HAL open science

Insectes pollinisateurs dans les paysages agricoles : approche pluri-échelle du rôle des habitats semi-naturels, des pratiques agricoles et des cultures entomophiles

Violette Le Féon

To cite this version:

Violette Le Féon. Insectes pollinisateurs dans les paysages agricoles : approche pluri-échelle du rôle des habitats semi-naturels, des pratiques agricoles et des cultures entomophiles. Ecologie, Environnement. Université Rennes 1, 2010. Français. NNT : . tel-00566660

HAL Id: tel-00566660

https://theses.hal.science/tel-00566660v1

Submitted on 16 Feb 2011

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

N° d'ordre : 4158

ANNÉE 2010

THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1
sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : Biologie

Ecole doctorale Vie - Agro - Santé

présentée par

Violette Le Féon

préparée à l'unité de recherche UMR 6553 ECOBIO
Écosystèmes, Biodiversité, Évolution
UFR Sciences de la Vie et de l'Environnement

Insectes pollinisateurs dans les paysages agricoles : approche pluri-échelle du rôle des habitats semi-naturels, des pratiques agricoles et des cultures entomophiles

Thèse soutenue à Rennes le 14 octobre 2010

devant le jury composé de :

Gérard BALENT
DR INRA Toulouse / *rapporteur*

Isabelle DAJOZ
Professeur ENS Ulm / *rapporteur*

Christophe BOUGET
Ingénieur-Chercheur Cemagref Nogent-sur-Vernisson / *examinateur*

Jean-Pierre SARTHOU
MC ENSA Toulouse / *examinateur*

Jacques BAUDRY
DR INRA / *directeur de thèse*

Françoise BUREL
DR CNRS / *co-directrice de thèse*

Agnès RICROCH
MC AgroParisTech / *co-directrice de thèse*

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je remercie chaleureusement Gérard Balent, Christophe Bouget, Isabelle Dajoz et Jean-Pierre Sarthou pour avoir accepté d'évaluer ce travail.

Merci à mes encadrants, Françoise Burel, Jacques Baudry et Agnès Ricroch de m'avoir accompagnée au cours de ces trois années.
Merci Françoise et Jacques de m'avoir confié cette thèse et de m'avoir guidée tout au long de son déroulement, merci pour vos conseils, votre disponibilité, votre patience. Merci de m'avoir permis de vivre la « parenthèse Argentine ». Vous le savez, les deux jours autour de Pergamino représenteront toujours pour moi un grand moment de découverte et d'ouverture.
Merci Françoise de m'avoir offert la possibilité d'assurer quelques enseignements.
Merci Agnès pour ton soutien, tes conseils et tes relectures attentives.

Merci à Axel Decourtye, Jacqueline Pierre et Bernard Vaissière d'avoir accepté de faire partie de mon comité de thèse.
Merci Jacqueline d'avoir accepté d'être ma tutrice. Merci pour nos réunions toujours très enrichissantes, pour votre soutien. Merci également pour le temps que vous avez consacré à répondre aux sollicitations de mes stagiaires.
Merci Bernard pour tous tes conseils, tes encouragements et ton aide précieuse dans les recherches biblio, à toutes les heures du jour et de la nuit.

Merci à l'ensemble des personnes rencontrées lors des réunions du programme ANR GMBioImpact, et en particulier à sa coordinatrice Jane Lecomte, pour les discussions passionnantes.
Cette thèse a été menée en parallèle de celle de Rémy Chifflet, à l'INRA d'Avignon. Merci Rémy d'avoir assuré la logistique côté Selommes, merci pour nos échanges et ton aide tout au long de ces trois ans.

Merci à l'ensemble des stagiaires qui se sont investis dans cette thèse. Ce fut une chance et un plaisir de travailler avec chacun d'entre vous. Merci pour votre investissement sur le terrain et, surtout, merci pour la patience et la minutie que vous avez déployées lors de la préparation des insectes. Dans l'ordre d'apparition : Diab Al Hassan, Claire Nicolazo, Charles Ricou, Adeline Aird, Jean-Khalil Atallah, Benoit Geslin, Julie Ferreira de Carvalho, Aline Le Féon, Servan Maurice, Lucie Rosier, Antonin Le Campion.
Diab, les premiers jours de cette thèse coïncident avec notre rencontre, alors que tu étais à la recherche d'un stage. Merci de m'avoir accompagnée au cours de tes stages de M1 et M2. Merci pour le sérieux de ton travail, merci d'avoir toujours donné sans limite.
Benoît, un grand merci pour ton soutien sans faille lors de ces dernières semaines de rédaction.

Merci aux personnes qui ont travaillé à la récolte des données sur le site de Selommes : Elodie Alapetite, Matthieu Esline, Gabriel Hmimina, Aliénor Jeliazkov, Nadia Michel, Laurent Neu, Elodie Poirel, Agnès Ricroch, Aude Sourisseau et les botanistes Robert Haïcour et Jean-Michel Dreuillaux.
Merci à Laurent Guilbaud d'avoir aidé Rémy pour les envois de specimens aux déterminateurs.

Merci aux personnes qui ont réalisé l'identification des insectes dans le cadre du programme GMBioImpact : Didier Cadou, Adrien Chorein, Eric Dufrêne, Robert Fonfria, David Genoud, Xavier Lair, Gilles Mahé, Alain Pauly, Stuart P.M. Roberts, Jean-Pierre Sarthou, Erwin Scheuchl, Maximilian Schwarz, Peter Stallegger. Merci d'avoir respecté les délais, pas toujours très larges, imposés par la durée d'une thèse !

Merci à Nicolas Vereecken pour avoir accepté que ses photos figurent dans ce manuscrit.

Merci aux agriculteurs de Pleine-Fougères et de Selommes qui nous ont permis l'accès à leurs parcelles et nous ont consacré du temps lors des enquêtes.

Merci à Jean Raimbault (CETIOM Rennes) pour les précieux renseignements sur la conduite du colza dans le grand Ouest.

Merci aux membres de l'équipe Ecologie du Paysage : Alain Butet, Yannick Delettre, Aude Ernoult, Françoise Le Moal, Cendrine Mony, Yann Rantier, Agnès Schermann. Merci Agnès, Alain et Yannick pour votre aide et votre soutien. Merci Yann et Françoise pour m'avoir aidé dans la manipulation de ces deux outils indispensables que sont les SIG et les bases de données ! Merci Aude et Cendrine pour vos encouragements dans la bonne humeur !
Merci Jocelyne pour ta disponibilité et ton efficacité dans les diverses démarches administratives.
Merci à Marie-Claude Denou, Isabelle Picouays et Saïd Nassur pour les multiples envois et réceptions de colis d'abeilles, et à Jean-Luc Foulon pour l'aide technique lors de la fabrication des pièges.
Merci à Valérie Briand pour ses suggestions biblio toujours pertinentes !

Merci aux membres du SAD Paysage pour leur accueil, lors de chacune de mes visites « à l'autre bout de Rennes ». Merci à Stéphanie Aviron, Hugues Boussard, Christophe Codet, Alexandre Joannon, Didier Le Cœur et Bénédicte Roche pour les renseignements fournis.

Un énorme merci aux personnes que je n'ai pas citées plus haut, mais qui elles aussi ont été là, à un moment donné (ou à plusieurs !) pour apporter leur pierre à l'édifice. Merci pour votre aide, votre disponibilité, vos encouragements, le partage de vos avis et de vos connaissances qui m'ont permis d'avancer :
Anne Atlan, Sandrine Baudry, Gabriel Carré, Ann Cloarec, Solène Croci, Thomas Delattre, Régis Gallon, Mickaël Henry, Aurélie Javelle, Aurélie Johanet, Bernard Clément, Colin Fontaine, Laura Glenister, Samuel Le Féon, Isabelle Le Viol, Boris Leroy, Patrick Lhomme, Joffrey Moiroux, Jean Nabucet, Yannick Outreman, Emmanuel Parmentier, Amélie Thureau, Loïc Valéry, Clémence Vannier, Chloé Vasseur.
Merci Thomas d'avoir toujours répondu présent, depuis le début, à mes diverses et multiples sollicitations.
Merci Chloé d'avoir été là dans tous ces moments, plus ou moins exotiques, où c'était Plus-Que-Bien d'avoir une Plus-Que-Collègue™ !
Merci Clémence et les « ectopthermes » pour le soutien assidu de ces derniers mois, pour les relectures et les « remotivages ». Avec toi, les sciences « humaines et sociales » prennent tout leur sens !
Cette énumération se doit d'être suivie d'un « merci Jacques », merci d'avoir provoqué cette rencontre de quatre doctorants en mal de multidisciplinarité, en vue de ce mémorable colloque angevin !
Merci Isabelle et Mickaël, cela a été un plaisir et un honneur de pouvoir travailler avec vous en cette fin de thèse.

Merci Ali, Amandine, Anne-Kristel, Cécile, Fanny, Julien, Lisa, Marie-Lise, Marion, Sonia, Stéphane, Yann pour les discussions impromptues (de couloir ou de bureau) qui ont égayé ces quelques années à Rennes 1 !
Merci Cyril et Manu pour les chasses nocturnes qui ont illuminé l'été 2009.

Merci Mathilde, Julie, Erwan & Marie pour les hébergements à Paris et votre accueil toujours chaleureux.

Merci aux chercheurs rencontrés en Argentine pour leur accueil et leur extrême gentillesse : Elba de la Fuente, Claudio Ghersa, Gonzalo Molina, Santiago Poggio, Federico Weyland. Merci à Juan Pablo Torretta pour m'avoir ouvert les portes de ses collections, avec notamment ces Halictidae sud-américains, version fluo-métallisée.

Parce que les occasions manquent pour le dire : merci à mes enseignants Monique Batany et Christian Dagorne qui ont su, chacun en leur temps, m'insuffler leur passion de la découverte et de la connaissance.

Mes pensées et ma reconnaissance vont enfin et surtout vers mes proches, qui ont eux aussi vécu cette thèse intensément.

Ce travail est dédié au Robin à flancs roux qui s'est posé un jour sur l'île d'Ouessant, et à tout ce qui s'en est suivi.

SOMMAIRE GÉNÉRAL

REMERCIEMENTS **3**

SOMMAIRE GÉNÉRAL **7**

SOMMAIRE DÉTAILLÉ **9**

RÉSUMÉ **15**

ABSTRACT **17**

INTRODUCTION GÉNÉRALE **19**

CHAPITRE I - Le déclin des pollinisateurs - Preuves, causes et conséquences : analyse bibliographique **39**

CHAPITRE II - Méthodes et sites d'étude **71**

CHAPITRE III - Intensification de l'agriculture, composition du paysage et communautés d'abeilles : étude à l'échelle de quatre pays européens **89**

CHAPITRE IV - Influence de la structure du paysage et des pratiques agricoles sur les communautés d'insectes pollinisateurs : rôle du colza et des éléments semi-naturels **103**

PARTIE A - Comparaison des communautés d'abeilles et de syrphes des trois sites d'étude 111
PARTIE B - Utilisation du colza par les pollinisateurs 128
PARTIE C - Flore, habitat local, contexte paysager : quelle influence sur les abeilles solitaires ? 137

CHAPITRE V - Influence de la structure du paysage, des rotations culturales et de la présence de colza sur les abeilles solitaires dans un paysage bocager **169**

CHAPITRE VI - Répartition des insectes pollinisateurs au sein des parcelles de colza en relation avec la distribution des ressources florales **187**

DISCUSSION GÉNÉRALE **209**

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES **221**

ANNEXES **255**

SOMMAIRE DÉTAILLÉ

REMERCIEMENTS **3**

SOMMAIRE GÉNÉRAL **7**

SOMMAIRE DÉTAILLÉ **9**

RÉSUMÉ **15**

ABSTRACT **17**

INTRODUCTION GÉNÉRALE **19**

I - Agriculture et biodiversité **21**

I.1 - Crise de la biodiversité et émergence de la notion de service écosystémique 21

I.2 - La biodiversité, source de services pour l'agriculture 23

I.3 - Les impacts de l'agriculture sur la biodiversité 23

I.4 - Les insectes : les acteurs de services écosystémiques variés menacés par l'intensification agricole 25

II - Les variétés de colza transgéniques : un nouvel enjeu **26**

II. 1 - Aperçu sur le développement des plantes génétiquement modifiées dans le monde au cours des quinze dernières années 26

II.2 - La culture de colza transgénique aujourd'hui 27

II.2.1 - Données sur la production de colza en Europe et dans le monde 27

II.2.2 - Place du colza transgénique dans la production 27

II.3 - Les impacts environnementaux du colza tolérant aux herbicides 28

II.3.1 - La dissémination du transgène 28

II.3.2 - La modification des pratiques agricoles liées à la culture de colza tolérant aux herbicides 28

II.4 - Objectifs du programme de recherche GMBioImpact 30

III - L'écologie du paysage : le cadre théorique pour étudier les impacts de l'agriculture sur la biodiversité **30**

III.1 - Présentation de la discipline 31

III.1.1 - La prise en compte de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des systèmes écologiques 31

III.1.2 - La multiplicité des échelles étudiées 31

III.1.3 - Les activités humaines comme facteurs d'organisation et de dynamique des paysages, ou le côté multidisciplinaire de l'écologie du paysage 31

III.1.4 - Une science tournée vers l'action 32

III.2 - Les aspects développés dans le présent travail 32

III.2.1 - Vers une prise en compte croissante de l'hétérogénéité de la mosaïque agricole 32

III.2.2 - L'hétérogénéité temporelle : la dimension négligée 33

IV - Contexte et problématiques de la thèse **33**

IV.1 - Positionnement du présent travail dans le programme GMBioImpact 33

IV.2 - Organisation du manuscrit et problématiques abordées 35

CHAPITRE I - LE DÉCLIN DES POLLINISATEURS - PREUVES, CAUSES ET CONSÉQUENCES : ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE **39**

I - La pollinisation : un service écosystémique en danger ? **41**

I.1 - Pollinisation et insectes pollinisateurs 41

I.2 - Quelles connaissances sur le déclin des insectes pollinisateurs ? 42

I.2.1 - Mortalités chez l'abeille domestique 42

I.2.2 - Déclin des pollinisateurs sauvages 43

I.2.2.a - Approche diachronique 43

I.2.2.b - Approche synchronique 47
I.2.3 - Conclusion sur le déclin des insectes pollinisateurs 47
I.3 - Conséquences du déclin des insectes pollinisateurs 47
I.3.1 - Conséquences pour les plantes cultivées 48
I.3.2 - Conséquences pour la flore sauvage 50
I.3.2.a - Nature des interactions plantes - pollinisateurs 50
I.3.2.b - Rôle de la diversité des insectes pollinisateurs pour la stabilité des communautés de plantes 51
I.3.3 - « Buzziness as usual » ou réelle menace d'une crise de la pollinisation ? 53
II - Les insectes pollinisateurs : exigences biologiques et influence des facteurs environnementaux sur les communautés 54
II.1 - Écologie des abeilles et des syrphes 54
II.1.1 - Habitats favorables 54
II.1.2 - Ressources florales 55
II.1.3 - Développement larvaire 56
II.1.3.a - Chez les abeilles : des larves nourries de nectar et pollen par les adultes 56
II.1.3.b - Chez les syrphes : des larves aux régimes alimentaires très divers 57
II.1.4 - Utilisation de l'espace et distance de dispersion 57
II.2 - Pratiques agricoles, perte des habitats semi-naturels, pollinisateurs introduits : leur influence sur les insectes pollinisateurs 59
II.2.1 - Compétition avec des pollinisateurs introduits ou « domestiques » 59
II.2.2 - Perte d'habitats semi-naturels 60
II.2.3 - Diminution des ressources florales 64
II.2.4 - Disponibilité en sites de nidification 65
II.2.5 - Effets létaux et sub-létaux des pesticides 65
II.2.6 - Prise en compte de systèmes agricoles dans leur globalité : comparaison entre l'agriculture conventionnelle et l'agriculture biologique 66
II.2.7 - L'impact mitigé des cultures entomophiles 69

CHAPITRE II - MÉTHODES ET SITES D'ÉTUDE 71
I - Présentation générale 73
I.1 - Récolte des données dans le cadre du programme GMBioImpact 73
I.2 - Origine des données « Greenveins » 74
II - Comparaison des trois sites d'étude 75
II.1 - Climat 75
II.2 - Topographie, géologie et type de sol 77
II.3 - Structure du paysage 77
III - Échantillonnage et identification des insectes pollinisateurs 84
III. 1 - Méthodes d'échantillonnage 84
III.1.1 - Capture par pièges à interception dans le cadre du programme Greenveins 84
III.1.2 - Echantillonnage des insectes dans le cadre de GMBioImpact 84
III.1.3 - Comparaison des trois méthodes d'échantillonnage 86
III.2 - Préparation et identification 87
IV - Relevés floristiques 88

CHAPITRE III - INTENSIFICATION DE L'AGRICULTURE, COMPOSITION DU PAYSAGE ET COMMUNAUTÉS D'ABEILLES : ÉTUDE À L'ÉCHELLE DE QUATRE PAYS EUROPÉENS 89
Résumé 91
I - Introduction 93
II - Material and methods 94
II.1 - Study area 94
II.2 - Bee sampling 94
II.3 - Environmental data 95
II.4 - Data analysis 96
III - Results 97

IV - Discussion **99**
IV.1 - Relashionships between bee communites and agricultural orientation 99
IV.2 - Relashionships between bee communites and proportion of semi-natural habitats 101
IV.3 - Implications for management 101

CHAPITRE IV - INFLUENCE DE LA STRUCTURE DU PAYSAGE ET DES PRATIQUES AGRICOLES SUR LES COMMUNAUTÉS D'INSECTES POLLINISATEURS : RÔLE DU COLZA ET DES ÉLÉMENTS SEMI-NATURELS **103**
I - Introduction générale du chapitre IV **105**
II - Matériel et méthodes : données générales **107**
II.1 - Sites d'étude 107
II.2 - Données relatives aux abeilles et aux syrphes 107
II.2.1 - Échantillonnage des insectes 107
II.2.2 - Traits biologiques des abeilles et des syrphes 108
II.3 - Données relatives à la flore des bordures de champ 108

PARTIE A - COMPARAISON DES COMMUNAUTÉS D'ABEILLES ET DE SYRPHES DES TROIS SITES D'ÉTUDE **110**
I - Problématique **110**
II - Analyses **110**
III - Résultats **111**
III.1 - Abeilles 111
III.1.1 - Richesse spécifique 111
III.1.2 - Abondance 112
III.1.3 - Composition des communautés 113
III.1.3.a - Composition générique 113
III.1.3.b - Composition spécifique 113
III.1.3.c - Traits biologiques 119
III.2 - Syrphes 120
III.2.1 - Richesse spécifique 120
III.2.2 - Abondance 121
III.2.3 - Composition des communautés 121
III.2.3.a - Composition spécifique 121
III.2.3.b - Traits biologiques 123
III.3 - Flore des bordures 124
IV - Discussion **125**
IV.1 - Abeilles 125
IV.2 - Syrphes 127

PARTIE B - UTILISATION DU COLZA PAR LES POLLINISATEURS **128**
I - Problématique **128**
II - Analyses **129**
III - Résultats 130
III.1 - Abeilles 130
III.1.1 - Richesse spécifique 130
III.1.2 - Abondance 130
III.1.3 - Espèces 131
III.2 - Syrphes 133
III.2.1 - Richesse spécifique 133
III.2.2 - Abondance 134
III.2.3 - Espèces 134
IV - Discussion **135**

PARTIE C - FLORE, HABITAT LOCAL, CONTEXTE PAYSAGER : QUELLE INFLUENCE SUR LES ABEILLES SOLITAIRES ? **137**
I - Problématique **137**
II - Analyses **137**

II.1 - Influence de la nature de la parcelle adjacente 137
II.2 - Influence de la flore 138
II.3 - Influence du contexte paysager sur les abeilles solitaires 138
II.3.1 - Quantification du paysage autour des points d'échantillonnage 138
II.3.2 - Analyses statistiques 140
III - Résultats 141
III.1 - Nature de la parcelle adjacente 141
III.2 - Influence de la composition floristique des bordures 142
III.3 - Composition du paysage 143
III.3.1 - Bordures « colza » et « non-colza » considérées simultanément 143
III.3.2 - Bordures « colza » et « non-colza » considérées séparément 144
IV - Discussion 146
Annexes du chapitre IV 149

CHAPITRE V - INFLUENCE DE LA STRUCTURE DU PAYSAGE, DES ROTATIONS CULTURALES ET DE LA PRÉSENCE DE COLZA SUR LES ABEILLES SOLITAIRES DANS UN PAYSAGE BOCAGER 169
Résumé 171
I - Introduction 172
II - Materials and methods 174
II.1 - Study area 174
II.2 - Bee sampling 174
II.3 - Characterization of landscape composition, landscape structure and field margin management 174
II.3.1 - Landscape composition and structure 174
II.3.2 - Field margin management 175
II.4 - Data analyses 175
III - Results 176
III.1 - Bee community composition 176
III.2 - Comparison between oilseed rape and non oilseed rape field margins 176
III.3 - Effects of landscape composition 176
III.3.1 - Permanent elements 176
III.3.2 - Land use in 2007 177
III.3.3 - Crop fields with crop rotation component 177
III.4 - Effects of landscape structure 177
IV - Discussion 180
IV.1 - Influence of oilseed rape on the spatial distribution of bees 180
IV.2 - Influence of the current landscape 180
IV.3 - Influence of crop rotations 181
IV.4 - Management implications 181
Annexes du chapitre V 183

CHAPITRE VI - RÉPARTITION DES INSECTES POLLINISATEURS AU SEIN DES PARCELLES DE COLZA EN RELATION AVEC LA DISTRIBUTION DES RESSOURCES FLORALES 187
I - Introduction 189
II - Matériel et méthodes 191
II.1 - Capture des insectes pollinisateurs 191
II.2 - Evaluation de la densité de fleurs de colza 192
II.3 - Caractéristiques des parcelles 193
II.4 - Analyses statistiques 195
II.4.1 - Influence de la position dans la parcelle sur l'abondance des insectes pollinisateurs et sur la densité de fleurs de colza 195
II.4.2 - Influence des caractéristiques des parcelles de colza sur l'abondance des pollinisateurs et sur la densité de fleurs 195
III - Résultats 196
III.1 - Répartition spatiale des pollinisateurs au sein des parcelles de colza 196
III.1.1 - Composition des captures 196
III.1.2 - Influence de la position dans la parcelle sur l'abondance des pollinisateurs 198

III.1.3 - Evolution de l'abondance des pollinisateurs au cours des sessions 199
III.1.4 - Influence des caractéristiques des parcelles sur l'abondance des pollinisateurs 200
III.2 - Hétérogénéité spatiale de la densité de fleurs de colza au sein des parcelles 202
III.2.1 - Densité de fleurs de colza en fonction de la position dans la parcelle 202
III.2.2 - Influence de la présence d'une haie sur la densité de fleurs de colza en bordure de parcelle 202
IV - Discussion 202
IV.1 - Relation entre la répartition des pollinisateurs et la variabilité spatiale de la densité de fleurs de colza 202
IV.2 - Les résultats obtenus à Pleine-Fougères sont-ils généralisables à d'autres agro-écosystèmes ? 204
IV.3 - Perspectives 205
Annexes du chapitre VI 207

DISCUSSION GÉNÉRALE 209
I - Agriculture et communautés d'insectes pollinisateurs 211
I.1 - Connaissance des insectes pollinisateurs 211
I.2 - La prise en compte des pratiques agricoles : une nouveauté 212
I.3 - Le rôle des habitats semi-naturels : des effets différenciés selon les échelles 212
I.4 - Le rôle du colza : une culture entomophile largement utilisée 213
I.5 - Point sur la conservation des abeilles dans les paysages agricoles 213
I.5.1 - Les prairies : apports sur le rôle des prairies temporaires 213
I.5.2 - Le rôle des éléments linéaires : chemins, bordures de parcelles et de routes 214
I.5.3 - Le rôle des cultures entomophiles 215
II - Agriculture et biodiversité 216
II.1 - Rôle de la mosaïque des cultures 216
II.2 - Rôle des rotations, de l'histoire récente 216
II.3 - Positionnement de ce travail au sein des recherches menées sur les sites de Selommes et Pleine-Fougères 217
II.3.1 - Le site de Selommes : des recherches axées sur les flux de gènes 217
II.3.2 - Le site de Pleine-Fougères : quinze ans de recherches sur les relations agriculture-biodiversité 217
III - Impacts environnementaux des variétés de colza tolérantes aux herbicides 218

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 221

ANNEXES 255
Annexe 1 - Communications dans le cadre de la thèse 255
Annexe 2 - Activités d'enseignement 257

RÉSUMÉ

Cette thèse porte sur les facteurs influençant la composition des communautés d'insectes pollinisateurs (abeilles et syrphes) dans les paysages agricoles, en présence d'une culture entomophile, le colza. Son originalité réside dans la prise en compte des pratiques agricoles, et non pas uniquement de la quantité d'habitats semi-naturels, pour évaluer l'impact de l'intensification agricole.

A l'échelle de 14 sites européens, les abeilles sont affectées négativement par l'intensification agricole (mesurée par la quantité de pesticides et fertilisants azotés et par la charge en bétail) et positivement par la quantité d'habitats semi-naturels.

A l'échelle du paysage, nous avons montré que : (1) les abeilles et les syrphes se concentrent au niveau des parcelles de colza, culture nectarifère fortement attractive ; (2) le rôle des habitats semi-naturels diffère en fonction du type de paysage : dans le bocage, les haies et les prairies jouent un rôle important ; dans l'openfield, les chemins (sites de nidification des abeilles terricoles) et les bordures de parcelles (sources de fleurs) semblent jouer un rôle majeur ; (3) une analyse de l'histoire récente (sur 5 ans) met en évidence le rôle positif de la présence de prairies temporaires dans les rotations culturales sur la richesse spécifique des abeilles solitaires.

Une étude de la répartition spatiale des insectes pollinisateurs au sein des parcelles de colza indique que (1) dans le bocage, l'ensemble des insectes considérés utilise à la fois les bordures et l'intérieur des parcelles. Les bourdons, dont les capacités de vol sont les plus importantes, fréquentent préférentiellement le centre des parcelles, où nous avons montré que la quantité de ressources est maximale ; (2) dans l'openfield, où la surface en colza est plus élevée, nous observons un effet « dilution », qui rend plus difficile la compréhension du comportement des insectes.

En améliorant les connaissances sur l'utilisation de l'espace par les insectes pollinisateurs, ce travail permet de mieux estimer les flux de pollen, et donc les risques potentiels associés à la mise en place de cultures transgéniques.

Mots clés : abeilles, bocage, colza, cultures entomophiles, écologie du paysage, distribution spatiale, flux de (trans-)gènes, insectes pollinisateurs, intensification agricole, openfield, pratiques agricoles, rotations culturales, service écosystémique, syrphes.

ABSTRACT

This study deals with the composition of pollinator insect communities (bees and hoverflies) in agricultural landscapes where oilseed rape, a mass flowering crop, is produced. It is original as it considers agricultural practices and not only the amount of semi-natural habitats, to assess the impacts of agricultural intensification.

In 14 European sites, the bees are adversely affected by agricultural intensification (measured by the amount of pesticides and nitrogen fertilizers and by the livestock density) and positively affected by the amount of semi-natural habitats.

At the landscape scale, we find that : (1) bees and hoverflies are more abundant on oilseed rape (OSR) field margins than on other types of field margins, showing the attractiveness of OSR ; (2) the role of semi-natural habitats can differ according to the landscape structure : in the “bocage”, hedgerows and grasslands have a positif impact whereas in the openfield, bees seem to rely on lanes (providing nesting sites for ground-nesting bees) and field margins (providing floral resources) ; (3) in the “bocage”, accounting for the recent past use (5 years) of crop fields shows that temporary grasslands in crop rotations have a positive impact on solitary bee species richness.

An analysis of the spatial distribution of pollinator insects in OSR fields indicates that (1) in the “bocage”, all insects use both the edges and the interior of fields. Bumblebees, whose flight capabilities are most important, use preferentially the interior of fields, where the amount of resources is maximum, (2) in the openfield, where the amount of OSR is higher, we observe a "dilution" effect, which makes more difficult the understanding of insect behavior.

By improving knowledge about spatial distribution of pollinator insects, our study permits to better estimate pollen flow, and therefore the potential impacts of transgenic crops.

Key words : agricultural intensification, agricultural practices, bees, crop rotations, ecosystem service, flowering crops, hedgerow network landscape, hoverflies, landscape ecology, oilseed rape, openfield, pollinator insects, spatial distribution, (trans-)gene flow.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

I - AGRICULTURE ET BIODIVERSITÉ

I.1 – Crise de la biodiversité et émergence de la notion de service écosystémique

La prise de conscience générale de l'érosion de la biodiversité est souvent symboliquement reliée au Sommet de la Terre de Rio de Janeiro en 1992 et à la mise en place de la Convention sur la Diversité Biologique. L'apparition du mot « biodiversité » ne date d'ailleurs que de quelques années auparavant [1], et selon Aubertin (2000), elle coïncide avec la prise en considération des problématiques de conservation du vivant dans le champ politique, et non plus seulement par les biologistes et les protecteurs de la nature.

Le taux d'extinction des espèces est aujourd'hui considéré comme nettement supérieur aux taux d'extinction « naturels » estimés à partir de données fossiles (Pimm et al. 1995), ce qui conduit certains auteurs à évoquer une « sixième crise d'extinction de la biodiversité » (Thomas et al. 2004). De plus, certaines projections estiment que ce rythme d'extinctions est susceptible de s'accélérer de façon importante au cours des prochaines décennies (MA[2] 2005a,b).

Pourquoi protéger la nature ? En particulier, doit-on protéger la nature « pour elle-même » ou dans l'intérêt de l'humanité ? La nature « pour la nature » et sa valeur intrinsèque ou la nature pour ce que l'humanité en retire et pourra potentiellement en retirer dans le futur ? Ce type de débat date de l'avènement même des mouvements conservationnistes, au début du 20ème siècle (Armsworth et al. 2007).

Depuis la fin des années 1990, le fort développement de la notion de « service écosystémique » (Daily 1997) marque un intérêt grandissant et une prise de conscience accrue de ce que l'homme perd et pourrait perdre du fait de l'érosion de la biodiversité. En réponse à la demande croissante de scientifiques et de décideurs pour une évaluation globale des conséquences de l'évolution des écosystèmes, à l'image des travaux du GIEC[3] pour les changements climatiques, l'ONU a lancé en 2000 le Millenium Ecosystem Assessment (MA). Cette évaluation a été réalisée de 2001 à 2005, mobilisant 1360 experts de 95 pays (MA 2005a,b). Le rapport final et ses retombées médiatiques ont ainsi popularisé la notion de service écosystémique[4] au niveau mondial. Le débat autour des motivations et méthodes de la conservation de la nature se poursuit, à la lumière de cette nouvelle notion (Encadré 1).

Un service écosystémique est un service fourni par la nature qui améliore ou maintient le bien-être humain (Daily 1997). Différentes classifications de ces services ont été proposées (par exemple Costanza et al. 1997, De Groot et al. 2002). Nous retiendrons ici celle proposée par le MA qui distingue :

- (1) les **services d'entretien** qui ne sont pas directement utilisés par l'homme mais qui conditionnent le bon fonctionnement des écosystèmes, à court terme mais également dans leur capacité d'adaptation à long terme : par exemple capacité de recyclage des nutriments, pédogenèse, photosynthèse ou encore importance de la production primaire comme premier maillon des chaînes alimentaires ;
- (2) les **services écosystémiques** au sens strict, directement utilisés par l'homme, qui regroupent :
    - (a) les **services d'approvisionnement**, qui conduisent à des biens appropriables (aliments, eau douce, matériaux et fibres, bioénergies) ;
    - (b) les **services de régulation**, c'est-à-dire la capacité à moduler dans un sens favorable à l'homme des phénomènes comme le climat, l'occurrence et l'ampleur des maladies ou différents aspects du cycle de l'eau, ou à protéger d'événements catastrophiques (cyclones, tsunamis, pluies diluviennes). Contrairement aux services

[1] E.O. Wilson, 1988.
[2] Millenium Ecosystem Assessment.
[3] Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat.
[4] Le terme « service écologique » est aussi employé (Chevassus-au-Louis 2009).

d'approvisionnement, ces services de régulation sont généralement non appropriables et ont plutôt un statut de biens publics ;

- (c) les **services culturels**, c'est-à-dire l'utilisation des écosystèmes à des fins récréatives, esthétiques, spirituelles ou éducatives.

Encadré 1

Attribuer une valeur économique à la biodiversité : piège ou outil de conservation ?

Le développement de la notion de service écosystémique s'est dès le départ accompagné d'une évaluation économique de la valeur de la biodiversité, basée sur des interrogations du type : si ce service écosystémique se détériore quantitativement ou qualitativement, quelles en sont les conséquences économiques pour l'homme ? Quelle est la valeur des biens perdus (exemple de la destruction d'un service d'approvisionnement par la déforestation par exemple) ? Quel est le coût de la restauration du service dégradé (exemple de la pollinisation) ? Les études de Costanza et al. (1997) et Pimentel et al. (1997) constituent les premières évaluations de la valeur économique des services écosystémiques à l'échelle mondiale. Elles ont été suivies par de nombreuses études du même type, plus ciblées géographiquement ou dans leur objet. Par exemple, Losey & Vaughan (2006) évaluent la valeur des services fournis par les insectes sauvages aux Etats-Unis et Gallai et al. (2009) celle du service de pollinisation dans le monde. En 2009, le Centre d'Analyse Stratégique du gouvernement français a publié « Approche économique de la biodiversité et des services liés aux écosystèmes - Contribution à la décision publique » (Chevassus-au-Louis et al. 2009). Ce rapport, qui constitue une application du MA à l'échelle nationale, a notamment pour objectif de proposer des valeurs de références pour la biodiversité et les services écosystémiques pour la France. Ainsi, les auteurs quantifient la valeur d'un hectare de forêt ou d'un hectare de prairie extensive.

Ces évaluations financières suscitent des réactions divergentes. Par exemple, Armsworth et al. (2007) conçoivent les services écosystémiques et leur évaluation financière comme un moyen nouveau de progresser dans la conservation de la nature :

« Nature for nature's sake resonates only with the already converted. Business interests, farmers, and the billion humans living in rural poverty remain unwilling or unable to move. We need these people as partners in conservation, and ecosystem service approaches provide a means of motivating and enabling them. If human dependence on nature becomes widely recognized, society will demand greater environmental stewardship ».

Cette nécessité d'une quantification économique comme moyen de rendre « plus apparente » la valeur de la nature est également citée par Costanza et al. (1997) comme une justification de leur étude. Au contraire, McCauley (2006) estime qu'une « marchandisation de la nature » ne mènera pas à des actions efficaces et durables de conservation :

« Are there other socially viable paths for conservationists besides the commodification of nature? Yes. Nature has an intrinsic value that makes it priceless, and this is reason enough to protect it. (…) I suggest that the aggregate value of a chunk of nature — its aesthetic beauty, cultural importance and evolutionary significance — is infinite, and thus defies incorporation into any ecosystem service programme that aims to save nature by approximating its monetary value. (…) Nature conservation must be framed as a moral issue and argued as such to policy-makers, who are just as accustomed to making decisions based on morality as on finances ».

I.2 - La biodiversité, source de services pour l'agriculture

L'utilisation de la nature via l'agriculture conduit à la production de services d'approvisionnement (nourriture, fibres) mais aussi de services de régulation et de services culturels (*sensu* MA 2005). Parallèlement, l'agriculture est dépendante de services fournis par la biodiversité, qui ont fait l'objet d'une synthèse par Zhang et al. en 2007. Ces auteurs distinguent les services de support et les services de régulation.

