la reine pond les œufs pendant que ses filles (les ouvrières) se chargent de l'alimentation de la colonie. Certaines espèces de la famille des Halictidae et des Apidae (dont l'abeille domestique et les bourdons) sont concernées par ce type de comportement (Wyman & Richards, 2003). A l'inverse, les abeilles solitaires ne vivent pas en colonie et chaque femelle s'occupe de sa propre progéniture (Michener, 2007).

Entre ces deux extrêmes, des comportements de socialité intermédiaire sont décrits dans la littérature. Les colonies d'abeilles semi sociales présentent un partage du travail entre les individus d'une même

génération. Par ailleurs, les espèces communales partagent un même nid dans lequel chaque femelle s'occupe de pondre et d'alimenter sa progéniture. Enfin, beaucoup d'espèces terricoles sont dites grégaires : de nombreux nids sont construits dans une zone limitée dans lesquels se trouvent une ou plusieurs femelles.

Dans certaines conditions climatiques, la socialité caractéristique d'une espèce peut évoluer. Par exemple, Eickwort *et al.* (1996) ont montré que *Halictus rubicundus* possède communément un comportement eusocial mais adopte un comportement solitaire à plus haute altitude (2850m). Lorsque le climat est tempéré, la première génération de *H. rubicundus* est constituée majoritairement d'ouvrières travaillant dans le nid alors que la seconde génération est constituée de femelles et de mâles assurant la reproduction. Ce basculement de socialité, d'un mode social à solitaire, serait un acquis évolutif permettant de coloniser des habitats où deux générations ne peuvent pas se succéder par manque de ressource (Eickwort *et al.*, 1996).

Certaines espèces parasitent d'autres espèces d'abeilles en pondant leurs œufs dans le nid d'une espèce hôte et en se nourrissant des réserves accumulées par celle-ci. Michener (2007) distingue deux types d'abeilles parasites. D'une part, on trouve les abeilles cleptoparasites (abeilles « coucous »). Il s'agit du groupe d'abeilles parasites possédant le plus grand nombre d'espèces, appartenant à la famille des Apidae, Colletidae, Halictidae, Megachilidae. Les femelles de ces espèces entrent dans le nid d'une espèce hôte (solitaire le plus souvent), pondent leurs œufs dans des cellules déjà construites et, en général, quittent le nid. Les larves se nourrissent des ressources alimentaires initialement déposées pour la larve de l'espèce hôte. Le second type d'abeilles parasites regroupe les parasites sociaux appartenant à la famille des Apidae (dont le genre *Psithyrus*). Les parasites sociaux entrent dans le nid d'espèces sociales et prennent la place de la reine en l'éliminant ou non. Les ouvrières de l'espèce hôte s'occuperont alors des larves de l'espèce parasite au détriment de celles de leur propre espèce.

2.2.2.3. Les préférences alimentaires des abeilles

Les abeilles se nourrissent des ressources produites par les plantes. Le nectar et/ou l'huile fournissent les apports glucidiques alors que le pollen représente la source principale de protéines pour les larves et les adultes. Notons tout de même que des acides aminés sont présents dans le nectar (Baker & Baker, 1973).

La collecte du pollen peut se faire sur une seule espèce floristique (monolectisme), sur plusieurs espèces de la même famille (oligolectisme) ou sur plusieurs espèces de familles différentes (polylectisme). Les scientifiques ont souvent remis en cause l'existence d'espèces purement monolectiques. Cependant *Anthemurgus passiflorae*, une espèce de la famille des Andrenidae, est caractérisée par un tel comportement puisqu'elle se nourrit exclusivement des ressources de *Passiflora lutea* mais pas des autres espèces du genre *Passiflora* (Michener, 2007).

La quasi-totalité des espèces sociales est polylectique. Elles peuvent toutefois avoir des préférences pour certaines espèces particulièrement attractives. Chez les espèces solitaires, on retrouve à la fois les comportements polylectiques et oligolectiques.

Par ailleurs, les préférences alimentaires des abeilles sont souvent analysées au travers de la longueur de leur langue (Carvell, 2002; Fontaine *et al.*, 2006; Persson *et al.*, 2015). En effet, les espèces peuvent être regroupées dans la catégorie des abeilles à langue courte (famille des Andrenidae, Colletidae,

Daypodaidae, Halictidae, Melittidae) ou dans celle des abeilles à langue longue (Apidae, Megachilidae). La morphologie de certaines fleurs possédant une corolle particulièrement longue (certaines espèces des familles des Fabaceae, Lamiaceae, Scrophulariaceae et Boraginaceae), empêche les espèces à langue courte de les visiter. Toutefois, certaines espèces à langue courte (e.g. *Bombus terrestris* possédant une langue plus courte que d'autres espèces de bourdons) contournent le problème en perçant la base de la corolle et en se nourrissant illégitimement du nectar de la fleur (Diekötter *et al.*, 2010).

2.2.2.4. Les différents sites de nidification des abeilles sauvages

Les sites de nidification sont des structures construites par les reines (ou gynes) des espèces sociales ou par les individus femelles des espèces solitaires. Chaque nid est constitué d'une ou plusieurs cellules qui permettent le stockage des ressources et le développement des futurs individus.

La plupart des espèces d'abeilles est terricole (environ 75% des espèces) (Westrich, 1996). Les femelles creusent leur propre nid ou réutilisent d'anciens sites laissés vide. Certaines espèces de bourdons peuvent même réutiliser des sites creusés par des micromammifères. Toutes les espèces d'Andrenidae, de Melittidae et la plupart des espèces d'Anthophoridae, de Colletidae et d'Halictidae sont terricoles.

D'autres espèces sont dites « maçonnes ». Elles utilisent des cavités naturelles (tiges creuses, bois mort, coquilles d'escargot, cavités rocheuses) qu'elles tapissent avec des matériaux (fragment de feuille, poils cotonneux, résine végétale). Les espèces maçonnes sont représentées par la famille des Megachilidae. Certaines espèces sociales de la famille des Apidae (abeille domestique et bourdons notamment) nidifient également dans des cavités mais de taille beaucoup plus grande.

Enfin, certaines espèces creusent leur nid dans le bois, ce sont les espèces « charpentières ». Les espèces de deux genres de la famille des Apidae (*Xylocopa* et *Ceratina*) et un genre de la famille des Megachilidae (*Lithurgus*) constituent le groupe des abeilles charpentières.

2.2.2.5. La phénologie des abeilles

L'émergence des premières abeilles au printemps coïncide avec la floraison des plantes les plus précoces. Certaines abeilles émergent très tôt dans la saison. C'est le cas du genre *Andrena* dont certaines espèces sortent de leur phase d'inactivité hivernale dès la fin du mois de février. A l'opposé, certaines espèces du genre *Colletes* sont très tardives et n'émergent qu'à la fin de l'été voire à l'automne (e.g. *Colletes hederæ*). Après l'émergence, les espèces ont une période d'activité pouvant durer de quelques semaines jusqu'à plusieurs mois.

Chaque espèce se caractérise par son voltinisme, c'est à dire le nombre de générations se succédant en un an. Les espèces peuvent être univoltines, bivoltines ou plus rarement trivoltines (certaines espèces de la famille des Halictidae) si elles réalisent respectivement une, deux ou trois générations par an. En fonction du climat et de la géographie, le voltinisme d'une espèce peut varier (Eickwort *et al.*, 1996). Il est intéressant de noter que :

- Toutes les espèces multivoltines ne sont pas forcément des espèces sociales. Par exemple, plusieurs espèces solitaires du genre *Andrena* (e.g. *Andrena flavipes*) réalisent deux générations par an (la première au printemps et la seconde au début de l'été).

- Les espèces univoltines regroupent des abeilles solitaires mais également des abeilles sociales. Certaines espèces du genre *Bombus*, sont des abeilles eusociales univoltines : la reine établit le site de nidification au printemps et donnent naissance aux ouvrières en début de saison puis aux individus chargés de la reproduction en fin de saison (mâles et futures reines).

2.3. L'implication des abeilles dans le service de pollinisation

2.3.1. Les contributions relatives des abeilles sauvages et de l'abeille domestique

Comme vu précédemment, les abeilles jouent un rôle essentiel dans le service de pollinisation. Le service de pollinisation est souvent abusivement attribué à la seule activité de l'abeille domestique. Cependant, Breeze *et al.* (2011), en confrontant le nombre de ruches aux surfaces de cultures dépendantes des pollinisateurs au Royaume-Uni, ont évalué que l'abeille domestique ne pouvait fournir que 34% de la demande en service de pollinisation en 2007. Ces résultats suggèrent qu'une grande partie du service est assurée par les pollinisateurs sauvages. Parallèlement, une analyse se focalisant sur les résultats de 41 études (600 parcelles) à travers le monde a montré que l'abondance de l'abeille domestique n'augmentait le succès reproducteur des cultures que dans 14% de ces études (Garibaldi *et al.*, 2013).

Dans de nombreux cas, les abeilles sauvages sont même de meilleurs vecteurs de pollinisation que l'abeille domestique (Javorek *et al.*, 2002; Bosch *et al.*, 2006; Winfree *et al.*, 2007, 2008; Garibaldi *et al.*, 2013; Rader *et al.*, 2016). Elles sont indispensables pour certaines cultures non pollinisées par les abeilles domestiques (e.g. la pastèque (Winfree *et al.*, 2007)) ou peuvent agir en synergie avec ces dernières (Chagnon *et al.*, 1993; Brittain *et al.*, 2013).

En raison de leur meilleure capacité à polliniser certaines plantes, des espèces sauvages sont utilisées par les agriculteurs plutôt que l'abeille domestique. Plusieurs espèces de bourdons (e.g. *Bombus terrestris*, *B. impatiens*, *B. occidentalis*) sont ainsi fréquemment exploitées dans les cultures en serre (Dag & Kammer, 2001; Colla *et al.*, 2006; Velthuis & van Doorn, 2006). Des espèces de la famille des Megachilidae (e.g. *Megachile rotundata*, *Osmia lignaria*) peuvent également être utilisées pour des cultures en plein champ (Bosch *et al.*, 2006; Pitts-Singer & Cane, 2011).

2.3.2. Les différences d'efficacité de pollinisation entre espèces d'abeilles sauvages et leur complémentarité

La présence d'abeilles sauvages est essentielle pour la pollinisation des plantes sauvages entomophiles mais aussi de certaines cultures dont elles assurent en partie la valeur quantitative (rendement) et qualitative de la production. Cependant, la capacité d'une espèce à un être un pollinisateur efficace d'une plante dépend de nombreux critères : la fidélité à une espèce de plante, le lectisme de l'espèce, la fréquence de visite, la durée de la visite, la localisation du pollen sur le corps, la façon dont l'espèce transporte le pollen (certaines espèces humectent le pollen avec du nectar ou de l'huile ce qui peut le rendre plus difficilement mobilisable), la quantité de pollen transportée, la taille de l'individu au sein de l'espèce (Michener, 2007; King *et al.*, 2013; Senapathi *et al.*, 2015a; Jauker *et al.*, 2016; Gorenflo *et al.*, 2017).

En se focalisant sur les plantes cultivées présentes à travers le monde, Kleijn *et al.* (2015) ont montré que seuls 2% des espèces d'abeilles sauvages réalisent près de 80% des visites aux fleurs du fait de ces différences d'efficacité de pollinisation. Senapathi *et al.* (2015a) soulignent que ce constat n'est pas

étonnant dans le mesure où l'ensemble des abeilles sauvages ne peut pas participer à la pollinisation des plantes cultivées puisque (i) les périodes d'activité de certaines espèces d'abeilles et les périodes de floraison des cultures ne concordent pas toujours ; (ii) les abeilles parasites ne visitent les cultures que de façon très ponctuelle ; (iii) certaines abeilles sont inféodées à des écosystèmes caractérisés par une absence de culture (prairies d'alpage, dunes...) ; (iv) des cultures peuvent fournir des ressources alimentaires non exploitables pour certaines espèces d'abeilles sauvages (exemple : *Andrena vaga*, oligolectique sur la famille des Salicaceae ne visite pas les fleurs de colza (Brassicaceae)).

Selon la théorie de complémentarité de niches (Loreau *et al.*, 2001; Levine & HilleRisLambers, 2009), on peut s'attendre à ce que plusieurs espèces pollinisatrices contribuent plus ensemble à la fonction de pollinisation que chacune d'elle considérée seule. Cette complémentarité peut s'expliquer par des mécanismes divers proposés par Blüthgen & Klein (2011). Ainsi, la fonction de pollinisation pourrait être augmentée par (i) une complémentarité temporelle qui aurait lieu lorsque plusieurs espèces de pollinisateurs visitent les fleurs à différents moments de la journée (Hoehn *et al.*, 2008) (ii) une complémentarité environnementale : les espèces pollinisatrices ne réagissent pas toutes de façon identique aux variations des conditions environnementales (e.g. température, vitesse du vent). Ainsi, des conditions environnementales trop difficiles pourraient empêcher l'activité de butinage de certaines espèces mais pas d'autres. ; (iii) une complémentarité architecturale entre les fleurs d'un même plant ou au sein d'une même fleur. Entre les fleurs d'un même plant, Hoehn *et al.* (2008) ont montré que certaines espèces d'abeilles privilégiaient les fleurs au ras du sol alors que d'autres préféraient les fleurs situées en hauteur. Au sein d'une même fleur, Chagnon *et al.* (1993) ont trouvé que pour les fleurs de fraise, les petites abeilles visitaient les stigmates basaux alors que les plus grosses abeilles visitaient les stigmates apicaux. Le succès reproducteur de la fraise était optimal lorsque les petites et les grosses abeilles visitaient les fleurs.

Plusieurs études semblent confirmer cette hypothèse de complémentarité en montrant que le nombre d'espèces d'abeilles ou que la diversité fonctionnelle des pollinisateurs augmente le succès reproducteur des plantes. Hoehn *et al.* (2008) ont trouvé que le succès reproducteur de la citrouille dépendait de la richesse spécifique des pollinisateurs mais pas de leur abondance (mêmes résultats dans Klein *et al.* (2003) pour le caféier). Par ailleurs, Blitzer *et al.* (2016) ont notamment montré que le succès reproducteur de la pomme était mieux expliqué par la diversité fonctionnelle (obtenue à partir des traits de socialité, de taille et de nidification) des abeilles sauvages que par la richesse spécifique.

Compte tenu de l'importance de la diversité taxonomique et fonctionnelle des abeilles pour assurer la pollinisation des plantes, il est important de préserver les communautés d'abeilles sauvages dans les agroécosystèmes. Le déclin de la diversité des abeilles (dont il sera question dans la partie suivante) entraîne potentiellement un déclin du service de pollinisation (Kleijn *et al.*, 2015; Blitzer *et al.*, 2016).

3. Le déclin des abeilles : du constat aux causes

3.1. L'abeille domestique : des déclins régionaux mais une augmentation mondiale du nombre de colonies

Potts *et al.* (2010b) ont estimé que le nombre de ruches à travers le monde a augmenté de 45% entre 1961 et 2010. Cependant, ce constat global occulte des situations préoccupantes aux Etats Unis et plus récemment en Europe où des déclins locaux du nombre de colonies sont observés depuis le milieu des années 80. Les autres régions du monde (autres qu'aux Etats Unis et en Europe) sont à l'origine de cette augmentation de 45% du nombre de ruches entre 1961 et 2010. Pendant cette période, les

données de la FAO (Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture) indiquent que le nombre de ruches a augmenté de 210% en Asie (analyse réalisée sur 16 pays asiatiques pour lesquels des données sont disponibles depuis 1961), 133% en Afrique (22 pays analysés) et 220% en Amérique du Sud (9 pays analysés). Aux Etats Unis, le nombre de ruches décroît linéairement depuis 1945, soit une perte de 59% des colonies entre 1945 et 2005 (National Research Council, 2007). De plus, les apiculteurs de l'hémisphère Nord font face au syndrome de «Colony Collapse Disorder» se caractérisant par une disparition soudaine des abeilles de la ruche (Oldroyd, 2007). En Europe, le nombre de colonies d'abeilles domestiques a évolué en deux temps au cours de la deuxième moitié du XXème siècle: pour les 16 pays intégrés dans la Figure 6, on observe une hausse de 21,3% du nombre de colonies entre 1961 et 2013 (FAOSTAT). Cependant, cette hausse globale cache des variations géographiques et temporelles puisque le nombre de colonies en Europe a augmenté de 41,5% entre 1961 et 1985 puis a diminué de 14,3% de 1985 à 2013 (Figure 6).

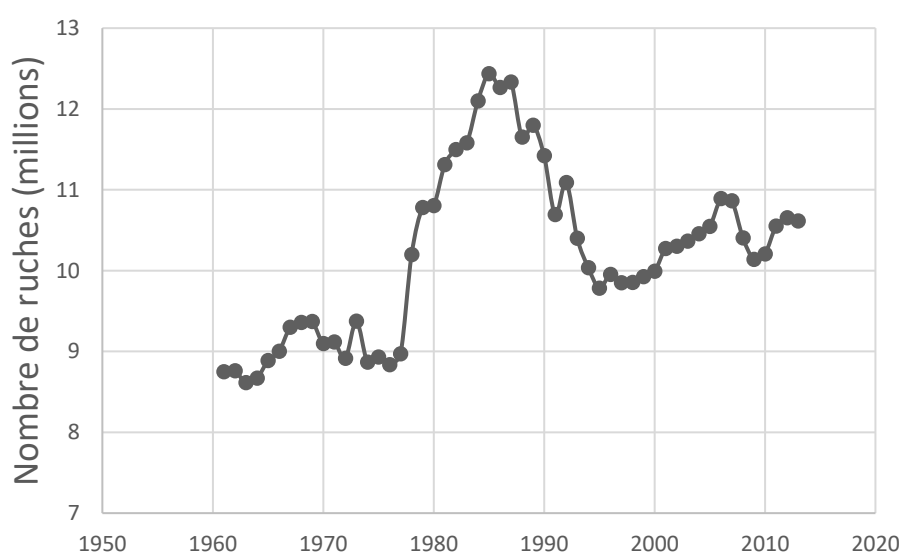


Figure 6: Evolution du nombre de ruches au cours du temps dans 16 pays européens pour lesquels la FAO a recensé des données sur la période 1961-2013: Allemagne, Autriche, Belgique, Bulgarie, Chypre, Espagne, Finlande, France, Grèce, Hongrie, Italie, Luxembourg, Pologne, Portugal, Roumanie et Suède. Source : FAOSTAT.

La compréhension des variations du nombre de colonies doit, entre autres, se faire au regard de l'évolution du nombre d'apiculteur (Moritz *et al.*, 2007; Potts *et al.*, 2010b). Plus le nombre d'apiculteurs augmente et plus le nombre de colonies augmente également (Figure 7). Pour cette raison, le récent déclin du nombre d'apiculteurs en Europe devrait être associée à une diminution du nombre de colonies (Potts *et al.*, 2010b).

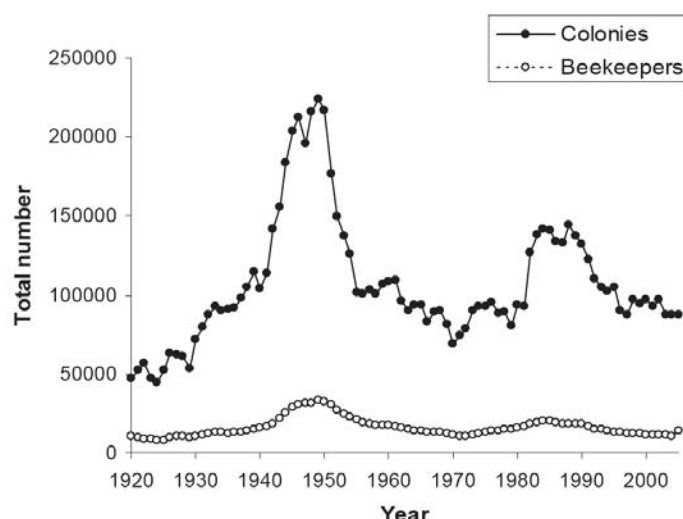


Figure 7: Evolution du nombre de colonies et d'apiculteurs (« Beekeepers ») en Suède. Source : Potts *et al.* (2010b)

Cependant, d'autres facteurs expliquent l'évolution du nombre de colonies aux Etats Unis et en Europe. Les scientifiques s'accordent à dire que les causes du déclin de l'abeille domestique sont multifactorielles et impliquent de nombreux stress environnementaux interagissant (vanEngelsdorp *et al.*, 2008; Le Conte *et al.*, 2010; Potts *et al.*, 2010b,a). Parmi les nombreuses causes du déclin des abeilles domestiques, dont certaines sont également à l'origine du déclin des abeilles sauvages (Cf partie 4. de cette introduction), il semblerait que l'introduction de *Varroa destructor*, acarien parasite désormais présent dans tout l'Europe, ait un rôle prédominant pour expliquer la diminution du nombre de ruches en Europe depuis la moitié des années 80 (Le Conte *et al.*, 2010; Rosenkranz *et al.*, 2010).

3.2. Le déclin des abeilles sauvages : un nombre croissant d'études et un seul constat

Afin d'étudier le déclin des pollinisateurs deux approches sont utilisées : les variations de la distribution spatiale de populations d'abeilles sauvages (Cameron *et al.*, 2011) ou le suivi à long terme du nombre d'espèces présentes dans des sites historiquement échantillonnés (Senapathi *et al.*, 2015b). Quelle que soit l'approche, le suivi de l'évolution des populations d'abeilles sauvages nécessite l'obtention de jeux de données naturalistes sur le long terme, ce qui explique la rareté de ces informations. Lorsque des données historiques et récentes peuvent être compilées, il faut être en mesure de pouvoir les comparer. Pour cela, il est primordial d'obtenir des précisions relatives à l'effort d'échantillonnage et à la localisation des données. Lorsque les efforts d'échantillonnage historiques et récents sont très différents, des méthodes statistiques peuvent être mises en œuvre et permettent de réaliser correctement les comparaisons de diversité entre les deux périodes.

L'analyse de la littérature montre que les analyses portant sur le déclin des abeilles sauvages ont pu être menées sur seulement deux continents : l'Europe et l'Amérique du Nord. Par ailleurs, il est intéressant de remarquer qu'il existe, à notre connaissance, plus d'études consacrées exclusivement aux bourdons, représentant environ 250 espèces à travers le monde (Goulson, 2010), par rapport à l'ensemble des abeilles sauvages, soit environ 20 000 espèces (Tableau 1).

Tableau 1: Liste des publications étudiant le déclin des abeilles sauvages en comparant des données historiques et récentes.

	Continent	Pays	Période comparée
Bourdons			
Williams (1982)	Europe	Royaume-Uni	Avant 1960 / Après 1960
Rasmont & Mersch (1988)	Europe	Belgique	Avant 1950 / Après 1950
Sárospataki <i>et al.</i> (2005)	Europe	Hongrie	1900-53 / 1953-60 / 1961-70 / 1971-80 / 1981-2000
Fitzpatrick <i>et al.</i> (2007)	Europe	Irlande	Avant 1980 / Après 1980
Colla & Packer (2008)	Amérique du Nord	Canada, Etats-Unis	1971-73 / 2004-06
Grixti <i>et al.</i> (2009)	Amérique du Nord	Etats-Unis	1900-49 / 1950-99 / 2000-06
Cameron <i>et al.</i> (2011)	Amérique du Nord	Etats-Unis	1900-99 / 2007-09
Dupont <i>et al.</i> (2011)	Europe	Danemark	1930-34 / 2008-09
Abeilles sauvages (bourdons et autres abeilles sauvages)			
Rasmont <i>et al.</i> (2005)	Europe	Belgique, France	Avant 1950 / Après 1950
Biesmeijer <i>et al.</i> (2006)	Europe	Pays-Bas, Royaume-Uni	Avant 1980 / Après 1980
Burkle <i>et al.</i> (2013)	Amérique du Nord	Etats Unis	1888-91 / 1971-72 / 2009-10
Carvalho <i>et al.</i> (2013)	Europe	Belgique, Pays-Bas, Royaume-Uni	1930-49 / 1950-69 / 1970-89 / 1990-2009
Senapathi <i>et al.</i> (2015b)	Europe	Royaume-Uni	1921-50 / 1983-2012

Le déclin des bourdons a été suspecté depuis les années cinquante mais prouvé pour la première fois au début des années 80 (Free & Butler, 1959; Williams, 1982). Depuis, de nombreuses études (Tableau 1) et quelques revues de la littérature sont apparues sur le sujet (Goulson *et al.*, 2008; Williams & Osborne, 2009). Le constat est le même pour chaque étude : certaines espèces sont en déclin en Europe ou aux Etats Unis. Les espèces particulièrement en danger possèdent certaines caractéristiques telles que : une zone climatique assez étroite, une présence à proximité de la limite de la zone climatique, une spécialisation alimentaire, une émergence tardive dans la saison (Williams & Osborne, 2009).

En ce qui concerne l'ensemble du taxon des abeilles sauvages, le nombre de publications traitant du déclin historique est plus faible (Tableau 1) et ne concerne que quelques pays. Biesmeijer *et al.* (2006) ont évalué le déclin des abeilles sauvages au Royaume-Uni et aux Pays Bas, en comparant le nombre d'espèces détectées avant et après 1980 dans des mailles de 10km de côté (Figure 8). Un déclin du nombre d'espèces d'abeilles a été observé dans 52% des carrés au Royaume-Uni et dans 67% aux Pays Bas. Une augmentation du nombre d'espèces a été constaté dans seulement 10% (Royaume-Uni) et 4% (Pays Bas) des carrés.

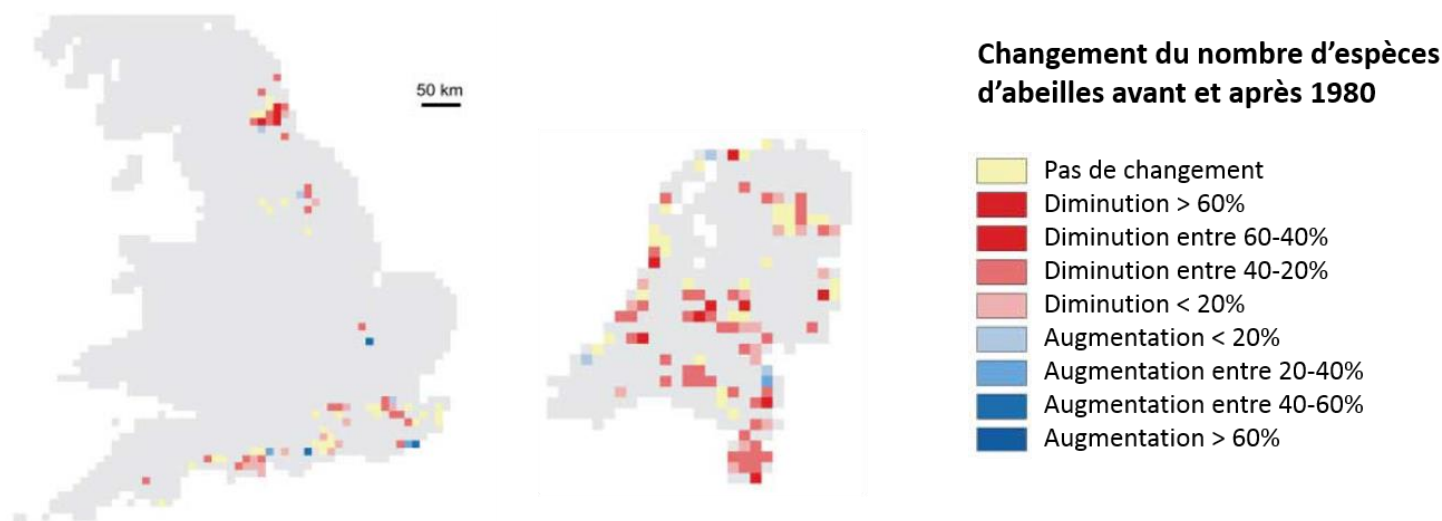


Figure 8: Le changement de richesse spécifique au Royaume-Uni et aux Pays-Bas (maille de 10km sur 10km) entre 2 périodes (avant et après 1980). Source : Biesmeijer *et al.* (2006).

D'autres études se basant sur des protocoles similaires (comparaison de données historiques et récentes) ont montré des résultats concordants en Europe et aux Etats Unis (Burkle *et al.*, 2013; Carvalheiro *et al.*, 2013; Senapathi *et al.*, 2015b). Senapathi *et al.* (2015b) ont comparé le nombre d'espèces capturées dans plusieurs sites du Royaume-Uni entre deux périodes (1921-1950 et 1983-2012). Un déclin du nombre d'espèces (de l'ordre de 10-40%) a été observé dans 9 sites sur 12 alors que seuls 3 sites ont connu une augmentation de ce nombre (Figure 9).

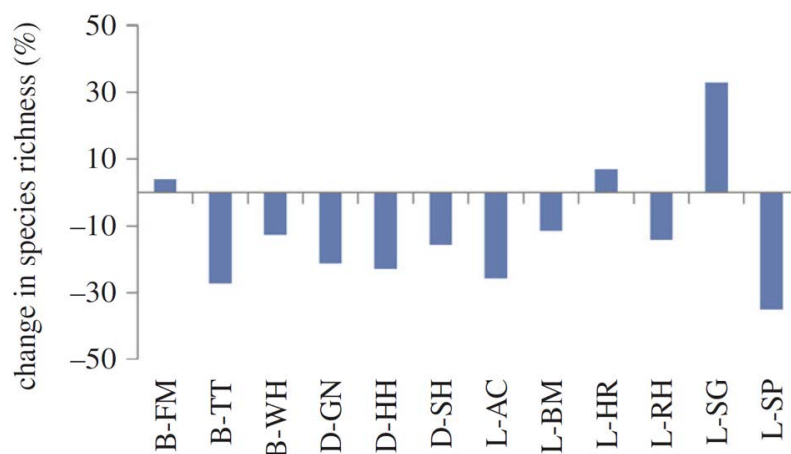


Figure 9: Le pourcentage de changement de richesse spécifique des abeilles sur 12 sites du Royaume-Uni entre 2 périodes (1921-50 et 1983-2012). Source : Senapathi *et al.* (2015b).

A l'échelle européenne, l'Union internationale pour la conservation de la nature (IUCN) a établi une première liste rouge sur les abeilles sauvages (Nieto *et al.*, 2014). Cette liste montre que 4% des espèces d'abeilles européennes seraient menacées. Ces évaluations ont été réalisés sur seulement 43% des espèces européennes, puisque pour la grande majorité des espèces (57%) les données sont insuffisantes pour être traitées. Par conséquent, le chiffre de 4% sous-estime très certainement le nombre d'espèces réellement menacées en Europe.

Pour obtenir une tendance plus globale du déclin des abeilles sauvages, il serait souhaitable que des études similaires à celles décrites précédemment voient le jour sur l'ensemble des continents (notamment en Afrique, Amérique du Sud, Asie et Océanie). L'héritage naturaliste de quelques pays permet de quantifier l'ampleur du déclin des abeilles sauvages essentiellement en Europe et en Amérique du Nord. Ces pays ont tous connu de profondes modifications de l'agriculture et donc des paysages lors du siècle précédent. Un des grands défis actuels consiste à identifier et comprendre les processus à l'origine du déclin des abeilles sauvages. L'objectif est évidemment de trouver des solutions pour que les populations d'abeilles sauvages se maintiennent dans les pays où le déclin est avéré, mais également pour qu'elles ne déclinent pas dans d'autres pays dont les agroécosystèmes sont encore préservés.

4. Les causes du déclin des abeilles sauvages

Le déclin des abeilles est imputable à de nombreux stress environnementaux, agissant seuls ou en interaction. Les abeilles peuvent être impactées par des facteurs qui les affaiblissent ou les tuent mais également par d'autres facteurs qui diminuent la ressource floristique et la quantité de sites de nidification disponibles. Dans cette partie, nous développerons les effets sur les abeilles sauvages de certaines pratiques agricoles, de la destruction et de la dégradation des habitats, du changement climatique, de l'introduction d'espèces, de la compétition entre abeilles domestiques et abeilles sauvages, et des interactions entre ces facteurs.

4.1. Pratiques agricoles

4.1.1. Pesticides

Lors de leurs déplacements ou lorsqu'elles butinent et s'alimentent, les abeilles peuvent être au contact d'un grand nombre de pesticides tels que les insecticides, herbicides, fongicides, molluscicides, acaricides ou encore des régulateurs de croissance. Ces molécules utilisées en agriculture peuvent avoir des effets non intentionnels sur les abeilles. Certaines molécules ont des effets létaux conduisant à la mort de l'individu entré en contact avec celles-ci. D'autres molécules, sans engendrer de mort immédiate, ont des effets négatifs sur le comportement des abeilles. Ces effets sublétaux peuvent affecter la reproduction, l'orientation, l'alimentation ou encore l'apprentissage des abeilles contaminées (Desneux *et al.*, 2007; Brittain & Potts, 2011; Fernandes *et al.*, 2016).

D'une espèce à l'autre, la sensibilité aux pesticides peut varier. Dans une méta-analyse reprenant les résultats de 150 études, Arena & Sgolastra (2014) ont comparé la sensibilité de l'abeille domestique avec celles de 19 espèces d'abeilles sauvages. Pour chaque espèce, un ratio de sensibilité a été calculé en divisant la dose létale médiane (LD₅₀) d'une espèce par la dose létale médiane de l'abeille domestique. Ainsi, une valeur de ce ratio supérieure à 1 indique que l'espèce sauvage est plus sensible que l'abeille domestique par rapport à la molécule étudiée. Les valeurs des ratios varient de 0,001 à 2085,7, illustrant ainsi une grande variabilité de sensibilité aux pesticides entre espèces d'abeilles sauvages. La médiane du ratio sensibilité vaut 0,57 ce qui signifie que l'abeille domestique est en général plus sensible que les espèces sauvages (le ratio était supérieur à 1 dans un tiers des études). Pour expliquer ces différences de sensibilité aux pesticides, plusieurs études ont cherché à mettre en relation ces sensibilités aux pesticides par rapport à certaines caractéristiques écologiques des espèces (Brittain & Potts, 2011; Mallinger *et al.*, 2015). Par exemple, Williams *et al.* (2010) ont montré que les abeilles sociales sont plus vulnérables vis-à-vis des pesticides que les abeilles solitaires, probablement à cause de la bioaccumulation de pesticides dans les colonies, de leur petite taille (sauf pour les

bourdons) (Devillers *et al.*, 2003; Valdovinos-Núñez *et al.*, 2009) et de leur plus longue période d'activité en comparaison avec les abeilles solitaires.

Dans les parties suivantes, les effets des insecticides, herbicides et des fongicides seront détaillés. Les molluscicides et les régulateurs de croissance ne sont souvent pas considérés comme potentiellement néfastes pour les abeilles. Pour cette raison, leurs effets ne sont pas étudiés seuls, mais ils sont parfois inclus dans des analyses s'intéressant à la quantité globale de pesticides épandus (Hendrickx *et al.*, 2007; Le Féon *et al.*, 2010). Les acaricides sont souvent utilisés par les apiculteurs pour lutter contre le *Varroa destructor*. De ce fait, les abeilles sauvages sont moins exposées aux acaricides que l'abeille domestique (Johnson *et al.*, 2013).

4.1.1.1. Insecticides

Les insecticides sont épandus afin de lutter contre les insectes ravageurs qui engendrent des pertes élevées de rendement (Ecophyto, 2009) pouvant, par exemple, atteindre 80% pour le colza (Hansen, 2003). Ils comprennent plusieurs familles de molécules dont les plus couramment épandues sont: les carbamates, les diamides, les néonicotinoïdes (interdiction totale à partir de 2020 pour la France), les organophosphorés et les pyréthrianoïdes. La lutte contre les insectes nuisibles des cultures peut également toucher d'autres insectes non ciblés mais participant à différents services écosystémiques (pollinisateurs, auxiliaires). Ainsi, de nombreuses études portent sur ces effets non intentionnels des insecticides. Au niveau cellulaire, les insecticides agissent sur la production d'acétylcholine (carbamates, organophosphorés), mais aussi sur les récepteurs d'acétylcholine (néonicotinoïdes) ou encore sur les échanges ioniques entre la cellule et son environnement (pyréthrianoïdes, diamides) (IRAC, 2015). La plupart des études traite de l'abeille domestique, mais il est à noter qu'un nombre croissant d'études se focalise sur d'autres abeilles : principalement les bourdons mais parfois d'autres abeilles sauvages.

Des études en laboratoire ont permis de mettre en évidence les effets délétères des insecticides sur la survie des abeilles (Tesoriero *et al.*, 2003; Decourtye *et al.*, 2004; Gill *et al.*, 2012; Whitehorn *et al.*, 2012; Kessler *et al.*, 2015). Chez *Osmia cornuta*, une exposition des larves à un insecticide (extrait de *Quassia amara*) engendre une mortalité de 82,8% des larves (Tesoriero *et al.*, 2003).

Ces études en conditions contrôlées ont pu être complétées par d'autres « en plein champ » dont l'objectif est d'évaluer la toxicité des insecticides en conditions « naturelles » (Henry *et al.*, 2015). Des analyses à l'échelle de la communauté des abeilles ont permis de mettre en évidence des réductions d'abondance ou de diversité lors de l'exposition à des insecticides (Brittain *et al.*, 2010; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2011; Park *et al.*, 2015; Rundlöf *et al.*, 2015). Ces analyses ont été complétées par des études mono-spécifiques identifiant des effets létaux et sublétaux de certaines insecticides (Alston *et al.*, 2007; Mommaerts *et al.*, 2010; Henry *et al.*, 2015; Rundlöf *et al.*, 2015; Woodcock *et al.*, 2017). Récemment, Rundlöf *et al.* (2015) ont montré que l'exposition à un insecticide (contenant un néonicotinoïde et un pyréthrianoïde) (i) réduisait la densité d'abeilles sauvages dans le champ de colza où le produit avait été épandu ; (ii) diminuait l'activité de nidification (nombre de cellules construites) d'une espèce sauvage, *Osmia bicornis* ; (iii) impactait négativement la croissance de la colonie et la reproduction (évaluée via le nombre de mâles et de reines produits) de *Bombus terrestris* ; (iv) n'avait pas d'effet sur le nombre d'individus d'abeilles domestiques produits. Alors que les conditions d'homologation des insecticides portent sur la toxicité des molécules vis à vis de l'abeille domestique,

cette étude illustre que cette espèce ne représente pas toujours un bon indicateur de la dangerosité des produits pour l'ensemble des abeilles.

4.1.1.2. Herbicides

Les herbicides sont épandus afin de réduire la quantité d'adventices et de limiter ainsi la compétition pour l'eau et les minéraux entre adventices et cultures (Bengtsson *et al.*, 2005). Les adventices peuvent engendrer une baisse potentielle de rendement de l'ordre de 35% (en moyenne pour les 11 cultures étudiées dans Oerke *et al.* (2006)). L'utilisation d'herbicides est en partie à l'origine du déclin de la diversité des adventices en grandes cultures. Meyer *et al.* (2013) ont ainsi montré qu'entre 1950 et 2009 en Allemagne (sur 392 parcelles), 65% de la diversité des adventices a disparu et que la couverture au sol occupée par les adventices est passée de 30 à 3%.

Or, les adventices représentent une ressource alimentaire utilisable par les abeilles sauvages (Bretagnolle & Gaba, 2015; Rollin *et al.*, 2016). La diminution de cette ressource pourrait rendre les parcelles agricoles particulièrement inhospitalières pour les pollinisateurs. Gabriel & Tscharnkte (2007) ont étudié des parcelles de blé avec ou sans application d'herbicides et ont montré qu'en absence d'herbicide, le nombre d'espèces d'adventices pollinisées par les insectes augmentaient et que la proportion de ces espèces par rapport aux espèces anémophiles augmentait également. Ainsi, la diminution de la ressource alimentaire pourrait contribuer au déclin des abeilles sauvages dans les agroécosystèmes.

Les herbicides sont souvent groupés avec d'autres pesticides dans les études (Shuler *et al.*, 2005; Carvalho *et al.*, 2010; Williams *et al.*, 2010; Otieno *et al.*, 2011; Mallinger *et al.*, 2015): peu d'études ont essayé de démêler les effets des herbicides de ceux des autres pesticides sur les abeilles sauvages. Des connaissances plus approfondies sur le sujet seraient souhaitables.

L'étude de la toxicité des herbicides sur les abeilles sauvages reste peu étoffée : ils sont considérés comme moins toxiques que les insecticides mais pourraient cependant avoir des effets seuls ou agir en synergie avec d'autres produits. Certains herbicides se retrouvent dans les tissus des abeilles : Hladik *et al.* (2016) ont détecté la présence d'herbicides chez 19% des individus testés.

4.1.1.3. Fongicides

Les fongicides sont épandus afin de lutter contre les attaques de champignons qui engendrent des pertes élevées de rendement (Ecophyto, 2009) pouvant, par exemple, atteindre 48% pour le blé tendre d'hiver (Chevalier-Gérard *et al.*, 1994). Jusqu'à assez récemment, les fongicides étaient considérés comme bénins pour les abeilles. Cependant, l'observation d'effets délétères de certains fongicides sur les abeilles sauvages a amené les scientifiques à étudier ces produits de façon plus poussée (Tesoriero *et al.*, 2003; Ladurner *et al.*, 2005; Bernauer *et al.*, 2015; Park *et al.*, 2015). Bernauer *et al.* (2015) ont montré que les colonies de *Bombus impatiens* exposées à un fongicide (Chlorothalonil, famille des composés organochlorés) produisaient moins d'ouvrières, avaient une biomasse plus faible et possédaient des reines plus légères que les colonies témoins. De façon similaire, Ladurner *et al.* (2005) ont observé que seuls 40% des individus d'*Osmia lignaria* exposés à un fongicide (Captan, famille des phthalimides) avaient survécu, 7 jours après avoir été en contact avec le produit (100% de survie chez les individus témoins). Alors que, les effets négatifs de certains fongicides sont désormais connus, le mode d'action des molécules reste encore à éclaircir.

4.1.1.4. Les interactions entre molécules

Les pesticides peuvent avoir un effet seul, mais ils peuvent également agir en synergie : l'effet global de l'association de deux molécules est alors plus élevé que la somme des effets simples de chaque molécule. Papaefthimiou & Theophilidis (2001) ont évalué la toxicité d'un insecticide (Deltamethrin, famille des pyréthrinoïdes) et d'un fongicide (Prochloraz, famille des imidazoles), seuls ou combinés, sur l'amplitude et la fréquence des contractions cardiaques d'abeilles domestiques. Lorsque les deux molécules sont associées, l'effet négatif de l'insecticide est multiplié par 100 et celui du fongicide est multiplié par 10, montrant un effet synergique clair. D'autres études ont également mis en évidence des effets de synergie lorsqu'un insecticide (famille des pyréthrinoïdes) et un fongicide sont associés (Colin & Belzunces, 1992; Thompson & Wilkins, 2003). Thompson *et al.* (2013) ont étudié les effets de synergie entre fongicides (famille des triazoles) et insecticides (famille des néonicotinoïdes) sur la mortalité d'abeilles domestiques et ont également observé des effets de synergie mais moins importants que pour l'association imidazole/pyréthrinoïde. Pour expliquer le mode d'action de ces molécules (imidazole et pyréthrinoïde) agissant en synergie, Pilling *et al.* (1995) ont suggéré que le Prochloraz pourrait inhiber le métabolisme des pyréthrinoïdes par les abeilles amplifiant ainsi l'effet de l'insecticide.

4.1.2. Fertilisation

La fertilisation a pour objectif d'augmenter l'apport en nutriments aux plantes pour améliorer la quantité ou la qualité de la production. L'utilisation de fertilisants diminue la diversité végétale et engendre des modifications de la composition des communautés végétales conduisant à une diminution des espèces exploitables par les pollinisateurs (Kleijn *et al.*, 2009; Isbell *et al.*, 2013). Ainsi cette pratique peut avoir des effets indirects sur les pollinisateurs, à l'instar des effets des herbicides, en diminuant leur ressource alimentaire dans les agroécosystèmes.

Hudewenz *et al.* (2012) ont étudié la richesse spécifique des abeilles dans des prairies ayant reçu des quantités différentes de fertilisants. Leurs résultats montrent que la richesse spécifique des abeilles diminue lorsque la fertilisation augmente et peuvent s'expliquer par la diminution de la diversité floristique induite par la fertilisation. Cependant, la relation entre la quantité de fertilisants et la diversité des pollinisateurs n'est sûrement pas linéaire : Hudewenz *et al.* (2012) ont montré que l'abondance floristique était supérieure lorsque des niveaux intermédiaires de fertilisants étaient épandus plutôt qu'en absence totale de fertilisation (à nombre de fauches égales).

Kovacs-Hostyanszki *et al.* (2011) ont observé les effets de la fertilisation dans des parcelles de blé sur l'abondance des abeilles sauvages. Ils ont trouvé que l'abondance des abeilles diminuait lorsque la fertilisation azotée augmentait.

4.1.3. Travail du sol

L'essor de la mécanisation agricole au milieu du 19^{ème} siècle s'est traduit en partie par une intensification du travail du sol (fréquence, profondeur de travail). Pour l'agriculteur le travail du sol est, entre autres, un moyen de maîtriser les communautés d'adventices. Il peut prendre des formes assez variées : du travail profond (30-40 cm) au travail plus superficiel (5-10 cm) avec retournement ou non de l'horizon supérieur. Puisque la plupart des abeilles sauvages sont terricoles, le travail du sol (notamment le labour) peut détruire leurs sites de nidification. Shuler *et al.* (2005) ont observé trois fois moins de *Peponapis pruinosa* dans des champs labourés plutôt que dans ceux qui ne l'étaient pas. De façon similaire, Williams *et al.* (2010) ont associé les résultats de 19 études et ont montré que

l'abondance des abeilles nidifiant dans le sol était impactée négativement par le labour. Les effets du travail du sol sont encore peu documentés. Il serait intéressant d'étudier les effets du travail du sol plus superficiels et donc potentiellement moins impactant, mais aussi ceux du tassement du sol lié au passage d'engins agricoles. En effet, le tassement pourrait obstruer l'entrée du nid, voire détruire complètement le site de nidification.

Le travail du sol influence également les communautés végétales et donc indirectement les communautés d'abeilles sauvages (Rollin *et al.*, 2016). Ainsi, le travail du sol peut diminuer l'abondance et la diversité de la ressource floristique dans les agroécosystèmes (Murphy *et al.*, 2006; Barbir *et al.*, 2015). Cependant, le non-labour s'accompagne souvent d'une utilisation accrue d'herbicides pour lutter contre les adventices, c'est pourquoi la pertinence de cette pratique du point de vue du maintien de la ressource floristique est questionnable.

4.1.4. Irrigation

Les cultures implantées dans des régions à déficit hydrique sont souvent irriguées. Cette pratique pourrait particulièrement influencer les espèces nidifiant dans le sol en noyant leurs larves ou en favorisant les attaques fongiques (Packer & Knerer, 1986). Kim *et al.* (2006) ont ainsi remarqué que la densité des nids d'abeilles terricoles en parcelles de tournesol irriguées était plus faible qu'au niveau des bordures non irriguées et potentiellement plus riches floristiquement.

Contrairement à ces précédents résultats, Julier & Roulston (2009) ont observé un effet positif de l'irrigation sur l'abondance de *Peponapis pruinosa*. Pour l'expliquer, les auteurs font l'hypothèse qu'un sol irrigué est plus simple à creuser pour les abeilles. Les travaux de Cane (2008) appuient cette hypothèse dans la mesure où l'auteur a trouvé des densités de nid les plus élevées au niveau des zones les plus humides.

4.2. Destruction et dégradation des habitats

Au cours de la seconde moitié du 20^{ème} siècle, une partie des habitats favorables aux abeilles sauvages (haies, pelouses calcaires, prairies permanentes...) a été détruite ou dégradée (Fuller, 1987; Herzberg & Pearson, 2001; Howard *et al.*, 2003; Cousins, 2009). Ceci s'explique par plusieurs éléments tels que le déclin de l'élevage (baisse de la surface dédiée à l'élevage et du nombre d'exploitations (Figure 2)), les politiques de remembrements pour favoriser la productivité du travail, les politiques ayant encouragé la production agricole et les pratiques agricoles associées dont les effets ont été décrits précédemment.

Plusieurs études ont retracé l'évolution de la surface des habitats favorables aux abeilles sauvages au cours du 20^{ème} siècle. Fuller (1987) a estimé qu'entre les années 1930 et les années 1980, la surface de prairie permanente a diminué de 38,4% en Angleterre et au Pays de Galles. Howard *et al.* (2003) ont réalisé une étude similaire en Grande Bretagne sur un pas de temps plus resserré (entre 1990 et 1998) et ont également observé une diminution alarmante de la surface de certains habitats tels que les pelouses calcaires fournissant à la fois des sites de nidification et des ressources alimentaires aux abeilles sauvages. Dans l'Etat de l'Iowa aux Etats unis, Herzberg & Pearson (2001) ont estimé que la prairie ne représentait aujourd'hui que 0,1% de la surface totale de l'Etat, alors qu'elle représentait 85% de cette surface au moment de l'arrivée des colons européens. Plus récemment, Cousins (2009) a retracé l'évolution de la composition de 12 paysages suédois (soit 8 000 km²) depuis le début du 19^{ème} siècle. L'auteure, a ainsi mis en évidence une diminution de la surface en prairies passant de 83% de la surface totale de la zone il y a 200 ans à seulement 17% aujourd'hui. La Figure 10 illustre

l'évolution de la surface en prairie permanente en Europe (15 pays) entre 1961 et 2013 : cette surface a diminué de 20,0% en Europe et de 27,9% en France (FAOSTAT). D'après les données européennes (EUROSTAT), la surface de prairies permanentes en France est en recul de 33,0% entre 1966 et 2007. Au-delà de la différence de période prise en compte, des variations de la valeur de ces diminutions peuvent exister du fait de différences dans la définition des prairies permanentes entre les différentes sources FAOSTAT et EUROSTAT (Peyraud *et al.*, 2012). Il est important de souligner qu'une partie de la surface toujours en herbe n'est pas incluse dans ces statistiques. Il s'agit des surfaces communales ou encore des surfaces herbacées permanentes telles que certains terrains militaires. Ces surfaces pourraient représenter 1.5 millions d'hectares en France soit environ 16% de la surface déclarée en prairie permanente (Pointereau *et al.*, 2008). Les difficultés économiques actuelles auxquelles font face les éleveurs devraient entraîner une poursuite du déclin du nombre d'éleveurs et de la surface en prairie permanente.

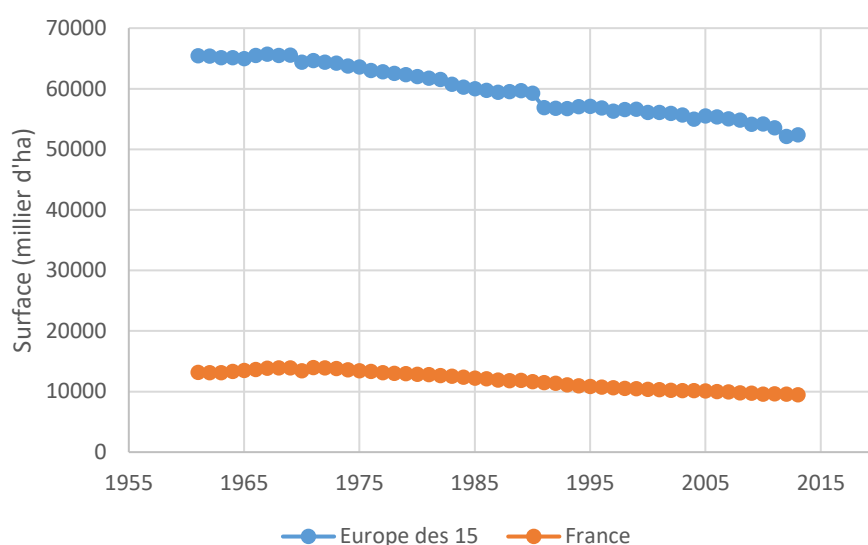


Figure 10: Evolution de la surface française et européenne en prairie permanente. L'Europe comprend ici les 15 pays historiques de l'Union Européenne qui sont ceux pour lesquels les surfaces de prairies permanentes sont documentées depuis 1961. Source : FAOSTAT.

La surface en haies a également fortement baissé : Robinson & Sutherland (2002) ont calculé que la moitié du linéaire de haies avait disparu entre les années 1940 et 1990 en Angleterre et au Pays de Galles (Figure 11). En France, le linéaire de haies est passé de 1 244 110 km en 1975 à 707 605 km en 1987, soit une baisse de 43% (Pointereau, 2002). L'arrachage des haies à grande échelle en France a eu lieu entre les années 60 et 80. Depuis, Il semblerait que la suppression des haies ait diminué puisqu'une analyse portant sur dix départements français montrent une baisse du linéaire de haies de 14% pendant la période 1983-1995 (Pointereau, 2002). L'auteur estime cependant que 70% du linéaire de haies présent en 1910 avait disparu en 2000.

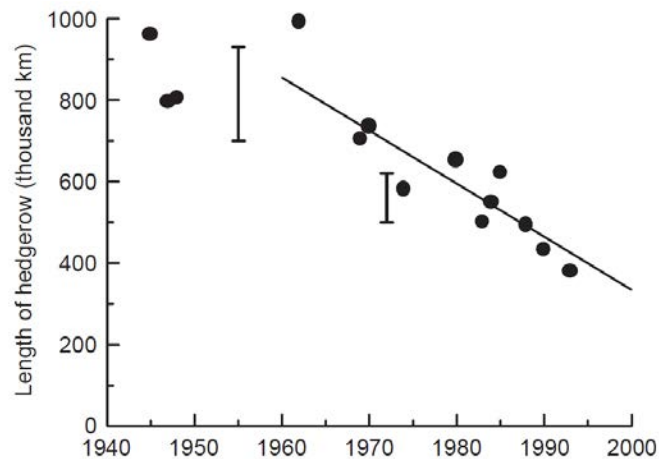


Figure 11: Evolution du linéaire de haies en Angleterre et au Pays de Galles. Source : Robinson & Sutherland (2002).

La destruction et la dégradation des habitats réduisent la quantité et la qualité des ressources dont dépendent les abeilles sauvages. Puisque les abeilles ont besoin à la fois de sites pour construire leur nid, de matériaux de construction et d'une quantité suffisante de plantes pour se nourrir, l'absence ou la rareté d'un de ces éléments empêcherait ces espèces de se maintenir dans un tel contexte paysager (Westrich, 1996). Les habitats semi-naturels sont les habitats fournissant les précédents éléments. Ils comprennent une large gamme d'habitats en fonction des zones géographiques et des espèces étudiées (bandes enherbées pérennes, bois, dunes, haies, lisières, landes, pelouses calcaires, prairies permanentes...). De nombreuses études ont mis en évidence les effets de la destruction et la dégradation des habitats semi-naturels sur les abeilles sauvages (Winfree *et al.*, 2009). Nous présenterons en détail les conséquences de ces changements paysagers sur l'abondance et la diversité des abeilles dans la partie 5.

4.3. Changement climatique

Le changement climatique se traduit par une élévation des températures à l'échelle planétaire (Stocker *et al.*, 2013). Ces variations de climat ont des effets directs sur les pollinisateurs en les obligeant à quitter certaines zones géographiques devenues défavorables pour en coloniser d'autres, lorsque c'est possible. Par ailleurs, le changement climatique et notamment l'augmentation des températures influence également les interactions plantes-pollinisateurs, en causant des décalages phénologiques entre la floraison des plantes et l'émergence des pollinisateurs.