- Les **services de support** comportent notamment :
  - le **maintien de la structure et de la fertilité des sols**, réalisé par les lombrics et autres macro et micro-invertébrés du sol ;
  - le **recyclage de la matière organique**, réalisé par les micro-organismes tels que mycètes et bactéries, parfois via des relations symbiotiques entre fabacées et bactéries fixatrices d'azote ;
  - l'**approvisionnement en eau**, car la végétation en amont des bassins versants affecte la qualité et la stabilité de l'approvisionnement en eau pour l'agriculture ;
  - la **diversité génétique**, qui a permis la sélection de variétés diversifiées et répondant aux différentes exigences de l'agriculteur et du consommateur et qui offre des potentialités pour répondre aux besoins futurs ;
- Les **services de régulation** sont, par exemple :
  - la **rétention des éléments organiques**, car les couverts végétaux permettent de retenir le sol et la matière organique entre deux cultures, tandis que les haies et les bandes enherbées diminuent l'érosion et le ruissellement ;
  - la **pollinisation animale**, qui assure la production de denrées (graines, fruits) et la reproduction des plantes qui requièrent ce type de pollinisation ;
  - le **contrôle des bioagresseurs**, assuré par des prédateurs (oiseaux, araignées, insectes…) ou des parasitoïdes (insectes).

I.3 - Les impacts de l'agriculture sur la biodiversité

L'activité agricole est indispensable à l'humanité car elle est à la base de l'approvisionnement en nourriture et en fibres. L'évolution des pratiques au cours du 20ème siècle a permis un accroissement important de la production (Stoate et al. 2001). Cette intensification s'est réalisée aux dépens de la biodiversité et du maintien des services écosystémiques fournis par les êtres vivants. En parlant de ce processus, Foley et al. (2005) évoquent le « dilemme » de l'utilisation des surfaces terrestres par l'humanité. A court terme, les pratiques agricoles « modernes » issues de la « Révolution Verte » sont synonymes d'une augmentation des rendements, mais à long terme, elles sont susceptibles d'engendrer une dégradation des services écosystémiques, dont certains sont cruciaux pour l'agriculture. **Il s'agit donc de trouver un compromis entre la nécessaire utilisation des terres pour la production de denrées et la préservation de la biodiversité, indispensable à la durabilité de l'agriculture** (Foley et al. 2005, Butler et al. 2009) (Fig. 1). Le Roux et al. (2008) présentent une synthèse sur ce thème.

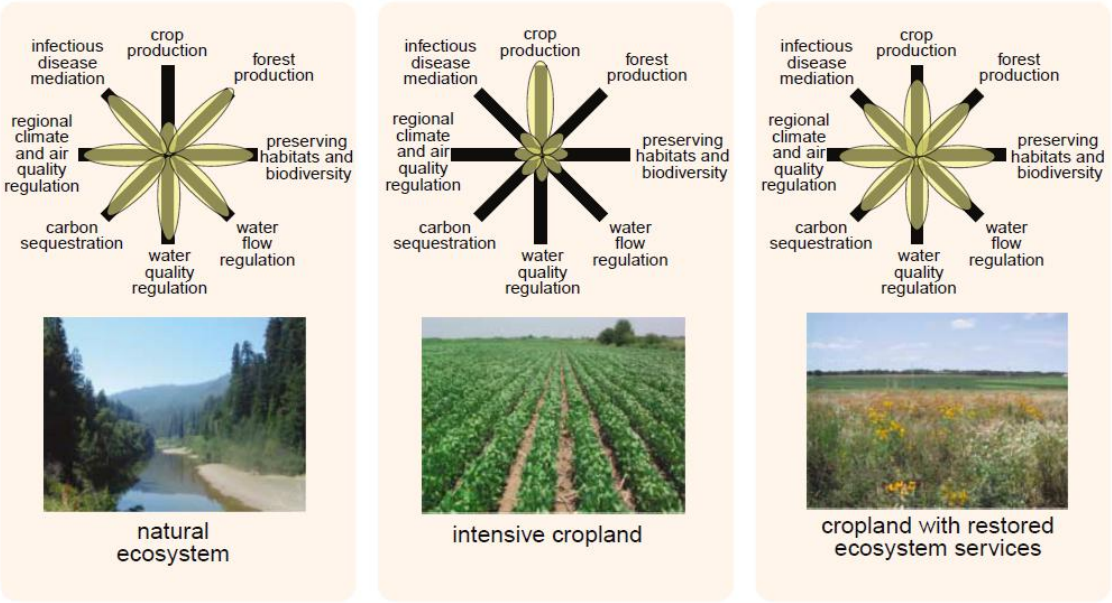


Figure 1. Cadre conceptuel permettant de comparer les services écosystémiques fournis par trois types de paysages. Un écosystème naturel est apte à fournir de nombreux services mais ne produit pas de denrées agricoles. Un agrosystème intensif produit des denrées en quantités importantes (du moins à court terme) aux dépens des autres services. L'extensification des systèmes agricoles permet de concilier la production et le maintien des autres services. Tiré de Foley et al. 2005.

Les activités agricoles engendrent à la fois des effets positifs et négatifs sur la biodiversité (Tscharntke et al. 2005).

L'idée de biodiversité est le plus souvent associée aux écosystèmes naturels, où les activités anthropiques sont nulles ou faibles. L'intérêt des écologues et les efforts de conservation se focalisent souvent sur ce type d'écosystèmes (Mittermeier et al. 2003). Pourtant, au cours de l'histoire, les activités agricoles ont pu être à l'origine de la création de paysages riches en biodiversité. Ainsi en Europe, le développement de l'agriculture, à partir du Néolithique, a conduit à un déboisement progressif, créant une mosaïque hétérogène d'habitats ouverts et forestiers hébergeant davantage d'espèces que la forêt primaire. Les pelouses calcaires, par exemple, sont parmi les milieux les plus riches en Europe Centrale (Van Swaay 2002, WallisDeVries et al. 2002, Cremene et al. 2005). Aujourd'hui, dans de nombreux pays européens, les enjeux de conservation se portent souvent sur des milieux créés et maintenus par les activités agricoles extensives traditionnelles, prairies, landes ou tourbières par exemple (Bignal & Mc Cracken 1996, Bignal & Mc Cracken 2000, Henle et al. 2008). Par ailleurs, l'agriculture peut être favorable à la biodiversité du fait que la forte productivité inhérente aux parcelles cultivées est à l'origine de ressources alimentaires importantes pour certains groupes, oiseaux ou insectes par exemple (Söderström et al. 2001, Westphal et al. 2003, Tscharntke et al. 2005).

La seconde moitié du 20ème siècle a été marquée par une forte intensification agricole, surtout en Europe de l'Ouest et en Amérique du Nord dans un premier temps, synonyme d'un déclin de la biodiversité dans les paysages agricoles (Stoate et al. 2001, Tilman et al. 2001, Robinson & Sutherland 2002). Cette intensification s'opère à deux échelles spatiales, celle de la parcelle et celle du paysage (Tscharntke et al. 2005) :

- A l'**échelle de la parcelle agricole**, l'intensification s'opère par une augmentation des intrants et une modification des pratiques :
    - l'usage massif de **fertilisants minéraux** entraîne une diminution de la diversité et de l'abondance des plantes au sein des parcelles, mais également dans les milieux adjacents non cultivés (pulvérisations involontaires sur les bordures de parcelles lors du passage de l'engin sur la parcelle) (Stoate et al. 2001, Kleijn et al. 2009) ;

- l'augmentation de l'utilisation des **pesticides** engendre un déclin des plantes, des invertébrés et des organismes des maillons supérieurs des chaînes alimentaires, comme les oiseaux (De Snoo 1999, Benton et al. 2002, Robinson & Sutherland 2002) ;
- le **labour** profond cause des mortalités directes chez certains groupes (oiseaux, mammifères…) et diminue les qualités du sol (McLaughlin & Mineau 1995) ;
- l'usage généralisé des fertilisants minéraux et des pesticides s'accompagnent d'une **simplification des rotations culturales**, avec l'abandon des cultures non-céréalières visant à casser le cycle des bioagresseurs ou des adventices et celui des fabacées restaurant la fertilité du sol en tête de rotation (Robinson &Sutherland 2002).

- A l'**échelle du paysage**, l'intensification induit une diminution et une fragmentation des habitats semi-naturels :
  - les **réorganisations parcellaires** en vue d'agrandir les parcelles entraînent la disparition des milieux semi-naturels interstitiels. Ainsi, dans les paysages bocagers de l'ouest de l'Europe, le remembrement a conduit à la diminution du linéaire de haies (Burel & Baudry 1998, Baudry & Jouin 2003) ;
  - l'**augmentation de la surface cultivée** se fait au détriment des prairies permanentes ou d'autres habitats semi-naturel (zones humides…), qui sont soit détruits, soit fragmentés ;
  - l'abandon des pratiques extensives traditionnelles peut conduire dans certaines régions à la **déprise agricole** et à la fermeture du milieu, entraînant une diminution des surfaces prairiales ;
  - enfin, à l'échelle du paysage ou à l'échelle régionale, l'intensification agricole s'est traduite par une **spécialisation des exploitations agricoles**, soit vers l'élevage soit vers les cultures, entraînant une dissociation des productions animales et végétales et une séparation géographique entre zones cultivées-labourées et zones de pâturage (Robinson & Sutherland 2002).

I.4 - Les insectes : les acteurs de services écosystémiques variés menacés par l'intensification agricole

Les insectes interviennent donc dans trois types de services en faveur de l'agriculture : la dégradation de la matière organique (notamment les coléoptères de la famille des Scarabaeidae), le contrôle des bioagresseurs (grande diversité de prédateurs et de parasitoïdes) et la pollinisation (divers groupes, en particulier au sein des hyménoptères et des diptères) (Losey & Vaughan 2006, Zhang et al. 2007, Isaacs et al. 2009).

Les conséquences de l'intensification agricole ont été largement étudiées sur certains taxons tels que les plantes, les oiseaux et les papillons (Krebs et al. 1999, Robinson & Sutherland 2002, Benton et al. 2003, Thomas et al. 2004). Les études portent sur l'impact de l'intensification sur des composants de la biodiversité et s'en tiennent à des inquiétudes sur l'état des populations chez ces espèces et ne vont pas jusqu'à l'évaluation de ce que l'homme perd si elles disparaissent. En ce qui concerne les abeilles et dans une moindre mesure les syrphes, les études sur les impacts de l'agriculture sont tout d'abord plus récentes et moins nombreuses. Ensuite, ces études ont dès le départ été accompagnées de l'expression d'une inquiétude sur l'existence d'une crise de la pollinisation. Autrement dit, les études sur abeilles et agriculture sont toujours estampillées « crise de la pollinisation ». A la différence des taxons évoqués précédemment, l'accent est mis davantage sur le service écosystémique en danger que sur le déclin d'une composante de la biodiversité à protéger en tant que telle.

Cette thèse a pour cadre l'étude des relations agriculture-biodiversité. Elle vise à approfondir les connaissances sur l'impact des activités agricoles sur les pollinisateurs majeurs que sont les abeilles et les syrphes. Elle s'intéresse en particulier au rôle d'une culture entomophile, le colza (*Brassica napus* L.). Dans le contexte des interactions entre agriculture et insectes, notre travail n'a

pas pour objet premier les services rendus à l'agriculture mais bien les conséquences des activités agricoles sur un groupe d'insectes présent dans les agroécosystèmes (Fig. 2).

Figure 2. Interrelations entre agriculture et insectes dans les agroécosystèmes. Cette thèse s'inscrit dans l'étude des impacts de l'agriculture sur la biodiversité des pollinisateurs.

II – LES VARIÉTÉS DE COLZA TRANSGÉNIQUES : UN NOUVEL ENJEU

II.1 – Aperçu sur le développement des plantes génétiquement modifiées dans le monde au cours des quinze dernières années

La commercialisation de la première plante génétiquement modifiée (GM) date de 1994. Depuis 1996, la surface cultivée en plantes GM dans le monde a régulièrement augmenté, pour atteindre 134 millions d'hectares en 2009 (James 2009). Les plantes GM sont aujourd'hui cultivées dans 25 pays, avec en tête les Etats-Unis qui cultivent à eux seuls la moitié de la surface totale, suivis par le Brésil et l'Argentine. Le soja, le coton, le maïs et le colza sont les quatre plantes les plus concernées par la culture de variétés GM. En 2009, le ratio [superficie cultivée en variété GM / superficie totale] était, à l'échelle mondiale, de 77 % pour le soja, 49 % pour le coton, 26 % pour le maïs et 21 % pour le colza. Depuis 1996, la tolérance aux herbicides a été, de manière constante, le principal caractère concerné par les cultures GM, suivi par la résistance aux insectes. En 2009, les variétés tolérantes aux herbicides de soja, maïs, colza, coton, betterave sucrière et luzerne ont occupé 83,6 millions d'hectares, soit 62 % de la superficie mondiale des cultures GM (James 2009).

Le développement des cultures GM s'accompagne d'un questionnement sur la balance bénéfices/risques de ces nouvelles cultures (Gallais & Ricroch 2006). Certains pays les ont d'ores et déjà massivement adoptées (aux Amériques, en Asie), d'autres demeurent réticents à les introduire dans leur agriculture, notamment en Europe (James 2009, Ramessar et al. 2010). Les risques invoqués sont de trois ordres : sanitaires, socio-économiques et environnementaux (Gallais & Ricroch 2006). Nous nous intéressons ici uniquement aux risques environnementaux.

La question des impacts directs et indirects des organismes GM est considérée par la communauté scientifique comme un enjeu important pour la préservation de la biodiversité à l'échelle mondiale (Sutherland et al. 2009). Les impacts environnementaux liés aux plantes GM doivent être évalués au cas par cas et dépendent des caractéristiques intrinsèques de la plante (le caractère introduit, la biologie de l'espèce), de l'agro-écosystème dans lequel elle est mise en culture, de la façon dont elle est cultivée et enfin de la législation encadrant cette culture (Ervin et al. 2003). Les impacts diffèrent donc notamment selon le type de transgène (Tableau 1).

Tableau 1. Risques environnementaux liés aux deux types majoritaires de cultures génétiquement modifiées (d'après Ervin et al. 2003)

Type de PGM	Impacts environnementaux
Tolérance aux herbicides	- Transfert du transgène aux espèces phylogénétiquement proches (potentiellement adventices des cultures) - Acquisition de la tolérance aux herbicides par les adventices, par sélection ou évitement - Acquisition de la tolérance aux herbicides par les populations « échappées » de la culture - Impact négatif sur la faune sauvage lié à la réduction des ressources alimentaires
Résistance aux insectes	- Transfert du transgène aux espèces phylogénétiquement proches (potentiellement adventices des cultures) - Acquisition de la résistance aux insecticides chez les insectes - Toxicité pour les insectes non cibles et pour les micro-organismes du sol

II.2 – La culture de colza transgénique aujourd'hui

II.2.1 – Données sur la production de colza en Europe et dans le monde

Le colza (*Brassica napus* L.) est une plante dicotylédone de la famille des Brassicaceae. Elle est issue d'une hybridation naturelle entre la navette (*Brassica campestris* L.) et le chou (*Brassica oleracea* L.). On distingue le colza d'hiver (semé à l'automne), qui est le plus fréquent en Europe, et le colza de printemps ou canola (semé au printemps), cultivé dans les régions à hiver rude telle que le Canada ou à climat très sec comme l'Australie (Pivard 2006).

Dans l'Union Européenne, le colza occupe le quatrième rang en termes de surfaces cultivées, derrière le blé, le maïs et l'orge les principaux pays producteurs de colza sont la France (surtout la moitié Nord du pays), l'Allemagne, la Pologne et la République Tchèque (Van der Velde et al. 2009). Le colza est traditionnellement cultivé pour l'alimentation humaine (huile) et animale (tourteaux, source de protéines), mais son usage se développe actuellement pour la transformation en agro-carburant (Van der Velde et al. 2009). En France en 2008, le colza a été cultivé sur 1,4 millions d'hectares, représentant la première culture oléagineuse devant le tournesol (630 000 hectares) et le soja (22 000 hectares) (Agreste 2009[5]).

II.2.2 – Place du colza transgénique dans la production

En raison de son utilisation répandue dans le monde, de la relative facilité tant de sa culture que des transformations génétiques au sein de son génome, le colza est une culture potentiellement candidate pour divers types d'améliorations génétiques. Différents types de traits sont ou peuvent être intégrés : résistance aux maladies et aux insectes, qualités nutritionnelles, qualités particulières de l'huile par exemple (Cardoza & Stewart 2007). **Actuellement, seules les variétés tolérantes aux herbicides sont cultivées.** En 2009, le colza GM représentait 5 % des surfaces cultivées en plantes GM et 21 % de la surface totale cultivée en colza dans le monde (James 2009). Il était présent aux États-Unis, au Canada, en Australie et au Chili. Au Canada, la quasi-totalité du colza produit est GM (taux d'adoption de 93 % pour 2009, James 2009). En Europe, la culture de colza transgénique n'est pas autorisée du fait des interrogations sur la faisabilité d'une coexistence des filières GM et conventionnelle (Ramessar et al. 2010). Cependant, un accroissement de la demande en colza est envisagé, lié notamment au développement des agro-carburants (van der Velde et al. 2009) et pourrait s'accompagner de l'autorisation de la mise en culture de variétés transgéniques. Il est donc primordial d'évaluer en amont les impacts environnementaux d'une introduction de colza transgénique dans les paysages agricoles européens.

[5] http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/.

II.3 – Les impacts environnementaux du colza tolérant aux herbicides

Il existe deux principaux risques environnementaux liés à la culture de variétés de colza tolérantes aux herbicides (Hails 2000, Graef et al. 2007) : (1) l'échappement du transgène, à travers son transfert aux populations férales de colza, aux cultures de colza non-GM ou aux espèces de Brassicaceae voisines ; (2) les changements de pratiques induits par la culture de variétés GM par rapport aux variétés conventionnelles.

II.3.1 – La dissémination du transgène

L'échappement du transgène pose deux principaux problèmes :
- l'Union Européenne souhaite garantir la coexistence des filières GM et non-GM. Depuis 2004, l'étiquetage y est obligatoire pour signaler tous les produits contenant plus de 0,9 % d'organisme GM. La limitation des flux de gènes entre cultures GM et cultures conventionnelles ou biologiques de colza est une question déterminante dans ce contexte.
- le transfert du transgène aux espèces voisines du colza ou aux populations férales risque de conférer la tolérance aux herbicides à ces plantes, ce qui conduit à perdre l'effet recherché par la culture de la variété GM à savoir le contrôle des adventices.

Le problème de la dissémination des transgènes se pose de façon cruciale pour le colza du fait de l'aptitude particulière de cette espèce à disperser ses gènes et ses individus :
- la dissémination des gènes peut se faire par :
  - les graines : Les graines sont expulsées par déhiscence du fruit, ce qui provoque une première dispersion à courte distance, appelée dispersion balistique (50 centimètres en moyenne, Colbach et al. 2001). Par ailleurs, ces graines étant légères, lisses et sphériques, elles sont facilement transportées par le vent, les eaux de ruissellement et les machines agricoles à moyenne et longue distances (Von der Lippe 2004, Garnier et al. 2008) ;
  - le pollen : La pollinisation du colza peut être réalisée par le vent (pollinisation anémophile) et les insectes (pollinisation entomophile), dans des proportions variables selon les auteurs (Mesquida & Renard 1982, Timmons et al. 1996, Cresswell & Osborne 2004, Beckie & Hall 2008). Ces vecteurs impliquent également des flux de gènes à courte et longues distances.
- le colza est capable de former des populations en dehors des parcelles cultivées, dites populations hors-champs ou férales (Pessel et al. 2001, Pivard et al. 2007), et d'effectuer des repousses sur les anciennes parcelles cultivées. Ces populations constituent des relais pour la dissémination des gènes à la fois dans l'espace et dans le temps. En effet, elles son alimentées par une banque de graines persistante et importante (Gulden et al. 2004).
- le colza peut s'hybrider avec des espèces apparentées, notamment *Brassica rapa* et *Raphanus raphanistrum*, deux adventices largement répandues au sein des agro- écosystèmes européens (Chèvre et al. 1997, FitzJohn et al. 2007, Jorgensen 2007).

II.3.2 – La modification des pratiques agricoles liées à la culture de colza tolérant aux herbicides

La mise en place d'une variété de colza tolérante aux herbicides peut entraîner des changements dans les pratiques culturales par rapport à la culture de variétés conventionnelles. La revue de Graef et al. (2007) recense ces changements, qui peuvent avoir un impact environnemental positif ou négatif (Tableau 2). Le principal effet négatif pour la biodiversité est que la culture de colza GM conduit à une lutte plus efficace contre les adventices, d'où une diminution de la biodiversité végétale dans les parcelles, mais aussi sur les bordures, qui reçoivent les applications d'herbicides. Il en résulte notamment des conséquences pour les insectes pollinisateurs qui disposent de moins de ressources alimentaires (Bohan et al. 2005, Morandin & Winston 2005).

Tableau 2. Changements de pratiques agricoles liés à la culture de colza tolérant aux herbicides et impacts environnementaux potentiels. Tiré de Graef et al. 2007.

Références : 1 (Hayes et al., 2004); 2 (Devos et al., 2004); 3 (Schütte et al., 2004); 4 (Senior and Dale, 2002); 5 (Bohan et al., 2005); 6 (Owen, 1999); 6 (Firbank et al., 2003); 7 (Krebs et al., 1999); 8 (Agronomy Guide, 1999/2000); 9 (Werner et al., 2000); 10 (Madsen et al., 1999); 11 (Canola Council of Canada, 2001); 12 (Benbrook, 2004); 13 (Champion et al., 2003); 14 (Frick and Thomas, 1992); 15 (Crawley and Brown, 2004); 16 (Orson, 2002); 17 (Van Acker et al., 2003).

Changement de pratiques	Changement de pratiques résultant	Effets agro-environnementaux potentiels	Réf.
Augmentation de la suppression des adventices		Diminution des ressources alimentaires pour divers organismes, moins de fleurs pour les pollinisateurs et les insectes auxiliaires	1, 3, 4, 5, 6, 7, 9
Réduction de la concentration en substance active dans les herbicides, nombre d'applications réduit, utilisation d'un seul herbicide, à large spectre		Moins d'impacts négatifs des herbicides sur les organismes et sur la compaction du sol	3, 4, 10, 11, 12, 13
En cas de présence de populations férales / de repousses en plein champ	Applications plus fréquentes d'herbicides, augmentation de leur toxicité	Divers effets négatifs sur les organismes et sur les cycles biogéochimiques du sol	1, 2, 3, 15, 16, 17
	Utilisation dans la rotation de cultures possédant la tolérance pour d'autres herbicides	Divers effets positifs ou négatifs sur les organismes et sur les cycles biogéochimiques du sol	1, 2, 3
En cas de résistance des adventices	Augmentation de la toxicité et du nombre d'herbicides	Divers effets négatifs sur les organismes et sur les cycles biogéochimiques du sol	1, 3, 12, 13
	Réutilisation / Augmentation du labour	Augmentation de la dégradation du sol et de l'érosion	1, 3, 17
Augmentation des surfaces cultivées en colza tolérant aux herbicides		Augmentation de la tolérance aux herbicides chez les adventices	1, 2, 3, 9
		Survie et propagation des populations férales	1, 2, 4, 15
		Transfert de la tolérance aux herbicides aux espèces voisines	1, 2, 4
		Diminution de la diversité des espèces cultivées impliquant une réduction de l'agrobiodiversité	1, 3, 7, 9, 12
	Réduction des options de rotations culturales	Effets variés sur les cycles biogéochimiques	1, 3, 9
	Amélioration de la précision des techniques agricoles, avec moins de pollution et de pulvérisation des herbicides hors des parcelles	Diminution des effets négatifs sur organismes, les parcelles et les habitats voisins	1, 4
	Applications d'herbicides et d'insecticides dans des zones précédemment non-cultivées	Divers effets négatifs sur les organismes et les cycles biogéochimiques	1, 3
Diminution des surfaces de jachères estivales		Diminution des ressources alimentaires pour divers organismes, moins de fleurs pour les pollinisateurs et les insectes auxiliaires	3
Utilisation du glyphosate et du glufosinate à la place d'herbicides plus persistants		Moins d'activité résiduelle sur les cultures suivantes, moins d'effets négatifs sur les organismes	4, 8
Application d'herbicide après l'émergence du colza		Augmentation de la pollution des milieux adjacents si l'application a lieu en période de vents forts	6
		Plus de nourriture pour divers organismes jusqu'à l'application, moins d'érosion	5, 9, 13
Modifications dans les dates d'applications d'insecticides et de fongicides liées à la modification des traitements herbicides		Effets positifs ou négatifs sur la faune et l'activité microbienne	1, 4, 9, 13
Réduction ou absence du labour		Accroissement de la compétitivité des adventices pérennes	1, 14
		Moins de compaction du sol, effets positifs sur la biodiversité du sol	1, 8, 9, 14

II.4 – Objectifs du programme de recherche GMBioImpact

Dans le contexte actuel du développement des cultures GM, l'objectif du programme de recherche « ANR-06-POGM-004 GMBioImpact - Flux des (trans-)gènes et impact sur la biodiversité », financé par l'ANR (Agence Nationale de la Recherche, 2007-2010), est d'approfondir les connaissances sur l'**estimation des flux de transgènes de colza (flux de pollen et de graines) et de leur impact sur la biodiversité (flore et entomofaune), que cet impact soit direct (lié à la dissémination des transgènes) ou indirect (lié à la gestion des flux de transgènes)**. Le colza a été choisi comme modèle d'étude en raison de ses aptitudes particulières à disperser ses gènes et ses individus, en comparaison des autres plantes GM (cf. ci-dessus).

Ce programme, coordonné par Jane Lecomte (Laboratoire d'Écologie, Systématique et Évolution, Université Paris XI) comporte trois grands volets, dont nous présentons ici les principales questions :

(1) Estimer la dispersion du pollen et des graines à l'échelle du paysage et évaluer les potentialités d'invasion des populations férales (volet expérimental)

=> Quelle est l'origine du nuage pollinique présent au-dessus d'un champ de colza ? Quelles sont les sources de pollen ? Comment agissent les deux vecteurs de pollen que sont le vent et les insectes pollinisateurs ? Jusqu'à quelles distances ces vecteurs dispersent-ils du pollen viable ?

=> Quel est l'impact de la dispersion des graines sur l'implantation de populations férales dans un paysage ? Quelle est la fréquence des évènements de dispersion à longue distance le long des routes (via le vent ou les véhicules) ?

(2) Mieux comprendre la démographie et la génétique des populations férales et les flux géniques à l'échelle du paysage (volet analyse de données et modélisation)

=> Quelle est l'origine des populations férales ? Quels sont les facteurs favorisant leur maintien ?

=> Quelle est l'importance des flux géniques entre populations férales ? Entre populations férales et parcelles cultivées ?

(3) Évaluer les impacts, liés au colza GM, des modes de gestion des bordures de parcelle sur la biodiversité (plantes à fleurs et insectes pollinisateurs) et sur l'échelle de transfert des transgènes (volet expérimental)

=> De quelle façon les modalités de gestion des bordures de champ et la structure du paysage peuvent-elles conditionner l'activité des pollinisateurs et, de ce fait, les flux de pollen ?

=> Quelles peuvent être les conséquences pour la biodiversité des paysages agricoles des mesures de gestion visant à limiter les flux de gènes de colza ?

=> Comment concilier limitation des flux de gènes et maintien de la biodiversité (plantes à fleurs et insectes pollinisateurs) ?

III - L'ÉCOLOGIE DU PAYSAGE : LE CADRE THÉORIQUE POUR ÉTUDIER LES IMPACTS DE L'AGRICULTURE SUR LA BIODIVERSITÉ

Chez le colza, les flux de gènes, via le pollen ou les graines, peuvent se dérouler sur des distances longues, de l'ordre de plusieurs kilomètres. Aussi, la question des flux de (trans-)gènes doit être abordée à l'échelle du paysage. Elle doit prendre en compte l'hétérogénéité spatiale et temporelle du paysage agricole pour mieux comprendre, notamment, la dispersion du pollen ou la démographie et la génétique des populations férales.

L'objectif de cette partie est de présenter les concepts de l'écologie du paysage, qui est un cadre pertinent pour l'analyse des relations agriculture-biodiversité.

III.1 – Présentation de la discipline

C'est dans le but de réunir l'écologie et la géographie que Troll a introduit le terme d' « écologie du paysage » en 1939 (Troll 1939 in Burel & Baudry 1999). Mais ce n'est que dans les années 1980 que la discipline, telle que nous la connaissons aujourd'hui, a pris son essor (cf. par exemple le livre de Forman & Godron en 1986 ou la naissance de la revue Landscape Ecology en 1987). Parce que l'écologie du paysage est issue de divers champs disciplinaires, tels que l'écologie, la géographie, l'aménagement du territoire ou la sociologie, c'est une science parfois difficile à définir (Wiens 1992, Wu & Hobbs 2002). Différentes définitions, pour le terme « écologie du paysage » comme pour le terme « paysage », ont été proposées. Nous retiendrons ici que (1) l'objet principal de l'écologie du paysage est la compréhension des relations entre processus spatiaux et processus écologiques (Wu & Hobbs 2002) (c'est le paradigme « pattern : process », dont il sera question dans le paragraphe III.1.4), (2) le paysage est « un niveau d'organisation des systèmes écologiques, supérieur à l'écosystème ; il se caractérise essentiellement par son hétérogénéité et par sa dynamique gouvernée en partie par les activités humaines », selon la définition de Burel & Baudry (1999).

Nous présentons ci-dessous ce qui caractérise l'écologie du paysage en tant que champ de recherche en écologie.

III.1.1 - La prise en compte de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des systèmes écologiques

Avant l'émergence de l'écologie du paysage, les notions d'homogénéité, de stabilité et d'équilibre occupaient une place majeure en écologie (Lévêque 2001). Les écologues s'intéressaient aux écosystèmes en tant que « biocénose homogène se développant dans un environnement homogène » (Duvigneaud 1980). Le développement de l'écologie du paysage signe la reconnaissance du fonctionnement dynamique et de l'hétérogénéité spatio-temporelle des systèmes écologiques. Cette reconnaissance s'accompagne d'une prise en compte explicite de l'espace (la distribution spatiale des éléments du paysage considérés est connue) et du temps (l'état initial, ainsi que les perturbations anciennes ou récentes subies par le système sont prises en compte) (Burel & Baudry 1999).

III.1.2 - La multiplicité des échelles étudiées

L'écologie du paysage ne s'intéresse pas seulement au paysage. Au contraire, elle s'attache à étudier comment des processus se déroulant à différents échelles spatiales et temporelles sont susceptibles d'interagir. La théorie de la hiérarchie (Allen & Star 1982, O'Neill et al. 1986, Allen et al. 1987) est un des cadres conceptuels sur lesquels s'appuie l'écologie du paysage. Selon cette théorie, les systèmes écologiques peuvent être décomposés en plusieurs niveaux, chaque niveau opérant à une échelle spatiale et temporelle qui lui est propre. Les échelles d'espace et de temps sont corrélées : ainsi, les phénomènes se déroulant sur de grands espaces sont plus lents que ceux qui se déroulent sur de petits espaces. En écologie du paysage, l'échelle de l'étude est ainsi qualifiée de « fine » si elle s'intéresse à des surfaces de l'ordre du mètre carré, d' « intermédiaire » pour des surfaces de l'ordre de l'hectare et de « large » lorsque la surface excède 100 ha (Wiens 1992, Andersen 2008).

III.1.3 - Les activités humaines comme facteurs d'organisation et de dynamique des paysages, ou le côté multidisciplinaire de l'écologie du paysage

A l'heure actuelle, la totalité des paysages se trouve sous l'influence des activités humaines, soit directement, soit par le biais des changements climatiques. Aussi, ces activités sont pleinement intégrées dans les études d'écologie du paysage, ce qui conduit les écologues à se rapprocher des sciences sociales, telles que la géographie ou la sociologie, ou de sciences techniques comme

l'agronomie. Cette prise en compte de l'homme comme partie intégrante du système écologique et cette multidisciplinarité sont également deux caractéristiques qui distinguent l'écologie du paysage de l'écologie « classique » (Metzger 2008).

III.1.4 - Une science tournée vers l'action

Parce qu'elle considère les échelles larges, que les activités humaines font partie intégrante de la discipline et que ces activités causent des problèmes environnementaux croissants, l'écologie du paysage est impliquée dans la réflexion autour des problèmes de développement durable, de conservation de la nature, d'aménagement de l'espace (Clark & Dickson 2003). Écologie du paysage et biologie de la conservation partagent les mêmes objectifs (la « durabilité » des paysages pour la biodiversité et pour les hommes), mais Wiens (2009) propose une distinction entre les deux disciplines : *« To conservationists, the goal is to find ways to maintain biodiversity, by targeting and prioritizing places for protection or conservation management and by advocating sound environmental policies. To landscape ecologists, the goal is to use an understanding of landscape patterns and processes to design and manage land use in ways that promote the well-being of people and nature. Both aim to enhance the sustainability of landscapes, for biodiversity and for people. »*

Dès sa création en 1983, la société internationale d'écologie du paysage (IALE, International Association for Landscape Ecology) a réuni des scientifiques, des aménageurs de l'espace rural et urbain, des professionnels de la conservation de la nature. Les concepts développés en écologie du paysage ont permis par exemple de réfléchir l'aménagement rural de façon à limiter les impacts négatifs sur la biodiversité ou la qualité de l'eau des opérations de remembrement, ou encore de limiter les conséquences négatives des infrastructures routières (Burel & Baudry 1999). Cependant pour plusieurs auteurs, le transfert des connaissances vers la société, vers l'action est insuffisant, l'écologie du paysage n'a pas assez de poids dans la prise de décision publique (Naveh 2007, Nassauer & Opdam 2008, Termorshuizen & Opdam 2009). Pour améliorer le transfert des connaissances, et pour un réel poids de la discipline dans l'adoption par la société de solutions pour un développement durable, Nassauer & Opdam 2008 suggèrent d'intégrer explicitement au paradigme initial de l'écologie du paysage, « pattern : process », un troisième élément qu'ils nomment « design » (ou proposition d'action). Pour les auteurs, cette recherche de solutions, au-delà de la « simple » compréhension des processus écologiques, doit être considérée comme une opportunité supplémentaire d'approfondir les connaissances de la discipline.

III.2 - Les aspects développés dans le présent travail

Notre étude sur l'influence de la structure du paysage et des pratiques agricoles sur les insectes pollinisateurs se place dans le cadre de l'écologie du paysage. Nous présentons ci-dessous le positionnement de notre travail par rapport à deux thématiques en développement au sein de la discipline.

III.2.1 – Vers une prise en compte croissante de l'hétérogénéité de la mosaïque agricole

Avec la théorie de la hiérarchie (Allen & Star 1982, O'Neill et al. 1986, Allen et al. 1987) ou la théorie des perturbations (Pickett et White 1985), la théorie biogéographique des îles (MacArthur et Wilson 1967) fait partie des fondements théoriques sur lesquels s'appuie l'écologie du paysage. En appliquant les concepts de cette théorie aux éléments boisés, les premiers travaux d'écologie du paysage ont souvent eu pour cadre le modèle tache - corridor - matrice, dans lequel (1) les taches sont les surfaces boisées, habitats des espèces forestières, (2) les corridors sont les éléments linéaires boisés qui permettent d'assurer la connectivité entre les taches de bois, (3) la matrice est

l'élément dominant, englobant, neutre ou défavorable pour l'espèce considérée (voir par exemple Milne et Forman 1986, van Dorp et Opdam 1987). La matrice agricole est considérée comme homogène et ne retient que peu l'attention des écologues. La biodiversité des paysages agricoles est alors, paradoxalement, analysée uniquement dans les éléments non-cultivés du paysage.

Progressivement, le rôle de la matrice dans les processus écologiques a été pris en compte. On parle alors de « mosaïque », dès lors que l'hétérogénéité de la matrice agricole est prise en compte, que des entités peuvent être définies en son sein. Le Cœur et al. (1997) et Aviron et al. (2005) s'intéressent à la biodiversité des haies (respectivement les plantes et les carabes), mais dans leur approche, la haie n'est pas un élément isolée, elle est en relation avec les parcelles adjacentes dont la nature et la gestion sont prises en compte. Ouin et al. (2000) ont étudié à parts égales l'influence des haies et des cultures pour expliquer les fluctuations saisonnières observées chez le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*). Par ailleurs, Ricketts (2001) a montré que la composition et la structure de la mosaïque ont un effet sur le mouvement des animaux entre les taches d'habitat, et Anderson et al. (2007) qu'elle fournit des ressources alternatives quand l'habitat est fragmenté.

Dans notre étude, la mosaïque des cultures est appréhendée sous deux aspects : (1) nous prenons en compte un élément de la mosaïque des cultures, le colza, dans notre analyse de l'influence de la structure du paysage et des pratiques agricoles sur la biodiversité (ici le modèle pollinisateurs) ; (2) en dehors du colza, nous considérons l'hétérogénéité de la mosaïque en prenant en compte l'histoire récente des parcelles à travers les rotations culturales. C'est ce point que nous présentons dans le paragraphe suivant.

III.2.2 – L'hétérogénéité temporelle : la dimension négligée

Metzger (2008) présente un état des lieux de la recherche en écologie du paysage à l'issue du congrès mondial IALE en 2007. Il écrit : *« Are we effectively considering the whole range of landscape heterogeneity? (…) We are, thus, effectively taking into account the landscape heterogeneity in its whole spatial dimension. On the other hand, the temporal dimension or scale was not adequately considered. Two-thirds of the studies did not explore temporal dimension at all, or presented only a snapshot overview of the landscapes. Only one-third of the studies evaluated landscape changes over two or more years. This could be a limitation because past landscape structure can affect present ecological processes, and because there is often a time lag between landscape change and responses by organisms and ecological processes. »*

Dans notre travail, nous avons considéré la dimension temporelle à travers les rotations culturales. Nous avons pris en compte la nature des parcelles agricoles non seulement l'année de l'étude, mais également sur une période pluriannuelle (cinq ans, la durée ordinaire d'un cycle de rotations dans le paysage étudié, Thenail et al. 2009). Plus précisément, notre objectif est de définir le rôle des prairies temporaires : leur inclusion dans une rotation, entre une année de blé et une autre de maïs (par exemple), a-t-elle un effet positif sur la biodiversité ?

IV - CONTEXTE ET PROBLÉMATIQUES DE LA THÈSE

IV.1 – Positionnement du présent travail dans le programme GMBioImpact

Dans le contexte de la mise en culture de variétés de colza GM, les insectes pollinisateurs sont au centre de deux problématiques majeures, celle des flux de transgènes et celle de leur préservation au sein des paysages agricoles.

Tout d'abord, les insectes pollinisateurs représentent, de même que le vent, un des vecteurs de dissémination du pollen de colza, et donc de possibles disperseurs des transgènes. Pour estimer les flux de pollen à l'échelle du paysage, il est nécessaire de mieux comprendre l'activité des insectes pollinisateurs du colza. Quelques études se sont intéressées à la présence d'insectes pollinisateurs au sein des parcelles (Delbrassine & Rasmont 1988, Calabuig 2000, Abrol 2007, Jauker & Wolkers 2008)

et ont montré qu'il est visité par différentes espèces d'abeilles et de syrphes. Le rôle des insectes dans les flux de gènes de colza a été principalement étudié pour le groupe des bourdons (*Bombus* sp.) (Cresswell et al. 2002, Cresswell & Osborne 2004, Hayter & Cresswell 2006, Hoyle et al. 2007) et pour l'abeille domestique (*Apis mellifera*) (Ramsay et al. 1999, 2003, Pierre et al. 2003). Mais l'abeille domestique et les bourdons ne représentent qu'une petite part des espèces d'abeilles, et *a fortiori* de pollinisateurs, potentiellement présentes[6] dans un agro-écosystème. Un des objectifs du programme GMBioImpact est de déterminer quelle est la faune pollinisatrice du colza au sein des paysages agricoles, et quel peut être l'implication de ses différents représentants dans les flux de gènes.

Ensuite, les insectes pollinisateurs sont une composante de la biodiversité des paysages agricoles dont la préservation est un enjeu capital, pour leur valeur intrinsèque, mais également pour leur rôle dans la pollinisation des plantes sauvages et cultivées (Ghazoul 2005a,b, Steffan-Dewenter et al. 2005). Le colza, lui-même, est une culture dont les rendements sont augmentés en présence de pollinisateurs (Steffan-Dewenter 2003, Morandin & Winston 2005, 2006, Jauker & Wolters 2008). L'intensification agricole cause le déclin des insectes pollinisateurs via la diminution des ressources florales, la destruction des sites de nidification et de développement larvaire et la mortalité directe liée aux pesticides (Biesmeijer et al. 2006, Potts et al. 2010a). La mise en place de colza GM peut s'accompagner d'un changement des pratiques agricoles. Ces changements peuvent être liés à la culture de colza GM proprement dite (Hails 2000, Bohan et al. 2005, Graef et al. 2007), mais peuvent aussi provenir de l'adoption de mesures visant à réduire les flux de transgènes (cet aspect est, à notre connaissance, peu évoqué dans la littérature). Quelles peuvent-être les conséquences de ces changements de pratiques sur les pollinisateurs ? La mise en culture de colza GM (et en particulier de colza tolérant aux herbicides) dans les paysages agricoles européens est-elle susceptible d'accroître le déclin de pollinisateurs ? Afin de pouvoir répondre à cette question, il est nécessaire de mieux connaître les pollinisateurs présents au sein des paysages agricoles, et de déterminer les facteurs environnementaux qui conditionnent leur diversité et leur abondance.

Parmi les trois thèses réalisées dans le cadre du programme GMBioImpact, deux portent sur les insectes pollinisateurs, la troisième s'intéressant à la démographie et à la génétique des populations férales de colza (thèse de Diane Bailleul[7]).

La thèse de Rémy Chifflet, réalisée à l'INRA d'Avignon, sous la direction de Bernard Vaissière et Mohamed El-Maataoui, porte sur le rôle des insectes pollinisateurs dans les flux de pollen de colza. Les apports de cette thèse doivent permettre de mieux comprendre les mécanismes de dispersion du pollen, en particulier les évènements de dispersion à longue distance liés aux insectes. Ce travail se base notamment sur l'analyse du pollen transporté par des insectes en différents points d'un paysage, à différentes distances des champs de colza pour répondre aux interrogations suivantes : quelles espèces d'insectes pollinisateurs sont susceptibles de transporter du pollen de colza ? A quelles distances ce pollen est-il transporté ? Quelle est la part des différents vecteurs de pollen dans la pollinisation efficace du colza ? (Chifflet et al. soumis).

Ma thèse a pour objectif de mieux comprendre les relations entre colza et insectes pollinisateurs à l'échelle du paysage agricole. Seuls les pollinisateurs principaux sont pris en compte, à savoir les abeilles et les syrphes.

Tout d'abord, dans l'optique des risques liés aux flux de gènes, mon travail vise à comprendre comment la structure du paysage et les pratiques agricoles influent sur la diversité, l'abondance et la composition des communautés d'insectes pollinisateurs. En effet, une meilleure compréhension de la distribution spatiale des insectes pollinisateurs au sein des paysages peut permettre d'améliorer la prédiction des flux de gènes. Cet aspect de mon travail est complémentaire de celui de Rémy Chifflet

[6] A titre d'exemple, en France le nombre d'espèces d'abeilles est estimé à 865 (Rasmont et al. 1995), dont 45 espèces de bourdons (Mahé, *com. pers.*) et le nombre d'espèces de syrphes à environ 500 (Castella et al. 2008).

[7] Réalisée au laboratoire d'Écologie, Systématique et Évolution de l'université Paris XI.

car ses travaux sur la pollinisation doivent permettre d'évaluer la probabilité qu'une abeille ou un syrphe, pris au hasard dans le paysage, soit susceptible de participer aux flux de gènes entre parcelles de colza, selon par exemple la nature de l'insecte ou la distance du point de capture aux parcelles de colza voisines.

En second lieu, mon travail a pour but d'améliorer les connaissances sur la conservation des insectes pollinisateurs au sein des paysages agricoles. Ces connaissances devraient permettre, notamment, de mieux appréhender les conséquences d'une modification éventuelle des pratiques agricoles consécutives à l'adoption de colza GM en Europe.

IV.2 – Organisation du manuscrit et problématiques abordées

Ce manuscrit de thèse est organisé en six chapitres. Le premier est une synthèse bibliographique sur les pollinisateurs, le deuxième a pour objet les méthodes et sites d'étude. Les suivants présentent les résultats de travaux de terrain, à diverses échelles, allant d'un ensemble de paysages européens étudiés dans le cadre du projet Greenveins (dont j'ai pu bénéficier des données) à des analyses à des échelles de plus en plus fines menées sur des paysages de l'ouest et du centre ouest de la France.

Chapitre I
Le déclin des pollinisateurs - Preuves, causes et conséquences : analyse bibliographique

L'idée d'un déclin généralisé des pollinisateurs est apparue à la fin des années 1990 (Buchmann & Nabhan 1996, Allen-Wardell et al. 1998 et Kearns et al 1998) et s'est largement développée depuis, largement relayée par les médias. Ce premier chapitre constitue une revue bibliographique abordant trois aspects complémentaires sur la question du déclin des pollinisateurs :

(1) De quelles connaissances dispose-t-on sur le déclin des pollinisateurs ?

Les nombreuses études scientifiques publiées ces dernières années sur l'influence des facteurs environnementaux sur les communautés insectes pollinisateurs, le plus souvent les abeilles, débutent le plus souvent en rappelant le déclin actuel des pollinisateurs (ou plus spécifiquement des abeilles) et alertent sur les conséquences d'un tel déclin pour la reproduction des plantes sauvages et cultivées. Pourtant un tel discours est parfois critiqué (Ghazoul 2005a,b). Nous avons essayé dans cette première partie de déterminer sur quelles données se basent cette affirmation d'un déclin.

(2) Quelles sont les conséquences du déclin des pollinisateurs ?

L'objectif est ici de présenter les connaissances actuelles sur les conséquences du déclin des pollinisateurs pour la production agricole et pour la reproduction des plantes sauvages.

(3) Quels sont les facteurs de déclin des insectes pollinisateurs ?

Cette partie débute par une présentation des caractéristiques écologiques des abeilles et des syrphes : habitats favorables, régime alimentaire des larves et des adultes, utilisation de l'espace. Elle présente ensuite les différents facteurs impliqués dans le déclin des pollinisateurs : perte des habitats semi-naturels, pratiques agricoles ou compétition avec des pollinisateurs introduits.

Chapitre II
Méthodes et sites d'étude

Chapitre III
Intensification de l'agriculture, composition du paysage et communautés d'abeilles : étude à l'échelle de quatre pays européens

Dans les paysages agricoles, les activités anthropiques affectent la biodiversité via deux processus majeurs : la destruction d'habitats semi-naturels et l'intensification des pratiques (Tscharntke et al. 2005). Il existe plusieurs études sur l'impact de la perte d'habitats semi-naturels sur les insectes pollinisateurs (par exemple Steffan-Dewenter et al. 2002). En ce qui concerne les pratiques agricoles, il n'existe pas, à notre connaissance, de travaux évaluant l'impact de

l'intensification des systèmes agricoles dans leur ensemble sur les abeilles. Soit les travaux se focalisent sur un type de pratiques (impact des pesticides ou de la fertilisation par exemple), soit ils portent sur la comparaison des systèmes biologiques et conventionnels, sans prendre en compte les degrés d'intensification variables qui peuvent exister au sein de l'agriculture conventionnelle et parfois même sans préciser ce que la qualification d' « agriculture conventionnelle » recouvre en termes de pratiques dans le paysage considéré. D'une façon générale, l'étude de l'impact des activités anthropiques sur la biodiversité dans les paysages agricoles porte surtout les conséquences de la perte d'habitats semi-naturels et moins sur celles de l'intensification des pratiques agricoles (Billeter et al. 2008).

Nous avons analysé les données relatives aux communautés d'abeilles, à la proportion de milieux semi-naturels et aux pratiques agricoles de 14 sites (16 km²) situés dans quatre pays d'Europe de l'Ouest (Belgique, France, Pays-Bas, Suisse). Les données analysées sont issues du programme de recherche européen Greenveins[8] « Vulnerability of Biodiversity in the Agro-ecosystem as influenced by Green Veining and Land-use Intensity » sur l'étude des relations entre biodiversité[9], structure du paysage et intensification de l'agriculture (ou intensité d'usage des systèmes de production). Ce programme a donné lieu à de nombreuses publications[10], mais aucune d'elles ne porte sur l'analyse des données sur les abeilles uniquement. Hendrickx et al. (2007) ont montré que, des cinq groupes d'arthropodes étudiés, les abeilles sont les plus fortement affectées par l'intensification des pratiques agricoles. Celle-ci a un impact négatif fort sur la diversité gamma (richesse spécifique au niveau du site de 16 km²) et tend à homogénéiser la composition spécifique au sein des sites (ressemblance forte entre les communautés échantillonnées en différents points au sein des sites). Hendrickx et al. (2007) caractérise l'intensification agricole à l'aide d'un indice global d'intensification, calculé en prenant en compte différentes variables liées aux pratiques. Son analyse ne nous permet donc pas de savoir quels composants de l'intensification, quelles pratiques, sont responsables de l'impact négatif sur les communautés d'abeilles. Dans ce chapitre, nous analysons l'influence de ces différents composants que sont l'application de pesticides (insecticides, herbicides, fongicides, retardants), l'apport de fertilisants azotés (aux cultures et aux prairies permanentes), la charge en bétail et la diversité des plantes cultivées.

Chapitre IV
Influence de la structure du paysage et des pratiques agricoles sur les communautés d'insectes pollinisateurs : rôle du colza et des éléments semi-naturels[11]

Les paysages agricoles diffèrent à la fois par leurs productions et par leurs organisations spatiales (Burel & Baudry 1999). L'étude des relations agriculture-biodiversité doit prendre en compte cette diversité de situations. Les enjeux de la conservation des pollinisateurs varient-ils selon la structure du paysage et les pratiques agricoles ? Pour répondre à cette question, nous avons comparé les communautés d'abeilles et de syrphes de deux types de paysages contrastés : un bocage de polyculture-élevage et un openfield de grande culture. Ces paysages diffèrent par le type de productions, la structure du paysage, mais aussi par leurs caractéristiques pédo-climatiques. En

[8] Contrat de la commission européenne n°EVKZ-CT-2000-082. Programme de recherche se déroulant sur la période 2001-2004. L'acronyme « Greenveins » provient de l'expression « green veining » désignant l'ensemble des éléments naturels et semi-naturels, éléments taches ou linéaires, inclus dans les paysages agricoles.

[9] Les taxons étudiés sont : plantes vasculaires, oiseaux, abeilles (Apoidea), punaises (Heteroptera), carabes (Carabidae), syrphes (Syrphidae) et araignées (Araneae).

[10] Publications issues du programme de recherche Greenveins : Schweiger et al. 2005, 2007, Baessler & Klotz 2006, Herzog et al. 2006, Bailey et al. 2007a, 2007b, Dormann et al. 2007, 2008, Hendrickx et al. 2007, 2009, Billeter et al. 2008, Diekötter et al. 2008, 2010, Liira et al. 2008.

[11] Les chapitres IV, V et VI portent sur l'analyse de données recueillies dans le cadre du programme GMBioImpact.

revanche, ce sont tous deux des zones de production de colza, dans des proportions importantes pour l'openfield, plus faibles pour le bocage. Notre analyse a porté sur trois points :

(1) La richesse spécifique, l'abondance et la composition spécifique des communautés d'insectes pollinisateurs diffèrent-elles entre le bocage et l'openfield ?
(2) Quel est le rôle du colza pour ces insectes ? Comment la présence du colza structure-t-elle spatialement les communautés à l'échelle du paysage ? L'effet est-il identique dans le bocage et l'openfield ?
(3) Quel est le rôle des éléments semi-naturels ? Comment influent-ils sur les communautés d'insectes pollinisateurs au sein des paysages ? Leur influence est-elle la même dans les deux types de paysage ?

Ce chapitre porte sur l'analyse de données récoltées au cours de deux années successives. Cela nous permet de tester la stabilité des réponses des insectes pollinisateurs. Par ailleurs, nous nous posons ici la question du choix d'une échelle spatiale pertinente pour appréhender les relations agriculture-pollinisateurs.

Chapitre V
Influence de la structure du paysage, des rotations culturales et de la présence de colza sur les abeilles solitaires dans un paysage bocager

Plusieurs études mettent en évidence que la richesse spécifique et l'abondance des abeilles diminuent avec la régression des habitats semi-naturels (Steffan-Dewenter et al. 2002, Morandin et al. 2007, Sjödin et al. 2008). Dans ces études, la mosaïque agricole est typiquement appréhendée comme un ensemble homogène et défavorable aux abeilles. Dans le paysage bocager qui constitue un de nos sites d'étude, la mosaïque agricole comprend des cultures non-entomophiles (blé et maïs principalement), une culture entomophile, le colza, ainsi que des prairies permanentes et temporaires. Blé, maïs, colza et prairies temporaires se succèdent sur les différentes parcelles agricoles au cours du temps : les rotations culturales constituent une pratique agricole traditionnelle qui vise à préserver la fertilité du sol et à limiter les effets négatifs des ravageurs, maladies ou adventices (McLaughlin & Mineau 1995). Dans le chapitre V, nous analysons l'influence de la structure du paysage sur la richesse spécifique et l'abondance des abeilles solitaires en prenant en compte l'hétérogénéité de la mosaïque agricole, à travers les rotations culturales. Nous comparons cette approche prenant en compte l'histoire récente du paysage avec une approche considérant uniquement la composition du paysage l'année de capture des abeilles. De nouveau dans ce chapitre, nous testons la réponse des abeilles à différentes échelle spatiales.

Chapitre VI
Répartition des pollinisateurs en relation avec la distribution des ressources florales au sein des parcelles de colza

L'organisation spatiale des communautés d'insectes pollinisateurs a été analysée à l'échelle du paysage agricole dans les chapitres précédents. Dans le chapitre VI, nous nous plaçons à l'échelle de la parcelle, pour mieux comprendre l'utilisation du colza par les insectes pollinisateurs. Quelle est la répartition spatiale des insectes pollinisateurs au sein des parcelles de colza et quels sont les facteurs expliquant cette répartition ? Les différents groupes d'insectes pollinisateurs (bourdons, abeille domestique, abeilles solitaires, syrphes) ont-ils des comportements différents, liés par exemple à leurs capacités de dispersion ? Cette question a trait à deux aspects des relations insectes pollinisateurs-colza. D'une part, le transport de pollen par les abeilles et les syrphes permet d'augmenter les rendements (Morandin & Winston 2005, Jauker & Wolters 2008 par exemple), mais peut aussi être responsable de flux de gènes indésirables, tels que les flux de transgènes (Cresswell & Osborne 2004). Étudier la répartition spatiale des insectes pollinisateurs au sein des parcelles peut donc permettre de mieux comprendre les facteurs déterminant les rendements ainsi que les risques de flux de transgènes via le pollen. D'autre part, connaître la répartition spatiale des insectes permet

de déterminer les ressources réellement offertes par le colza cultivé dans un paysage. Par exemple, dans le cas où les insectes utiliseraient aussi bien le centre des parcelles que leurs bordures, la quantité de ressources offertes serait proportionnelle à la superficie cultivée en colza. Mais quelle est la situation réelle ?

Dans le cadre des recherches sur les pollinisateurs, l'originalité de ce travail de thèse réside dans :

- les différentes échelles d'étude considérées : une étude considérant quatre pays voisins (chapitre III), la comparaison de deux paysages du quart nord-ouest de la France (chapitre IV), une analyse à l'échelle d'un paysage bocager (chapitre V) et une étude à l'échelle de la parcelle (chapitre VI) ;
- une analyse approfondie des relations insectes pollinisateurs-colza à travers la prise en compte de la diversité des pollinisateurs (abeilles et syrphes), de différents types de paysages où le colza est présent (bocage *vs.* openfield), de l'échelle du paysage et de l'échelle parcellaire ;
- la prise en compte de l'histoire récente du paysage à travers les rotations culturales ;
- l'étude conjointe de l'effet des pratiques agricoles et de la structure du paysage dans l'étude des relations agriculture-biodiversité.

CHAPITRE I

LE DÉCLIN DES POLLINISATEURS PREUVES, CAUSES ET CONSÉQUENCES : ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE

I - LA POLLINISATION : UN SERVICE ÉCOSYSTÉMIQUE EN DANGER ?

I.1 – Pollinisation et insectes pollinisateurs

Dans l'ensemble des écosystèmes, des interactions existent entre les organismes vivants, qui se sont mises en place par le biais de processus coévolutifs (Chapman & Reiss 1992). Selon Thompson (1999), l'histoire de l'évolution et de la biodiversité est fondamentalement une histoire de l'évolution des interactions entre les espèces. De nombreux événements majeurs à l'origine de la diversification de la vie sont issus de la mise en place de nouvelles interactions interspécifiques.

Parmi les interactions entre plantes et animaux, la pollinisation par l'intermédiaire d'une espèce animale (ou zoogamie), est un processus capital dans le fonctionnement des écosystèmes (Kearns et al. 1998). La pollinisation se définit comme le transfert de pollen depuis l'anthère d'une fleur jusqu'au stigmate de cette même fleur ou d'une autre fleur. C'est la première étape d'une série de processus assurant la rencontre des gamètes mâle et femelle dans la reproduction des angiospermes. La majorité des espèces dispose, sur la même fleur (hermaphrodisme) ou sur le même pied (monoécie), des organes mâles et femelles, mais de nombreux mécanismes entravent ou empêchent l'autopollinisation (maturité différée des organes reproducteurs mâles et femelles, particularités morphologiques, auto-incompatibilité). Par ailleurs, dans le cas des espèces dioïques, les organes reproducteurs mâles et femelles se trouvent même sur des pieds distincts, unisexués. Pour ces différentes raisons, la pollinisation croisée est donc très répandue et implique l'existence d'un vecteur de transport du pollen : il peut s'agir du vent, de l'eau ou des animaux. La pollinisation animale est une interaction mutualiste : les animaux visitent les fleurs pour y récolter des ressources nutritives (nectar et pollen, huile plus rarement) et les plantes bénéficient du transport de pollen réalisé involontairement par les animaux (Chapman & Reiss 1992).

La pollinisation animale peut être assurée par diverses espèces parmi les vertébrés (oiseaux (Sekercioglu 2006), lézards (Traveset & Saez 1997, Olesen & Valido 2003), chiroptères, marsupiaux, primates (Carthew & Goldingay 1997)) mais le plus souvent elle est réalisée par les invertébrés, en particulier les insectes (Kearns et al. 1998). Il s'agit alors de pollinisation entomophile. Les insectes comptent de nombreuses espèces floricoles (ou anthophiles) parmi les Diptères, les Coléoptères, les Hétérocères, les Hyménoptères ou les Lépidoptères notamment. Mais ce caractère floricole ne garantit pas la fonction pollinisatrice de l'insecte. La plupart des plantes ne sont effectivement pollinisées que par une portion plus ou moins réduite de leurs visiteurs (Fenster et al. 2004).

Du fait de caractéristiques morphologiques et comportementales, les abeilles sont considérées comme les principaux pollinisateurs au niveau mondial (Roubik 1995, Danforth 2006). Les abeilles regroupent l'ensemble des Hymenoptères de la super-famille des Apoidae. Le terme « apiforme » est également employé. Le nombre d'espèces d'abeilles est estimé à 25 000 - 30 000 dans le monde (Michener 2007) et à 865 espèces en France (Rasmont et al. 1995). Il existe des espèces sociales (tels que les bourdons *Bombus* sp. ou l'abeille domestique) et des espèces solitaires.

L'efficacité pollinisatrice des abeilles est liée :

- aux poils branchus qui recouvrent leur corps et qui permettent une fixation et un transport efficace des grains de pollen ;
- à leur régime alimentaire exclusivement constitué de ressources tirées des fleurs : nectar (apport glucidique), pollen (apport protéique et lipidique et source de vitamines et d'éléments minéraux), huiles parfois. Les adultes visitent les fleurs pour leurs besoins propres mais également pour la constitution de réserves pour les larves.
- à leur comportement de butinage : un individu donné visite de préférence la même espèce (ou le même type) de fleur au cours de sa vie. Cette fidélité, ou constance florale, favorise le dépôt de pollen conspécifique (Michener 2007).

Les syrphes (Diptères de la famille des Syrphidae) sont également considérés comme un groupe de pollinisateurs important. Au sein des Diptères, ce sont les seules espèces à pouvoir prélever à la fois pollen et nectar, ce qui traduit leur spécialisation dans l'exploitation des ressources

florales. Mais leur efficacité pollinisatrice est moindre que celle des abeilles car seuls les adultes se nourrissent de nectar et pollen : ils ne constituent pas de réserves pour leurs larves, ce qui limite le nombre de visites sur les fleurs par rapport aux abeilles. Le nombre d'espèces de syrphes est estimé à 6000 dans le monde (Sommaggio 1999) et à 500 espèces en France (Sarthou & Speight 2005).

Notre travail porte sur les syrphes et les abeilles. Cette approche est adoptée dans nombre d'études qui souhaitent aborder la communauté de pollinisateurs dans son ensemble et / ou analyser si les réponses de ces deux groupes sont différentes (Biesmeijer et al. 2006, Ebeling et al. 2008, Forup et al. 2008, Sjödin et al. 2008, Jauker et al. 2009, Fründ et al. 2010, par exemple).

Dans cette thèse, le terme **insectes pollinisateurs** recouvre les abeilles et les syrphes.

Notre travail a porté principalement sur les abeilles. Le groupe des syrphes représente davantage un élément de comparaison par rapport aux abeilles qu'un réel objet d'étude. Ce choix provient notamment du fait que dès le début de cette thèse, les méthodes de capture passive utilisées sur le terrain ont été optimisées pour l'échantillonnage des abeilles, et sont moins adaptées pour échantillonner la communauté de syrphes de façon la plus exhaustive possible.

I.2 – Quelles connaissances sur le déclin des insectes pollinisateurs ?

Dans cette évaluation des connaissances sur le déclin des pollinisateurs, nous distinguons l'abeille domestique, espèce dont les populations sont largement gérées par l'homme, des espèces sauvages (abeilles et syrphes). D'autre part, nous distinguons, pour ces dernières, les études comparant des données d'abondance ou de répartition à deux dates différentes, des études basées sur la comparaison de différentes situations à une seule et même date.

I.2.1 – Mortalités chez l'abeille domestique

Une chute importante du nombre de colonies d'abeilles domestiques a été constatée dans certaines régions du monde au cours des dernières décennies. Aux Etats-Unis, la diminution du nombre de colonies entre 1947 et 2005 est estimée à 59 % et des pertes importantes ont été observées au cours des années 2007 et 2008 (National Research Council 2006, VanEngelsdorp et al. 2008). En Europe centrale, la diminution est estimée à 25 % entre 1985 et 2005 (Potts et al. 2010b, étude sur 18 pays, France non comprise). Malgré ces déclins régionaux, les statistiques de la FAO (FAO 2009) indiquent qu'au niveau mondial, le nombre de colonies a augmenté de près de 45 % au cours des 50 dernières années surtout du fait de la globalisation économique (et de la demande accrue en service de pollinisation) (Aizen & Harder 2009).

Quelles sont les causes des taux de mortalité anormalement élevés chez les colonies d'abeilles domestiques en Amérique du Nord et en Europe ? Cette question a fait et fait encore l'objet de nombreux débats, études et contre-enquêtes. A titre d'exemple, le rapport de 2003 sollicité par le ministère de l'Agriculture français pour déterminer l'éventuel rôle de l'insecticide Gaucho (et de sa substance active, l'imidaclopride) dans les troubles observés chez les abeilles, se base sur 93 publications scientifiques et 245 rapports d'étude.

En 2006, un nouveau phénomène est apparu aux Etats-Unis, appelé « Colony Collapse Disorder » (CCD) (Cox-Foster et al. 2007). Ce « syndrome d'effondrement massif des colonies » se caractérise par une brutale disparition des abeilles, les ruches étant retrouvées vides de leurs ouvrières, qui semblent avoir abandonné reine et couvain. Le caractère mystérieux de ces pertes a relancé les recherches ainsi que la couverture médiatique des mortalités chez l'abeille domestique. Aujourd'hui, un consensus semble exister pour dire que ces mortalités ne sont pas imputables à un facteur unique mais qu'elles sont multifactorielles (Potts et al. 2010a, Ratnieks & Carreck 2010, VanEngelsdorp et al. 2010). Parmi ces facteurs de mortalité, on distingue les parasites et pathogènes, les facteurs de stress environnementaux et les pratiques apicoles. Ces différents facteurs peuvent interagir entre eux (Fig. I.1). Par exemple, une exposition chronique à un pesticide peut s'avérer sans conséquence

sur une colonie non parasitée par l'ectoparasite *Varroa destructor*, mais peut mettre en danger une colonie parasitée en altérant les défenses immunitaires des individus.

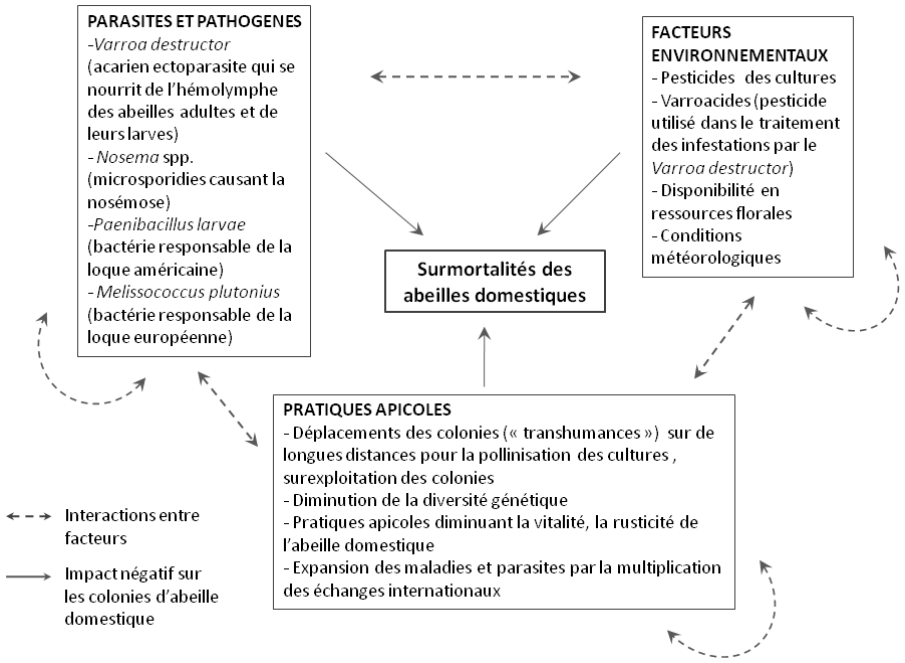


Figure I.1. Bilan des facteurs impliqués dans les mortalités massives observées dans les colonies d'abeille domestique (*Apis mellifera*) en Europe et aux Etats-Unis (d'après Potts et al. 2010a et VanEngelsdorp et al. 2010).

I.2.2 - Déclin des pollinisateurs sauvages

La comparaison de données récoltées à deux dates différentes (étude diachronique) apparaît comme la méthode la plus fiable et la plus directe pour étudier les modifications au sein des populations et des communautés. Mais les tentatives de quantification de la perte de biodiversité se heurtent souvent au manque de données disponibles pour permettre une telle comparaison (Thomas et al. 2004).

La quantité de données accumulées par les scientifiques et les naturalistes est liée à la popularité, au « charisme » des groupes considérés (Fleishman & Murphy 2009) ainsi qu'à leur « accessibilité ». Les abeilles demeurent un groupe encore largement méconnu, notamment du fait de la difficulté de leur identification (Rasmont et al. 1995, Patiny et al. 2009). Les études diachroniques sont par conséquent relativement rares au sein de ce groupe et les craintes d'un déclin massif se basent plus souvent sur des études synchroniques, où les communautés de pollinisateurs sont étudiées le long de gradients de perturbations (Potts et al. 2010a).

I.2.2.a - Approche diachronique

Etude sur les abeilles sauvages et les syrphes en Angleterre et aux Pays-Bas

Tirant parti de la forte tradition naturaliste dans ces deux pays, Biesmeijer et al. (2006) ont pu rassembler près d'un million d'observations d'abeilles et de syrphes réalisées en Grande-Bretagne (GB) ou aux Pays-Bas (PB). Malgré des quantités de données et des méthodes d'acquisition variables, les méthodes de raréfaction (Gotelli & Colwell 2001) ont permis de mesurer l'évolution de la richesse spécifique des abeilles et des syrphes sur des carrés de 10 km² (pour les abeilles : 81 carrés en GB et 99 aux PB ; pour les syrphes : 157 en GB et 211 aux PB) entre deux périodes : avant et après 1980 (Fig. I.2).

Une diminution de la richesse spécifique des abeilles a été observée dans 52 % des carrés étudiés en GB et dans 67 % des carrés aux PB. La richesse spécifique a augmenté dans 10 % des carrés en GB et dans 4 % des carrés aux PB. Concernant la richesse spécifique des syrphes, la situation semble moins alarmante : elle a augmenté dans 25 % et diminué dans 33 % des cas en GB. Aux PB, elle a augmenté dans 34 % et diminué dans 17 % des cas.

L'analyse des exigences écologiques des espèces a montré que :

- chez les abeilles, les espèces connaissant les plus forts déclins sont les espèces spécialistes d'un type d'habitat donné (*vs.* généralistes), oligolectiques (*vs.* polylectiques), univoltines (*vs.* plurivoltines) (en GB) et à langue longue (*vs.* à langue courte) (aux PB).

- chez les syrphes, les espèces connaissant les plus forts déclins sont les espèces spécialistes d'un type d'habitat donné, migratrices (*vs.* résidentes) et dont les larves sont macrophages (*vs.* microphages) en GB et aux PB, dont les adultes sont oligolectiques (PB), et univoltins (en GB).

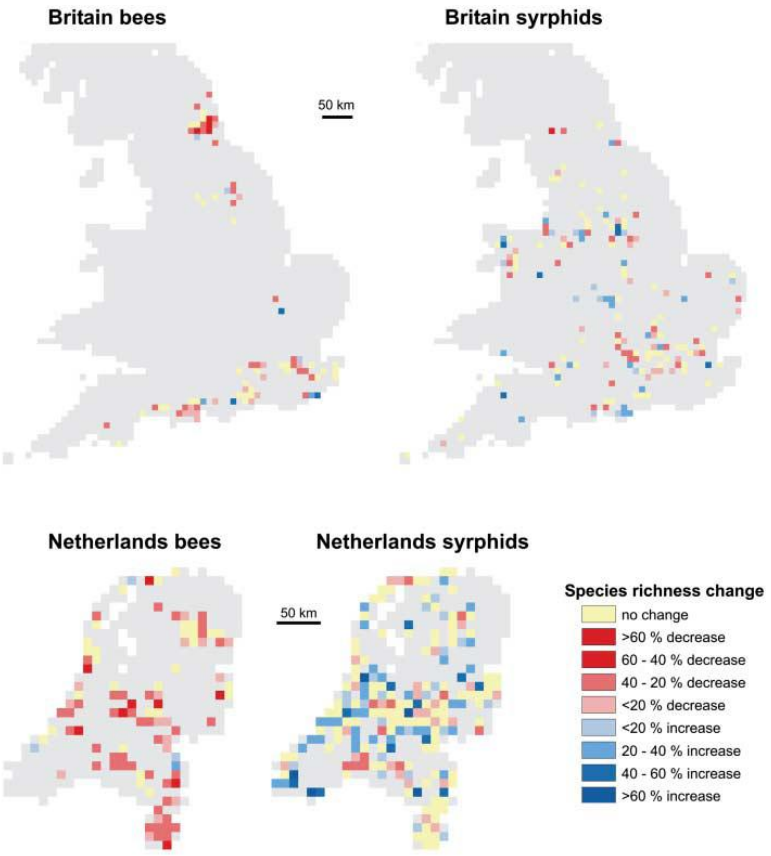


Figure I.2. Comparaison de la richesse spécifique des abeilles sauvages et des syrphes en Grande-Bretagne et aux Pays-Bas entre deux périodes (avant et après 1980) dans des carrés de 10 km². Tiré de Biesmeijer et al. 2006.

Le déclin des bourdons en Amérique du Nord et en Europe

Les bourdons (genre *Bombus*, 250 espèces dans le monde) constituent de loin le groupe d'abeilles sauvages le plus étudié. Les données disponibles pour plusieurs pays d'Europe et d'Amérique du Nord mettent en évidence le déclin de plusieurs espèces au cours des dernières décennies.