4.3.1. Changement climatique et aire de répartition

L'élévation des températures peut contraindre certaines espèces à quitter une partie de leur aire de répartition devenue défavorable pour se déplacer dans des zones climatiques plus adaptées. Kerr *et al.* (2015) ont étudié l'évolution de l'aire de répartition de certaines espèces de bourdons en Europe et en Amérique du Nord, en comparant des données récentes et historiques (de 1901 jusqu'à 2010). Ils ont réalisé plusieurs constats : (i) l'aire de répartition des espèces régresse au Sud : la limite sud de l'aire de répartition remonte plus au Nord; (ii) les bourdons colonisent des altitudes plus élevées qu'avant; (iii) l'aire de répartition des espèces ne progresse pas au Nord : la limite Nord de leur aire de répartition ne remonte pas plus au Nord. Ces éléments montrent que les bourdons s'adaptent peu aux changements de température. L'aire de répartition des espèces concernées pourrait donc se rétrécir dans les décennies à venir (Rasmont *et al.*, 2015) ce qui conduirait à des déclin locaux et d'importants changements de la composition des communautés. Franzen & Öckinger (2012) ont comparé les

communautés de bourdons dans les régions montagneuses du nord de la Scandinavie depuis 60 ans. Ils ont montré que la richesse spécifique était stable pendant cette période, mais que les communautés de bourdons avaient évolué : à faible altitude, des espèces méridionales ont colonisé la région alors que les espèces endémiques ont migré vers des altitudes plus élevées. Les déplacements des espèces en réponse au changement climatique soulèvent des enjeux importants de conservation et remettent également en cause la pérennité du service de pollinisation dans certaines zones. Polce *et al.* (2014) ont évalué la distribution actuelle et future (2050) des vergers et des pollinisateurs en Grande Bretagne. Actuellement, les distributions des vergers et des pollinisateurs se recoupent. D'ici 2050, l'aire de répartition des pollinisateurs devrait évoluer et délaisser les zones où les vergers sont actuellement établis, mettant ainsi en péril la pérennité de ces cultures fortement dépendantes des pollinisateurs (Klein *et al.*, 2007) dans ces zones géographiques.

4.3.2. Les effets du changement climatique sur la phénologie des plantes et des pollinisateurs

Le changement climatique peut influencer les interactions entre organismes (Visser *et al.*, 1998). C'est le cas pour les interactions plantes-pollinisateurs. Le risque majeur consiste en un décalage phénologique entre la période de floraison des plantes et l'émergence des pollinisateurs. Il est donc primordial de savoir si les plantes et les pollinisateurs suivent des modifications phénologiques similaires, mais également de connaître précisément les facteurs environnementaux les influençant (Byers, 2017). Bartomeus *et al.* (2011) ont estimé que l'émergence de 10 espèces d'abeilles en Amérique du Nord avait avancé de $10,4 \pm 1,3$ jours entre 1880 et 2010, et qu'en parallèle la phénologie des plantes ciblées par ces abeilles avait évolué de façon synchrone. Dans cette étude, il semblerait que l'émergence des abeilles et les dates de floraison des plantes avancement similairement de façon linéaire avec l'augmentation des températures. Cependant, une étude similaire a mis en évidence des décalages phénologiques. Burkle *et al.* (2013) ont comparé la phénologie de 109 pollinisateurs et de 26 plantes entre 3 périodes : 1888-1891 / 1971-1972 / 2009-2010. Entre 1888-1891 et 2009-2010, le pic de floraison des plantes a avancé de 9,5 jours alors que le pic d'activité des pollinisateurs a avancé de 11 jours. Pour expliquer ces différences, Hegland *et al.* (2009) ont suggéré que le développement et l'activité des pollinisateurs dépendent uniquement de la température alors que la phénologie des plantes s'explique par d'autres variables telles que la pression atmosphérique en CO₂, la concentration en azote (Hoover *et al.*, 2012) ou encore le régime de précipitations (Inouye *et al.*, 2003).

L'augmentation des températures peut également influencer les interactions plantes-pollinisateurs par le biais de la sécrétion de nectar. Takkis *et al.* (2015) ont en effet montré que les températures attendues pour la fin du siècle peuvent conduire à une diminution de production de nectar chez deux plantes de climat méditerranéen.

4.4. Introduction d'espèces

La mondialisation des échanges a entraîné l'introduction d'espèces. Les espèces introduites impactant négativement les abeilles sauvages peuvent être des parasites, des hyménoptères, des espèces végétales (Goulson & Hughes, 2015; Geslin *et al.*, 2017).

Dans la nature, les abeilles sont en contact avec des parasites de natures différentes : bactéries, champignons, virus, protozoaires et mites (Goulson & Hughes, 2015; Graystock *et al.*, 2016). La Figure 12 liste les différents parasites des abeilles pour lesquels la transmission des espèces domestiquées (*Apis* ou *Bombus*) aux populations sauvages a pu être mise en évidence. Parmi ces parasites, de nombreux sont propagés par le varroa (*Varroa destructor* ou *Varroa jacobsoni*). Le varroa est un

acarien parasitant les espèces du genre *Apis* et véhiculant différents virus (dont le virus des ailes déformées). Les abeilles sauvages ne sont pas parasitées par le varroa mais peuvent être infectées par les virus qu'il propage (Rosenkranz *et al.*, 2010). *Nosema ceranae* est un bon exemple de parasite transmis par les espèces domestiquées aux abeilles sauvages. Il s'agit d'un champignon unicellulaire qui infectait uniquement l'abeille domestique asiatique, *Apis cerana*. En 2006, *N. ceranae* a été identifié chez *Apis mellifera* en Europe puis chez les abeilles sauvages en 2009 (Higes *et al.*, 2006; Plischuk *et al.*, 2009). La propagation des parasites pourrait être atténuée par des mesures d'hygiène et de sécurité renforcées dans les ruchers et dans les industries spécialisées dans l'élevage et le transport d'espèces domestiquées (Goulson & Hughes, 2015).

Parasite	Parasite taxa	Host	Spread to	Pathology	Refs
<i>Apicystis bombi</i>	Neogregarine	Bumblebees	Honeybees?	Parasitizes adult bumblebees. Faecal-oral transmission. Degrades fat body, has neurological effects and can cause mortality. Spillover from commercial bees to wild bumblebees; implicated in bumblebee declines in Argentina. Can infect honeybees.	Liu <i>et al.</i> (1974), Plischuk and Lange (2009), Plischuk <i>et al.</i> (2011), Arbetman <i>et al.</i> (2013), Graystock <i>et al.</i> (2013b), Maharramov <i>et al.</i> (2013), Graystock <i>et al.</i> (2014)
<i>Crithidia bombi</i>	Trypanosome	Bumblebees	Bumblebees	Parasitizes adult bees. Faecal-oral transmission and context-dependent virulence. Appears unable to infect honeybees. Spillover from commercial bumblebees to wild bumblebees; implicated in bumblebee declines in Argentina.	Schmid-Hempel (2001), Brown <i>et al.</i> (2003), Graystock <i>et al.</i> (2014), Schmid-Hempel <i>et al.</i> (2014)
<i>Nosema bombi</i>	Microsporidian	Bumblebees	Bumblebees	Parasitizes adult bees. Faecal-oral transmission, reducing worker survival and colony fitness. Spillover from commercial bumblebees implicated in bumblebee declines in North America.	Colla <i>et al.</i> (2006), Otti and Schmid-Hempel (2007), Cameron <i>et al.</i> (2011)
<i>Nosema ceranae</i>	Microsporidian	Honeybees	Bumblebees	Emerging disease of adult bees. Natural parasite of <i>Apis cerana</i> , jumped host to <i>Apis mellifera</i> , and then to bumblebees. Spillover from honeybees and commercial bumblebees to wild bumblebees. Can lead to mortality.	Plischuk <i>et al.</i> (2009), Fries (2010), Graystock <i>et al.</i> (2013a), Fürst <i>et al.</i> (2014), Graystock <i>et al.</i> (2014),
<i>Locustacarus buchneri</i>	Mite	Bumblebees	Bumblebees	Tracheal mite, feeding on haemolymph of adult bumblebees. May cause lethargy, altered foraging behaviour and reduced lifespan. Spillover has taken place from commercial bumblebees to wild bumblebees in Japan.	Goka <i>et al.</i> (2000), Otterstatter and Whidden (2004), Otterstatter <i>et al.</i> (2005), Goka <i>et al.</i> (2006)
Deformed wing virus (DWW)	Iflaviridae	Honeybees	Bumblebees Solitary bees?	Parasite of brood and adults. In honeybees, infected brood may develop into adults with deformed wings; infection in adults has neurological effects and can cause mortality. Has been detected in wild and commercially produced bumblebees. In bumblebees, infections of brood can also lead to adults with deformed wings, and infections of adults can cause mortality. Has been detected in solitary bees, but infectivity or pathology unknown	Genersch <i>et al.</i> (2006), Chen and Siede (2007), de Miranda and Genersch (2010), Evison <i>et al.</i> (2012), Fürst <i>et al.</i> (2014), Manley <i>et al.</i> (2015), McMahon <i>et al.</i> (2015)
Slow bee paralysis virus (SBPV)	Iflaviridae	Honeybees	Bumblebees?	Causes paralysis of adult honeybees. Has been detected in wild bumblebees, but infectivity or pathology unknown.	Chen and Siede (2007), McMahon <i>et al.</i> (2015)
Israeli acute paralysis virus (IAPV)	Dicistroviridae	Honeybees	Bumblebees	Causes paralysis and mortality in adult honeybees. Has been detected in wild bumblebees. Reduces brood production in bumblebees.	Chen and Siede (2007), Singh <i>et al.</i> (2010), Meeus <i>et al.</i> (2014)
Acute bee paralysis virus (ABPV)	Dicistroviridae	Honeybees	Bumblebees	Causes paralysis and mortality in adult honeybees. Has been detected in wild bumblebees. Also causes paralysis in bumblebees	Bailey and Gibbs (1964), Meeus <i>et al.</i> (2010), McMahon <i>et al.</i> (2015)
Kashmir bee virus (KBV)	Dicistroviridae	Honeybees	Bumblebees	Causes mortality in adult honeybees. Has been detected in wild bumblebees. Delays oviposition and reduces brood production in bumblebees.	Chen and Siede (2007), Meeus <i>et al.</i> (2014)
Black queen cell virus (BQCV)	Dicistroviridae	Honeybees	Bumblebees? Solitary bees?	Causes mortality of queen larvae. Has been detected in wild bumblebees and solitary bees, but infectivity or pathology unknown.	Chen and Siede (2007), McMahon <i>et al.</i> (2015), Manley <i>et al.</i> (2015)
Sacbrood virus (SBV)	Dicistroviridae	Honeybees	Bumblebees? Solitary bees?	Lethal disease of honeybee larvae. Has been detected in wild bumblebees and solitary bees, but infectivity or pathology unknown.	Chen and Siede (2007), Manley <i>et al.</i> (2015), McMahon <i>et al.</i> (2015)
<i>Ascosphaera</i> spp.	Fungus	Honeybees	Bumblebees	Lethal, specialist brood disease (chalkbrood). Also infects solitary bees. Detected in wild bumblebees. Infections reported from adult bumblebees.	Aronstein and Murray (2010), Evison <i>et al.</i> (2012), Maxfield-Taylor <i>et al.</i> (2015)
<i>Aethina tumida</i>	Small hive beetle	Honeybees	Bumblebees	Emerging parasite, spreading from Africa to America, Australasia and Asia over last decade. Larvae feed on honey and pollen, and can destroy colonies. Can parasitize bumblebees	Spiewok and Neumann, 2006; Hoffmann <i>et al.</i> (2008)

Figure 12: Les parasites des abeilles pour lesquels la transmission des espèces domestiquées aux populations sauvages a pu être mise en évidence. Source: Goulson & Hughes (2015).

Certaines espèces d'hyménoptères (Apoidea ou non-Apoidea) peuvent impacter négativement les (autres) abeilles sauvages, comme le frelon asiatique (*Vespa velutina*) qui a été observé pour la première fois en France en 2004 (Villemant *et al.*, 2006). Depuis, sa répartition géographique ne cesse de s'étendre en France, premier pays européen concerné par l'introduction de *V. velutina*. Le frelon asiatique s'attaque principalement à l'abeille domestique, mais pourrait s'alimenter d'abeilles

sauvages (Monceau *et al.*, 2014). Cependant, les effets de la prédation de *V. velutina* sur les abeilles sauvages restent méconnus et mériteraient de faire l'objet de futures recherches.

L'introduction d'autres espèces, telles que le bourdon européen *Bombus terrestris*, a été réalisée dans plusieurs régions du monde : Amérique du Sud (Ruz & Herrera, 2001; Torretta *et al.*, 2006), Asie (Ono, 1998), Océanie (Semmens *et al.*, 1993). *B. terrestris* peut entrer en compétition avec d'autres espèces sauvages pour la ressource alimentaire mais surtout pour les sites de nidification, et pourrait ainsi être à l'origine du déclin de certaines espèces de bourdons (Matsumura *et al.*, 2004; Inoue *et al.*, 2008). Le cas de l'introduction d'abeilles domestiques sera discuté à part dans la partie suivante.

Certaines espèces végétales invasives peuvent remplacer une partie de la flore locale et ainsi influencer les abeilles sauvages. Morón *et al.* (2009) ont comparé l'abondance et la diversité des abeilles sauvages dans des prairies en Pologne où des espèces invasives du genre *Solidago* étaient présentes (jusqu'à 90-100% de recouvrement de la surface du sol) ou absente. La diversité de la flore locale et son recouvrement ainsi que l'abondance et la diversité des abeilles sauvages étaient impactés négativement par l'invasion de *Solidago*. Du point de vue des plantes, la floraison d'espèces invasives peut également attirer les abeilles et ainsi limiter les visites aux plantes locales, ce qui peut se traduire par un plus faible succès reproducteur chez ces espèces locales (Morales & Traveset, 2009; Herron-Sweet *et al.*, 2016).

4.5. Compétition entre abeilles domestiques et abeilles sauvages ?

L'introduction de ruches sur des sites engendre la présence de dizaines de milliers d'individus d'*Apis mellifera* associés à chaque ruche. Les butineuses d'abeille domestique pourraient ainsi entrer en compétition avec les communautés locales d'abeilles sauvages pour la ressource floristique (nectar et pollen essentiellement), ce qui pourrait altérer par conséquent le succès reproducteur des espèces d'abeilles sauvages. Pour détecter de tels effets, différentes approches ont été mises en œuvre par les chercheurs. Certaines études ont réalisé des calculs de corrélation entre abondance ou densité d'abeille domestique et abeilles sauvages. Forup & Memmott (2005) ont ainsi observé des corrélations négatives significatives entre l'abondance de ces deux groupes. Cependant, cette approche permet de soupçonner une compétition mais ne permet pas de le prouver, puisque ces abondances pourraient être influencées par d'autres facteurs environnementaux (Herbertsson *et al.*, 2016).

De nombreuses études en plein champ se focalisant sur la compétition entre abeille domestique et abeilles sauvages, ont observé l'abondance ou la densité d'abeilles sauvages (Steffan-Dewenter & Tschardt, 1999, 2000; Thomson, 2006; Herbertsson *et al.*, 2016), leur diversité (Steffan-Dewenter & Tschardt, 2000), leur activité de butinage (Thomson, 2004; Nielsen *et al.*, 2012; Hudewenz & Klein, 2013) et leur succès reproducteur (Thomson, 2004; Hudewenz & Klein, 2013; Elbgami *et al.*, 2014) à des distances (ou à des densités) plus ou moins élevées de ruches. Globalement, les études montrent des résultats assez différents sur l'éventuelle compétition entre l'abeille domestique et les abeilles sauvages (Vereecken *et al.*, 2015; Geslin *et al.*, 2017). Thomson (2006) a trouvé des abondances de bourdons de plus en plus élevées au fur et à mesure que la distance au rucher augmentait. Steffan-Dewenter & Tschardt (2000) ont montré que l'abondance et la richesse spécifique des abeilles sauvages en prairie permanente ne dépendaient pas de la densité de ruches dans le paysage (0,2 à 5,2 ruches.km⁻² dans un rayon de 2 km). Hudewenz & Klein (2013) ont observé que les abeilles sauvages visitaient moins de fleurs de *Calluna vulgaris* en présence de ruche. Cependant le succès reproducteur des abeilles sauvages, évalué par le nombre de nids, n'était pas influencé par la présence de ruches ou la distance au rucher. Elbgami *et al.* (2014) ont montré un effet significatif en plaçant 5 colonies de

Bombus terrestris à proximité d'un rucher et 5 autres colonies à distance de ce même rucher (1 km) : les colonies proches de la ruche gagnaient moins de poids, produisaient moins de reines, avaient des reines plus petites que dans les autres colonies.

Pour expliquer en partie ces différences de résultats, plusieurs arguments peuvent être avancés. Tout d'abord, il se pourrait que les effets de compétition varient en fonction de la localisation géographique où l'étude a été menée. En effet, l'abeille domestique est une espèce autochtone en Europe ce qui pourrait expliquer l'absence d'effet sur les communautés d'abeilles sauvages, puisque l'abeille domestique et les abeilles sauvages ont coévolué. Cependant, les pratiques apicoles peuvent engendrer des densités d'abeille domestique qui dépassent celles retrouvées naturellement. Dans ces cas, des effets sur les abeilles sauvages ne peuvent pas être exclus. La compétition pourrait dépendre de la localisation géographique mais également de la composition du paysage. Herbertsson *et al.* (2016) ont mesuré la densité de bourdons dans des sites en présence ou en absence de ruches. Chaque site se trouvait dans un paysage caractérisé par une faible ou une forte surface de prairies permanentes dans le paysage. Les résultats montrent que l'introduction d'abeilles domestiques réduit la densité de bourdons en bordure de champ et de route, uniquement lorsque la surface en prairie permanente dans le paysage est faible. Ainsi, la compétition entre abeille domestique et abeilles sauvages pourrait être exacerbée lorsque les ressources floristiques dans le paysage sont limitées.

4.6. Interactions entre ces stress environnementaux

Les stress environnementaux à l'origine du déclin des abeilles sauvages peuvent agir seuls ou en interaction: l'effet combiné de deux stress peut être supérieur à la somme des effets de chaque stress (González-Varo *et al.*, 2013; Goulson *et al.*, 2015). Par conséquent, la prise en compte d'un seul stress environnemental pourrait être une sous-estimation de son effet en conditions naturelles, lorsque son effet est combiné avec ceux des autres stress.

La combinaison de plusieurs stress environnementaux est parfois analysée dans les études. Cependant, la détection des effets de synergie entre stress nécessite la prise en compte de leur interaction, ce qui n'est pas toujours réalisé dans les études. Le Tableau 2 répertorie les études ayant analysé l'effet de plusieurs stress (deux) et de leur interaction.

Tableau 2: Liste d'études qui ont étudié l'effet de deux stress environnementaux et de leur interaction sur les abeilles sauvages. Tableau actualisé depuis González-Varo *et al.* (2013).

	Destruction et dégradation du paysage	Changement climatique	Introduction d'espèces	Compétition abeilles domestique/sauvage
Pratiques agricoles	Schweiger <i>et al.</i> (2007) Rundlöf <i>et al.</i> (2008) Otieno <i>et al.</i> (2011) Kennedy <i>et al.</i> (2013) Scheper <i>et al.</i> (2013) Otieno <i>et al.</i> (2015) Park <i>et al.</i> (2015) Carrié <i>et al.</i> (2017)	Hoover <i>et al.</i> (2012)	Baron <i>et al.</i> (2014) Fauser-Misslin <i>et al.</i> (2014)	?
Destruction et dégradation du paysage		Parsche <i>et al.</i> (2011) Papanikolaou <i>et al.</i> (2017)	Morales & Aizen (2002) Aizen <i>et al.</i> (2008) Bartomeus <i>et al.</i> (2010)	Herbertsson <i>et al.</i> (2016)
Changement climatique			Schweiger <i>et al.</i> (2010)	Schweiger <i>et al.</i> (2010)
Introduction d'espèces				?

Par exemple, Fauser-Misslin *et al.* (2014) ont étudié les effets de l'exposition simultanée à plusieurs insecticides néonicotinoïdes (Thiamethoxam et Clothianidin) et à un parasite introduit dans certaines régions du monde (*Crithidia bombi*) sur *Bombus terrestris*. Leurs résultats montrent que l'interaction entre ces deux variables est significative et influence négativement la longévité des reines de *B. terrestris* (Figure 13). Ainsi, l'exposition aux deux stress (insecticide et parasite) engendre un effet supérieur à celui de chaque stress considéré séparément.

Le Tableau 2 illustre le fait que l'effet de la combinaison de certains stress environnementaux reste encore peu étudié, notamment les couples de stress incluant soit le réchauffement climatique soit la compétition entre l'abeille domestique et les abeilles sauvages. Par ailleurs, des études incluant simultanément plus de deux stress environnementaux apporteraient de nouvelles connaissances.

Les stress environnementaux qui ont été décrits dans cette partie sont nombreux et agissent à des échelles spatiales très variées : de la parcelle (e.g. pratiques agricoles) à l'échelle régionale ou mondiale (e.g. changement climatique). Dans la suite de ce travail, nous nous placerons à une échelle intermédiaire, celle du paysage. Après avoir défini la nature et les composantes de cette échelle spatiale, nous nous focaliserons sur les effets des habitats qui composent le paysage sur l'abondance et la diversité des abeilles sauvages.

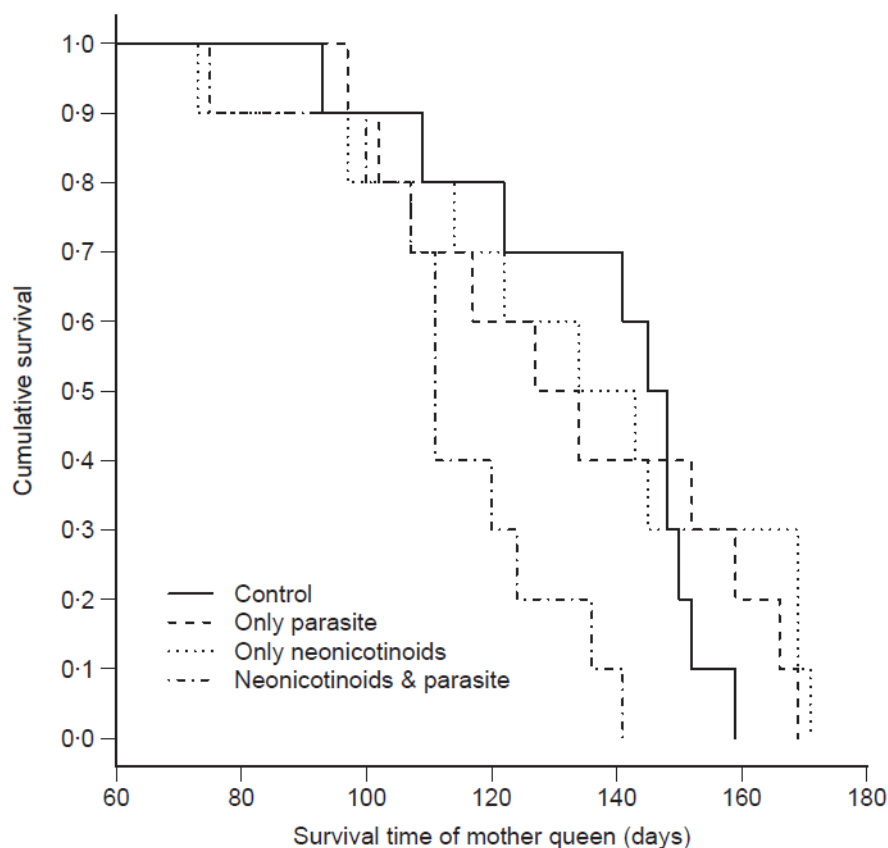


Figure 13: La longévité des reines de *Bombus terrestris* (en jours) lors de l'exposition à des néonicotinoïdes (Thiamethoxam et Clothianidin) et/ou à un parasite (*Crithidia bombi*). Source : Fauser-Misslin *et al.* (2014).

5. Les abeilles sauvages dans les paysages agricoles

Les abeilles sont capables de se déplacer sur des longues distances (jusqu'à plusieurs kilomètres pour certaines espèces), ce qui peut les amener à quitter leur habitat d'origine pour leur alimentation ou celle de leur descendance, leur reproduction, ou encore la recherche de matériaux de construction pour leur nid. Elles sont donc influencées par la capacité qu'a leur environnement à leur fournir ces ressources (Westrich, 1996).

Les abeilles sont sensibles aux stress environnementaux entraînant une diminution de la ressource floristique (comme présenté dans le 4.). Dans les paysages agricoles, cette ressource peut être fournie par différents habitats tels que les prairies permanentes, les éléments fixes du paysage (haies, lisières), les bordures de parcelle, les bords de route et, dans certaines conditions, les parcelles cultivées. En effet, parmi ces parcelles cultivées, toutes ne présentent pas un potentiel floristique équivalent. Une parcelle de céréales aura un intérêt floristique faible qui existe uniquement à travers la flore adventice qui la compose (Bretagnolle & Gaba, 2015). D'autres types de culture tels que le tournesol et le colza offrent une quantité de ressource incomparablement plus élevée (Hoyle *et al.*, 2007) mais le fort potentiel nectarifère et/ou pollinifère de ces cultures se limite à leur période de floraison. La brièveté et le caractère monospécifique de cette ressource contraste avec la stabilité temporelle et la diversité des ressources apportées par les habitats semi-naturels dont font partie les prairies permanentes.

Dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes centrés sur les influences des cultures de colza et des habitats semi-naturels dans le paysage sur les communautés d'abeilles et le service de pollinisation en

prairie permanente. Afin d'étudier ces effets à l'échelle du paysage, nous nous sommes appuyés sur les principes de l'écologie du paysage détaillés dans la partie suivante.

5.1. L'écologie du paysage : le cadre conceptuel

L'écologie du paysage est un concept qui est apparu pour la première fois en 1939 (Troll, 1939), mais dont l'essor n'est survenu qu'à partir des années 1980 (Forman, 1995). Depuis, un nombre important de définitions ont été proposées pour définir le concept (Bastian, 2001; Wu & Hobbs, 2002). Plus récemment, et de façon très claire, Wu (2006) définissait l'écologie du paysage comme une « science interdisciplinaire de l'hétérogénéité ». Ce caractère interdisciplinaire est d'ailleurs le premier terme mentionné par les écologues du paysage lorsqu'ils définissent les enjeux de l'écologie du paysage (Wu & Hobbs, 2002). L'hétérogénéité se réfère à la « structure à plusieurs échelles composée de taches et de gradients entrelacés dans l'espace et le temps » (Wu, 2006). Cette science fait intervenir des notions clés tels que la matrice, les corridors, les taches, la mosaïque, les lisières, qui s'entremêlent à une échelle spatiale : le paysage (Burel & Baudry, 1999; Wu, 2013) (Figure 14). Le paysage a été défini par Forman & Godron (1986) comme « an heterogeneous land area composed of a cluster of interacting ecosystems that is repeated in similar form throughout ». Ainsi, le paysage se situe à une échelle entre l'écosystème et la région, et associe à la fois les composantes abiotiques (vent, relief...), biotiques (flore, faune) et anthropiques (urbanisation, agriculture, infrastructures de transport...).

Au-delà du cadre théorique, l'écologie du paysage est une science appliquée où l'Homme agit à la fois en tant que perturbateur et solutionneur. Dans l'idéal, elle associerait à la fois des écologues, des géographes, des sociologues, des agronomes et des décideurs autour de thématiques telles que la gestion des ressources, de l'occupation du sol et de la conservation de la biodiversité (Wu & Hobbs, 2002). Cependant, la connaissance produite par les scientifiques se traduit trop peu par de l'action (Naveh, 2007; Termorshuizen & Opdam, 2009) : ceux-ci pourraient augmenter la visibilité de leurs résultats en proposant, dès que cela a du sens, des propositions d'action claires et des outils d'aide à la décision.

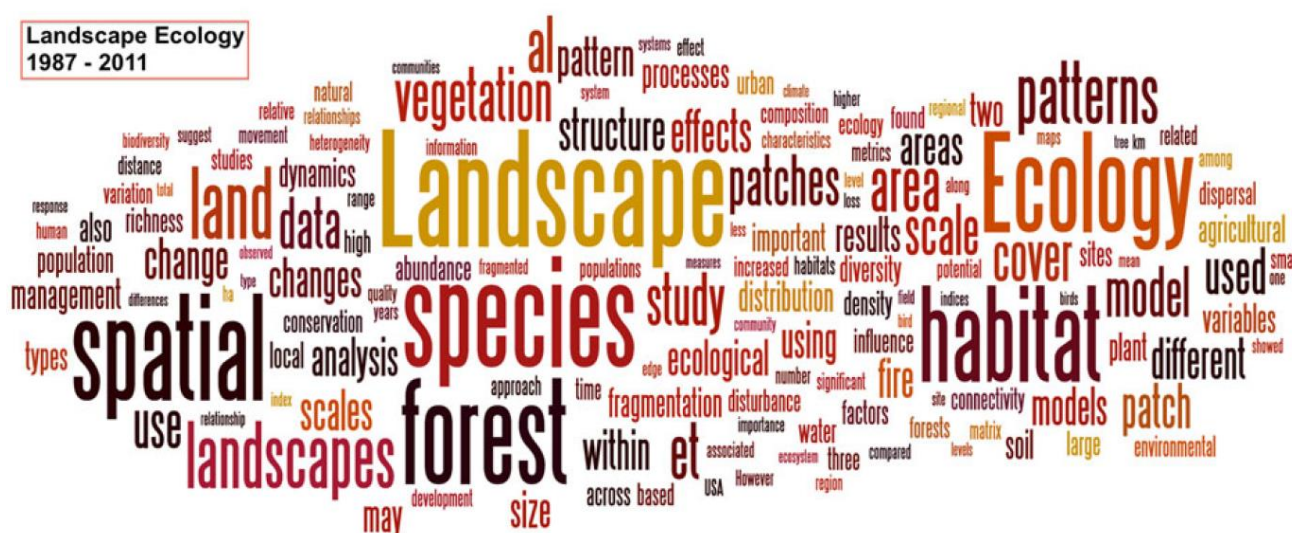


Figure 14: "Nuage de mots" Wordle réalisé à partir des mots des titres, mots-clés et résumés de tous les articles publiés dans le journal Landscape Ecology entre 1987 et 2011. La taille de chaque mot est proportionnelle à sa fréquence d'apparition. Source: Wu (2013).

Deux composantes peuvent être prises en compte pour caractériser le paysage et appréhender ainsi l'impact de différentes situations paysagères sur des processus biologiques. La composition du paysage renseigne sur la surface et la diversité des éléments paysagers (exemple de métriques : surface d'un habitat dans le paysage, nombre d'habitats différents dans un paysage...), alors que la configuration du paysage représente l'agencement spatial des éléments paysagers (exemple de métriques : connectivité, aggrégation, forme...) (Kennedy *et al.*, 2013).

Le travail de thèse qui est introduit dans cette partie porte sur l'influence spatio-temporelle de l'organisation du paysage (composition et configuration du paysage) sur les abeilles sauvages et se place ainsi dans le cadre de l'écologie du paysage. Plus spécifiquement, nous attachons une attention particulière à deux éléments de la mosaïque paysagère : les habitats semi-naturels (et notamment les prairies) et le colza. Les enjeux de l'évolution de la surface de ces éléments du paysage et de leur qualité intrinsèque sont nombreux pour la conservation des espèces et le maintien du service de pollinisation.

5.2. Prairie permanente et habitats semi-naturels : des habitats riches et sources d'abeilles sauvages dans le paysage

5.2.1. Avant-propos : ressource floristique, abeilles sauvages et régimes de perturbation en prairie permanente

Les prairies permanentes sont souvent considérées comme des habitats semi-naturels essentiels pour les abeilles sauvages (Winfree *et al.*, 2009; Scherber *et al.*, 2010; Hadley & Betts, 2012; Shackelford *et al.*, 2013) dont le maintien est permis grâce à l'élevage et aux modes de gestion associés (fauche et/ou pâturage). Nous considérerons la définition européenne de la prairie, c'est à dire toute surface utilisée pour la production de plantes herbacées, ressemée naturellement ou cultivée (semée) mais qui n'est pas retournée pendant au moins 5 ans (Commission Régulation EU N°796/2004). Les prairies permanentes fournissent des ressources floristiques abondantes et plus diversifiées que celles présentent dans les habitats cultivés (Fedoroff *et al.*, 2005; Hevia *et al.*, 2016). Ces habitats sont souvent peu perturbés et conduits de façon extensive contrairement aux prairies temporaires et aux cultures qui sont gérées de manière plus intensive (travail du sol, utilisation de pesticides). Ils sont donc favorables à la présence d'insectes floricoles tels que les abeilles sauvages.

De nombreuses études soulignent l'importance de la disponibilité de la ressource floristique pour l'abondance et la diversité des abeilles sauvages en prairie permanente : plus la richesse floristique ou l'abondance floristique augmente plus l'abondance des abeilles (Albrecht *et al.*, 2007; Sjödin *et al.*, 2008; Holzschuh *et al.*, 2011) et leur diversité (Albrecht *et al.*, 2007; Ebeling *et al.*, 2008; Holzschuh *et al.*, 2011; Hudewenz *et al.*, 2012) augmentent (Figure 15).

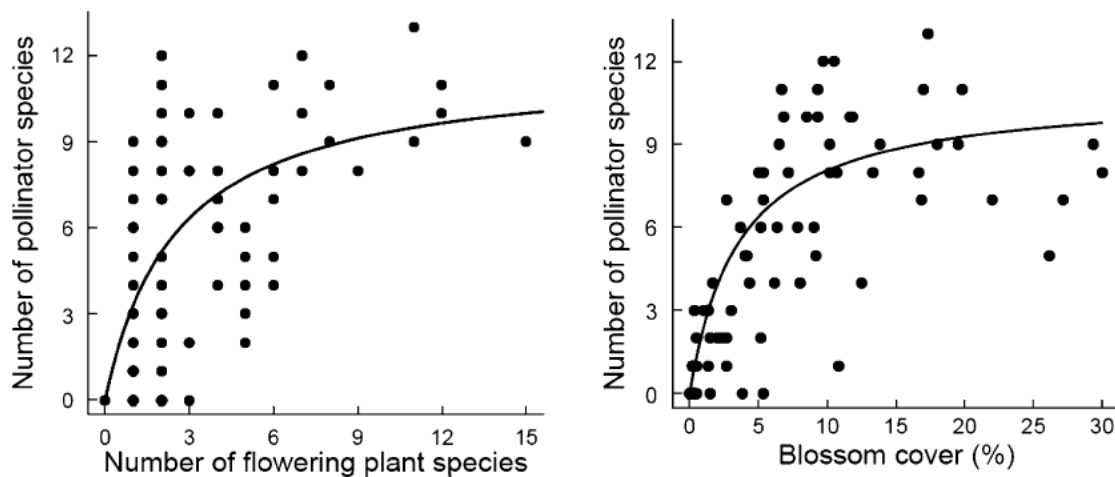


Figure 15: Effets du nombre d'espèces en fleurs et de la couverture floristique (« Blossom cover ») sur le nombre d'espèces de pollinisateurs (abeilles sauvages + syrphes). Source : Ebeling *et al.* (2008).

Les prairies sont soumises à des perturbations engendrées par des pratiques agricoles telles que la fauche, le pâturage et la fertilisation (Cf 4.1.2. pour les effets de la fertilisation sur les communautés végétales) qui influencent directement les plantes et indirectement les pollinisateurs.

Les effets du pâturage sur les abeilles sauvages ont souvent été évalués pour les bourdons seulement, en comparant des prairies avec différents niveaux d'intensité de pâturage. Söderström *et al.* (2001) ont estimé l'intensité de pâturage en mesurant la hauteur de végétation dans 31 prairies permanentes de Suède. Leurs résultats montrent que la richesse spécifique des bourdons diminue lorsque l'intensité de pâturage augmente. Hatfield & Lebuhn (2007) ont trouvé des résultats similaires en étudiant 20 prairies permanentes du Sud-ouest des Etats Unis. Les auteurs ont mis en évidence un effet négatif du pâturage sur la richesse spécifique des bourdons. En se focalisant toujours sur les bourdons mais en Asie, Xie *et al.* (2008) ont trouvé qu'un pâturage intensif (estimé au travers de la hauteur de végétation) diminue l'abondance floristique et la richesse spécifique de bourdons. Les effets du pâturage ne sont pas les mêmes si les animaux sont des ovins ou des bovins. Ainsi, Carvell (2002) a montré que le pâturage par des bovins était préférable à un pâturage par des ovins pour l'abondance de bourdons. L'auteure a également mis en évidence que les prairies permanentes pâturées par les bovins se caractérisaient par une abondance et une diversité de bourdons plus élevée que les prairies ni pâturées ni fauchées depuis 1 an. Il semblerait donc qu'un niveau intermédiaire de pâturage soit préférable pour les bourdons. C'est ce que soutient la théorie des perturbations intermédiaires (Connell, 1978; Wilson, 1990) : un nombre maximal d'espèces est retrouvé localement lorsque l'intensité (ou la fréquence) de perturbations se situe à un niveau intermédiaire. Récemment, Tadey *et al.* (2015) ont observé un nombre maximal d'espèces et d'individus d'insectes (essentiellement des hyménoptères) pour des densités intermédiaires de bétail dans des prairies d'Argentine (Figure 16). Les effets du pâturage sur les abeilles sauvages autres que les bourdons ont été moins étudiés. Les quelques études montrent des résultats qui contrastent par rapport à ceux obtenus pour les bourdons. Sjödin *et al.* (2008) n'ont pas trouvé d'effet significatif de l'intensité de pâturage sur l'abondance et la richesse spécifique des abeilles sauvages. Ce même résultat a été observé également par Sárospataki *et al.* (2009).

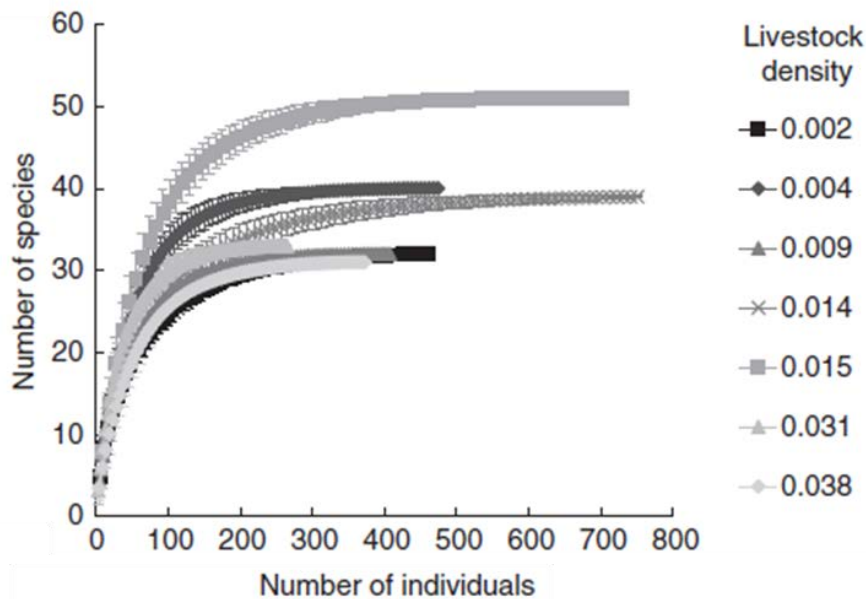


Figure 16: Courbes de raréfaction associées à différents niveaux de densités de bétail (nombre de chevaux, chèvres, moutons et vaches par unité de surface (hectare)). L'abscisse renseigne sur le nombre d'insectes et l'ordonnée sur la richesse spécifique. Source : Tadey *et al.* (2015).

Les effets de l'intensité de fauche sur les abeilles sauvages ont été analysés dans quelques travaux. Comme décrit précédemment, il semblerait que l'hypothèse des perturbations intermédiaires se confirme pour les effets de l'intensité de fauche (Connell, 1978; Wilson, 1990). Ainsi, Hudewenz *et al.* (2012) ont comparé plusieurs modalités de fauche et de fertilisation en prairies. Les auteurs ont trouvé une richesse spécifique de pollinisateurs (abeilles (89% de l'abondance totale des pollinisateurs) et syrphes (11%)) plus élevée dans les prairies non fertilisées et fauchées 2 fois, par rapport à des prairies non fertilisées et fauchées 1 fois et à des prairies fertilisées et fauchées 4 fois. Indépendamment du nombre de fauche, la période de fauche est importante puisqu'une date de fauche retardée (juillet) profiterait plus aux abeilles qu'une date plus précoce (juin) (Buri *et al.*, 2014). La présence de prairies non fauchées à cette période de l'année (juin) coïncide avec le pic d'activité des abeilles et fournit donc une ressource essentielle de nectar et de pollen (Buri *et al.*, 2014).

Le pâturage et la fauche engendrent des perturbations qui diffèrent à plusieurs niveaux. Le pâturage a lieu sur une période plus longue (très rarement durant tous les mois de l'année) et réduit ainsi la ressource floristique de façon sélective (e.g. *Ranunculus acris* non pâturée par les bovins) et constante. Contrairement au pâturage, la fauche se traduit par le retrait de la quasi-totalité des inflorescences présentes, mais la période séparant deux fauches peut permettre la croissance et le développement des espèces. Pour comparer les effets des deux régimes de perturbation (fauche et pâturage) sur la flore et donc les abeilles, Steffan-Dewenter & Leschke (2003) ont étudié 45 prairies : 15 étaient fauchées (1 à 2 fois par an), 15 autres étaient pâturées (ovins) et 15 n'avaient connu aucun régime de perturbation depuis 5 ans (mais étaient tout de même considérées comme des prairies). La richesse floristique était plus élevée dans les prairies fauchées que dans celles sans fauche ni pâturage. Cependant, la richesse floristique et le nombre d'espèces d'abeilles sauvages ne différaient pas entre les prairies pâturées et les prairies fauchées.

Les prairies gérées à des niveaux de perturbations intermédiaires permettent le maintien de communautés d'abeilles sauvages diversifiées. La mise en œuvre locale de pratiques agricoles trop

intensives en prairie permanente associée au déclin de la surface des prairies permanentes en France et en Europe (Figure 10) mettent en péril les communautés de pollinisateurs. D'autres habitats moins perturbés que les prairies abritent une grande diversité d'abeilles. C'est le cas des pelouses calcaires (Westphal *et al.*, 2008; Hopfenmüller *et al.*, 2014), des bandes enherbées pérennes (Cole *et al.*, 2015; Jönsson *et al.*, 2015), des haies (Hannon & Sisk, 2009; Minarro & Prida, 2013; Kremen & M'Gonigle, 2015; Garratt *et al.*, 2017) et des lisières (Chacoff & Aizen, 2006; Bailey *et al.*, 2014). Comme c'est le cas pour les prairies permanentes, la surface de certains de ces habitats est en net recul (Robinson & Sutherland, 2002; Howard *et al.*, 2003). Nous présenterons dans la partie suivante les conséquences de la variation des surfaces d'habitats semi-naturels dans le paysage sur la distribution spatiale des abeilles sauvages dans les agroécosystèmes.

5.2.2. Les effets de la surface des habitats semi-naturels dans le paysage sur les abeilles sauvages et le service de pollinisation

Les habitats semi-naturels abritent une diversité importante d'abeilles sauvages et peuvent également agir comme des zones « source » de diversité et d'abondance d'abeilles dans le paysage environnant (Öckinger & Smith, 2007; Parsche *et al.*, 2011). Ainsi, l'abondance et la diversité des abeilles mais aussi le service de pollinisation fourni aux plantes cultivées et sauvages augmentent lorsque la surface d'habitats semi-naturels dans le paysage augmente (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Kleijn & van Langevelde, 2006; Kremen *et al.*, 2007; Morandin *et al.*, 2007; Carré *et al.*, 2009; Winfree *et al.*, 2009; Woodcock *et al.*, 2013). Woodcock *et al.* (2013) ont capturé des abeilles sauvages dans des parcelles de colza en fleur et ont observé une richesse spécifique des abeilles solitaires plus élevée lorsque la surface de prairies permanentes dans le paysage augmentait (Figure 17).

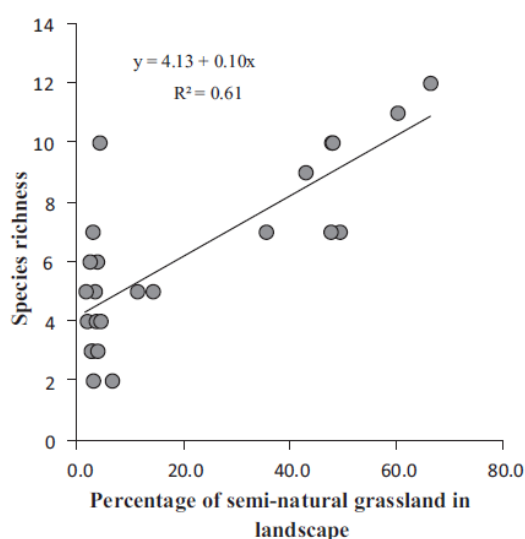


Figure 17: La relation entre la surface de prairies semi-naturelles dans le paysage (%) et la richesse spécifique d'abeilles solitaires (abeilles sauvages sans les bourdons) en parcelle de colza. Source: Woodcock *et al.* (2013).

Cependant, les effets de l'augmentation de la surface d'habitats semi-naturels dans le paysage sur les abeilles sauvages présentes dans les habitats semi-naturels donnent des résultats plus mitigés que précédemment. Plusieurs études ont montré que l'abondance et la richesse spécifique des bourdons augmentent en prairie permanente lorsque la surface de prairies permanentes dans le paysage est élevée (Hatfield & LeBuhn, 2007; Diaz-Forero *et al.*, 2013; Hopfenmüller *et al.*, 2014), alors que d'autres études n'ont pas trouvé d'influence (Söderström *et al.*, 2001; Holzschuh *et al.*, 2011, 2016). Pour toutes les autres abeilles sauvages, l'augmentation de la surface des habitats semi-naturels dans

le paysage semble avoir un effet limité sur la richesse spécifique et sur l'abondance (Sjödin *et al.*, 2008; Holzschuh *et al.*, 2011; Hopfenmüller *et al.*, 2014; Holzschuh *et al.*, 2016). Pour expliquer ces différents résultats, différentes hypothèses peuvent être formulées (Figure 18).

Selon l'hypothèse A, une augmentation de la surface favorable aux abeilles dans le paysage engendre une augmentation de l'abondance des abeilles dans les habitats semi-naturels. La profusion de ressource permettrait d'attirer une abondance d'abeilles sauvages élevée (Hatfield & LeBuhn, 2007; Diaz-Forero *et al.*, 2013; Hopfenmüller *et al.*, 2014).

Selon l'hypothèse B, une augmentation de la surface favorable aux abeilles dans le paysage n'engendrerait pas d'évolution de l'abondance d'abeilles (Holzschuh *et al.*, 2011; Hopfenmüller *et al.*, 2014; Holzschuh *et al.*, 2016). Un niveau maximal d'abondance (c'est-à-dire un plateau) serait déjà atteint localement quelle que soit la surface occupée par les habitats semi-naturels dans le paysage.

Selon l'hypothèse C, une augmentation de la surface favorable aux abeilles dans le paysage engendrerait une diminution de l'abondance d'abeilles en habitats semi-naturels (Tscharntke *et al.*, 2012). Ceci traduirait un processus de dilution des abeilles dans le paysage.

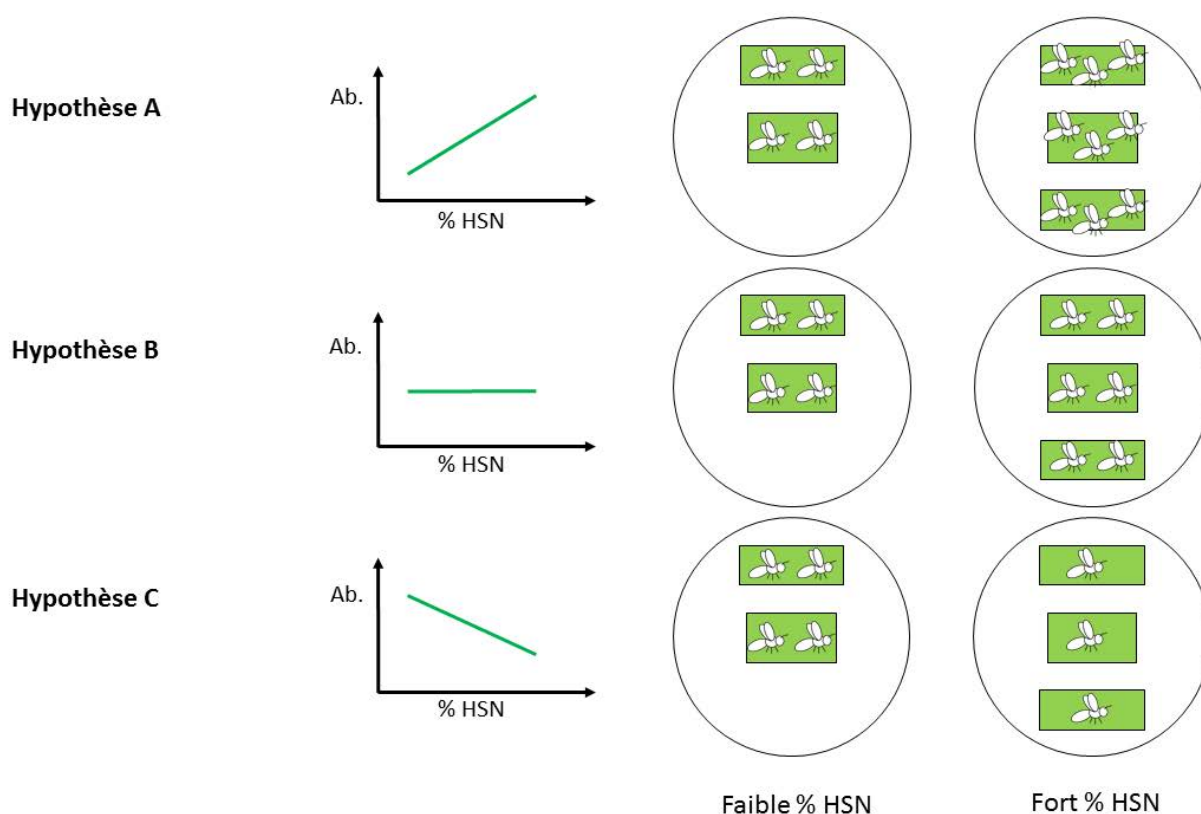


Figure 18: Trois hypothèses pour comprendre la relation entre l'abondance (Ab.) des abeilles sauvages en habitats semi-naturels et la surface d'habitats semi-naturels dans le paysage (% HSN). Les rectangles verts représentent différentes parcelles d'habitats semi-naturels.

Quel que soit l'effet de la variation de la surface d'habitats semi-naturels dans le paysage sur l'abondance des abeilles sauvages, ces habitats doivent être préservés puisqu'ils permettent, entre autres, de fournir aux habitats cultivés des communautés d'abeilles sauvages abondantes et

diversifiées, augmentant ainsi les rendements des cultures telles que le colza (Morandin & Winston, 2005, 2006; Jauker *et al.*, 2012a; Bailey *et al.*, 2014; Zou *et al.*, 2017).

Les effets paysagers décrits jusqu'à présent ont été analysés à travers la composition du paysage (surface d'habitats semi-naturels dans le paysage). Nous développerons dans la partie suivante les effets de la configuration spatiale des prairies permanentes et des habitats semi-naturels sur les abeilles sauvages.

5.2.3. Les effets de la configuration spatiale des habitats semi-naturels sur les abeilles sauvages et le service de pollinisation

Les recherches sur la théorie des métapopulations ont suggéré que la configuration des patches d'habitats dans le paysage pouvait affecter le mouvement des espèces et donc la pollinisation (Hanski & Ovaskainen, 2000; Hadley & Betts, 2012). Indépendamment de la surface d'habitats favorables, si la matrice paysagère est particulièrement hostile ou que les patches d'habitats favorables sont trop éloignés, les mouvements entre patches seraient compromis. Pour cela, le maintien d'une connectivité entre les patches semble primordial pour la conservation des espèces d'abeilles et la pérennité du service de pollinisation.

La métrique la plus fréquemment étudiée pour rendre compte de la connectivité des habitats est l'isolement, c'est-à-dire de la distance euclidienne séparant la parcelle d'étude au patch d'habitat favorable le plus proche (Brosi *et al.*, 2008; Ricketts *et al.*, 2008; Schmucki & de Blois, 2009; Garibaldi *et al.*, 2011; Ekroos *et al.*, 2013; Geslin *et al.*, 2016; Saturni *et al.*, 2016). Ricketts *et al.* (2008), en associant les résultats de 23 études (dont 20 études sur les abeilles), ont montré que la richesse spécifique des pollinisateurs dans des parcelles cultivées diminuait de moitié lorsque la distance au patch d'habitat semi-naturel le plus proche passait de 0 m (patch adjacent à la parcelle cultivée) à 1500 m. Ces influences sur les pollinisateurs peuvent également impacter le service de pollinisation : Jakobsson & Ågren (2014) ont trouvé que le succès reproducteur (nombre de graines par inflorescence) d'une plante sauvage, *Armeria maritima*, en bordure de route diminuait lorsque la distance à la prairie permanente la plus proche augmentait (Figure 19). Ces résultats corroborent ceux de Parsche *et al.* (2011) montrant que le succès reproducteur (nombre de graines par plante) de *Sinapis arvensis* était supérieur lorsque les plants étaient situés à proximité d'une pelouse calcaire (0-5 mètres) plutôt que lorsqu'ils en étaient éloignées (500-1000 m).

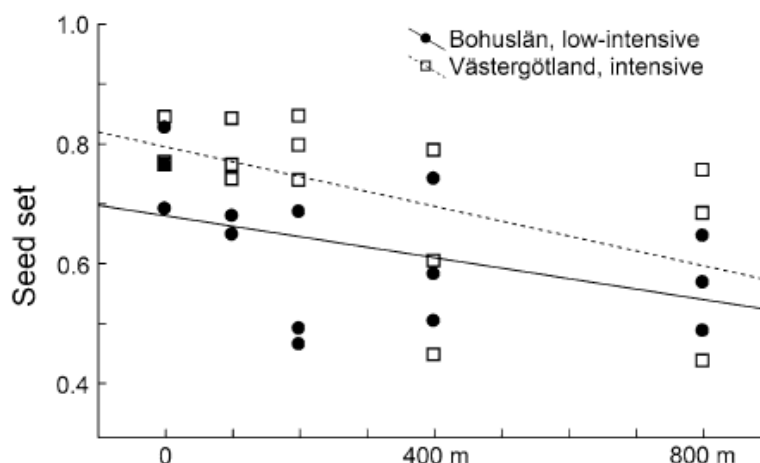


Figure 19: l'évolution du succès de reproducteur (seed set : ici nombre de graines par inflorescence) d'*Armeria maritima* en fonction de la distance à la prairie permanente la plus proche. La relation négative se retrouve à la fois dans une zone paysagère peu intensive (rond noir) et intensive (carré blanc). Source: Jakobsson & Ågren (2014).