C'est en **Grande-Bretagne** que la dynamique des populations de bourdons est la mieux connue. Le pays dispose de la base de données d'observations la plus importante au monde, grâce notamment à l'association BWARS (Bees Wasps and Ants Recording Society) qui encourage et

compile les observations d'Hyménoptères depuis les années 1960. Les études s'intéressant à l'évolution des populations de bourdons et aux raisons de leur déclin sont donc nombreuses (Williams 1982, 1986, 1988, 1989, 2005, Goulson et al. 2005, 2006, Carvell et al. 2006, Williams et al. 2007, Williams & Osborne 2009). Sur les 17 espèces (bourdons non parasites) recensées en Grande-Bretagne, onze semblent avoir connu une réduction de leur aire de répartition durant le 20ème siècle (Tableau I.3) (Williams & Osborne 2009). Pour deux d'entre elles, on suspecte même une totale disparition : *B. cullumanus* n'est plus observé depuis les années 1940 et *B. subterraneus* depuis la fin des années 1980.

Espèces en déclin en Grande-Bretagne au cours du 20ème siècle
B. cullumanus *
B. distinguendus
B. humilis
B. jonellus
B. monticola
B. muscorum
B. ruderatus
B. ruderarius
B. soroeensis
B. subterraneus *
B. sylvarum

Tableau I.3. Espèces de bourdons (*Bombus* sp.) en déclin en Grande-Bretagne, d'après Williams & Osborne 2009. Les espèces marquées d'un astéristique sont actuellement considérées comme disparues de Grande-Bretagne.

Fitzpatrick et al. (2007) ont comparé les données d'observation de bourdons effectuées sur des carrés de 50 km² en **Irlande** avant et après 1980. Leurs résultats montrent que ce sont les mêmes espèces qui déclinent en Irlande et en Grande-Bretagne. De plus, les niveaux de déclin des espèces (proportion de carrés de 50 km² où l'espèce a disparu) sont corrélés dans les deux pays.

Sarospataki et al. (2005) ont analysé l'évolution des **fréquences d'occurrence** de 24 espèces de bourdons en **Hongrie** au cours de la seconde moitié du 20ème siècle (périodes : avant 1953, 1953-1960, 1961-1970, 1971-1980 et 1981-2000). La fréquence d'occurrence pour une espèce est définie comme le rapport [nombre d'occasions de collecte où l'espèce a été observée / nombre total d'occasions de collecte sur la période considérée]. Le nombre d'occasions de collecte est défini comme le nombre de couples (date de collecte, lieu de collecte) distincts. Au cours de la seconde moitié du 20ème siècle, la fréquence d'occurrence a diminué pour dix espèces et augmenté pour trois espèces. Pour huit espèces, les fluctuations des fréquences ne permettent pas de conclure.

Grixti et al. (2009) ont comparé des données d'observations de bourdons effectuées dans l'**Illinois (Etats-Unis)** au cours de trois périodes : 1900-1949, 1950-1999 et 2000-2007. Leurs résultats indiquent que, malgré une pression d'échantillonnage plus forte, le **nombre d'espèces** est plus faible après 1950 que pour la période 1900-1949. Une analyse en utilisant des méthodes de ré-échantillonnages aléatoires (ComRAND 1.4, Zayed & Grixti 2005) indique que la richesse spécifique est significativement plus faible entre 1900-1949 et 1950-1999 et entre 1900-1949 et 2000-2007 mais pas entre les périodes 1950-1999 et 2000-2007 (Fig. I.3). Les auteurs en déduisent que le déclin des bourdons coïncide avec la période d'intensification agricole des années 1940-1960. Sur les 16 espèces capturées en 1900-1949, quatre n'ont pas été collectées en 2000-2007, et par ailleurs, l'aire de répartition de quatre autres espèces s'est réduite au cours du 20ème siècle.

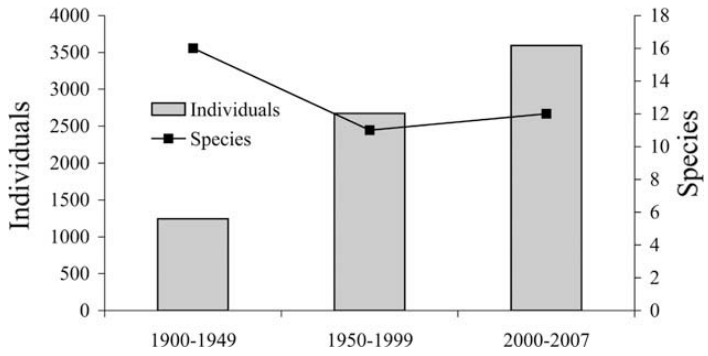


Figure I.3. Nombre d'individus (barres) et nombre d'espèces (points) de bourdons : comparaison des observations effectuées dans l'Etat de l'Illinois (Etats-Unis) au cours des périodes 1900-1949, 1950-1999 et 2000-2007. Tiré de Grixti et al. 2009.

Colla & Packer (2008) ont comparé des données d'observations de bourdons effectuées dans le sud de l'**Ontario (Canada)** entre deux périodes, 1971-1973 et 2004-2006. La comparaison des **abondances relatives des espèces** montre des résultats contrastés avec 7 espèces dont l'abondance relative diminue (dont 4 espèces qui ne sont pas du tout capturées en 2004-2006) et 4 espèces dont l'abondance relative augmente (Fig. I.4).

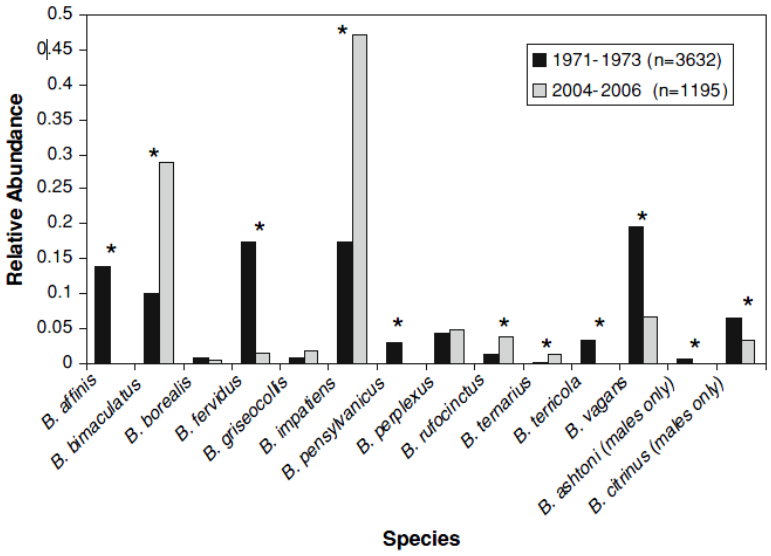


Figure I.4. Comparaison des abondances relatives des espèces de bourdons observées dans le sud de l'Ontario (Canada) en 1971-1973 (barres noires) et 2004-2006 (barres grises). L'astérisque indique P < 0.001 pour un test d'égalité des proportions. Tiré de Colla & Packer 2008.

Par ailleurs, Colla & Packer (2008) se sont intéressés plus particulièrement à ***Bombus affinis*** Cresson, cette espèce ayant été choisie car elle était considérée comme commune, ubiquiste et se nourrissant sur une grande variété de plantes (au moins 65 genres différents) mais semble avoir connu un déclin important au cours des dix dernières années. Cette espèce a été recherchée entre 2005 et 2007 sur 43 sites de son aire de répartition « historique » à l'est du Canada et des Etats-Unis. Parmi ces 43 sites, 28 sont des localités où l'espèce a été observée entre 1904 et 2003 et 15 sont d'autres sites, choisis au sein de l'aire de répartition historique (Mitchell 1962). Seul un individu de *B. affinis* a été observé (Ontario, Canada). Cette étude met donc en évidence le **déclin drastique d'une espèce généraliste** et jusqu'alors considérée comme commune.

I.2.2.b - Approche synchronique

Outre les exemples détaillés ci-dessus, les preuves du déclin des pollinisateurs sont surtout des preuves indirectes (Potts et al. 2010a). De nombreuses études comparent, à une même date, des communautés de pollinisateurs dans différentes situations - proportions d'habitats semi-naturels variables, pratiques agricoles plus ou moins intensives - ce qui nous informe sur l'évolution probables des communautés dans le temps, en réponse à la perte d'habitats semi-naturels ou à l'intensification agricole. Les conclusions de ce type d'études seront présentées dans la partie II. Citons ici l'exemple de la revue de Ricketts et al. (2008) sur l'influence de la distance aux habitats semi-naturels sur la présence des pollinisateurs dans les cultures. Leur conclusion exprime bien l'idée d'une extrapolation dans le temps des résultats obtenus par des études synchroniques :

« … the emerging general relationships we find can be used to predict consequences of past or future land use change on pollinators and crop productivity (…) Our findings indicate that we can expect declines, on average, in pollinators and crop pollination if further land use change increases the isolation of farms from natural habitat. »

La même idée est exprimée dans la revue de Winfree et al. (2009) :

« Because pollinators are negatively affected by human land use, and increasing land-use change is predicted to be the greatest cause of biodiversity losses in the future (Sala et al. 2000), future losses of pollinators seem likely. »

I.2.3 - Conclusion sur le déclin des insectes pollinisateurs

L'idée du déclin des insectes pollinisateurs est aujourd'hui largement répandue, médiatisée dans la presse et relayée par différents ouvrages et documentaires vidéo. Les mortalités importantes observées chez l'abeille domestique, les polémiques autour des insecticides systémiques en France et le mystère du Colony Collapse Disorder aux Etats-Unis sont le point de départ de cette médiatisation et restent le sujet principal voire exclusif de nombreux reportages. Cependant, progressivement, le débat s'est étendu, passant d'un problème sociétal et économique (les menaces sur la filière apicole) à un problème plus général de déclin des pollinisateurs. Le titre d'un article du magazine La Recherche de décembre 2009, « Même les abeilles sauvages déclinent » (Klinger 2009), résume bien cette évolution des idées. Que connaît-on actuellement sur l'évolution des populations de pollinisateurs sauvages ? Malgré le fait que les syrphes et *a fortiori* les abeilles ne comptent pas parmi les groupes d'insectes les plus observés, **plusieurs études comparant des données à deux dates différentes mettent bien en évidence soit des variations de l'aire de répartition des espèces, soit des évolutions dans les abondances relatives indiquant que certaines espèces ont décliné.** Ces études demeurent toutefois limitées, d'un point de vue géographique (seules l'Amérique du Nord et l'Europe sont concernés) et taxonomique (la majorité des études s'intéresse aux bourdons, qui ne représentent que quelques dizaines d'espèces dans chacune des régions considérées). La prise en compte des études synchroniques laisse toutefois présager que **l'intensification agricole et la perte des habitats semi-naturels ont eu, et continuent d'avoir, des effets négatifs sur les insectes pollinisateurs, dans de nombreuses régions du monde**. Ce point sera détaillé dans la partie II de cette introduction.

I.3 - Conséquences du déclin des insectes pollinisateurs

L'homme du Néolithique connaissait déjà l'intérêt des abeilles pour la production de miel. Leur intérêt en tant que pollinisateurs n'a été reconnu que bien plus tard. La découverte de la pollinisation entomophile par Grew ne date en effet que de la fin du XVIIème siècle, tandis que la reconnaissance des abeilles en tant que pollinisateurs est généralement attribuée aux travaux de Koelreuter en 1761 (Martin & McGregor 1973).

Aux Etats-Unis, l'abeille domestique est utilisée de façon massive pour la pollinisation des cultures (arbres fruitiers notamment), ce qui est moins le cas en Europe. Par exemple, pour la

pollinisation des vergers d'amandiers en Californie, un million de ruches, soit la moitié du cheptel américain, est acheminé chaque année en provenance de tout le pays (Tardieu 2009, Ratnieks & Carreck 2010). Aussi, lorsque les colonies américaines ont connu des mortalités importantes, les craintes d'un déficit de pollinisation et de graves conséquences sur les rendements ont été immédiates. Conjointement à la crainte d'un déclin global des pollinisateurs, l'idée d'une crise de la pollinisation s'est développée à partir des années 1990 (voir les premières alertes de Buchmann & Nabhan 1996, Allen-Wardell et al. 1998 et Kearns et al 1998).

Nous présentons dans cette partie les conséquences du déclin des pollinisateurs pour les plantes cultivées d'une part, et pour les plantes sauvages d'autre part.

I.3.1 - Conséquences pour les plantes cultivées

La synthèse de Klein et al. (2007) constitue l'étude la plus complète sur la dépendance de l'agriculture vis-à-vis de la pollinisation animale, et en particulier entomophile, à l'échelle mondiale. **65 % des espèces cultivées pour l'alimentation humaine à l'échelle mondiale dépendent de la pollinisation animale.** Cette synthèse montre que la production de fruits, de légumes et de graines de 87 cultures alimentaires dépend de, ou est améliorée par, la pollinisation animale tandis que 28 cultures ne requièrent pas la pollinisation animale.

Les cultures liées à la pollinisation animale représentent 34% du volume de la production totale. Les plantes les plus cultivées dans le monde (blé, maïs, riz, …) ne dépendent pas de la pollinisation animale (Fig. I.5).

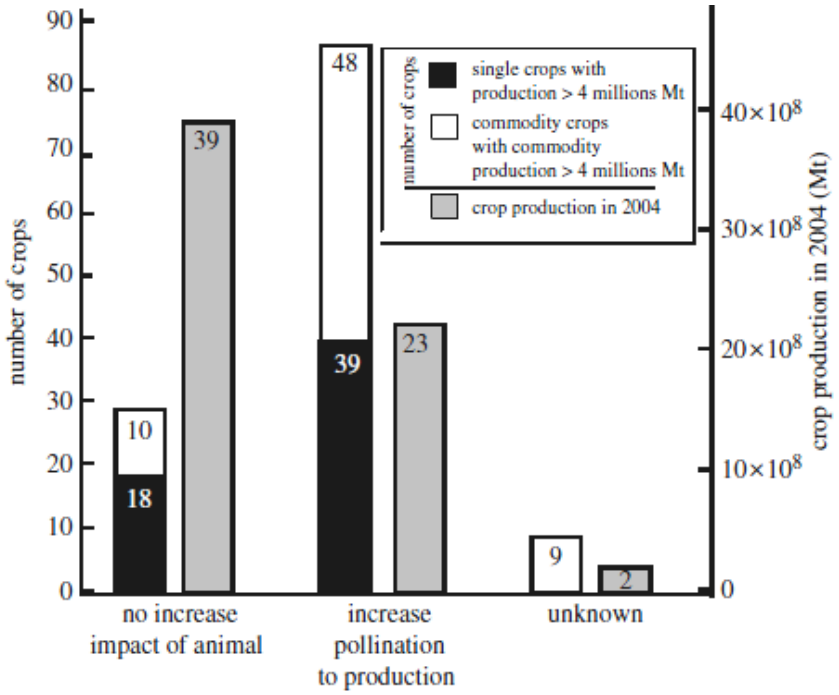


Figure I.5. Importance de la pollinisation animale pour la production (diversité et volume) de denrées alimentaires humaines dans le monde. Seules sont considérées les cultures dont la production annuelle pour l'année 2004 excède 4 000 000 tonnes (ces cultures représentent 99 % de la production totale). Les « commodity crops » représentent des regroupements de cultures, faiblement représentées si considérées séparément. Tiré de Klein et al. 2007.

Le niveau de dépendance à la pollinisation animale peut être très variable. Aussi, afin d'affiner leur étude, Klein et al. (2007) ont défini cinq classes de dépendance allant de (1) « La présence de pollinisateurs est obligatoire, en leur absence la production est réduite de 90 % ou plus » à (5) « la présence de pollinisateurs n'entraîne pas d'augmentation de la production » pour définir la dépendance aux animaux des plantes à pollinisation animale (Fig. I.6). Parmi les **43 plantes pour lesquelles la pollinisation animale est obligatoire ou très importante** (réduction de la production de

plus de 40 % en l'absence de pollinisateurs), on trouve principalement des **arbres fruitiers** de climats tropicaux (cacaoyer, manguier, certaines variétés de caféier …) ou tempérés (pommier, poirier, prunier, amandier…) ainsi que des **plantes aromatiques**.

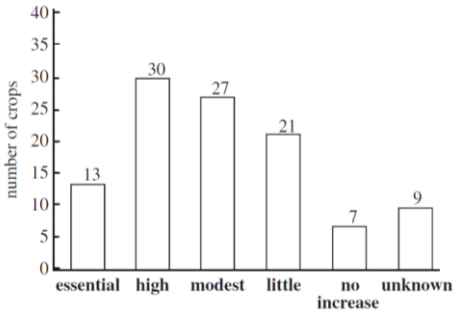


Figure I.6. Niveau de dépendance des cultures à pollinisation animale (produites pour l'alimentation humaine) vis-à-vis de la présence des pollinisateurs. Ne sont pas considérées ici les cultures à pollinisation anémophile ou auto-pollinisées, ainsi que les cultures à reproduction végétative. Rôle des pollinisateurs : « essential » = production réduite de 90 % ou plus en leur absence ; « high » = réduction de 40 à 90 % ; « modest » = réduction de 10 à 40 % ; « little » = réduction inférieure à 10 % ; « no increase » = pas d'augmentation de la production en présence de pollinisateurs ; « unknown » = manque d'études empiriques permettant de conclure. Tiré de Klein et al. 2007.

De nombreuses études ont cherché à évaluer la **valeur économique** du service fourni par les pollinisateurs. Une première approche consiste à simplement évaluer la valeur des cultures dépendant de la pollinisation animale. Ce type d'approche a été utilisé à l'échelle nationale (par exemple Levin 1984, aux Etats-Unis) et à l'échelle mondiale (Costanza et al. 1997, Pimentel et al. 1997). Cependant, comme chez de nombreuses plantes, la production est seulement réduite en l'absence de pollinisateurs (Klein et al. 2007), une **approche considérant le niveau de dépendance de chaque culture** à la pollinisation animale est plus appropriée. L'étude de Gallai et al. (2009) est la seule à adopter cette approche au niveau mondial. Les niveaux de dépendance utilisés sont ceux publiés dans Klein et al. (2007). La valeur économique de la pollinisation animale a alors été estimée à 153 milliards d'euros pour l'année 2005 pour les cultures destinées à l'alimentation humaine. Cette somme représente 9.5 % de la valeur de la production agricole mondiale pour ces cultures.

Ainsi, à l'échelle de l'**Union européenne**, la vulnérabilité de l'agriculture diffère donc en fonction des cultures produites, les pays à forte production céréalière étant relativement épargnés par rapport aux pays producteurs de fruits et légumes du sud de l'Europe (Fig. I.7).

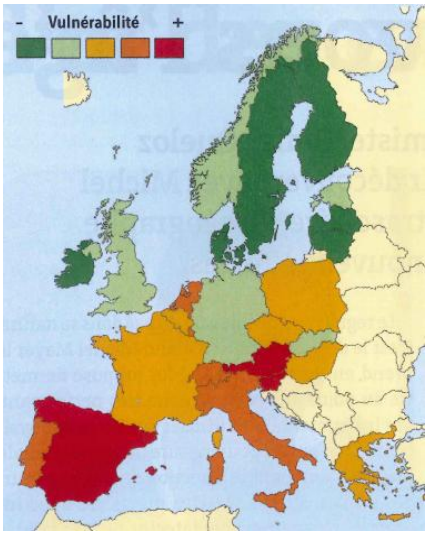


Figure I.7. Vulnérabilité de l'agriculture des pays de l'Union européenne face au déclin des pollinisateurs. Tiré de Gallai et al. (2009) "Alarm atlas of the current status of biodiversity in Europe" *in* Klinger 2009.

I.3.2 - Conséquences pour la flore sauvage

I.3.2.a - Nature des interactions plantes - pollinisateurs

L'idée d'une spécialisation des relations entre les plantes et leurs pollinisateurs a longtemps été répandue. En témoignent par exemple les nombreuses recherches portant sur la définition de syndromes de pollinisation, tentant d'attribuer à certains traits floraux (morphologie, couleur…) les signes d'une adaptation évolutive vers une interaction spécialisée avec une espèce ou un petit nombre d'espèces de pollinisateurs (Johnson & Steiner 2000, Fenster et al. 2004). Une telle nature des interactions suppose une vulnérabilité importante des plantes à la raréfaction des pollinisateurs, et de la même façon une grande vulnérabilité des pollinisateurs face à une baisse de diversité des plantes. Ce processus de co-raréfaction peut de plus être amplifié par effet de feed-back ou « vortex d'extinction » (Kearns et al. 1998).

Cette idée d'une spécialisation importante des interactions a commencé à être nuancée à la fin des années 1990 et plusieurs travaux théoriques (approche par simulations) ont montré que différents processus semblent garantir la tolérance des communautés de plantes et de pollinisateurs face à des extinctions d'espèces (Memmott et al. 2004, Kaiser-Bunbury et al. 2010). Ainsi, Waser et al. (1996) indiquent que les interactions plantes-pollinisateurs sont plutôt généralistes, c'est-à-dire que les pollinisateurs se nourrissent communément sur plusieurs espèces de plantes et que les plantes ont tendance à être pollinisées par différents pollinisateurs. Plutôt que de garder une dichotomie spécialistes *vs.* généralistes, plusieurs auteurs pensent qu'il est plus pertinent de considérer un **continuum** allant des espèces monolectiques (se nourrissant sur une seule espèce de plante, cas très rare) aux espèces **polylectiques** se nourrissant sur une très large gamme de plantes, en passant par les degrés divers d'**oligolectisme** (nombre restreint d'espèces / familles visités) (Johnson & Steiner 2000, Memmott et al. 2004).

Si la spécialisation dans les interactions plantes-pollinisateurs a pu longtemps sembler la norme, cela peut notamment provenir de l'insuffisance des méthodes d'études (Blüghten et al. 2006). Par exemple, une période d'observations trop courte peut empêcher de déceler l'exacte nature des interactions. Les travaux de Petanidou et al. (2008) montrent ainsi qu'une espèce de plante ou de pollinisateur peut *paraître* spécialisée si elle est observée sur un pas de temps court mais qu'une étude de long-terme (quatre ans dans le cas présent) met en évidence la plasticité des interactions et le faible nombre d'espèces *réellement* spécialistes (Fig. I.8).

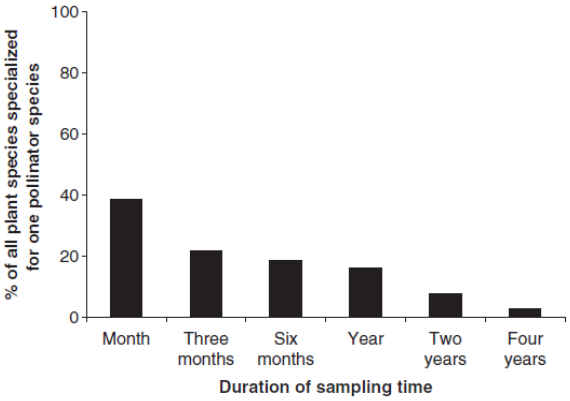


Figure I.8. Influence de la durée d'observation sur la « spécialisation apparente » des plantes (proportion des plantes pollinisées par une seule espèce de pollinisateur). Tiré de Petanidou et al. 2008.

A l'échelle des communautés, ce continuum entre espèces (plantes et insectes) spécialistes et généralistes s'organise en réseaux d'interactions fortement structurés (Bascompte et al. 2003). L'une des caractéristiques de ces réseaux est que les interactions plantes-pollinisateurs sont asymétriques : un pollinisateur spécialiste a tendance à interagir avec une plante généraliste et une plante spécialiste le fera plutôt avec un pollinisateur généraliste (Bascompte et al. 2003, 2006, Basilio

et al. 2006, Vázquez & Aizen 2004). La figure I.9 présente deux exemples de réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs illustrant ce type de relations (Memmott et al. 2004).

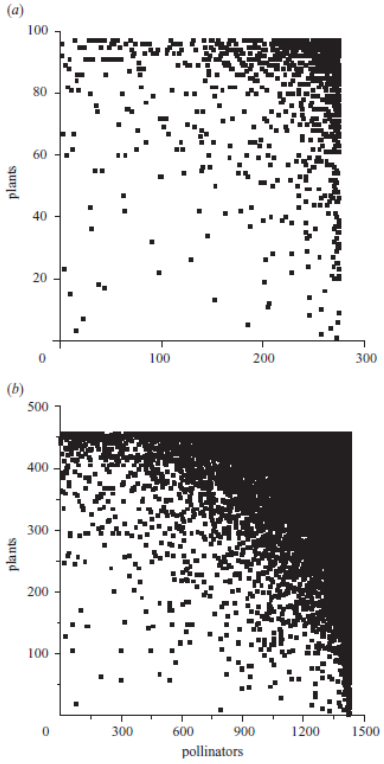


Figure I.9. Interactions au sein de deux réseaux plantes-pollinisateurs. Chaque ligne représente une espèce de plante et chaque colonne une espèce de pollinisateur. Chaque carré noir représente l'interaction entre une plante et un pollinisateur donnés. La figure (a) représente les interactions observées au sein d'habitats subalpins du Colorado (Etats-Unis) durant 11 années (Clements & Long 1923). Ce réseau rassemble 918 interactions faisant intervenir 97 plantes et 275 pollinisateurs. La figure (b) représente les interactions observées dans des milieux prairiaux et forestiers de l'Illinois (Etats-Unis) au cours de 22 années (Robertson 1929). Ce réseau rassemble 15 265 interactions faisant intervenir 456 plantes et 1 428 pollinisateurs. Tiré de Memmott et al. 2004.

I.3.2.b – Rôle de la diversité des insectes pollinisateurs pour la stabilité des communautés de plantes

Les études théoriques suggèrent donc que la nature des interactions au sein des réseaux plantes-pollinisateurs assure une certaine tolérance des communautés aux extinctions d'espèces. Il n'en demeure pas moins que de nombreux exemples issus d'études empiriques et expérimentales indiquent que diversité des pollinisateurs et diversité des plantes semblent très souvent liées.

Les travaux portant sur l'influence de facteurs environnementaux sur les pollinisateurs intègrent dans la plupart des cas la diversité floristique locale comme facteur d'explication potentiel de la diversité et de l'abondance des pollinisateurs. Aussi, la littérature scientifique offre de nombreux exemples de **corrélation positive entre diversité spécifique des abeilles et des plantes** : sur différents carrés d'observation au sein d'une même prairie (Hegland & Boeke 2006), sur différentes prairies (Kwaiser & Hendrix 2008, Kearns & Oliveras 2009, Fründ et al. 2010), sur des bordures de champs (Holzschuh et al. 2007, cf. exemple Fig. I.10), sur des bords de route (Hopwood 2008), sur différentes zones d'habitats sableux des méandres d'une rivière (Exeler et al. 2009), ou encore en différents points d'observation au sein d'une garrigue méditerranéenne (Potts et al. 2003) ou d'une forêt tropicale indonésienne (Hoehn et al. 2010). Le même type de résultats est également obtenu pour les syrphes (Meyer et al. 2009, cf. exemple Fig. I.11, Fründ et al. 2010).

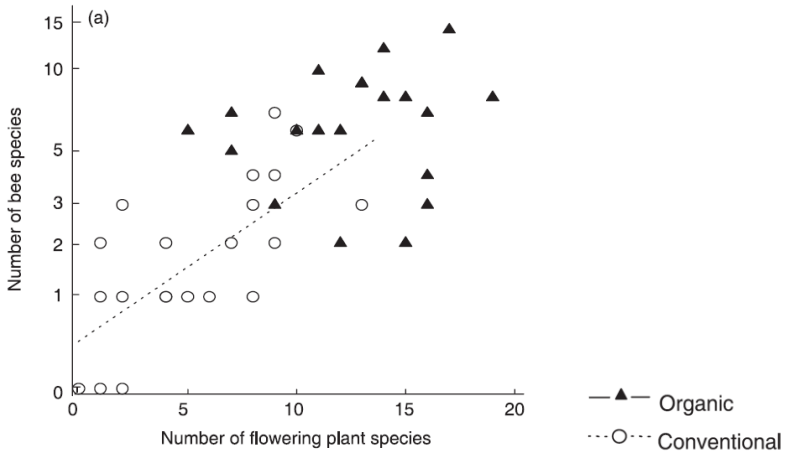


Figure I.10. Relation entre le nombre d'espèces d'abeilles et le nombre de plantes à pollinisation entomophile sur des bordures de champs cultivés en agriculture conventionnelle (ronds blancs) ou en agriculture biologique (triangles noirs). Tiré de Holzschuh et al. 2007.

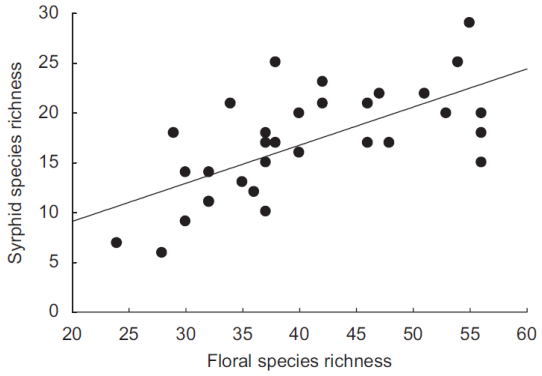


Figure I.11. Relation entre le nombre d'espèces (richesse estimée) de syrphes et le nombre d'espèces de plantes à pollinisation entomophile dans des prairies calcaires. Tiré de Meyer et al. 2009.

Ce type de corrélation existe aussi dans le temps. En parallèle de leur étude sur l'évolution de la distribution des abeilles et des syrphes, Biesmeijer et al. (2006) ont analysé l'évolution de la distribution des plantes en Grande-Bretagne et aux Pays-Bas entre deux périodes, avant et après 1960. En Grande-Bretagne, l'aire de répartition des plantes pollinisées par les insectes a diminué, tandis que celle des plantes pollinisées par le vent ou l'eau s'est étendue. Aux Pays-Bas, les plantes pollinisées par les abeilles ont décliné, tandis que celles pollinisées par les insectes en général se sont répandues. Ces résultats semblent liés aux évolutions respectives de la richesse spécifique des abeilles et des syrphes dans ces deux pays (cf. partie I.2.2.a).

Au vu de ce déclin parallèle des pollinisateurs et des plantes à pollinisation entomophile, Biesmeijer et al. (2006) proposent trois hypothèses, que l'on peut étendre également aux études synchroniques citées plus haut :

- la diminution des plantes entraîne celle des pollinisateurs,
- le déclin des pollinisateurs perturbe la reproduction des plantes qui en dépendent, ce qui provoque leur déclin,
- les pollinisateurs et les plantes répondent de la même façon à des facteurs de perturbations environnementaux.

Autrement dit, existe-t-il une relation de causalité entre diversité des pollinisateurs et diversité des plantes ? Nous nous intéressons ici à la question : quelle est l'influence de la diversité des

insectes pollinisateurs pour les plantes ? Comment expliquer que la diversité des pollinisateurs favorise la diversité des plantes, même étant donné la proportion importante d'interactions généralistes ?

Cette question s'inscrit dans la problématique plus globale des relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes. De nombreuses études ont montré qu'un nombre important d'espèces est généralement nécessaire au maintien des différentes fonctions écologiques au sein d'un écosystème (productivité, décomposition, cycle des nutriments ou résistance aux perturbations) (Loreau 2001).

En ce qui concerne les plantes cultivées, l'avantage de la diversité des pollinisateurs a été mis en évidence pour l'amélioration de la productivité de certaines espèces (Klein et al. 2002, Steffan-Dewenter 2003, Greenleaf & Kremen 2006, Winfree et al. 2007b). **A l'échelle plurispécifique, les travaux de Fontaine et al. (2006) constituent la première étude expérimentale de l'influence de la diversité des pollinisateurs sur la stabilité d'une communauté végétale.** Cette étude considère deux groupes de plantes et deux groupes de pollinisateurs définis selon un trait morphologique, l'accessibilité au nectar pour les plantes et la longueur des pièces buccales pour les insectes. Les plantes possèdent soit une corolle plate (3 espèces, forte accessibilité du nectar), soit une fleur tubulaire (3 espèces, faible accessibilité). Les pièces buccales des insectes peuvent être longues (3 espèces de bourdons) ou courtes (3 espèces de syrphes). Différents assemblages de plantes et de pollinisateurs sont mis en présence dans des cages selon un design factoriel complet : pour les plantes, soit des plantes de chacun des deux groupes, soit des plantes d'un seul groupe, et de même pour les pollinisateurs. En ce qui concerne les plantes à corolle plate, leur succès reproducteur est identique qu'elles soient mises en présence de syrphes seuls ou de bourdons seuls. En revanche, dans le cas des plantes à fleurs tubulaires, le succès reproducteur est nettement meilleur en présence de bourdons seuls, qui, du fait de leurs pièces buccales longues, sont les plus adaptés à polliniser ce type de fleurs. Enfin, quand l'assemblage comporte les deux types de plantes, le succès reproducteur global est plus élevé en présence des deux types de pollinisateurs qu'en présence de bourdons seuls ou de syrphes seuls. Quel est le mécanisme en jeu ? Les auteurs montrent que dans les conditions de diversité maximale, les pollinisateurs se distribuent sur les plantes dont ils sont les pollinisateurs les plus efficaces : les bourdons se focalisent sur les fleurs tubulaires et les syrphes sur les fleurs à corolle plate. Il existe donc une complémentarité entre groupes de plantes et de pollinisateurs.

Bien que cette expérimentation ne mette en jeu qu'un nombre réduit d'espèces, elle apporte des éléments de compréhension sur le fonctionnement des interactions plantes-pollinisateurs dans les écosystèmes.

I.3.3 - « Buzziness as usual[12] » ou réelle menace d'une crise de la pollinisation ?

La reproduction des plantes entomophiles, cultivées et sauvages, est-elle menacée à plus ou moins court terme par le déclin des pollinisateurs ? Doit-on craindre une crise de la pollinisation et engager des mesures de protection des pollinisateurs dans le but de l'éviter ? **Ces questions ont fait l'objet d'un débat par articles interposés dans la revue Trends in Ecology and Evolution en 2005 (Steffan-Dewenter et al. 2005, Ghazoul 2005a,b).** Reprenons ici les principaux arguments des protagonistes.

Selon Ghazoul (2005a), le déclin des pollinisateurs est moins grave que ne le laisse entendre les premiers « lanceurs d'alerte » (Buchmann & Nabhan 1996, Allen-Wardell et al. 1998, Kearns et al. 1998) car d'une part, la majeure partie des denrées alimentaires produites (en volume) ne dépend pas de la pollinisation animale, et d'autre part, dans le cas des cultures entomophiles, la pollinisation animale est rarement obligatoire, bien qu'elle augmente la quantité et la qualité des productions. Pour Steffan-Dewenter et al. (2005), (1) comparer simplement les volumes produits, c'est ignorer

[12] Le premier article de J. Ghazoul dans Trends in Ecology and Evolution (Ghazoul 2005a) s'intitule «Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis».

l'importance de la diversité alimentaire et des apports nutritionnels apportés par les cultures entomophiles ; (2) il ne faut pas négliger la part des cultures qui bénéficient de façon importante de la pollinisation animale ; (3) dans le cas de certaines plantes dont nous mangeons les organes végétatifs (carotte par exemple) ou de plantes fourragères, il ne faut pas oublier que la production de graines dépend de la pollinisation animale.

Au sein des cultures à pollinisation animale obligatoire, Ghazoul (2005a) distingue deux groupes. Soit il s'agit de cultures mineures, de faible importance économique, cultivées dans des agrosystèmes peu artificialisés dans lesquels l'abondance et la diversité des pollinisateurs ne sont pas menacées. Soit au contraire ces plantes sont cultivées dans des systèmes très intensifs, où les densités de plantes sont très importantes et où les besoins nutritionnels de celles-ci sont satisfaits par fertilisation et irrigation. De tels systèmes créent une très forte demande en pollinisateurs, qui ne peut pas être satisfaite par les pollinisateurs sauvages, même si les populations de ceux-ci sont en bonne santé. Ce sont donc des systèmes où l'apport artificiel de pollinisateurs au sein des cultures fait partie intégrante du système de production, c'est un intrant au même titre que les fertilisants et les pesticides. Pour Steffan-Dewenter et al. (2005), (1) il est inexact de considérer que la plupart des cultures à pollinisation animale obligatoire sont mineures d'un point de vue économique ; (2) il est également inapproprié de penser que ces cultures sont dépendantes soit de pollinisateurs apportés artificiellement, soit de pollinisateurs sauvages bien présents car (i) les « agrosystèmes peu artificialisés » sont de plus en plus intensifs, ils ne sont donc pas à l'abri d'un déclin des pollinisateurs ; (ii) les « systèmes très intensifs » ne sont pas indépendants des pollinisateurs sauvages, même si l'homme y introduit artificiellement des pollinisateurs. Des études ont en effet montré que la présence de pollinisateurs sauvages améliore les rendements de certaines productions intensives (par exemple Klein *et al.* 2003, Kremen et al. 2004, Ricketts et al. 2004, Morandin & Winston 2005).