Les effets de la connectivité des habitats semi-naturels sur les abeilles sauvages ont pu être testés dans quelques études au travers d'autres métriques paysagères que l'isolement (Steffan-Dewenter, 2003a; Sjödin *et al.*, 2008; Holzschuh *et al.*, 2010; Jauker *et al.*, 2013; Kennedy *et al.*, 2013; Fortel *et al.*, 2014; Hopfenmüller *et al.*, 2014; Marini *et al.*, 2014). Ces études donnent des résultats très variables. Sjödin *et al.* (2008) ont montré que la connectivité (évaluée par la longueur des routes dans le paysage) augmentait la richesse spécifique et l'abondance des abeilles en prairie permanente. De façon similaire, Steffan-Dewenter (2003a) a mis en évidence le fait que plus les pré-vergers étaient connectés (connectivité évaluée par l'indice de Hanski (1994)), plus l'abondance d'abeilles sauvages au sein des pré-vergers augmentait. Cranmer *et al.* (2012) ont trouvé que la pollinisation d'une plante sauvage (*Salvia pratensis*) située dans un patch herbacé plus ou moins connecté à des haies, pouvait être influencée positivement par la connectivité des haies : les plants étaient plus fréquemment visités, recevaient plus de pollen et produisaient plus de graines lorsque le nombre de haies connectées au patch augmentait. Cependant, certaines études n'ont pas montré d'effet de la connectivité sur les abeilles sauvages (Holzschuh *et al.*, 2010; Jauker *et al.*, 2013; Le Féon *et al.*, 2013). Hopfenmüller *et al.* (2014) ont même mis en évidence un effet négatif de la connectivité des pelouses calcaires (connectivité évaluée par l'indice de Hanski (1994)), sur l'abondance des abeilles sauvages en pelouse calcaire que les auteurs expliquent par une éventuelle dilution des abeilles sauvages dans les paysages caractérisés par une connectivité élevée. Au regard de la différence des effets entre les études, il paraît difficile de conclure sur l'influence générale de la connectivité des habitats favorables sur l'abondance et la diversité des pollinisateurs. Ces différences de résultats pourraient s'expliquer en partie par la diversité des indices calculés pour rendre compte de la connectivité.

Hormis ces approches sur la connectivité fréquemment rencontrées dans la littérature, d'autres indices de configuration peuvent être calculés pour évaluer l'influence de la configuration spatiale des habitats semi-naturels dans le paysage (agrégation des habitats, forme des patches d'habitats...), mais ils restent peu étudiés. Kennedy *et al.* (2013) ont évalué l'effet de deux indices de configuration sur l'abondance et la richesse spécifique des abeilles sauvages : (i) la forme moyenne des patches d'habitats composant le paysage (analysée à travers le ratio périmètre-aire); (ii) l'agrégation des patches (« interspersation and juxtaposition index » calculée grâce au logiciel Fragstats (McGarigal *et al.*, 2012)). Leurs résultats montrent une absence d'effets de la forme des patches mais la présence d'un effet

négalif de l'agrégation uniquement en zones tropicales. Ces résultats semblent indiquer que la forme des patchs d'habitats et leur agrégation ont un effet mineur, au moins en zones tempérées.

5.3. Les multiples effets du colza à l'échelle paysagère

5.3.1. Le colza : une culture en expansion, à fort potentiel nectarifère et pollinifère

Le colza (*Brassica napus*) est une plante oléagineuse, cultivée essentiellement en Amérique du Nord, en Asie et en Europe. En 2014, la production dans ces trois continents représentait 94% de la production mondiale (Figure 20). L'Europe était le premier producteur mondial de colza avec 28,8 millions de tonnes produites en 2014.

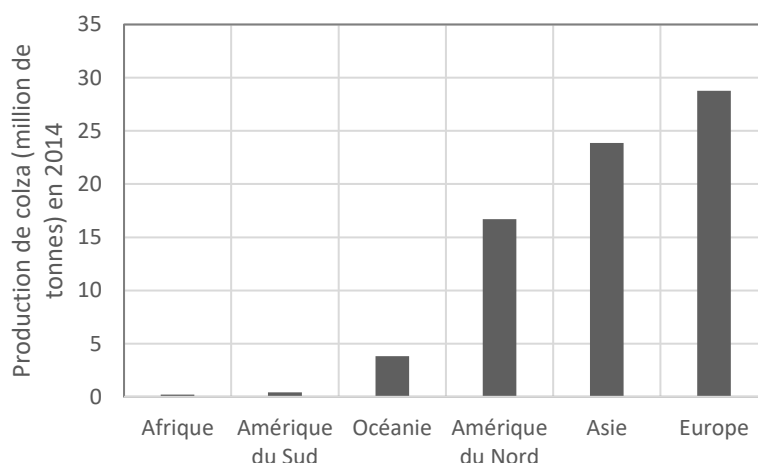


Figure 20: Répartition de la production de colza sur les 6 continents en 2014. Source : FAOSTAT.

Récemment, la demande en agro-carburants a été à l'origine d'une forte augmentation de la surface agricole dédiée à la culture du colza en Europe et notamment en France. Ainsi, la surface française de colza a été multipliée par 20 entre 1961 et 2014 (Figure 21). La culture de colza est souvent intégrée dans les rotations culturales françaises (notamment en Lorraine) entre deux cultures de céréales (Thenail *et al.*, 2009). L'Indice de Fréquence des Traitements (IFT) des pesticides en colza est en moyenne de 6,1 en France (Ecophyto, 2009) ce qui est largement supérieur aux IFT moyens d'autres cultures (e.g. blé tendre : 4,0 ; maïs : 1,9 ; tournesol : 2,1). Les insecticides sont utilisés pour lutter contre certains ravageurs (altises, charançons, méligèthes, pucerons) et constituent près de la moitié des pesticides épandus en parcelles de colza (Ecophyto, 2009).

A partir de la mi-avril, les 350 000 à 700 000 plants de colza à l'hectare que comporte une parcelle fleurissent (Mcgregor, 1987; Hoyle *et al.*, 2007). La floraison dure environ 4 semaines pendant lesquelles chaque plant produit plus de 100 fleurs. Chaque fleur sécrète environ 2 μ L de nectar (Pierre *et al.*, 1999) soit, à l'échelle parcellaire, un volume moyen de nectar évalué entre 70 et 140 L/ha.



Figure 21: Evolution de la surface de colza en France entre 1961 et 2014. Source : FAOSTAT.

5.3.2. Les effets de la surface de colza dans le paysage sur les abeilles sauvages

5.3.2.1. Les effets intra-annuels de la surface de colza dans le paysage sur les abeilles sauvages

Certains scientifiques ont étudié l'éventuel intérêt de cette culture pour fournir des ressources aux abeilles et ainsi limiter leur déclin dans les agroécosystèmes. Westphal *et al.* (2003), une des premières études portant sur le sujet, ont mesuré la densité de bourdons pendant l'été (après la floraison du colza) dans des patches de phacélie (*Phacelia tanacetifolia*) établis dans des jachères différant par la complexité de leur paysage. Plus la surface de cultures nectarifères et pollinifères (dont 89% de la surface est constitué de colza) dans le paysage est élevée plus la densité de bourdons augmente dans les patches de phacélie (Figure 22).

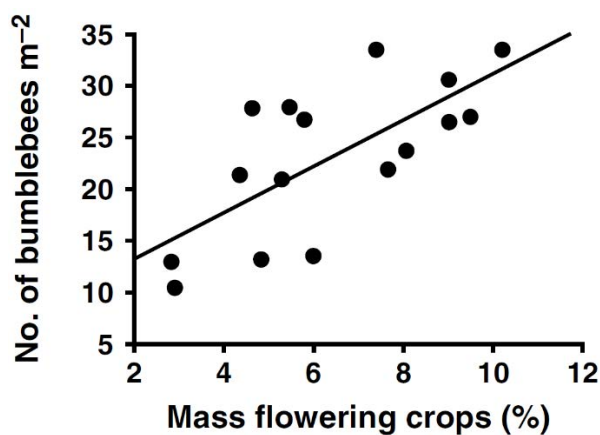


Figure 22: Influence de la surface des cultures nectarifères et pollinifères dans le paysage sur la densité de bourdons capturés dans des patches de phacélie. Source : Westphal *et al.* (2003).

Depuis, de nombreuses études ont cherché à comprendre les effets de la surface de colza dans le paysage sur l'abondance, la diversité et le succès reproducteur des abeilles sauvages situées dans différents habitats semi-naturels (Holzschuh *et al.*, 2011; Jauker *et al.*, 2012b; Holzschuh *et al.*, 2013; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Diekötter *et al.*, 2014; Holzschuh *et al.*, 2016; Magrach *et al.*, 2017), dans des parcelles cultivées (Westphal *et al.*, 2006, 2009; Holzschuh *et al.*, 2011; Riedinger *et al.*, 2014, 2015; Holzschuh *et al.*, 2016; Magrach *et al.*, 2017) et au niveau de bordures de champ (Herrmann *et al.*, 2007; Le Féon *et al.*, 2013). Les différences observées dans le cadre de ces études peuvent

s'expliquer par des degrés d'attractivité du colza différents d'une espèce d'abeille à l'autre. Rollin *et al.* (2013) ont montré que les abeilles domestiques étaient attirées par les cultures nectarifères (colza et tournesol) alors que les abeilles sauvages (autres que les bourdons) se retrouvaient plutôt dans les habitats semi-naturels. Les bourdons se caractérisaient par une utilisation intermédiaire des deux types d'habitats.

Le colza et les plantes sauvages situées dans les habitats semi-naturels partagent un cortège d'espèces de pollinisateurs (Stanley & Stout, 2014). Magrach *et al.* (2017) ont montré que 55% du total d'espèces d'abeilles présentes en prairie se retrouvaient dans les champs de colza. Ainsi, entre 8 et 35% des individus quittent les prairies permanentes pour se nourrir dans les champs de colza en fleur (Magrach *et al.*, 2017). Dans ces conditions, les plantes sauvages situées dans les habitats semi-naturels sont moins visitées par certains pollinisateurs, ce qui peut se traduire par un déficit de pollinisation pour ces plantes sauvages (Holzschuh *et al.*, 2011).

Puisque l'attractivité du colza d'une espèce à l'autre semble très différente, on peut s'attendre à différents effets de la surface de colza dans le paysage sur l'abondance de chaque espèce. Trois types de réponse semblent envisageables et sont explicités ci-dessous (Figure 23).

Selon l'hypothèse A, certaines espèces se déplacent des prairies permanentes vers des parcelles de colza en fleur, offrant une ressource floristique moins diversifiée mais plus abondante qu'en prairie permanente (Hanley *et al.*, 2011). Cette hypothèse semble se confirmer pour les bourdons (Holzschuh *et al.*, 2011; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Holzschuh *et al.*, 2016) : l'abondance et la diversité des bourdons en habitats semi-naturels diminuent pendant la floraison du colza. Après la floraison du colza, les abeilles quittent les parcelles de colza pour se rendre dans les habitats semi-naturels (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013). Toutefois, il semblerait que certaines espèces de bourdons, ceux possédant une longue langue, ne suivent pas cette hypothèse : Diekötter *et al.* (2010) ont montré qu'une augmentation de la surface de colza dans le paysage diminuait l'abondance des bourdons à longue langue après la floraison du colza.

Selon l'hypothèse B, certaines espèces ne sont pas influencées par le colza en fleur dans le paysage. Ceci s'expliquerait par le fait que ces espèces ont la capacité de collecter des ressources sur les fleurs de colza mais ne sont pas attirées par celles-ci. Cette hypothèse est supportée par les résultats de plusieurs études portant sur les abeilles solitaires (Holzschuh *et al.*, 2011; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Holzschuh *et al.*, 2016).

Selon l'hypothèse C certaines abeilles se déplacent des parcelles de colza en fleur ou de leurs environs vers d'autres habitats tels que les prairies permanentes fournissant une ressource floristique moins abondante mais plus diversifiée (Hanley *et al.*, 2011; Holzschuh *et al.*, 2016). Cette hypothèse formulée par Holzschuh *et al.* (2016) n'est, à notre connaissance, pas étayée par la littérature scientifique. Elle pourrait ne se vérifier que lorsque les habitats semi-naturels avoisinants sont floristiquement attractifs. Après la floraison du colza, les champs de cette culture présentent peu de ressources alimentaires (hormis celles fournies par les adventices). Les abeilles se concentrent donc dans les habitats semi-naturels.

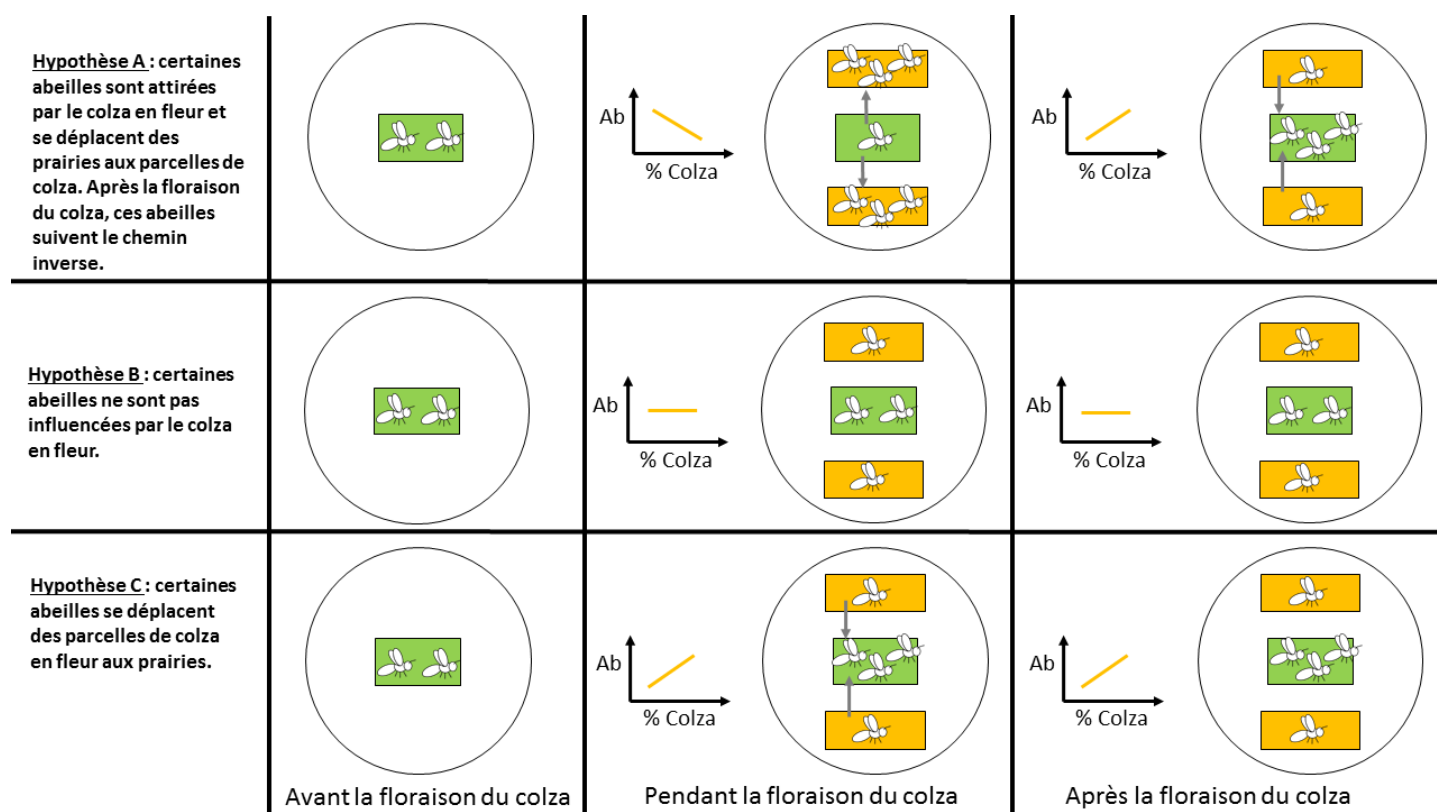


Figure 23: Trois hypothèses pour illustrer les effets de la surface de colza dans le paysage sur l'abondance des abeilles en prairie permanente. Ces effets sont présentés à deux périodes temporelles différentes : pendant la floraison du colza et après. Les rectangles oranges représentent des champs de colza. Les rectangles verts représentent des prairies permanentes. Ab : Abondance abeille en prairie permanente ; % Colza : surface de colza dans le paysage.

5.3.2.2. Les effets interannuels de la surface de colza dans le paysage sur les abeilles sauvages

Pour chaque hypothèse précédemment décrite, les études ont mis en relation la surface de colza dans le paysage lors d'une année N avec l'abondance ou la diversité des abeilles présentes durant cette même année N. Cependant, les effets du colza sur les communautés d'abeilles pourraient ne pas se limiter à l'année N et influencer également les générations futures d'abeilles qui seront nourries (en tant que larves) pendant l'année N mais qui seront actives pendant l'année N+1. Selon cette hypothèse, les espèces attirées par le colza (Hypothèse A) ayant accumulé du nectar et du pollen de colza (année N), pourraient nourrir plus de larves parmi lesquelles certaines, les individus reproducteurs, seront en charge du développement des colonies lors de l'année N+1. Ainsi, lorsque la surface de colza est élevée lors de l'année N, le nombre de larves nourries augmenterait, et donc le nombre d'individus reproducteurs présents lors de l'année N+1 serait plus élevé. Il s'agit de l'hypothèse de « productivité » énoncée par Riedinger *et al.* (2015).

Chez *Osmia bicornis*, une espèce solitaire dont les larves sont nourries pendant la période de floraison du colza (année N) et n'émargent que l'année suivante (année N+1), Jauker *et al.* (2012b) ont montré que le nombre d'individus émergeant lors de l'année N+1 était plus élevé lorsque le paysage de l'année N se caractérisait par des surfaces élevées de colza. Holzschuh *et al.* (2013) ont obtenu des résultats similaires puisque le nombre de larves d'*O. bicornis* était plus élevé dans des prairies accolées à un champ de colza en fleur en comparaison à des prairies qui en étaient éloignées. Plus récemment, Riedinger *et al.* (2015) ont montré que des surfaces élevées de colza dans le paysage de l'année N

augmentaient la densité des abeilles solitaires pendant l'année N+1, mais n'avaient pas d'effet sur la densité des bourdons. Cet effet interannuel du colza mis en évidence pour *Osmia bicornis* ne se retrouve pas pour d'autres espèces (e.g. *Bombus terrestris*). Chez *B. terrestris*, une espèce eusociale dont les larves produites lors de l'année N et émergent dès la fin de cette année N (contrairement à *Osmia bicornis*), Westphal *et al.* (2009) ont montré que le nombre d'individus reproducteurs produits à la fin de l'année N (qui seront actifs lors de l'année N+1) ne dépend pas de la surface de colza dans le paysage de l'année N.

6. Contexte et objectifs de la thèse

Les abeilles sauvages sont des insectes essentiels qui participent à la pollinisation de la plupart des plantes cultivées et sauvages (Klein *et al.*, 2007; Ollerton *et al.*, 2011). Cependant, la diminution de l'abondance et de la diversité des abeilles sauvages mise en évidence par de nombreuses études récentes (Biesmeijer *et al.*, 2006; Gixti *et al.*, 2009) remet en question la pérennité du service de pollinisation dans les agroécosystèmes d'Europe et d'Amérique du Nord (Allen-Wardell *et al.*, 1998; Ghazoul, 2005; Biesmeijer *et al.*, 2006; Kleijn *et al.*, 2015). Ce déclin est largement causé par l'altération et la diminution des sites de nidification et des ressources floristiques des abeilles sauvages (Osborne *et al.*, 2008; Steffan-Dewenter & Schiele, 2008; Winfree *et al.*, 2009). Le maintien d'habitats tels que les habitats semi-naturels fournissant ces ressources vitales est donc un enjeu majeur pour la conservation des abeilles sauvages dans les paysages agricoles (Westrich, 1996).

En parallèle de la diminution de la surface occupée par les habitats semi-naturels en France, la surface de colza a très largement augmenté depuis le début des années 60. Cette culture produit de grandes quantités de nectar et de pollen pendant sa floraison aux mois d'avril et mai. Certaines études ont suggéré que la profusion des ressources floristiques disponibles pendant la floraison des cultures nectarifères et pollinifères pourrait atténuer le déclin des abeilles sauvages (Westphal *et al.*, 2003; Todd *et al.*, 2016; Carruthers *et al.*, 2017), une partie des pollinisateurs présents à cette période étant attirée par ces ressources (Magrach *et al.*, 2017). Il a été clairement démontré que la présence de colza dans le paysage peut influencer la communauté d'abeilles sauvages présente dans les habitats avoisinants (Westphal *et al.*, 2003, 2006, 2009; Diekötter *et al.*, 2010; Le Féon *et al.*, 2010; Holzschuh *et al.*, 2011; Jauker *et al.*, 2012b; Holzschuh *et al.*, 2013; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Le Féon *et al.*, 2013; Diekötter *et al.*, 2014; Holzschuh *et al.*, 2016; Jauker *et al.*, 2016; Magrach *et al.*, 2017). Cependant, peu d'études ont cherché à savoir si cette influence du colza sur les abeilles sauvages différait d'un groupe fonctionnel à l'autre (Diekötter *et al.*, 2010; Rollin *et al.*, 2015), par exemple en fonction de leur socialité, ou pouvait affecter la distribution intra-spécifique de traits des individus présents dans des parcelles situées aux alentours de champs de colza. A travers son effet sur les abeilles, le colza peut également impacter le succès reproducteur de plantes fleurissant simultanément au colza et dont la pollinisation dépend en partie du transfert de pollen par les abeilles (Holzschuh *et al.*, 2011; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Ekroos *et al.*, 2015).

L'objectif principal de ce projet de thèse est d'étudier les influences de la surface et de la configuration spatiale du colza et des habitats semi-naturels dans le paysage sur l'abondance des abeilles sauvages, leur diversité (spécifique et fonctionnelle) et le service de pollinisation en prairie permanente. Cet objectif principal sera décliné en trois parties, qui constituent les trois chapitres de la thèse, présentés sous forme d'articles scientifiques et dont les questions de recherche sont explicitées ci-dessous.

1. Analyse multi-échelle de l'influence des surfaces de colza et d'habitats semi-naturels dans le paysage sur l'abondance et la richesse spécifique des abeilles sauvages en prairie permanente.

Quels sont les effets de la surface d'habitats semi-naturels et de colza dans le paysage pendant la floraison du colza, et comment évoluent-ils après la floraison du colza ? Ces effets diffèrent-ils en fonction du groupe fonctionnel de socialité des abeilles sauvages ? La floraison du colza peut-elle influencer le nombre d'individus chargés de la reproduction présents en prairie permanente en fin de saison ?

2. Influence du contexte floristique local, de la surface d'habitats semi-naturels et de la répartition spatiale intra-annuelle et interannuelle des cultures de colza dans le paysage sur l'abondance et la taille du corps d'une espèce d'abeille solitaire en prairie permanente.

La surface occupée par le colza lors de l'année précédente (Année N-1) peut-elle influencer l'abondance des abeilles lors de l'année suivante (Année N) ? L'organisation spatiale du colza en fleur et des habitats semi-naturels dans le paysage influence-t-elle l'abondance et la distribution d'un trait à l'échelle intra-spécifique en prairie permanente ? Ces influences paysagères dépendent-elles du contexte floristique local des prairies permanentes ?

3. Influence du contexte floristique local et de la répartition spatiale du colza dans le paysage sur l'abondance des abeilles sauvages et le succès reproducteur d'une plante sauvage en prairie permanente.

Comment la surface occupée par le colza en fleur et son agrégation spatiale impactent-t-elles l'abondance des abeilles en prairie permanente ? L'organisation spatiale du colza peut-elle influencer la pollinisation de plantes sauvages fleurissant à la même période que le colza et dont la pollinisation dépend du transfert de pollen par les abeilles ?

Pour répondre à ces questions, nous avons mis en œuvre des expérimentations de terrain dans la partie Est du Parc Naturel Régional de Lorraine située en Moselle. Cette zone s'étend sur 58 000 ha et est recouverte essentiellement par des forêts (33,7%), des cultures annuelles (28,7%) et des prairies permanentes (21,9%). Les systèmes agricoles de la zone sont majoritairement orientés vers l'élevage bovin et la polyculture (Agreste, 2016). Le colza représentait 19,0% des terres labourables en 2011.

Nous avons sélectionné un total de 30 prairies permanentes dans cette zone. Les prairies ont été choisies pour qu'elles soient homogènes du point de vue de leurs caractéristiques locales (i.e. taille, pratiques de gestion similaires) et qu'elles diffèrent essentiellement par leur composition paysagère. Les prairies ont un historique de gestion extensive commun puisqu'elles étaient sous contrat MAE (Mesures Agro-Environnementales) sur la période 2010-2015 : elles étaient fauchées à partir du mois de juin, jamais pâturées, et avaient des pratiques de fertilisation similaires (fertilisation azotée limitée à 40 unités d'azote par an). A partir d'une première sélection des prairies sur la base de ces caractéristiques locales, elles ont ensuite été filtrées en prenant en compte l'échelle paysagère : afin de maximiser l'hétérogénéité des contextes paysagers, ces prairies ont été sélectionnées pour qu'elles suivent un gradient de surface de colza et d'habitats semi-naturels dans le paysage, tout en étant suffisamment distantes les unes des autres.

CHAPITRE 1. Analyse multi-échelle de l'influence des surfaces de colza et d'habitats semi-naturels dans le paysage sur l'abondance et la richesse spécifique des abeilles sauvages en prairie permanente

Le résumé du chapitre 1

Contexte

Les abeilles sauvages ont besoin de trouver des ressources floristiques suffisantes tout au long de leur période d'activité pour assurer leur alimentation et celle de leurs larves. Les habitats semi-naturels (bosquets, haies, lisières, prairies permanentes, pré-vergers) sont essentiels car ils sont constitués d'une flore diversifiée dont la floraison s'étale du printemps à l'automne. Dans les agroécosystèmes, certaines plantes cultivées telles que le colza fournissent également une ressource de nectar et de pollen, très abondante mais pendant une plus courte période. Les champs de colza en fleur attirent une partie des espèces d'abeilles sauvages présentes aux alentours. L'attrance vis-à-vis du colza pourrait dépendre des modalités de traits fonctionnels propres à chaque espèce et influencer les communautés d'abeilles présentes dans les habitats environnants pendant la floraison du colza mais également après.

Objectif

L'objectif de ce chapitre est d'évaluer l'influence de la surface de colza et d'habitats semi-naturels dans le paysage sur l'abondance et la richesse spécifique de trois groupes d'abeilles sauvages différant par leur socialité (solitaire, social, eusocial (bourdons uniquement)). L'effet de ces variables paysagères a été testé sur les individus présents en prairie permanente à deux périodes temporelles distinctes : pendant et après la floraison du colza.

Matériel et méthodes

Nous avons échantillonné les abeilles sauvages présentes dans 20 prairies permanentes en 2015 et 24 prairies permanentes en 2016. Les abeilles sauvages ont été capturées mensuellement d'avril à septembre par la méthode des coupelles colorées. Le contenu des 3960 coupelles ainsi récoltées a été analysé pour une identification à l'espèce. Différents modèles statistiques ont été construits pour évaluer les effets des habitats semi-naturels et du colza à différentes échelles spatiales (500m, 1000m et 1500m) et temporelles (pendant et après la floraison du colza).

Résultats et discussion

Nous avons collecté 4511 individus (12,4% d'abeilles eusociales, 52% de sociales et 35,6% de solitaires) appartenant à 74 espèces d'abeilles différentes.

Nos résultats montrent que l'influence de la surface de colza dans le paysage évolue au cours du temps et diffère en fonction de la socialité. Pendant la floraison du colza, l'augmentation de la surface occupée par le colza en fleur réduit l'abondance des abeilles sociales en prairie permanente et augmente la richesse spécifique des abeilles solitaires. Juste après la fin de la floraison du colza (début juin), plus la surface de colza (défleuri) dans le paysage augmente, plus l'abondance des abeilles sociales augmente en prairie permanente suggérant ainsi un effet de spillover pour ces abeilles. En prenant en compte une période plus longue après la floraison du colza (début juin à début septembre), la surface de colza dans le paysage n'influence ni la richesse spécifique et l'abondance des trois groupes d'abeilles, ni le nombre d'individus reproducteurs (mâles et reines, en charge du développement des futures colonies) présents en prairie permanente. Nous avons observé que l'augmentation de la

surface d'habitats semi-naturels dans le paysage peut engendrer une diminution de l'abondance et de la richesse spécifique des abeilles solitaires en prairie pendant la floraison du colza, mais également une diminution de l'abondance des bourdons après la floraison du colza. Ces résultats supportent l'hypothèse de dilution selon laquelle les abeilles sauvages seraient réparties sur l'ensemble de la surface d'habitats semi-naturels composant le paysage.

Conclusion

La surface occupée par le colza influence de manière différente les communautés d'abeilles sauvages en prairie permanente selon leur socialité. L'influence du colza sur l'abondance et la richesse spécifique se retrouve pendant sa floraison et peu de temps après, mais ne se poursuit pas en fin de saison. D'autres études seraient nécessaires pour évaluer si l'organisation spatiale du colza dans le paysage peut influencer les populations et les communautés d'abeilles sauvages d'une année sur l'autre.

Spatiotemporal influence of oilseed rape and semi-natural habitats on eusocial, social and solitary wild bees in permanent grasslands

Colin Van Reeth¹, Gaël Caro¹, Christian Bockstaller², Nadia Michel¹

¹Laboratoire Agronomie Environnement (UMR 1121), Université de Lorraine, INRA, Vandœuvre-lès-Nancy, France

²Laboratoire Agronomie Environnement (UMR 1121), INRA, Université de Lorraine, Colmar, France

Abstract

Introduction. Wild bees need continuous food resources throughout the season as found in semi-natural habitats. Cultivation of oilseed rape has increased in Europe and its mass flowering provides a short but rewarding food resource used by some wild bee species such as bumblebees. However, little is known about oilseed rape effects on other wild bees and whether or not bee biological traits can modulate these effects.

Objective. The aim of this study was to evaluate the influence of the landscape composition (area covered by oilseed rape and semi-natural habitats) on bee species richness and abundance of three sociality bee groups (eusocial, social and solitary) in permanent grasslands.

Methods. During a two-year experiment, we sampled wild bees in extensively managed permanent grasslands of eastern France from April to September. A series of statistical models were built to test the influence of oilseed rape and semi-natural habitats on wild bees at different spatial scales (from 500m to 1 500m) and temporal periods (during versus after oilseed rape flowering).

Results. We collected 4 511 wild bee individuals of 74 non-parasitic bee species. We observed contrasted temporal effects of oilseed rape on solitary, social and eusocial bees. Flowering oilseed rape area in the landscape reduced social bee abundance but increased solitary bee species richness in permanent grasslands. Immediately after its flowering, oilseed rape area positively influenced social bee abundance in permanent grasslands suggesting a spillover effect but did not affect solitary and eusocial bees. When considering a longer period after oilseed rape flowering (from June to September), oilseed rape area had no effect on bee abundance, species richness and the number of reproductive individuals in grasslands. The abundance and species richness of wild bees was either unaffected or reduced by the area of semi-natural habitats, suggesting in the latter case a dilution effect between semi-natural habitat patches of the landscape.

Conclusion. Oilseed rape fields clearly influence wild bees during oilseed rape flowering and immediately after in the surrounding grasslands. More evidence is needed to definitely conclude that the quantity and spatial organisation of oilseed rape fields in the landscape can significantly impact bee populations and communities in the long run.

1. Introduction

Wild bees (Order: Hymenoptera, Super-family: Apoidea, Clade: Anthophila) are major pollinators of wild plants and crops. They contribute to the pollination of 87.5 % of wild plants (Ollerton *et al.*, 2011) and 76 % of crops (Klein *et al.*, 2007). The corresponding pollination service was estimated at €153 billion.year⁻¹ (Gallai *et al.*, 2009). Evidences of bee decline (Biesmeijer *et al.*, 2006; Colla & Packer, 2008) urge scientists to focus on its causes in order to preserve bee diversity and to maintain the pollination service provided (Blitzer *et al.*, 2016). Loss of semi-natural habitats (hereafter called “SNH”) is recognized to be particularly impacting because SNH provide both refuge and food throughout the year (Westrich, 1996; Winfree *et al.*, 2009).

In Europe, the area of SNH is known to have declined since the 60s, mainly due to the intensification of agriculture (Fuller, 1987; Robinson & Sutherland, 2002; Peyraud *et al.*, 2012). SNH locally support biodiversity by sheltering a great number of plant and arthropod species (Poschlod & WallisDeVries, 2002; Fedoroff *et al.*, 2005; Hannon & Sisk, 2009). SNH such as permanent grasslands act also as source habitats of individuals in the landscape, especially for bees (Öckinger & Smith, 2007). Indeed, wild bees are known to cover a distance from few hundred meters to few kilometres to reach essential resources for feeding, mating or nesting (Gathmann & Tscharntke, 2002; Greenleaf *et al.*, 2007). More specifically, the diversity and abundance of wild bees but also the pollination service they provide to wild plants and crops increase with the SNH area in the landscape, or in the vicinity of SNH (Morandin *et al.*, 2007; Öckinger & Smith, 2007; Jakobsson & Ågren, 2014).

While SNH have regressed, European surfaces of oilseed rape (*Brassica napus*, hereafter called “OSR”) have considerably increased to support food and biofuel demand. In 2014, France had the largest area in Europe devoted to OSR rape with 15.0E⁵ ha. As for many other European countries, OSR rape areas in France substantially increased during the last decades, doubling every 20 years with 3.4E⁵ ha in 1974 and 6.7E⁵ ha in 1994 (FAOSTAT, 2016). From an ecological point of view, OSR provides a highly rewarding food resource in the early season for some pollinator species and have thus been proposed to possibly lessen bee decline in agro-ecosystems (Westphal *et al.*, 2003). If so, increasing OSR areas would lead to an increase in the production of bee reproductive individuals (Westphal *et al.*, 2009; Jauker *et al.*, 2012b; Holzschuh *et al.*, 2013; Riedinger *et al.*, 2015; Dainese *et al.*, 2017). However, pesticides application (mainly insecticides) is more frequent in OSR fields than in other arable crops (Ecophyto, 2009). Rundlöf *et al.* (2015) recently highlighted the detrimental effects of chemicals, such as neonicotinoid used in OSR rape fields. They observed a reduction in wild bee density, solitary bee nesting and bumblebee colony growth and reproduction in OSR treated fields compared to untreated ones. OSR fields may thus represent both a highly disturbed area (negative effect expected) and a potential foraging zone (positive effect expected). The global negative or positive response of wild bees towards OSR may greatly depend on their pesticide sensitivities (Arena & Sgolastra, 2014) and also on their ecological specificities (floral requirements, foraging distances, phenology and sociality) (Rollin *et al.*, 2015).

For more than ten years, the research community has focused on understanding landscape effects of OSR fields on bumblebees (Westphal *et al.*, 2003, 2006, 2009; Diekötter *et al.*, 2010; Holzschuh *et al.*, 2011; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Holzschuh *et al.*, 2016). Several studies showed that the area of OSR fields in the landscape influences local bumblebee communities and that this influence changes throughout the season (during OSR flowering versus afterwards). Indeed, in SNH surrounded by large areas of OSR, the abundance of local bumblebee populations declined during OSR flowering

(Holzschuh *et al.*, 2011; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Holzschuh *et al.*, 2016), and then increased after (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013). This change is likely to be the result of a movement of bumblebees from mass flowering crops to nearby favourable habitats (i.e. spillover effect) rapidly after the flowering period (Hanley *et al.*, 2011; Blitzer *et al.*, 2012). Bumblebees benefit from OSR because of (i) their early emergence: almost all bumblebee species emerged before or during OSR flowering; (ii) their eusocial behaviour: new bumblebee colonies need great quantities of floral resource for the brood as provided by flowering OSR fields; (iii) their polylectism: bumblebees are generalist and feed on several plant families.

More recently, the effect of OSR on solitary bee species has been investigated too, but results are more equivocal than for bumblebees. On the one side, Le Féon *et al.* (2013) showed that solitary bee species richness and abundance were higher in OSR field margins compared to other field margins. Similarly, Holzschuh *et al.* (2013) observed an increased abundance of a solitary bee species, *Osmia bicornis*, in grasslands adjacent to OSR fields compared with grasslands isolated from OSR and Jauker *et al.* (2012b) found that *Osmia rufa* produced more offspring larvae in SNH located in landscapes with large areas of OSR. On the other side, other studies found no effect of flowering OSR on species richness, abundance and densities of solitary bees in SNH (Holzschuh *et al.*, 2011, 2016). The influence of OSR after its flowering is less documented. Kovács-Hostyánszki *et al.* (2013) did not find any effect of OSR neither on solitary bee abundance or species richness, whereas Diekötter *et al.* (2014) showed a positive relation between the area of OSR and the species richness of solitary cavity-nesting bees.

Surprisingly, the effect of OSR on social bees other than bumblebees remains unknown. In previous studies, this functional group has often been associated with solitary bees, strictly speaking, forming a heterogeneous group of wild bees other than bumblebees. However, some species of the Halictidae family are known to have a social behaviour. These species may present an intermediate response towards OSR. They need to collect floral resource to feed the colony and are mainly polylectic species like bumblebees. Additionally, this group present many characteristics of pesticide sensitivity (social behaviour, long foraging period and small size) and may be therefore particularly exposed to the application of pesticides in OSR fields (Brittain & Potts, 2011; Mallinger *et al.*, 2015).

OSR effects on bee communities are often studied either during its flowering (Holzschuh *et al.*, 2016) or after flowering (Westphal *et al.*, 2003) but only few studies have studied both periods jointly (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Diekötter *et al.*, 2014) or the interannual effects of OSR on bee communities (Riedinger *et al.*, 2015). Indeed, the massive resources provided by OSR may allow some bee species to feed more larvae, among which some will be active during the next year. Here, we focused on the overall landscape effects of both OSR and SNH across various temporal scales (during and after OSR flowering) on three bee sociality groups (bumblebees, other social bees and solitary bees) in permanent grasslands. Contrary to many studies focusing only on one single spatial scale, usually 1 000m radius (Holzschuh *et al.*, 2011; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Holzschuh *et al.*, 2016; Magrach *et al.*, 2017), we chose to adopt a multiscale approach by testing these effects across various spatial scales of observation. It is likely that single spatial scale studies may set aside important bee ecological processes occurring at smaller or larger spatial scales.

We hypothesized that (i) Increasing area of flowering OSR in the landscape influences eusocial and other social bee abundance and species richness in permanent grasslands whereas solitary bees are unaffected; (ii) After OSR flowering, OSR area in the landscape still influences bee abundance and species richness but can also affect the number of reproductive individuals emerging in the late season

(and active during the next year); (iii) Bee abundance and species richness of each bee group also depend on the area of SNH in the landscape, especially after OSR flowering.

2. Material and Methods

2.1. Study region and sites

The study was carried out during two years (2015 and 2016) in the eastern part of the “Parc Naturel Régional de Lorraine”, county of Moselle, Lorraine, France (48°48′46″N, 6°43′14″E). This region covers a heterogeneous area of about 58 000 ha mainly composed of forests (33.7%) and agricultural lands (annual crops (28.7%) and permanent grasslands (21.9%)). We selected 30 permanent grasslands similarly managed to evaluate the effect of the landscape composition on wild bee communities (Figure 1). 14 grasslands were monitored both in 2015 and in 2016, 6 other grasslands were only studied in 2015 and 10 additional grasslands were integrated in 2016. Grasslands have been extensively managed for at least five years: they have been mowed lately (after June) and fertilization has been limited to 40 kg of nitrogen.ha⁻¹.year⁻¹. To avoid local bias, we selected grasslands of similar sizes (mean $\pm$ SD = 4.6 $\pm$ 1.2 ha). The mean nearest neighbouring distance among grasslands centroids was 3 311 $\pm$ 845 m in 2015 and 3 946 $\pm$ 1 810 m in 2016 which limited consequently the risk of autocorrelation pattern. The landscape surrounding the 30 selected grasslands followed a gradient of OSR area in the landscape (in 2015: 0 to 13.8% of the total area in a 1 500 m radius; in 2016: 0 to 20.9%). OSR is a common crop in region of Lorraine, included in crop rotations between two cereal crops (mainly wheat and barley) (Thenail *et al.*, 2009).

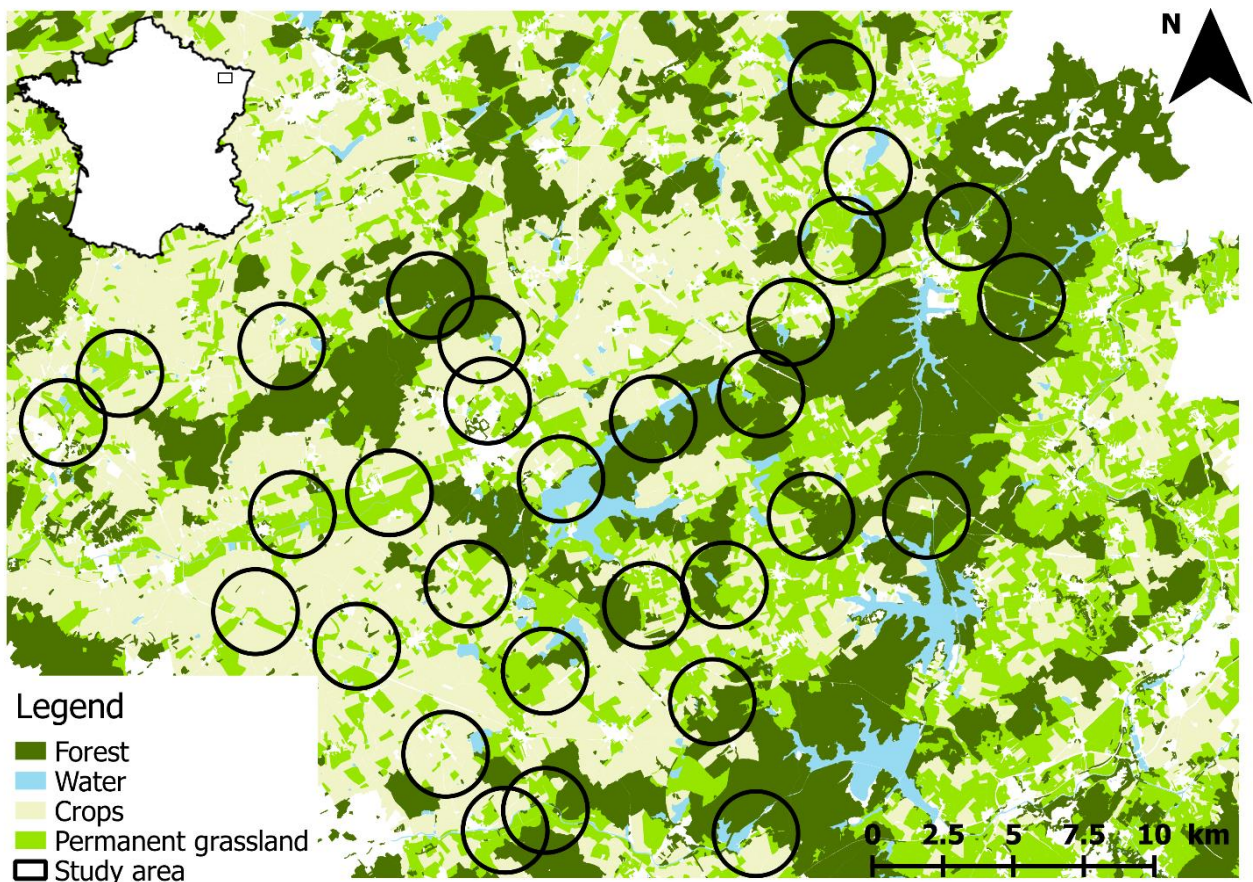


Figure 1: Study region and sites in the "Parc Naturel Régional de Lorraine", county of Moselle, Lorraine, France. Black circles represent the study area in a 1 500m radius surrounding the study sites.

2.2. Bee community sampling and characterization

In 2015 and 2016, bee sampling was carried out once every month from April to September. We used the passive method of pan trapping as it is more cost-effective to sample the site-specific bee species richness, even though this technic can produce underestimation of the *Bombus* abundance (Westphal *et al.*, 2008). A cluster of three 750mL-colored pan traps (blue, white and yellow) was placed on a wooden stick. Pan traps (ProPac, Vechta, Germany) were painted with UV bright paintings (Sparvar Leuchtfarbe, Spray-Color GmbH, Merzenich, Germany) to maximize captures. Traps were positioned at vegetation height, filled with 400mL of water and three drops of an odourless and colourless dishwasher liquid. They were left active during 48 hours (Westphal *et al.*, 2008). In each grassland, five pan-trap clusters were southbound lined up (the middle of this line representing the centroid of the grassland). Clusters were positioned 10 meters apart from each other to avoid interactions (Droege *et al.*, 2010).

The two first bee samplings occurred during OSR flowering (first and fourth weeks of OSR flowering). The third session occurred approximately two 2 weeks after OSR flowering, just before the mowing period in the studied grasslands. Samplings were carried out during sunny weathers, with no rain, and little wind (< 3 Beaufort). We noted the Julian day of sampling to control for possible bias.

We analysed 3 960 pan trap contents across all the sampling season (1 800 in 2015 and 2 160 in 2016). We pooled the captured individuals from the 5 pan-trap clusters to estimate the total diversity and abundance in each grassland by sampling session (i.e. one observation). Hence, our data contained 120 observations in 2015 (20 grasslands and 6 sampling sessions) and 144 observations in 2016 (24 grasslands and 6 sampling sessions). Captured bees were then stored in 70% alcohol, dried, pinned, and identified to species. Finally, bees were sent to experts for identification. *Bombus terrestris agg.* comprises the species *Bombus lucorum* and *Bombus terrestris*, which are difficult to distinguish.

We sought the sociality trait and the emergence time of sampled species in the literature (Amiet *et al.*, 1999, 2001, 2004, 2007; Michener, 2007; Amiet *et al.*, 2010; Jauker *et al.*, 2013; Hopfenmüller *et al.*, 2014; Rollin *et al.*, 2015). These traits are likely to change with the geographic zone and climatic conditions (Eickwort *et al.*, 1996). We adjusted these traits using expert knowledge to account for their sensitivity to climatic and geographic conditions. Each species was also associated to a type of sociality: eusocial, other social and solitary bees. Parasitic species were excluded from any analyses derived from this grouping because of their low abundance in this study. The eusocial group included the bees living in colonies where a division of labour occurs and a main queen lays eggs. The group of eusocial bees only included non-parasitic *Bombus* species. The 'Other social bees' group (hereafter called social bees) included all social bee species except non-parasitic *Bombus* species. Eusocial and social bees produce their reproductive individuals (queens (or gyne for social species) and males) during summer. We grouped solitary bees in another category, which included bees that do not live in colonies and care only for their own offspring once the nest is constructed.

To detect the influence of OSR in the landscape on wild bees after OSR flowering, we only considered bee species which emerge before or during OSR flowering. Since OSR flowering in the region usually begin in mid-April and last four to five weeks, social and eusocial species emerged before or during OSR flowering. Some solitary species emerged after OSR flowering and they were thus excluded from the solitary bee group (see Appendix 1 for the list of species).

2.3. Quantification of local habitat quality and landscape composition

We considered the floristic resources as a good indicator of habitat quality. Two 1m² quadrats in which all the blooming plant species were identified (i.e. number of flowering plant species) and all the blooms were counted (i.e. flower abundance), were randomly placed close to each of the five bee sampling clusters in each grassland (i.e. 10 quadrats/grassland/sampling session). Because of a significant correlation between the number of flowering plant species and flower abundance ($r_{\text{pearson}} = 0.66, P < 0.001$), we only added one of these two variables (i.e. flower abundance) in the models. The flower abundance of the grassland was defined as the pooled number of blooms found in all the 10 quadrats.

We produced a quantitative description of the landscape surrounding each sampled grassland, starting from the centroid of each plot and moving out in three concentric buffers (500m, 1 000m and 1 500m) using ArcGis 10.3 (ESRI, Redlands, CA). The maximum distance was set at 1 500m because the largest species, which have the greatest foraging distance, potentially forage at this scale (Greenleaf *et al.*, 2007). We used two methods to quantify the landscape composition. Firstly, hedgerows, woodlots and forests surfaces were extracted from topographic database BD TOPO® (IGN). Secondly, we implemented field inspection from June to July in order to identify and locate the presence of permanent grasslands, temporary grasslands, orchard meadows, and annual crops (including OSR). We calculated two landscape descriptors for each buffer (always excluding the grassland being sampled): the area of SNH in the landscape (hereafter called %SNH), which included habitat types such as permanent grasslands, orchard meadows, hedgerows, woodlots and forest margins (10 meters wide); and the area of OSR in the landscape (hereafter called %OSR). We measured Pearson's correlation coefficient between landscape descriptors per spatial scale of observation (see Appendix 2 for a complete table of correlations between landscape elements). No correlation coefficient between %OSR and %SNH was greater than 0.2, suggesting that collinearity was not an issue. Consequently, both variables could be added simultaneously in models.

2.4. Data Analysis

We evaluated the effects of %OSR and %SNH on wild bees at different temporal scales. The influence of these landscape parameters on bee diversity and abundance was tested during OSR flowering, at the end of OSR flowering and after OSR flowering. We also tested the capacity of OSR to influence bee community during the next year though the number of reproductive individuals present in the late season of the current year.

2.4.1. First analysis: %SNH and %OSR effects during and after OSR flowering

Bee abundance and species richness of the three sociality groups (eusocial, social and solitary bees) were modelled as response variables General Linear Mixed Models (GLMM). We used either the Poisson probability distribution or the negative binomial to account for overdispersed data. The grassland identity (N = 30) was included as random intercepts in models. Models were built in two steps described below.

Step1: Influence of the habitat quality, year and date. A different model was fitted for each response variable (abundance and species richness), each bee group (eusocial, social, solitary bees) and each period (during or after OSR flowering). Hence, 12 models were constructed. Each model contained variables in relation to: i) the date: the Julian Day of bee capture (JD, i.e. day 1 being January the 1st of the current year); ii) the habitat quality: the flower abundance; iii) the year.

To limit the number of explanatory variables, we used a selection procedure based on an Akaike Information Criterion (AIC) approach (Burnham & Anderson, 2003). We compared all sub models considering a threshold of $AIC = 2$ and the best model was retained for Step2. The significance of the remaining explanatory variables in the model was tested with Type II Wald chi-squared tests. Best models are presented in Appendix 3.

Step2: Influence of the landscape composition. Two variables were then added to the previous model: %OSR and %SNH. The effects of variables were tested for the three spatial scales of observation (i.e., one model was run for each buffer). Then, for each model, we extracted the estimated values (direction of the effect) associated with the simple effects (%SNH, %OSR). These estimates were plotted against the buffer radius to describe spatial trends of the effects with increasing spatial scales. Finally, we calculated per spatial scale and bee group, the difference in AIC (ΔAIC) obtained by deducting the AIC of the model of Step2, from the AIC of the model of Step1. When the ΔAIC was inferior to -2, we considered that adding landscape descriptors enhanced the model's robustness. All variables were scaled and centered as suggested in Zuur *et al.* (2009).

We visually controlled whether mixed model assumptions were met using the R *DHARMa* package (R Core Team, 2016; Hartig, 2017). Spatial autocorrelation was also checked for each bee group using Mantel tests with 4 999 permutations (Dray & Dufour, 2007). No such autocorrelation pattern was found (Mantel statistics: all $p > 0.14$ and $|r| < 0.11$). All analyses were performed using the R *car* and *lme4* packages (Fox & Weisberg, 2010; Bates *et al.*, 2015; R Core Team, 2016).

2.4.2. Second analysis: testing the change of %OSR effect rapidly after OSR flowering

We supposed that %OSR effect may change when OSR flowering cease (Cussans *et al.*, 2010; Diekötter *et al.*, 2010; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Ekroos *et al.*, 2015). Consequently, we built another set of models based on bee abundance in May (during OSR flowering) and June (after OSR flowering). The response variable (hereafter called Δ Abundance) was the result of the subtraction of bee abundance in May from bee abundance in June. This way, we tested for a potential change of %OSR effect on wild bees in grasslands during OSR flowering and rapidly after. Bee abundance were $\log_{10}(x+1)$ transformed to achieve normality before subtracting terms. A linear model was fitted for each year and for eusocial, social and solitary bees. Each model initially contained three explanatory variables: the flower abundance in June, %SNH and %OSR. As for the first analysis, we tested landscape variable effects for the three spatial scales. Thus, we built 18 models (3 bee groups, 3 spatial scales and 2 years). Full models were then simplified by excluding one by one non-significant variables ($P > 0.1$ from F test) in backward stepwise selection (Parsche *et al.*, 2011; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Holzschuh *et al.*, 2016). We graphically controlled the homogeneity of the variance and the normal distribution of the residuals for each model and found no evidence of heteroscedasticity or non-normality.

2.4.3. Third analysis: testing the influence of %OSR on the number of reproductive individuals in the late season

We tested a potential interannual effect of OSR by evaluating the influence of %OSR on the number of reproductive individuals emerging in the late season and active during the following year. This analysis was only implemented for social and eusocial species whose reproductive individuals are produced in the early summer and emerge few weeks after. Queens and males production are often considered to evaluate the reproductive success of eusocial species (Elbgami *et al.*, 2014; Carvell *et al.*, 2015). For eusocial bees, we simply calculated Pearson's correlation coefficients between %OSR and the pooled

number of males and queens captured from July to September in 2015 and in 2016. For social species, we calculated the correlation between %OSR and the number of males only, because of difficulty in distinguishing gynes from worker individuals (Michener, 1990). As for the two previous analysis, we tested landscape variable effects at the three spatial scales.

3. Results

3.1. Wild bee diversity and abundance

We collected 4 511 wild bee individuals of 74 non-parasitic bee species. Four genera represented 98.1 % of the total abundance: *Lasioglossum* (47.7 % of total abundance, representing 19 species), *Andrena* (28.0 %, 28 species), non-parasitic *Bombus* (12.4 %, 11 species) and *Halictus* (10.0 %, 5 species). Other species (1.9%, 11 species) belonged to various genera such as *Chelostoma*, *Colletes*, *Eucera*, *Hylaeus*, *Osmia*, and *Xylocopa*.

The community was dominated by polylectic species (96.5 % of the total abundance). Strictly above-ground nesting species (species of genera *Chelostoma*, *Hylaeus*, *Osmia* and *Xylocopa*) composed only 0.8% of the total abundance.

Eusocial, social and solitary bees represented respectively 12.4 %, 52.0 % and 35.6% of the total abundance. The sociality of each species and their respective abundance are presented in Appendix 1.

3.2. First analysis: %SNH and %OSR effects during and after OSR flowering

In most of the models, the year and the Julian Day of bee capture were retained contrary to the flower abundance (Appendix 3). During OSR flowering, the addition of landscape descriptors enhanced the robustness of the abundance model for social and solitary bees (minimum ΔAIC on Fig. 2c,e: $\Delta AIC_{Solitary} = -3.0$ (obtained at a 1 000m radius); $\Delta AIC_{Social} = -4.2$ (1 000m)) and the robustness of the species richness model for solitary bees ($\Delta AIC_{Social} = -5.0$ (1 500m)). After OSR flowering, adding landscape descriptors globally did not improve the robustness of any model (Fig. 2b,d,f).

Eusocial bee abundance and species richness were not found to be influenced by %OSR, neither during nor after OSR flowering (Fig. 2a,b and Fig. 3a,b). During OSR flowering, %SNH (1 000m radius) had a marginally significant negative effect on eusocial bee species richness. After OSR flowering, increasing %SNH reduced eusocial bee abundance at the smallest scale (500m), but had only a marginally significant negative effect on eusocial bee species richness at small and intermediate scales (500m and 1 000m).