En ce qui concerne les fleurs sauvages, Ghazoul (2005a) rappelle la nature des interactions plantes - pollinisateurs (interactions souvent généralistes, asymétrie des interactions), pour en conclure que l'impact d'un déclin des pollinisateurs devrait être limité. La contre-argumentation de Steffan-Dewenter et al. (2005) porte exclusivement sur les plantes cultivées mais ils concluent toutefois en citant les écosystèmes naturels :

« The existing studies demonstrate the loss of pollination services for some major crops and imply a more general risk for pollination services in the future, in both agricultural and natural ecosystems ».

II – LES INSECTES POLLINISATEURS : EXIGENCES BIOLOGIQUES ET INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LES COMMUNAUTÉS

Dans un premier temps, nous présentons brièvement l'écologie des abeilles et des syrphes. Puis nous analyserons les différents facteurs environnementaux influençant les populations d'insectes pollinisateurs sauvages. Nous rappelons que notre travail porte principalement sur les abeilles. Le groupe des syrphes représente davantage un élément de comparaison par rapport aux abeilles qu'un réel objet d'étude.

II.1 - Écologie des abeilles et des syrphes

II.1.1 – Habitats favorables

Les abeilles sont des insectes thermophiles et héliophiles, typiquement associés aux milieux chauds et secs, ouverts, riches en fleurs et offrant des zones peu végétalisées permettant la nidification dans le sol. Seules les régions tropicales et intertropicales comptent des genres réellement forestiers. A l'échelle mondiale, la diversité et l'abondance des abeilles sont maximales

dans les zones de climat de type méditerranéen : bassin méditerranéen, Californie, Mexique et certaines zones d'Asie centrale et orientale (Michener 2007). Aussi, les abeilles ne suivent pas la tendance générale d'un accroissement du nombre d'espèces des pôles jusqu'à l'équateur, qui existe pour de nombreux groupes biologiques (Begon et al. 2008).

En France, le nombre d'espèces d'abeilles est estimé à 865 (Rasmont et al. 1995). Cette richesse élevée est liée au climat méditerranéen du sud de la France. On ne dispose pas d'estimation du nombre d'espèces spécifiquement pour la moitié nord de la France mais celui-ci doit être nettement moins élevé.

Jusqu'à la fin du Néolithique, la majeure partie du territoire européen était occupé par les forêts, milieu peu propice aux abeilles. **Les habitats primaires des abeilles étaient alors probablement les habitats ouverts tels que les affleurements rocheux, les zones sableuses littorales et les plaines alluviales.** Klemm (1996) considère que les plaines alluviales ont du constituer l'habitat primaire le plus important pour les abeilles, la dynamique naturelle de ces milieux assurant l'existence de zones ouvertes et peu végétalisées. Le développement de l'agriculture a progressivement fourni aux abeilles de nouveaux habitats favorables, comme les prairies. L'agriculture des siècles derniers a procuré probablement une diversité de milieux favorables aux abeilles (Westrich 1996), de même qu'elle a favorisé plus globalement la biodiversité des paysages européens (Tscharntke et al. 2005).

A partir du milieu du 20ème siècle, l'endiguement généralisé des cours d'eau a stoppé les processus dynamiques à l'origine des habitats favorables aux abeilles. Parallèlement, l'intensification agricole ou la déprise dans d'autres régions ont également engendré une perte d'habitats favorables aux abeilles. **Aujourd'hui, le maintien des abeilles passe donc par la préservation de conditions favorables au sein de paysages largement modelés par les activités humaines et dans lesquels les milieux ouverts sont créés et persistent grâce à l'agriculture (Klemm 1996).**

Les syrphes occupent des habitats plus diversifiés que les abeilles. La France compte environ 500 espèces, dont 30 % sont forestières, 20 % associées à des milieux ouverts et 10 % liées à des habitats aquatiques, le reste des espèces, plus généralistes, se retrouvant dans divers types d'habitats (Castella et al. 2008).

II.1.2 - Ressources florales

Les adultes d'abeilles et de syrphes se nourrissent quasi-exclusivement de nectar et de pollen. Les larves d'abeilles se nourrissent également de nectar et pollen, tandis que les larves de syrphes possèdent des régimes alimentaires très diversifiés.

Comme nous l'avons vu précédemment, l'idée d'une spécialisation importante des interactions plantes-pollinisateurs a été remise en cause ces dernières années (Waser et al. 1996). Les insectes pollinisateurs manifestent toutefois fréquemment des préférences florales. Aussi plutôt que de garder une dichotomie spécialistes *vs.* généralistes, il est plus pertinent de considérer un continuum allant des espèces monolectiques (se nourrissant sur une seule espèce de plante, cas très rare) aux espèces polylectiques se nourrissant sur une très large gamme de plantes, en passant par les degrés divers d'oligolectisme (nombre restreint d'espèces / familles visités) (Johnson & Steiner 2000).

Les préférences florales peuvent être liées à la morphologie des pièces buccales ou à la phénologie des espèces. Par exemple, les fleurs tubulaires sont inaccessibles aux abeilles ou aux syrphes à pièces buccales courtes. Par ailleurs des espèces ayant un cycle de vie étalé sur une longue période comme de nombreuses espèces de bourdons se nourrissent sur une grande variété de fleurs, au fur et à mesure de leurs apparitions. Globalement, on considère que les abeilles sociales sont polylectiques tandis que les abeilles solitaires tendent à avoir des besoins plus précis (Michener 2007).

Notons enfin que certaines espèces de syrphes se nourrissent de pollen sur des espèces à pollinisation anémophile (*Plantago lanceolata*, graminées et cypéracées par exemple).

Les syrphes visitent les fleurs pour leurs propres besoins, tandis que les abeilles constituent, en plus, des réserves pour leurs larves. Il en résulte des quantités de pollen et nectar récoltées supérieures chez les abeilles et un butinage plus intensif. Différentes études montrent que l'abondance des abeilles est liée à celle des fleurs, tandis que d'autres insectes floricoles, dont les syrphes, semblent moins dépendants de la quantité de ressources disponible localement (Sjödin et al. 2008, Fig. I.12).

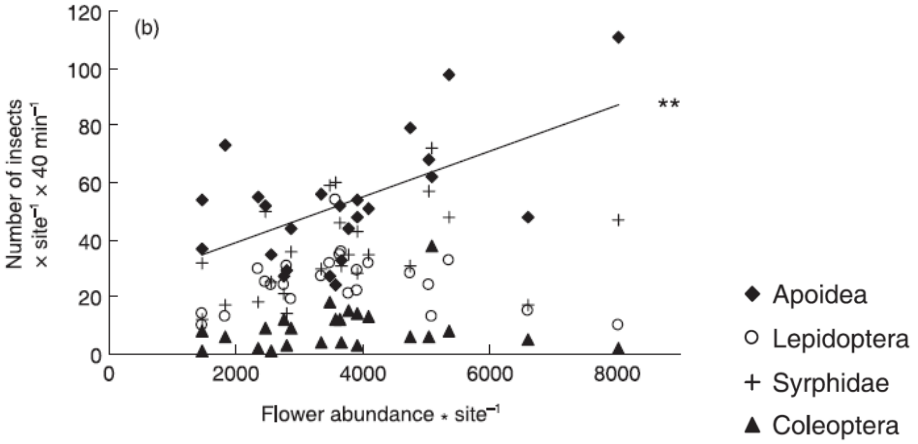


Figure I.12. Abondance de quatre groupes d'insectes floricoles en fonction de l'abondance des fleurs dans 24 prairies (Suède). La régression linéaire est significative pour les abeilles (droite sur le graphique) mais elle ne l'est pas pour les trois autres groupes, lépidoptères, syrphes et coléoptères. Tiré de Sjödin et al. 2008.

II.1.3 – Développement larvaire

Les abeilles et les syrphes sont des espèces holométaboles mais les exigences biologiques des larves diffèrent radicalement entre les deux groupes.

II.1.3.a – Chez les abeilles : des larves nourries de nectar et pollen par les adultes

Chez toutes les espèces d'abeilles, les femelles pondent dans un nid, qu'elles ont au préalable approvisionné en nectar et pollen. Les abeilles peuvent être classées en cinq groupes sur la base de leur mode de nidification (Potts et al. 2005) :

- les espèces **terricoles**, qui creusent elles-mêmes des cavités dans le sol ;
- les espèces **maçonnes**, qui s'installent dans divers types de cavités préexistantes (tiges de plantes, coquilles d'escargots, trous dans le bois ou la roche) et qui tapissent leur nid avec des matériaux trouvés dans l'environnement tels que l'argile ou des feuilles ;
- les espèces **charpentières**, qui creusent leur nid dans le bois ;
- les espèces **sociales**, qui utilisent de larges cavités préexistantes pour y installer un nid de grande taille (ancienne galerie de rongeur, trous dans la roche, …)
- les espèces **parasites** ou coucous, qui ne construisent pas de nid, mais pondent dans le nid d'autres espèces.

Hormis dans les zones tropicales, les espèces terricoles dominent en général largement (Michener 2007, Potts et al. 2005). Par exemple, toutes les espèces d'Andrenidae et la plupart des Halictidae sont terricoles. Quelles sont les caractéristiques des sols les plus recherchés par ces abeilles ? Il existe peu d'études sur les comportements de nidification des abeilles (Michener 2007, Kim et al. 2006, Kremen et al. 2007), pourtant les ressources en termes de sites et de matériaux pour la nidification peuvent jouer un rôle important dans la structuration des communautés (Cane 1991,

Potts et al. 2005). Il apparaît que les sols recherchés sont faiblement végétalisés (Hopwood 2008, Carré 2008). Dans des études menées aux Etats-Unis, Cane (1991) et Julier & Roulston (2009) ont montré que les abeilles semblent éviter les sols argileux. Mais au cours de son étude dans le sud de la France, Carré (2008) a montré que, si les abeilles sont peu présentes dans les sols où la part de sable grossier est importante, les proportions de sable fin, d'argile ou de limon ne semblent pas jouer un rôle déterminant dans la diversité des espèces présentes. Enfin, un certain degré d'humidité du sol est favorable au creusement des galeries, aussi les parcelles agricoles irriguées peuvent héberger plus de nids que les parcelles non irriguées (Cane 2008, Julier & Roulston 2009). Le degré d'humidité n'est en revanche pas apparu comme facteur explicatif de la diversité des abeilles terricoles pour Carré (2008).

II.1.3.b – Chez les syrphes : des larves aux régimes alimentaires très divers

Chez les syrphes, les larves ont des régimes alimentaires très diversifiés. On distingue trois catégories (Speight & Sarthou 2005) :

- les espèces **zoophages** (200 espèces en France), dont les proies sont en général des pucerons ;
- les espèces **microphages** (150 espèces en France), qui se nourrissent de bactéries et protozoaires dans des micro-habitats très variés (cavités dans les arbres, lits des ruisseaux, tourbières, excréments animaux, …) ;
- les espèces **phytophages** (130 espèces en France), qui se développent dans les tiges, les racines ou les bulbes de plantes diverses.

Au sein de chaque catégorie, le **degré de spécialisation** est variable.

II.1.4 - Utilisation de l'espace et distance de dispersion

Les abeilles utilisent donc différents « habitats partiels » (Westrich 1996), les uns fournissant des ressources florales, les autres des sites de nidification. De plus ce sont des « central place foragers », c'est-à-dire des espèces chez lesquelles les femelles reviennent constamment au même endroit, approvisionner les larves avec les ressources florales récoltées (par exemple Peterson & Roitberg 2006). Les capacités de déplacement des espèces déterminent leur utilisation de l'espace et donc leur maintien dans le paysage, dans les cas où la fragmentation tend à éloigner les habitats partiels les uns des autres.

Dans ce domaine également, ce sont les bourdons qui ont été majoritairement étudiés (Saville et al. 1997, Osborne et al. 1999, Walther-Hellwig & Frankl 2000, Dramstad et al. 2003, Knight et al. 2005, Osborne et al. 2008, Kraus et al. 2009). Les connaissances sur les capacités de vol et l'occupation de l'espace par les abeilles solitaires, autrement dit la majeure partie des espèces, restent très parcellaires. Comme il n'est généralement pas possible de poser des radars sur ces espèces trop petites, une des méthodes employées consiste à capturer des individus à la sortie de leur nid, à les marquer, puis à les relâcher à différentes distances de leur nid pour voir si elles y reviennent (expérience de translocation, Gathmann & Tscharntke 2002).

En analysant les données publiées sur 62 espèces sociales ou solitaires du monde entier, Greenleaf et al. (2007) ont montré que les distances de vol sont fortement liées à la taille des abeilles, ici mesurée par la distance intertégulaire, qui sépare les deux points d'insertion des ailes ou tegulae (cf. Fig. II.8 au chapitre II). **La distance de vol augmente avec la distance intertégulaire**, mais ceci non linéairement, les abeilles de grande taille ayant des distances de vol importantes et disproportionnées par rapport aux distances des abeilles de petite taille.

Beil et al. (2008) ont analysé la composition du pollen transporté par des abeilles solitaires dans le but d'y rechercher le pollen de plantes très faiblement présentes et précisément localisées dans leur zone d'étude (soit *Tilia* sp., *Gleditsia triacanthos*, *Aesculus hippocastaneum*, *Fragaria vesca*/cultivar). La découverte du pollen de telles plantes permet de déterminer une distance minimale de déplacement de l'abeille. Cette étude met en évidence des distances de vol des abeilles

solitaires supérieures aux observations antérieures (exemple d'*Andrena flavipes*, comparaison avec Gathmann & Tscharntke 2002, Fig. I.13) ou aux prédictions théoriques (Greenleaf et al. 2007). Il est cependant important de noter que cette étude rapporte des « évènements rares » (un ou quelques individu(s) transporte(nt) du pollen de la plante recherchée, parfois en très faible proportion (1 %)) et ne vise pas à déterminer le rayon d'action moyen des individus d'une espèce donnée.

La figure I.13 indique les distances de vol de quelques espèces, capturées dans le cadre de cette thèse, rapportées par différentes publications. D'une façon générale, il est communément admis que le rayon moyen de recherche de nourriture autour du nid est de quelques centaines de mètres pour les abeilles solitaires (sauf exceptions pour les grandes espèces telle que *Xylocopa* sp., Pasquet et al. 2008) et de un à quelques kilomètres pour les bourdons (Steffan-Dewenter et al. 2002).

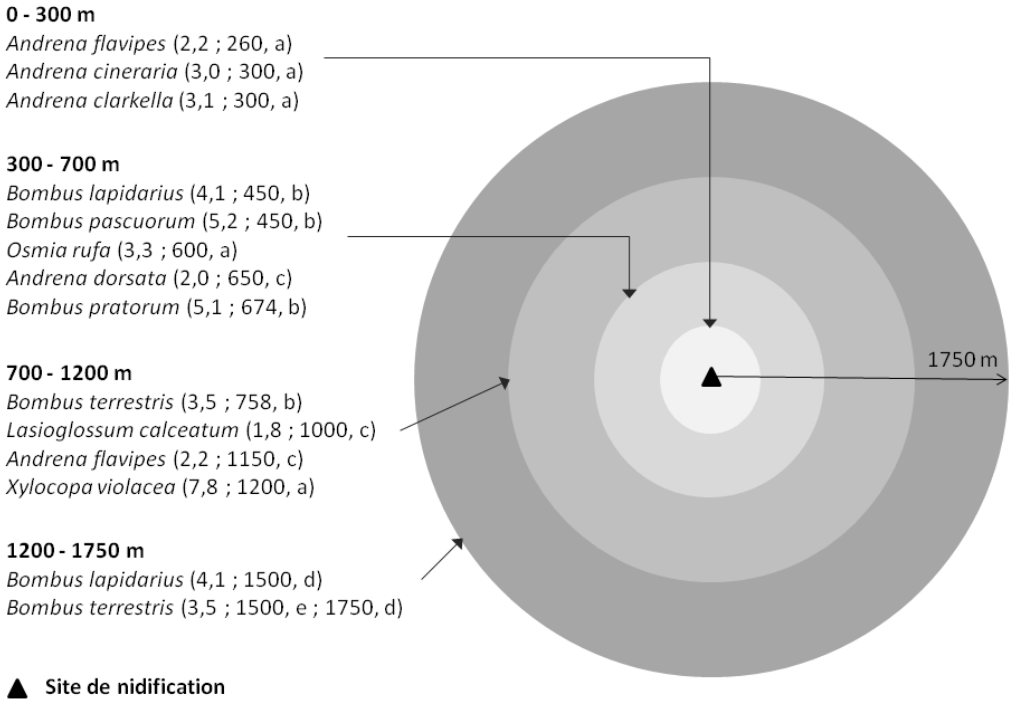


Figure I.13. Distances de déplacement autour du site de nidification chez 11 espèces capturées dans le cadre de cette thèse. Les nombres entre parenthèses indiquent la distance intertégulaire (en mm) des femelles ou ouvrières, et la distance de déplacement (en m) rapportée dans la publication en question : (a) Gathmann & Tscharntke 2002, (b) Knight et al. 2005, (c) Beil et al. 2008, (d) Walther-Hellwig & Frankl 2000, (e) Osborne et al. 2008. Les distances intertégulaires sont celles mentionnés par Greenleaf et al. 2007, ou, si non disponibles dans cette publication, par S.P.M. Roberts (*com. pers.*).

Les **syrphes** ne sont pas des « central place foragers ». Les capacités et comportements de vol peuvent varier de façon importante au sein de ce groupe, entre des espèces restant toute leur existence près de leur habitat larvaire et celles effectuant de grands déplacements saisonniers (espèces migratrices) (Arrignon 2006, Speight et al. 2008).

Enfin, les capacités de vol des abeilles et des syrphes sont évidemment dépendantes du type de milieu traversé. Quelques études ont analysé l'influence des éléments boisés. Ainsi les haies peuvent jouer le rôle de barrières pour les syrphes (Wratten et al. 2003) mais la présence de surfaces boisées ne limite pas forcément le déplacement des bourdons. Kreyer et al. (2004) ont en effet montré que la présence d'un bois de 600 m de long entre le nid et des cultures entomophiles (tournesol et phacélie) n'empêche pas l'exploitation de ces cultures par les ouvrières de *Bombus pascuorum* et de *B. terrestris.*

II.2 – Pratiques agricoles, perte des habitats semi-naturels, pollinisateurs introduits : leur influence sur les insectes pollinisateurs

La figure I.14 représente les différents facteurs environnementaux pouvant influer sur les populations d'abeilles sauvages. Nous l'avons vu ci-dessus, le maintien des abeilles dans un paysage requiert la présence de deux types de ressources : des ressources florales et des sites de nidification. Les abeilles peuvent donc être affectées par les facteurs environnementaux qui diminuent ces deux types de ressources, mais aussi plus directement par des pesticides ou des maladies. Nous présentons dans cette partie comment ces différents facteurs influent sur les abeilles, en se plaçant à l'échelle mondiale.

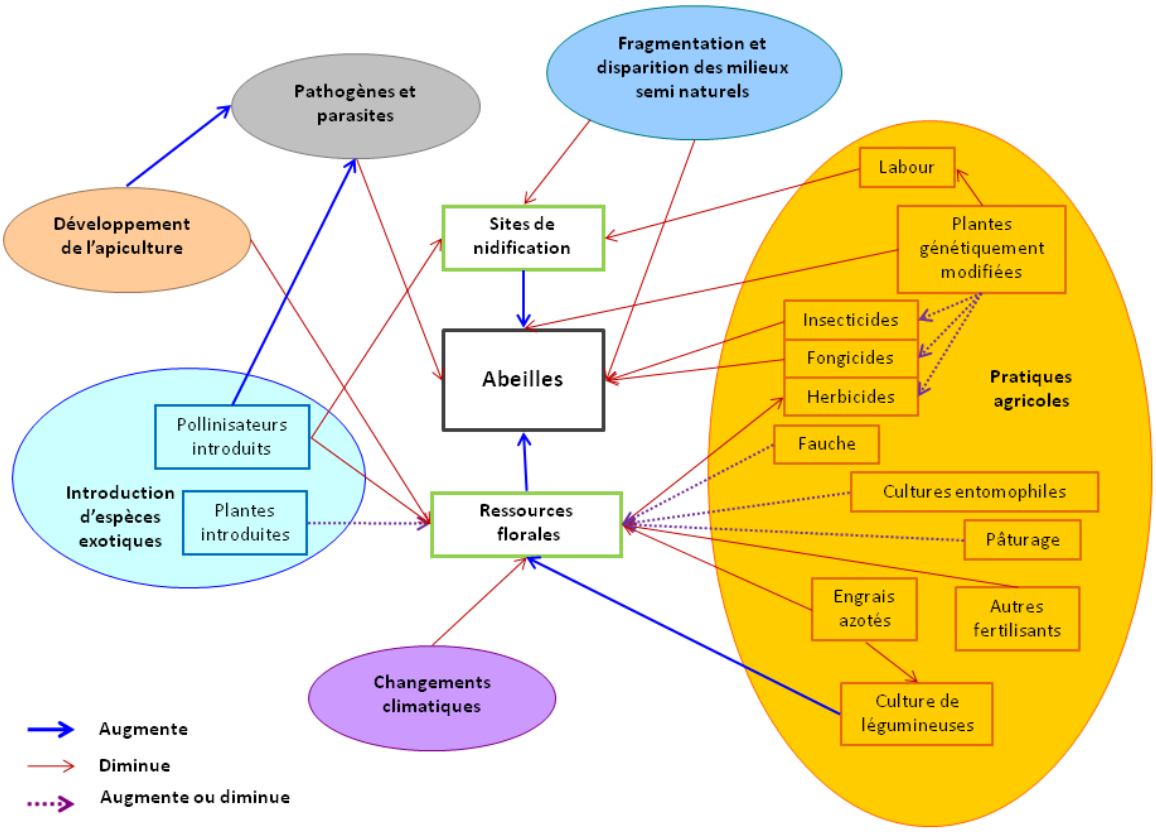


Figure I.14. Représentation schématique des différents facteurs environnementaux influant sur les populations d'abeilles sauvages.

II.2.1 - Compétition avec des pollinisateurs introduits ou « domestiques »

L'aire de répartition naturelle de l'abeille domestique (*Apis mellifera*) regroupe probablement la majeure partie de l'Afrique et de l'Eurasie (Michener 1974), mais il est difficile de la déterminer précisément tant sa domestication par l'homme est ancienne (Crane 1990). Aujourd'hui, cette espèce est présente dans le monde entier, pour la production de miel ou le service de pollinisation des cultures. Quelles sont les conséquences (1) d'effectifs artificiellement élevés d'une espèce domestiquée dans son aire de répartition naturelle ? (2) de l'introduction de l'abeille domestique dans des pays où elle représente une espèce exogène ?

L'impact des colonies d'abeilles domestiques dans des écosystèmes européens fait l'objet de débats, par exemple lorsqu'il s'agit de savoir si la présence de ruchers est envisageable dans les espaces protégés du fait d'une éventuelle compétition pour les ressources florales entre abeille domestique et pollinisateurs sauvages (par exemple Vaissière & Rodet 2006, Stallegger & Livory

2008). Certaines études ne révèlent pas de compétition pour les ressources (Steffan-Dewenter & Tscharntke 2000, Forup & Memmott 2005), tandis que d'autres travaux suggèrent des impacts négatifs comme une diminution de la taille des bourdons en présence d'abeilles (Goulson & Sparrow 2009).

De la même façon, les études menées dans les pays où l'abeille domestique est exogène donnent des résultats contrastés. Par exemple, Roubik & Wolda (2001) ont suivi les populations d'abeilles sauvages de l'île de Barro Colorado (Panama) durant 17 ans (1976-1993). L'introduction de l'abeille domestique sur l'île a eu lieu au cours de cette période, en 1984, et semble ne pas avoir eu d'impact négatif sur les abeilles sauvages. Mais en Californie, Thomson (2006) montre l'existence de probables compétitions pour les ressources entre abeille domestique et espèces américaines de bourdons.

Certaines espèces européennes de bourdons (surtout *B. terrestris* et *B. ruderatus*) ont été également introduites dans de nombreux pays, parfois accidentellement (par exemple *B. terrestris* en Tasmanie), le plus souvent en raison de leur utilisation pour la pollinisation des plantes cultivées (tomates en serres, trèfle en plein champ) (Goulson 2003a). *B. terrestris* est aujourd'hui considéré comme naturalisé en Nouvelle-Zélande, en Tasmanie, au Japon, en Israël et au Chili (Inoue et al. 2008). Au Japon, Inoue et al. (2008) ont mis en évidence un impact négatif de *B. terrestris* sur les espèces locales de bourdons du fait d'une compétition pour les sites de nidification. Dans d'autres régions du monde, une compétition entre *B. terrestris* et les abeilles locales pour les ressources florales est suspectée (exemple en Israël de Dafni & Shmida 1996).

Outre les aspects de compétition pour les ressources florales ou pour les sites de nidification, les espèces introduites peuvent être impliquées dans la propagation de pathogènes et de parasites et dans leur transmission aux espèces locales (Goulson 2003b, Spiewok & Neumann 2006).

II.2.2 - Perte d'habitats semi-naturels

La perte d'habitats naturels et semi-naturels (on utilisera par la suite « habitats semi-naturels », HSN) est considérée comme la cause majeure de diminution de la biodiversité à l'échelle mondiale (Sala et al. 2000, Pimm et al. 2001). Une méta-analyse menée récemment sur l'impact des perturbations anthropiques sur les abeilles a montré que la perte et / ou la fragmentation des habitats est le facteur majeur de réduction de l'abondance et de la richesse spécifique des abeilles (Winfree et al. 2009). Dans ce paragraphe nous nous intéresserons aux questions suivantes : que recouvre le terme « habitat » ou « habitat semi-naturel » dans ces études ? La définition du terme varie-t-elle selon les régions du monde ? Comment sont étudiés les impacts de la perte et de la fragmentation des habitats sur les insectes pollinisateurs ? Quels sont les impacts de la perte et de la fragmentation des habitats ? Ces impacts sont-ils différents selon les groupes d'insectes pollinisateurs ?

Avant toute chose, qu'est-ce qu'un « habitat semi-naturel » du point de vue des abeilles ? Cette expression est largement utilisée dans les études sur les impacts des activités humaines sur la biodiversité. Mais selon les études, au lieu de regarder le rôle des habitats « où l'influence de l'homme est limitée » dans leur ensemble, les études portent sur des habitats sélectionnés pour être potentiellement favorables aux abeilles. L'exemple de la façon dont sont considérés les éléments boisés illustre bien ce propos.

Nous l'avons vu, les abeilles sont des insectes typiques des milieux secs et chauds et, de ce fait, plutôt associés aux milieux ouverts. Seules les régions tropicales et intertropicales comptent des genres réellement forestiers (exemple des abeilles sociales mélipones : *Melipona* sp., *Trigona* sp., …). Aussi, dans ces régions, ce sont les forêts tropicales qui sont considérées comme habitat favorable et ce sont les conséquences de la déforestation qui sont étudiées (par exemple au Kenya (Gemmill-Herren & Ochieng, 2008), au Mexique (Vergara & Badano 2009), au Costa-Rica (Ricketts 2004, Brosi et al. 2008), dans la province argentine de Salta (Chacoff & Aizen 2006), au Sulawesi en Indonésie (Klein et al. 2003) ou en Malaisie (Liow et al. 2001). **Hors des régions tropicales, les études peuvent prendre en compte divers types d'habitats : prairies, jachères, habitats rocheux, bords de cours d'eau, bords de champs, zones boisées (Steffan-Dewenter et al. 2002, Westphal et al. 2003, Kleijn**

& Van Langevelde 2006, Carré et al. 2009). Ce sont donc plutôt des habitats herbacés et ouverts qui sont considérés. La surface totale des bois est parfois considérée, dans un contexte de régions agricoles, où les surfaces sont le plus souvent réduites. Parfois, seules les lisières de bois sont considérées, la zone centrale étant considérée comme non utilisée par les abeilles (Steffan-Dewenter 2002, Steffan-Dewenter et al. 2002, les 10 premiers mètres des zones boisées sont considérés comme HSN). Parfois, le paysage est simplement considéré de façon dichotomique, prairie / non-prairie (étude de Morandin et al. 2007, en Alberta, Canada). Il est également possible de ne poser aucun *a priori* sur les potentialités des différents milieux composant le paysage et de les intégrer dans l'analyse tels qu'ils apparaissent dans des classifications pré-existantes (CORINE Land Cover dans Carré et al. 2009). Quelques rares études en milieu tempéré s'intéressent cependant uniquement aux surfaces boisées, tels Taki et al. (2007) qui analysent l'influence de la quantité de forêts sur les populations d'abeilles en Ontario, Canada.

Comment sont étudiés les effets de la perte d'habitats ? On peut distinguer deux approches principales (Fig. I.15) : **l'analyse porte soit sur l'influence de la distance entre le point d'échantillonnage et l'habitat semi-naturel le plus proche, soit sur le contexte paysager (typiquement la proportion d'HSN) autour du point d'échantillonnage.** Dans les études portant sur la distance à l'HSN, la matrice environnante peut être considérée comme homogène (Fig. I.15a) (Klein et al. 2003, Ricketts 2004, Chacoff & Aizen 2006, Gemmill-Herren & Ochieng 2008) ou de qualité variable (Fig. I.15b) (Jauker et al. 2009). Dans les études sur le contexte paysager, l'analyse peut ne porter que sur un habitat précis, le reste du paysage étant vu comme homogène et plutôt défavorable (Fig. I.16a) (Morandin et al. 2007, Taki et al. 2007). Elle peut aussi considérer différents types d'habitats, qui sont regroupés au sein d'une même variable « HSN » (Fig. I.16b) (Steffan-Dewenter 2002, Steffan-Dewenter et al. 2002, Kim et al. 2006, Carré et al. 2009). Enfin, les études prennent en compte la composition du paysage (Fig. I.17a) – seule importe la surface des éléments quelque soit leur organisation spatiale – et / ou la structure du paysage (Fig. I.17b) – l'arrangement spatial des éléments est pris en compte, par exemple en considérant le degré de fragmentation à travers la longueur d'interfaces HSN – matrice. L'influence du contexte paysager est testée à différentes échelles spatiales pour déterminer l'échelle de réponse des insectes (Fig. I.16 & I.17). Dans les deux approches, les points d'échantillonnage sont des parcelles agricoles (Chacoff & Aizen 2006, Carré et al. 2009), des habitats « standardisés » présents naturellement (bordure de champs, prairie (Jauker et al. 2009), habitat rivulaire (Kleijn & van Langevelde 2006)) ou mis en place pour l'occasion (carré de phacélie dans Westphal et al. 2003 ou de six espèces de plantes à fleurs dans Steffan-Dewenter et al. 2002).

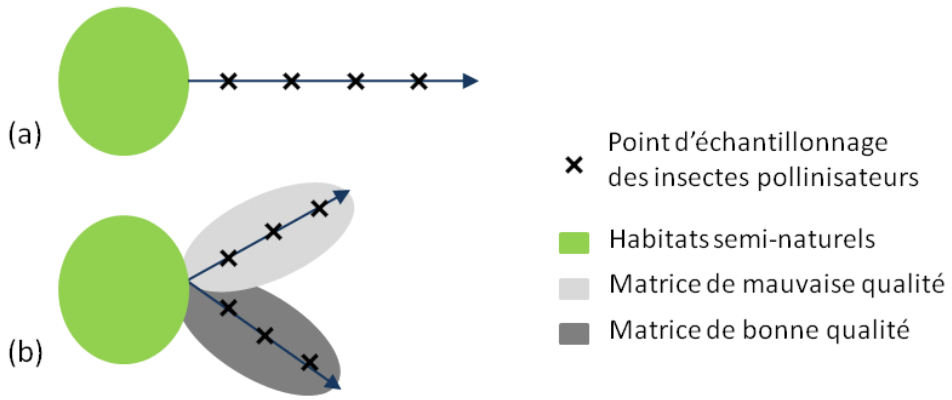


Figure I.15. Cadre pour l'étude de l'influence de la distance aux habitats semi-naturels sur les populations d'insectes polinisateurs.

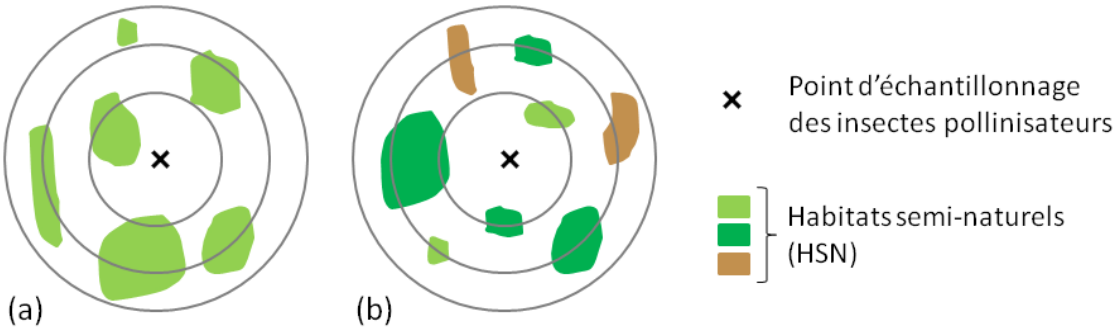


Figure I.16. Cadre pour l'analyse de l'influence de la quantité d'habitats semi-naturels sur les populations d'insectes pollinisateurs. Selon les études, soit l'analyse porte sur un habitat précis, le reste du paysage étant vu comme homogène et plutôt défavorable (a), soit elle considère des habitats de natures différentes, regroupés au sein d'une même variable « habitats semi-naturels » (b). Les cercles concentriques représentent les différentes échelles spatiales prises en compte.

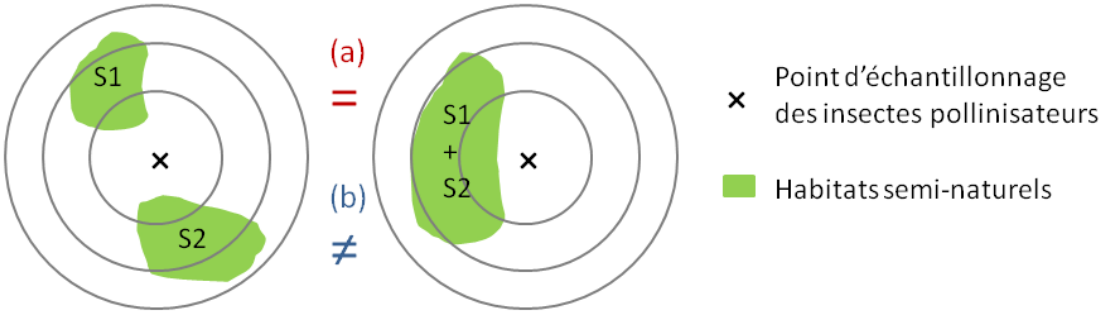


Figure I.17. Modalités de prise en compte de l'arrangement spatial des habitats semi-naturels. Soit seule la surface cumulée des habitats semi-naturels est considérée (a) ou leur arrangement spatial des HSN est aussi pris en compte (b). Les cercles concentriques représentent les différentes échelles spatiales prises en compte.

Quelles sont les conséquences de la perte d'habitats sur les insectes pollinisateurs ?

Influence de la distance aux éléments semi-naturels

Dans les régions tropicales, l'influence de la distance aux éléments boisés est souvent étudiée dans le contexte de l'agroforesterie, où des cultures comme le café ou les agrumes sont fortement dépendantes des pollinisateurs. Klein et al. (2003), Ricketts (2004), Chacoff & Aizen (2006), Gemmill-Herren & Ochieng (2008) montrent que l'abondance et / ou la richesse spécifique des abeilles diminuent quand la distance augmente (Fig. I.18). En revanche, Vergara & Badano (2009) ne trouvent pas d'influence de la distance ni sur l'abondance ni sur la diversité (indice de Shannon). L'influence négative de l'éloignement à la forêt est surtout liée au comportement des espèces forestières, typiques de ces régions, notamment les mélipones. Les vestiges de forêts sont alors considérés comme des sources de pollinisateurs se dispersant dans les zones de production agricole.

Dans les régions tempérées également, l'éloignement aux HSN influe sur les populations d'insectes pollinisateurs (Steffan-Dewenter & Tscharntke 1999, Kremen et al. 2004, Greenleaf & Kremen 2006, Öckinger & Smith 2007, Williams & Kremen 2007, Kohler et al. 2008) (Fig. I.19). Les HSN considérés sont des milieux prairiaux, ou des assemblages de milieux herbacés et boisés, entourés par des parcelles cultivées. Plusieurs études mettent en évidence des réponses variables selon les groupes d'insectes. Ainsi, là où l'abondance et la richesse spécifique des abeilles diminuent avec la distance à l'HSN, celles des syrphes augmentent (Jauker et al. 2009) ou ne montrent pas de réponse significative (Steffan-Dewenter & Tscharntke 1999). Par ailleurs au sein des abeilles, Steffan-Dewenter & Tscharntke (1999) montrent que la taille moyenne augmente au fur et à mesure que l'on s'éloigne d'une prairie calcaire. Enfin, citons Williams & Kremen (2007) qui ne s'intéressent pas aux

réponses des communautés, mais au succès reproducteur d'une seule espèce d'abeille (*Osmia lignaria*). L'étude menée en Californie indique que le succès reproducteur diminue avec la distance aux HSN (ici des habitats de type maquis et des bordures de cours d'eau).

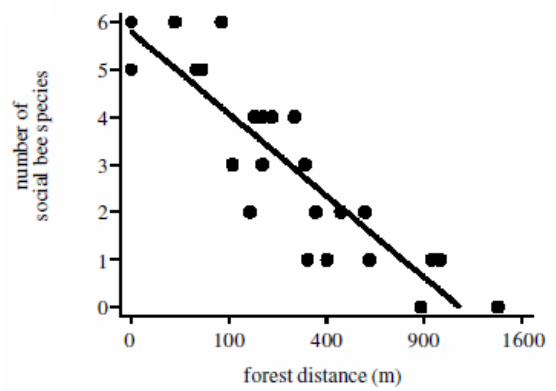


Figure I.18. Un exemple d'étude en milieu tropical (Indonésie) : richesse spécifique des abeilles dans des plantations de caféier en fonction de la distance à la forêt la plus proche. Tiré de Klein et al. 2003.

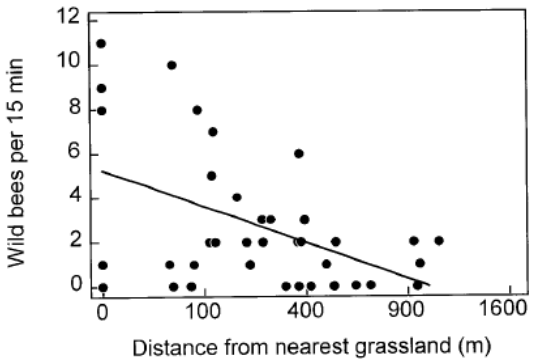


Figure I.19. Un exemple d'étude en milieu tempéré (Allemagne) : abondance des abeilles (nombre d'abeilles sauvages visitant un plant de moutarde des champs, *Sinapis arvensis*, en 15 minutes) en fonction de la distance à la prairie calcaire la plus proche. Tiré de Steffan-Dewenter & Tscharntke 1999.

Influence de la quantité d'éléments semi-naturels

Dans les régions tempérées, l'abondance et la diversité des abeilles sont positivement corrélées avec la proportion d'HSN dans le paysage, en particulier d'habitats prairiaux / herbacés (Steffan-Dewenter 2002, Steffan-Dewenter et al. 2002, Kim et al. 2006, Morandin et al. 2007, Sjödin et al. 2008). L'échelle de réponse varie en fonction des groupes. En effet, Steffan-Dewenter et al. (2002) considèrent la proportion d'HSN dans des secteurs circulaires de rayon allant de 250 m à 3000 m. La réponse des abeilles solitaires est la plus marquée pour 250 m et celle des bourdons pour 750 m (Fig. I.20). Ce résultat reflète très probablement les capacités de déplacement plus importantes chez les bourdons que chez les abeilles solitaires.

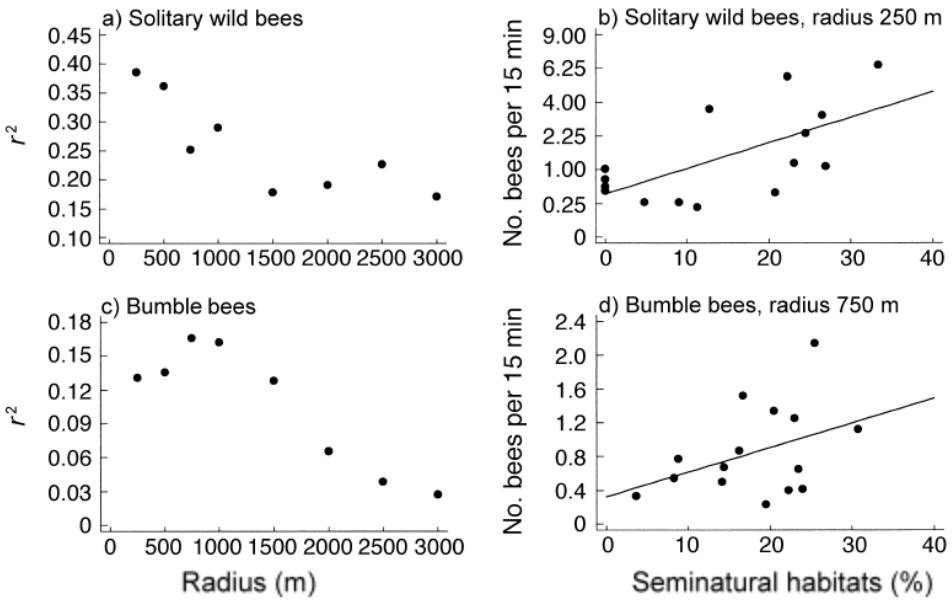


Figure I.20. Influence de la proportion d'habitats semi-naturels dans des secteurs circulaires de rayon variable sur l'abondance des abeilles solitaires et des bourdons (nombre d'abeilles visitant un carré de plantes à fleurs) : r^2 de la régression linéaire entre la proportion de HSN et l'abondance des abeilles et représentation graphique de la relation pour le rayon pour lequel la valeur de r^2 est maximale. Tiré de Steffan-Dewenter et al. 2002.

La prise en compte de la surface des bois seule montre des résultats contrastés. Au printemps, lorsque les bois de feuillus sont encore des milieux lumineux avant le débourrement des arbres et que les sous-bois offrent de nombreuses ressources florales, ces habitats peuvent jouer un rôle positif sur les espèces d'abeilles printanières (Taki et al. 2007). En revanche, une étude portant sur la totalité de la période de vol des abeilles (échantillonnages du printemps à l'automne) montre un impact négatif de la quantité de forêt (Winfree et al. 2007a).

Certaines d'études ne montrent pas de rôle positif des HSN. Ainsi, Carré et al. (2009) ont échantillonné les abeilles dans des parcelles de cultures entomophiles dans cinq pays européens. La quantité d'HSN autour des parcelles n'influe ni sur l'abondance des abeilles sauvages ni sur leur diversité taxonomique (ici mesurée par le nombre de sous-genres et non le nombre d'espèces). Par ailleurs, deux études menées sur les bourdons en Europe montrent que la proportion de cultures entomophiles (représentées principalement par le colza) joue un rôle plus important que la proportion d'HSN sur l'abondance des bourdons (étude sur l'ensemble de la communauté de bourdons pour Westphal et al. 2003, étude ciblée sur *Bombus pascuorum* chez Herrmann et al. 2007).

II.2.3 - Diminution des ressources florales

La quantité et la diversité des ressources florales peuvent être diminuées par :

- la **destruction des milieux** riches en fleurs, par exemple, lorsque des prairies permanentes sont converties en parcelles cultivées ;
- l'utilisation d'**herbicides**, qui réduit les ressources au sein des parcelles (Holzschuh et al. 2007, 2008) mais aussi sur les bords de champ (Chiverton & Sotherton 1991; De Snoo & Van der Poll 1999);
- l'utilisation de **fertilisants** qui réduit la diversité des ressources, dans les parcelles et sur leurs bordures (Kleijn & Verbeek 2000, Rajaniemi 2002, Hyvönen en al. 2003, Carvell et al. 2006, Billeter et al. 2008, Kleijn et al. 2009).

La **fauche** et le **pâturage** induisent des perturbations nécessaires au maintien des habitats herbacés et à leur non-colonisation par les espèces ligneuses et favorisent la diversité des ressources (Steffan-Dewenter & Leschke 2003, Vulliamy et al. 2006). Mais une pression de pâturage ou des fréquences de fauche trop élevées peuvent conduire à des pertes de ressources florales néfastes aux insectes pollinisateurs (Kruess & Tscharntke 2002, Sjödin 2007, Sjödin et al. 2008).

Les **changements climatiques** peuvent également induire une réduction des ressources florales pour les pollinisateurs. Quand la température augmente, la floraison des plantes et l'émergence des insectes ont tendance à intervenir plus tôt dans l'année. Mais les degrés d'avancement dans les dates peuvent varier et certaines espèces peuvent même ne pas connaître de changements dans leur phénologie. Il est alors envisageable que les dates de floraison des plantes et les périodes d'activité des insectes ne soient plus synchronisées. Les insectes les plus spécialisés seraient alors les plus menacés d'extinctions locales (abeilles solitaires dont la période de vol est courte et correspond à la période de floraison de leur plante associée) (Memmott et al. 2007).

II.2.4 - Disponibilité en sites de nidification

La perte de milieux semi-naturels entraîne la disparition de sites de nidification potentiels (prairies, zones sableuses, arbres, etc). Nous avons vu qu'en zone tempérée, les abeilles terricoles sont majoritaires et qu'elles creusent leur nid préférentiellement dans des sols peu végétalisés. **Quel peut alors être le rôle, pour la nidification de ces espèces, des parcelles cultivées ?** Les parcelles de cultures annuelles sont en effet par nature peu végétalisées à certains moments de l'année, mais la nidification peut être perturbée par les pratiques agricoles telles que l'irrigation, le labour ou l'usage de pesticides (Kremen et al. 2007). En Californie (Etats-Unis), Kim et al. (2006) ont montré que des abeilles solitaires (principalement de la famille des Halictidae) nidifient dans les parcelles de tournesol. La densité de nids, toutes espèces confondues, est globalement plus élevée en bordure des parcelles qu'au centre, mais une analyse du comportement particulier des espèces les plus communes montre que certaines d'entre elles nidifient indifféremment en bordure et au centre. En Virginie et dans le Maryland (Etats-Unis), Shuler et al. (2005) et Julier & Roulston (2009) ont étudié les abeilles présentes dans les parcelles de courges (*Cucurbita* sp.). Outre les colonies d'abeilles domestiques implantées pour la pollinisation, le principal pollinisateur est une abeille solitaire terricole *Peponapis pruinosa*, spécialiste (oligolectique) des plantes du genre *Cucurbita*. Cette espèce nidifie de préférence dans les parcelles que sur les bordures (Julier & Roulston 2009). Shuler et al. (2005) ont montré que *P. pruinosa* est trois fois plus abondante dans les fermes qui pratiquent le non-labour que dans celles où les parcelles sont labourées. Mais Julier & Roulston (2009), en réalisant leur étude dans la même région, ne trouvent pas d'effet du labour. Il est possible que les larves de cette espèce, qui creuse des nids particulièrement profonds, ne soient pas menacées par le labour de façon importante. L'irrigation des parcelles joue un rôle positif sur la densité de nids, probablement car l'humidité du sol le rend plus facile à creuser (Julier & Roulston 2009).

En résumé, les études sont actuellement peu nombreuses, parfois contradictoires, et concernent peu de taxons. La nidification au sein des parcelles semble possible pour certaines espèces dans certaines situations. Cependant, l'effet de pratiques potentiellement néfastes comme le labour ou l'irrigation restent à préciser.

II.2.5 - Effets létaux et sub-létaux des pesticides

Au cours de ces vingt dernières années, les effets des pesticides sur les organismes non-cibles ont fait l'objet d'un nombre croissant d'études (Desneux et al. 2007). Geiger et al. (2010) ont récemment étudié l'impact de 13 composants différents de l'intensification agricole dans près de 250 fermes réparties dans huit pays européens et ont montré que l'usage de pesticides est le principal responsable d'une perte de diversité des plantes, des carabes et des oiseaux.

Les connaissances sur les effets négatifs des pesticides sur les insectes pollinisateurs concernent très majoritairement des études menées en laboratoire sur l'abeille domestique (Thompson 2003, Desneux et al. 2007). Elles ont notamment permis de montrer que :

- Les substances incriminées sont principalement des insecticides, mais les fongicides peuvent également être toxiques, notamment lorsqu'ils agissent en interaction avec des insecticides (Pilling et al. 1995, Papaefthimiou & Theophilidis 2001).
- L'exposition aux insecticides et fongicides peut se faire par contact direct avec le produit au cours de son application, par contact avec du feuillage contaminé ou enfin par récolte ou ingestion de nectar ou de pollen contaminé (Goulson 2003a).
- La toxicité se manifeste différemment selon le stade de développement de l'animal et selon les fonctions vitales touchées. L'exposition au pesticide peut entraîner une mortalité directe mais également des effets sub-létaux. Les troubles peuvent être soit **physiologiques** (troubles du développement larvaire, de la fécondité, baisse de la longévité, modifications du sex-ratio, altération des défenses immunitaires), soit **comportementaux** (troubles de l'orientation et de l'apprentissage) (Desneux et al. 2007).

Les études sur les abeilles sauvages sont très ponctuelles : quelques études sur *Bombus terrestris*, liées à son utilisation dans les serres de tomates, ou sur des abeilles solitaires (par exemple Tasei et al. 1988, Tesoriero et al. 2003). **De plus, l'extrapolation des résultats obtenus pour l'abeille domestique aux abeilles sauvages est souvent inappropriée.** Par exemple, Thompson & Hunt (1999) indiquent que les recommandations d'utilisation des insecticides formulées pour l'abeille domestique sont inefficaces pour les bourdons car ceux-ci ont des régimes d'activité différents : il est préconisé de traiter le colza tôt le matin ou en soirée pour préserver l'abeille domestique, or les bourdons sont actifs durant ces périodes. Par ailleurs, chez l'abeille domestique, la reine ne prend pas part à la recherche de nourriture, elle est donc moins susceptible de rentrer en contact avec des substances toxiques que les ouvrières. Chez les bourdons, au moment de la fondation de la colonie, les reines récoltent elles-mêmes la nourriture. Les applications printanières d'insecticides et de fongicides peuvent donc avoir des impacts particulièrement négatifs sur les populations. Ce type de raisonnement s'applique *a fortiori* aux espèces solitaires, dont les individus, tous reproducteurs (contrairement aux espèces sociales aux ouvrières non reproductrices), sont exposés durant la totalité de leur vie (Desneux et al. 2007).

Une meilleure évaluation de l'impact direct des pesticides sur les insectes pollinisateurs nécessite donc une meilleure compréhension de leurs effets sur les espèces sauvages, en couplant des tests en laboratoire avec des études *in vivo*, en plein champ (Desneux et al. 2007). Dans cette optique, l'étude de Brittain et al. (2010) constitue à notre connaissance la seule **étude sur l'impact d'un insecticide sur les abeilles sauvages à l'échelle du paysage**. Cette étude met en évidence l'impact négatif de l'insecticide fenitrothion, sur la richesse et l'abondance des abeilles solitaires. Cette étude ne montre pas d'effet négatif sur les bourdons, probablement car les capacités de vol de ces espèces peuvent leur permettre d'atteindre des habitats moins traités.

Enfin, si l'on se focalise souvent sur l'agriculture comme utilisatrice principale de pesticides, il est important de souligner que **les pollinisateurs peuvent être exposés à ces substances toxiques dans tous types de milieux hors de la parcelle agricole** : bords de parcelles, bords de routes, zones urbanisées, jardins, et même bois (Kearns et al. 1998).

II.2.6 - Prise en compte de systèmes agricoles dans leur globalité : comparaison entre l'agriculture conventionnelle et l'agriculture biologique

Les exemples précédents montrent que l'influence des pratiques agricoles sur les insectes pollinisateurs a fait l'objet de nombreux travaux. Mais ces études considèrent seulement une pratique ou un type d'intrants donnés, donnant ainsi une vision fragmentaire des effets de l'agriculture sur ces insectes. **Il existe peu d'études sur la comparaison de systèmes agricoles considérés dans leur ensemble, sinon les comparaisons entre l'agriculture biologique et l'agriculture conventionnelle.**

L'agriculture biologique se caractérise par un usage réduit des pesticides et fertilisants minéraux et par des rotations plus diversifiées qu'en agriculture conventionnelle. Ses effets bénéfiques sur la biodiversité ont été mis en évidence pour de nombreux groupes biologiques (voir les revues de Bengtsson et al. 2005 et Hole et al. 2005).

Les études sur les effets de l'agriculture biologique sur les abeilles peuvent être classées en deux groupes. Tout d'abord, certaines études considèrent des parcelles ou des bordures de parcelles, dont la moitié est associée à des pratiques biologiques et l'autre moitié à des pratiques conventionnelles. L'analyse consiste à déterminer (a) si le type de système agricole influe sur l'abondance et la diversité des abeilles et (b) si cette influence diffère en fonction du contexte paysager (Fig. I.21).

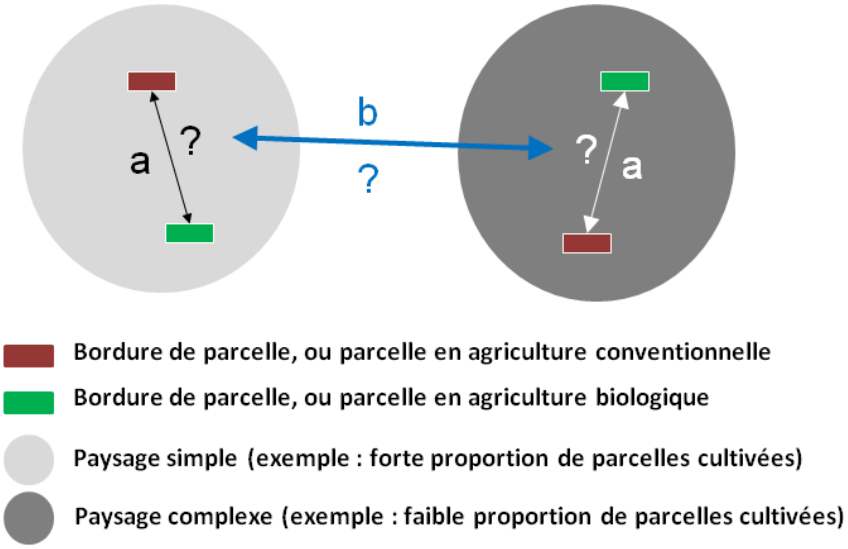


Figure I.21. Approche I pour la comparaison des systèmes agricoles biologiques et conventionnels sur les abeilles. Dans un premier temps, on compare les communautés d'abeilles dans des paires d'éléments (parcelle ou bordures de parcelles) biologiques / conventionels (a). Puis on analyse si la différence éventuelle entre agriculture biologique et conventionnelle varie en fonction du contexte paysager (b).

Holzschuh et al. (2007), Rundlöf et al. (2008) et Holzschuh et al. (2010) utilisent ce type d'approche sur, respectivement, les abeilles dans leur ensemble, les bourdons et les « cavity-nesting bees », soit les abeilles maçonnes piégées par les nids-pièges. Dans ces trois études, les abeilles sont plus abondantes et/ou plus diversifiées dans les bordures ou les parcelles en agriculture biologique. La prise en compte du contexte paysager montre que la différence entre biologique et conventionnel augmente quand le paysage devient plus homogène (c'est-à-dire ici que la proportion de parcelles cultivées augmente). **L'effet positif de l'agriculture biologique est principalement lié, pour les auteurs, à une quantité et une diversité des ressources florales plus importantes du fait de l'absence d'herbicides et de fertilisants minéraux.** Les fleurs sont davantage présentes sur les bordures de champs, mais également au sein des parcelles agricoles, même de céréales, habituellement considérées comme « inhospitalières » aux abeilles (Holzschuh et al. 2007). L'absence de mortalité directe liée aux insecticides et aux fongicides peut également être invoquée mais ne semble pas jouer un rôle majeur dans les études précédentes selon leurs auteurs.

L'interaction entre système de culture (biologique ou conventionnel) et contexte paysager a par ailleurs été démontrée pour d'autres groupes, comme les plantes (Roschewitz et al. 2005), et formalisée par Tscharntke et al. (2005) par la figure I.22. Dans un paysage très intensifié, la conversion à l'agriculture biologique aura peu d'effet car les populations animales et végétales sont trop fragilisées pour pouvoir répondre favorablement, le pool d'individus présents dans le paysage ne suffit pas à coloniser les nouveaux habitats favorables. Dans un paysage complexe, les habitats favorables sont nombreux, la biodiversité est élevée de façon générale, donc l'introduction de parcelles biologiques peut passer « inaperçue » à l'échelle du paysage (même si au niveau local,

l'effet positif peut bien sûr exister). En revanche, dans des paysages intermédiaires, où la biodiversité est encore présente mais menacée par la simplification des paysages, la mise en place de l'agriculture biologique prend tout son sens et vient soutenir les populations d'animaux et de plantes.

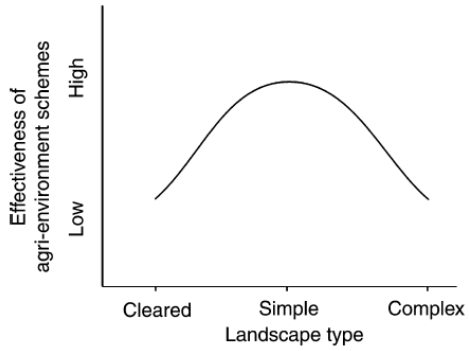


Figure I.22. Efficacité des mesures agro-environnementales (notamment la conversion à l'agriculture biologique) en fonction du contexte paysager. Tiré de Tscharntke et al. 2005.

La deuxième approche consiste à analyser l'effet sur les abeilles de la proportion de parcelles biologiques dans le paysage (Fig. I.23). Pour Holzschuh et al. (2008), **la richesse spécifique et l'abondance des abeilles (mesurées sur des bordures de champs) augmentent avec l'accroissement de la proportion de parcelles biologiques dans le paysage.** L'échelle de réponse est différente en fonction des espèces : pour les abeilles solitaires, l'effet positif est maximal pour un rayon de 250 m à partir du point de piégeage, pour les bourdons, ce rayon est de 500 m. L'augmentation des ressources florales à l'échelle paysagère est considérée comme le facteur principal influant sur les populations d'abeilles.

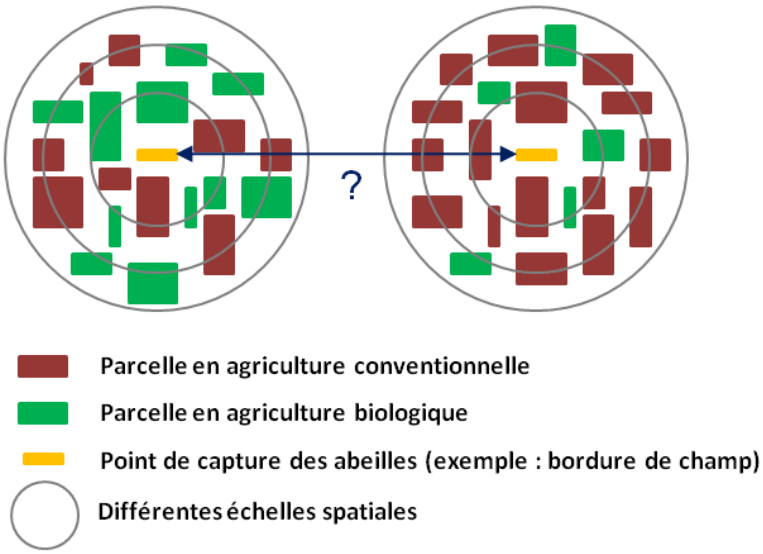


Figure I.23. Approche II pour la comparaison des systèmes agricoles biologiques et conventionnels sur les abeilles. On analyse l'influence de la proportion de parcelles biologiques à différentes échelles spatiales.

II.2.7 - L'impact mitigé des cultures entomophiles

Selon la théorie de l'approvisionnement optimal (Charnov 1976), les animaux exploitent leur environnement de façon à maximiser leur gain énergétique (rapport entre la quantité d'énergie tirée de la consommation de la ressource et la quantité d'énergie dépensée pour acquérir cette ressource). Dans cette optique, les cultures entomophiles apparaissent comme des taches de ressources très profitables : contrairement aux fleurs sauvages disséminées dans le paysage souvent en faibles densités, ces plantes cultivées fournissent des quantités importantes de nectar et / ou de pollen par unité de surface. Quel est l'impact de ces cultures sur les communautés de pollinisateurs ?

Plusieurs études mettent en évidence que ces cultures sont utilisées par de nombreuses espèces d'abeilles sauvages, aussi bien sociales que solitaires (voir par exemple Delbrassinne & Rasmont 1988, Calabuig 2000, Morandin et al. 2007 pour le colza ; Carré 2008, Carré et al. 2009 pour cinq cultures entomophiles produites dans cinq pays européens). En considérant 25 paysages agricoles de 4 km² répartis dans sept pays européens, Billeter et al. (2008) ont mis en évidence une corrélation positive entre la richesse spécifique des abeilles et la diversité totale des cultures, ce qui peut révéler un impact positif de la présence de cultures entomophiles. Parfois, ces parcelles cultivées constituent un habitat à part entière et duquel dépend le maintien de certaines espèces. Ainsi, aux Etats-Unis, *Peponapis pruinosa*, une abeille solitaire oligolectique, trouve dans les parcelles de courges (*Cucurbita* sp.) sa plante nourricière et un lieu pour nidifier, si le travail du sol ne détruit pas les larves (Shuler et al. 2005, Julier & Roulston 2009).

Par ailleurs, les travaux de Westphal et al. menés en Allemagne dans un paysage dominé par les cultures annuelles, les prairies et la forêt, porte sur l'utilisation et l'impact des cultures entomophiles (colza et phacélie) sur les bourdons et a donné lieu à quatre publications (Westphal et al. 2003, 2006a, 2006b, 2009). Dans Westphal et al. (2003), la densité de bourdons observés sur un carré de phacélie (*Phacelia tanacetifolia*) en juillet est mise en relation avec la proportion de cultures entomophiles (colza principalement) et la proportion d'habitats semi-naturels, à différentes échelles spatiales. **La densité de bourdons (toutes espèces confondues) n'est pas corrélée avec la proportion d'habitats semi-naturels mais en revanche est positivement corrélée avec la proportion de cultures entomophiles.** Les quatre espèces de bourdons les plus abondantes (*Bombus terrestris* agg.[13], *B. lapidarius*, *B. pascuorum* et *B. pratorum*) présentent le même type de réponse (augmentation des densités avec l'accroissement de la proportion de cultures entomophiles), mais l'échelle spatiale de réponse diffère selon les espèces : celle-ci est positivement corrélée avec la taille des ouvrières et la taille des colonies (Westphal 2006a). L'observation du développement de colonies de *B. terrestris* installées dans deux types de contextes paysagers (forte ou faible proportion de colza dans le paysage) a permis de montrer que le gain pondéral de la colonie (*i.e.* sa croissance) est plus important quand la proportion de colza dans le paysage est élevée (Westphal et al. 2009). **Le colza joue donc un rôle positif sur la croissance des colonies, en particulier au moment crucial de la fondation de la colonie, au début du printemps**, ce qui peut expliquer que l'abondance des bourdons en juillet soit corrélée à la quantité de colza (en fleur deux mois auparavant) (Westphal et al. 2003, 2006a). En revanche, la production d'individus reproducteurs (mâles et reines) ne diffère pas entre les deux types de contextes paysagers (Westphal et al. 2009), indiquant que la quantité de colza ne semble pas avoir d'impact sur la population de bourdons l'année suivante. Par ailleurs, Westphal et al. (2006b) ont mis en évidence que la durée d'un vol de recherche de nourriture chez *B. terrestris* est plus courte si l'environnement offre des ressources abondantes (ici forte proportion de phacélie dans le paysage *vs.* seule présence de fleurs sauvages). Enfin, Hermmann et al. (2007) confirment les résultats de Westphal et al. (2003) dans une étude ciblée sur *B. pascuorum* : l'abondance de cette espèce de bourdon est fortement liée à la proportion de cultures entomophiles (colza principalement) dans le paysage. Les auteurs montrent que la présence importante de colza semble affecter positivement la taille des colonies et non le nombre de colonies.

[13] *Bombus terrestris* agg. est un groupe qui comprend *B. terrestris* et *B. lucorum*, deux espèces difficiles à distinguer sur le terrain.

Les cultures entomophiles, et en particulier le colza dans nos paysages européens, semblent donc jouer un rôle positif sur la croissance des colonies de bourdons au début du printemps. Cependant, il semble inapproprié de généraliser et d'affirmer d'emblée que ces cultures sont favorables aux communautés d'abeilles en général et *a fortiori* aux écosystèmes dans leur ensemble.

Ceci a récemment été illustré par Diekötter et al. (2010). Dans cette étude menée en Allemagne, les auteurs recensent le nombre de visites de bourdons sur un patch de trèfle juste après la fin de la floraison du colza, et ceci dans des contextes paysagers variables quant à la quantité de colza cultivée. Ils montrent ainsi que lorsque la quantité de colza augmente dans le paysage, l'abondance des bourdons à langue longue sur le trèfle diminue tandis que celle des bourdons à langue courte augmente. Les bourdons à langue courte (*B. terrestris*, *B. lapidarius*) sont favorisés par le colza et leurs colonies se développent lors de sa floraison, mais une fois que le colza a défleuri, les ouvrières se reportent sur d'autres ressources, dont le trèfle, rentrant ainsi en compétition avec les espèces à langue longue (*B. sylvarum, B. pascuorum, B. pratorum, B. hortorum*), spécialisées dans l'utilisation des fleurs à corolle profonde. Les bourdons à langue courte sont des « voleurs » de nectar car, ne pouvant atteindre les nectaires du trèfle par un butinage « classique », ils le dérobent en perçant la base de la corolle et ainsi ne participent pas à la pollinisation de la plante. On a donc ici un exemple de « distorsion » des interactions plantes-pollinisateurs liée à la présence d'une culture entomophile. La présence importante de colza menace donc le maintien de certaines espèces de bourdons, mais également le maintien du service de pollinisation de certaines morphologies florales.

Les exemples précédents portent sur les bourdons. Les connaissances manquent en ce qui concerne les impacts sur les abeilles en général et les syrphes, même si des études menées au sein des parcelles montrent qu'une certaine diversité de ces insectes utilise les cultures entomophiles. Carré (2008) a comparé la liste d'espèces d'abeilles capturées dans les parcelles avec la liste théorique des espèces potentiellement en activité sur l'ensemble du pays à la même période. Il a révélé que les espèces capturées dans les parcelles étaient majoritairement des espèces sociales et polylectiques, tandis que les espèces solitaires et spécialistes étaient davantage influencées par la présence d'habitats semi-naturels.

D'une façon générale, il semble important de souligner que les cultures entomophiles ne peuvent se substituer à la flore sauvage car leur floraison est courte (quelques semaines), tandis que les insectes pollinisateurs sont actifs du printemps à l'automne. Ces cultures ne profitent donc qu'à une partie des espèces. Si des effets bénéfiques existent, ils risquent de ne concerner qu'une partie de la communauté ou de n'être que temporaire, notamment parce qu'une fois la culture fanée, les individus des espèces favorisées doivent trouver d'autres ressources alimentaires (Kremen et al. 2007).

CHAPITRE II

MÉTHODES ET SITES D'ÉTUDE

I - PRÉSENTATION GÉNÉRALE

I.1 - Récolte des données dans le cadre du programme GMBioImpact

Dans le cadre du programme GMBioImpact, différentes données sur les pratiques agricoles, la structure du paysage, les insectes pollinisateurs et la flore ont été récoltées en 2007, 2008 et 2009, au sein de trois sites d'étude (Fig. II.1).

Les sites d'étude diffèrent par la structure du paysage et le type d'agriculture pratiquée.

- Le site de Pleine-Fougères Sud (PFS) est une zone de polyculture élevage spécialisée dans la production laitière, située en Ille-et-Vilaine (Bretagne). Le bocage est dense et les parcelles de petite taille. La proportion de prairies (temporaires ou permanentes) est plus élevée que la proportion de cultures (maïs et céréales principalement). Le colza est une culture minoritaire (environ 2 % de la surface du site).
- Le site de Pleine-Fougères Nord (PFN) est également une zone de polyculture élevage spécialisée dans la production laitière. Suite à un remembrement important dans les années 1970, le bocage est moins dense, et les parcelles sont plus grandes qu'à PFS. Par ailleurs, la proportion de cultures y est plus élevée que la proportion de prairies. Le colza y est également une culture minoritaire (environ 2 % de la surface du site)
- Le site de Selommes (SEL) est une zone de grandes cultures, localisée en Loir-et-Cher (région Centre). Les principales cultures sont le blé, l'orge, le maïs, le colza et le tournesol. C'est un paysage d'openfield où les haies sont très rares. Les prairies constituent également un élément très minoritaire dans ce site.

Nous disposons pour ces trois sites de données cartographiques sous Système d'Information Géographique (SIG) obtenues à partir de photographies aériennes. Les sites PFN et PFS se situent à l'intérieur de la zone-atelier de Pleine-Fougères[14], sur laquelle sont menées des recherches à long terme sur les dynamiques de la biodiversité dans les paysages agricoles. Depuis 1996, l'occupation du sol est cartographiée à partir des photographies aériennes réalisées par l'IGN et lors de vols ULM (Air Papillon) réalisés chaque année pendant la saison estivale. Cette cartographie est réalisée par l'équipe du laboratoire Costel[15] de l'université de Rennes 2. A cette période de l'année, il est difficile de reconnaître les parcelles de colza (qui sont fleuries jusque début mai). L'emplacement des parcelles de colza n'est donc pas connu pour la période 1996-2006. En 2007, 2008 et 2009, nous avons effectué des visites sur le site en février afin de localiser les parcelles de colza.

Sur le site de Selommes, les recherches menées depuis 1996 par le laboratoire Écologie, Systématique et Évolution (ESE) de l'université Paris XI-Orsay portent sur les populations férales de colza. Ces recherches ont conduit à cartographier les parcelles de colza, les populations férales et les voies de communication (support potentiel de la propagation de ces populations). Ces éléments du paysage étaient localisés à l'aide d'un GPS. Au début du programme GMBioImpact, on ne disposait pas d'une cartographie complète du site. Celle-ci a été réalisée en 2009, à partir de l'orthophotoplan de 2002, le plus récent disponible auprès de l'Institut Géographique National (IGN). Cela a permis de délimiter précisément les surfaces boisées, les zones bâties, les routes, les chemins ou encore les cours d'eau (éléments considérés comme permanents depuis 2002). Pour les parcelles cultivées, nous disposons de l'information suivante : soit il s'agit d'une parcelle de colza (localisées par des visites sur le site lors des recherches antérieures du laboratoire ESE), soit il s'agit d'une autre culture, sans que l'on dispose de la nature de celle-ci (blé ou maïs en général).

Les cartes illustratives présentées ici ont été réalisées à l'aide du logiciel ArcMap (version 9.3). Pour analyser la structure du paysage, les cartes en format vecteur ont été transformées en format

[14] http://www.caren.univ-rennes1.fr/pleine-fougeres/

[15] COSTEL - Climat et Occupation du Sol par Télédétection - UMR 6554 LETG - Littoral, Environnement, Télédétection, Géomatique.

raster. L'utilisation des cartes raster permet de prendre en compte simultanément les données polygone (les parcelles) et les données ligne (les haies), ce que ne permet l'analyse des données vecteurs dans ArcMap. Les cartes raster ont été analysées à l'aide du logiciel Chloe (Baudry et al. 2006). Ce logiciel permet de calculer le nombre de pixels des différents types d'occupation du sol au sein de surfaces carrées (ou « fenêtres ») dont l'utilisateur choisit la surface.