Social bee abundance and species richness were unaffected by %SNH, neither during nor after OSR flowering (Fig. 2c,d and Fig. 3c,d). During OSR flowering, increasing %OSR reduced the abundance of social bees at intermediate and large scales (Fig. 2c). After OSR flowering, social bee abundance and species richness were not related to %OSR.

During OSR flowering, solitary bee abundance was not found to be influenced by %OSR but was negatively influenced by %SNH whatever the spatial scale considered (Fig. 2e). Solitary bee species richness increased with increasing %OSR at the intermediate scale and decreased with increasing %SNH at the large scale (Fig. 3e). After OSR flowering, solitary bees were not influenced by %SNH (Fig. 2f and Fig. 3f). %OSR had only a marginally significant effect on the abundance of early emerging solitary bees at the intermediate scale (Fig.2f).

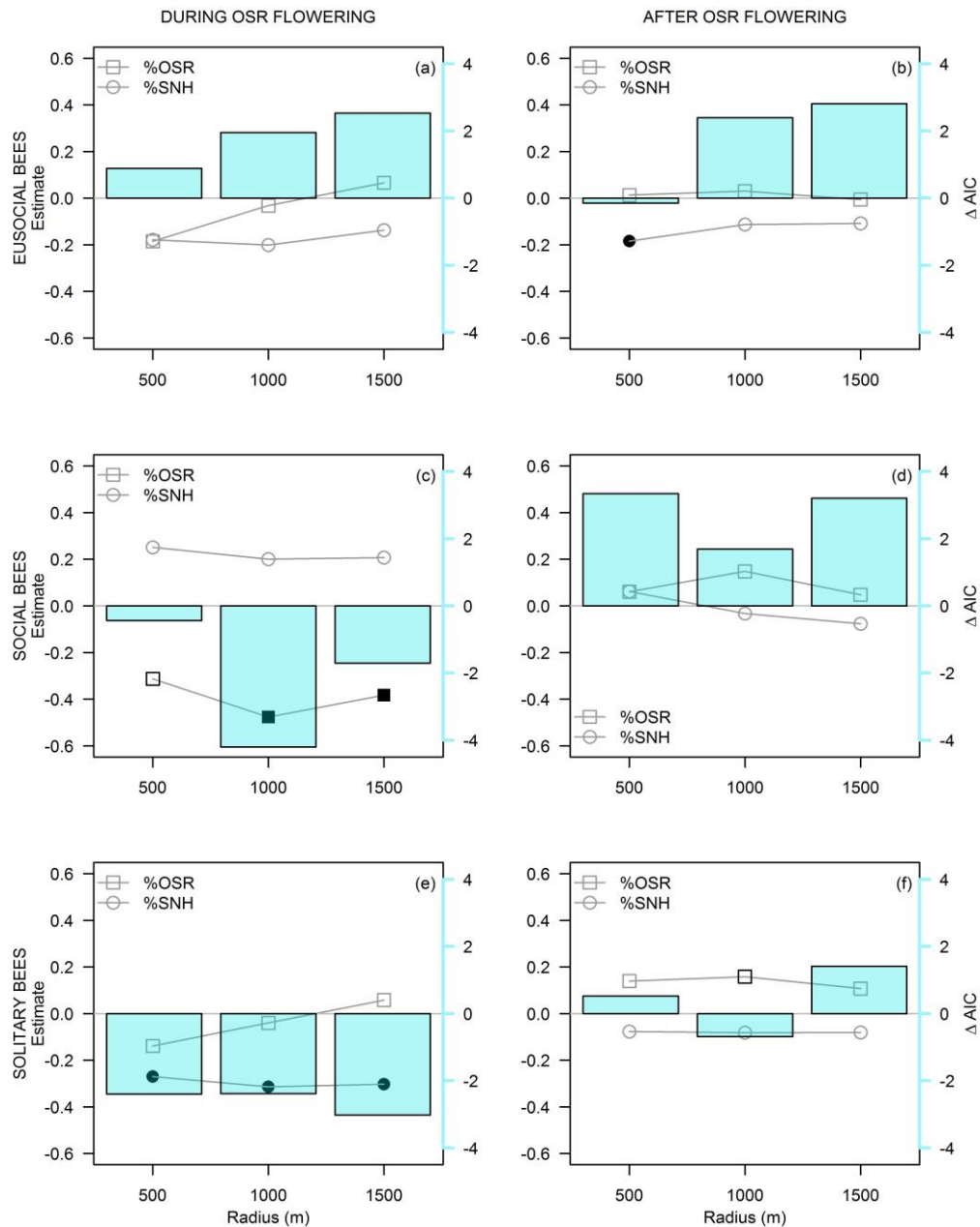


Figure 2: The temporal effects (during vs after OSR flowering) of %OSR and %SNH on bee abundance analysed at different radius of observation (500, 1 000 and 1 500m). On the Y axis, estimates give the direction of the effects. Significant effects ($p < 0.05$), marginally significant ($0.05 < p < 0.10$) and non-significant ones are represented respectively by solid, empty symbols with bold outline, and empty symbols. Effects of single factors are shown on the left axis and ΔAIC values on the right axis (in light blue). The grey horizontal line represents 0. The three rows show the modelled effects for eusocial bees (a, b), social bees (c, d) and solitary bees (e, f). OSR: Oilseed rape; SNH: Semi-natural habitats.

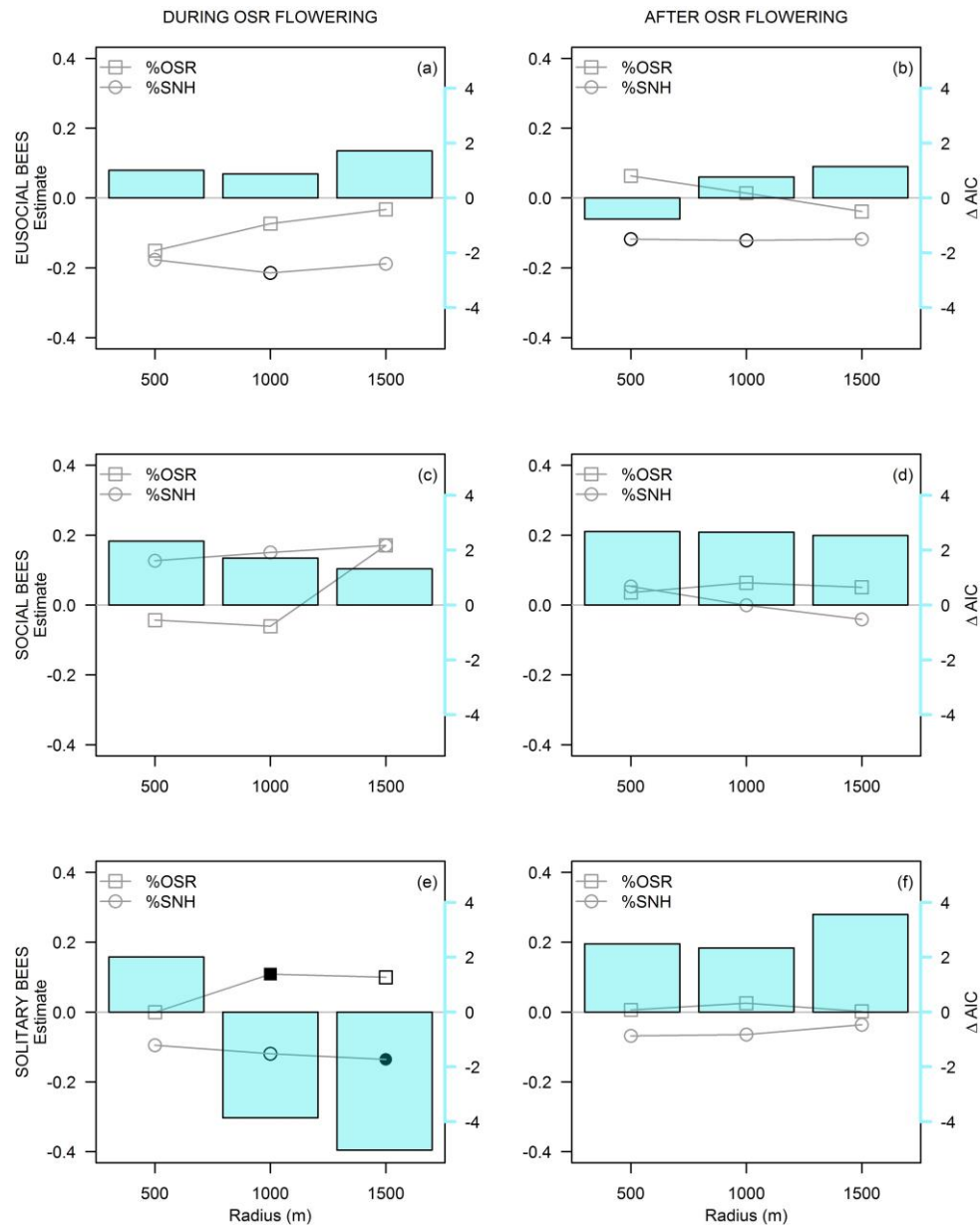


Figure 3: The temporal effects (during vs after OSR flowering) of %OSR and %SNH on bee species richness analysed at different radius of observation (500, 1 000 and 1 500m). On the Y axis, estimates give the direction of the effects. Significant effects ($p < 0.05$), marginally significant ($0.05 < p < 0.10$) and non-significant ones are represented respectively by solid, empty symbols with bold outline, and empty symbols. Effects of single factors are shown on the left axis and ΔAIC values on the right axis (in light blue). The grey horizontal line represents 0. The three rows show the modelled effects for eusocial bees (a, b), social bees (c, d) and solitary bees (e, f). OSR: Oilseed rape; SNH: Semi-natural habitats.

3.3. Second analysis: testing the change of %OSR effect rapidly after OSR flowering

%OSR (500m radius) had a positive but only marginally significant effect on $\Delta Abundance$ for eusocial bees in 2015 (Table 1; Fig. 4). Concerning social bees, $\Delta Abundance$ was positively influenced by %OSR in 2016 at each radius (P (500m) = 0.035; P (1 000m) = 0.006; P (1 500m) = 0.025). %SNH did not affect $\Delta Abundance$ for both social and eusocial bees. Finally, $\Delta Abundance$ for solitary bees was not related to %OSR but was positively influenced by %SNH in 2016 at the three spatial scales considered (P (500m) = 0.038; P (1 000m) = 0.012; P (1 500m) = 0.039).

Table 1: Effects of local (flower abundance) and landscape variables (%OSR and %SNH) on Δ Abundance ($\log_{10}$ (Abundance in June) - $\log_{10}$ (Abundance in May)), obtained for three bee sociality groups (solitary, social and eusocial). Empty cells indicate that the variable was not retained by the variable selection procedure. OSR: Oilseed rape; SNH: Semi-natural habitats.

Variable	df	Scale	Eusocial				Social				Solitary			
			2015		2016		2015		2016		2015		2016	
			t	Sign P	t	Sign P	t	Sign P	t	Sign P	t	Sign P	t	Sign P
%OSR	1	500	1.7	+ 0.098			-1.5	- 0.152	2.4	+ 0.028				
%SNH	1	500											2.6	+ 0.015
Flower abundance	1	500												
%OSR	1	1 000							3.3	+ 0.004				
%SNH	1	1 000											3.1	+ 0.005
Flower abundance	1	1 000												
%OSR	1	1 500							2.6	+ 0.017				
%SNH	1	1 500											2.5	+ 0.021
Flower abundance	1	1 500												

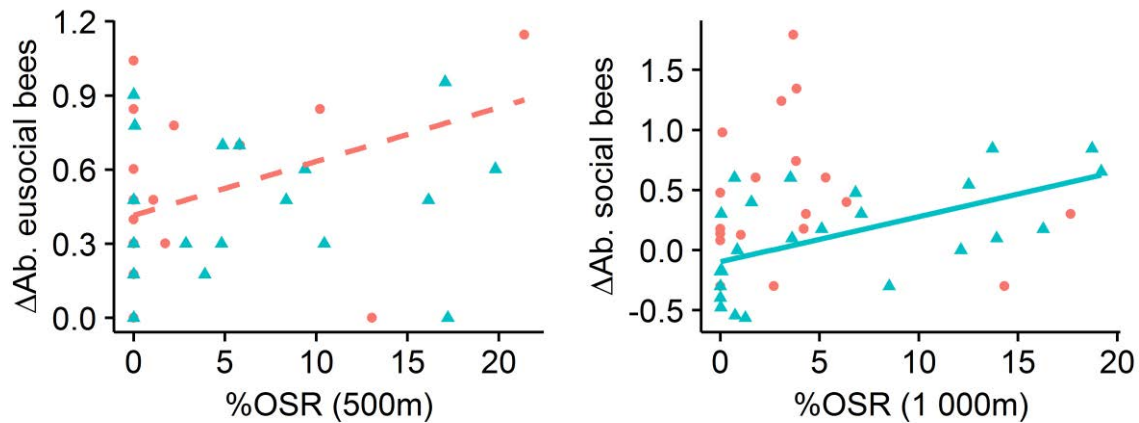


Figure 4: Influence of the area covered by OSR on Δ Abundance ($\log_{10}$ (Abundance in June) - $\log_{10}$ (Abundance in May)) for social bees and eusocial bees in 2015 (red circles) and in 2016 (blue triangles). Significant relations are represented with simple regression lines. The dashed line indicates marginally significant relation. Equations are Δ Abundance (eusocial) = $0.022 * \%OSR (500m) + 0.415$ ($P = 0.098$; $R^2_{adj} = 0.10$) and Δ Abundance (social) = $0.038 * \%OSR (1\ 000m) - 0.097$ ($P = 0.004$; $R^2_{adj} = 0.30$). Statistical details for other spatial scales are presented in Table 1. OSR: Oilseed rape.

3.4. Third analysis: the influence of %OSR on the number of reproductive individuals in the late season

Across years, we captured 109 and 104 reproductive individuals respectively for eusocial and social bees. Correlation coefficients between the area covered by OSR and the number of reproductive individuals are presented in Table 2. No significant correlation was detected for social (all $P \geq 0.11$ and

$|r| \leq 0.33$) and eusocial species (all $P \geq 0.16$ and $|r| \leq 0.30$) whatever the year and the spatial considered.

Table 2: Pearson correlations (r) between the number of reproductive individuals of eusocial or social bees and the area covered by oilseed rape in the landscape. N: number of individuals; OSR: Oilseed rape.

Variable	Scale	Eusocial (males and queens)						Social (males)					
		2015			2016			2015			2016		
		r	P	N	r	P	N	r	P	N	r	P	N
%OSR	500	0.07	0.78	77	0.26	0.21	32	-0.01	0.97	80	0.06	0.78	24
%OSR	1 000	0.07	0.77	77	-0.05	0.83	32	-0.09	0.70	80	0.33	0.11	24
%OSR	1 500	0.18	0.45	77	-0.30	0.16	32	-0.23	0.34	80	0.30	0.15	24

4. Discussion

When considering different periods of observation (during oilseed rape flowering and after) and different groups of sociality (bumblebees, other social bees and solitary bees), we observed contrasted effects of the area covered by oilseed rape and semi-natural habitats on bee species richness and abundance in permanent grasslands. Moreover, previous studies commonly used one single spatial scale of observation (often using a 1 000m radius). Here, with the multiscale approach implemented, we showed that landscape descriptor effects on bees were dependent on the spatial scale considered: some variables were only significant at a spatial scale which differ from the classic 1 000m around study site. These results highlight that different levels of sociality, periods of observation and spatial scales may have to be more broadly considered to detect potential environmental effects on wild bees in agro-ecosystems

4.1. Oilseed rape effects on wild bees

4.1.1. Eusocial bees

We found that both eusocial bee abundance and species richness were unaffected by the area covered by oilseed rape in the landscape during oilseed rape flowering, whereas their abundance weakly (but not significantly) increased immediately after oilseed rape flowering. This result contrasts with previous findings which found that eusocial bees were attracted by oilseed rape fields (i.e. negative effect on eusocial bee abundance in the permanent grassland) and moved back to surrounding semi-natural habitats immediately after oilseed rape flowering (i.e. positive effect on eusocial bee abundance) (Holzschuh *et al.*, 2011; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Holzschuh *et al.*, 2016). Diekötter *et al.* (2010) showed that long tongued bumblebees are less attracted by oilseed rape fields than short tongued bumblebees possibly because long tongued bumblebees are inefficient at handling oilseed rape shallow flowers (Plowright & Plowright, 1997; Goulson, 2010). Consequently, the absence of oilseed rape effects on eusocial bees may be explained here by contrasted responses (not studied here) of short and long tongued species. Adequate abundance of short- and long-tongued bumblebees during oilseed rape flowering (here, 26 short-tongued and 59 long-tongued bumblebees (Appendix 1)) would allow to test different effects of oilseed rape area on both groups.

4.1.2. Social bees

The area of oilseed rape in the landscape had a negative effect on social bee abundance (all social species excluding non-parasitic *Bombus*) during oilseed rape flowering, a positive effect immediately afterwards and no effect later in the season.

During oilseed rape flowering, social bees may leave semi-natural habitats and concentrate in the attractive flowering oilseed rape fields (explaining the negative effect of oilseed rape area observed). Immediately after oilseed rape flowering, our results suggest that social bee individuals move towards surrounding foraging habitats (explaining the positive effect of oilseed rape area observed) and may illustrate a spillover effect (Blitzer *et al.*, 2012). This positive effect of oilseed rape area found immediately after oilseed rape flowering was not observed during both years of experiment: we hypothesize that (i) the spillover was already ended during the year with no significance (ii) pesticide applications in oilseed rape fields (mainly insecticides), which are more frequent in comparison with other arable crops (Ecophyto, 2009), might modulate the positive effect of oilseed rape area in the landscape in some years. Indeed, social bees have previously been found to be particularly sensitive to pesticides because of pesticide bioaccumulation in the colony, longer foraging period compared to solitary species, and small body size (Devillers *et al.*, 2003; Valdovinos-Núñez *et al.*, 2009; Williams *et al.*, 2010; Mallinger *et al.*, 2015).

4.1.3. Solitary bees

The area of flowering oilseed rape fields in the landscape had a positive effect on solitary bee species richness in permanent grasslands. When the area covered by oilseed rape in the landscape is high, some solitary species may concentrate in permanent grasslands during oilseed rape flowering because of their weak attractiveness towards oilseed rape resources or their total incapacity to exploit them (e.g. *Andrena vaga* and *Andrena mitis* feeding exclusively on Salicaceae). The absence of effect of oilseed rape area on solitary bee abundance found in this study may be contradicted by responses of species such as *Osmia bicornis* which are known to be attracted by oilseed rape resources (Jauker *et al.*, 2012b; Holzschuh *et al.*, 2013; Magrach *et al.*, 2017). Further studies focusing on other relevant traits (e.g. interspecific and intra-specific body size, number of larvae to feed, pollen specialization) would be necessary to disentangle different responses of solitary bees to the increased oilseed rape area in the landscape.

4.2. Implications of oilseed rape effect on the reproductive success of bees and plants

4.2.1. Implications on the reproductive success of bees

We found no evidence that oilseed rape area can have an interannual influence on social and eusocial bees. The number of reproductive individuals emerging in the late season (and which will be active during the following year) was not influenced by the area of oilseed rape. The capacity of a species to feed a higher number of larvae of future reproductive individuals thanks to oilseed rape resources may depend on the length of time between oilseed rape flowering and the period of larval feeding. Indeed, Jauker *et al.* (2012b) and Holzschuh *et al.* (2013) found a higher number of produced larvae of reproductive individuals in presence of oilseed rape fields for *Osmia bicornis* which larval feeding occurs during oilseed rape flowering. Unlike *Osmia bicornis*, larvae of social and eusocial reproductive individuals are generally fed in the late-spring or summer. This late larval feeding (compared to the period of oilseed rape flowering) might thus explain the absence of effect found both here and in Westphal *et al.* (2009).

4.2.2. Implications on the reproductive success of plants

Altogether, we found that the influence of flowering oilseed rape on three bee sociality group was different. Whatever the sociality bee group considered, Magrach *et al.* (2017) showed that flowering oilseed rape attracted between 8 to 35% of bee individuals (including honeybees) from grasslands. Here, we found a positive effect of oilseed rape area on solitary bee species richness, a negative effect on social bee abundance, and an absence of effect on eusocial bees. Therefore these different responses can have in turn contrasted effects on wild plant visitation rate and pollination in semi-natural habitats during oilseed rape flowering (Holzschuh *et al.*, 2011; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Magrach *et al.*, 2017). For instance, Holzschuh *et al.* (2011) showed that the pollination of a grassland plant, *Primula veris*, was reduced by 20% when the area covered by oilseed rape in the landscape increased from 0 to 15%. After oilseed rape flowering, the spillover effect of bees from oilseed rape fields to semi-natural habitats may increase the reproductive success of wild plants. This has been tested, but has not yet been proven (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Ekroos *et al.*, 2015).

4.3. Semi-natural habitats effects on wild bees in permanent grasslands

Semi-natural habitats are essential for wild bees providing both constant floristic resources during the season and nesting sites. Bee species must find both elements in their home range to persist in a region (Westrich, 1996). We showed here that the area of semi-natural habitats in the landscape can have negative effects on solitary and eusocial bee abundance present in semi-natural grasslands. Since semi-natural habitats characterise where the bees forage and nest, it is very unlikely that an increase in its area has detrimental effects on bees. Instead, we think that wild bee individuals are diluted in semi-natural habitats patches in landscapes with large areas of semi-natural habitats (Tschamntke *et al.*, 2012). This transient dilution between habitats of the same type was previously illustrated in several studies (Veddeler *et al.*, 2006; Thies *et al.*, 2008; Riedinger *et al.*, 2015). These effects are likely to occur when habitats are correctly connected and allow bees to fly from one patch to another. Potential consequences on plant pollination in semi-natural habitats should require further investigation.

5. Conclusion

Oilseed rape, a main crop in Europe, was previously suggested to counteract wild bee decline in agro-ecosystems. In this study, we showed that oilseed rape fields clearly influence wild bees in permanent grasslands during oilseed rape flowering and immediately after but not in the late season. More evidence is needed to definitely conclude that the quantity and spatial organisation of oilseed rape fields in the landscape can significantly impact bee populations and communities in the long run. Pursuing empirical research in this direction is important if we want to provide useful guidance to promote the pollination service both in semi-natural habitats and in pollinator-dependent crops.

Acknowledgements

We are grateful to the farmers who nicely provided us access to their land. We thank David Genoud, Eric Dufrêne and “Observatoire des Abeilles” who helped us with species identification but also Chloé Fournier, Claude Gallois and Loris Petry who participated to the field works. We thank Violette Le Féon and Jean-Baptiste Pichancourt for their useful comments and corrections on the manuscript. This study was realized as part of the PhD of Colin Van Reeth and was financed by “Ministère de l'Enseignement supérieur et de la Recherche” and “Région Lorraine”.

Appendix

Appendix 1: List of the sampled species and their associated sociality trait and abundance. OSR: Oilseed rape.

Species	Sociality group	Tongue length (bumblebees only)*	During OSR flowering		After OSR flowering	
			2015	2016	2015	2016
<i>Andrena alfkenella</i>	Solitary				2	
<i>Andrena apicata</i>	Solitary			3		
<i>Andrena bicolor</i>	Solitary		1	1		
<i>Andrena carantonica/trimmerana</i>	Solitary				1	2
<i>Andrena chrysosceles</i>	Solitary		1	1	1	24
<i>Andrena cineraria</i>	Solitary		32	254	2	50
<i>Andrena dorsata</i>	Solitary			1	1	
<i>Andrena flavipes</i>	Solitary		10	38	204	78
<i>Andrena florivaga</i>	Solitary			2		
<i>Andrena fucata</i>	Solitary		1			
<i>Andrena fulva</i>	Solitary		6	34		
<i>Andrena fulvata</i>	Solitary		1	6		
<i>Andrena gravida</i>	Solitary		5	26	7	29
<i>Andrena haemorrhoa</i>	Solitary		14	63	2	17
<i>Andrena helvola</i>	Solitary		1	1		
<i>Andrena humilis</i>	Solitary				8	7
<i>Andrena labiata</i>	Solitary			1		
<i>Andrena lagopus</i>	Solitary		1	7	1	
<i>Andrena minutula</i>	Solitary			2		2
<i>Andrena minutuloides</i>	Solitary				2	
<i>Andrena mitis</i>	Solitary		3	3		
<i>Andrena nigroaenea</i>	Solitary			3	7	6
<i>Andrena nitida</i>	Solitary		26	124	19	94
<i>Andrena ovatula</i>	Solitary				4	
<i>Andrena praecox</i>	Solitary			2		
<i>Andrena schencki</i>	Solitary					3
<i>Andrena tscheki</i>	Solitary			7		
<i>Andrena vaga</i>	Solitary			10		
<i>Bombus confusus</i>	Eusocial	Long		1	1	
<i>Bombus hortorum</i>	Eusocial	Long	2	5	5	5
<i>Bombus humilis</i>	Eusocial	Long	1	4	14	2
<i>Bombus hypnorum</i>	Eusocial	Short			2	5
<i>Bombus lapidarius</i>	Eusocial	Short	2	6	57	13
<i>Bombus muscorum</i>	Eusocial	Long	1		2	1

<i>Bombus pascuorum</i>	Eusocial	Long	2	5	17	19
<i>Bombus pratorum</i>	Eusocial	Short	2	1	1	11
<i>Bombus rudarius</i>	Eusocial	Long	1	5	2	1
<i>Bombus sylvarum</i>	Eusocial	Long	6	26	60	7
<i>Bombus terrestris/lucorum</i>	Eusocial	Short	5	10	149	99
<i>Chelostoma florissomne</i>	Solitary		1	2		1
<i>Colletes cunicularius</i>	Solitary		2	36		
<i>Eucera nigrescens</i>	Solitary		1	2	1	10
<i>Halictus fulvipes</i>	Social					2
<i>Halictus maculatus</i>	Social				2	3
<i>Halictus rubicundus</i>	Social			1	11	2
<i>Halictus scabiosae</i>	Social		10	4	94	23
<i>Halictus tumulorum</i>	Social		3	1	180	115
<i>Hylaeus confusus</i>	Solitary					1
<i>Hylaeus difformis</i>	Solitary					1
<i>Hylaeus gibbus</i>	Solitary					1
<i>Lasioglossum calceatum</i>	Social		14		67	58
<i>Lasioglossum costulatum</i>	Solitary					1
<i>Lasioglossum fulvicorne</i>	Solitary			1	1	9
<i>Lasioglossum glabriusculum</i>	Social		2	1	225	145
<i>Lasioglossum interruptum</i>	Social				1	
<i>Lasioglossum laticeps</i>	Social		1	2	32	12
<i>Lasioglossum lativentre</i>	Solitary				25	12
<i>Lasioglossum leucozonium</i>	Solitary				15	4
<i>Lasioglossum lineare</i>	Social				14	1
<i>Lasioglossum malachurum</i>	Social		349	98	319	82
<i>Lasioglossum morio</i>	Social				7	14
<i>Lasioglossum pauxillum</i>	Social		1	3	163	118
<i>Lasioglossum politum</i>	Social				1	
<i>Lasioglossum punctatissimum</i>	Solitary				6	2
<i>Lasioglossum puncticolle</i>	Social		3		69	17
<i>Lasioglossum subhirtum</i>	Social		1	3	52	23
<i>Lasioglossum villosulum</i>	Solitary				38	3
<i>Lasioglossum xanthopum</i>	Solitary		10	14		1
<i>Lasioglossum zonulum</i>	Solitary		4		65	42
<i>Osmia bicolor</i>	Solitary			1		2
<i>Osmia caerulescens</i>	Solitary			2		3
<i>Osmia cornuta</i>	Solitary			1		
<i>Osmia rufa</i>	Solitary		4	10	1	2
<i>Xylocopa violacea</i>	Solitary					2
Total			530	834	1960	1187

*Tongue length based on Williams *et al.* (2008) and Perrson *et al.* (2015)

Appendix 2: Pearson correlations between areas of the different landscape elements considered at the largest radius of the study (i.e. 1 500m). SNH: Semi-natural habitats.

2015

	Forest	SNH	Temporary grassland	Cereal	Oilseed rape
Forest					
SNH	-0.39				
Temporary grassland	-0.02	-0.23			
Cereal	-0.71 ***	-0.09	0.03		
Oilseed rape	-0.67 **	0.11	-0.20	0.62 **	
Building	-0.45 *	0.48 *	0.15	-0.06	0.22

2016

	Forest	SNH	Temporary grassland	Cereal	Oilseed rape
Forest					
SNH	-0.66 ***				
Temporary grassland	-0.26	0.24			
Cereal	-0.77 ***	0.2	-0.03		
Oilseed rape	-0.48 *	-0.07	0.1	0.58 **	
Building	-0.51 *	0.57 **	0.53 **	0.08	0.01

** indicates a significant effect of the variable on species richness or abundance: . = $p < 0.1$, * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$.*

Appendix 3: Results of the species richness and abundance models obtained for three bee sociality groups (solitary, social and eusocial) after the selection procedure (Step1). Variables non retained in models are referred with “nr”.

		Species richness											
		Solitary				Social				Eusocial			
		During OSR flowering		After OSR flowering		During OSR flowering		After OSR flowering		During OSR flowering		After OSR flowering	
Explanatory variable	df	Chisq	Sign <i>P</i>	Chisq	Sign <i>P</i>	Chisq	Sign <i>P</i>	Chisq	Sign <i>P</i>	Chisq	Sign <i>P</i>	Chisq	Sign <i>P</i>
Flower abundance	1	nr	nr	nr	nr	nr	nr	nr	nr	nr	nr	nr	nr
Julian Day	1	60.7	- ***	184.3	- ***	nr	nr	nr	nr	23.1	- ***	13.2	- ***
Year	1	13.5	+ ***	nr	nr	6.5	- *	21.4	- ***	nr	nr	16.6	- ***
		Abundance											
Flower abundance	1	nr	nr	nr	nr	7.4	- **	nr	nr	nr	nr	nr	nr
Julian Day	1	270.6	- ***	134.7	- ***	nr	nr	5.2	- *	34.2	- ***	17.8	- ***
Year	1	41.4	+ ***	10.3	- **	21.5	- ***	24.3	- ***	nr	nr	31.6	- ***

* indicates a significant effect of the variable on species richness or abundance: . = $p < 0.1$, * = $p < 0.05$,

** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$.

CHAPITRE 2. Influence du contexte floristique local, de la surface d'habitats semi-naturels et de la répartition spatiale intra-annuelle et interannuelle des cultures de colza dans le paysage sur l'abondance et la taille du corps d'une espèce d'abeille solitaire en prairie permanente

Avant-propos

Le chapitre 1 a permis de mettre en évidence les effets intra-annuels de la surface de colza sur différents groupes d'abeilles sauvages présents en prairie permanente. Le colza en fleur attire certains groupes qui se dirigent vers des parcelles de colza pour y collecter du nectar et du pollen. Les ressources collectées pendant une année N permettent de nourrir les larves parmi lesquelles certaines (i.e. les individus reproducteurs) assureront le développement des futures colonies (année N + 1). Ainsi, on fait l'hypothèse que l'augmentation de la surface de colza (et donc des ressources) dans le paysage de l'année N pourrait influencer positivement le nombre de larves nourries pendant la floraison du colza et qui seront actives lors de l'année N+1. Or, les résultats du chapitre 1 ne vérifient pas cette hypothèse, et montrent que le nombre d'individus reproducteurs de bourdons et d'Halictidae sociaux présents dans les prairies permanentes en fin de saison (mais actifs l'année N+1) ne dépend pas de la surface de colza de l'année N. Cette observation pourrait s'expliquer par le fait que la floraison de colza (avril-mai) et la période de nourrissage des individus reproducteurs chez ces espèces (du début de l'été jusqu'au début de l'automne) sont éloignées dans le temps. Les espèces dont le nourrissage des larves coïncide avec la floraison de colza pourraient, quant à elles, bénéficier des ressources de colza disponibles lors de l'année N pour nourrir plus de larves (année N), ce qui engendrerait une augmentation de l'abondance de cette espèce l'année N+1.

Bien que les résultats du chapitre 1 montrent que les abeilles solitaires (à l'échelle de la communauté) sont peu influencées par le colza, certaines espèces généralistes se nourrissent des fleurs de colza. Parmi ces espèces, *Andrena cineraria* est une andrène butinant les fleurs de colza (entre autres) et dont le nourrissage des larves a lieu pendant la période de floraison du colza. Chez *A. cineraria*, ces larves n'émigreront que l'année suivante. Dans le chapitre 2, nous chercherons à évaluer l'influence de la surface de colza de l'année N sur l'abondance d'*A. cineraria* présente en prairie permanente l'année N+1.

Par ailleurs, les résultats du chapitre 1 corroborent ceux de la littérature et montrent l'importance de la prise en compte des traits fonctionnels propres à chaque espèce pour comprendre l'influence de l'organisation du paysage sur les abeilles sauvages. Cependant, très peu d'études ont cherché à évaluer l'influence du paysage sur les variations intra-spécifiques de certains traits fonctionnels des espèces. Parmi ces traits fonctionnels, la taille du corps est un bon proxy pour estimer la distance parcourue par les abeilles pour la recherche de nourriture. Ce trait pourrait être influencé par la capacité du paysage à fournir aux abeilles sauvages les ressources floristiques dont leur survie dépend. Cet aspect sera également abordé dans le chapitre 2.

Le résumé du chapitre 2

Rappel contextuel

Les abeilles sauvages sont des insectes pouvant parcourir des distances parfois élevées pour collecter du nectar et/ou du pollen, se reproduire, chercher un site de nidification et des matériaux de construction. La collecte de ressources floristiques pour nourrir les larves peut se faire à la fois dans les habitats semi-naturels mais aussi dans des parcelles cultivées telles que le colza. La floraison du colza fournit une ressource floristique abondante qui attire de nombreuses espèces. La surface de colza en fleur dans le paysage pourrait influencer les caractéristiques intra-spécifiques des populations présentes dans les habitats avoisinants ainsi que leur abondance pendant l'année en cours et l'année suivante.

Objectif

L'objectif de ce chapitre est d'évaluer les effets de la fragmentation des habitats semi-naturels et de la répartition spatiale des champs de colza dans le paysage sur l'abondance et la taille du corps d'une abeille solitaire présente en prairie permanente. Nous avons décliné cet objectif en trois questions : la surface occupée par le colza lors de l'année précédente (Année N-1) peut-elle influencer l'abondance des abeilles au début de l'année suivante (Année N) ? L'organisation spatiale du colza en fleur et la fragmentation des habitats semi-naturels (analysée au travers de la surface d'habitats semi-naturels) influencent-elles l'abondance et la distribution d'un trait (la taille du corps) à l'échelle intra-spécifique en prairie permanente ? Ces influences paysagères dépendent-elles du contexte floristique local des prairies permanentes ?

Matériel et méthodes

Nous avons focalisé cette étude sur *Andrena cineraria*, une andrène de grande taille butinant fréquemment dans les prairies permanentes et dans les champs de colza, dont le pic d'émergence, la reproduction, l'activité de butinage et la ponte des œufs coïncident avec la période de floraison du colza (les futurs adultes issus de ces œufs n'émergent que le printemps suivant). Nous avons échantillonné les individus de cette espèce dans 21 prairies permanentes dont le paysage environnant (répartition spatiale du colza et des habitats semi-naturels) a été caractérisé pendant l'année de capture et l'année précédente. La taille du corps des individus capturés a été obtenue en mesurant la distance inter-tegulaire. La densité floristique des prairies permanentes a également été évaluée pour détecter d'éventuels effets simples du contexte floristique local ou d'effets en interaction avec le contexte paysager.

Résultats et discussion

Nous avons capturé un total de 1287 *A. cineraria* dont la taille du corps varie de 1,66 mm à 2,71 mm.

L'abondance d'*A. cineraria* est influencée positivement par la surface de colza présente lors de l'année précédente et par la densité floristique en prairie permanente. Cet effet interannuel du colza suggère que les ressources collectées dans les champs de colza pourraient permettre de nourrir un plus grand nombre de larves et influencer ainsi l'abondance de l'espèce lors de l'année suivante.

La taille du corps moyenne ainsi que la variation de la taille sont expliquées à la fois par la densité floristique locale et la distance à la plus proche parcelle de colza : la densité floristique locale a un effet positif sur la taille et la variation de la taille uniquement dans les prairies distantes du colza. L'abondance d'*A. cineraria* et la distribution de la taille du corps ne dépendent pas de la surface d'habitats semi-naturels dans le paysage, suggérant que les individus de cette espèce de grande taille ont la possibilité de se déplacer d'un patch d'habitats semi-naturels à l'autre même quand ceux-ci sont éloignés.

Conclusion

La qualité floristique locale ainsi que la répartition spatiale des champs de colza influencent l'abondance et la distribution de la taille du corps des individus d'*A. cineraria* présents en prairie permanente. Pour étayer la compréhension des effets écologiques de l'expansion du colza en Europe, il serait important de comprendre si les différences de taille engendrées par la présence de colza dans le paysage influencent le service de pollinisation en prairie permanente.

The spatial distribution of past and current oilseed rape fields influences the abundance and the body size of a solitary wild bee, *Andrena cineraria*, in permanent grasslands

Accepté avec revisions majeures par Plos ONE

Colin Van Reeth¹, Gaël Caro¹, Christian Bockstaller², Nadia Michel¹

¹Laboratoire Agronomie Environnement (UMR 1121), Université de Lorraine, INRA, Vandœuvre-lès-Nancy, France

²Laboratoire Agronomie Environnement (UMR 1121), INRA, Université de Lorraine, Colmar, France

Abstract

Wild bees are essential pollinators whose survival partly depends on the capacity of their environment to offer a sufficient amount of nectar and pollen. Semi-natural habitats and mass-flowering crops such as oilseed rape provide abundant floristic resources for bees. The aim of this study was to evaluate the effects of semi-natural habitats fragmentation and oilseed rape field distribution in the landscape on the abundance and the body size of a solitary bee in grasslands. We focused on a generalist mining bee, *Andrena cineraria*, that forages and reproduces during oilseed rape flowering. In 21 permanent grasslands of Eastern France, we captured 1 287 *A. cineraria* bees and measured their body size. The flower density in grasslands and the surrounding landscapes were simultaneously characterized. The influence of oilseed rape was tested through its distribution in the landscape during the current year of bee sampling and during the previous year. Bee abundance was positively influenced by the flower density in grasslands and by the area covered by oilseed rape around grasslands in the previous year. The mean body size and size variation of *A. cineraria* were explained by the interactive effect of flower density and the distance to the closest oilseed rape fields in the current year: the flower density enhanced the body size and the body size variation only in grasslands distant from oilseed rape. *A. cineraria* abundance and body size distribution were not affected by the fragmentation of semi-natural habitats. The local floristic quality as well as the spatial distribution of past and current oilseed rape fields drive both bee abundance and an intraspecific trait (body size) in permanent grasslands. Ecological consequences on bee communities and plant pollination are discussed.

1. Introduction

Bees represent approximately 20 000 species worldwide that participate to the pollination of 87.5% of angiosperm species (Michener, 2007; Ollerton *et al.*, 2011). This monophyletic group is characterized by a large variety of morphological, phenological and behavioural traits. These functional traits not only differ from one species to another, but can vary at the intraspecific level (Eickwort *et al.*, 1996; Peat *et al.*, 2005a). For instance, body size is particularly variable within bee species (Peat *et al.*, 2005a; Renauld *et al.*, 2016). Species body size was previously found to be related to the foraging ranges (Gathmann & Tscharntke, 2002; Greenleaf *et al.*, 2007) and to the pollination efficiency (Jauker *et al.*, 2016). Larger individuals are capable to fly further (Greenleaf *et al.*, 2007) and to carry a larger amount of pollen (Renauld *et al.*, 2016) potentially enhancing both the pollination of entomophilous plants (Kandori, 2002; Jauker *et al.*, 2016) and the offspring fitness (Klostermeyer *et al.*, 1973; Bosch & Vicens, 2002; Roulston & Cane, 2002).

Since bee individuals can have various body size and thus foraging range, they differ in the way they respond to the resources located in the surrounding landscape (Zurbuchen *et al.*, 2010). The distribution of floristic and nesting resources in the landscape are major drivers of bee diversity and abundance in agro-ecosystems (Westrich, 1996; Steffan-Dewenter & Schiele, 2008; Winfree *et al.*, 2009). Semi-natural habitats (hereafter referred as “SNH”) are essential habitats for bees providing both resources (Michener, 2007; Öckinger & Smith, 2007). For instance, permanent grasslands with floristically dense or diverse vegetation are known to present abundant and diverse bee communities (Albrecht *et al.*, 2007; Holzschuh *et al.*, 2011). Oilseed rape (*Brassica napus*, hereafter referred as “OSR”) is a mass-flowering crop that represents an alternative foraging habitat usable by some species emerging in early spring. Although the effects of habitat fragmentation on wild bee diversity have been intensively studied (e.g. Winfree *et al.* (2009)), the effects of OSR expansion in Europe (e.g. OSR surfaces in France quadrupled from 1970 to 2010 (FAOSTAT, 2016)) on wild bees and especially solitary bees are still in current assessment (Holzschuh *et al.*, 2016; Magrach *et al.*, 2017). At the community level, Holzschuh *et al.* (2016) found no influence of OSR area in the landscape on solitary bee abundance and diversity in SNH even though it is known that some solitary generalist species are attracted by OSR massive nectar resources (Jauker *et al.*, 2012b; Holzschuh *et al.*, 2013; Diekötter *et al.*, 2014; Magrach *et al.*, 2017). The effects of OSR on bees in SNH may be modulated by the floristic quality in SNH: OSR fields may be less attractive to bees when surrounding SNH contain a high flower density and diversity.

At the landscape scale, oilseed rape expansion and fragmentation of SNH partly determine the spatial distribution of bees but their influence on intraspecific trait distribution of bees in agro-ecosystems are less documented. Warzecha *et al.* (2016) found that the body size of two solitary bees *Andrena flavipes* and *Andrena haemorrhoa* increased with fragmentation of SNH, suggesting a selection of larger individuals to reach remaining resourceful habitats. To our knowledge, oilseed rape effect on intraspecific body size has not been studied yet. If we consider that all individuals in one species are attracted by OSR, we should expect that reaching a distant OSR field may be easier for larger individuals (i.e. with high foraging range) than for smaller individuals. In addition to the effects of OSR in the current year, OSR fields in the previous year may also influence species distribution in the following year. Some species attracted by flowering OSR such as *Osmia bicornis* collect a larger amount of resource in OSR rich landscape which in turn influence the offspring production the following year (Jauker *et al.*, 2012b; Holzschuh *et al.*, 2013). This effect is known as the “productivity effect” (Riedinger *et al.*, 2015).

In this context, the aim of our study was to assess the influence of both SNH fragmentation and the area of past and current OSR fields on a solitary bee in permanent grasslands. We reached this goal considering both the abundance and the body size distribution of *Andrena cineraria*, a large solitary bee species that forages both on SNH and OSR flowers. We hypothesized that (i) *A. cineraria* abundance is positively influenced by the area covered by oilseed rape in the previous year (i.e. “productivity effect”); (ii) Grasslands with high flower density attract more individuals than flower-poor grasslands; (iii) The distance to the closest OSR fields modulates the effects of the flower density. In grasslands distant from OSR fields (i.e. an alternative foraging habitat type), we expected a positive effect of the flower density on bee abundance, body size and size variation because grasslands with high flower density are resourceful and especially attract individuals that have the foraging range to reach these grasslands (i.e. large individuals). In grasslands close to OSR fields, we expected that the attractiveness of the grassland decreases leading to a lower abundance of *A. cineraria* and smaller individuals than in grasslands distant from oilseed rape; (iv) Fragmentation of SNH increases the mean body size of *A. cineraria* suggesting a selection of individuals with high foraging ranges.

2. Material and methods

2.1. Study area and study sites

The study was carried out in 2016 in the “Parc Naturel Régional de Lorraine”, Lorraine, France (48°48'46"N, 6°43'14"E). This region covers a heterogeneous area of about 58 000 ha mainly composed of forests (33.7 %), agricultural lands (annual crops (28.7 %) and permanent grasslands (21.9 %)). A total of 21 permanent grasslands were selected as study sites. Grasslands were chosen so that they were similar in size (mean $\pm$ standard deviation = 4.4 ± 1.2 ha), had extensive management with late mowing (June) and low nitrogen input (< 40 kg of nitrogen per year), and were highly heterogeneous regarding their landscape. The landscape surrounding each grassland represented a gradient in the area of SNH (4.4 to 58.4 %) and OSR (2015: 0 to 19.6 %; 2016: 0 to 18.0 %) in a 900 m radius. The distance from the closest studied grasslands ranged from 2 182 m to 8 214 m ($4\,213 \pm 1\,730$ m).

2.2. Study species: *Andrena cineraria*

Andrena cineraria, known as the ashy mining bee, is a common species in Europe. Early individuals of the species emerge in late March and the peak activity occurs between April and May, during OSR flowering. At this time, the female lays eggs that will grow, pupate and hibernate in the soil until the next spring. Larvae are fed with nectar and pollen collected during the period. *A. cineraria* is known to be highly polylectic foraging on a wide range of plant family such as Apiaceae, Asteraceae, Brassicaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Salicaceae (Westrich, 1989). OSR flowers are known to be visited by both females and males of *A. cineraria* (Le Féon *et al.*, 2013; Rollin *et al.*, 2015; Magrach *et al.*, 2017) (Figure 1).



Figure 1: *Andrena cineraria* (female) foraging on oilseed rape flowers. Credits: Steven Falk.

2.3. Bee sampling and floristic characterization

During OSR flowering, we sampled bees during 14 days between mid-April and early-May 2016. We used pan traps (ProPac, Vechta, Germany) painted with UV bright (blue, white and yellow) colours (Sparvar Leuchtfarbe, Spray-Color GmbH, Merzenich, Germany) to maximize captures (Westphal *et al.*, 2008). Samplings were carried out during suitable conditions: sunny weather, no rain, and little wind (< 3 Beaufort). We identified each individual to species level.

In each grassland, we quantified the floristic quality by counting the number of flower units in ten 1 m² quadrats randomly placed in the centre of the grassland. The flower density of the grassland was the mean number of flower units in one meter square. It was highly correlated with the number of flowering plant species (Pearson correlation (r) = 0.84, P < 0.001).

2.4. Bee functional characterization

To assess the foraging capacity of each individual, we measured the Inter Tegular Distance (ITD) on at least 10 male individuals in each grassland when possible (only three grasslands had less than 10 measures with 4, 4 and 6 individuals. These grasslands were kept in analysis). We chose to measure ITD only on male individuals because males were largely more abundant than females, they are known to actively visit flowers (Ne'eman *et al.*, 2006) and they might have a greater body size heritability than females (Tepedino *et al.*, 1984). For each grassland, we calculated the male mean size of *A. cineraria* (ITD) and the coefficient of variation of ITD (CV_ITD).

2.5. Landscape characterization

Gebhardt & Röhr (1987) estimated the foraging distance of *A. cineraria* at 300 m. This value obtained by observation on host plants presumably underestimates the typical foraging distance, which according to Greenleaf *et al.* (2007) equation is about 600 meters (Fortel *et al.*, 2014). Moreover, the maximum foraging range (i.e. maximum feeder training distance) is likely to be largely superior to 600 m. Consequently, we assessed the landscape composition at three radii around each site (300, 600 and 900 m buffers) in 2015 and 2016. Hedgerows, woodlots and forests surfaces were extracted from BD TOPO® (IGN) whereas agricultural lands (crops, OSR, temporary grassland, orchard meadows, and permanent grasslands) were characterized yearly by field inspection. We calculated three landscape descriptors: (i) the SNH area in the landscape (hereafter referred as “%SNH”), which included permanent grasslands, orchard meadows, hedgerows, woodlots and forest margins (10 meters wide). %SNH was used as a proxy of landscape SNH fragmentation; (ii) the OSR area in the landscape (hereafter referred as “%OSR”). We focused on %OSR in 2015 (previous year of bee sampling) to test the “productivity effect” of OSR on bee abundance in the following year (Riedinger *et al.*, 2015); (iii) the distance between the centroid of each studied grassland (location of bee sampling) and the closest OSR field edge (hereafter referred as “distance to OSR”). We calculated this distance in 2016 (current year of bee sampling) to evaluate the “attractiveness effect” of OSR according to the foraging range of the species under consideration.

2.6. Data analysis

The abundance of *A. cineraria* (male and female pooled together), ITD and CV_ ITD were modelled separately as the response variables. Our modelling procedure was divided into three steps.

We first aimed to select the best spatial scales to consider for landscape variable characterization. Therefore, we correlated each response variable with %OSR in the previous year and %SNH at the three spatial scales (300, 600 and 900 m) as suggested in previous studies (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Jauker *et al.*, 2012b). For each response variable, landscape variables were selected at the scale which yielded the highest spearman correlation (Appendix 1).

During the second step, we modelled each response variable separately. A general linear model with a negative binomial distribution was used to account for the overdispersed data of *A. cineraria* abundance. ITD and CV_ITD were analysed with linear models. Each of the three models contained: flower density, %OSR in the previous year (2015), %SNH, and distance to OSR in 2016. We also added the interaction between flower density and distance to OSR to test our third hypothesis. Pearson correlation (r) between %OSR in the previous year and distance to OSR in the current year was relatively high whatever the spatial scale considered ($r = -0.43, -0.49$ and -0.50 respectively at 300m, 600m and 900m) but was inferior to 0.7, the threshold value proposed by Dormann *et al.* (2013). Other correlations between predictors included in models gave $|r| < 0.43$. We tested the multi-collinearity between predictors in each model with Variance Inflation Factor (VIF; (Zuur *et al.*, 2009)) and found no variance inflation pattern since $VIF < 1.82$. Considering $VIF = 3$ as a threshold value (Zuur *et al.*, 2009), multi-collinearity was not an issue.

In the final step we selected the variables in each model according to the Akaike Information Criterion (AIC) value using the R-function stepAIC (Venables & Ripley, 2002; R Core Team, 2016). The model which yielded the lowest AIC value had also the lowest number of predictors and was selected as the final model. We visually controlled the homogeneity of the variance and the normal distribution of the

residuals for each model. The goodness-of-fit of each model was checked with adjusted- R^2 (R^2_{adj}) for linear models and with Nagelkerke's pseudo- R^2 for the general linear model (Lüdecke, 2017).

Across all sites, we tested and found no spatial autocorrelation among sites with respect to bee abundance (Moran's $I = -0.091$, $P = 0.29$), ITD (Moran's $I = -0.058$, $P = 0.83$) and CV_ITD (Moran's $I = -0.028$, $P = 0.57$) (Paradis *et al.*, 2004). To illustrate the effects of the interactive term between the flower density and distance to OSR, we split our data set in two groups according to the mean value of the distance to OSR (mean = 501 m). We thus formed a group of grasslands with a distance to the closest OSR field inferior to 501 meters ($N = 11$, mean $\pm$ SD = 205.8 ± 135.5 m) and a group with a distance superior to 501 meters ($N = 10$, mean $\pm$ SD = 826.6 ± 188.3 m).

3. Results

We captured 1 287 *A. cineraria* individuals: 1 205 males and 82 females. The ITD for males ranged from 1.66 mm to 2.71 mm while the mean ITD per grassland ranged from 2.05 mm to 2.22 mm (2.12 ± 0.04 mm, $N = 21$ grasslands). The coefficient of variation of ITD per grassland ranged from 2.6 % to 8.7 % (6.0 ± 1.3 %, $N = 21$ grasslands).

The goodness-of-fit of models yielded pseudo- $R^2 = 0.54$, $R^2_{adj} = 0.46$ and $R^2_{adj} = 0.54$ respectively for the abundance of *A. cineraria*, ITD and CV_ITD models. These values indicated a reasonable model fit.

The abundance of *A. cineraria* was positively influenced by the flower density (GLM, $P = 0.004$, $z = 2.871$) in permanent grassland and by the %OSR in the previous year (GLM, $P = 0.003$, $z = 2.955$) (Table 1). The abundance of *A. cineraria* increased by 124.5% when the %OSR in the previous year increased from 0 to 15% (Fig 2a). Moreover, the abundance of *A. cineraria* increased by 107.0% when the flower density increased from 0 to 50 flowers.m⁻² (Fig 2b). %SNH only marginally affected abundance (GLM, $P = 0.09$, $z = 1.695$) while the distance to OSR was not retained in the final model.

Table 1: Results on *A. cineraria* abundance, ITD and CV_ITD models

	df	Estimate	t or z value	P
<i>A. cineraria</i> abundance				
%OSR (previous year) – 900m	1	1.07e-01	2.955	0.003
%SNH – 900m	1	2.49e-02	1.695	0.090
Flower density	1	4.75e-02	2.871	0.004
ITD				
Distance to OSR	1	-6.17e-05	-2.535	0.022
%SNH – 300m	1	6.33e-04	1.433	0.171
Flower density	1	-1.02e-03	-1.462	0.163
Interaction(Flower density: Distance to OSR)	1	4.74e-06	3.778	0.002
CV_ITD				
Distance to OSR	1	-2.03e-03	-2.440	0.026
Flower density	1	-8.61e-02	-3.663	0.002
Interaction(Flower density: Distance to OSR)	1	2.09e-04	4.851	< 0.001

t-value are presented for linear models whereas z-value are presented for the general linear model. ITD: Inter Tegal Distance; CV_ITD: coefficient of variation of ITD; OSR: Oilseed rape; SNH: Semi-natural habitats.

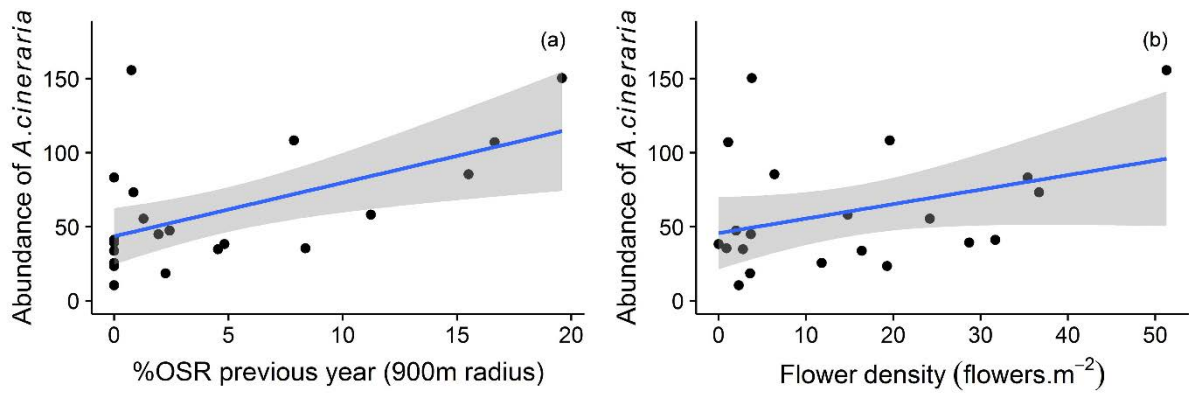


Figure 2: Responses of the predicted abundance of *Andrena cineraria* in each grassland to (a) %OSR (900m radius) in the previous year and (b) the flower density in grasslands. Predictions returned by the abundance model are shown with the blue line. The grey band around the line represents the 95% confidence interval. (a) $y = 43.611 + 3.620 * \%OSR$ in the previous year ($R^2_{adj} = 0.261$) ; (b) $y = 45.762 + 0.979 * \text{flower density}$ ($R^2_{adj} = 0.078$). Other statistical details are presented in Table 1. OSR : Oilseed rape.

ITD and CV_ITD had similar responses towards explanatory variables (Table 1): %SNH and %OSR in the previous year did not influence neither ITD nor CV_ITD. The interaction between the flower density and the distance to OSR significantly affected ITD (LM, $P = 0.002$, $t = 3.778$) and CV_ITD (LM, $P < 0.001$, $t = 4.851$): flower density positively influenced the ITD ($r = 0.71$, $P = 0.022$) and CV_ITD ($r = 0.87$, $P = 0.001$) but only for grasslands distant to OSR fields (Fig 3). Concerning grasslands closer to OSR fields, flower density did not enhance neither ITD ($r = -0.05$, $P = 0.875$) nor CV_ITD ($r = -0.47$, $P = 0.143$).

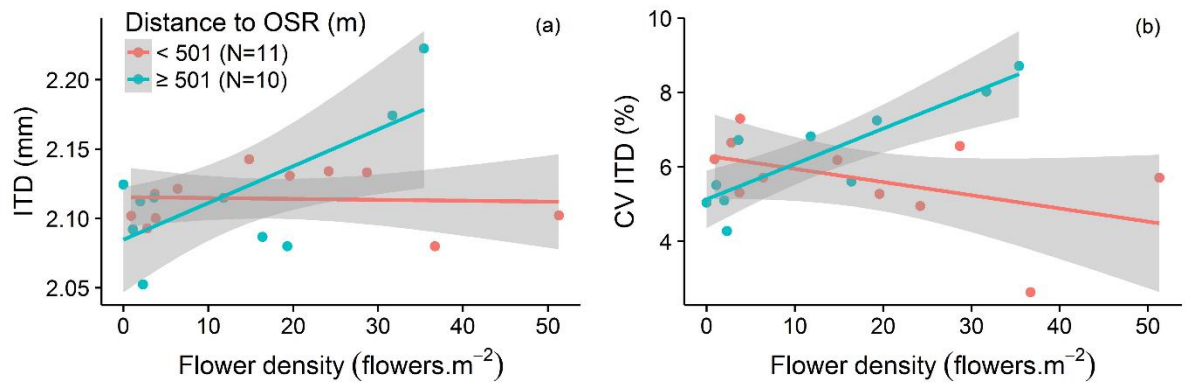


Figure 3: Interactive effect of the flower density and the distance to OSR on (a) the mean ITD of *A. cineraria* and (b) the variation of ITD (CV_ITD) in grassland. To illustrate the interaction effect, data are presented for distance to OSR inferior to the mean = 501m ($N = 11$, mean $\pm$ SD = 205.8 ± 135.5 , red colour) and for distance to OSR superior to 501m ($N = 10$, mean $\pm$ SD = 826.6 ± 188.3 , blue colour). The grey band around the line represents the 95% confidence interval. (a) $y = 2.115 - 6.562e-05 * \text{flower density}$ (Pearson correlation ($r = -0.05$, $P = 0.875$), $y = 2.085 + 2.648e-03 * \text{flower density}$ ($r = 0.71$, $P = 0.022$) ; (b) $y = 6.304 - 3.545e-02 * \text{flower density}$ ($r = -0.47$, $P = 0.143$), $y = 5.131 + 9.510e-02 * \text{flower density}$ ($r = 0.87$, $P = 0.001$). Other statistical details are presented in Table 1. ITD : Inter Tegalur Distance; OSR : Oilseed rape.

4. Discussion

As previously shown in past studies, we highlighted that grassland flower density and the surrounding oilseed rape fields influenced the abundance of a solitary bee species (*Andrena cineraria*) in permanent grasslands. More specifically, we showed that the spatial distribution of oilseed rape fields not only influence wild bees during the current year, but also affects the bee abundance during the following

year. In addition to the effects on bee abundance, we demonstrated that the body size distribution of *A. cineraria* was related to the grassland flower density and the distance to the closest OSR field. Grasslands with high flower density attracted large individuals and induced a large body size variation when they were distant from oilseed rape fields.

Multi-year effect of oilseed rape fields on bee communities (Riedinger *et al.*, 2015) and populations (Jauker *et al.*, 2012b; Holzschuh *et al.*, 2013) has recently been taken into consideration. In this study, we focused on a solitary bee species foraging on oilseed rape flowers and whose reproduction occurs during oilseed rape flowering period. We found that the abundance of *A. cineraria* was higher in grasslands surrounded by large areas covered by oilseed rape in the previous year than in grasslands surrounded by low areas of oilseed rape. This result is consistent with Holzschuh *et al.* (2013) which showed that the number of brood cells constructed by *Osmia bicornis* during oilseed rape flowering was higher in grasslands adjacent to an oilseed rape field than in isolated grasslands (similar findings in Jauker *et al.* (2012b) and Dainese *et al.* (2017)). In parallel, they found that the number of brood cells was positively correlated to the proportion of oilseed rape pollen in the larval food. These results indicate that the availability of oilseed rape resource may allow generalist species such as *O. bicornis* and *A. cineraria* to collect a larger quantity of resource and thus feed a larger number of larvae (Jauker *et al.*, 2012b; Holzschuh *et al.*, 2013). This effect at the population level might affect the bee community because the resulting high abundance in the following year could exacerbate the competition for resources with other species that are not attracted by oilseed rape. Such competition might also occur after the period of oilseed rape flowering when species benefitting from oilseed rape flower resources have several generations in one year (i.e. multivoltine species).

Grasslands with high flower density attracted *A. cineraria* individuals (Fig 2b) especially large individuals when grasslands were distant from the closest oilseed rape field in the current year (Fig 3a). Large individuals may come from distant areas because they have the foraging range to reach the grasslands. In turn, this led to an increase variation of the body size in these grasslands, possibly because arriving individuals were larger than those hosted in the vicinity of the grassland. Furthermore, floristically dense grasslands were also floristically diversified grassland ($r = 0.84$) and might shelter a large size variation because small and large individuals of a species do not visit the same plant species (Peat *et al.*, 2005b). When grasslands were close to an oilseed rape field, the flower density did not influence *A. cineraria* body size distribution perhaps because individuals had the foraging ranges to reach oilseed rape fields and preferably foraged into these fields. This local and landscape influence on the body size distribution may have important consequences on the pollination in grasslands because (i) large individuals visit more flowers per unit of time compared to small ones (Spaethe & Weidenmuller, 2002); (ii) small and large individuals can visit different plant species (Peat *et al.*, 2005b); (iii) large individuals carry larger pollen amounts than small individuals (Goulson *et al.*, 2002; Renauld *et al.*, 2016), but visit a significantly smaller plant spectrum (Warzecha *et al.*, 2016). Consequently, an optimal pollination service in grassland may be reached not only when large individuals are present but also when a wide distribution of the body size occurs (Peat *et al.*, 2005b; Renauld *et al.*, 2016). Following this reasoning in our study case, we would expect to have an optimal pollination service in grassland provided by *A. cineraria* when both the distance to oilseed rape fields and the local flower density are high. Pollinator-dependent crops such as oilseed rape also need large bee individuals: Jauker *et al.* (2016) implemented a caged experiment and showed that oilseed rape yield was positively related to the body size of *Osmia bicornis* individuals. Future studies are required

to determine the optimal spatial organisation of habitats to maximize the pollination service in both semi-natural habitats and pollinator-dependent crops.

Even though the body size is influenced by the resource availability at the larval stage (Klostermeyer *et al.*, 1973; Bosch & Vicens, 2002; Roulston & Cane, 2002), we did not find significant effect of oilseed rape area in the previous year on the body size distribution of *A. cineraria*. This can be explained by the fact that body size not only depends on the quantity of resources provided during the larval stage but is likely to be also influenced by the resource quality (Roulston & Cane, 2002; Vanderplanck *et al.*, 2014). In particular, Roulston & Cane (2002) observed small bee individuals when fed with protein poor pollen during the larval stage and large bee individuals when fed with protein rich pollen.

Habitat fragmentation has been hypothesized to drive the intraspecific body size distribution of bees in agro-ecosystems. Warzecha *et al.* (2016) found that the body size of two medium sized *Andrena* species (smaller than *A. cineraria*) increased with fragmentation, suggesting a selection for higher foraging ranges. However, *Andrena nigroaenea*, a bee species whose size is similar to that of *A. cineraria*, was not influenced by habitat fragmentation possibly because large species have the capacity to fly long distance between their nest and the remaining foraging sites (Warzecha *et al.*, 2016). Our results corroborate this assumption since no effect of habitat fragmentation on the body size of the large species *A. cineraria* was found.

5. Conclusion

This study contributes to the comprehension of the ecological consequences of the expansion of oilseed rape areas across European landscapes on the pollination service. Focusing on the population level, we showed that oilseed rape fields in the landscape influence both the abundance of *A. cineraria* in the following year and its body size distribution. Long-term consequences of these population dynamics on other bee species not attracted by oilseed rape and on plant-pollinator interactions in semi-natural habitats would require future studies.

Acknowledgements

We are grateful to the farmers who nicely provided us access to their land. We would like to thank Chloé Fournier and Claude Gallois for their active participation to the field works and Eric Van Reeth whose comments greatly improved the manuscript.

Appendix

Appendix 1. Spearman correlations between response variables (Abundance of *Andrena cineraria*, ITD and CV_ITD) and two landscape variables (%SNH and %OSR in the previous year) at three different spatial scales (300, 600 and 900m).

Landscape variable	Radius (m)	Abundance of <i>A. cineraria</i>	ITD	CV_ITD
%SNH	300	0.12	0.16	-0.11
%SNH	600	-0.02	-0.13	-0.21
%SNH	900	0.12	-0.02	-0.24
%OSR - previous year	300	0.36	-0.09	0.21
%OSR - previous year	600	0.29	0.12	-0.03
%OSR - previous year	900	0.40	0.02	-0.15

For each response variable, the highest correlation coefficients (in bold) determine the best scale to consider for %SNH and %OSR in the previous year. ITD: Inter Tederal Distance; CV_ITD: coefficient of variation of ITD; %OSR: oilseed rape area in the landscape; %SNH: semi-natural habitats area in the landscape.

CHAPITRE 3. Influence du contexte floristique local et de la répartition spatiale des cultures de colza sur l'abondance des abeilles sauvages et le succès reproducteur d'une plante sauvage en prairie permanente

Avant-propos

Les deux précédents chapitres ont permis de mettre en évidence des influences contrastées de l'organisation spatiale du paysage sur l'abondance et la diversité des abeilles sauvages en prairie permanente. Pendant la floraison du colza, les abeilles sauvages semblent particulièrement influencées par la proximité ou la quantité de colza située dans le paysage alentour. A cette période, l'abondance des abeilles sauvages peut diminuer en prairie permanente puisque certaines espèces attirées par les ressources abondantes du colza se concentrent dans les champs de colza (chapitre 1).

Le départ d'une partie des abeilles sauvages vers les champs de colza en fleur pourrait en conséquence engendrer une diminution du nombre de visites faites aux fleurs des prairies et réduire ainsi leur succès reproducteur (e.g. nombre de graines produites). Dans ce sens, l'objectif du chapitre 3 est d'évaluer l'influence de l'organisation spatiale du colza en fleur sur le succès reproducteur de *Cardamine pratensis*, une plante sauvage présente en prairie permanente.

L'observation d'un tel effet traduirait la présence d'un déséquilibre spatial entre service de pollinisation à valeur économique (pollinisation des plantes cultivées) et service de pollinisation à valeur non-économique (pollinisation des plantes sauvages) : la proximité de champs de colza en fleur et d'habitats semi-naturels favoriserait la fourniture de service de pollinisation à valeur économique (pollinisation des champs de colza) au détriment de service à valeur non économique (pollinisation des plantes sauvages) car les champs de colza peuvent puiser une partie des individus présents aux alentours (e.g. en prairies permanentes).

Dans les deux précédents chapitres, les effets du colza à l'échelle du paysage ont été appréhendés au travers de la surface occupée par le colza (chapitres 1 et 2) ou de la distance au plus proche colza (chapitre 2). Dans ce chapitre 3, nous faisons l'hypothèse que l'abondance des pollinisateurs et le succès reproducteur de *C. pratensis* dépendent de la surface de colza, mais également de la configuration spatiale des patchs de colza (et de leur interaction). A surface de colza égale, l'attractivité du colza pour les abeilles pourrait être plus élevée lorsque les champs de colza forment un patch très agrégé plutôt que lorsqu'ils sont dispersés dans le paysage.

Le résumé du chapitre 3

Rappel contextuel

Les espèces de plantes pollinisées par les animaux représentent la grande majorité des espèces d'angiospermes. Les espèces de plantes fleurissant simultanément peuvent avoir des pollinisateurs en commun et ont donc la capacité d'influencer leur pollinisation respective. La culture du colza est en forte expansion en Europe et sa floraison attire de nombreux insectes des habitats environnants. En prairie permanente, les espèces de plantes fleurissant à cette période et qui dépendent des insectes pour leur pollinisation pourraient souffrir de l'attractivité du colza.

Objectif

L'objectif de ce chapitre est d'évaluer l'influence de la surface occupée par le colza en fleur et de sa configuration spatiale sur l'abondance des pollinisateurs et le succès reproducteur d'une plante sauvage présente en prairie permanente.

Matériel et méthodes

Nous avons étudié le succès reproducteur de *Cardamine pratensis*, une plante présente en prairie permanente dont la floraison coïncide avec celle du colza. Pour évaluer et comprendre l'influence du colza en fleur sur le succès reproducteur de *C. pratensis*, nous avons à la fois capturé les pollinisateurs potentiels de *C. pratensis* (syrphes, abeilles sauvages et abeilles domestiques) dans 22 prairies permanentes et compté le nombre de graines produites par une moyenne de 10 fleurs de *C. pratensis* dans chaque prairie. D'autres fleurs de chaque prairie ont été ensachées (barrière pour l'accès des pollinisateurs) pour évaluer la dépendance de *C. pratensis* vis-à-vis des pollinisateurs. Les effets paysagers du colza ont été pris en compte à travers la surface occupée par cette culture et son agrégation spatiale dans un rayon de 1000 m autour du centre de chaque prairie.

Résultats et discussion

Les fleurs ensachées n'ont donné aucune graine (à l'exception d'une unique graine trouvée sur l'ensemble des fleurs ensachées) ce qui souligne et confirme l'obligation des visites d'insectes pour la pollinisation de *C. pratensis*. A l'échelle paysagère, l'augmentation de la surface occupée par le colza réduit le nombre de graines produites par *C. pratensis* en prairie permanente alors que l'agrégation spatiale du colza n'influence pas ce nombre. A l'échelle locale, le nombre de graines produites est influencé négativement par l'abondance des fleurs (toutes espèces considérées) dans la prairie et positivement par le nombre de plants de *C. pratensis*, illustrant des effets de compétition et de facilitation.

Le nombre de graines produites n'est pas corrélé avec l'abondance des abeilles solitaires mais est corrélé positivement avec l'abondance des abeilles domestiques.

Pendant la floraison des plants étudiés, nous avons capturé 3623 abeilles solitaires, 100 abeilles domestiques, 33 bourdons et 5 syrphes. La surface d'habitats semi-naturels et l'agrégation du colza dans le paysage ont un effet négatif marginalement significatif sur l'abondance des abeilles domestiques. L'abondance des abeilles solitaires en prairie permanente dépend à la fois de la surface occupée par le colza mais également de son agrégation : la surface de colza a un effet positif sur

l'abondance des abeilles solitaires lorsque le colza est peu agrégé dans le paysage, mais aussi un effet négatif lorsque le colza est plus agrégé.

Conclusion

Le colza attire certains pollinisateurs et peut ainsi entrer en compétition avec les plantes sauvages des prairies environnantes. L'influence de la surface de colza dans le paysage sur les abeilles solitaires est modulée par la configuration spatiale des patches de colza.

Oilseed rape fields influence the reproductive success of a pollinator-generalist wild plant and the pollinator abundance in surrounding permanent grasslands

Soumis à *Oecologia*

Colin Van Reeth¹, Nadia Michel¹, Christian Bockstaller², Gaël Caro¹

¹Laboratoire Agronomie Environnement (UMR 1121), Université de Lorraine, INRA, Vandœuvre-lès-Nancy, France

²Laboratoire Agronomie Environnement (UMR 1121), INRA, Université de Lorraine, Colmar, France

Abstract

Introduction: Animal-pollinated plants represent the great majority of angiosperms. Mass-flowering crops such as oilseed rape (*Brassica napus*) are attractive for some pollinators. Consequently, flowering oilseed rape fields may compete for pollinators with co-flowering wild plants.

Hypothesis/Objective: The aim of this study was to evaluate the influence of flowering oilseed rape through its area in the landscape and its configuration on the reproductive success of a co-flowering wild plant in permanent grasslands.

Methods: We monitored the seed set of a pollinator-generalist plant, *Cardamine pratensis*, and sampled pollinator communities in 22 permanent grasslands. To understand the landscape effect of oilseed rape, we quantified its area and aggregation in the landscape at 1 000 m around each grassland. We measured the flower abundance in the grasslands and *C. pratensis* conspecific plant abundance to consider local influences.

Results: At the landscape scale, *C. pratensis* seed set was unaffected by the aggregation of oilseed rape patches but it was reduced by increasing oilseed rape area in the landscape. At the local scale, the conspecific plant abundance enhanced the seed set whereas flower abundance in the grassland reduced it. Analyses revealed a significant positive correlation between seed set and honeybee abundance but no correlation was found with solitary bee abundance.

Oilseed rape aggregation and the area of semi-natural habitats in the landscape had a weak negative effect on honeybee abundance. Oilseed rape area had either a positive or negative effect on solitary bee abundance depending on oilseed rape aggregation in the landscape.

Conclusions and significance: Flowering oilseed rape can either enhance or reduce the pollinator abundance and the reproductive success of wild plants depending on its quantity and spatial arrangement. Guidance for plant and pollinator conservation should therefore consider both landscape aspects.

1. Introduction

The great majority of wild plants (87.5%) depend on animal pollination to reproduce successfully (Ollerton *et al.*, 2011). Pollinators and, consequently, the pollination success of insect-pollinated plants have often been reported to be negatively influenced by agriculture intensification and landscape alteration (Aguilar *et al.*, 2006; Senapathi *et al.*, 2017). The sensitivity of insect-pollinated plants to landscape alteration depends on (i) their compatibility systems: self-incompatible plants are more sensitive to landscape alteration than self-compatible plants which are still capable of reproducing in absence of pollinators (Aizen *et al.*, 2002; Aguilar *et al.*, 2006) ; (ii) their degree of pollinator specialization: pollinator-specialist plants which rely on few species, may be more sensitive to landscape alteration because the absence of key pollinator species (due to landscape alteration, for instance) cannot always be compensated by the visitation of other pollinators as for pollinator-generalist plant species (Morris, 2003; Ashworth *et al.*, 2004).

Mass flowering crops such as oilseed rape (*Brassica napus*, hereafter called OSR) have been suggested to influence the interaction between wild plants and pollinators (Diekötter *et al.*, 2010; Carvalheiro *et al.*, 2014). Flowering OSR fields attract some pollinators (Rollin *et al.*, 2013; Magrach *et al.*, 2017) because of the easily accessible and abundant food opportunity it represents (Hoyle *et al.*, 2007). Consequently, abundance or density of pollinators attracted by OSR decreases in other surrounding habitats such as semi-natural habitats (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Holzschuh *et al.*, 2016). This attraction of bees towards flowering OSR fields may, in turn, have negative effects on the pollination of co-flowering wild plants in surrounding semi-natural habitats.

Holzschuh *et al.* (2011) studied the effect of OSR area in the landscape on the reproductive success of *Primula veris* (Primulaceae), an OSR co-flowering grassland species. They found a negative influence of OSR area in the landscape on *P. veris* seed set. However, the reproductive success of *Crataegus* spp. (Rosaceae) and *Lychnis viscaria* (Caryophyllaceae), which also flower during OSR flowering period, was not found to be influenced by OSR area in the landscape (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Ekroos *et al.*, 2015). These different OSR landscape effects on the reproductive success of co-flowering plants seem to be dependent on how pollinators are attracted by OSR. Indeed, honeybees and bumblebees are very attracted by flowering OSR fields which is less the case for solitary bees (Rollin *et al.*, 2013; Holzschuh *et al.*, 2016). *P. veris* is mainly pollinated by bumblebees (Holzschuh *et al.*, 2011) whereas *Crataegus* spp. is a pollinator generalist species (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013). Consequently, for plant species sharing pollinators with OSR, pollinator-specialist plants seem to be more sensitive to the area of OSR in the landscape than pollinator-generalist species. Moreover, one can hypothesize that plant species which are phylogenetically close to OSR share similar floral traits mediating interactions with pollinators and are thus more likely to be affected by OSR (Carvalheiro *et al.*, 2014). By using a generalist plant that is more closely related to oilseed rape, we explore whether a plant that, due to its generalized pollination systems should be unaffected by oilseed rape, is in fact affected because it is closely related to OSR.

The effects of landscape configuration, defined as the spatial arrangement of habitat patches in the landscape, on pollinators and insect-pollinated plants have sometimes been studied in addition to landscape compositional effects (Carré *et al.*, 2009; Kennedy *et al.*, 2013; Jakobsson & Ågren, 2014; Ekroos *et al.*, 2015). While the configuration effect of OSR on wild bees and co-flowering wild plants has not been explored yet, previous analyses demonstrated negative influence of isolation from semi-natural habitats (Ekroos *et al.*, 2013; Jakobsson & Ågren, 2014; Ekroos *et al.*, 2015). Semi-natural

habitats (hereafter called SNH) are essential habitats for wild bees providing both nesting and feeding resources and thus greatly determine their spatial distribution in the landscape (Westrich, 1996). Besides the effect of isolation from SNH, little is known about the configuration effect of the landscape and especially the aggregation of resourceful patches on the pollination of insect-pollinated plants even though pollinators are known to adjust their foraging strategy to the quantity of resources but also to its spatial distribution (Cartar & Real, 1997; Cresswell, 2000; Kremen *et al.*, 2007). Kennedy *et al.* (2013) synthesized the results of 39 studies and found that habitat aggregation had the greatest influence on wild bees among the configuration metrics analysed (isolation, habitat shape and aggregation).

In this context, we aim to assess the influence of OSR through its area and its aggregation in the landscape on the reproductive success of a co-flowering pollinator-generalist wild plant in permanent grasslands. We hypothesized that the effect of OSR area both on pollinators and on the reproductive success of a co-flowering wild plant can be modulated by OSR aggregation in the landscape. To test these hypotheses, we simultaneously monitored the seed set of a wild plant species and the abundance of pollinators in the same permanent grasslands.

2. Material and methods

2.1. Study region and study sites

The study was carried out in 2016 in the eastern part of the “Parc Naturel Régional de Lorraine”, county of Moselle, Lorraine, France (48°48′46″N, 6°43′14′ E). We selected 22 permanent grasslands similarly managed: they have been only mowed (not grazed) and fertilization never exceeded 40kg nitrogen/ha/year during the last five years. Grasslands also had similar sizes (mean $\pm$ SD = 4.3 $\pm$ 1.2 ha). The mean nearest neighbouring distances among grasslands centroids was 3 851.2 $\pm$ 1 535 m which consequently limited the risk of autocorrelation pattern (Figure 1).

Land use surrounding grasslands in a 1 000 m radius was mainly dominated by annual crops (mean $\pm$ standard deviation = 30.8 $\pm$ 22.4%; min = 0%; max = 70.1%), forest (24.7 $\pm$ 29.0%; min = 0%; max = 89.0%) and permanent grasslands (21.7 $\pm$ 13.5%; min = 1.2%; max = 55.0%). OSR area in the landscape was in average 6.5 $\pm$ 6.5%, ranging from 0 to 19.2%. 8 grasslands were adjacent to an OSR field whereas 14 were at least 280 meters away (in average = 659 $\pm$ 259m) from an OSR field.

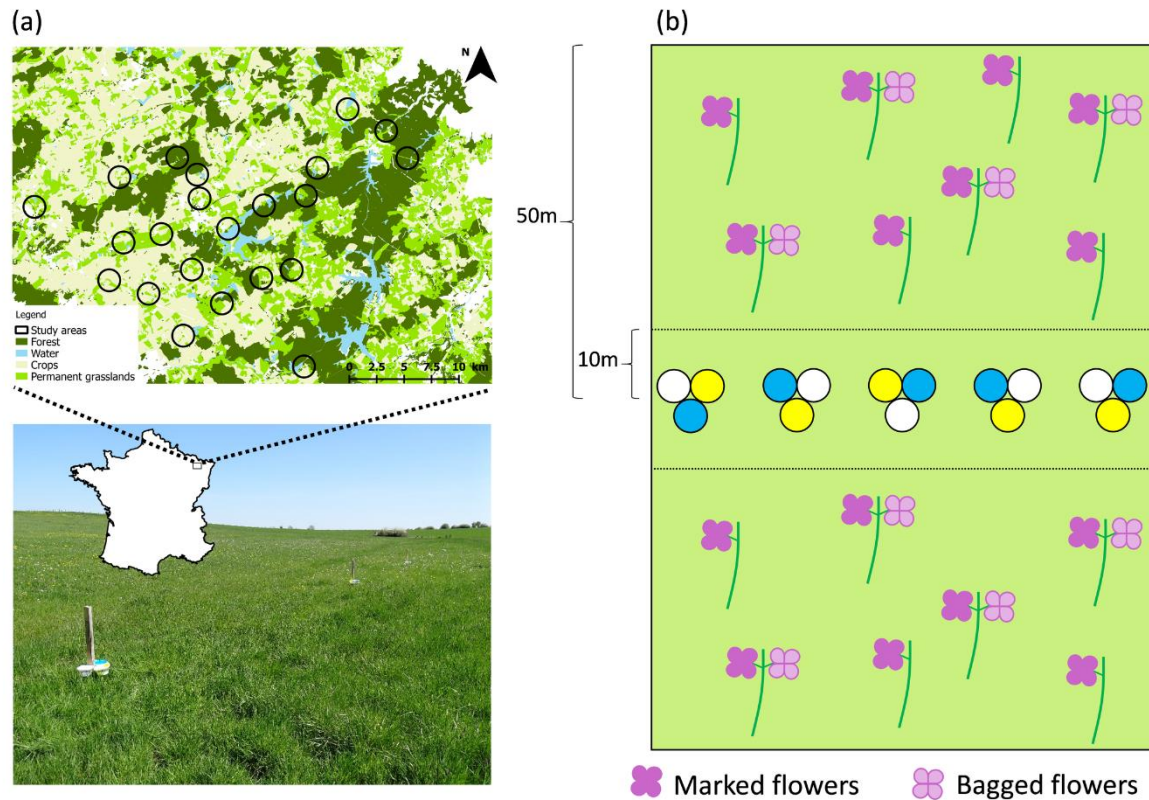


Figure 1: (a) Study region and study areas in the “Parc Naturel Régional de Lorraine”, county of Moselle, Lorraine, France. Black circles represent the area surrounding each permanent grassland within a 1 000 m radius. (b) Seed set and bee experiment design implemented in the centroid of each permanent grassland. In the middle of each grassland, five clusters of three pan traps (yellow, blue, white) were placed and fifteen *Cardamine pratensis* plants were selected.

2.2. Study plant and seed set monitoring

We selected *Cardamine pratensis* (Brassicaceae) to evaluate landscape effects on the reproductive success of an OSR co-flowering wild plant. This plant is common in Lorraine permanent grasslands and flowers at the same period than OSR, from early-April to early-May. *C. pratensis* is known to be highly self-incompatible and need pollination by insects to produce fruits (Salisbury, 1965; Fitter & Peat, 1994; Kühn *et al.*, 2004). This plant may thus suffer from a lack of pollen deposition and produce less seeds when the abundance of its pollinators such as solitary bees, bumblebees, honeybees and hoverflies is low (Burd, 1994; Knight *et al.*, 2005). In addition, *C. pratensis* may be particularly vulnerable to OSR because both plants belong to the same family and share some pollinators (Carvalho *et al.*, 2014). For all these reasons, *C. pratensis* is a relevant plant species to evaluate OSR landscape effects.

We monitored the reproductive success of *C. pratensis* once OSR flowering had begun in mid-April. We randomly chose 15 *C. pratensis* plants in each grassland (Fig. 1). For each plant, we identified and marked one flower bud using a short black thread. This allowed us to be sure that this bud actually flowered during OSR flowering period. Among the 15 *C. pratensis* plants per grassland, we selected 8 plants in order to evaluate the extent of pollinator dependence: for each of these 8 plants another flower bud was bagged with a mesh bag to prevent contacts with pollinators. Altogether, 330 flower buds were marked and 176 additional flower buds were bagged in 22 permanent grasslands.

During *C. pratensis* flowering, we measured two floristic variables in each permanent grassland to consider local influences. Firstly, we quantified the number of *C. pratensis* plants surrounding each selected plant (hereafter called 'conspecific abundance') in a 2-meter radius in order to evaluate the potential intraspecific influences. Secondly, we counted the number of flowers (all flowering species considered) in ten 1m² quadrats randomly placed within 30 meters around plot centroid in order to consider the global floristic opportunities. The flower abundance of the grassland was the pooled number of flowers found in the ten quadrats.

We harvested *C. pratensis* ripe fruits in late May. The reproductive success of *C. pratensis* in the grassland was evaluated through the mean number of seeds produced in each fruit.

2.3. Pollinator monitoring

Pollinator sampling started when selected *C. pratensis* flower buds were blooming. We used pan traps (ProPac, Vechta, Germany) painted with UV bright colours (Sparvar Leuchtfarbe, Spray-Color GmbH, Merzenich, Germany). A cluster of three 750 mL-pan traps (blue, white and yellow) was placed on a wooden stick. Five clusters were lined up in the middle of each grassland, 10 meters apart from each other. Traps were positioned at vegetation height, filled with 400 mL of water and three drops of an odourless and colourless dishwasher liquid. They were left active during 10 days. We analysed a total of 330 pan trap contents and summed captured individuals from the 5 pan-trap clusters to evaluate pollinator abundance in each grassland.

Hoverflies and bumblebees were excluded from this study since only 5 and 33 individuals were captured respectively. We split the remaining pollinator community into two groups: honeybees and other wild bees. This last group, hereafter referred as the solitary bee group, included solitary bees, strictly speaking, but also gregarious, communal, and semi-social species (Michener, 2007).

2.4. Quantifying landscape composition and configuration

Landscape composition data were analysed using ArcGis 10.3. (ESRI, Redlands, CA). The landscape surrounding each grassland was described in a 1 000 m buffer from vectorial data. This single spatial scale was chosen because most foraging flights of *C. pratensis* pollinators are within this distance (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Steffan-Dewenter & Kuhn, 2003; Holzschuh *et al.*, 2011; Haenke *et al.*, 2014; Holzschuh *et al.*, 2016). Wooden areas and hedgerows were extracted from BD TOPO® (IGN) while agricultural land data were obtained by field inspections during which we identified grasslands and each annual crop present in our study area. When the distinction between permanent and temporary grasslands was not obvious, we checked on past aerial photographs of 1999 and 2009 (BD ORTHO®, IGN). With this landscape GIS database, we then calculated two landscape descriptors for each buffer (excluding the grassland being sampled): the area of semi-natural habitats (%SNH) and oilseed rape (%OSR) in the landscape. SNH included permanent grasslands, orchard meadows, hedgerows, woodlots and forest edges (10 meters wide).

Landscape configuration effects of OSR were considered through the aggregation of OSR fields in the landscape. We calculated OSR Aggregation Index (hereafter called OSR-AI) from FRAGSTATS (McGarigal *et al.*, 2012) in each of the 22 buffers. The Aggregation Index produces a quantitative value that accounts for various degrees of land use type clumpiness. OSR-AI equals 100 when OSR is maximally aggregated forming thus a single and compact OSR patch, while OSR-AI values approach 0 when OSR is disaggregated in the landscape. Since AI is designed for raster data, we calculated OSR-AI value for each buffer using a cell grid with a 100 meters resolution. We attributed null values for OSR-

AI when OSR was absent in the grid assuming that OSR was maximally disaggregated in this case. To illustrate the modulation effect of %OSR by OSR-AI, we split our data set in two groups according to the median value of OSR-AI (median = 69.6). We thus formed a group of grasslands with aggregated OSR patches in the landscape ($N = 11$, $\text{mean(OSR-AI)} = 85.3 \pm 11.8$) and a group with more disaggregated OSR patches ($N = 11$, $\text{mean(OSR-AI)} = 37.2 \pm 30.7$).

Previous studies found that the presence of an OSR field adjacent to a grassland influence the pollinator abundance in this grassland (Holzschuh *et al.*, 2011; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013). Consequently, to disentangle OSR 'local' effects from OSR landscape effects we created a factor variable 'OSR adjacency' which value was either 1 when the grassland and an OSR field were contiguous or 0 in other cases.

2.5. Data Analysis

The seed set, solitary bee abundance and honeybee abundance were modelled separately as the response variables. Linear models (LM) were used for $\log_{10}(x+1)$ -transformed seed set, solitary bee abundance and honeybee abundance. Each model contained: %OSR, OSR-AI, %SNH, OSR adjacency, flower abundance and the interaction between %OSR and OSR-AI as explanatory variables. For the seed set model only, we added one predictor: *C. pratensis* conspecific abundance in order to evaluate the intraspecific influences. Flower abundance and conspecific abundance were transformed with $\log_{10}(x+1)$. Full models were simplified by excluding one by one non-significant variables ($P > 0.1$ from F test) in backward stepwise selection (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2011; Parsche *et al.*, 2011; Marrec *et al.*, 2015; Holzschuh *et al.*, 2016).

We graphically controlled the homogeneity of the variance and the normal distribution of the residuals for each model. There was no evidence of heteroscedasticity or non-normality. Then, we calculated the sum of squares (Sum Sq) associated to each variable using likelihood ratio tests (Type II Wald chi-squared tests) using the R-function *Anova* from the package *car* (Fox & Weisberg, 2010; R Core Team, 2016). Sum Sq indicates the part of the variance explained by each variable, and can be used to establish a hierarchy among variables. To visualize the effects of the fitted models we used the R-function *visreg* from the package *visreg* (Breheny & Burchett, 2016).

Finally, we assessed the relation between seed set and the abundance of each bee group with spearman correlations.

We tested the multi-collinearity between predictors with Variance Inflation Factor (VIF) (Zuur *et al.*, 2009) and found no variance inflation pattern since $VIF < 2.02$. $VIF = 3$ is often considered to be a threshold value (Zuur *et al.*, 2009). Pearson correlation (r) between OSR area in the landscape and OSR adjacency was relatively high (0.68) but was inferior to 0.7, the threshold value proposed by Dormann *et al.* (2013). Correlations between other predictors gave $|r| < 0.32$. Spatial autocorrelation was also checked for the abundance of each pollinator group and seed set using Mantel tests with 4 999 permutations (Dray & Dufour, 2007). No autocorrelation was found (Mantel statistics: $P > 0.17$ and $r < 0.14$).

3. Results

3.1. Plant and bee monitoring

Among the 15 plants initially selected in each grassland, an average of 10 *C. pratensis* plants per grassland remained usable for the analysis. The loss of selected plants was mainly due to herbivory by wild animals. Seed set ranged from 0 to 24 seeds per fruit (mean = 5.2 ± 2.9). Bagged flowers gave almost no seed (1 seed found among all 40 bagged flowers) while we counted 199 seeds for accessible flowers (N = 40). Therefore, we considered that *C. pratensis* has to be visited by pollinators to produce seeds, as suggested previously (Salisbury, 1965; Fitter & Peat, 1994; Kühn *et al.*, 2004). This result suggested that pollinators play a major role in the response of *C. pratensis* seed set.

During the plant monitoring, we collected 3 623 solitary bees and 100 honeybees. Solitary bee abundance in the permanent grasslands ranged from 11 to 565 individuals (mean = 164.7 ± 144.7) and honeybee abundance ranged from 0 to 32 individuals (4.5 ± 8.5).

3.2. Local and landscape influences

3.2.1. Influences on *C. pratensis* seed set

Model results are presented in Table 1. For the seed set model, we obtained, $R^2_{adj} = 0.26$ indicating a moderate model fit. *C. pratensis* seed set decreased significantly with %OSR and the flower abundance in grassland (Tab. 1, Fig. 2a, c). Moreover, seed set increased with the conspecific plant abundance and was marginally higher for grasslands adjacent to an OSR field than for other grasslands (Tab. 1, Fig. 2b). Selected variables had similar influence strength on seed set (see the Sum Sq values. in Tab. 1).

Table 1: Results of the seed set and pollinator models obtained after variable selection with the R-function 'stepAIC'. OSR: Oilseed rape; OSR-AI: Oilseed rape Aggregation Index; SNH: Semi-natural habitats.

	df	Sum Sq	Estimate	t value	P
Seed Set					
%OSR	1	0.32	-0.027	-2.63	0.017
$\log_{10}(\text{flower abundance} + 1)$	1	0.26	-0.256	-2.37	0.030
$\log_{10}(\text{conspecific abundance} + 1)$	1	0.23	0.290	2.23	0.040
OSR adjacency - Yes	1	0.14	0.236	1.77	0.095
Solitary bees					
%OSR	1	0.25	0.205	3.26	0.004
OSR-AI	1	0.30	0.006	2.61	0.018
%OSR:OSR-AI	1	1.03	-0.003	-3.04	0.007
Honeybees					
OSR-AI	1	0.80	-0.006	-1.91	0.071
%SNH	1	0.67	-0.013	-1.75	0.096

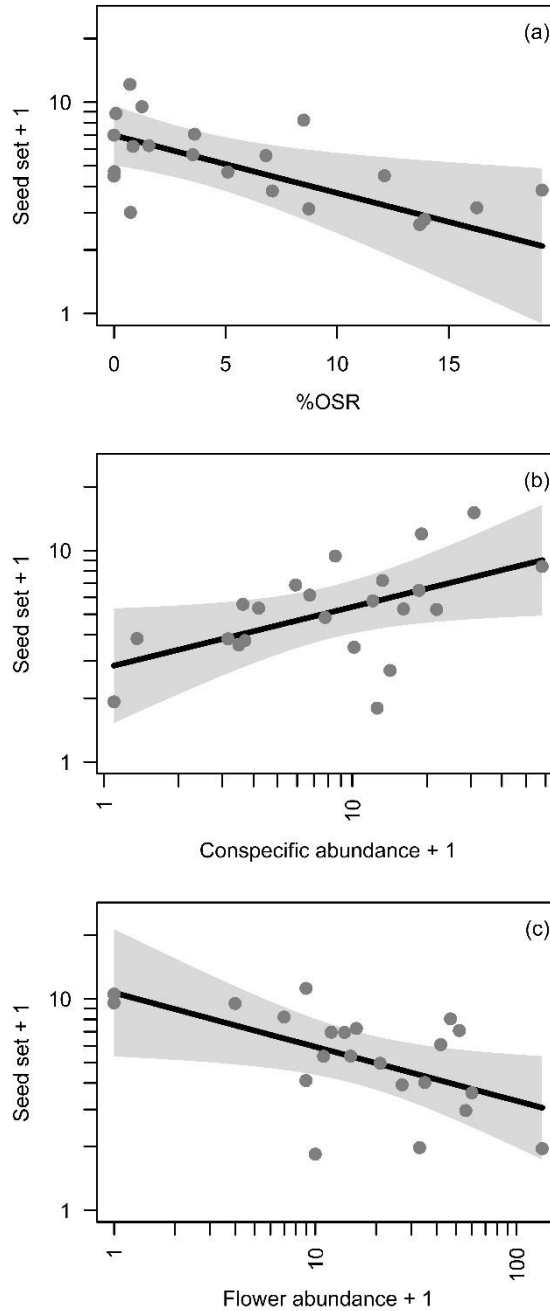


Figure 2: Responses of the mean number of *Cardamine pratensis* seeds per fruit (i.e. seed set, $\log_{10}(x+1)$ transformed) in each grassland to (a) %OSR, (b) *C. pratensis* conspecific abundance, (c) flower abundance. Predictions returned by the seed set model are shown with black lines. To test the effect of a single variable of the model on seed set, other variables were held constant (median for numeric variables and most common category for the factor variable OSR adjacency (i.e. grasslands isolated from OSR)). The grey band around the line represents the 95% confidence interval. Other statistical details are present in Table 1. Note $\log_{10}$ scale used on x and y axis. OSR : Oilseed rape.

3.2.2. Influences on bee abundance

For pollinator abundance model, we obtained, $R^2_{adj} = 0.39$ and 0.15 respectively for solitary bees and honeybees. These values indicated a moderate model fit for solitary bees but a weak model fit for honeybees.

Solitary bee abundance was only significantly related to the characteristics of the landscape composition and configuration. %OSR, OSR-AI and their interaction term influenced the abundance (Tab. 1): %OSR had a negative effect on solitary bee abundance when OSR was aggregated whereas %OSR had a positive effect on solitary bee abundance when OSR was more disaggregated in the landscape (Tab. 1, Fig. 3).

Honeybee abundance was marginally explained by %SNH and OSR-AI (Tab. 1), whereas %OSR and OSR adjacency were not found to be influencing parameters.

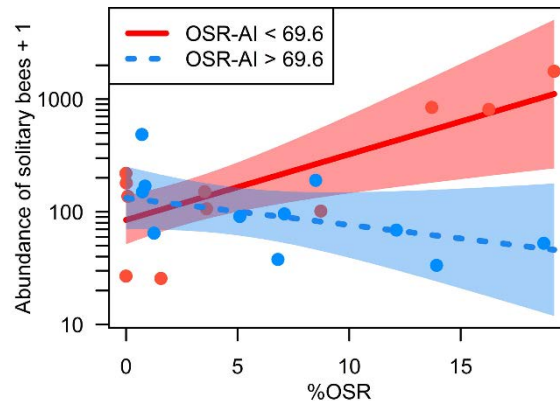


Figure 3: Interactive effect of oilseed rape area in the landscape (%OSR) and oilseed rape aggregation index (OSR-AI) on solitary bee abundance. Predictions returned by the solitary bee abundance model are shown with coloured lines which were calculated for OSR-AI values inferior to the median = 69.6 (N = 11, red colour) and for OSR-AI values superior to 69.6 (N = 11, blue colour). The colour band around the line represents the 95% confidence interval. Other statistical details are present in Table1. Note $\log_{10}$ scale used on y axis.

3.2.3. Linking bee abundance and *C. pratensis* seed set

We tested the relation between *C. pratensis* seed set and the abundance of each sociality bee group (see Appendix 1). Spearman correlations analyses revealed a significant correlation with honeybee abundance ($r = 0.48$; $P = 0.02$) but no correlation was found with solitary bees ($r = -0.02$; $P = 0.92$). These results suggested that honeybee abundance mainly influenced *C. pratensis* seed set.

4. Discussion

In this study, we focused on the effects of flowering oilseed rape on bee abundance and on the reproductive success of *C. pratensis*, a co-flowering wild plant, in permanent grasslands. Firstly, we demonstrated that *C. pratensis* is fully dependent on pollinator visits to produce seeds. Secondly, we found that solitary bee abundance and seed set were influenced by landscape variables, whereas honeybees were not. However, solitary bees and seed set had different responses towards oilseed rape. At the landscape scale, our results showed that seed set was related to the oilseed rape area, whereas solitary bees were influenced by both oilseed rape area and oilseed rape aggregation in the landscape.

4.1. Local and landscape influences on seed set

Influences of oilseed rape fields surrounding grasslands on *C. pratensis* seed set depended on the scale considered.

At the landscape scale, we found that the area of flowering oilseed rape in the landscape reduced the reproductive success of *C. pratensis* as demonstrated previously with *Primula veris*, a pollinator-specialist plant species (Holzschuh *et al.*, 2011). Our study showed that pollinator-generalist plant species can also be impacted by oilseed rape in the landscape, even though the mechanisms remains unclear : low *C. pratensis* seed set observed in oilseed rape rich landscapes may be explained by a lower deposition of conspecific pollen on the stigma of *C. pratensis* as well as a higher deposition of heterospecific (oilseed rape) pollen (Marrero *et al.*, 2016).

At the local scale, the seed set was only marginally higher in permanent grasslands adjacent to oilseed rape fields than in other grasslands. This effect, known as the 'spillover effect' (Blitzer *et al.*, 2012), was demonstrated in previous findings (Cussans *et al.*, 2010; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013) : wild plant benefited from the close proximity to mass flowering crops which attracted some pollinators and enhanced, in turn, the visitation rate of surrounding wild plants.

C. pratensis seed set may be particularly influenced by oilseed rape because (i) *C. pratensis* obligatory need pollinators for its reproduction as suggested before (Salisbury, 1965; Fitter & Peat, 1994; Kühn *et al.*, 2004) and confirmed in this study. These pollinators include some species such as honeybees and bumblebees (not studied here due to scarce captures) which are known to be attracted by oilseed rape mass flowering resources (Rollin *et al.*, 2013; Stanley & Stout, 2014; Holzschuh *et al.*, 2016); (ii) *C. pratensis* is phylogenetically close to oilseed rape (both plants belong to the Brassicaceae family). Carvalho *et al.* (2014) showed that the probability for two co-flowering plants to share pollinators and thus to influence each other decreased with the phylogenetic distance between them. These findings may explain the negative effect of oilseed rape area in the landscape on *C. pratensis* (Brassicaceae) as well as the absence of oilseed rape effect on *Crataegus* spp. (Rosaceae) and *Lychnis viscaria* (Caryophyllaceae) found in previous analyses (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Ekroos *et al.*, 2015).

We showed that local floristic environment also influenced the seed set. The abundance of conspecific plants increased the seed set illustrating a facilitation effect (Bjerknes *et al.*, 2007) as found in Kovács-Hostyánszki *et al.* (2013): a high conspecific abundance in the very close proximity may not only attract more pollinators but may also enhance conspecific pollen deposit. At the opposite, increasing flower abundance in the grassland reduced *C. pratensis* seed set suggesting a competition for pollinators at the plot level (Caruso, 1999; Brown & Mitchell, 2001) possibly because other grassland plant species such as *Taraxacum officinale* W. (Asteraceae) were more attractive than *C. pratensis* (Fornoff *et al.*, 2017).

4.2. Local and landscape influences on pollinator abundance

Local variables, landscape composition, and landscape configuration influenced differently the abundance of solitary bees and honeybees.

The abundance of solitary bees has often been found unrelated to mass-flowering crop area in the landscape (Holzschuh *et al.*, 2011, 2016; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; but see Diekötter *et al.* (2014) for cavity nesting bees). Here, we found strong but contrasted effects of oilseed rape on solitary bee abundance (Fig. 3). When oilseed rape area increased in the landscape, solitary bee abundance response differed, depending on OSR aggregation: solitary bee abundance in permanent grasslands

decreased when %OSR increased in an aggregated configuration whereas it increased when %OSR increased in a more disaggregated configuration (Fig. 3). The ability of solitary bees to exploit oilseed rape resources may depend on the configuration of oilseed rape patches in the landscape even though the mechanisms remain unclear. The aggregation of oilseed rape patches may (i) facilitate the exploitation of oilseed rape resources by solitary bees, concentrating resources in a small zone and thus limiting movements to search potential food opportunities in the landscape; (ii) enhance the probability to find unvisited oilseed rape flowers and thus; (iii) reduce the competition between bee species. Magrach *et al.* (2017) recently showed that oilseed rape fields attract between 8 and 35% of grassland individuals among which some solitary species are represented. Here we highlighted that considering only the oilseed rape area in the landscape is not sufficient enough to understand its effects and must be combined with landscape configuration descriptors.

Honeybee abundance was unaffected by oilseed rape landscape variables. This may be due to the low number of captured individuals but also to the human choice of beehives placement. Honeybees need high quantities of food for their colony and oilseed rape fields could provide these resources. Thus, honeybees may concentrate into flowering oilseed rape fields rather than visiting grasslands where resources availability were scarcer (Rollin *et al.*, 2013). Consequently, honeybee abundance in grassland is likely to decrease in permanent grasslands during oilseed rape flowering period.

4.3. Linking pollinators and *C. pratensis* seed set

We confirmed here that *C. pratensis* depends on pollinators for its reproduction. In our study, honeybee abundance was correlated with its seed set. These results suggested that *C. pratensis* seed set may be partly driven by the abundance of honeybees in permanent grasslands during oilseed rape flowering period. However, seed set, but not honeybee abundance, decreased with increasing oilseed rape area in the landscape.

Other pollinator groups are known to visit *C. pratensis* (hoverflies, bumblebees and solitary bees) even though their efficiency to pollinate may vary substantially because of morphological or dietary differences (Jauker *et al.*, 2012a). We did not find a significant correlation between solitary bee abundance and seed set. However, other describing variables of the pollinator community may be important to explain different levels of plant reproductive success (Klein *et al.*, 2003; Blitzer *et al.*, 2016; Orford *et al.*, 2016) and further investigation would be essential to determine the dependence of a pollinator-generalist wild plant towards pollinator abundance, pollinator taxonomical and functional diversity.

4.4. Implications and conclusion

We observed that the reproductive success of *C. pratensis* was influenced by the environment surrounding the plant, both at the local scale through the presence of wild plants and at the landscape scale through the landscape area of oilseed rape. Flowering oilseed rape area in the landscape reduced seed set of *C. pratensis* in surrounding permanent grasslands. Consequently, the attractiveness of the crop may represent a threat at the landscape scale for both pollinator-specialist (Holzschuh *et al.*, 2011) and pollinator generalist co-flowering wild plants which share similar floral traits with oilseed rape. Future studies using a higher number of species varying in relatedness to oilseed rape would be essential to test the hypothesis that species closely related to oilseed rape are more likely to be influenced by oilseed rape.

The effects of oilseed rape highlighted in this study were specific of the oilseed rape flowering period while its effects may be completely different at other periods, especially rapidly after oilseed rape flowering. Once oilseed rape flowering had ceased, pollinators attracted by oilseed rape move to resourceful habitats such as SNH (Hanley *et al.*, 2011). Consequently, abundance of such pollinators may increase in surrounding semi-natural habitats (Herrmann *et al.*, 2007; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013) and thus lead to an increase of wild plant reproductive success at this period. However, previous findings did not find such positive effect on the reproductive success of wild plants flowering after oilseed rape. To explain this absence of effect, authors suggested that the spillover effect of oilseed rape on wild plant pollination disappear quickly after oilseed rape flowering (Cussans *et al.*, 2010; Diekötter *et al.*, 2010; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Ekroos *et al.*, 2015).

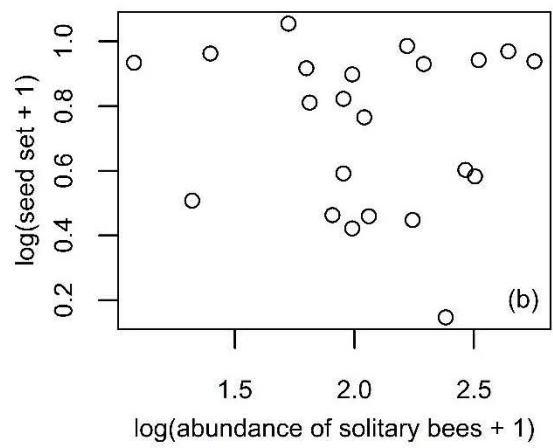
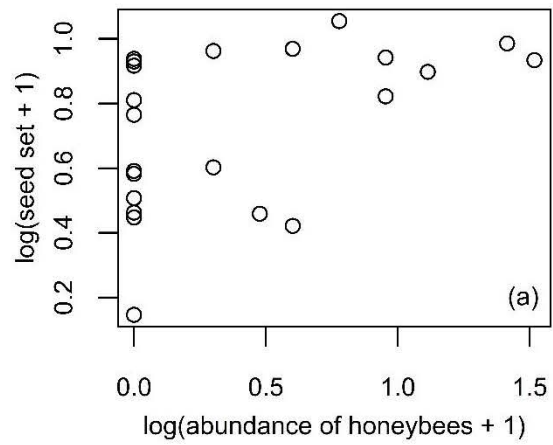
Landscape configuration has rarely been studied in addition to landscape compositional effects, even though it impacts floral, nesting and overwintering resources for bees (Kremen *et al.*, 2007; Hadley & Betts, 2012). Concordantly, we demonstrated that the configuration of flowering oilseed rape fields in the landscape modulated the effects of oilseed rape area on solitary bee abundance. This result associated with previous findings suggested that both aspects of the landscape should be integrated in future studies. Pursuing empirical research in this direction is important if we want to provide useful guidance for plants and pollinators conservation in farming landscapes.

Acknowledgements

We are grateful to the farmers who nicely provided us access to their land. We thank Anne Vallet who helped us for hoverflies identification. We also thank Claude Gallois and Chloé Fournier who participated to the field works and Eric Van Reeth whose comments greatly improved the manuscript. This study was realized as part of the PhD of Colin Van Reeth and was financed by Lorraine region and the French Ministry of Higher Education and Research.

Appendix

Appendix 1: Relation between (a) honeybee abundance and *C. pratensis* seed set, (b) solitary bee abundance and *C. pratensis* seed set. Pollinator abundances and the seed set were $\log_{10}(x+1)$ transformed.



Discussion et perspectives

L'objectif principal de cette thèse était d'étudier l'influence spatio-temporelle de l'organisation du paysage sur les abeilles sauvages et la fonction de pollinisation en prairie permanente. L'organisation du paysage a été abordée au travers de deux types d'habitats pourvoyeurs de ressources : les habitats semi-naturels et les cultures de colza. Les effets de l'organisation du paysage ont été pris en compte en considérant la proportion de ces deux habitats dans le paysage (composition), ainsi que l'agencement spatial du colza (configuration).

Les échantillonnages ont été réalisés en 2015 et 2016 dans 30 prairies permanentes situées dans le Parc Naturel Régional de Lorraine. Grâce à la méthode des coupelles colorées, nous avons capturé 128 espèces d'abeilles sauvages soit 13,5% du nombre d'espèces connues en France (949). Parmi ce total, 2 espèces (*Bombus muscorum* et *Bombus confusus*) sont menacées (catégorie « Vulnérable » de la liste IUCN européenne (Nieto *et al.*, 2014)), 7 espèces sont proche de l'être (catégorie « Near Threatened ») et 90 espèces ne sont pas en déclin (catégorie « Least Concern »). Pour les 29 espèces restantes (dont 22 espèces du genre *Andrena*), le peu de données à l'échelle européenne ne permet pas de définir un statut (catégorie « Data Deficient »).

Nous développerons dans cette discussion les apports de cette thèse afin d'explicitier l'influence spatiale du colza (1^{ère} partie de la discussion) et des habitats semi-naturels (2^{ème} partie) dans le paysage sur l'abondance des abeilles, leur diversité et le service de pollinisation. La Figure 24 résume les résultats principaux de ce travail. Dans une 3^{ème} partie, nous soulignerons les limites de ce travail mais aussi les perspectives de recherche qu'il ouvre.