Dans le cadre du programme GMBioImpact, des relevés floristiques et faunistiques (insectes pollinisateurs) ont été réalisés sur des bordures de champs (« colza » ou « non-colza ») dans chacun des trois sites.

Des échantillonnages d'insectes pollinisateurs ont été réalisés pour les deux thèses impliquées dans le programme, celle de Rémy Chifflet et la mienne. Rémy Chifflet et son équipe ont assuré les échantillonnages pour les deux thèses sur le site de Selommes. A Pleine-Fougères Nord et Sud, nous avons réalisé les échantillonnages pour les deux thèses. L'ensemble de ces échantillonnages ont été menés pendant la floraison du colza, soit entre mi-avril et mi-mai. Les insectes ont été capturés par deux méthodes : (1) une méthode de piégeage passif, les coupelles colorées, et (2) des captures au filet, soit lors de recherches actives le long de transects, soit lors de captures sur des points fixes. Ces méthodes seront détaillées par la suite. Les insectes capturés par coupelles ont été préparés et identifiés au genre (pour les abeilles) à Rennes, les insectes capturés au filet ont été préparés pour partie à Rennes, pour partie en Avignon. L'identification à l'espèce a été réalisée par des spécialistes.

Des relevés floristiques ont été réalisés sur les bordures de champs concernées par les échantillonnages de pollinisateurs. A Pleine-Fougères, ces relevés ont été réalisés en juillet 2007 et en avril et juillet 2008. A Selommes, ils ont été effectués en avril, mai et juillet des deux années.

Des enquêtes auprès des agriculteurs ont été menées afin de connaître, notamment, le mode de gestion des bordures de champs et les pratiques culturales du colza et des prairies. A Pleine-Fougères, 26 agriculteurs ont été rencontrés en mars-avril 2009. A Selommes, des enquêtes sur la gestion des bordures de champ ont lieu chaque année depuis 2006. Ces enquêtes ont concerné 17 agriculteurs en 2007 (Sourisseau 2007), 21 en 2008 (Poirel 2008) et 22 en 2009 (Jeliazkov 2009).

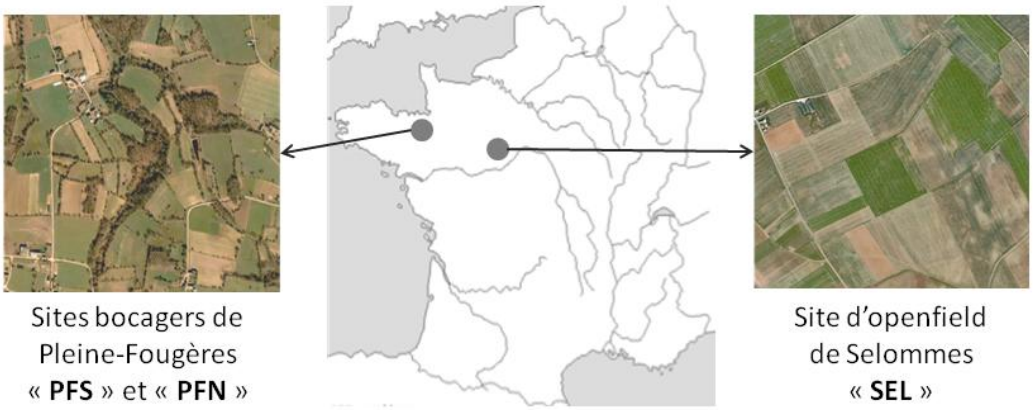


Fig. II.1. Localisation géographique des sites d'étude et photographie aérienne d'une portion de chaque site.

I.2 – Origine des données « Greenveins »

Le chapitre III porte sur des données concernant l'agriculture, le paysage et les abeilles de 14 sites au sein de quatre pays d'Europe de l'Ouest. Ces données ont été récoltées dans le cadre du programme européen Greenveins en 2001 et 2002. Les données sur les pratiques agricoles ont été obtenues lors d'entretiens avec les agriculteurs des sites concernés. On se référera à l'article de Herzog et al. (2006) pour une description détaillée de la méthodologie employée. Les données sur le

paysage sont issues de cartographies réalisées à partir de photographies aériennes. L'échantillonnage des abeilles a été réalisé à l'aide de pièges à interception. L'article de Billeter et al. (2008) décrit les méthodes de description du paysage et d'échantillonnage des abeilles. Par ailleurs, le piège à interception sera présenté ci-dessous.

II - COMPARAISON DES TROIS SITES D'ÉTUDE

Nous comparons ici les sites d'étude du point de vue des facteurs pouvant potentiellement influer sur les populations de pollinisateurs : le climat, le type de sol, la structure du paysage, les pratiques agricoles et apicoles.

II.1 - Le climat

A Pleine-Fougères, le climat est de type océanique. A Selommes, quelques 250 km vers l'Est, il est de type océanique dégradé. La comparaison des données moyennes mensuelles sur la période 1971-2000[16] (Rennes pour Pleine-Fougères et Orléans pour Selommes) (Fig. II.2) met en évidence :

- une plus forte amplitude thermique à Selommes, les hivers y sont plus froids, mais les températures estivales y sont semblables à celles de Pleine-Fougères ;
- un ensoleillement plus important à Selommes, excepté d'octobre à janvier, où l'ensoleillement à Pleine-Fougères est légèrement supérieur ;
- S'il pleut plus en hiver à Pleine-Fougères qu'à Selommes, sur l'ensemble de l'année, la pluviométrie a tendance à s'équilibrer entre les deux sites (116 jours et 677 mm en moyenne par an à PF et 113 jours et 636 mm à SEL).

[16] Comparaison des données pour les stations de Rennes et d'Orléans, disponibles sur le site de Météo France, http://france.meteofrance.com/france/climat_france.

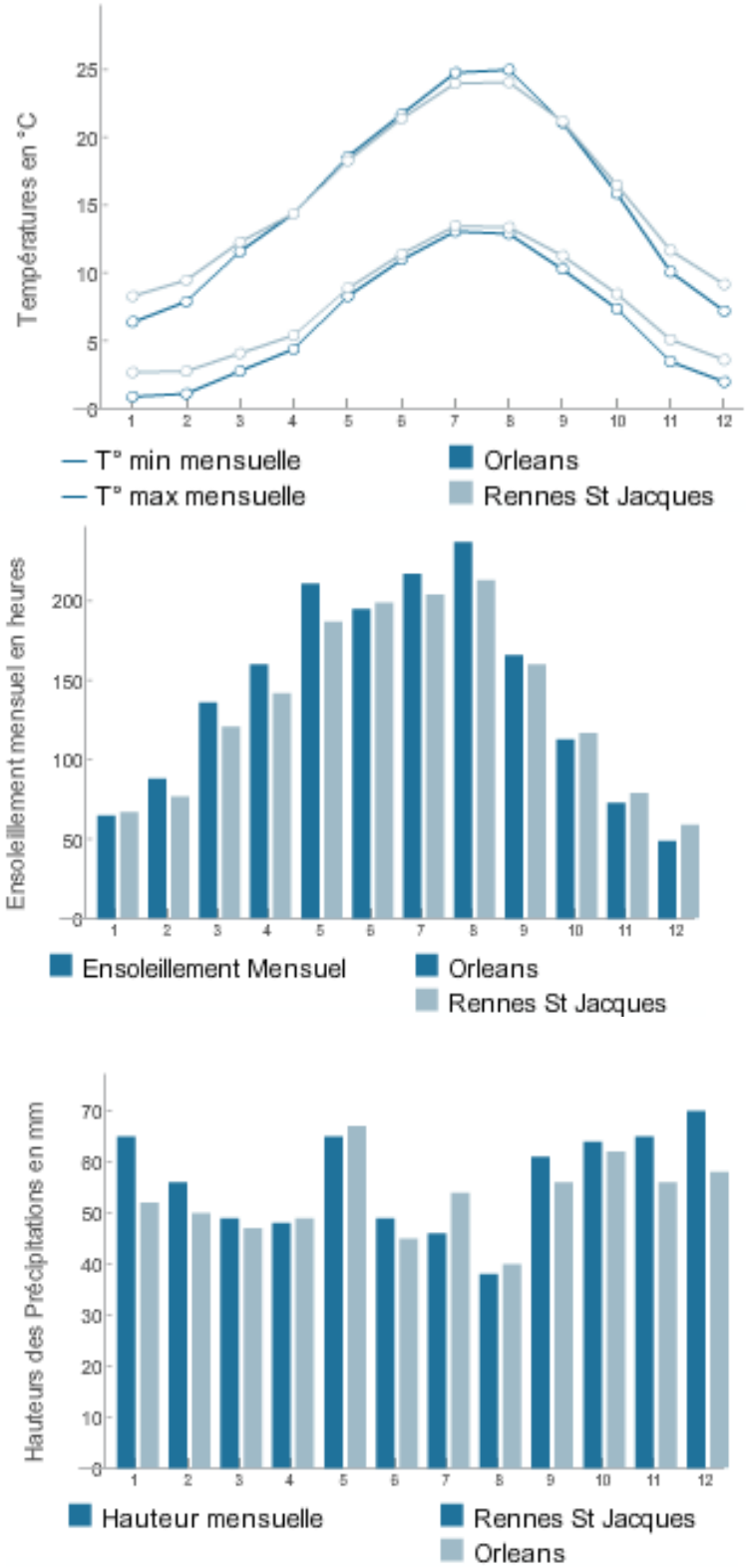


Fig. II.2. Comparaison des normales mensuelles à Orléans et Rennes Saint-Jacques pour les températures minimales et maximales (a), l'ensoleillement (b) et la pluviométrie (c). Source : site Internet de Météo France (http://france.meteofrance.com/france/climat_france), normales calculées sur la période 1971 - 2000.

II.2 – Topographie, géologie et type de sol

Les sites de Pleine-Fougères étant situés au sein du Massif Armoricain, la roche-mère y est granitique. Le site de PFS est principalement composé de granodiorites, tandis que les schistes dominent à PFN. Le relief est ondulé.

En revanche, le site de Selommes est situé en région calcaire. Le relief est plat.

II.3 – Structure du paysage

A titre d'exemple, notre comparaison porte sur l'occupation du sol de l'année 2007. Les figures II.4 et II.5 présentent la cartographie des trois sites, respectivement pour la nature des parcelles et pour le linéaire de haies. Les tableaux II.2 et II.3 donnent la composition moyenne (proportions) du paysage dans des fenêtres de 400 et 1200 m de côté autour des points de piégeage. Dans le tableau II.2, l'ensemble des points sont considérés simultanément. Dans le tableau II.3, on considère séparément points colza et points non colza.

- **Les cultures**

La proportion de cultures (autres que le colza) diffère grandement entre les sites : 25-30 % en moyenne à PFS, 50 % à PFN, un peu plus de 75 % à SEL. A PFS et PFN, les cultures sont majoritairement le blé et le maïs. A SEL, les cultures sont le blé, le maïs, l'orge et le tournesol. Faute de cartographie des cultures pour ce site, il n'est pas possible de connaître leurs proportions. Cependant, les enquêtes auprès des agriculteurs indiquent que le tournesol, culture entomophile au même titre que le colza, est moins cultivé que ce dernier.

- **Le colza**

Le colza est globalement présent dans de plus fortes proportions à SEL qu'à PFS et PFN. Si l'on considère l'ensemble des points d'échantillonnage, la proportion de colza tourne autour de 13 % aussi bien dans les fenêtres de 400 m que de dans les fenêtres de 1200 m de côté. A PF, la proportion est de 5-6 % dans les fenêtres de 400 m et de 2-3 % dans les fenêtres de 1200 m. Cela traduit le fait qu'à SEL, le colza est présent en quantités importantes et réparti de façon relativement uniforme. Globalement, l'ensemble de la zone est concernée par la culture de colza (Fig. II.3). A PF, les parcelles sont plus petites et plus rares.

Les points « non-colza » (Tableau II.2a) sont des points choisis aléatoirement parmi les bordures de champs « non-colza ». La proportion de colza dans les fenêtres 400 m autour de ces points est de 1.2, 1.6 et 3 %, respectivement à PFS, PFN et SEL. Lorsque l'on élargit la fenêtre (1200 m), cette proportion passe à 2 % à PFS et PFN et à 10 % à SEL. A PFS et PFN, plus de la moitié des points « non-colza » ne sont environnés d'aucune parcelle de colza ou de quantités minimes (< 2 %) (fenêtres de 1200 m, Tableau II.1), tandis qu'à SEL, la quasi-totalité des points non-colza sont environnés d'au moins 2 % de colza.

La proportion de colza autour des points « colza » reflète principalement la taille des parcelles dans chacun des sites. Ainsi dans les fenêtres de 400 m, la proportion de colza est plus de deux fois supérieure à SEL qu'à PFS et PFN.

Tableau II.1. Proportion de colza dans les fenêtres de 1200 m de côté autour des points d'échantillonnage non-colza en 2007. Nombre de points concernés pour chaque classe de proportions.

% colza	PFS	PFN	SEL
0	1	3	0
0 - 1 %	2	3	0
1 - 2 %	6	6	1
> 2 %	7	7	18

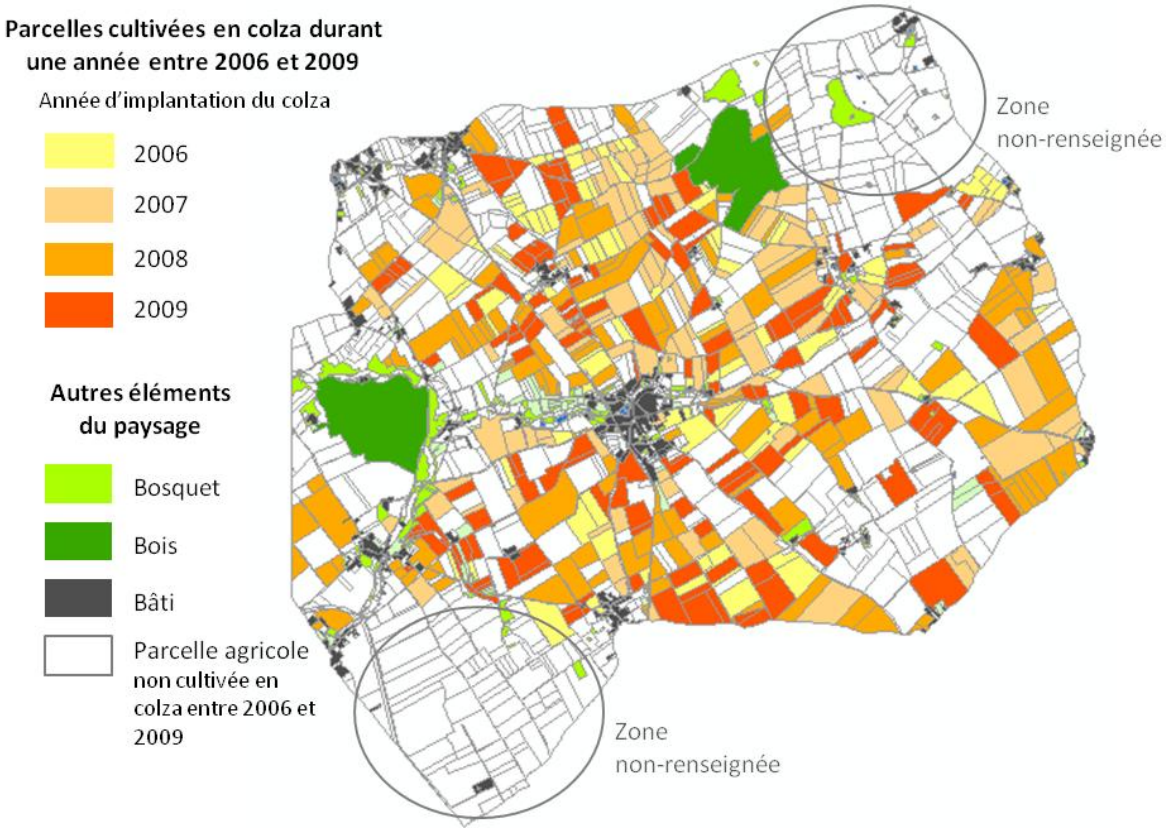


Fig. II.3. Parcelles cultivées en colza sur le site de Selommes entre 2006 et 2009.

- **Les prairies**

Les prairies (temporaires ou permanentes) occupent la moitié de la surface à PFS, environ le quart à PFN et sont quasi-absentes autour de nos points d'échantillonnage à SEL (1-2 %) (Tableau X). Sur le site de SEL, les prairies sont localisées en périphérie des zones bâties, le long du cours d'eau et près du Bois du Coudray à l'ouest.

- **Friche, jachères, bandes enherbées**

Nous avons créé cette catégorie pour regrouper les milieux herbacés non cultivés mais ne constituant pas des prairies. Cette catégorie comprend surtout les parcelles mises en jachère à SEL. A SEL, certains exploitants ne cultivent pas certaines de leur parcelles car elles sont petites, trop éloignées de l'exploitation, ou car leur sol est de mauvaise qualité (présence de cailloux, mauvaise irrigation), mais également car ce sont des Jachères Faune Sauvage (Poirel 2008).

- **Les bois**

A SEL, on trouve deux bois de relativement grande taille, le Bois du Coudray à l'ouest et le Bois de Monteaux au nord. Dans le reste du site, les zones boisées sont rares et de petite taille. PFS est bordé par la Forêt de Villecartier à l'est mais aucun des points d'échantillonnage n'est proche de ce massif. En revanche, de nombreux petits bois étant présents à PFS et PFN, la proportion moyenne de surfaces boisées est de 5-7 % autour des points.

- **Les haies**

PFS et PFN sont des sites bocagers où les haies multicentenaires sont composées de chênes, châtaigniers et noisetiers. Des opérations de remembrement ont été réalisées à PFN dans les années 1970. Aujourd'hui, les haies sont deux fois plus abondantes à PFS qu'à PFN. SEL est un paysage d'openfield, les haies y sont quasi-inexistantes (Fig II.5). Les quelques haies présentes sont des haies ornementales (haies de conifères ou haies arbustives composées d'essences variées) aux abords des habitations.

- **Les routes et chemins**

Notre classification distingue les routes (voies goudronnées) des chemins (non goudronnés). Ces éléments du paysage nous intéressent car les bords de route et chemin peuvent constituer, selon la gestion pratiquée, des milieux riches en fleurs et permettant la nidification. De plus, la surface même des chemins peut être milieu favorable à la nidification des espèces terricoles recherchant des sols peu végétalisés. Les routes sont légèrement plus présentes autour des points de PFS et PFN (3.5 %) qu'autour des points de SEL (1.5-2 %). En revanche, les chemins sont un peu plus abondants autour des points de SEL (1-1.5 %) que des points de PFS et PFN (0.5 %).

- **Les zones bâties**

Les surfaces bâties occupent en moyenne 3-4 % de la surface à PFS, 5-6 % à PFN et 1 % à SEL.

- **Les bords de champs**

A SEL, il n'y a pas d'inter-champs (de surface entre deux parcelles) comme les haies et talus à PF.

Tableau II.2. Composition moyenne du paysage de l'ensemble des points d'échantillonnage (non colza et colza) en 2007. Les pourcentages pour chaque type d'occupation du sol sont calculés dans des fenêtres de 400 et 1200 mètres de côté.

TOUS LES POINTS	PFS 400 m			PFN 400 m			SEL 400 m		
	Moy ± E.S.	Min	Max	Moy ± E.S.	Min	Max	Moy ± E.S.	Min	Max
Culture	**29.4** ± 3.5	2.7	56.4	**50.5** ± 3.8	12.2	89.1	**76.4** ± 3.5	42.0	97.9
Colza	**4.8** ± 1.3	0	20.6	**6.3** ± 1.8	0	31.1	**13.5** ± 3.4	0	55.2
Prairie	**47.4** ± 3.9	18.0	81.3	**23.9** ± 3.1	3.1	60.2	**2.3** ± 1.3	0	36.1
Jachère	**0.1** ± 0.1	0	1.0	**0.4** ± 0.2	0	4.2	**1.4** ± 0.7	0	15.6
Bois	**4.7** ± 0.7	0	12.9	**5.5** ± 1.7	0	40.8	**1.6** ± 1.0	0	25.7
Haie	**6.7** ± 0.5	2.4	11.2	**2.9** ± 0.3	0.3	5.8	**0.1** ± 0.1	0	2.2
Eau	**0.1** ± 0.1	0	1.8	**0.6** ± 0.5	0	12.6	**0.1** ± 04	0	0.8
Route	**3.7** ± 0.4	0.5	6.7	**3.6** ± 0.4	0.2	7.6	**2.1** ± 0.4	0	6.7
Chemin	**0.3** ± 0.1	0	1.3	**0.6** ± 0.2	0	3.4	**1.5** ± 0.2	0	4.0
Voie ferrée	**0**	-	-	**0.5** ± 0.3	0	5.2	**0.1** ± 04	0	1.0
Bâti	**2.7** ± 0.6	0	9.3	**5.1** ± 1.5	0	28.8	**1.0** ± 0.5	0	9.9

TOUS LES POINTS	PFS 1200 m			PFN 1200 m			SEL 1200 m		
	Moy ± E.S.	Min	Max	Moy ± E.S.	Min	Max	Moy ± E.S.	Min	Max
Culture	**25.9** ± 1.8	12.8	40.2	**46.9** ± 2.3	26.6	71.8	**77.2** ± 2.4	44.9	93.2
Colza	**2.7** ± 0.4	0	7.4	**2.3** ± 0.4	0	6.6	**12.7** ± 1.7	1.7	30.5
Prairie	**49.9** ± 1.7	37.6	66.5	**28.7** ± 1.6	15.8	43.1	**1.3** ± 0.4	0	9.3
Jachère	**0.1** ± 02	0	0.4	**0.3** ± 05	0	0.8	**2.4** ± 0.7	0	15.4
Bois	**7.4** ± 0.8	1.9	17.0	**7.4** ± 1.0	0.2	21.2	**2.4** ± 1.1	0	25.6
Haie	**6.4** ± 0.3	2.9	8.5	**3.1** ± 0.1	2.0	4.4	**0.1** ± 0.2	0	0.4
Eau	**0.3** ± 05	0	0.8	**0.5** ± 0.2	0	4.7	**0.2** ± 0.1	0	1.3
Route	**3.2** ± 0.1	2.0	4.7	**3.6** ± 2.2	2.2	7.4	**1.5** ± 0.2	0	3.1
Chemin	**0.4** ± 04	0.1	0.8	**0.5** ± 0.1	0	1.4	**1.1** ± 0.1	0.6	2.1
Voie ferrée	**0**	-	-	**0.3** ± 0.1	0	1.7	**0.1** ± 0.4	0	0.9
Bâti	**3.8** ± 0.4	0.4	9.0	**6.4** ± 1.1	0.9	28.2	**1.1** ± 0.2	0	4.2

Tableau II.3. Composition moyenne du paysage autour des points d'échantillonnage non colza (a) et colza (b) en 2007. Les pourcentages pour chaque type d'occupation du sol sont calculés dans des fenêtres de 400 et 1200 mètres de côté.

(a)

NON COLZA	PFS 400 m			PFN 400 m			SEL 400 m		
	Moy ± E.S.	Min	Max	Moy ± E.S.	Min	Max	Moy ± E.S.	Min	Max
Culture	**28.7** ± 4.9	2.7	56.4	**52.8** ± 4.4	22.3	89.1	**85.4** ± 3.2	45.7	97.9
Colza	**1.2** ± 0.7	0	8.4	**1.6** ± 0.9	0	12.7	**3.0** ± 1.4	0	21.8
Prairie	**52.5** ± 5.0	18.0	81.3	**27.2** ± 3.9	3.1	60.2	**2.9** ± 1.9	0	36.1
Jachère	**0.1** ± 0.1	0	1.0	**0.5** ± 0.2	0	4.2	**1.1** ± 0.6	0	8.4
Bois	**5.3** ± 1.0	0	12.9	**4.9** ± 1.5	0	18.3	**2.2** ± 1.4	0	25.7
Haie	**6.0** ± 0.6	2.4	10.3	**3.2** ± 0.4	0.3	5.8	**0.2** ± 0.1	0	2.2
Eau	**0**	-	-	**0.8** ± 0.7	0	12.6	**0.1** ± 0.1	0	0.8
Route	**3.3** ± 0.5	0.5	6.7	**3.5** ± 0.4	0.2	7.1	**2.6** ± 0.5	0	6.7
Chemin	**0.4** ± 0.1	0	1.3	**0.6** ± 0.2	0	3.4	**1.3** ± 0.3	0	4.0
Voie ferrée	**0**	-	-	**0.5** ± 0.3	0	5.2	**0.1** ± 0.1	0	1.0
Bâti	**2.4** ± 0.7	0	8.9	**4.4** ± 1.5	0	26.2	**0.9** ± 0.4	0	6.5

NON COLZA	PFS 1200 m			PFN 1200 m			SEL 1200 m		
	Moy ± E.S.	Min	Max	Moy ± E.S.	Min	Max	Moy ± E.S.	Min	Max
Culture	**22.4** ± 1.7	12.8	37.9	**47.6** ± 2.6	34.1	71.8	**79.4** ± 2.8	44.9	93.2
Colza	**2.2** ± 0.4	0	7.4	**2.0** ± 0.4	0	6.6	**10.0** ± 1.8	1.7	29.1
Prairie	**52.9** ± 1.8	38.3	66.5	**29.4** ± 1.9	15.8	43.1	**1.3** ± 0.5	0	9.3
Jachère	**0.1** ± 0.2	0	0.3	**0.3** ± 0.1	0	0.8	**2.0** ± 0.6	0	9.3
Bois	**8.1** ± 1.1	3.2	17.0	**7.2** ± 1.1	0.2	17.6	**3.1** ± 1.6	0	25.6
Haie	**6.1** ± 0.3	2.9	8.5	**3.1** ± 0.1	2.0	4.4	**0.1** ± 02	0	0.3
Eau	**0.3** ± 0.1	0.0	0.8	**0.5** ± 0.3	0	4.7	**0.1** ± 05	0	0.8
Route	**3.4** ± 0.2	2.1	4.7	**3.5** ± 0.2	2.4	5.5	**1.7** ± 0.2	0.2	3.1
Chemin	**0.4** ± 0.1	0.1	0.8	**0.5** ± 0.1	0	1.4	**1.0** ± 0.1	0.6	2.1
Voie ferrée	**0**	-	-	**0.2** ± 0.1	0	1.7	**0.1** ± 0.1	0	0.9
Bâti	**4.1** ± 0.5	0.4	9.0	**5.5** ± 0.9	2.2	20.8	**1.2** ± 0.3	0	4.2

(b)

COLZA	PFS 400 m			PFN 400 m			SEL 400 m		
	Moy ± E.S.	Min	Max	Moy ± E.S.	Min	Max	Moy ± E.S.	Min	Max
Culture	**31.0** ± 3.5	16.9	44.0	**45.1** ± 7.7	12.2	72.1	**57.3** ± 3.6	42.0	70.4
Colza	**13.0** ± 1.6	7.3	20.6	**17.4** ± 2.9	4.9	31.1	**35.5** ± 5.0	11.8	55.2
Prairie	**35.8** ± 2.7	25.8	48.0	**16.1** ± 3.7	5.7	31.9	**1.0** ± 1.0	0	9.4
Jachère	**03** ± 03	0	0.2	**0.3** ± 0.3	0	2.4	**2.1** ± 1.7	0	15.6
Bois	**3.3** ± 0.7	1.5	7.3	**6.9** ± 4.9	0	40.8	**0.1** ± 0.1	0	0.8
Haie	**8.4** ± 0.8	4.8	11.2	**2.2** ± 0.3	1.2	4.1	**0**	-	-
Eau	**0.4** ± 0.3	0	1.8	**0**	-	-	**04** ± 04	0	0.3
Route	**4.6** ± 0.4	2.9	6.4	**3.9** ± 0.8	0.2	7.6	**0.9** ± 0.6	0	5.0
Chemin	**0.2** ± 0.1	0	0.8	**0.6** ± 0.2	0	1.7	**1.8** ± 0.3	0	2.8
Voie ferrée	**0**	-	-	**0.7** ± 0.5	0	3.5	**0**	-	-
Bâti	**3.4** ± 1.2	0	9.3	**6.9** ± 3.5	0	28.8	**1.1** ± 1.1	0	9.9

COLZA	PFS 1200 m			PFN 1200 m			SEL 1200 m		
	Moy ± E.S.	Min	Max	Moy ± E.S.	Min	Max	Moy ± E.S.	Min	Max
Culture	**33.8** ± 2.2	26.2	40.2	**45.2** ± 5.1	26.6	67.6	**72.6** ± 4.3	48.1	88.2
Colza	**3.8** ± 0.6	1.3	6.6	**3.2** ± 0.7	0.5	6.0	**18.5** ± 2.9	5.4	30.5
Prairie	**42.9** ± 1.7	37.6	49.0	**26.9** ± 3.4	15.8	41.8	**1.2** ± 0.5	0.0	4.1
Jachère	**0.2** ± 04	0.2	0.4	**0.2** ± 0.1	0.0	0.8	**3.2** ± 1.6	0.0	15.4
Bois	**5.9** ± 0.9	1.9	8.4	**7.9** ± 2.2	0.4	21.2	**0.8** ± 0.5	0.0	4.8
Haie	**7.2** ± 0.4	5.4	8.4	**3.1** ± 0.2	2.3	4.1	**0.1** ± 0.05	0.0	0.4
Eau	**0.2** ± 0.1	0	0.4	**0.4** ± 0.2	0.0	1.4	**0.2** ± 0.1	0.0	1.3
Route	**2.7** ± 0.2	2.0	3.5	**3.6** ± 0.6	2.2	7.4	**1.1** ± 0.3	0.0	3.0
Chemin	**0.3** ± 05	0.2	0.5	**0.5** ± 0.2	0.1	1.3	**1.2** ± 0.1	0.8	1.7
Voie ferrée	**0**	-	-	**0.5** ± 0.2	0.0	1.6	**0.02** ± 0.02	0.0	0.2
Bâti	**3.0** ± 0.3	1.6	4.0	**8.5** ± 3.0	0.9	28.2	**1.0** ± 0.4	0.0	4.2

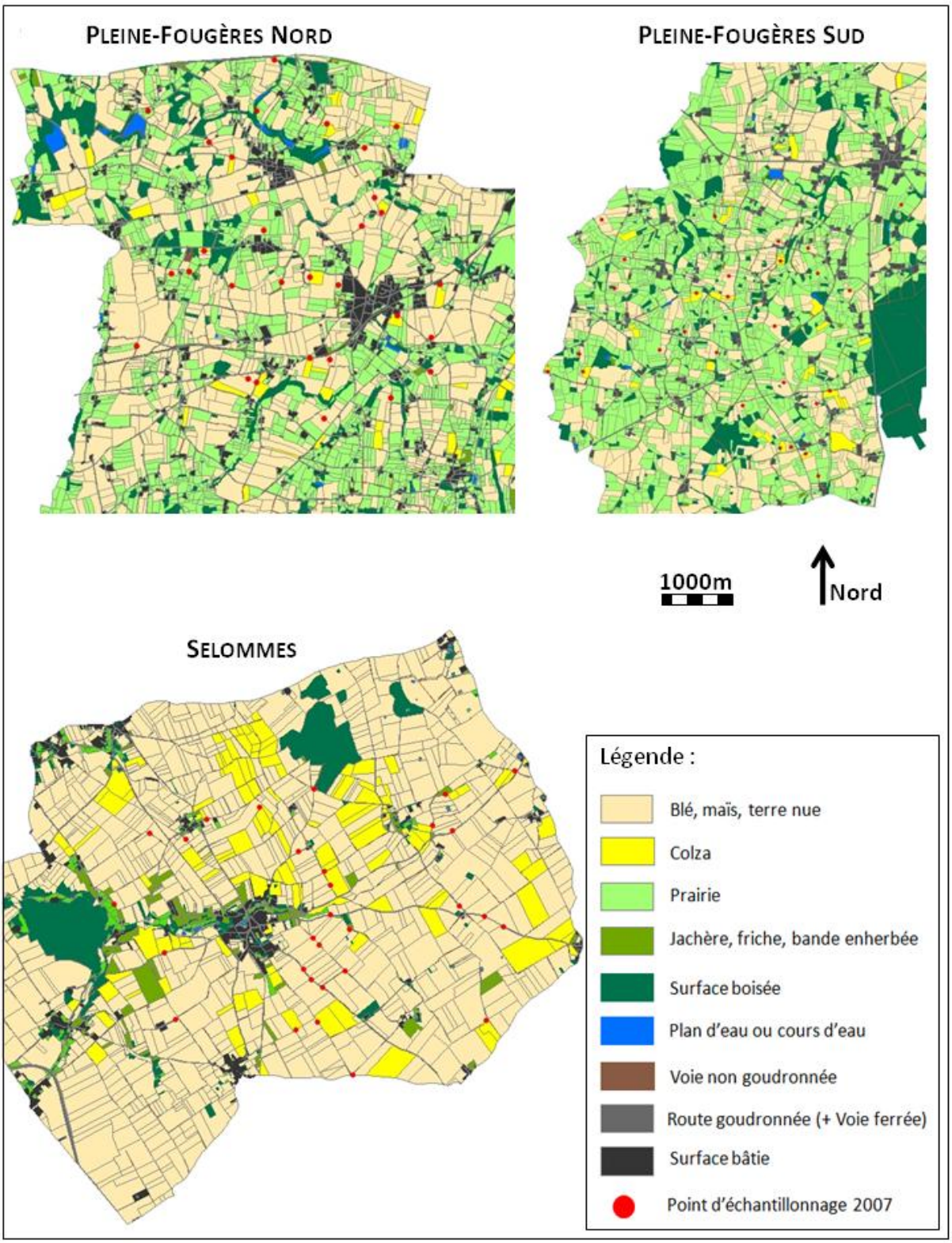


Figure II.4 : Carte de l'occupation du sol des sites d'étude en 2007.

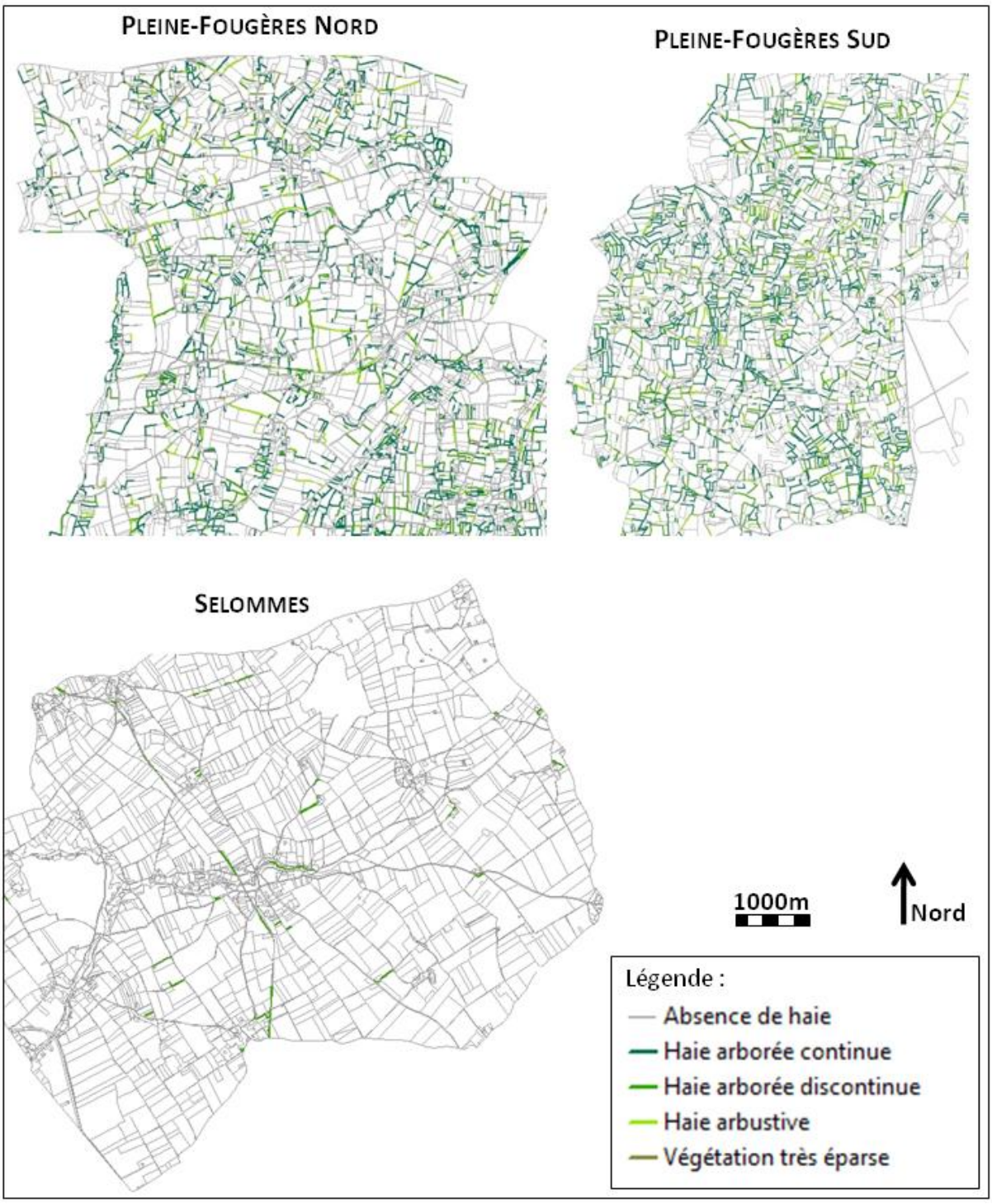


Fig. II.5. Carte du linéaire de haies dans les sites d'étude.
Haies relevées en 2006 à Pleine-Fougères Sud et Pleine-Fougères Nord et en 2009 à Selommes.