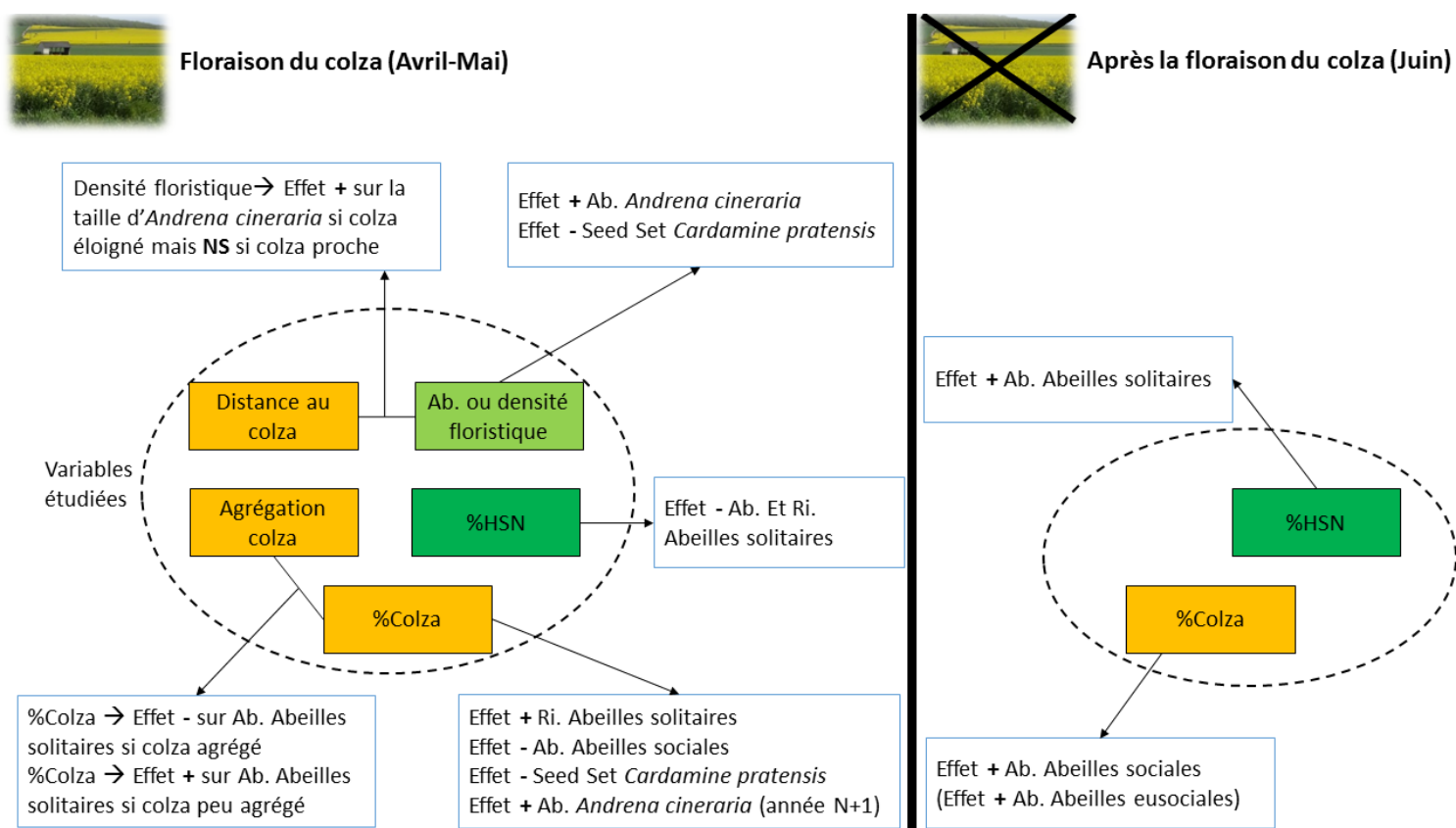


Figure 24: Illustration récapitulative des résultats de la thèse. Les rectangles colorés représentent les variables explicatives étudiées et leurs effets sont explicités dans les rectangles blancs. HSN : Habitats Semi-Naturels, Ab. : Abondance, Ri. : Richesse spécifique, NS : Non Significatif.

1. Influence spatio-temporelle des cultures de colza dans le paysage sur les abeilles et le service de pollinisation en prairie permanente

1.1. Effet intra-annuel de l'organisation spatiale des champs de colza dans le paysage

La surface occupée par le colza augmente fortement depuis plusieurs décennies en France : elle a quadruplé entre 1970 et 2010. Cette culture fleurit de mi-avril à mi-mai en Lorraine et produit de grandes quantités de pollen et de nectar à cette période (Pierre *et al.*, 1999; Hoyle *et al.*, 2007). Nous avons montré dans les chapitres 1, 2 et 3 que l'organisation spatiale du colza dans le paysage influençait l'abondance et la diversité d'abeilles sauvages mais également le service de pollinisation en prairie permanente. Ces influences du colza diffèrent en fonction de la période considérée (pendant versus après la floraison du colza).

1.1.1. Pendant la floraison du colza. Concentration et dilution des abeilles dans le paysage: conséquences pour la pollinisation des plantes sauvages

Pendant la floraison du colza, la quantité de colza dans le paysage peut influencer différemment la distribution spatiale des espèces d'abeilles en fonction de leur attirance au colza (Holzschuh *et al.*, 2016; Magrach *et al.*, 2017). Dans la Figure 23, nous avons schématisé les trois types de réponse envisageables pour illustrer les effets de la surface de colza dans le paysage sur l'abondance des abeilles en prairie permanente : certaines espèces ne sont pas attirées par les ressources fournies par le colza et se concentrent dans les autres habitats pourvoyeurs de ressources (e.g. prairie permanente) (hypothèse C, effet positif de la surface de colza dans le paysage sur l'abondance des abeilles en prairie permanente), certaines peuvent se nourrir dans le colza sans être particulièrement attirées (hypothèse B, pas d'effet), d'autres espèces peuvent être attirées par le colza (hypothèse A, effet négatif). Les résultats de cette thèse montrent que la prise en compte de différents groupes de socialité (bourdons, autres abeilles sociales, solitaires) permet d'illustrer ces différentes hypothèses.

Historiquement dans la littérature scientifique, **les bourdons** (i.e. groupe des abeilles eusociales dans le chapitre 1) sont les premières espèces pour lesquelles l'influence du colza dans le paysage a été évaluée (Westphal *et al.*, 2003). Dans le chapitre 1, nous avons étudié l'effet de la surface de colza en fleur dans le paysage sur l'abondance et la diversité des bourdons en prairie permanente. Contrairement aux résultats de travaux précédents (Holzschuh *et al.*, 2011; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Holzschuh *et al.*, 2016), nous n'avons pas trouvé d'effet de la surface de colza en fleur sur l'abondance et la diversité des bourdons (hypothèse B). Plusieurs explications peuvent être avancées pour comprendre ces différences de résultats par rapport à la littérature. Tout d'abord, il est important de noter le faible effectif des bourdons capturés en prairie dans notre étude (85 individus échantillonnés pendant la floraison du colza, sur deux années d'expérimentation), avec pour hypothèse qu'à cette période, peu d'ouvrières ont émergé. De plus, parmi les 85 bourdons capturés, 69% (59 individus) appartiennent au groupe des bourdons à longue langue. Ce groupe d'espèces de bourdons (représenté dans notre étude par *Bombus confusus*, *B. hortorum*, *B. humilis*, *B. muscorum*, *B. pascuorum*, *B. ruderarius*, *B. sylvarum*) est connu pour être peu attiré par le colza en comparaison avec les espèces à langue courte (représentées dans notre étude par *Bombus hypnorum*, *Bombus lapidarius*, *Bombus pratorum*, *Bombus terrestris* agg.) très probablement en raison des difficultés rencontrées par les bourdons à langue longue dans la manipulation des corolles peu profondes (Plowright & Plowright, 1997; Diekötter *et al.*, 2010; Goulson, 2010).

L'influence du colza en fleur sur **les abeilles solitaires** fait l'objet d'un nombre important d'études depuis seulement quelques années (Holzschuh *et al.*, 2011; Jauker *et al.*, 2012b; Holzschuh *et al.*, 2013; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Diekötter *et al.*, 2014; Holzschuh *et al.*, 2016; Dainese *et al.*, 2017; Magrach *et al.*, 2017). Les résultats du chapitre 1 montrent que la surface de colza en fleur n'influence pas l'abondance des abeilles solitaires en prairie, corroborant ainsi les conclusions de précédentes analyses (Holzschuh *et al.*, 2011; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Holzschuh *et al.*, 2016). Comme chez les bourdons, ce constat global cache des réponses très différentes d'une espèce à l'autre. Certaines espèces d'abeilles solitaires sont particulièrement attirées par les ressources floristiques fournies par les champs de colza. C'est notamment le cas des espèces polylectiques telles que *Osmia bicornis* (Jauker *et al.*, 2012b; Holzschuh *et al.*, 2013; Dainese *et al.*, 2017). Mais d'autres espèces solitaires ne sont pas attirées par le colza car elles privilégient d'autres ressources floristiques plus diversifiées ou parce qu'elles se nourrissent uniquement sur d'autres familles de plantes que les Brassicaceae (e.g. *Andrena humilis* sur Asteraceae, *Andrena vaga* et *Andrena mitis* sur Salicaceae...). Nos résultats mettent ainsi en évidence que la richesse spécifique des abeilles solitaires en prairie permanente augmente lorsque la surface de colza en fleur augmente également. Ceci suggère qu'une partie des espèces d'abeilles solitaires se concentre dans les habitats fournissant une ressource floristique diversifiée (e.g. les prairies permanentes) (Magrach *et al.*, 2017). Alors que la surface de colza, en effet seul, ne semble pas affecter l'abondance des abeilles solitaires, les résultats du chapitre 3 montrent que l'interaction entre la surface de colza et l'agrégation des champs de colza dans le paysage influence leur abondance. Ainsi, la surface de colza a un effet négatif sur l'abondance des abeilles solitaires lorsque le colza est agrégé dans le paysage (hypothèse A, Figure 23) mais un effet positif lorsque le colza est désagrégé (hypothèse C, Figure 23). L'attractivité du colza pour certaines espèces d'abeilles solitaires semble donc être plus marquée lorsque les champs de colza dans le paysage sont agrégés. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que la concentration spatiale des ressources dans le paysage engendrée par une forte agrégation du colza limite la distance parcourue par les abeilles pour la prospection alimentaire. Même si les mécanismes sous-jacents restent à clarifier, ce résultat souligne l'importance de la prise en compte de la configuration spatiale du colza pour comprendre les effets écologiques de cette culture à l'échelle du paysage. De futures études pourraient chercher à mettre en évidence des modulations des effets de la surface de colza par d'autres variables de configuration du colza (e.g. isolement, forme des parcelles...). Il est cependant important de noter que la colinéarité entre métriques de configuration du paysage ou entre métriques de configuration et surface de colza ne permet pas toujours de les prendre en compte simultanément (e.g. dans le chapitre 2, les corrélations entre la surface de colza (rayon de 900 m) et la distance au colza le plus proche étaient de -0,80 en 2016 et de -0,76 en 2015).

L'effet de la surface de colza en fleur a également été évalué sur les **Halictidae sociaux**. Ce groupe d'abeilles est très souvent associé à celui des abeilles strictement solitaires pour former un groupe abusivement nommé « abeilles solitaires » mais qui regroupe en réalité l'ensemble des abeilles sauvages qui ne sont ni des bourdons ni des abeilles parasites (Holzschuh *et al.*, 2011; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Holzschuh *et al.*, 2016). Contrairement aux espèces strictement solitaires, certaines espèces de la famille des Halictidae (genre *Halictus* et *Lasioglossum*) ont un comportement social : une femelle (i.e. la gyne) pond principalement les œufs dans la colonie où un partage des tâches est organisé entre les autres individus (i.e. les ouvrières). Ces espèces sociales forment de plus petites colonies que les bourdons et leur taille du corps est également plus petite que celle des bourdons puisqu'elles mesurent entre 5 et 10 mm de longueur (hormis quelques exceptions telles que *Halictus*

scabiosae mesurant environ 13-14 mm). Ces abeilles sociales visitent un grand nombre de famille de plantes, dont les Brassicaceae (Calabuig, 2000; Amiet *et al.*, 2001; Le Féon *et al.*, 2013; Magrach *et al.*, 2017). Dans le chapitre 1, nous avons testé et validé l'hypothèse selon laquelle ce groupe d'abeilles sociales répondrait différemment à l'influence spatiale du colza par rapport aux abeilles strictement solitaires. Nos analyses portant sur les deux années de capture montrent en effet que l'abondance des abeilles sociales en prairie permanente diminue lorsque la surface de colza en fleur dans le paysage augmente. Ceci traduirait un effet de concentration de ces individus sociaux dans le colza : les individus pourraient privilégier les ressources fournies par les parcelles de colza en fleur à celles disponibles en prairie permanente (Hypothèse A, Figure 23).

A travers de ces résultats, nous avons mis en évidence des effets significatifs de la surface de colza en fleur dans le paysage sur les communautés d'abeilles présentes en prairie permanente. Récemment, Magrach *et al.* (2017) ont cherché à évaluer quelle proportion de la communauté des abeilles sauvages était attirée par les champs de colza en fleur. Pour cela, ils ont capturé des abeilles sauvages dans 48 prairies permanentes (16 prairies en Allemagne, Suède et Royaume Uni) ainsi que dans un champ de colza situé à moins de 1000 m de chaque prairie. Le paysage entourant chaque prairie suivait un gradient de surface de colza. Leurs résultats montrent que 55% des espèces de pollinisateurs (abeilles et syrphes) présentes dans les prairies se retrouvaient également dans les champs de colza. La proportion des individus attirés par le colza varie entre 8 et 35% en fonction du pays considéré dans l'étude. Considérant cette attractivité du colza pour une partie de la communauté des pollinisateurs des prairies, un des objectifs de la thèse (chapitre 3) visait à évaluer les effets potentiels du colza sur la pollinisation des plantes en prairie permanente. Nous avons mis en évidence qu'une augmentation de la surface du colza en fleur dans le paysage diminuait le nombre de graines produites en prairie permanente par *Cardamine pratensis*, une plante sauvage pollinisée essentiellement par les abeilles et les syrphes, mais que le niveau d'agrégation du colza dans le paysage n'influencait pas ce nombre de graines. Ce déficit de pollinisation serait imputable en partie par le mouvement des abeilles domestiques vers les champs de colza. Holzschuh *et al.* (2011) ont de manière identique mis en évidence une diminution du nombre de graines avec l'augmentation de la surface de colza dans le paysage pour une autre espèce, *Primula veris*, une plante spécialiste (i.e. dont la pollinisation est assurée par un groupe restreint d'espèces (ici les bourdons)). Nos résultats corroborent et complètent ces résultats en montrant que la pollinisation d'une plante sauvage visitée par un grand nombre d'espèces peut également être affectée par la surface de colza en fleur dans le paysage. Cependant, le mécanisme sous-jacent reste peu clair : le faible nombre de graines produites par *C. pratensis* dans des paysages riches en colza pourrait être expliqué par un faible dépôt de pollen conspécifique sur les stigmates (lié au départ d'une partie des pollinisateurs, donc à un potentiel déficit de visites), mais aussi éventuellement par une augmentation du dépôt de pollen hétérospécifique (colza) (Marrero *et al.*, 2016). D'autres études n'ont pas trouvé d'effets de la surface du colza en fleur sur la pollinisation de plantes sauvages généralistes situées dans des haies, des lisières (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013 ; *Crataegus* spp.) et des bordures de parcelles (Ekroos *et al.*, 2015 ; *Lychnis viscaria*). Ces différences seront explicitées dans la partie 3 de cette discussion et pourraient s'expliquer par la plus faible distance phylogénétique entre le colza (Brassicaceae) et l'espèce que nous avons étudiée, *Cardamine pratensis* (Brassicaceae) comparée à la distance phylogénétique entre le colza et *Crataegus* spp. (Rosaceae) ou *L. viscaria* (Caryophyllaceae).

Dans la partie suivante, nous soulignerons que l'influence du colza ne s'arrête pas seulement à la période de sa floraison mais peut s'étendre au-delà.

1.1.2. Après la floraison du colza. Des effets qui s'estompent au cours du temps

Comme illustré précédemment, certaines espèces collectent les ressources fournies par le colza en fleur. Une fois que la floraison du colza est terminée, cette partie de la communauté des pollinisateurs se tourne vers d'autres habitats délivrant les ressources floristiques. Ce mouvement est défini dans la littérature comme un effet de spillover (Blitzer *et al.*, 2012). Environ deux semaines après la fin de la floraison du colza, nous avons mis en évidence (chapitre 1) un effet positif de la surface de colza, significatif pour l'abondance des abeilles sociales (Halictidae) et faiblement significatif pour l'abondance des bourdons en prairie permanente. Ce résultat suggère un effet de spillover pour ces groupes d'abeilles et corroborent les résultats similaires trouvés, pour les bourdons, par Hanley *et al.* (2011) et Kovács-Hostyánszki *et al.* (2013). L'absence d'effet de la surface de colza, après sa floraison, pour les abeilles solitaires était attendue puisque les analyses réalisées lors de la floraison du colza montrent que les abeilles solitaires semblent peu attirées par le colza (Cf 1.1.1. de ce chapitre).

Nos résultats montrent cependant que les effets du colza mis en évidence juste après la floraison ne se retrouvent pas tout au long de la saison. En considérant la période s'étalant de juin à septembre, nous n'avons pas observé d'effet de la surface de colza dans le paysage sur l'abondance et la diversité des différents groupes d'abeilles (eusociales, sociales, solitaires). Westphal *et al.* (2003) ont capturé des bourdons dans des microparcelles de *Phacelia tanacetifolia* à la fin du mois de juillet et ont trouvé un effet positif de la surface de colza dans le paysage sur l'abondance des bourdons. Pour expliquer l'absence d'effet que nous avons constatée, plusieurs hypothèses complémentaires peuvent être formulées : (i) les ressources collectées pendant la floraison du colza s'épuisent peu de temps après la fin de la floraison du colza et ne permettent pas de nourrir plus de larves et donc de produire plus d'individus après la floraison du colza; (ii) toutes les espèces ne profitent pas de la ressource (i.e. les espèces qui ne butinent pas les fleurs de colza) ; (iii) les ressources rapportées dans les colonies présentent une certaine toxicité du fait de la présence éventuelle de pesticides dans le nectar et le pollen (Rundlöf *et al.*, 2015). Rundlöf *et al.* (2015) ont étudié le développement de colonies de bourdons (*Bombus terrestris*) environ 1 mois après la fin de la floraison du colza dans des champs de colza traités avec un insecticide (enrobage de semences contenant un néonicotinoïde et un pyrèthrinoïde) ou non (à environnement paysager équivalent). Leurs résultats montrent que le nombre de cocons de reines, d'ouvrières et de mâles étaient significativement plus faible dans les champs traités que pour les champs non traités. Par conséquent, les pratiques agricoles au sein des parcelles de colza peuvent fortement altérer leur potentiel intérêt « ressources » pour les abeilles. L'interdiction récente des produits néonicotinoïdes en France (effective en 2020) pourrait contribuer à faire en sorte que l'effet ressource du colza soit moins nuancé par son effet de perturbations chimiques.

Juste après la fin de la floraison du colza, l'effet positif de la surface de colza sur l'abondance de certains groupes d'abeilles (abeilles sociales et, dans une moindre mesure, les bourdons) dans les prairies permanentes permet de faire l'hypothèse d'une influence positive de la surface de colza sur la pollinisation des plantes sauvages fleurissant à cette période. Si plus d'individus sont présents dans les habitats semi-naturels, le nombre de visites de fleurs sauvages et en conséquence le succès reproducteur pourraient augmenter. Plusieurs études ont testé cette hypothèse, mais leurs résultats ne montrent pas d'influence de la surface de colza sur la pollinisation des plantes sauvages parce que l'effet de spillover serait déjà terminé et/ou parce que le succès reproducteur ne dépend pas que du nombre de pollinisateurs présents (Cussans *et al.*, 2010; Diekötter *et al.*, 2010; Ekroos *et al.*, 2015).

En plus des effets intra-annuels du colza explicités dans cette partie, le colza peut également affecter l'abondance des abeilles de l'année suivante (effet interannuel développé ci-dessous). Nous verrons que, comme pour les effets intra-annuels, l'effet interannuel du colza est très variable d'un groupe considéré à l'autre.

1.2. Effet interannuel de l'organisation spatiale des champs de colza dans le paysage

Le déclin global des abeilles sauvages s'explique en partie par une diminution de la ressource floristique dans le paysage (Goulson *et al.*, 2015). Le colza fournit une ressource alimentaire massive utilisée par certaines espèces (Cf partie précédente). Cependant, la capacité de la culture de colza à favoriser ces espèces sur le long terme (i.e. à maintenir voire à augmenter leur abondance) s'évalue aussi à travers le succès reproducteur des espèces d'abeilles sauvages (i.e. la production d'individus reproducteurs assurant le développement des futures générations). En effet, les ressources fournies par le colza pourraient augmenter la production du nombre d'individus au sein d'une colonie (e.g. les ouvrières de bourdons) mais sans augmenter pour autant le nombre d'individus reproducteurs (e.g. les mâles et les reines de bourdons) en charge de la reproduction et donc du développement des futures colonies.

Pour les bourdons et les autres abeilles sociales, nous avons mis en évidence que le nombre d'individus reproducteurs n'était pas relié à la surface de colza dans le paysage. Ces résultats montrent donc que pour ces deux groupes d'abeilles pour lesquels nous avons identifié un effet intra-annuel du colza (mais faible pour les bourdons), la surface de colza lors de l'année N ne semble pas favoriser le succès reproducteur et influencer ainsi l'abondance de ces espèces lors de l'année N+1. A une échelle plus fine, Westphal *et al.* (2009) ont étudié le développement de 32 colonies de *Bombus terrestris* situées dans des paysages plus ou moins riches en colza. Leurs analyses donnent des résultats similaires à ceux présentés dans cette thèse puisque la production d'individus reproducteurs de *B. terrestris* émergeant en fin de saison ne dépendait pas de la surface de colza dans le paysage.

Pour les abeilles solitaires, l'étude s'est focalisée sur une seule espèce : nous avons montré que le nombre d'individus reproducteurs d'*Andrena cineraria* (i.e. l'abondance de mâles et de femelles), augmentait lorsque la surface de colza dans le paysage de l'année précédente (année de leur production) augmentait également. Contrairement aux bourdons et aux abeilles sociales dont les individus reproducteurs émergent durant l'année de leur production, *A. cineraria* produit des œufs d'individus reproducteurs qui n'émergeront que l'année suivante (ce qui n'est pas le cas de toutes les abeilles solitaires). Les individus d'*A. cineraria* les plus précoces émergent à la fin du mois de mars, mais le pic d'émergence a lieu aux mois d'avril et mai. Une fois qu'elles ont émergé, les femelles de cette espèce butinent, se reproduisent, pondent et nourrissent leur progéniture dans une galerie située dans le sol. Il semblerait donc qu'*A. cineraria* profite de la présence de ressources massives fournies par le colza pour nourrir plus de larves. Ceci est appuyé par les résultats de Holzschuh *et al.* (2013) qui ont étudié *Osmia bicornis*, une autre espèce solitaire butinant et collectant des ressources de colza pour ses larves et dont les larves n'émergent que l'année suivante. Les auteurs de l'étude ont trouvé que le nombre de cellules de larves construites par *O. bicornis* pendant la floraison du colza était supérieur lorsque les nids de cette espèce étaient situés en prairie adjacente à un champ de colza plutôt que lorsque les nids étaient situés dans des prairies éloignées du colza. Le pollen de colza pouvait représenter jusqu'à 20% du nombre de grains de pollen collecté par *O. bicornis*, une proportion suffisamment élevée pour influencer le développement des larves : plus la proportion de pollen de colza dans la nourriture larvaire était élevée, plus le nombre de cellules larvaires augmentait.

La capacité d'une espèce à produire plus d'individus reproducteurs ne dépend pas (ou peu) de son degré d'attraction vis-à-vis du colza. Par exemple, *B. terrestris* est une espèce de bourdon très attirée par les champs de colza en fleur mais qui produit autant d'individus reproducteurs lorsque la surface de colza dans le paysage est élevée que lorsqu'elle est faible (Westphal *et al.*, 2009). La présence d'effets interannuels (e.g. *Osmia bicornis* (Jauker *et al.*, 2012b; Holzschuh *et al.*, 2013)) ou l'absence d'effets (e.g. *Bombus terrestris* (Westphal *et al.*, 2009)) sur la production d'individus reproducteurs peut s'expliquer par l'adéquation/l'inadéquation temporelle entre la période de floraison du colza et la période de nourrissage des larves. Ainsi, certaines abeilles solitaires comme *Osmia bicornis* pondent et nourrissent leurs larves pendant la période de floraison du colza. Chez *Bombus terrestris*, le nourrissage des larves qui donneront les individus reproducteurs de l'année suivante n'a lieu qu'en été. Il est donc possible que les ressources accumulées par *Bombus terrestris* pendant la floraison du colza soient épuisées avant la période de nourrissage des larves qui donneront les futurs individus reproducteurs.

A notre connaissance, les conséquences d'un effet interannuel du colza sur la pollinisation des plantes sauvages et cultivées n'ont pas encore été étudiées. Des hypothèses peuvent cependant être formulées. En effet, Riedinger *et al.* (2015) ont montré que la densité des abeilles sauvages (en excluant les bourdons) dans des champs de colza était plus élevée lorsque la surface de colza dans le paysage de l'année précédente augmentait. Ainsi, en connaissant l'importance de la densité des pollinisateurs pour la pollinisation des plantes (e.g. pour le colza (Steffan-Dewenter, 2003b; Lindström *et al.*, 2016; Zou *et al.*, 2017)), on peut s'attendre à ce que la pollinisation ne dépende pas seulement de l'organisation du paysage de l'année en cours (Holzschuh *et al.*, 2011) mais également de celle de l'année précédente voire des années antérieures.

Les trois chapitres de la thèse soulignent l'importance de l'organisation spatiale du colza dans le paysage sur les communautés d'abeilles sauvages en prairie permanente et sur la pollinisation de plantes sauvages. Le colza est une ressource importante pour certaines espèces mais qui n'est, du fait de la brièveté de sa floraison, pas suffisante pour assurer le nourrissage des colonies tout au long de l'année. Ainsi, ces espèces mais évidemment aussi celles qui ne sont pas attirées par le colza, doivent trouver d'autres sites pourvoyeurs de ressources floristiques tels que les habitats semi-naturels. Dans la partie suivante, nous développerons les effets de la surface d'habitats semi-naturels et de la flore qui contiennent les prairies permanentes sur l'abondance des pollinisateurs, leur diversité et le service de pollinisation.

2. Influence des habitats semi-naturels sur les abeilles sauvages et le service de pollinisation en prairie permanente

Les habitats semi-naturels sont essentiels pour les abeilles sauvages car ils fournissent à la fois des sites de nidification et une ressource floristique diversifiée tout au long de leur période d'activité (à l'inverse des cultures nectarifères et pollinifères). La persistance d'une espèce dépend de la capacité du paysage à fournir ces deux ressources à une distance suffisamment proche pour que l'espèce soit capable de les exploiter (Westrich, 1996). En parallèle de l'augmentation de la surface de colza en France depuis les années 60, la surface occupée par les habitats semi-naturels diminue (e.g. diminution de 27,9% de la surface de prairie permanente en France entre 1961 et 2013 (Figure 10)) et la diversité des plantes qu'ils contiennent semble se réduire (Fischer & Stöcklin, 1997; Wesche *et al.*, 2012). Nous développerons tout d'abord l'influence du contexte floristique local des prairies permanentes sur l'abondance, la richesse spécifique des abeilles, la valeur d'un trait fonctionnel (i.e. la taille des

individus d'une espèce) et la pollinisation d'une plante sauvage. Ensuite, nous discuterons les effets de la surface d'habitats semi-naturels dans le paysage sur ces mêmes éléments.

2.1. Influence locale du contexte floristique en prairie permanente

A l'échelle de la communauté, nous n'avons pas montré d'effet de l'abondance floristique ni pour l'abondance des abeilles sauvages (chapitres 1 et 3) ni pour leur richesse spécifique (chapitre 1). Ces absences d'effet contrastent avec ce qui a été trouvé précédemment dans plusieurs études (Holzschuh *et al.*, 2011, 2016) et pourraient s'expliquer par le fait que l'effet de la diversité des plantes en fleur est plus importante que celui de l'abondance de fleurs. Dans notre cas, les fortes valeurs des coefficients de corrélation entre la richesse spécifique et l'abondance floristique suggèrent que la prise en compte de ces deux éléments est redondante. Cependant, une éventuelle influence de la diversité floristique pourrait se détecter au travers de la diversité fonctionnelle (non prise en compte dans cette étude) plutôt qu'au travers de la diversité taxonomique des plantes en fleur (Potts *et al.*, 2003; Junker *et al.*, 2015; Fornoff *et al.*, 2017). L'approche fonctionnelle pourrait ainsi inclure des traits floraux comme la réflectance et la surface de la corolle, la profondeur des tubes nectarifères, la hauteur des fleurs, la composition du nectar et du pollen (Junker *et al.*, 2013; Fornoff *et al.*, 2017)) pour une meilleure compréhension des interactions plante-pollinisateurs.

Cette absence d'effet mise en évidence à l'échelle de la communauté des abeilles occulte des effets significatifs du contexte floristique à l'échelle des populations. Dans le chapitre 2, nous montrons que plus l'abondance floristique en prairie permanente est élevée, plus l'abondance d'*A. cineraria* est élevée. Pour cette espèce, l'abondance floristique module également la distribution de la taille du corps des individus d'*A. cineraria* présents dans la prairie. En effet, l'interaction entre l'abondance floristique en prairie permanente et la distance au plus proche colza influence significativement la taille et la variation de taille d'*A. cineraria*.

Pour les prairies les plus proches du colza, l'abondance floristique n'influence ni la taille des individus ni la variation de cette taille. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que lorsqu'un champ de colza est proche, les individus de petite taille et de grande taille ont la capacité de vol pour s'y rendre et privilégient cette ressource plutôt que celles présentes en prairie.

Pour les parcelles les plus éloignées d'un champ de colza, l'abondance floristique a un effet positif sur la taille des individus d'*A. cineraria*. Les individus de grande taille peuvent parcourir de plus grandes distances pour s'alimenter que ceux de petite taille (Greenleaf *et al.*, 2007; Zurbuchen *et al.*, 2010). Ainsi, lorsque le colza est éloigné on pourrait s'attendre à retrouver essentiellement des petits individus en prairie permanente car seuls les individus de grande taille ont la capacité de se déplacer dans les parcelles de colza éloignées. Cependant, nos résultats indiquent que plus les prairies éloignées du colza ont une densité floristique élevée, plus elles attirent des individus d'*A. cineraria* de grande taille. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que les parcelles de colza sont trop éloignées des prairies d'étude (pour le groupe des prairies éloignées du colza (N = 10), la distance moyenne entre les prairies étudiées et le colza le plus proche est de $826,6 \pm 188,3$ m) et sont inaccessibles même pour les grands individus. Dans ce contexte, les habitats favorables tels que les prairies permanentes avec une densité floristique élevée pourraient attirer les individus capables de se déplacer jusqu'à elles (les petits et grands individus à proximité de la prairie, mais aussi les grands individus de zones plus éloignées).

De plus, plus l'abondance floristique augmente, plus le taux de variation de la taille augmente également. Pour l'expliquer, rappelons que la richesse floristique et l'abondance floristique sont très corrélées ($r_{\text{pearson}} = 0,84$ dans le chapitre 2). Puisque les individus d'une même espèce ne visitent pas

les mêmes espèces de plantes en fonction de leur taille du corps (Peat *et al.*, 2005b), une prairie contenant une flore diversifiée pourrait accueillir une large gamme de taille au sein de la même espèce d'abeille.

Au-delà de ses effets sur l'abondance et la taille des abeilles, le contexte floristique en prairie permanente peut également influencer la pollinisation des autres plants situés dans la même prairie. Dans le chapitre 3, nous avons montré que le nombre de plants de *Cardamine pratensis* (i.e. « conspecific abundance ») à proximité du plant étudié de cette même espèce, influençait positivement le nombre de graines produites par ce plant. Ceci traduit un effet de facilitation (Rathcke, 1983; Bjerknes *et al.*, 2007) déjà décrit dans une étude similaire sur une autre espèce : Kovács-Hostyánszki *et al.* (2013) ont trouvé que le succès reproducteur de *Rosa canina* était relié positivement au nombre de fleurs de la même espèce situées à proximité (carré de 2 m de côté). Par ailleurs, nos résultats montrent que l'augmentation de l'abondance floristique (toutes espèces en fleur confondues) (i.e. « flower abundance ») engendre une diminution du nombre de graines produites par *C. pratensis*. Ceci suggère qu'une compétition entre fleurs existe pour leur pollinisation (Rathcke, 1983). En considérant que l'abondance des pollinisateurs n'est pas affectée par l'abondance floristique (ce qui est montré dans le chapitre 3), plus le nombre de fleurs augmente, plus la probabilité qu'elles soient visitées par des pollinisateurs diminue (Caruso, 1999; Brown & Mitchell, 2001). *C. pratensis* pourrait être particulièrement sensible à cette compétition entre fleurs car d'autres espèces fleurissant à la même période en prairies sont plus attractives que cette espèce (e.g. *Taraxacum officinale* produisant plus de nectar que *C. pratensis*) (Fornoff *et al.*, 2017).

2.2. Influence de la surface d'habitats semi-naturels dans le paysage

La perte d'habitats semi-naturels dans le paysage est à l'origine d'une diminution du nombre d'espèces d'abeilles, de leur abondance et du service de pollinisation dans les habitats tels que les parcelles cultivées ou les bordure de champs (Morandin *et al.*, 2007; Öckinger & Smith, 2007; Ricketts *et al.*, 2008; Winfree *et al.*, 2009; Jakobsson & Ågren, 2014). En revanche, l'influence de la surface d'habitats semi-naturels dans le paysage sur l'abondance, la diversité des pollinisateurs et la pollinisation en habitats semi-naturels (i.e. en prairie permanente dans cette étude) reste peu documentée.

Nous avons observé que l'augmentation de la surface d'habitats semi-naturels dans le paysage pouvait engendrer une diminution de l'abondance et de la richesse spécifique des abeilles solitaires en prairies, pendant la floraison du colza, mais également une diminution de l'abondance des bourdons après la floraison du colza. Ces résultats supportent l'hypothèse de dilution selon laquelle les abeilles sauvages seraient réparties sur l'ensemble de la surface d'habitats semi-naturels composant le paysage (Tscharntke *et al.*, 2012). La dilution des abeilles entre patchs du même type d'habitat a déjà observé précédemment (Veddeler *et al.*, 2006; Thies *et al.*, 2008; Riedinger *et al.*, 2015). De tels effets pourraient se produire lorsque les patchs sont bien connectés et permettent le déplacement des individus d'un patch à l'autre.

La dilution des individus d'abeilles sauvages entre habitats semi-naturels pourrait être à l'origine d'une diminution du nombre de visites aux fleurs sauvages et donc de leur succès reproducteur. En cohérence avec Holzschuh *et al.* (2011), nous avons toutefois montré que l'augmentation de la surface d'habitats semi-naturels n'avait pas d'effet sur la pollinisation d'une plante sauvage (*C. pratensis*) en prairie permanente. Ce résultat pourrait s'expliquer par l'absence de relation entre le succès reproducteur de *C. pratensis* et l'abondance des abeilles sauvages.

Lorsque la surface des habitats semi-naturels est faible (ou que la distance entre les patchs d'habitats semi-naturels est grande), les abeilles qui persistent dans cette situation doivent avoir la capacité de vol pour rejoindre les différents patchs. En partant de ce constat, Warzecha *et al.* (2016) ont fait l'hypothèse d'une sélection d'individus avec de grandes capacités de vol (i.e. individus plus grand (Greenleaf *et al.*, 2007)) dans les situations paysagères où la surface d'habitats semi-naturels est très fragmentée, en testant cette hypothèse sur des espèces de petite taille (10-13 mm) et de plus grande taille (13-15 mm). Pour deux espèces de petite taille (*Andrena flavipes* et *Andrena haemorrhoa*), Warzecha *et al.* (2016) ont trouvé qu'une diminution de la surface d'habitats semi-naturels engendrait une augmentation de la taille des individus de ces espèces, supportant ainsi l'hypothèse énoncée ci-dessus. Ce résultat n'est pas retrouvé pour une espèce de grande taille (*Andrena nigroaenea*), ce qui est confirmé par notre étude sur une espèce de taille similaire (*Andrena cineraria*) pour laquelle nous n'avons pas montré d'effet de la surface d'habitats semi-naturels sur l'amplitude de sa taille. Il semble donc que la surface d'habitats semi-naturels dans le paysage n'influence pas la taille des grandes espèces probablement car celles-ci ont la possibilité de se déplacer d'un patch d'habitats semi-naturels à l'autre même quand ils sont éloignés.

3. Limites et perspectives

Cette thèse contribue à la compréhension des effets locaux et paysagers sur les abeilles sauvages et le service de pollinisation. Ce travail apporte de nouvelles connaissances et soulève de nouvelles questions scientifiques qui mériteraient d'être étudiées ou approfondies dans le futur. Nous suggérons que l'étude des effets écologiques du colza et de la diminution de la surface d'habitats semi-naturels sur le service de pollinisation doit se poursuivre en prenant en compte les traits fonctionnels des abeilles sauvages (3.1. et 3.2.) et ceux des plantes sauvages (3.3.). L'analyse de ces effets paysagers pourrait être complétée/précisée par la prise en compte des pratiques agricoles à l'échelle du paysage (3.4.).

3.1. La prise en compte des traits fonctionnels pour mieux comprendre l'influence du colza sur les abeilles sauvages

Très peu d'études ont cherché à expliciter les effets du colza sur les abeilles sauvages à travers certains de leurs traits fonctionnels (Diekötter *et al.*, 2010; Rollin *et al.*, 2015). Dans le cadre de cette thèse, l'influence de la surface de colza sur les abeilles sauvages a été évaluée au travers de plusieurs traits des espèces (leur socialité, leur taille et une amorce sur la période de nourrissage des larves). Cependant, la prise en compte d'autres traits pourrait étayer notre connaissance des conséquences écologiques de la profusion de ressource fournies par les cultures nectarifères et pollinifères sur les abeilles sauvages :

- **La taille des colonies.** Cette information très difficile à connaître pour chaque espèce de façon exhaustive, permettrait cependant de savoir si l'utilisation d'une ressource massive (i.e. le colza) est privilégiée par les espèces ayant un grand nombre d'individus à nourrir. Une telle approche pourrait être mise en œuvre en se focalisant sur un nombre limité d'espèces pour lesquelles cette information est connue et qui partageraient d'autres caractéristiques écologiques similaires (lectisme, phénologie, socialité...). A titre d'exemple *Bombus hypnorum*, *Bombus lapidarius*, *Bombus lucorum*, *Bombus pratorum* et *Bombus terrestris*, ont des caractéristiques similaires (espèce eusociale, polylectique, émergeant en février/mars, avec une langue courte) mais diffèrent par la taille de leurs colonies (colonie de petite taille chez *B.*

pratorum avec moins de 100 ouvrières dans la colonie, colonie moyenne chez *B. hypnorum* avec 100 à 200 ouvrières dans la colonie, et colonie de grande taille chez *B. lapidarius*, *B. lucorum* et *B. terrestris* avec plus de 200 ouvrières dans la colonie) (Benton, 2006). Persson *et al.* (2015) ont montré que les espèces de bourdons dont les colonies sont de petites tailles étaient moins abondantes dans des paysages simples que dans des paysages complexes. Des analyses semblables portant sur les effets du colza seraient souhaitables.

- **La période de nourrissage des larves.** Sur la base de nos résultats (chapitres 1 et 2) et de la littérature, il semblerait que le nombre d'individus reproducteurs produits dépende de la durée entre la période de floraison du colza et la période de nourrissage des larves d'individus reproducteurs (Westphal *et al.*, 2009; Jauker *et al.*, 2012b; Holzschuh *et al.*, 2013). Une analyse pourrait porter sur des espèces émergeant avant ou pendant la floraison du colza et différant par leur période de nourrissage des larves d'individus reproducteurs dans la saison. La comparaison du nombre d'individus reproducteurs produits pour chaque espèce, dans des situations paysagères caractérisées par un gradient de surface de colza permettrait de répondre à cette question. Pour des raisons évidentes de facilité de suivi, les espèces pour lesquelles le nombre d'individus reproducteurs a été dénombré dans les précédentes études nichent au-dessus du sol (famille des Megachilidae en l'occurrence) (Jauker *et al.*, 2012b; Holzschuh *et al.*, 2013; Diekötter *et al.*, 2014; Dainese *et al.*, 2017). Pour les espèces terricoles, l'étude des effets de la surface de colza sur la production d'individus reproducteurs au sein de chaque nid de cette espèce reste inexplorée, et difficilement explorable. Dans le chapitre 2 nous avons évalué le nombre d'individus reproducteurs ayant émergé (i.e. individus capturés à la période d'émergence). Cependant, ces captures ne reflètent probablement pas la production exacte de larves ayant eu lieu en amont au sein de chaque nid car elle peut avoir été réduite par de nombreux paramètres (prédation de larves, parasitisme...). Pour affiner cette approche, il serait souhaitable de réaliser des suivis de production d'individus reproducteurs d'espèces terricoles. De telles approches seraient très pertinentes à mettre en œuvre dans la mesure où les espèces terricoles représentent la grande majorité des espèces d'abeilles sauvages (environ 75% des espèces selon Westrich (1996)) mais leurs réalisations représenteraient un véritable défi technique et nécessiteraient l'excavation de la partie du sol contenant les nids (Wyman & Richards, 2003).
- **Le lectisme des espèces.** Les ressources de nectar et de pollen des fleurs de colza n'attirent pas les espèces qui se nourrissent exclusivement sur d'autres plantes. En ce qui concerne les espèces d'abeilles qui peuvent butiner les fleurs de colza, l'influence du colza pourrait différer en fonction du nombre de familles de plantes visitées par les espèces. Ainsi, on pourrait s'attendre à ce que le colza soit plus attractif pour des abeilles oligolectiques sur Brassicaceae (e.g. *Andrena lagopus*) plutôt que pour des espèces se nourrissant sur un plus grand nombre de familles de plantes. Cependant, nous ne possédons pas toujours les connaissances suffisantes sur l'écologie de chaque espèce d'abeille pour donner le nombre exhaustif de familles visitées par espèce. Pour combler ce manque de connaissances, il est important de saluer les initiatives telles que le projet FlorAbeilles (<http://www.florabeilles.org/>) dirigé par l'unité « Abeilles et Environnement » de l'INRA d'Avignon dont l'objectif est de dénombrer, dans la littérature, un maximum d'interactions plantes-pollinisateurs.

- **Le voltinisme.** Plusieurs espèces d'abeilles sauvages sont multivoltines : plusieurs générations se succèdent au cours de la même année. Si le nombre de générations semble plutôt dépendre des conditions climatiques, la disponibilité d'une ressource massive de nourriture (i.e. le colza) pourrait moduler le voltinisme des espèces (Stephen, 1965; Eickwort *et al.*, 1996).

Nous avons décrit ici l'influence de la surface de colza dans le paysage sur les abeilles sauvages qui butinent les fleurs de colza. Or, une partie (estimée à 45% par Magrach *et al.* (2017)) des espèces de pollinisateurs présents en prairie ne sont pas attirées par le colza. Ces espèces pourraient cependant être influencées indirectement par des processus de compétition interspécifique. En effet, certaines espèces d'abeilles bénéficiant des ressources de colza peuvent produire plus de larves (Jauker *et al.*, 2012b; Holzschuh *et al.*, 2013; Dainese *et al.*, 2017). L'émergence accrue de ces individus dans les paysages caractérisés par une surface élevée de colza lors de l'année précédente pourrait favoriser la compétition interspécifique lors de l'année en cours à la fois pour l'alimentation mais également pour la recherche de sites de nidification, défavorisant ainsi les espèces non attirées par le colza. De plus, dans des paysages pauvres en colza, les abeilles (même celles attirées par le colza) se concentrent dans les habitats proposant des fleurs (e.g. les prairies permanentes) ce qui peut créer de la compétition pour l'accès à la ressource. Ces éléments n'ont pas encore été étudiés mais mériteraient de l'être.

3.2. La prise en compte de la diversité des pollinisateurs pour appréhender l'influence du colza sur le service de pollinisation en prairie permanente

Les résultats du chapitre 3 montrent que les variables paysagères (la surface de colza et son agrégation dans le paysage) influencent l'abondance des pollinisateurs. L'abondance de certains pollinisateurs (abeille domestique) influence à son tour la pollinisation d'une plante sauvage (*C. pratensis*). Puisque toutes les espèces d'abeilles n'ont pas des efficacités de pollinisation équivalentes (Javorek *et al.*, 2002; Sahli & Conner, 2007), il est probable que la pollinisation de cette plante ne dépende pas uniquement de l'abondance des pollinisateurs mais également d'autres caractéristiques de la communauté des pollinisateurs (diversité taxonomique et fonctionnelle des pollinisateurs) non étudiées dans le chapitre 3. Hoehn *et al.* (2008) ont évalué l'effet de l'abondance et de la richesse spécifique des abeilles sur la pollinisation des fleurs de *Cucurbita moschata* et ont montré que seule la richesse spécifique des abeilles était liée à la pollinisation de la plante. Des résultats similaires ont été observés pour la pollinisation de *Coffea arabica* (Klein *et al.*, 2003). Blitzer *et al.* (2016) ont également trouvé que le succès reproducteur de la pomme (*Malus domestica*) était plus élevé lorsque la richesse spécifique des abeilles augmentait. Cependant, le succès reproducteur était mieux expliqué par la diversité fonctionnelle des abeilles (obtenue à partir des traits de socialité, de taille et de nidification) que par la richesse spécifique (résultats similaires dans Fründ *et al.* (2013)). A notre connaissance, peu d'études ont cherché à faire le lien entre l'organisation du paysage, la diversité des pollinisateurs et la pollinisation de plantes sauvages (les exemples précédents traitent de plantes cultivées) (Steffan-Dewenter & Tscharnkte, 1999; Ekroos *et al.*, 2015). Il est en effet essentiel de chercher à mettre en évidence les organisations du paysage permettant de maximiser le service de pollinisation rendu aux plantes cultivées mais aussi aux plantes sauvages.

A l'échelle intra-spécifique, les résultats du chapitre 2 montrent que la distance au colza le plus proche module l'effet de l'abondance des fleurs prairiales sur la distribution de la taille d'*Andrena cineraria* en prairie permanente. Le changement de distribution de la taille du corps pourrait entraîner des variations du succès reproducteur des plantes sauvages en prairie permanente. Des différences

d'efficacité de pollinisation entre individus d'une même espèce d'abeille, présentant des variations de taille, pourraient s'expliquer par plusieurs éléments. (i) Certains travaux indiquent que les individus de grande taille au sein d'une espèce transportent plus de pollen que les petits (Goulson *et al.*, 2002; Renauld *et al.*, 2016). Par exemple, les petits individus femelles d'*Andrena nasonii* porte 40% de pollen en moins que les grands individus (Renauld *et al.*, 2016); (ii) De plus, les individus de grande taille au sein d'une espèce visitent plus de fleurs par unité de temps par rapport aux plus petits individus (Spaethe & Weidenmuller, 2002). Ces différences pourraient s'expliquer en partie par le fait que les grands individus d'une espèce possèdent une meilleure acuité visuelle que les petits (Spaethe & Chittka, 2003); (iii) Enfin, Peat *et al.* (2005b) ont montré que les petits et les grands individus de *Bombus terrestris* ne visitaient pas les mêmes espèces de plantes. Les grands individus de *Bombus terrestris* visitaient des espèces possédant une corolle profonde alors que les plus petits individus visitaient des espèces dont la corolle était moins profonde (Peat *et al.*, 2005b). Ainsi une pollinisation optimale des plantes sauvages présentes en prairie permanente pourrait être atteinte non seulement lorsque de grands individus sont présents mais également lorsqu'une large gamme de taille à l'échelle intra-spécifique est représentée. Dans une expérience en condition contrôlée, Jauker *et al.* (2016) ont montré que le rendement du colza était significativement corrélé à la taille d'*Osmia bicornis* : le rendement des plants de colza exposés à de grands individus de cette espèce était deux fois plus élevé que celui de plants exposés à de petits individus. Nous suggérons la mise en œuvre d'études qui viseraient à évaluer le succès reproducteur de plusieurs espèces de plantes sauvages en contrôlant la taille moyenne des individus, la variation et l'amplitude de la gamme de taille. Ceci permettrait de comprendre si, au-delà de la taille moyenne des individus, le succès reproducteur des plantes pourrait être influencé par la complémentarité de taille entre individus (Blüthgen & Klein, 2011).

3.3. La prise en compte de la phylogénie et des traits fonctionnels des plantes pour mieux comprendre l'influence du colza sur le service de pollinisation en prairie permanente

La pollinisation des plantes sauvages fleurissant à la même période que le colza peut être limitée par l'organisation spatiale des champs de colza avoisinants. C'est ce que soutiennent les résultats du chapitre 3 et ceux de Holzschuh *et al.* (2011), contrairement à ce qui a été montré dans d'autres études (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2013; Ekroos *et al.*, 2015). Dans cette partie, nous proposons une approche permettant d'expliquer l'hétérogénéité de ces résultats.

Certaines plantes sauvages partagent de nombreux visiteurs communs avec le colza et présentent ainsi un chevauchement de niche (Stanley & Stout, 2014). Il est probable que la capacité de deux espèces à s'influencer l'une l'autre dépende du degré de chevauchement de leur niche. Deux espèces de plantes visitées par les mêmes espèces de pollinisateurs peuvent s'influencer et modifier leurs succès reproducteurs respectifs. Par exemple, Brown *et al.* (2002) ont comparé le succès reproducteur de deux plantes, *Lythrum salicaria* et *Lythrum alatum*, partageant les mêmes pollinisateurs. Lorsque ces deux plantes étaient associées, le succès reproducteur de *Lythrum alatum* diminuait de 22 à 33% par rapport aux témoins (*Lythrum alatum* sans *Lythrum salicaria*). Si les espèces de plantes ne partagent aucun pollinisateur, elles ont une faible probabilité d'être en compétition. Cependant, cette situation n'est pas la plus probable dans la mesure où les communautés de plantes présentent souvent des espèces de visiteurs communes (Waser *et al.*, 1996; Stanley & Stout, 2014).

Les différents degrés de chevauchement de niche entre espèces de plantes pourraient s'expliquer par la proximité phylogénétique entre plantes ou le partage de traits fonctionnels communs (Hegland & Totland, 2005; Gibson *et al.*, 2012; Carneiro *et al.*, 2014). En effet, les travaux de Carneiro *et al.*

(2014) montrent que la probabilité que deux espèces fleurissant simultanément partagent des pollinisateurs augmente lorsque la distance phylogénétique entre les deux espèces diminue. Pour poursuivre l'étude des effets écologiques du colza sur le service de pollinisation, nous suggérons la mise en place d'études portant sur plusieurs espèces de plantes différant par leur similarité fonctionnelle avec le colza (réflectance de la corolle, profondeur des tubes nectarifères, hauteur des fleurs, composition du nectar et du pollen) et/ou par la distance phylogénétique qui les sépare du colza (Figure 25). Ces espèces de plantes pourraient être placées dans des prairies permanentes différant par la surface de colza dans leur paysage.

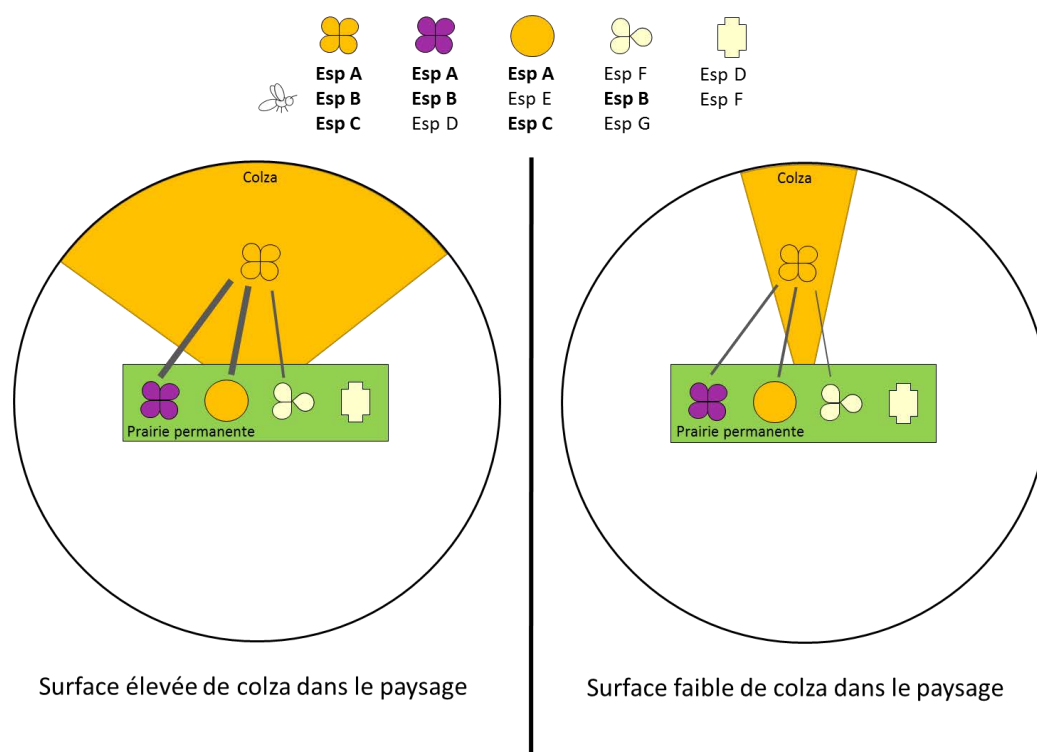


Figure 25: Schéma illustrant l'influence potentielle de la surface occupée par les champs de colza (surface orange) sur 4 espèces de plantes présentes en prairie permanente (rectangle vert). Ces espèces diffèrent en fonction de leur similarité fonctionnelle avec le colza (schématisée ici par la forme et la couleur des fleurs) et de leur cortège de visiteurs (e.g. le colza est visité par les espèces A, B et C (en gras)). L'épaisseur du trait noir reliant les espèces avec le colza traduit l'intensité attendue de l'influence du colza sur la pollinisation de ces espèces.

On peut s'attendre à ce que l'influence de la surface occupée par le colza sur la pollinisation des plantes sauvages en prairie permanente soit plus prononcée pour les plantes sauvages qui présentent une forte similarité fonctionnelle avec le colza (ou une faible distance phylogénétique avec le colza) et qui partagent potentiellement une proportion importante de leurs pollinisateurs avec le colza.

Au-delà de la compétition entre les espèces en fleur, l'augmentation de la surface de colza dans le paysage pourrait augmenter le dépôt de pollen hétérospécifique (i.e. pollen de colza) sur les fleurs d'espèces sauvages et diminuer ainsi le succès reproducteur (Marrero *et al.*, 2016), selon différents mécanismes décrits dans Morales & Traveset (2008). Les conséquences du dépôt de pollen hétérospécifique sur le succès reproducteur pourraient être plus prononcées pour les espèces phylogénétiquement proches du colza (Ashman & Arceo-Gomez, 2013).

3.4. La prise en compte des pratiques agricoles pour affiner les effets de la composition du paysage

A l'échelle parcellaire, les pratiques agricoles peuvent favoriser ou réduire localement l'abondance, la diversité des pollinisateurs et donc le service de pollinisation. D'une part, la mise en œuvre de certaines pratiques a des effets positifs sur les abeilles (e.g. fauchage tardif, pâturage limité, mise en place de bandes fleuries...) en permettant la fourniture d'une ressource floristique diversifiée dans les habitats concernés par ces pratiques (Carvell, 2002; Hudewenz *et al.*, 2012; Buri *et al.*, 2014; Tadey, 2015). D'autre part, certaines pratiques comme le travail du sol et l'épandage de pesticides et de fertilisants peuvent conduire à la mort des abeilles (Tesoriero *et al.*, 2003; Henry *et al.*, 2012; Whitehorn *et al.*, 2012; Thompson *et al.*, 2014; Bernauer *et al.*, 2015; Henry *et al.*, 2015; Rundlöf *et al.*, 2015; Woodcock *et al.*, 2017) et à une diminution de leur abondance et de leur diversité (Shuler *et al.*, 2005; Williams *et al.*, 2010; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2011; Hudewenz *et al.*, 2012) du fait de la destruction des sites de nidification et de la raréfaction des ressources floristiques associées à ces pratiques agricoles (Murphy *et al.*, 2006; Gabriel & Tschardt, 2007; Steffan-Dewenter & Schiele, 2008; Kleijn *et al.*, 2009; Isbell *et al.*, 2013; Barbir *et al.*, 2015).

Puisque les abeilles se déplacent d'une parcelle à l'autre à la recherche des ressources dont elles dépendent (Westrich, 1996), elles peuvent être influencées par les pratiques mises en œuvre dans leur habitat d'origine mais également dans les parcelles avoisinantes (Herzog *et al.*, 2006). Autrement dit, les pratiques agricoles peuvent influencer les communautés d'abeilles à une échelle locale, mais aussi à une échelle paysagère. L'effet des pratiques agricoles à l'échelle paysagère sur les abeilles sauvages a parfois été étudié à travers des indices continus d'intensité globale des pratiques agricoles (Hendrickx *et al.*, 2007; Le Féon *et al.*, 2010) ou de façon binaire (surface occupée par des parcelles conduites en agriculture biologique versus en agriculture conventionnelle dans le paysage (Holzschuh *et al.*, 2008; Gabriel *et al.*, 2010; Batáry *et al.*, 2013) ; surface occupée par des parcelles suivant des mesures agro-environnementales dans le paysage (Carvell *et al.*, 2015)). Holzschuh *et al.* (2008) ont capturé des abeilles sauvages dans des parcelles en jachère et ont montré qu'une augmentation de la surface cultivée en agriculture biologique de 5 à 20% dans le paysage s'accompagnait d'une augmentation de la richesse spécifique des abeilles (de 50%), de la densité d'abeilles solitaires (60%) et de la densité de bourdons (150%).

Peu d'études ont étudié l'influence de pratiques agricoles, considérées séparément, sur les abeilles sauvages à l'échelle paysagère (Carrié *et al.*, 2017). Ceci s'explique par la difficulté d'obtention de données de pratiques agricoles exhaustives ou même quasi-exhaustives sur l'ensemble des parcelles d'un territoire. Récemment, Carrié *et al.* (2017) ont évalué les effets des pratiques agricoles à l'échelle du paysage sur l'abondance et la richesse spécifique des abeilles sauvages présentes en parcelles cultivées (céréales ou tournesol). Les pratiques agricoles ont été caractérisées dans le paysage alentour des parcelles étudiées (carrés de 1km de côté centrés sur ces parcelles) grâce à des entretiens avec les agriculteurs de la zone (« Vallées et coteaux de Gascogne »). Les pratiques agricoles ont été obtenues pour 57% de la surface agricole totale. Leurs résultats montrent qu'une utilisation accrue des fertilisants azotés à l'échelle du paysage engendre une diminution de l'abondance des abeilles sauvages. Ce résultat pourrait s'expliquer par la diminution de la ressource floristique dans les parcelles cultivées provoquée par l'augmentation de la quantité épandue de fertilisants (Kleijn *et al.*, 2009; Bretagnolle & Gaba, 2015). Par ailleurs, les auteurs ont trouvé des effets interactifs significatifs entre la quantité d'insecticides utilisés dans le paysage et la surface occupée par les habitats semi-naturels sur l'abondance et la richesse spécifique des abeilles sauvages : la surface d'habitats semi-

naturels a un effet positif sur l'abondance et la richesse spécifique plus prononcé lorsque la quantité d'insecticides épandue dans le paysage est forte. Les auteurs expliquent ce résultat en suggérant que dans les paysages caractérisés par de fortes quantités d'insecticides épandues et donc une mortalité importante, l'assemblage des communautés d'abeilles sauvages dans les parcelles cultivées dépendrait énormément de l'effet « source » des habitats semi-naturels avoisinants (Öckinger & Smith, 2007) engendrant une immigration de nouveaux individus depuis les habitats semi-naturels jusqu'aux parcelles cultivées.

Les études de ce type sont primordiales pour hiérarchiser l'influence des facteurs environnementaux influençant les abeilles sauvages à l'échelle des agroécosystèmes, mais aussi pour approfondir nos connaissances sur les effets de synergie entre ces facteurs. En lien avec les travaux entrepris dans cette thèse, il serait intéressant de considérer les pratiques agricoles au sein des parcelles de colza situées dans le paysage alentour des prairies permanentes étudiées. Ceci permettrait d'affiner nos connaissances sur les effets paysagers du colza en distinguant son effet « ressource » de son effet « perturbation » lié à l'épandage d'insecticides sur cette culture (Ecophyto, 2009).

Nous suggérons également la mise en œuvre d'analyses qui permettraient de faire le lien entre les pratiques agricoles réalisées dans le paysage et le niveau de pollinisation des plantes sauvages et cultivées. De telles approches pourraient nous permettre de comprendre comment l'organisation du paysage peut moduler l'effet négatif de certaines pratiques agricoles et ainsi maintenir, voire favoriser le service de pollinisation dans les agroécosystèmes.

Références bibliographiques

- Aebischer, N.J. (1991) *Twenty years of monitoring invertebrates and weeds in cereal fields in Sussex. The ecology of temperate cereal fields*, pp. 305–331. Firbank, L.G., Carter, N., Darbyshire, J.F., Potts, G.R., Oxford.
- Agreste (2016) La statistique, l'évaluation et la prospective agricole. Ministère de l'agriculture et de l'alimentation.
- Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L. & Aizen, M.A. (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology letters*, **9**, 968–980.
- Aizen, M.A., Ashworth, L. & Galetto, L. (2002) Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? *Journal of Vegetation Science*, **13**, 885–892.
- Aizen, M.A., Morales, C.L. & Morales, J.M. (2008) Invasive mutualists erode native pollination webs. *Plos Biology*, **6**, 396–403.
- Albrecht, M., Duelli, P., Mueller, C., Kleijn, D. & Schmid, B. (2007) The Swiss agri-environment scheme enhances pollinator diversity and plant reproductive success in nearby intensively managed farmland. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 813–822.
- Alford, D.V. (1975) *Bumblebees*, Davis-Poynter, London.
- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, P.A., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D., Jones, C.E., Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H., Medellin, R., Medellin-Morales, S., Nabhan, G.P., Pavlik, B., Tepedino, V., Torchio, P. & Walker, S. (1998) The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology*, **12**, 8–17.
- Alston, D.G., Tepedino, V.J., Bradley, B.A., Toler, T.R., Griswold, T.L. & Messinger, S.M. (2007) Effects of the insecticide phosmet on solitary bee foraging and nesting in orchards of Capitol Reef National Park, Utah. *Environmental Entomology*, **36**, 811–816.
- Amiet, F., Herrmann, M., Muller, A. & Neumeyer, R. (2001) *Apidae. 3, Halictus, Lasioglossum*, Schweizerische Entomologische Gesellschaft., Neuchâtel.
- Amiet, F., Herrmann, M., Muller, A. & Neumeyer, R. (2004) *Apidae. 4, Anthidium, Chelostoma, Coelioxys, Dioxys, Heriades, Lithurgus, Megachile, Osmia, Stelis*, Schweizerische Entomologische Gesellschaft., Neuchâtel.
- Amiet, F., Herrmann, M., Muller, A. & Neumeyer, R. (2007) *Apidae. 5, Ammobates, Ammobatoides, Anthophora, Biastes, Ceratina, Dasypoda, Epeoloides, Epeolus, Eucera, Macropis, Melecta, Melitta, Nomada, Pasites, Tetralonia, Thyreus, Xylocopa*, Schweizerische Entomologische Gesellschaft., Neuchâtel.
- Amiet, F., Herrmann, M., Muller, A. & Neumeyer, R. (2010) *Apidae. 6, Andrena, Melitturga, Panurginus, Panurgus*, Schweizerische Entomologische Gesellschaft., Neuchâtel.
- Amiet, F., Muller, A. & Neumeyer, R. (1999) *Apidae. 2, Colletes, Dufourea, Hylaeus, Nomia, Nomiodes, Rophitoides, Rophites, Sphecodes, Systropha*, Schweizerische Entomologische Gesellschaft., Neuchâtel.
- Andreasen, C., Stryhn, H. & Streibig, J.C. (1996) Decline of the flora in Danish arable fields. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 619–626.
- Arena, M. & Sgolastra, F. (2014) A meta-analysis comparing the sensitivity of bees to pesticides. *Ecotoxicology*, **23**, 324–334.

- Ashman, T.-L. & Arceo-Gomez, G. (2013) Toward a Predictive Understanding of the Fitness Costs of Heterospecific Pollen Receipt and Its Importance in Co-Flowering Communities. *American Journal of Botany*, **100**, 1061–1070.
- Ashworth, L., Aguilar, R., Galetto, L. & Aizen, M.A. (2004) Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *Journal of Ecology*, **92**, 717–719.
- Baessler, C. & Klotz, S. (2006) Effects of changes in agricultural land-use on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **115**, 43–50.
- Bailey, S., Requier, F., Nusillard, B., Roberts, S.P.M., Potts, S.G. & Bouget, C. (2014) Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. *Ecology and Evolution*, **4**, 370–380.
- Baker, H. & Baker, I. (1973) Amino-Acids in Nectar and Their Evolutionary Significance. *Nature*, **241**, 543–545.
- Barbir, J., Badenes-Perez, F.R., Fernandez-Quintanilla, C. & Dorado, J. (2015) The attractiveness of flowering herbaceous plants to bees (Hymenoptera: Apoidea) and hoverflies (Diptera: Syrphidae) in agro-ecosystems of Central Spain. *Agricultural and Forest Entomology*, **17**, 20–28.
- Baron, G.L., Raine, N.E. & Brown, M.J.F. (2014) Impact of chronic exposure to a pyrethroid pesticide on bumblebees and interactions with a trypanosome parasite. *Journal of Applied Ecology*, **51**, 460–469.
- Bartomeus, I., Ascher, J.S., Wagner, D., Danforth, B.N., Colla, S., Kornbluth, S. & Winfree, R. (2011) Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 20645–20649.
- Bartomeus, I., Vila, M. & Steffan-Dewenter, I. (2010) Combined effects of *Impatiens glandulifera* invasion and landscape structure on native plant pollination. *Journal of Ecology*, **98**, 440–450.
- Bastian, O. (2001) Landscape ecology - towards a unified discipline? *Landscape Ecology*, **16**, 757–766.
- Bastian, O., Haase, D. & Grunewald, K. (2012) Ecosystem properties, potentials and services–The EPPS conceptual framework and an urban application example. *Ecological indicators*, **21**, 7–16.
- Batáry, P., Sutcliffe, L., Dormann, C.F. & Tschardt, T. (2013) Organic Farming Favours Insect-Pollinated over Non-Insect Pollinated Forbs in Meadows and Wheat Fields. *Plos One*, **8**, e54818.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, **67**, 1–48.
- Beach, J. (1982) Beetle Pollination of *Cyclanthus-Bipartitus* (cyclanthaceae). *American Journal of Botany*, **69**, 1074–1081.
- Bengtsson, J., Ahnstrom, J. & Weibull, A.C. (2005) The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 261–269.
- Benton, T. (2006) *Bumblebees: the natural history & identification of the species found in Britain*, Collins, London.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. & Wilson, J.D. (2003) Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 182–188.
- Bernauer, O.M., Gaines-Day, H.R. & Steffan, S.A. (2015) Colonies of Bumble Bees (*Bombus impatiens*) Produce Fewer Workers, Less Bee Biomass, and Have Smaller Mother Queens Following Fungicide Exposure. *Insects*, **6**, 478–488.

- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemueller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J. & Kunin, W.E. (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, **313**, 351–354.
- Bjerknes, A.-L., Totland, O., Hegland, S.J. & Nielsen, A. (2007) Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species? *Biological Conservation*, **138**, 1–12.
- Blitzer, E.J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Klein, A.-M., Rand, T.A. & Tscharntke, T. (2012) Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **146**, 34–43.
- Blitzer, E.J., Gibbs, J., Park, M.G. & Danforth, B.N. (2016) Pollination services for apple are dependent on diverse wild bee communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **221**, 1–7.
- Blüthgen, N. & Klein, A.-M. (2011) Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant-pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology*, **12**, 282–291.
- Bosch, J. & Kemp, W.P. (2000) Development and emergence of the orchard pollinator *Osmia lignaria* (Hymenoptera : Megachilidae). *Environmental Entomology*, **29**, 8–13.
- Bosch, J., Kemp, W.P. & Trostle, G.E. (2006) Bee population returns and cherry yields in an orchard pollinated with *Osmia lignaria* (Hymenoptera : Megachilidae). *Journal of Economic Entomology*, **99**, 408–413.
- Bosch, J. & Vicens, N. (2002) Body size as an estimator of production costs in a solitary bee. *Ecological Entomology*, **27**, 129–137.
- Breeze, T.D., Bailey, A.P., Balcombe, K.G. & Potts, S.G. (2011) Pollination services in the UK: How important are honeybees? *Agriculture Ecosystems & Environment*, **142**, 137–143.
- Breheny, P. & Burchett, W. (2016) visreg: Visualization of regression models.
- Bretagnolle, V. & Gaba, S. (2015) Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **35**, 891–909.
- Brittain, C. & Potts, S.G. (2011) The potential impacts of insecticides on the life-history traits of bees and the consequences for pollination. *Basic and Applied Ecology*, **12**, 321–331.
- Brittain, C., Williams, N., Kremen, C. & Klein, A.-M. (2013) Synergistic effects of non-*Apis* bees and honey bees for pollination services. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **280**, 20122767.
- Brittain, C.A., Vighi, M., Bommarco, R., Settele, J. & Potts, S.G. (2010) Impacts of a pesticide on pollinator species richness at different spatial scales. *Basic and Applied Ecology*, **11**, 106–115.
- Brosi, B.J., Daily, G.C., Shih, T.M., Oviedo, F. & Duran, G. (2008) The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 773–783.
- Brown, B.J. & Mitchell, R.J. (2001) Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia*, **129**, 43–49.
- Brown, B.J., Mitchell, R.J. & Graham, S.A. (2002) Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. *Ecology*, **83**, 2328–2336.
- Burd, M. (1994) Bateman Principle and Plant Reproduction - the Role of Pollen Limitation. *Botanical Review*, **60**, 83–139.
- Burel, F. & Baudry, J. (1999) *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*, TEC & DOC, Paris.

- Buri, P., Humbert, J.-Y. & Arlettaz, R. (2014) Promoting Pollinating Insects in Intensive Agricultural Matrices: Field-Scale Experimental Manipulation of Hay-Meadow Mowing Regimes and Its Effects on Bees. *Plos One*, **9**, e85635.
- Burkle, L.A., Marlin, J.C. & Knight, T.M. (2013) Plant-Pollinator Interactions over 120 Years: Loss of Species, Co-Occurrence, and Function. *Science*, **339**, 1611–1615.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2003) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, Springer Science & Business Media, New York.
- Byers, D.L. (2017) Studying Plant-Pollinator Interactions in a Changing Climate: A Review. *Applications in Plant Sciences*, **5**, 1700012.
- Calabuig, I. (2000) *Solitary bees and bumblebees in a Danish agricultural landscape*, University of Copenhagen, Copenhagen, Denmark.
- Cameron, S.A., Lozier, J.D., Strange, J.P., Koch, J.B., Cordes, N., Solter, L.F. & Griswold, T.L. (2011) Patterns of widespread decline in North American bumble bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 662–667.
- Cane, J.H. (2008) A native ground-nesting bee (*Nomia melanderi*) sustainably managed to pollinate alfalfa across an intensively agricultural landscape. *Apidologie*, **39**, 315–323.
- Carré, G., Roche, P., Chifflet, R., Morison, N., Bommarco, R., Harrison-Cripps, J., Krewenka, K., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Rodet, G., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Szentgyorgyi, H., Tscheulin, T., Westphal, C., Woyciechowski, M. & Vaissiere, B.E. (2009) Landscape context and habitat type as drivers of bee diversity in European annual crops. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **133**, 40–47.
- Carrié, R., Andrieu, E., Ouin, A. & Steffan-Dewenter, I. (2017) Interactive effects of landscape-wide intensity of farming practices and landscape complexity on wild bee diversity. *Landscape Ecology*, [In Press].
- Carruthers, J.M., Cook, S.M., Wright, G.A., Osborne, J.L., Clark, S.J., Swain, J.L. & Houghton, A.J. (2017) Oilseed rape (*Brassica napus*) as a resource for farmland insect pollinators: quantifying floral traits in conventional varieties and breeding systems. *Global Change Biology Bioenergy*, **9**, 1370–1379.
- Cartar, R.V. & Real, L.A. (1997) Habitat structure and animal movement: the behaviour of bumble bees in uniform and random spatial resource distributions. *Oecologia*, **112**, 430–434.
- Caruso, C.M. (1999) Pollination of *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae): Effects of intra- vs. interspecific competition. *American Journal of Botany*, **86**, 663–668.
- Carvalho, L.G., Biesmeijer, J.C., Benadi, G., Fruend, J., Stang, M., Bartomeus, I., Kaiser-Bunbury, C.N., Baude, M., Gomes, S.I.F., Merckx, V., Baldock, K.C.R., Bennett, A.T.D., Boada, R., Bommarco, R., Cartar, R., Chacoff, N., Danhardt, J., Dicks, L.V., Dormann, C.F., Ekroos, J., Henson, K.S.E., Holzschuh, A., Junker, R.R., Lopezaraiza-Mikel, M., Memmott, J., Montero-Castano, A., Nelson, I.L., Petanidou, T., Power, E.F., Rundlof, M., Smith, H.G., Stout, J.C., Temitope, K., Tscharncke, T., Tscheulin, T., Vila, M. & Kunin, W.E. (2014) The potential for indirect effects between co-flowering plants via shared pollinators depends on resource abundance, accessibility and relatedness. *Ecology Letters*, **17**, 1389–1399.
- Carvalho, L.G., Kunin, W.E., Keil, P., Aguirre-Gutierrez, J., Ellis, W.N., Fox, R., Groom, Q., Hennekens, S., Van Landuyt, W., Maes, D., Van de Meutter, F., Michez, D., Rasmont, P., Ode, B., Potts, S.G., Reemer, M., Roberts, S.P.M., Schaminee, J., WallisDeVries, M.F. & Biesmeijer, J.C. (2013) Species richness declines and biotic homogenisation have slowed down for NW-European pollinators and plants. *Ecology Letters*, **16**, 870–878.

- Carvalho, L.G., Seymour, C.L., Veldtman, R. & Nicolson, S.W. (2010) Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 810–820.
- Carvell, C. (2002) Habitat use and conservation of bumblebees (*Bombus* spp.) under different grassland management regimes. *Biological Conservation*, **103**, 33–49.
- Carvell, C., Bourke, A.F.G., Osborne, J.L. & Heard, M.S. (2015) Effects of an agri-environment scheme on bumblebee reproduction at local and landscape scales. *Basic and Applied Ecology*, **16**, 519–530.
- Chacoff, N.P. & Aizen, M.A. (2006) Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 18–27.
- Chagnon, M., Gingras, J. & Deoliveira, D. (1993) Complementary Aspects of Strawberry Pollination by Honey and Indigenous Bees (hymenoptera). *Journal of Economic Entomology*, **86**, 416–420.
- Chevalier-Gérard, C., Denis, J.B. & Meynard, J.M. (1994) Perte de rendement due aux maladies cryptogamiques sur blé tendre d'hiver. Construction et validation d'un modèle de l'effet du système de culture. *Agronomie*, **14**, 305–318.
- Cole, L.J., Brocklehurst, S., Robertson, D., Harrison, W. & McCracken, D.I. (2015) Riparian buffer strips: Their role in the conservation of insect pollinators in intensive grassland systems. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **211**, 207–220.
- Colin, M. & Belzunces, L. (1992) Evidence of Synergy Between Prochloraz and Deltamethrin in *Apis-Mellifera* L - a Convenient Biological Approach. *Pesticide Science*, **36**, 115–119.
- Colla, S.R., Otterstatter, M.C., Gegear, R.J. & Thomson, J.D. (2006) Plight of the bumble bee: Pathogen spillover from commercial to wild populations. *Biological Conservation*, **129**, 461–467.
- Colla, S.R. & Packer, L. (2008) Evidence for decline in eastern North American bumblebees (Hymenoptera : Apidae), with special focus on *Bombus affinis* Cresson. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 1379–1391.
- Connell, J. (1978) Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs - High Diversity of Trees and Corals Is Maintained Only in a Non-Equilibrium State. *Science*, **199**, 1302–1310.
- Cord, A.F., Bartkowski, B., Beckmann, M., Dittrich, A., Hermans-Neumann, K., Kaim, A., Lienhoop, N., Locher-Krause, K., Priess, J., Schröter-Schlaack, C., Schwarz, N., Seppelt, R., Strauch, M., Václavík, T. & Volk, M. (2017) Towards systematic analyses of ecosystem service trade-offs and synergies: Main concepts, methods and the road ahead. *Ecosystem Services*, [In Press].
- Costanza, R., d'Arge, R., deGroot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P. & vandenBelt, M. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387**, 253–260.
- Cousins, S.A.O. (2009) Landscape history and soil properties affect grassland decline and plant species richness in rural landscapes. *Biological Conservation*, **142**, 2752–2758.
- Couvillon, M.J. & Dornhaus, A. (2009) Location, location, location: larvae position inside the nest is correlated with adult body size in worker bumble-bees (*Bombus impatiens*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **276**, 2411–2418.
- Cresswell, J.E. (2000) A comparison of bumblebees' movements in uniform and aggregated distributions of their forage plant. *Ecological Entomology*, **25**, 19–25.

- Cussans, J., Goulson, D., Sanderson, R., Goffe, L., Darvill, B. & Osborne, J.L. (2010) Two Bee-Pollinated Plant Species Show Higher Seed Production when Grown in Gardens Compared to Arable Farmland. *Plos One*, **5**, e11753.
- Dafni, A., Bernhardt, P., Shmida, A., Ivri, Y., Greenbaum, S., Otoole, C. & Losito, L. (1990) Red Bowl-Shaped Flowers - Convergence for Beetle Pollination in the Mediterranean Region. *Israel Journal of Botany*, **39**, 81–92.
- Dag, A. & Kammer, Y. (2001) Comparison between the effectiveness of honey bee (*Apis mellifera*) and bumble bee (*Bombus terrestris*) as pollinators of greenhouse sweet pepper (*Capsicum annuum*). *American Bee Journal*, **141**, 447–448.
- Daily, G. (1997) *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems*, Island Press, Washington.
- Dainese, M., Riedinger, V., Holzschuh, A., Kleijn, D., Scheper, J. & Steffan-Dewenter, I. (2017) Managing trap-nesting bees as crop pollinators: spatiotemporal effects of floral resources and antagonists. *Journal of Applied Ecology*, [In Press].
- Decourtye, A., Devillers, J., Cluzeau, S., Charreton, M. & Pham-Delegue, M.H. (2004) Effects of imidacloprid and deltamethrin on associative learning in honeybees under semi-field and laboratory conditions. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **57**, 410–419.
- Desneux, N., Decourtye, A. & Delpuech, J.-M. (2007) The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annual Review of Entomology*, **52**, 81–106.
- Devillers, J., Decourtye, A., Budzinski, H., Pham-Delegue, M.H., Cluzeau, S. & Maurin, G. (2003) Comparative toxicity and hazards of pesticides to APIS and non-APIS bees. A chemometrical study. *Sar and Qsar in Environmental Research*, **14**, 389–403.
- Diaz-Forero, I., Kuusemets, V., Maend, M., Liivamaegi, A., Kaart, T. & Luig, J. (2013) Influence of local and landscape factors on bumblebees in semi-natural meadows: a multiple-scale study in a forested landscape. *Journal of Insect Conservation*, **17**, 113–125.
- Diekötter, T., Kadoya, T., Peter, F., Wolters, V. & Jauker, F. (2010) Oilseed rape crops distort plant-pollinator interactions. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 209–214.
- Diekötter, T., Peter, F., Jauker, B., Wolters, V. & Jauker, F. (2014) Mass-flowering crops increase richness of cavity-nesting bees and wasps in modern agro-ecosystems. *Global Change Biology Bioenergy*, **6**, 219–226.
- Dieringer, G., Cabrera, L., Lara, M., Loya, L. & Reyes-Castillo, P. (1999) Beetle pollination and floral thermogenicity in *Magnolia tamaulipana* (Magnoliaceae). *International Journal of Plant Sciences*, **160**, 64–71.
- Donald, P.F., Green, R.E. & Heath, M.F. (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **268**, 25–29.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carre, G., Garcia Marquez, J.R., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitao, P.J., Muenkemueller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schroeder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D. & Lautenbach, S. (2013) Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, **36**, 27–46.
- Dray, S. & Dufour, A.-B. (2007) The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1–20.
- Droege, S., Tepedino, V.J., Lebuhn, G., Link, W., Minckley, R.L., Chen, Q. & Conrad, C. (2010) Spatial patterns of bee captures in North American bowl trapping surveys. *Insect Conservation and Diversity*, **3**, 15–23.
- Dupont, Y.L., Damgaard, C. & Simonsen, V. (2011) Quantitative Historical Change in Bumblebee (*Bombus* spp.) Assemblages of Red Clover Fields. *Plos One*, **6**, e25172.

- Ebeling, A., Klein, A.-M., Schumacher, J., Weisser, W.W. & Tschardtke, T. (2008) How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits? *Oikos*, **117**, 1808–1815.
- Ecophyto (2009) *Vers des systèmes de culture économes en produits phytosanitaires. Tome II: Analyse comparative de différents systèmes en grandes cultures.*, INRA, Paris.
- EFESE (2017) *Evaluation Française des Ecosystèmes et des Services Ecosystémiques (EFESE) : rapport intermédiaire*, INRA, Paris.
- Eickwort, G.C., Eickwort, J.M., Gordon, J. & Eickwort, M.A. (1996) Solitary behavior in a high altitude population of the social sweat bee *Halictus rubicundus* (Hymenoptera: Halictidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **38**, 227–233.
- Ekroos, J., Jakobsson, A., Wideen, J., Herbertsson, L., Rundlof, M. & Smith, H.G. (2015) Effects of landscape composition and configuration on pollination in a native herb: a field experiment. *Oecologia*, **179**, 509–518.
- Ekroos, J., Rundlof, M. & Smith, H.G. (2013) Trait-dependent responses of flower-visiting insects to distance to semi-natural grasslands and landscape heterogeneity. *Landscape Ecology*, **28**, 1283–1292.
- Elbgami, T., Kunin, W.E., Hughes, W.O.H. & Biesmeijer, J.C. (2014) The effect of proximity to a honeybee apiary on bumblebee colony fitness, development, and performance. *Apidologie*, **45**, 504–513.
- FAO (1948) *La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture*, Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture, Rome.
- FAO (1951) *La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture*, Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture, Rome.
- FAOSTAT (2016) Statistical databases. *Food and Agriculture Organization of the United Nations*.
- Fausser-Misslin, A., Sadd, B.M., Neumann, P. & Sandrock, C. (2014) Influence of combined pesticide and parasite exposure on bumblebee colony traits in the laboratory. *Journal of Applied Ecology*, **51**, 450–459.
- Fedoroff, E., Ponge, J.F., Dubs, F., Fernandez-Gonzalez, F. & Lavelle, P. (2005) Small-scale response of plant species to land-use intensification. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **105**, 283–290.
- Fenster, C.B., Armbruster, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R. & Thomson, J.D. (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **35**, 375–403.
- Fernandes, M.E.S., Alves, F.M., Pereira, R.C., Aquino, L.A., Fernandes, F.L. & Zanuncio, J.C. (2016) Lethal and sublethal effects of seven insecticides on three beneficial insects in laboratory assays and field trials. *Chemosphere*, **156**, 45–55.
- Fischer, M. & Stöcklin, J. (1997) Local extinctions of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950–1985. *Conservation Biology*, **11**, 727–737.
- Fitter, A.H. & Peat, H.J. (1994) The Ecological Flora Database. *Journal of Ecology*, **82**, 415–425.
- Fitzpatrick, U., Murray, T.E., Paxton, R.J., Breen, J., Cotton, D., Santorum, V. & Brown, M.J.F. (2007) Rarity and decline in bumblebees - A test of causes and correlates in the Irish fauna. *Biological Conservation*, **136**, 185–194.
- Flowerdew, J.R. (1997) *Mammal biodiversity in agricultural habitats. Biodiversity and conservation in agriculture*, pp. 25–40. Kirkwood, R.C., Brighton.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J. & Loreau, M. (2006) Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *Plos Biology*, **4**, 129–135.

- Forman, R. (1995) Some General-Principles of Landscape and Regional Ecology. *Landscape Ecology*, **10**, 133–142.
- Forman, R.T. & Godron, M. (1986) *Landscape ecology*, Wiley and sons, New York.
- Fornoff, F., Klein, A.-M., Hartig, F., Benadi, G., Venjakob, C., Schaefer, H.M. & Ebeling, A. (2017) Functional flower traits and their diversity drive pollinator visitation. *Oikos*, [In Press].
- Fortel, L., Henry, M., Guilbaud, L., Guirao, A.L., Kuhlmann, M., Mouret, H., Rollin, O. & Vaissiere, B.E. (2014) Decreasing Abundance, Increasing Diversity and Changing Structure of the Wild Bee Community (Hymenoptera: Anthophila) along an Urbanization Gradient. *Plos One*, **9**, e104679.
- Forup, M.L. & Memmott, J. (2005) The relationship between the abundances of bumblebees and honeybees in a native habitat. *Ecological Entomology*, **30**, 47–57.
- Fox, J. & Weisberg, S. (2010) *An R Companion to Applied Regression*, 2nd Edition. Sage, Thousand Oaks.
- Franzén, M. & Öckinger, E. (2012) Climate-driven changes in pollinator assemblages during the last 60 years in an Arctic mountain region in Northern Scandinavia. *Journal of Insect Conservation*, **16**, 227–238.
- Free, J.B. & Butler, C.G. (1959) *Bumblebees*, Collins, London.
- Fründ, J., Dormann, C.F., Holzschuh, A. & Tschardtke, T. (2013) Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology*, **94**, 2042–2054.
- Fu, B.-J., Su, C.-H., Wei, Y.-P., Willett, I.R., Lü, Y.-H. & Liu, G.-H. (2011) Double counting in ecosystem services valuation: causes and countermeasures. *Ecological research*, **26**, 1–14.
- Fuller, R. (1987) The Changing Extent and Conservation Interest of Lowland Grasslands in England and Wales - a Review of Grassland Surveys 1930-84. *Biological Conservation*, **40**, 281–300.
- Fuller, R.J., Gregory, R.D., Gibbons, D.W., Marchant, J.H., Wilson, J.D., Baillie, S.R. & Carter, N. (1995) Population Declines and Range Contractions among Lowland Farmland Birds in Britain. *Conservation Biology*, **9**, 1425–1441.
- Gabriel, D., Sait, S.M., Hodgson, J.A., Schmutz, U., Kunin, W.E. & Benton, T.G. (2010) Scale matters: the impact of organic farming on biodiversity at different spatial scales. *Ecology letters*, **13**, 858–869.
- Gabriel, D. & Tschardtke, T. (2007) Insect pollinated plants benefit from organic farming. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **118**, 43–48.
- Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J. & Vaissiere, B.E. (2009) Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, **68**, 810–821.
- Garcia, M.B., Antor, R.J. & Espadaler, X. (1995) Ant pollination of the palaeoendemic dioecious *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae). *Plant Systematics and Evolution*, **198**, 17–27.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J.M., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Carvalheiro, L.G., Chacoff, N.P., Dudenhoeffer, J.H., Greenleaf, S.S., Holzschuh, A., Isaacs, R., Krewenka, K., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Morandin, L.A., Potts, S.G., Ricketts, T.H., Szentgyörgyi, H., Viana, B.F., Westphal, C., Winfree, R. & Klein, A.M. (2011) Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology Letters*, **14**, 1062–1072.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Kremen, C., Carvalheiro, L.G., Harder, L.D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N.P., Dudenhoeffer, J.H., Freitas, B.M.,

- Ghazoul, J., Greenleaf, S., Hipolito, J., Holzschuh, A., Howlett, B., Isaacs, R., Javorek, S.K., Kennedy, C.M., Krewenka, K.M., Krishnan, S., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Motzke, I., Munyuli, T., Nault, B.A., Otieno, M., Petersen, J., Pisanty, G., Potts, S.G., Rader, R., Ricketts, T.H., Rundlof, M., Seymour, C.L., Schueepp, C., Szentgyoergyi, H., Taki, H., Tscharntke, T., Vergara, C.H., Viana, B.F., Wanger, T.C., Westphal, C., Williams, N. & Klein, A.M. (2013) Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science*, **339**, 1608–1611.
- Garratt, M.P., Senapathi, D., Coston, D.J., Mortimer, S.R. & Potts, S.G. (2017) The benefits of hedgerows for pollinators and natural enemies depends on hedge quality and landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **247**, 363–370.
- Gathmann, A. & Tscharntke, T. (2002) Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 757–764.
- Gebhardt, M. & Röhr, G. (1987) Zur Bionomie der Sandbiene *Andrena clarkella* (Kirby), *A. cineraria* (L.), *A. fuscipes* (Kirby) und ihrer Kuckucksbienen (Hymenoptera: Apoidea). *Drosophila*, **87**, 89–114.
- Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., Henry, M., Ropars, L., Rollin, O., Thébault, E. & Vereecken, N.J. (2017) Chapter Four-Massively Introduced Managed Species and Their Consequences for Plant–Pollinator Interactions. *Advances in Ecological Research*, **57**, 147–199.
- Geslin, B., Oddie, M., Folschweiller, M., Legras, G., Seymour, C.L., van Veen, F.J.F. & Thebault, E. (2016) Spatiotemporal changes in flying insect abundance and their functional diversity as a function of distance to natural habitats in a mass flowering crop. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **229**, 21–29.
- Ghazoul, J. (2005) Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 367–373.
- Gibernau, M., Barabe, D., Cerdan, P. & Dejean, A. (1999) Beetle pollination of *Philodendron solimoesense* (Araceae) in French Guiana. *International Journal of Plant Sciences*, **160**, 1135–1143.
- Gibson, M.R., Richardson, D.M. & Pauw, A. (2012) Can floral traits predict an invasive plant's impact on native plant–pollinator communities? *Journal of Ecology*, **100**, 1216–1223.
- Gill, R.J., Ramos-Rodriguez, O. & Raine, N.E. (2012) Combined pesticide exposure severely affects individual- and colony-level traits in bees. *Nature*, **491**, 105–119.
- Gomez, J. & Zamora, R. (1992) Pollination by Ants - Consequences of the Quantitative Effects on a Mutualistic System. *Oecologia*, **91**, 410–418.
- González-Varo, J.P., Biesmeijer, J.C., Bommarco, R., Potts, S.G., Schweiger, O., Smith, H.G., Steffan-Dewenter, I., Szentgyoergyi, H., Woyciechowski, M. & Vila, M. (2013) Combined effects of global change pressures on animal-mediated pollination. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 524–530.
- Gorenflo, A., Diekötter, T., van Kleunen, M., Wolters, V. & Jauker, F. (2017) Contrasting Pollination Efficiency and Effectiveness among Flower Visitors of *Malva Sylvestris*, *Borago Officinalis* and *Onobrychis Viciifolia*. *Journal of Pollination Ecology*, **21**, 62–70.
- Gottsberger, G. (1989) Beetle Pollination and Flowering Rhythm of *Annona* Spp (annonaceae) in Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, **167**, 165–187.
- Goulson, D. (2010) *Bumblebees: Behaviour, Ecology, and Conservation*, Oxford University Press, Oxford.
- Goulson, D. & Hughes, W.O.H. (2015) Mitigating the anthropogenic spread of bee parasites to protect wild pollinators. *Biological Conservation*, **191**, 10–19.

- Goulson, D., Lye, G.C. & Darvill, B. (2008) Decline and conservation of bumble bees. *Annual Review of Entomology*, **53**, 191–208.
- Goulson, D., Nicholls, E., Botias, C. & Rotheray, E.L. (2015) Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, **347**, 1255–1257.
- Goulson, D., Peat, J., Stout, J.C., Tucker, J., Darvill, B., Derwent, L.C. & Hughes, W.O.H. (2002) Can alloethism in workers of the bumblebee, *Bombus terrestris*, be explained in terms of foraging efficiency? *Animal Behaviour*, **64**, 123–130.
- Graystock, P., Blane, E.J., McFrederick, Q.S., Goulson, D. & Hughes, W.O.H. (2016) Do managed bees drive parasite spread and emergence in wild bees? *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, **5**, 64–75.
- Green, R.E., Cornell, S.J., Scharlemann, J.P.W. & Balmford, A. (2005) Farming and the fate of wild nature. *Science*, **307**, 550–555.
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R. & Kremen, C. (2007) Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, **153**, 589–596.
- Grixti, J.C., Wong, L.T., Cameron, S.A. & Favret, C. (2009) Decline of bumble bees (*Bombus*) in the North American Midwest. *Biological Conservation*, **142**, 75–84.
- Hadley, A.S. & Betts, M.G. (2012) The effects of landscape fragmentation on pollination dynamics: absence of evidence not evidence of absence. *Biological Reviews*, **87**, 526–544.
- Haenke, S., Kovács-Hostyánszki, A., Fründ, J., Batáry, P., Jauker, B., Tschardt, T. & Holzschuh, A. (2014) Landscape configuration of crops and hedgerows drives local syrphid fly abundance. *Journal of applied ecology*, **51**, 505–513.
- Hanley, M.E., Franco, M., Dean, C.E., Franklin, E.L., Harris, H.R., Haynes, A.G., Rapson, S.R., Rowse, G., Thomas, K.C., Waterhouse, B.R. & Knight, M.E. (2011) Increased bumblebee abundance along the margins of a mass flowering crop: evidence for pollinator spill-over. *Oikos*, **120**, 1618–1624.
- Hannon, L.E. & Sisk, T.D. (2009) Hedgerows in an agri-natural landscape: Potential habitat value for native bees. *Biological Conservation*, **142**, 2140–2154.
- Hansen, L.M. (2003) A model for determination of the numbers of pollen beetles (*Meligethes aeneus* F.) (Col., Nitidulidae) per plant in oil-seed rape crops (*Brassica napus* L.) by estimating the percentage of plants attacked by pollen beetles. *Journal of applied entomology*, **127**, 163–166.
- Hanski, I. (1994) A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *Journal of Animal Ecology*, **63**, 151–162.
- Hanski, I. & Ovaskainen, O. (2000) The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, **404**, 755–758.
- Hartig, F. (2017) DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models.
- Hatfield, R.G. & LeBuhn, G. (2007) Patch and landscape factors shape community assemblage of bumble bees, *Bombus* spp. (Hymenoptera : Apidae), in montane meadows. *Biological Conservation*, **139**, 150–158.
- Hegland, S.J., Nielsen, A., Lazaro, A., Bjerknes, A.-L. & Totland, O. (2009) How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters*, **12**, 184–195.
- Hegland, S.J. & Totland, O. (2005) Relationships between species' floral traits and pollinator visitation in a temperate grassland. *Oecologia*, **145**, 586–594.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.-P., Van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V. & Bugter, R. (2007) How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of

- total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 340–351.
- Henry, M., Beguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J.-F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S. & Decourtye, A. (2012) A Common Pesticide Decreases Foraging Success and Survival in Honey Bees. *Science*, **336**, 348–350.
- Henry, M., Cerrutti, N., Aupinel, P., Decourtye, A., Gayrard, M., Odoux, J.-F., Pissard, A., Ruger, C. & Bretagnolle, V. (2015) Reconciling laboratory and field assessments of neonicotinoid toxicity to honeybees. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **282**, 20152110.
- Herbertsson, L., Lindström, S.A., Rundlöf, M., Bommarco, R. & Smith, H.G. (2016) Competition between managed honeybees and wild bumblebees depends on landscape context. *Basic and Applied Ecology*, **17**, 609–616.
- Herrmann, F., Westphal, C., Moritz, R.F.A. & Steffan-Dewenter, I. (2007) Genetic diversity and mass resources promote colony size and forager densities of a social bee (*Bombus pascuorum*) in agricultural landscapes. *Molecular Ecology*, **16**, 1167–1178.
- Herron-Sweet, C.R., Lehnhoff, E.A., Burkle, L.A., Littlefield, J.L. & Mangold, J.M. (2016) Temporal- and density-dependent impacts of an invasive plant on pollinators and pollination services to a native plant. *Ecosphere*, **7**, e01233.
- Herzberg, R. & Pearson, J.A. (2001) *The guide to Iowa's state preserves*, University of Iowa Press. Iowa city.
- Herzog, F., Steiner, B., Bailey, D., Baudry, J., Billeter, R., Bukacek, R., De Blust, G., De Cock, R., Dirksen, J., Dormann, C.F., De Filippi, R., Frossard, E., Liira, J., Schmidt, T., Stockli, R., Thenail, C., van Wingerden, W. & Bugter, R. (2006) Assessing the intensity of temperate European agriculture at the landscape scale. *European Journal of Agronomy*, **24**, 165–181.
- Hevia, V., Carmona, C.P., Azcarate, F.M., Torralba, M., Alcorlo, P., Arino, R., Lozano, J., Castro-Cobo, S. & Gonzalez, J.A. (2016) Effects of land use on taxonomic and functional diversity: a cross-taxon analysis in a Mediterranean landscape. *Oecologia*, **181**, 959–970.
- Hickman, J.C. (1974) Pollination by ants: a low-energy system. *Science*, **184**, 1290–1292.
- Higes, M., Martin, R. & Meana, A. (2006) *Nosema ceranae*, a new microsporidian parasite in honeybees in Europe. *Journal of Invertebrate Pathology*, **92**, 93–95.
- Hladik, M.L., Vandever, M. & Smalling, K.L. (2016) Exposure of native bees foraging in an agricultural landscape to current-use pesticides. *Science of the Total Environment*, **542**, 469–477.
- Hoehn, P., Tschardtke, T., Tylianakis, J.M. & Steffan-Dewenter, I. (2008) Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 2283–2291.
- Holzschuh, A., Dainese, M., Gonzalez-Varo, J.P., Mudri-Stojnic, S., Riedinger, V., Rundlof, M., Scheper, J., Wickens, J.B., Wickens, V.J., Bommarco, R., Kleijn, D., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Smith, H.G., Vila, M., Vujic, A. & Steffan-Dewenter, I. (2016) Mass-flowering crops dilute pollinator abundance in agricultural landscapes across Europe. *Ecology Letters*, **19**, 1228–1236.
- Holzschuh, A., Dormann, C.F., Tschardtke, T. & Steffan-Dewenter, I. (2011) Expansion of mass-flowering crops leads to transient pollinator dilution and reduced wild plant pollination. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **278**, 3444–3451.
- Holzschuh, A., Dormann, C.F., Tschardtke, T. & Steffan-Dewenter, I. (2013) Mass-flowering crops enhance wild bee abundance. *Oecologia*, **172**, 477–484.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (2008) Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. *Oikos*, **117**, 354–361.

- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (2010) How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *Journal of Animal Ecology*, **79**, 491–500.
- Hoover, S.E.R., Ladley, J.J., Shchepetkina, A.A., Tisch, M., Giese, S.P. & Tylianakis, J.M. (2012) Warming, CO₂, and nitrogen deposition interactively affect a plant-pollinator mutualism. *Ecology Letters*, **15**, 227–234.
- Hopfenmüller, S., Steffan-Dewenter, I. & Holzschuh, A. (2014) Trait-Specific Responses of Wild Bee Communities to Landscape Composition, Configuration and Local Factors. *Plos One*, **9**, e104439.
- Howard, D.C., Watkins, J.W., Clarke, R.T., Barnett, C.L. & Stark, G.J. (2003) Estimating the extent and change in broad habitats in Great Britain. *Journal of Environmental Management*, **67**, 219–227.
- Hoyle, M., Hayter, K. & Cresswell, J.E. (2007) Effect of pollinator abundance on self-fertilization and gene flow: Application to GM canola. *Ecological Applications*, **17**, 2123–2135.
- Hudewenz, A. & Klein, A.-M. (2013) Competition between honey bees and wild bees and the role of nesting resources in a nature reserve. *Journal of Insect Conservation*, **17**, 1275–1283.
- Hudewenz, A., Klein, A.-M., Scherber, C., Stanke, L., Tschardtke, T., Vogel, A., Weigelt, A., Weisser, W.W. & Ebeling, A. (2012) Herbivore and pollinator responses to grassland management intensity along experimental changes in plant species richness. *Biological Conservation*, **150**, 42–52.
- Inoue, M.N., Yokoyama, J. & Washitani, I. (2008) Displacement of Japanese native bumblebees by the recently introduced *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera : Apidae). *Journal of Insect Conservation*, **12**, 135–146.
- Inouye, D.W., Saavedra, F. & Lee-Yang, W. (2003) Environmental influences on the phenology and abundance of flowering by *Androsace septentrionalis* (Primulaceae). *American Journal of Botany*, **90**, 905–910.
- Isbell, F., Reich, P.B., Tilman, D., Hobbie, S.E., Polasky, S. & Binder, S. (2013) Nutrient enrichment, biodiversity loss, and consequent declines in ecosystem productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **110**, 11911–11916.
- Jakobsson, A. & Ågren, J. (2014) Distance to semi-natural grassland influences seed production of insect-pollinated herbs. *Oecologia*, **175**, 199–208.
- Jauker, B., Krauss, J., Jauker, F. & Steffan-Dewenter, I. (2013) Linking life history traits to pollinator loss in fragmented calcareous grasslands. *Landscape Ecology*, **28**, 107–120.
- Jauker, F., Bondarenko, B., Becker, H.C. & Steffan-Dewenter, I. (2012a) Pollination efficiency of wild bees and hoverflies provided to oilseed rape. *Agricultural and Forest Entomology*, **14**, 81–87.
- Jauker, F., Peter, F., Wolters, V. & Diekötter, T. (2012b) Early reproductive benefits of mass-flowering crops to the solitary bee *Osmia rufa* outbalance post-flowering disadvantages. *Basic and Applied Ecology*, **13**, 268–276.
- Jauker, F., Speckmann, M. & Wolters, V. (2016) Intra-specific body size determines pollination effectiveness. *Basic and Applied Ecology*, **17**, 714–719.
- Javorek, S.K., Mackenzie, K.E. & Vander Kloet, S.P. (2002) Comparative pollination effectiveness among bees (Hymenoptera : Apoidea) on lowbush blueberry (Ericaceae : *Vaccinium angustifolium*). *Annals of the Entomological Society of America*, **95**, 345–351.
- Johnson, R.M., Dahlgren, L., Siegfried, B.D. & Ellis, M.D. (2013) Acaricide, Fungicide and Drug Interactions in Honey Bees (*Apis mellifera*). *Plos One*, **8**, e54092.

- Jönsson, A.M., Ekroos, J., Danhardt, J., Andersson, G.K.S., Olsson, O. & Smith, H.G. (2015) Sown flower strips in southern Sweden increase abundances of wild bees and hoverflies in the wider landscape. *Biological Conservation*, **184**, 51–58.
- Julier, H.E. & Roulston, T.H. (2009) Wild Bee Abundance and Pollination Service in Cultivated Pumpkins: Farm Management, Nesting Behavior and Landscape Effects. *Journal of Economic Entomology*, **102**, 563–573.
- Junker, R.R., Bluethgen, N. & Keller, A. (2015) Functional and phylogenetic diversity of plant communities differently affect the structure of flower-visitor interactions and reveal convergences in floral traits. *Evolutionary Ecology*, **29**, 437–450.
- Junker, R.R., Blüthgen, N., Brehm, T., Binkenstein, J., Paulus, J., Martin Schaefer, H. & Stang, M. (2013) Specialization on traits as basis for the niche-breadth of flower visitors and as structuring mechanism of ecological networks. *Functional Ecology*, **27**, 329–341.
- Kandori, I. (2002) Diverse visitors with various pollinator importance and temporal change in the important pollinators of *Geranium thunbergii* (Geraniaceae). *Ecological Research*, **17**, 283–294.
- Kandziora, M., Burkhard, B. & Müller, F. (2013) Interactions of ecosystem properties, ecosystem integrity and ecosystem service indicators—A theoretical matrix exercise. *Ecological Indicators*, **28**, 54–78.
- Kennedy, C.M., Lonsdorf, E., Neel, M.C., Williams, N.M., Ricketts, T.H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A.L., Cariveau, D., Carvalheiro, L.G., Chacoff, N.P., Cunningham, S.A., Danforth, B.N., Dudenhoefter, J.-H., Elle, E., Gaines, H.R., Garibaldi, L.A., Gratton, C., Holzschuh, A., Isaacs, R., Javorek, S.K., Jha, S., Klein, A.M., Krewenka, K., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Morandin, L., Neame, L.A., Otieno, M., Park, M., Potts, S.G., Rundlof, M., Saez, A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Viana, B.F., Westphal, C., Wilson, J.K., Greenleaf, S.S. & Kremen, C. (2013) A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters*, **16**, 584–599.
- Kerr, J.T., Pindar, A., Galpern, P., Packer, L., Potts, S.G., Roberts, S.M., Rasmont, P., Schweiger, O., Colla, S.R., Richardson, L.L., Wagner, D.L., Gall, L.F., Sikes, D.S. & Pantoja, A. (2015) Climate change impacts on bumblebees converge across continents. *Science*, **349**, 177–180.
- Kessler, S.C., Tiedeken, E.J., Simcock, K.L., Derveau, S., Mitchell, J., Softley, S., Stout, J.C. & Wright, G.A. (2015) Bees prefer foods containing neonicotinoid pesticides. *Nature*, **521**, 74–76.
- Kim, J., Williams, N. & Kremen, C. (2006) Effects of cultivation and proximity to natural habitat on ground-nesting native bees in California sunflower fields. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **79**, 309–320.
- King, C., Ballantyne, G. & Willmer, P.G. (2013) Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 811–818.
- Kjellberg, F., Jousset, E., Bronstein, J.L., Patel, A., Yokoyama, J. & Rasplus, J.Y. (2001) Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **268**, 1113–1121.
- Kleijn, D., Kohler, F., Baldi, A., Batary, P., Concepcion, E.D., Clough, Y., Diaz, M., Gabriel, D., Holzschuh, A., Knop, E., Kovacs, A., Marshall, E.J.P., Tschernitz, T. & Verhulst, J. (2009) On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **276**, 903–909.

- Kleijn, D. & van Langevelde, F. (2006) Interacting effects of landscape context and habitat quality on flower visiting insects in agricultural landscapes. *Basic and Applied Ecology*, **7**, 201–214.
- Kleijn, D., Winfree, R., Bartomeus, I., Carvalheiro, L.G., Henry, M., Isaacs, R., Klein, A.-M., Kremen, C., M'Gonigle, L.K., Rader, R., Ricketts, T.H., Williams, N.M., Adamson, N.L., Ascher, J.S., Baldi, A., Batary, P., Benjamin, F., Biesmeijer, J.C., Blitzer, E.J., Bommarco, R., Brand, M.R., Bretagnolle, V., Button, L., Cariveau, D.P., Chifflet, R., Colville, J.F., Danforth, B.N., Elle, E., Garratt, M.P.D., Herzog, F., Holzschuh, A., Howlett, B.G., Jauker, F., Jha, S., Knop, E., Krewenka, K.M., Le Feon, V., Mandelik, Y., May, E.A., Park, M.G., Pisanty, G., Reemer, M., Riedinger, V., Rollin, O., Rundlof, M., Sardinas, H.S., Scheper, J., Sciligo, A.R., Smith, H.G., Steffan-Dewenter, I., Thorp, R., Tscharnkte, T., Verhulst, J., Viana, B.F., Vaissiere, B.E., Veldtman, R., Westphal, C. & Potts, S.G. (2015) Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nature Communications*, **6**, 7414.
- Klein, A.M., Steffan-Dewenter, I. & Tscharnkte, T. (2003) Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **270**, 955–961.
- Klein, A.-M., Vaissiere, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C. & Tscharnkte, T. (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 303–313.
- Klostermeyer, E.C., Mech Jr, S.J. & Rasmussen, W.B. (1973) Sex and weight of *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae) progeny associated with provision weights. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **46**, 536–548.
- Knight, T.M., Steets, J.A., Vamosi, J.C., Mazer, S.J., Burd, M., Campbell, D.R., Dudash, M.R., Johnston, M.O., Mitchell, R.J. & Ashman, T.L. (2005) *Pollen limitation of plant reproduction: Pattern and process. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, pp. 467–497. Annual Reviews, Palo Alto.
- Kovács-Hostyánszki, A., Batary, P. & Baldi, A. (2011) Local and landscape effects on bee communities of Hungarian winter cereal fields. *Agricultural and Forest Entomology*, **13**, 59–66.
- Kovács-Hostyánszki, A., Haenke, S., Batary, P., Jauker, B., Baldi, A., Tscharnkte, T. & Holzschuh, A. (2013) Contrasting effects of mass-flowering crops on bee pollination of hedge plants at different spatial and temporal scales. *Ecological Applications*, **23**, 1938–1946.
- Kremen, C. & M'Gonigle, L.K. (2015) Small-scale restoration in intensive agricultural landscapes supports more specialized and less mobile pollinator species. *Journal of Applied Ecology*, **52**, 602–610.
- Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S.G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vazquez, D.P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E.E., Greenleaf, S.S., Keitt, T.H., Klein, A.-M., Regetz, J. & Ricketts, T.H. (2007) Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, **10**, 299–314.
- Kühn, I., Durka, W. & Klotz, S. (2004) BiolFlor - a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distributions*, **10**, 363–365.
- Ladurner, E., Bosch, J., Kemp, W.P. & Maini, S. (2005) Assessing delayed and acute toxicity of five formulated fungicides to *Osmia lignaria* Say and *Apis mellifera*. *Apidologie*, **36**, 449–460.

- Lautenbach, S., Seppelt, R., Liebscher, J. & Dormann, C.F. (2012) Spatial and Temporal Trends of Global Pollination Benefit. *Plos One*, **7**, e35954.
- Le Conte, Y., Ellis, M. & Ritter, W. (2010) Varroa mites and honey bee health: can Varroa explain part of the colony losses? *Apidologie*, **41**, 353–363.
- Le Féon, V., Burel, F., Chifflet, R., Henry, M., Ricroch, A., Vaissiere, B.E. & Baudry, J. (2013) Solitary bee abundance and species richness in dynamic agricultural landscapes. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **166**, 94–101.
- Le Féon, V., Schermann-Legionnet, A., Delettre, Y., Aviron, S., Billeter, R., Bugter, R., Hendrickx, F. & Burel, F. (2010) Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: A large scale study in four European countries. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **137**, 143–150.
- Leonhardt, S.D., Gallai, N., Alejandro Garibaldi, L., Kuhlmann, M. & Klein, A.-M. (2013) Economic gain, stability of pollination and bee diversity decrease from southern to northern Europe. *Basic and Applied Ecology*, **14**, 461–471.
- Levine, J.M. & HilleRisLambers, J. (2009) The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, **461**, 254–257.
- Lindström, S.A.M., Herbertsson, L., Rundlof, M., Smith, H.G. & Bommarcol, R. (2016) Large-scale pollination experiment demonstrates the importance of insect pollination in winter oilseed rape. *Oecologia*, **180**, 759–769.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D.A. (2001) Ecology - Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, **294**, 804–808.
- Losey, J.E. & Vaughan, M. (2006) The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience*, **56**, 311–323.
- Lüdecke, D. (2017) sjstats: Statistical Functions for Regression Models.
- Lyytimäki, J., Petersen, L.K., Normander, B. & Bezák, P. (2008) Nature as a nuisance? Ecosystem services and disservices to urban lifestyle. *Environmental sciences*, **5**, 161–172.
- Magrach, A., Holzschuh, A., Bartomeus, I., Riedinger, V., Roberts, S.P., Rundlöf, M., Vujić, A., Wickens, J.B., Wickens, V.J., Bommarco, R., Gonzalez-Varo, J.P., Potts, S.G., Smith, H.G., Steffan-Dewenter, I. & Vilà, M. (2017) Plant–pollinator networks in semi-natural grasslands are resistant to the loss of pollinators during blooming of mass-flowering crops. *Ecography*, **40**, 1–13.
- Mallinger, R.E., Werts, P. & Gratton, C. (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. *Journal of Insect Conservation*, **19**, 999–1010.
- Marini, L., Ockinger, E., Bergman, K.-O., Jauker, B., Krauss, J., Kuussaari, M., Poyry, J., Smith, H.G., Steffan-Dewenter, I. & Bommarco, R. (2014) Contrasting effects of habitat area and connectivity on evenness of pollinator communities. *Ecography*, **37**, 544–551.
- Marrec, R., Badenhauer, I., Bretagnolle, V., Börger, L., Roncoroni, M., Guillon, N. & Gauffre, B. (2015) Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **199**, 282–289.
- Marrero, H.J., Medan, D., Zarlayky, G.E. & Torretta, J.P. (2016) Agricultural land management negatively affects pollination service in Pampean agro-ecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **218**, 28–32.

- Matsumura, C., Yokoyama, J. & Washitani, I. (2004) Invasion status and potential ecological impacts of an invasive alien bumblebee, *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae) naturalized in Southern Hokkaido, Japan. *Global Environmental Research*, **8**, 51–66.
- McGarigal, K., Cushman, S.A. & Ene, E. (2012) *FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps.*, Amherst, Massachusetts.
- Mcgregor, D. (1987) Effect of Plant-Density on Development and Yield of Rapeseed and Its Significance to Recovery from Hail Injury. *Canadian Journal of Plant Science*, **67**, 43–51.
- Meeus, J. (1993) The Transformation of Agricultural Landscapes in Western-Europe. *Science of the Total Environment*, **129**, 171–190.
- Meyer, S., Wesche, K., Krause, B. & Leuschner, C. (2013) Dramatic losses of specialist arable plants in Central Germany since the 1950s/60s-a cross-regional analysis. *Diversity and Distributions*, **19**, 1175–1187.
- Michener, C. & Grimaldi, D. (1988) The Oldest Fossil Bee - Apoid History, Evolutionary Stasis, and Antiquity of Social-Behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **85**, 6424–6426.
- Michener, C.D. (1990) *Reproduction and castes in social halictine bees. Social insects: an evolutionary approach to castes and reproduction*, pp. 77–122. Wolf Engels.
- Michener, C.D. (2007) *The Bees of the World*, 2nd Revised Edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and human well-being: synthesis*, Island Press, Washington.
- Minarro, M. & Prida, E. (2013) Hedgerows surrounding organic apple orchards in north-west Spain: potential to conserve beneficial insects. *Agricultural and Forest Entomology*, **15**, 382–390.
- Mommaerts, V., Reynders, S., Boulet, J., Besard, L., Sterk, G. & Smagghe, G. (2010) Risk assessment for side-effects of neonicotinoids against bumblebees with and without impairing foraging behavior. *Ecotoxicology*, **19**, 207–215.
- Monceau, K., Bonnard, O. & Thiery, D. (2014) *Vespa velutina*: a new invasive predator of honeybees in Europe. *Journal of Pest Science*, **87**, 1–16.
- Morales, C.L. & Aizen, M.A. (2002) Does invasion of exotic plants promote invasion of exotic flower visitors? A case study from the temperate forests of the southern Andes. *Biological Invasions*, **4**, 87–100.
- Morales, C.L. & Traveset, A. (2008) Interspecific pollen transfer: Magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **27**, 221–238.
- Morales, L.C. & Traveset, A. (2009) A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecology Letters*, **12**, 716–728.
- Morandin, L.A. & Winston, M.L. (2006) Pollinators provide economic incentive to preserve natural land in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **116**, 289–292.
- Morandin, L.A. & Winston, M.L. (2005) Wild bee abundance and seed production in conventional, organic, and genetically modified canola. *Ecological Applications*, **15**, 871–881.
- Morandin, L.A., Winston, M.L., Abbott, V.A. & Franklin, M.T. (2007) Can pastureland increase wild bee abundance in agriculturally intense areas? *Basic and Applied Ecology*, **8**, 117–124.
- Moritz, R.F.A., Kraus, F.B., Kryger, P. & Crewe, R.M. (2007) The size of wild honeybee populations (*Apis mellifera*) and its implications for the conservation of honeybees. *Journal of Insect Conservation*, **11**, 391–397.

- Moroń, D., Lenda, M., Skorka, P., Szentgyorgyi, H., Settele, J. & Woyciechowski, M. (2009) Wild pollinator communities are negatively affected by invasion of alien goldenrods in grassland landscapes. *Biological Conservation*, **142**, 1322–1332.
- Morris, W.F. (2003) *Which mutualists are most essential? Buffering of plant reproduction against the extinction of pollinators. The Importance of Species: Perspectives on Expendability and Triage*, pp. 260–280. Peter Kareiva and Simon A. Levin, Princeton.
- Murphy, S.D., Clements, D.R., Belaoussoff, S., Kevan, P.G. & Swanton, C.J. (2006) Promotion of weed species diversity and reduction of weed seedbanks with conservation tillage and crop rotation. *Weed Science*, **54**, 69–77.
- National Research Council (2007) *Status of pollinators in North America*, National Academies Press, Washington.
- Naveh, Z. (2007) Landscape ecology and sustainability. *Landscape Ecology*, **22**, 1437–1440.
- Ne’eman, G., Jürgens, A., Newstrom-Lloyd, L., Potts, S.G. & Dafni, A. (2010) A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. *Biological Reviews*, **85**, 435–451.
- Ne’eman, G., Shavit, O., Shaltiel, L. & Shmida, A. (2006) Foraging by male and female solitary bees with implications for pollination. *Journal of Insect Behavior*, **19**, 383–401.
- Nielsen, A., Dauber, J., Kunin, W.E., Lamborn, E., Jauker, B., Moora, M., Potts, S.G., Reitan, T., Roberts, S., Sober, V., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Stout, J.C., Tscheulin, T., Vaitis, M., Vivarelli, D., Biesmeijer, J.C. & Petanidou, T. (2012) Pollinator community responses to the spatial population structure of wild plants: A pan-European approach. *Basic and Applied Ecology*, **13**, 489–499.
- Nieto, A., Roberts, S.P., Kemp, J., Rasmont, P., Kuhlmann, M., García Criado, M., Biesmeijer, J.C., Bogusch, P., Dathe, H.H., De la Rúa, P., De Meulemeester, T., Dehon, M., Dewulf, A., Ortiz-Sanchez, F.J., Lhomme, P., Pauly, A., Potts, S.G., Praz, C., Quaranta, M., Radchenko, V.G., Scheuchl, E., Smit, J., Straka, J., Terzo, M., Tomozii, B., Window, J. & Michez, D. (2014) *European red list of bees*, Luxembourg.
- Öckinger, E. & Smith, H.G. (2007) Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 50–59.
- Oerke, E.-C. (2006) Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, **144**, 31–43.
- Oldroyd, B.P. (2007) What’s killing American honey Bees? *Plos Biology*, **5**, 1195–1199.
- Ollerton, J., Winfree, R. & Tarrant, S. (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, **120**, 321–326.
- Ono, M. (1998) Why are now the bumblebees? *Nat Insects*, **33**, 2–3.
- Orford, K.A., Murray, P.J., Vaughan, I.P. & Memmott, J. (2016) Modest enhancements to conventional grassland diversity improve the provision of pollination services. *Journal of Applied Ecology*, **53**, 906–915.
- Orford, K.A., Vaughan, I.P. & Memmott, J. (2015) The forgotten flies: the importance of non-syrphid Diptera as pollinators. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **282**, 20142934.
- Osborne, J.L., Martin, A.P., Shortall, C.R., Todd, A.D., Goulson, D., Knight, M.E., Hale, R.J. & Sanderson, R.A. (2008) Quantifying and comparing bumblebee nest densities in gardens and countryside habitats. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 784–792.
- Otieno, M., Sidhu, C.S., Woodcock, B.A., Wilby, A., Vogiatzakis, I.N., Mauchline, A.L., Gikungu, M.W. & Potts, S.G. (2015) Local and landscape effects on bee functional guilds in pigeon pea crops in Kenya. *Journal of Insect Conservation*, **19**, 647–658.
- Otieno, M., Woodcock, B.A., Wilby, A., Vogiatzakis, I.N., Mauchline, A.L., Gikungu, M.W. & Potts, S.G. (2011) Local management and landscape drivers of pollination and

- biological control services in a Kenyan agro-ecosystem. *Biological Conservation*, **144**, 2424–2431.
- Packer, L. & Knerer, G. (1986) An Analysis of Variation in the Nest Architecture of *Halictus Ligatus* in Ontario. *Insectes Sociaux*, **33**, 190–205.
- Papaeftimiou, C. & Theophilidis, G. (2001) The cardiotoxic action of the pyrethroid insecticide deltamethrin, the azole fungicide prochloraz, and their synergy on the semi-isolated heart of the bee *Apis mellifera macedonica*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, **69**, 77–91.
- Papanikolaou, A.D., Kühn, I., Frenzel, M. & Schweiger, O. (2017) Landscape heterogeneity enhances stability of wild bee abundance under highly varying temperature, but not under highly varying precipitation. *Landscape Ecology*, **32**, 581–593.
- Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. (2004) APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*, **20**, 289–290.
- Park, M.G., Blitzer, E.J., Gibbs, J., Losey, J.E. & Danforth, B.N. (2015) Negative effects of pesticides on wild bee communities can be buffered by landscape context. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **282**, 20150299.
- Parsche, S., Fruend, J. & Tschamtker, T. (2011) Experimental environmental change and mutualistic vs. antagonistic plant flower-visitor interactions. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **13**, 27–35.
- Peat, J., Darvill, B., Ellis, J. & Goulson, D. (2005a) Effects of climate on intra- and interspecific size variation in bumble-bees. *Functional Ecology*, **19**, 145–151.
- Peat, J., Tucker, J. & Goulson, D. (2005b) Does intraspecific size variation in bumblebees allow colonies to efficiently exploit different flowers? *Ecological Entomology*, **30**, 176–181.
- Persson, A.S., Rundlof, M., Clough, Y. & Smith, H.G. (2015) Bumble bees show trait-dependent vulnerability to landscape simplification. *Biodiversity and Conservation*, **24**, 3469–3489.
- Peyraud, J.L., Peeters, A. & De Vlieghe, A. (2012) Place et atouts des prairies permanentes en France et en Europe. *Fourrages*, **211**, 195–204.
- Pierre, J., Mesquida, J., Marilleau, R., Pham-Delègue, M.H. & Renard, M. (1999) Nectar secretion in winter oilseed rape, *Brassica napus*—quantitative and qualitative variability among 71 genotypes. *Plant Breeding*, **118**, 471–476.
- Pitts-Singer, T.L. & Cane, J.H. (2011) The Alfalfa Leafcutting Bee, *Megachile rotundata*: The World's Most Intensively Managed Solitary Bee. *Annual Review of Entomology*, **56**, 221–237.
- Plischuk, S., Martin-Hernandez, R., Prieto, L., Lucia, M., Botias, C., Meana, A., Abrahamovich, A.H., Lange, C. & Higes, M. (2009) South American native bumblebees (Hymenoptera: Apidae) infected by *Nosema ceranae* (Microsporidia), an emerging pathogen of honeybees (*Apis mellifera*). *Environmental Microbiology Reports*, **1**, 131–135.
- Plowright, C.M.S. & Plowright, R.C. (1997) The advantage of short tongues in bumble bees (*Bombus*) - Analyses of species distributions according to flower corolla depth, and of working speeds on white clover. *Canadian Entomologist*, **129**, 51–59.
- Poinar, G.O. & Danforth, B.N. (2006) A fossil bee from Early Cretaceous Burmese amber. *Science*, **314**, 614–614.
- Pointereau, P. (2002) Les haies: évolution du linéaire en France depuis quarante ans. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, **46**, 69–73.
- Pointereau, P., Coulon, F., Girard, P., Lambotte, M., Stuczynski, T., Sánchez Ortega, V. & Del Rio, A. (2008) *Analysis of Farmland Abandonment and the Extent and Location of Agricultural Areas that are Actually Abandoned or are in Risk to be Abandoned*,

- European Commission Joint Research Centre, Institute for Environment and Sustainability.
- Polce, C., Garratt, M.P., Termansen, M., Ramirez-Villegas, J., Challinor, A.J., Lappage, M.G., Boatman, N.D., Crowe, A., Endalew, A.M., Potts, S.G., Somerwill, K.E. & Biesmeijer, J.C. (2014) Climate-driven spatial mismatches between British orchards and their pollinators: increased risks of pollination deficits. *Global Change Biology*, **20**, 2815–2828.
- Poschold, P. & WallisDeVries, M.F. (2002) The historical and socioeconomic perspective of calcareous grasslands - lessons from the distant and recent past. *Biological Conservation*, **104**, 361–376.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O. & Kunin, W.E. (2010a) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 345–353.
- Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Dean, R., Marris, G., Brown, M.A., Jones, R., Neumann, P. & Settele, J. (2010b) Declines of managed honey bees and beekeepers in Europe. *Journal of Apicultural Research*, **49**, 15–22.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer, P. (2003) Linking bees and flowers: How do floral communities structure pollinator communities? *Ecology*, **84**, 2628–2642.
- Power, A.G. (2010) Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**, 2959–2971.
- R Core Team (2016) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rader, R.A., Bartomeus, I.B., Garibaldi, L.A., Garratt, M.P.D., Howlett, B.G., Winfree, R.G., Cunningham, S.A., Mayfield, M.M., Arthur, A.D., Andersson, G.K.S., Bommarco, R.M., Brittain, C.N., Carvalho, L.G., Chacoff, N.P., Entling, M.H., Foully, B.A., Freitas, B.M., Gemmill-Herren, B. u, Ghazoul, J.V., Griffin, S.R., Gross, C.L., Herbertsson, L., Herzog, F., Hipolito, J., Jaggar, S., Jauker, F., Klein, A.-M., Kleijn, D., Krishnan, S., Lemos, C.Q., Lindstroem, S.A.M., Mandelik, Y., Monteiro, V.M., Nelson, W., Nilsson, L., Pattemore, D.E., Pereira, N. de, Pisanty, G., Potts, S.G., Reemerf, M., Rundloef, M., Sheffield, C.S., Scheper, J., Schuepp, C., Smith, H.G., Stanley, D.A., Stout, J.C., Szentgyorgyi, H., Taki, H., Vergara, C.H., Viana, B.F. & Woyciechowski, M. (2016) Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **113**, 146–151.
- Rasmont, P., Ebmer, P.A., Banaszak, J. & Van Der Zanden, G. (1995) Hymenoptera Apoidea Gallica. Liste taxonomique des abeilles de France, de Belgique, de Suisse et du Grand-duché de Luxembourg. *Bulletin de la Société entomologique de France*, **100**, 1–98.
- Rasmont, P., Franzén, M., Lecocq, T., Harpke, A., Roberts, S.P., Biesmeijer, J.C., Castro, L., Cederberg, B., Dvořák, L., Fitzpatrick, Ú., Gonseth, Y., Haubruge, E., Mahé, G., Manino, A., Michez, D., Neumayer, J., Ødegaard, F., Paukkunen, J., Pawlikowski, T., Potts, S.G., Reemer, M., Settele, J., Straka, J. & Schweiger, O. (2015) *Climatic risk and distribution atlas of European bumblebees*, Pensoft, Sofia.
- Rasmont, P., Genoud, D., Gadoum, S., Aubert, M., Dufrène, E., Le Goff, G., Mahé, G., Michez, D. & Pauly, A. (2017) Hymenoptera Apoidea Gallica: liste des abeilles sauvages de Belgique, France, Luxembourg et Suisse. Atlas Hymenoptera, Université de Mons, Mons, Belgium.

- Rasmont, P. & Mersch, P. (1988) Première estimation de la dérive faunique chez les bourdons de la Belgique (Hymenoptera: Apidae). *Société Royale zoologique de Belgique*, **118**, 141–147.
- Rasmont, P., Pauly, A., Terzo, M., Patiny, S., Michez, D., Iserbyt, S., Barbier, Y. & Haubruge, E. (2005) *The survey of wild bees (Hymenoptera, Apoidea) in Belgium and France*, FAO, Rome.
- Rathcke, B. (1983) *Competition and facilitation among plants for pollination. Pollination biology*, pp. 305–329. L. Real, New York.
- Renauld, M., Hutchinson, A., Loeb, G., Poveda, K. & Connelly, H. (2016) Landscape Simplification Constrains Adult Size in a Native Ground-Nesting Bee. *Plos One*, **11**, e0150946.
- Richner, N., Holderegger, R., Linder, H.P. & Walter, T. (2017) Dramatic decline in the Swiss arable flora since the 1920s. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **241**, 179–192.
- Ricketts, T.H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, S.S., Klein, A.M., Mayfield, M.M., Morandin, L.A., Ochieng, A. & Viana, B.F. (2008) Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecology Letters*, **11**, 499–515.
- Riedinger, V., Mitesser, O., Hovestadt, T., Steffan-Dewenter, I. & Holzschuh, A. (2015) Annual dynamics of wild bee densities: attractiveness and productivity effects of oilseed rape. *Ecology*, **96**, 1351–1360.
- Riedinger, V., Renner, M., Rundlof, M., Steffan-Dewenter, I. & Holzschuh, A. (2014) Early mass-flowering crops mitigate pollinator dilution in late-flowering crops. *Landscape Ecology*, **29**, 425–435.
- Robinson, R.A. & Sutherland, W.J. (2002) Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, **39**, 157–176.
- Rodriguez, L.J., Bain, A., Chou, L.-S., Conchou, L., Cruaud, A., Gonzales, R., Hossaert-McKey, M., Rasplus, J.-Y., Tzeng, H.-Y. & Kjellberg, F. (2017) Diversification and spatial structuring in the mutualism between *Ficus septica* and its pollinating wasps in insular South East Asia. *Bmc Evolutionary Biology*, **17**, 207–218.
- Rollin, O., Benelli, G., Benvenuti, S., Decourtye, A., Wratten, S.D., Canale, A. & Desneux, N. (2016) Weed-insect pollinator networks as bio-indicators of ecological sustainability in agriculture. A review. *Agronomy for sustainable development*, **36**, 1–22.
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Decourtye, A., Aptel, J., Michel, N., Vaissiere, B.E. & Henry, M. (2013) Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **179**, 78–86.
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Fortel, L., Guilbaud, L. & Henry, M. (2015) Habitat, spatial and temporal drivers of diversity patterns in a wild bee assemblage. *Biodiversity and Conservation*, **24**, 1195–1214.
- Rosenkranz, P., Aumeier, P. & Ziegelmann, B. (2010) Biology and control of *Varroa destructor*. *Journal of Invertebrate Pathology*, **103**, 96–119.
- Roulston, T.H. & Cane, J.H. (2002) The effect of pollen protein concentration on body size in the sweat bee *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera : Apiformes). *Evolutionary Ecology*, **16**, 49–65.
- Rundlöf, M., Andersson, G.K.S., Bommarco, R., Fries, I., Hederstrom, V., Herbertsson, L., Jonsson, O., Klatt, B.K., Pedersen, T.R., Yourstone, J. & Smith, H.G. (2015) Seed coating with a neonicotinoid insecticide negatively affects wild bees. *Nature*, **521**, 77–80.
- Ruz, L. & Herrera, R. (2001) *Preliminary observations on foraging activities of Bombus dahlbomii and Bombus terrestris (hym : Apidae) on native and non-native vegetation*

- in Chile. Proceedings of the Eight International Pollination Symposium Pollination: Integrator of Crops and Native Plant Systems* (ed. by P. Benedek) and K.W. Richards), pp. 165–169. International Society Horticultural Science, Leuven.
- Sahli, H.F. & Conner, J.K. (2007) Visitation, effectiveness, and efficiency of 15 genera of visitors to wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, **94**, 203–209.
- Salisbury, E. (1965) Reproduction of *Cardamine Pratensis* L and *Cardamine Palustris* Peterman Particularly in Relation to Their Specialized Foliar Vivipary and Its Deflexion of Constraints of Natural Selection. *Proceedings of the Royal Society Series B-Biological Sciences*, **163**, 321–342.
- Sarospataki, M., Baldi, A., Batary, P., Jozan, Z., Erdoes, S. & Redei, T. (2009) Factors affecting the structure of bee assemblages in extensively and intensively grazed grasslands in Hungary. *Community Ecology*, **10**, 182–188.
- Sarospataki, M., Novak, J. & Molnar, V. (2005) Assessing the threatened status of bumble bee species (Hymenoptera : Apidae) in Hungary, Central Europe. *Biodiversity and Conservation*, **14**, 2437–2446.
- Saturni, F.T., Jaffé, R. & Metzger, J.P. (2016) Landscape structure influences bee community and coffee pollination at different spatial scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **235**, 1–12.
- Scheper, J., Holzschuh, A., Kuussaari, M., Potts, S.G., Rundlof, M., Smith, H.G. & Kleijn, D. (2013) Environmental factors driving the effectiveness of European agri-environmental measures in mitigating pollinator loss - a meta-analysis. *Ecology Letters*, **16**, 912–920.
- Scherber, C., Eisenhauer, N., Weisser, W.W., Schmid, B., Voigt, W., Fischer, M., Schulze, E.-D., Roscher, C., Weigelt, A., Allan, E., Bessler, H., Bonkowski, M., Buchmann, N., Buscot, F., Clement, L.W., Ebeling, A., Engels, C., Halle, S., Kertscher, I., Klein, A.-M., Koller, R., Koenig, S., Kowalski, E., Kummer, V., Kuu, A., Lange, M., Lauterbach, D., Middelhoff, C., Migunova, V.D., Milcu, A., Mueller, R., Partsch, S., Petermann, J.S., Renker, C., Rottstock, T., Sabais, A., Scheu, S., Schumacher, J., Temperton, V.M. & Tscharnkte, T. (2010) Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*, **468**, 553–556.
- Schmucki, R. & de Blois, S. (2009) Pollination and reproduction of a self-incompatible forest herb in hedgerow corridors and forest patches. *Oecologia*, **160**, 721–733.
- Schweiger, O., Biesmeijer, J.C., Bommarco, R., Hickler, T., Hulme, P.E., Klotz, S., Kuehn, I., Moora, M., Nielsen, A., Ohlemueller, R., Petanidou, T., Potts, S.G., Pysek, P., Stout, J.C., Sykes, M.T., Tscheulin, T., Vila, M., Walther, G.-R., Westphal, C., Winter, M., Zobel, M. & Settele, J. (2010) Multiple stressors on biotic interactions: how climate change and alien species interact to affect pollination. *Biological Reviews*, **85**, 777–795.
- Schweiger, O., Musche, M., Bailey, D., Billeter, R., Diekötter, T., Hendrickx, F., Herzog, F., Liira, J., Maelfait, J.-P., Speelmans, M. & Dziock, F. (2007) Functional richness of local hoverfly communities (Diptera, Syrphidae) in response to land use across temperate Europe. *Oikos*, **116**, 461–472.
- Semmens, T., Turner, E. & Buttermore, R. (1993) *Bombus-Terrestris* (l) (hymenoptera, Apidae) Now Established in Tasmania. *Journal of the Australian Entomological Society*, **32**, 346–346.
- Senapathi, D., Biesmeijer, J.C., Breeze, T.D., Kleijn, D., Potts, S.G. & Carvalheiro, L.G. (2015a) Pollinator conservation - the difference between managing for pollination services and preserving pollinator diversity. *Current Opinion in Insect Science*, **12**, 93–101.

- Senapathi, D., Carvalheiro, L.G., Biesmeijer, J.C., Dodson, C.-A., Evans, R.L., McKerchar, M., Morton, R.D., Moss, E.D., Roberts, S.P.M., Kunin, W.E. & Potts, S.G. (2015b) The impact of over 80 years of land cover changes on bee and wasp pollinator communities in England. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **282**, 20150294.
- Senapathi, D., Goddard, M.A., Kunin, W.E. & Baldock, K.C.R. (2017) Landscape impacts on pollinator communities in temperate systems: evidence and knowledge gaps. *Functional Ecology*, **31**, 26–37.
- Shackelford, G., Steward, P.R., Benton, T.G., Kunin, W.E., Potts, S.G., Biesmeijer, J.C. & Sait, S.M. (2013) Comparison of pollinators and natural enemies: a meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops. *Biological Reviews*, **88**, 1002–1021.
- Shuler, R.E., Roulston, T.H. & Farris, G.E. (2005) Farming practices influence wild pollinator populations on squash and pumpkin. *Journal of Economic Entomology*, **98**, 790–795.
- Sjödin, N.E., Bengtsson, J. & Ekbom, B. (2008) The influence of grazing intensity and landscape composition on the diversity and abundance of flower-visiting insects. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 763–772.
- Smith, A.R., Weislo, W.T. & O'Donnell, S. (2003) Assured fitness returns favor sociality in a mass-provisioning sweat bee, *Megalopta genalis* (Hymenoptera : Halictidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **54**, 14–21.
- Snyder, C.S., Bruulsema, T.W., Jensen, T.L. & Fixen, P.E. (2009) Review of greenhouse gas emissions from crop production systems and fertilizer management effects. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **133**, 247–266.
- Söber, V., Moora, M. & Teder, T. (2010) Florivores decrease pollinator visitation in a self-incompatible plant. *Basic and Applied Ecology*, **11**, 669–675.
- Söderström, B., Svensson, B., Vessby, K. & Glimskar, A. (2001) Plants, insects and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat and landscape factors. *Biodiversity and Conservation*, **10**, 1839–1863.
- Soltis, D.E., Soltis, P.S., Endress, P.K. & Chase, M.W. (2005) *Phylogeny and evolution of angiosperms.*, Sinauer Associates Incorporated, Sunderland.
- Sotherton, N.W. & Self, M.J. (2000) *Changes in plant and arthropod biodiversity on lowland farmland: an overview*, (ed. by N.J. Aebischer), A.D. Evans), P.V. Grice), and J.A. Vickery) British Ornithologists Union, Tring.
- Spaethe, J. & Chittka, L. (2003) Interindividual variation of eye optics and single object resolution in bumblebees. *Journal of Experimental Biology*, **206**, 3447–3453.
- Spaethe, J. & Weidenmüller, A. (2002) Size variation and foraging rate in bumblebees (*Bombus terrestris*). *Insectes Sociaux*, **49**, 142–146.
- Spangenberg, J.H. & Settele, J. (2010) Precisely incorrect? Monetising the value of ecosystem services. *Ecological Complexity*, **7**, 327–337.
- Stanley, D.A. & Stout, J.C. (2014) Pollinator sharing between mass-flowering oilseed rape and co-flowering wild plants: implications for wild plant pollination. *Plant Ecology*, **215**, 315–325.
- Steffan-Dewenter, I. (2003a) Importance of habitat area and landscape context for species richness of bees and wasps in fragmented orchard meadows. *Conservation Biology*, **17**, 1036–1044.
- Steffan-Dewenter, I. (2003b) Seed set of male-sterile and male-fertile oilseed rape (*Brassica napus*) in relation to pollinator density. *Apidologie*, **34**, 227–235.
- Steffan-Dewenter, I. & Kuhn, A. (2003) Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **270**, 569–575.

- Steffan-Dewenter, I. & Leschke, K. (2003) Effects of habitat management on vegetation and above-ground nesting bees and wasps of orchard meadows in Central Europe. *Biodiversity and Conservation*, **12**, 1953–1968.
- Steffan-Dewenter, I., Munzenberg, U., Burger, C., Thies, C. & Tschardtke, T. (2002) Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology*, **83**, 1421–1432.
- Steffan-Dewenter, I. & Schiele, S. (2008) Do resources or natural enemies drive bee population dynamics in fragmented habitats. *Ecology*, **89**, 1375–1387.
- Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (1999) Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, **121**, 432–440.
- Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (2000) Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia*, **122**, 288–296.
- Steiner, K.E. (1998) Beetle pollination of peacock moraeas (Iridaceae) in South Africa. *Plant Systematics and Evolution*, **209**, 47–65.
- Stephen, W.P. (1965) Temperature effects on the development and multiple generations in the alkali bee, *Nomia melanderi* Cockerell. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **8**, 228–240.
- Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Carvalho, C.R., de Snoo, G.R. & Eden, P. (2001) Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management*, **63**, 337–365.
- Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.K., Tignor, M., Allen, S.K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V. & Midgley, P.M. (2013) *The Physical Basis Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York.
- Storkey, J., Meyer, S., Still, K.S. & Leuschner, C. (2012) The impact of agricultural intensification and land-use change on the European arable flora. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **279**, 1421–1429.
- van Swaay, C., Warren, M. & Loïs, G. (2006) Biotope use and trends of European butterflies. *Journal of Insect Conservation*, **10**, 189–209.
- Swinton, S.M., Lupi, F., Robertson, G.P. & Hamilton, S.K. (2007) Ecosystem services and agriculture: Cultivating agricultural ecosystems for diverse benefits. *Ecological Economics*, **64**, 245–252.
- Tadey, M. (2015) Indirect effects of grazing intensity on pollinators and floral visitation. *Ecological Entomology*, **40**, 451–460.
- Takkis, K., Tschulin, T., Tsalkatis, P. & Petanidou, T. (2015) Climate change reduces nectar secretion in two common Mediterranean plants. *Aob Plants*, **7**, 111–123.
- Tasei, J.-N. & Picart, M. (1973) Observations sur le developpement d’*Osmia cornuta* Latr. et *Osmia rufa* L. (Hymenoptera Megachilidae). *Apidologie*, **4**, 295–315.
- Tepedino, V., Thompson, R. & Torchio, P. (1984) Heritability for Size in the Megachilid Bee *Osmia-Lignaria-Propinqua* Cresson. *Apidologie*, **15**, 83–87.
- Termorshuizen, J.W. & Opdam, P. (2009) Landscape services as a bridge between landscape ecology and sustainable development. *Landscape Ecology*, **24**, 1037–1052.
- Tesoriero, D., Maccagnani, B., Santi, F. & Celli, G. (2003) Toxicity of three pesticides on larval instars of *Osmia cornuta*: preliminary results. *Bulletin of Insectology*, **56**, 169–171.
- Thenail, C., Joannon, A., Capitaine, M., Souchere, V., Mignolet, C., Schermann, N., Di Pietro, F., Pons, Y., Gaucherel, C., Viaud, V. & Baudry, J. (2009) The contribution of crop-rotation organization in farms to crop-mosaic patterning at local landscape scales. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **131**, 207–219.

- Thies, C., Steffan-Dewenter, I. & Tscharnkte, T. (2008) Interannual landscape changes influence plant-herbivore-parasitoid interactions. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **125**, 266–268.
- Thompson, H. & Wilkins, S. (2003) Assessment of the synergy and repellency of pyrethroid/fungicide mixtures. *Bulletin of Insectology*, **56**, 131–134.
- Thompson, H.M., Fryday, S.L., Harkin, S. & Milner, S. (2014) Potential impacts of synergism in honeybees (*Apis mellifera*) of exposure to neonicotinoids and sprayed fungicides in crops. *Apidologie*, **45**, 545–553.
- Thomson, D. (2004) Competitive interactions between the invasive European honey bee and native bumble bees. *Ecology*, **85**, 458–470.
- Thomson, D.M. (2006) Detecting the effects of introduced species: a case study of competition between *Apis* and *Bombus*. *Oikos*, **114**, 407–418.
- Todd, K.J., Gardiner, M.M. & Lindquist, E.D. (2016) Mass Flowering Crops as a Conservation Resource for Wild Pollinators (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **89**, 158–167.
- Torretta, J.P., Medan, D. & Arahamovich, A.H. (2006) First record of the invasive bumblebee *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera, Apidae) in Argentina. *Transactions of the American Entomological Society*, **132**, 285–289.
- Troll, C. (1939) Luftbildplan und ökologische Bodenforschung. Ihr zweckmäßiger Einsatz für die wissenschaftliche Erforschung und praktische Erschließung wenig bekannter Länder. *Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin*, **1939**, 241–298.
- Tscharnkte, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batary, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fruend, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H. & Westphal, C. (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, **87**, 661–685.
- Valdovinos-Núñez, G.R., Quezada-Euán, J.J.G., Ancona-Xiu, P., Moo-Valle, H., Carmona, A. & Ruiz Sánchez, E. (2009) Comparative Toxicity of Pesticides to Stingless Bees (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Journal of Economic Entomology*, **102**, 1737–1742.
- Vanderplanck, M., Moerman, R., Rasmont, P., Lognay, G., Wathélet, B., Wattiez, R. & Michez, D. (2014) How does pollen chemistry impact development and feeding behaviour of polylectic bees? *Plos One*, **9**, e86209.
- vanEngelsdorp, D., Jr, J.H., Underwood, R.M. & Pettis, J. (2008) A Survey of Honey Bee Colony Losses in the U.S., Fall 2007 to Spring 2008. *Plos One*, **3**, e4071.
- Veddeler, D., Klein, A.M. & Tscharnkte, T. (2006) Contrasting responses of bee communities to coffee flowering at different spatial scales. *Oikos*, **112**, 594–601.
- Velthuis, H.H.W. & van Doorn, A. (2006) A century of advances in bumblebee domestication and the economic and environmental aspects of its commercialization for pollination. *Apidologie*, **37**, 421–451.
- Venables, W.N. & Ripley, B.D. (2002) *Modern Applied Statistics with S*, Springer, New York.
- Vereecken, N.J., Dufrêne, E. & Aubert, M. (2015) *Sur la coexistence entre l'abeille domestique et les abeilles sauvages. Rapport de synthèse sur les risques liés à l'introduction de ruches de l'abeille domestique (Apis mellifera) vis-à-vis des abeilles sauvages et de la flore*, Observatoire des abeilles.
- Villemant, C., Haxaire, J. & Streito, J.-C. (2006) Premier bilan de l'invasion de *Vespa velutina* Lepeletier en France (Hymenoptera, Vespidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **111**, 535–538.

- Visser, M.E., van Noordwijk, A.J., Tinbergen, J.M. & Lessells, C.M. (1998) Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **265**, 1867–1870.
- Wallace, K.J. (2007) Classification of ecosystem services: Problems and solutions. *Biological Conservation*, **139**, 235–246.
- Warzecha, D., Diekoetter, T., Wolters, V. & Jauker, F. (2016) Intraspecific body size increases with habitat fragmentation in wild bee pollinators. *Landscape Ecology*, **31**, 1449–1455.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M. & Ollerton, J. (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, **77**, 1043–1060.
- Wesche, K., Krause, B., Culmsee, H. & Leuschner, C. (2012) Fifty years of change in Central European grassland vegetation: Large losses in species richness and animal-pollinated plants. *Biological Conservation*, **150**, 76–85.
- Westphal, C., Bommarco, R., Carre, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Szentgyorgyi, H., Tscheulin, T., Vaissiere, B.E., Woyciechowski, M., Biesmeijer, J.C., Kunin, W.E., Settele, J. & Steffan-Dewenter, I. (2008) Measuring Bee Diversity in Different European Habitats and Biogeographical Regions. *Ecological Monographs*, **78**, 653–671.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. & Tscharnkte, T. (2006) Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. *Oecologia*, **149**, 289–300.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. & Tscharnkte, T. (2003) Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters*, **6**, 961–965.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. & Tscharnkte, T. (2009) Mass flowering oilseed rape improves early colony growth but not sexual reproduction of bumblebees. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 187–193.
- Westrich, P. (1989) *Die Wildbienen Baden-Württembergs: die Gattungen und Arten. Spezieller Teil. Spezieller Teil*, E. Ulmer, Stuttgart.
- Westrich, P. (1996) *Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. Linnean Society Symposium Series*, pp. 1–16. Academic Press Limited.
- Whitehorn, P.R., O'Connor, S., Wackers, F.L. & Goulson, D. (2012) Neonicotinoid Pesticide Reduces Bumble Bee Colony Growth and Queen Production. *Science*, **336**, 351–352.
- Williams, N.M., Crone, E.E., Roulston, T.H., Minckley, R.L., Packer, L. & Potts, S.G. (2010) Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biological Conservation*, **143**, 2280–2291.
- Williams, P. (1982) The Distribution and Decline of British Bumble Bees (*bombus* Latr). *Journal of Apicultural Research*, **21**, 236–245.
- Williams, P.H., Cameron, S.A., Hines, H.M., Cederberg, B. & Rasmont, P. (2008) A simplified subgeneric classification of the bumblebees (genus *Bombus*). *Apidologie*, **39**, 46–74.
- Williams, P.H. & Osborne, J.L. (2009) Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. *Apidologie*, **40**, 367–387.
- Wilson, J. (1990) Mechanisms of Species Coexistence - 12 Explanations for Hutchinson Paradox of the Plankton - Evidence from New-Zealand Plant-Communities. *New Zealand Journal of Ecology*, **13**, 17–42.
- Winfree, R., Aguilar, R., Vazquez, D.P., LeBuhn, G. & Aizen, M.A. (2009) A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, **90**, 2068–2076.
- Winfree, R., Williams, N.M., Dushoff, J. & Kremen, C. (2007) Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses. *Ecology Letters*, **10**, 1105–1113.

- Winfree, R., Williams, N.M., Gaines, H., Ascher, J.S. & Kremen, C. (2008) Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 793–802.
- Woodcock, B.A., Bullock, J.M., Shore, R.F., Heard, M.S., Pereira, M.G., Redhead, J., Ridding, L., Dean, H., Sleep, D., Henrys, P., Peyton, J., Hulmes, S., Hulmes, L., Sarospataki, M., Saure, C., Edwards, M., Genersch, E., Knäbe, S. & Pywell, R.F. (2017) Country-specific effects of neonicotinoid pesticides on honey bees and wild bees. *Science*, **356**, 1393–1395.
- Woodcock, B.A., Edwards, M., Redhead, J., Meek, W.R., Nuttall, P., Falk, S., Nowakowski, M. & Pywell, R.F. (2013) Crop flower visitation by honeybees, bumblebees and solitary bees: Behavioural differences and diversity responses to landscape. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **171**, 1–8.
- Wu, J. (2013) Key concepts and research topics in landscape ecology revisited: 30 years after the Allerton Park workshop. *Landscape Ecology*, **28**, 1–11.
- Wu, J.G. (2006) Landscape ecology, cross-disciplinarity, and sustainability science. *Landscape Ecology*, **21**, 1–4.
- Wu, J.G. & Hobbs, R. (2002) Key issues and research priorities in landscape ecology: An idiosyncratic synthesis. *Landscape Ecology*, **17**, 355–365.
- Wyatt, R. (1981) Ant-Pollination of the Granite Outcrop Endemic *Diamorpha-Smallii* (crassulaceae). *American Journal of Botany*, **68**, 1212–1217.
- Wyman, L.M. & Richards, M.H. (2003) Colony social organization of *Lasioglossum malachurum* Kirby (Hymenoptera, Halictidae) in southern Greece. *Insectes Sociaux*, **50**, 201–211.
- Xie, Z., Williams, P.H. & Tang, Y. (2008) The effect of grazing on bumblebees in the high rangelands of the Eastern Tibetan Plateau of Sichuan. *Journal of Insect Conservation*, **12**, 695–703.
- Yanega, D. (1989) Caste determination and differential diapause within the first brood of *Halictus rubicundus* in New York (Hymenoptera: Halictidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **24**, 97–107.
- Young, H. (1986) Beetle Pollination of *Dieffenbachia-Longispatha* (araceae). *American Journal of Botany*, **73**, 931–944.
- Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K. & Swinton, S.M. (2007) Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics*, **64**, 253–260.
- Zou, Y., Xiao, H., Bianchi, F.J.J.A., Jauker, F., Luo, S. & van der Werf, W. (2017) Wild pollinators enhance oilseed rape yield in small-holder farming systems in China. *Bmc Ecology*, **17**, 6.
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Mueller, A., Hein, S. & Dorn, S. (2010) Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation*, **143**, 669–676.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*, Springer, New York.

Annexes

Annexe 1 : Liste des espèces capturées au cours de la thèse et leur statut UICN

Le statut UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) de chaque espèce est renseigné selon Nieto *et al.* (2014). DD : Data Deficient ; LC : Least Concern ; NT : Near Threatened ; VU : Vulnerable.

Espèce	Statut UICN
<i>Andrena alfkenella</i>	DD
<i>Andrena angustior</i>	DD
<i>Andrena apicata</i>	DD
<i>Andrena bicolor</i>	LC
<i>Andrena carantonica/trimmerana</i>	DD
<i>Andrena chrysopyga</i>	DD
<i>Andrena chrysosceles</i>	DD
<i>Andrena cineraria</i>	LC
<i>Andrena decipiens</i>	DD
<i>Andrena dorsata</i>	DD
<i>Andrena flavipes</i>	LC
<i>Andrena florivaga</i>	LC
<i>Andrena fucata</i>	DD
<i>Andrena fulva</i>	DD
<i>Andrena fulvago</i>	DD
<i>Andrena fulvata</i>	DD
<i>Andrena gravida</i>	DD
<i>Andrena haemorrhoa</i>	LC
<i>Andrena hattorfiana</i>	NT
<i>Andrena helvola</i>	DD
<i>Andrena humilis</i>	DD
<i>Andrena labialis</i>	DD
<i>Andrena labiata</i>	DD
<i>Andrena lagopus</i>	LC
<i>Andrena minutula</i>	DD
<i>Andrena minutuloides</i>	DD
<i>Andrena mitis</i>	DD
<i>Andrena nigroaenaea</i>	LC
<i>Andrena nitida</i>	LC
<i>Andrena ovatula</i>	NT
<i>Andrena pandellei</i>	LC
<i>Andrena praecox</i>	LC
<i>Andrena schencki</i>	DD
<i>Andrena tscheki</i>	DD
<i>Andrena vaga</i>	LC
<i>Bombus barbutellus</i>	LC
<i>Bombus bohemicus</i>	LC
<i>Bombus confusus</i>	VU
<i>Bombus hortorum</i>	LC
<i>Bombus humilis</i>	LC
<i>Bombus hypnorum</i>	LC
<i>Bombus lapidarius</i>	LC
<i>Bombus muscorum</i>	VU
<i>Bombus pascuorum</i>	LC
<i>Bombus pratorum</i>	LC
<i>Bombus ruderalis</i>	LC
<i>Bombus rupestris</i>	LC

<i>Bombus sylvarum</i>	LC
<i>Bombus sylvestris</i>	LC
<i>Bombus terrestris/lucorum</i>	LC
<i>Bombus vestalis</i>	LC
<i>Bombus veteranus</i>	LC
<i>Chelostoma campanularum</i>	LC
<i>Chelostoma florisomne</i>	LC
<i>Colletes cunicularius</i>	LC
<i>Colletes daviesanus</i>	LC
<i>Dasypoda hirtipes</i>	LC
<i>Eucera nigrescens</i>	LC
<i>Halictus fulvipes</i>	LC
<i>Halictus maculatus</i>	LC
<i>Halictus rubicundus</i>	LC
<i>Halictus scabiosae</i>	LC
<i>Halictus simplex/eurygnathus/langobardicus</i>	LC
<i>Halictus tumulorum</i>	LC
<i>Hoplitis leucomelana</i>	LC
<i>Hylaeus brevicornis</i>	LC
<i>Hylaeus confusus</i>	LC
<i>Hylaeus difformis</i>	LC
<i>Hylaeus dilatatus</i>	LC
<i>Hylaeus gibbus</i>	LC
<i>Hylaeus nigritus</i>	LC
<i>Hylaeus pectoralis</i>	DD
<i>Lasioglossum calceatum</i>	LC
<i>Lasioglossum costulatum</i>	NT
<i>Lasioglossum fulvicorne</i>	LC
<i>Lasioglossum glabriusculum</i>	LC
<i>Lasioglossum interruptum</i>	LC
<i>Lasioglossum laticeps</i>	LC
<i>Lasioglossum lativentre</i>	LC
<i>Lasioglossum leucozonium</i>	LC
<i>Lasioglossum lineare</i>	DD
<i>Lasioglossum malachurum</i>	LC
<i>Lasioglossum minutissimum</i>	LC
<i>Lasioglossum minutulum</i>	NT
<i>Lasioglossum morio</i>	LC
<i>Lasioglossum pauxillum</i>	LC
<i>Lasioglossum politum</i>	LC
<i>Lasioglossum punctatissimum</i>	LC
<i>Lasioglossum puncticolle</i>	LC
<i>Lasioglossum subhirtum</i>	LC
<i>Lasioglossum tarsatum</i>	NT
<i>Lasioglossum tricinctum</i>	DD
<i>Lasioglossum villosulum</i>	LC
<i>Lasioglossum xanthopum</i>	NT
<i>Lasioglossum zonulum</i>	LC
<i>Lithurgus cornutus</i>	LC
<i>Megachile alpicola</i>	DD
<i>Megachile centuncularis</i>	LC
<i>Megachile pilidens</i>	LC
<i>Megachile rotundata</i>	DD
<i>Megachile versicolor</i>	DD
<i>Megachile willughbiella</i>	LC
<i>Melitta leporina</i>	LC
<i>Nomada bifasciata</i>	LC

<i>Nomada fabriciana</i>	LC
<i>Nomada ferruginata</i>	LC
<i>Nomada flavoguttata</i>	LC
<i>Nomada flavopicta</i>	LC
<i>Nomada fucata</i>	LC
<i>Nomada goodeniana</i>	LC
<i>Nomada marshamella</i>	LC
<i>Nomada panzeri</i>	LC
<i>Nomada sexfasciata</i>	LC
<i>Nomada villosa</i>	NT
<i>Nomada zonata</i>	LC
<i>Osmia bicolor</i>	LC
<i>Osmia caerulea</i>	LC
<i>Osmia cornuta</i>	LC
<i>Osmia gallarum</i>	LC
<i>Osmia niveata</i>	LC
<i>Osmia bicornis</i>	LC
<i>Sphecodes albilabris</i>	LC
<i>Sphecodes ephippius</i>	LC
<i>Sphecodes ferruginatus</i>	LC
<i>Sphecodes monilicornis</i>	LC
<i>Sphecodes pseudofasciatus</i>	DD
<i>Stelis ornatula</i>	LC
<i>Xylocopa violacea</i>	LC

Annexe 2 : Liste des communications

Articles dans des revues internationales à comité de lecture

- Van Reeth C., Caro G., Bockstaller C., Michel N., 2017. The spatial distribution of past and current oilseed rape fields influences the abundance and the body size of *Andrena cineraria* in permanent grasslands. [accepté avec revisions majeures par Plos One]
- Van Reeth C., Michel N., Bockstaller C., Caro G., 2017. Increasing oilseed rape area in the landscape reduces the seed production of a pollinator-generalist wild plant in permanent grasslands, 2017 [soumis à Oecologia]

Communications dans des conférences internationales à comité de lecture

- Michel N., Carsignol J., Uyttenhoven C., Van Reeth C., Billon V., Hubert S., Le Mitouard E., Biaunier J., Noiret S., 2016. Impacts of pairing transport infrastructures on biodiversity inside interstitial zone between infrastructures. 5th International Conference on Ecology and Transportation. Lyon, France. (Poster)
- Van Reeth C., Caro G., Bockstaller C., Petry L., Michel N., 2016. Temporal effects of landscape composition on eusocial, other social and solitary bees in permanent grasslands. European Ecosystem Services Conference. Antwerpen, Belgium. (Poster)
- Van Reeth C., Michel N., Bockstaller C., Caro G., 2017. Reproductive success of a wild plant and bee abundance in grasslands are influenced by proportion and configuration of flowering oilseed rape in the landscape. Ecology and Agriculture Summit for Young scientists. Chizé, France. (Oral)
- Van Reeth C., Caro G., Bockstaller C., Petry L., Michel N., 2017. Spatial and temporal influence of oilseed-rape and semi-natural habitats on wild bees in permanent grasslands. Proceedings of the 19th Symposium of the European Grassland Federation. Alghero, Italy (Oral)

Communications dans des conférences nationales ou des journées techniques

- Van Reeth C., Michel N., Bockstaller C., 2015. Les impacts de la composition du paysage, de la structure du paysage et des pratiques agricoles sur la diversité et l'abondance des abeilles sauvages en prairie permanente. Séminaire Réseau Prairies INRA : Les prairies et l'agroécologie. Nancy. (Oral)
- Van Reeth C., Michel N., Bockstaller C., Fournier C., Caro G., 2017. Effets de la proportion et de l'agrégation du colza dans le paysage sur l'abondance des pollinisateurs et le succès reproducteur d'une plante sauvage en prairie permanente. Journées Apoidea Gallica. Tours. (Oral)
- Van Reeth C., Caro G., Bockstaller C., Petry L., Michel N., 2017. Spatial and temporal influence of oilseed-rape and semi-natural habitats on wild bees in permanent grasslands. Séminaire de l'école doctorale Ressources Procédés Produits Environnement. Nancy. (Poster)

Annexe 3 : Activités d'enseignement

2014/2015

Master Biologie et écologie pour la Forêt, l'Agronomie et la Gestion des Ecosystèmes (FAGE) - Université de Lorraine

- UE Ecologie du Paysage.

TD (4 heures) - Analyse d'articles scientifiques : composition et configuration du paysage

Ecole d'ingénieurs (2^{ème} année) - École nationale supérieure d'agronomie et des industries alimentaires (ENSAIA)

- UE Informatique.

TD (48h) - Conception et utilisation des bases de données

- UE Agriculture, Paysage et Biodiversité

TP (10h) - Identification floristique dans les prés vergers de la colline de Sion

2015/2016

Master FAGE - Université de Lorraine

- UE Ecologie du Paysage.

TD (10 heures) - Analyse d'articles scientifiques et utilisation du logiciel Fragstats

Cours magistral (2h) - SIG et métriques paysagères

Ecole d'ingénieurs (2^{ème} année) - ENSAIA

- UE Informatique.

TD (48h) - Conception et utilisation des bases de données

- UE Agriculture, Paysage et Biodiversité

TP (10h) - Identification floristique dans les prés vergers de la colline de Sion

2016/2017

Master FAGE - Université de Lorraine

- UE Ecologie du Paysage.

TD (4 heures) - Analyse d'articles scientifiques : composition et configuration du paysage

- UE Gestion des ressources en agroécologie

Cours (1h) - Ecologie du paysage, pollinisateurs et fonction de pollinisation

Ecole d'ingénieurs (2^{ème} année) - ENSAIA

- UE Informatique.

TD (48h) - Conception et utilisation des bases de données

- UE Agriculture, Paysage et Biodiversité

TP (10h) - Identification floristique dans les prés vergers de la colline de Sion

Influences de l'organisation du paysage sur l'abondance des abeilles sauvages, leur diversité et le service de pollinisation en prairie permanente

Les abeilles sauvages (20 000 espèces à travers le monde) participent à la pollinisation de 87,5% des espèces de plantes. Le récent déclin des abeilles sauvages en Europe met en péril la viabilité du service de pollinisation. Parmi les causes de ce déclin, la diminution des surfaces d'habitats semi-naturels (e.g. les prairies permanentes), fournissant aux abeilles sauvages des ressources floristiques diversifiées, joue un rôle particulièrement important. En parallèle de cette diminution des habitats semi-naturels qui s'est opérée depuis la seconde moitié du 20^{ème} siècle, on observe sur la même période une forte expansion de la surface de colza en Europe. Cette culture offre une ressource abondante de nectar et de pollen pendant sa période de floraison. L'objectif de cette thèse est d'évaluer quelles sont les influences de l'organisation spatiale des habitats semi-naturels et du colza sur l'abondance des abeilles sauvages, leur diversité et le service de pollinisation en prairie permanente. Pour répondre à cet objectif, plusieurs expérimentations ont été mises en œuvre dans des prairies permanentes du Parc Naturel Régional de Lorraine, pendant et après la floraison du colza. Dans un premier temps, nous avons montré que les surfaces de colza en fleur et d'habitats semi-naturels influencent l'abondance et la richesse spécifique des abeilles en prairie permanente (effets différents en fonction de leur socialité) ainsi que la distribution intra-spécifique des tailles du corps d'*Andrena cineraria*. Les effets du colza s'estompent quelques semaines après la floraison du colza. Dans un second temps, nous avons trouvé que l'abondance en prairies d'*Andrena cineraria* (une espèce dont le pic d'émergence et le nourrissage des larves coïncident avec la floraison du colza) pendant une année N est reliée positivement à la surface occupée par le colza lors de l'année N-1. Enfin, une dernière expérimentation a été menée pour comprendre l'effet du colza sur le service de pollinisation en prairie permanente. Nos résultats montrent que l'augmentation de la surface de colza dans le paysage engendre une diminution du succès reproducteur chez *Cardamine pratensis*, une plante sauvage fleurissant à la même période que le colza. Ce travail de thèse souligne l'influence du colza et des habitats semi-naturels sur plusieurs niveaux trophiques (pollinisateurs, plantes sauvages) et niveaux d'organisation du vivant (communauté et population) en prairie permanente.

Mots clés : Abeilles, Service de pollinisation, Colza, Habitats semi-naturels, Prairie permanente, Composition du paysage, Configuration du paysage, Abondance, Richesse spécifique, Socialité, Taille du corps

Influences of landscape organization on the abundance of wild bees, their diversity and the pollination service in permanent grasslands

Wild bees (20 000 species worldwide) contribute to the pollination of 87.5% of angiosperm species. The decline of wild bees in Europe jeopardizes the sustainability of the pollination service. Among the causes of this decline, the diminution of the surface of semi-natural habitats (e.g. permanent grasslands), providing diverse floristic resources, plays an important role. While the surface of semi-natural habitats has reduced since the second half of the 20th century, the surface of oilseed rape has considerably increased in Europe. Oilseed rape offers a large amount of nectar and pollen during its flowering. The main objective of this study was to evaluate the influence of the spatial organization of semi-natural habitats and oilseed rape fields on the abundance of wild bees, their diversity and the pollination service in permanent grasslands. To achieve this objective, we implemented several experiments in permanent grasslands of the "Parc Naturel Régional de Lorraine", during and after oilseed rape flowering. Firstly, we showed that the areas covered by flowering oilseed rape fields and semi-natural habitats influence the abundance and species richness of bees in permanent grasslands (different influences according to their sociality) as well as the body size intra-specific distribution of *Andrena cineraria*. Effects of oilseed rape disappear few weeks after oilseed rape flowering. Secondly, we found that the abundance in grasslands of *Andrena cineraria* (a species whose peak activity and larval feeding coincide with oilseed rape flowering period), during year N is positively related to the area covered by oilseed rape during the year N-1. Finally, a last experiment was conducted to detect potential effects of flowering oilseed rape on the pollination service in permanent grasslands. Our results showed that increasing areas of flowering oilseed rape in the landscape lead to a reduction of the reproductive success of *Cardamine pratensis*, a co-flowering wild plant in permanent grasslands. This study highlights the influence of oilseed rape on several trophic levels (pollinators and wild plants) and levels of organization of life (community and population) in permanent grasslands.

Key words: Bees, Pollination service, Oilseed rape, Semi-natural habitats, Permanent grassland, Landscape composition, Landscape configuration, Abundance, Species richness, Sociality, Body size