III - ÉCHANTILLONNAGE ET IDENTIFICATION DES INSECTES POLLINISATEURS

III. 1 - Méthodes d'échantillonnage

Les données sur les insectes pollinisateurs ont été récoltées selon trois méthodes d'échantillonnage : le piège jaune à interception, le filet et le triplet de coupelles colorées (jaune, blanche et bleue) (Fig. II.6).

Le piège jaune à interception a été utilisé pour les échantillonnages dans le cadre du programme Greenveins. Nous présentons brièvement cette méthode, que nous n'avons pas mise en place sur le terrain dans le cadre de cette thèse (données récoltées en 2001 et 2002).

Dans le cadre du programme GMBioImpact, nous avons capturé les insectes au filet et avec les coupelles colorées.

(a) (b) (c)

Fig. II.6. Photographie des trois méthodes de capture : (a) piège à interception, (b) coupelles colorées, (c) filet. Photos : (a) Stéphanie Aviron, (b) Violette Le Féon, (c) Arnaud Le Nevé.

III.1.1 - Capture par pièges à interception dans le cadre du programme Greenveins

Les pièges à interception utilisés dans le cadre du programme Greenveins consiste en deux vitres perpendiculaires fixées à la verticale au-dessus d'un bac jaune contenant une solution bactéricide et fongicide.

Chacun des 14 sites[17] de 4 × 4 km² a été divisé en 16 carrés de 1 km². Dans chacun de ses carrés, 2 pièges espacés de 25 à 50 m ont été placés sur une portion d'écotone entre une parcelle agricole et un habitat semi-naturel. Deux campagnes de piégeage ont lieu, cinq semaines à l'automne 2001 et cinq semaines au printemps/été 2002. Les pièges étaient vidés une fois par semaine.

Ces données sont analysées dans le chapitre III de cette thèse.

III.1.2 - Echantillonnage des insectes dans le cadre de GMBioImpact

En 2007, la première année de terrain, les abeilles et les syrphes ont été capturés par coupelles colorées et au filet sur 30 bordures dans chaque site, 10 bordures de parcelle de colza et 20 bordures choisies aléatoirement parmi les bordures non-colza. En 2008, 20 bordures à SEL et 22 bordures à

[17] Localisés en Belgique, France, Pays-Bas et Suisse, cf. chapitre III.

PFS et PFN ont été échantillonnées avec les coupelles colorées (10 bordures colza et 10/12 bordures non-colza). En 2008, l'échantillonnage au filet n'a concerné que les parcelles de colza (bordures et intérieur des parcelles).

Nous rappellons quelles données sont analysées dans chacun des chapitres de cette thèse :

- Chapitre IV : données coupelles et filet de 2007 et données coupelles de 2008 pour chacun des sites (PFS, PFN et SEL).
- Chapitre V : données coupelles de 2007 des sites PFS et PFN. La non prise en compte des données filet est liée au délai d'identification de certains insectes.
- Chapitre VI : données filet récoltées en bordure et dans les parcelles de colza en 2008, dans les trois sites.

Le protocole détaillé sera présenté dans chaque partie, nous présentons ici les méthodes générales.

- **Captures par coupelles colorées**

Sur chaque bordure de parcelle échantillonnée, un lot de trois pièges est installé linéairement, en laissant un espace de deux mètres en deux pièges. Un piège est constitué d'un piquet en bois, d'un cercle métallique et d'une coupelle en plastique, que supporte le cercle métallique. Sur chaque bordure, on place une coupelle blanche, une bleue et une jaune. Les peintures utilisées sont des peintures réfléchissant les ultra-violets (peinture de marquage au sol Seton™).

Une session de piégeage se déroule de la façon suivante :

- Au jour J, les pièges sont posés le matin sur l'ensemble des bordures d'un site. L'ordre de pose est randomisé à chaque session. Les coupelles sont remplies au deux tiers d'eau (400 ml), avec quelques gouttes de produit vaisselle afin de réduire la tension superficielle. Elles sont placées légèrement au-dessus de la hauteur moyenne de la vegetation ;
- Au jour J+1, les pièges sont relevés dans le même ordre que celui dans lequel ils ont été posés, de façon à ce que chaque piège ait été exposé 24 h. Le contenu des coupelles est vidé dans une passoire à thé, rincé, puis transféré dans un flacon dans lequel on ajoute de l'éthanol à 70 %. Cette concentration permet la conservation des insectes jusqu'à leur préparation, sans toutefois les rendre trop secs et donc cassants.

Trois sessions de capture ont été réalisées sur chaque bordure, en 2007 et 2008, au cours de la floraison du colza (entre mi-avril et mi-mai). Les conditions météorologiques lors des relevés doivent obligatoirement être compatibles avec l'activité des abeilles et des syrphes : température supérieure à 15°C, pas de précipitation, faible couverture nuageuse et vent faible.

- **Captures au filet**

En 2007, l'ensemble des bordures échantillonnées par coupelles a également été échantillonné au filet au cours de trois sessions. Une session se déroule de la façon suivante : durant 20 minutes, la bordure était parcourue par une personne, qui capturait tous les insectes pollinisateurs, abeilles ou syrphes rencontrés (dans la mesure du possible). Les insectes étaient tués en quelques secondes à l'aide d'acétate d'éthyle. L'avantage de cette substance est que les insectes meurent en tirant la langue, ce qui facilite leur identification ultérieure. L'utilisation complémentaire des captures par coupelles colorées et au filet a montré son efficacité dans le cadre du programme de recherche Alarm[18] (Westphal et al. 2008).

En 2008, les insectes pollinisateurs ont été capturés au sein des parcelles de colza, en trois positions : en bordure (la personne se place juste devant la première rangée de colza), à cinq mètres de la bordure et au centre de la parcelle. Les insectes sont souvent très nombreux dans les parcelles de colza. Un effort d'échantillonnage basé sur la durée de capture n'est pas forcément adapté (vu le

[18] ALARM (GOCE-CT-2003-506675) Assessing LArge-scale environmental Risks for biodiversity with tested Methods ; www.alarmproject.net ; Settele et al. 2005.

temps passé pour la mise en flacon, l'étiquetage etc…). Afin d'avoir un effort de capture rigoureusement similaire sur chaque parcelle, en chacune des positions, une méthode de capture sur points fixes à intervalles réguliers a été appliquée (voir méthodologie précise au chapitre IV). Trois sessions de capture ont été réalisées.

III.1.3 - Comparaison des trois méthodes d'échantillonnage

Toute méthode de capture possède ses avantages et ses inconvénients, et présente certains biais. Il est établi par exemple que les coupelles colorées sous-échantillonnent les espèces de grande taille (du fait qu'elles s'échappent sans difficulté des coupelles). Cela signifie que les coupelles ne sont pas une méthode efficace de capture des bourdons. Aussi, l'utilisation complémentaire des coupelles et du filet permet d'obtenir un échantillonnage plus complet de la faune des abeilles (Westphal et al. 2008).

Qu'en est-t-il des pièges à interception utilisé dans le cadre du programme Greenveins ? Nous avons comparé les captures réalisées en 2002 (printemps-été) avec les pièges à interception avec celles réalisées en 2007 et 2008 avec nos coupelles (Fig. II.7). Il apparaît que les pièges à interception piègent de façon efficace les bourdons, contrairement aux coupelles. Cela peut être lié au fait que l'insecte percute la vitre avant de tomber dans le piège. En revanche, les pièges à interception semblent peu efficaces pour révéler la présence des espèces de *Nomada* sp. et des genres rares d'abeilles solitaires.

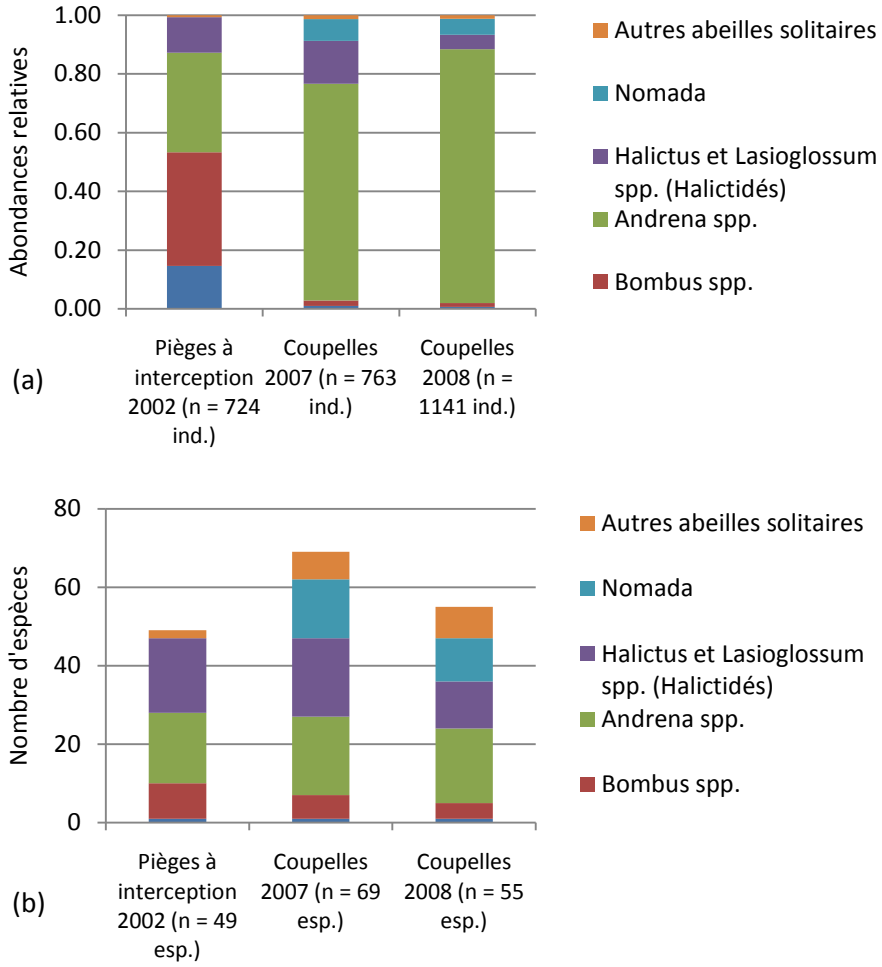


Fig. II.7. Comparaison des deux méthodes de piégeage passif utilisé sur les sites de Pleine-Fougères. (a) Abondance relative de différents groupes d'abeilles ; (b) Nombre d'espèces détecté pour ces différents groupes d'abeilles.

III.2 - Préparation et identification

L'identification des abeilles est une tâche difficile du fait du nombre important d'espèces et de l'absence de clé de détermination pour la faune française pour la majorité des groupes. Certains entomologistes, professionnels ou amateurs, se spécialisent dans la connaissance d'un genre et composent avec les clés existant pour d'autres pays d'Europe et les collections de références.

L'identification nécessite de pouvoir observer l'abeille sous une loupe binoculaire. L'ensemble des individus capturés par coupelles et une partie de ceux capturés au filet ont été préparés à Rennes. Cette préparation comprend trois phases - le lavage, l'étalage et le séchage - effectuées selon Mouret et al. (2007).

Le dénombrement des articles antennaires permet de déterminer le sexe de l'individu (12 chez la femelle, 13 chez le mâle). Dans le cas des mâles, les pièces génitales sont extraites car l'identification de l'espèce se base souvent sur leur morphologie. L'insecte doit ensuite être étalé en veillant à rendre bien visible la nervation alaire (les ailes doivent être à plat, au moins d'un des deux côtés) et les pattes. L'identification des genres a été réalisée à l'aide de la clé de Scheuchl (2000). La nervation alaire et la pilosité sont les principaux critères observés (Fig. II.8).

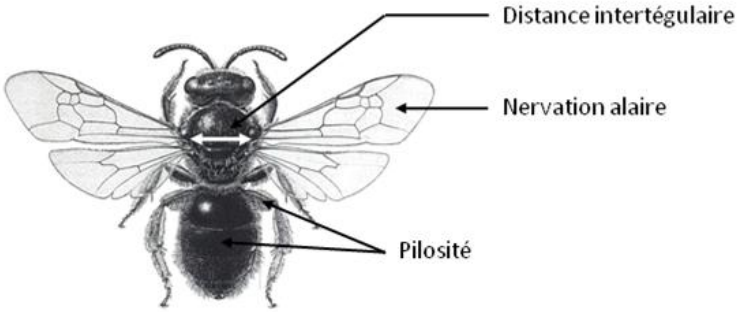


Fig. II.8. Principaux critères observés pour l'identification au genre : nervation alaire et pilosité. Nous figurons également ici la distance intertégulaire, qui est un bon indicateur des capacités de vol des espèces (Greenleaf et al. 2007, cf. chapitre I) (Dessin tiré de Michener 2007).

Ensuite, l'identification à l'espèce a été réalisée par David Genoud, Erwin Scheuchl et Peter Stallegger pour les *Andrena* sp., Gilles Mahé et Robert Fonfria pour les *Bombus* sp., Alain Pauly pour les *Halictus* et *Lasioglossum* sp., Eric Dufrêne pour les *Nomada* sp., Maximilian Schwarz et Eric Dufrêne pour les *Sphecodes* sp. Stuart P.M. Roberts et Adrien Chorein ont identifié les genres rares (*Ceratina, Osmia, Anthophora* sp.) lors des rencontres Apoidea Gallica à Orsay en février 2008 et janvier 2009.

Les syrphes ont été préparés selon les mêmes techniques que les abeilles. Pour les distinguer des autres diptères, le principal critère est la présence d'une *vena spuria* : il s'agit d'une fausse nervure, dont les extrémités sont libres (non rattachées aux vraies nervures) (Fig. X). L'identification à l'espèce des syrphes a été réalisée par Jean-Pierre Sarthou, Xavier Lair et Didier Cadou.

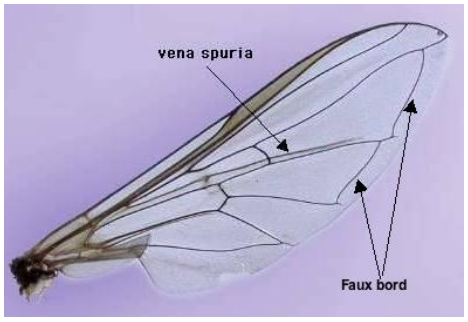


Fig. II.9. Aile de syrphe montrant la vena spuria, ou fausse nervure, qui permet de différencier les syrphes des autres diptères (source : http://aramel.free.fr/INSECTES15terterter.shtml).

IV - RELEVÉS FLORISTIQUES

Des relevés floristiques ont été effectués sur chacune des bordures concernées par des échantillonnages d'insectes pollinisateurs. A PFS et PFN, ces relevés ont été réalisés en juillet 2007 pour les bordures de 2007 et en avril et juillet 2008 pour les bordures de 2008. A SEL, ils ont été effectués en avril, mai et juillet les deux années.

Les relevés étaient réalisés le long d'un transect de 25 m (12 mètres de part de d'autre de la coupelle centrale). D'une part, l'ensemble des espèces présentes était noté (relevé exhaustif). D'autre part, on notait l'abondance relative des espèces dans cinq quadrats de 1 × 1 m² positionnés aléatoirement le long du transect (relevé quantitatif). Nous avons utilisé les coefficients de recouvrement de l'échelle de Braun-Blanquet (1932) (Tableau II.4).

A SEL, les relevés ont été réalisés par Jean-Michel Dreuillaux, Robert Haicourt et Agnès Ricroch du laboratoire ESE. A PFN et PFS, j'ai réalisé les relevés en 2007. En 2008, ils ont été effectués par le bureau d'étude Ardea (Mouazé, 35).

Tableau II.4. Tableau de correspondance des coefficients de recouvrement selon Braun-Blanquet (1932).

Coefficient	Recouvrement
ε	1 ou quelques individus
1	< 5 %
2	5 à 25 %
3	25 à 50 %
4	50 à 75 %
5	> 75 %

CHAPITRE III

INTENSIFICATION DE L'AGRICULTURE, COMPOSITION DU PAYSAGE ET COMMUNAUTÉS D'ABEILLES : ÉTUDE A L'ÉCHELLE DE QUATRE PAYS EUROPÉENS

RÉSUMÉ

Nous analysons les données du programme de recherche Greenveins relatives aux abeilles échantillonnées dans 14 sites localisés en Belgique, France, Pays-Bas et Suisse (fig. III.1). Notre objectif est d'étudier l'influence sur les communautés d'abeilles de l'intensification des pratiques agricoles et de la perte des habitats semi-naturels à l'échelle du paysage. Par rapport aux précédents travaux publiés sur les données « abeilles » de Greenveins, notre originalité est de regarder comment les différentes composantes de l'intensification agricole déterminent la composition des communautés.

Pour chacun des 14 sites de 4 × 4 km², nous diposons des données suivantes :

- la quantité d'habitats semi-naturels ;
- les données sur les pratiques agricoles, issues d'entretiens auprès des agriculteurs et concernant 8 variables : l'apport d'azote aux cultures et aux prairies permanentes, la densité du bétail, l'application d'herbicides, d'insecticides, de fongicides et de retardants, la diversité des cultures. Un indice global d'intensification agricole est calculé pour chaque site à partir de ces données ;
- la composition spécifique de la communauté d'abeilles, capturées à l'aide de pièges à interception. Nous nous intéressons séparément aux espèces d'abeilles sauvages et à l'abeille domestique car l'abondance de cette espèce est liée à l'activité apicole. Par ailleurs, nous prenons en compte l'abondance relative des bourdons au sein des abeilles sauvages car plusieurs études antérieures présentent ce groupe comme moins vulnérables aux perturbations anthropiques que les abeilles solitaires.

L'abondance, la richesse spécifique et la diversité (mesurée par l'indice de Shannon) des abeilles sauvages, de même que l'abondance relative des abeilles domestiques, diminuent avec l'augmentation de l'indice global d'intensification agricole. De plus, la richesse spécifique des abeilles sauvages décroît avec la diminution de la quantité d'habitats semi-naturels.

Une analyse de coinertie est menée sur le tableau d'abondance des espèces sauvages et sur celui des pratiques agricoles dans chaque site, afin d'évaluer l'influence des différentes composantes de l'intensification agricole. Le premier axe du plan factoriel oppose les sites avec de fortes densités de bétail et des apports élevés d'azote sur les cultures aux sites présentant une forte diversité de cultures et un nombre important d'applications d'herbicides. Les plus fortes abondances, richesses et diversités d'abeilles sauvages se retrouvent dans les sites de ce second groupe, autrement dit, les communautés d'abeilles semblent être plus favorisées dans les systèmes tournés vers les productions végétales que dans les systèmes spécialisés dans l'élevage bovin. Ce résultat peut paraître surprenant au premier abord car on associe souvent intensification et disparition de l'élevage des paysages agricoles d'une part, et élevage bovin et présence de prairies d'autre part. Mais l'élevage intensif peut conduire à des systèmes agricoles peu favorables aux abeilles. Les bovins sont nourris sur des prairies temporaires, où la fertilisation associée à une forte pression de pâturage dissuade le développement de la flore sauvage. De plus, l'intensification de l'élevage est synonyme d'un accroissement de la part de céréales (blé, maïs) dans la ration des bovins, qui sont parfois élevés uniquement en bâtiments. Dans le second groupe de sites, l'élevage bovin est aussi présent mais est associé à une plus forte de présence de prairies permanentes qui peuvent être des milieux riches en ressources alimentaires et en sites de nidification pour les abeilles. De plus, des cultures entomophiles sont présentes, assurant des ressources complémentaires en quantités importantes.

Par ailleurs, l'organisation des sites le long du second axe de la coinertie montre que la proportion de bourdons dans les communautés augmente avec l'accroissement des intrants (fertilisation des prairies permanentes et nombre d'applications d'insecticides, fongicides et retardants). Ce résultat est cohérent avec des études antérieures indiquant que les bourdons, espèces souvent généralistes et ayant de bonnes capacités de déplacement, sont moins vulnérables que les abeilles solitaires face aux perturbations anthropiques.

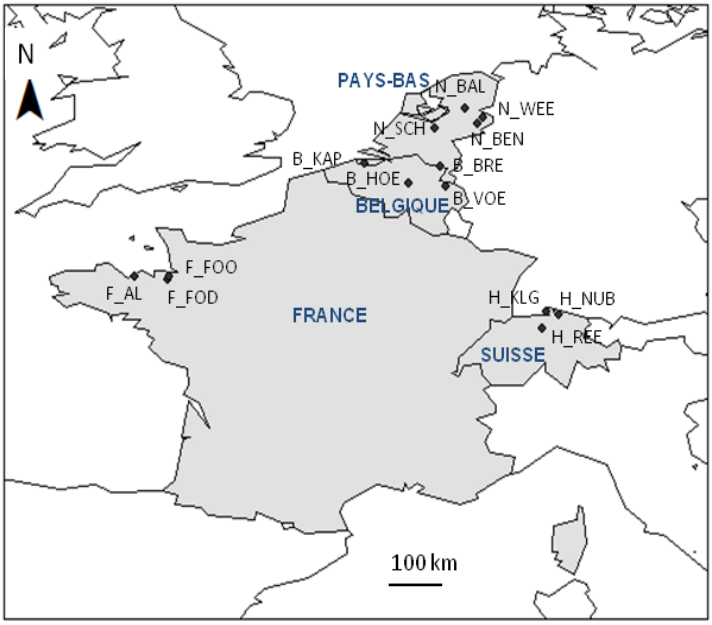


Figure III.A. Carte des 14 sites Greenveins concernés par notre étude. Chaque point correspond à un site de 4 × 4 km².

Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: a large scale study in four European countries

Publié dans Agriculture, Ecosystems and Environment 137 (2010) 143–150

LE FEON Violette[1*], SCHERMANN-LEGIONNET Agnès[1], DELETTRE Yannick[1], AVIRON Stéphanie[2], BILLETER Regula[3], BUGTER Rob[4], HENDRICKX Frederik[5], BUREL Françoise[1]

[1] CNRS-UMR Ecobio 6553, Centre Armoricain de Recherches en Environnement, Université de Rennes 1, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex, France
[2] INRA, UR 980, SAD-Paysage, Centre Armoricain de Recherches en Environnement, 65 rue de Saint Brieuc, 35042 Rennes Cedex, France
[3] Institute of Integrative Biology, ETH Zurich, Universitätsstrasse 16, ETH Zentrum, CHN H68, CH-8092 Zürich, Switzerland
[4] Alterra, Wageningen University and Research Centre, P.O. Box 47, 6700 AA Wageningen, The Netherlands
[5] Terrestrial Ecology Unit (TEREC), Department of Biology, Ghent University, K. L. Ledeganckstraat 35, 9000 Gent, Belgium

I - INTRODUCTION

Agricultural intensification in Europe during the second half of the 20th century was associated with drastic changes in agricultural landscapes and the widespread decline of farmland biodiversity (Robinson and Sutherland, 2002). Intensive agriculture is characterized by high productivity, high input of pesticides and fertilizers, low proportion of permanent grasslands in the landscape (Herzog et al., 2006), increased mechanisation and farm size, and simplified crop rotation (Stoate et al., 2001). Depending on the region, the agriculture is oriented towards crops or animal production (dairy or meat), leading to contrasted agricultural practices and landscapes.

Almost 35% of the global food supply depend on the pollination of crops by animals, most of them being insects (Klein et al., 2007), particularly bees, hoverflies and butterflies (Albrecht et al., 2007). For example, Ricketts et al. (2004) showed that conservation of tropical forests and their associated bees increased coffee yields and quality in surrounding fields. It may be assumed that sufficient pollination can be obtained by the domesticated honeybee (*Apis mellifera*) alone, but relying on one single species for pollination worldwide makes the global food production vulnerable to a possible collapse of this species, as the Colony Collapse Disorder experienced by honeybees in Northern America (Stokstad, 2006). Indeed, crop pollination is frequently cited as an endangered ecosystem service because of the decline of native pollinator communities which can ensure a large part of pollination (Klein et al., 2007; Steffan-Dewenter et al., 2005). Winfree et al. (2007b) showed that 62% of pollen deposition in watermelon crops was due to native bees, although both native bees and honeybee were present. In the same way, Fontaine et al. (2006) and Gómez et al. (2007) demonstrated that pollinator diversity enhanced fruit and seed production in several wild plant species.

The decline of pollinators is documented in two Western European countries (Britain and the Netherlands) by comparing data obtained before and after 1980 (Biesmeijer et al., 2006). However, little is known about the reasons of this decline, in particular about the impact of agricultural intensification on bees. Many studies deal with the effect of the destruction and fragmentation of semi-natural habitats on bees (Steffan-Dewenter and Westphal, 2008) while the influence of agricultural practices (e.g. fertilization, pesticide use) remains poorly understood. Recent studies mostly aim at comparing organic and conventional agriculture (Clough et al., 2007; Holzschuh et al., 2007, 2008; Kremen et al., 2002; Winfree et al., 2008, on the whole bee community; Ekroos et al., 2008; Rundlöf et al., 2008 on bumblebees). Organic fields are managed without pesticides or synthetic fertilizers (Bengtsson et al., 2005). By contrast, conventional agriculture encompasses

various practices which are not considered in these studies based on the dichotomy organic *vs*. conventional.

The European Union research project GREENVEINS investigated relationships between biodiversity and landscape structure and management in 25 agricultural landscapes in seven countries, considering plants, birds and five arthropod taxa. This unique, large scale study used a broad set of variables covering more aspects of agricultural practices than had been considered in most previous studies (Billeter et al., 2008). Among the five arthropod taxa, Hendrickx et al. (2007) showed that the bees were particularly sensitive to agricultural intensification. In our study, we aimed at studying more precisely the link between agricultural practices and bee communities. In particular, we wanted to investigate how the type of farming system influences their abundance and species richness. As previous studies also revealed strong biogeographical effects on arthropod communities (Schweiger et al., 2005; Billeter et al., 2008), we focused on a subset of the GREENVEINS data including four countries where bee communities were expected to be homogeneous.

II - MATERIALS AND METHODS

II.1 - Study area

Fourteen sites of 16 km² each were selected in Belgium (four), France (three), the Netherlands (four), and Switzerland (three). These sites were predominantly agricultural, flat (thus potentially suitable for intensive arable agriculture), homogeneous and representative of a larger area. They were chosen to cover broad ranges in both agricultural practices and landscape structure, with both factors varying independently as much as possible. Moreover they were selected to avoid strongly contrasting types of land use such as urban areas or broad river corridors (for more details and site location, see Herzog et al., 2006).

II.2 - Bee sampling

The sites were divided into 16 grid cells of 1 km². In every grid cell a trap set was placed at a randomly chosen ecotone between a semi-natural habitat and an agricultural field. Each trap set consisted of two flight traps, which were 25 to 50 m apart from each other. Flight traps consisted of two vertical orthogonal crossed plastic window glasses above a yellow pan trap (Duelli, 1997). Field work was conducted over seven weeks in summer 2001 and five weeks in spring 2002 (at the same places than in 2001) in order to take into account the variability of flying periods among bee species. Traps were emptied weekly and only the most abundant samples were taken into consideration (four and three weeks in summer and spring, respectively) in order to account for differences in weather conditions between the sites during the sampling periods. Full bloom of *Taraxacum officinale* Wiggers was used as an indicator to standardize the period of sampling in each country and minimize differences in species composition as a result of different phenological properties of the organisms and climatic conditions between the countries (Duelli, 1997). Sampling periods coincided with the flowering period of the two major flowering crops in our sites: spring sampling was realized during oilseed rape flowering period and summer sampling during sunflower flowering period. The samples were pooled for each trap set and the specimens were identified to species level.

This field work design allowed the study of the whole bee community. Like all sampling methods, flight trap may be subjected to taxonomic biases. However this method allows catching bees of all body sizes whereas large-bodied species (particularly bumblebees and honeybee) are undersampled by pan trap without window (Roulston et al., 2007; Westphal et al., 2008).

II.3 – Environmental data

Agricultural practices were evaluated at each site by standardized interviews with farmers. At each site, eight to 15 randomly selected farmers, who, put together, managed on average 26.2% of the site area (min = 12.6%, max = 54.5%), were interviewed (for more details, see Herzog et al., 2006). We collected information on eight variables (Table 1): nitrogen input to arable crops, nitrogen input to permanent grasslands, livestock density, number of applications of herbicides, insecticides, fungicides and retardants (*i.e.* growth regulators), and the number of crops. Fertilizer inputs, livestock units and pesticide use were calculated per hectare of utilized agricultural area (UAA, i.e. cropland and permanent grassland). The last variable was the mean number of crops cultivated in one year per farm. All these variables could be considered independent of landscape composition.

Three indicator values were calculated: (i) nitrogen input (including nitrogen input to arable crops and to permanent grasslands), (ii) livestock density and (iii) pesticide input (including applications of herbicides, insecticides, fungicides and retardants). The global intensity index at a site was calculated by reducing the values of these three indicators to the [0-1] interval using the Gover's method (Legendre and Legendre, 1998), and then averaging (Herzog et al., 2006).

Three additional variables were not included in multivariate analyses but were used to discuss the results (Table 2): the two major crops in each site, the flowering crops cultivated at each site and the proportion of permanent grassland (% area of permanent grassland / total UAA).

A GIS program (ArcGIS software, ESRI, 2003) was used to map each study site at 1 m resolution from aerial photographs and topographical maps (Billeter et al., 2008). The different habitat types were classified using the European Nature Information System (EUNIS) habitat classification (available at http://eunis.eea.europa.eu/habitats.jsp). These habitats were considered as semi-natural: permanent grasslands, mires, bogs, heathlands, orchards, woodlands and long-term fallows. The proportion of semi-natural habitats was calculated for each site (Table 2). It ranged from 2.7 % to 45.8 %.

Table III.1. Agricultural data of the 14 sites (included in multivariate analyses).

Country	Site	Nitrogen input [kg N/ha]		Livestock density [livestock units/ha] (LD)	Pesticide input [number of applications]				Number of crops (NC)	Global intensity index
		to arable crops (NIAC)	to permanent grasslands (NIPG)		Herbicide (HERB)	Insecticide (INSEC)	Fungicide (FUNG)	Retardants (RETAR)		
Netherlands	N-BAL	361	0	3.0	0.3	0.0	0.0	0.0	2.3	56
	N-BEN	311	35	4.7	0.6	0.0	0.1	0.0	2.4	64
	N-SCH	325	404	4.3	0.6	0.0	0.2	0.0	2.8	65
	N-WEE	287	50	3.1	0.4	0.0	0.0	0.0	2.7	49
Belgium	B-BRE	266	139	3.1	1.1	0.1	0.5	0.0	3.4	54
	B-HOE	235	192	0.6	1.5	0.3	3.3	0.6	7.0	58
	B-KAP	181	97	3.6	1.0	0.3	2.8	0.0	4.4	63
	B-VOE	293	290	3.2	0.3	0.2	0.4	0.0	1.2	54
France	F-AL	177	119	2.7	1.0	0.1	0.9	0.2	5.0	46
	F-FOD	219	101	1.1	1.0	0.6	0.2	0.2	5.7	36
	F-FOO	253	175	1.0	1.3	0.5	0.6	0.3	5.4	44
Switzerland	H-KLG	155	64	0.5	0.9	0.1	0.2	0.0	7.0	21
	H-NUB	209	80	1.1	0.9	0.4	0.3	0.2	5.5	34
	H-REE	165	78	1.9	1.0	0.0	0.2	0.2	5.0	33

Table III.2. Environmental data not included in multivariate analyses and characteristics of bee communities in the 14 sites. Site: N: The Netherlands; B: Belgium; F: France; H: Switzerland ; Major crops: RG: rotational grassland; MA: maize; CE: cereals; SB: sugar beet ; Flowering plants: oilseed rape: *Brassica napus*; buckwheat: *Fagopyrum esculentum*; sunflower: *Helianthus annuus*; alfalfa: *Medicago sativa*.

Site	Environmental data non included in multivariate analyses				Wild bees (solitary bees and *Bombus* sp.)			*Bombus* sp.		Honey bee
	Two major crops	Flowering crops	Proportion of permanent grassland [%]	Proportion of semi-natural habitats [%]	Abundance [no. of individuals of wild bees]	Species richness [no. of species of wild bees]	Shannon index	Relative abundance of *Bombus* species [% *Bombus* spp. / total wild bee abundance]	*Bombus* species richness [no. of species of *Bombus* spp.]	Relative abundance of honeybee [% *Apis mellifera* / total bee abundance]
N-BAL	RG, MA	-	0.0	2.7	122	16	2.72	26.23	6	34.76
N-BEN	RG, MA	-	4.1	16.8	211	33	3.78	37.91	7	23.27
N-SCH	RG, CE	-	6.7	15.4	194	23	3.53	59.79	6	21.77
N-WEE	RG, MA	-	4.3	10.3	340	22	3.24	23.53	7	10.05
B-BRE	MA, RG	oilseed rape	8.3	24.8	356	38	3.70	51.12	11	26.29
B-HOE	CE, SB	oilseed rape	7.3	16.7	723	40	3.92	40.94	9	18.67
B-KAP	MA, RG	-	10.7	10.2	164	15	2.42	87.20	7	26.79
B-VOE	RG, MA	-	25.3	36.6	667	37	2.61	9.00	9	8.63
F-AL	CE, MA	oilseed rape	6.3	23.8	458	38	4.02	50.87	9	28.55
F-FOD	MA, RG	oilseed rape	16.7	45.8	491	45	4.21	50.51	11	18.03
F-FOO	MA, CE	oilseed rape	9.4	25.8	447	41	4.02	62.86	10	15.82
H-KLG	CE, SB	alfalfa, sunflower, buckwheat	16.2	13.9	761	59	4.43	22.21	14	48.44
H-NUB	RG, MA	alfalfa, sunflower, buckwheat	16.1	40.8	901	64	4.37	16.65	13	38.37
H-REE	MA, RG	alfalfa, buckwheat	18.0	41.0	414	62	5.07	17.63	14	65.03

II.4 - Data analysis

At each site, bee communities were characterized by wild bee abundance, wild bee species richness, wild bee diversity calculated with the Shannon index, the relative abundance of bumblebees (*Bombus* spp.), the species richness of bumblebees, and the relative abundance of honeybee (*Apis mellifera*) (Table 2). Honeybee was considered separately because the abundance of this managed species was more likely related to beekeeping than to direct effects of agricultural practices. Bumblebees were distinguished from other wild bees (also called “solitary bees” in the current paper) because these two groups have different biological traits in terms of floral requirements, flying abilities and sociality (Gathmann and Tscharntke, 2002; Greenleaf et al. 2007; Michener, 2000) so that different responses to agricultural intensification are expected. The response of bumblebee species richness was analysed separately to allow comparison of our study with the numerous papers that deal with bumblebees only.

We first analysed the relationships between the characteristics of bee communities and the global intensity index on the one hand, and the proportion of semi-natural habitats on the other hand using linear regression. The normality of data sets and residuals was tested using the Shapiro-Wilk test.

Then a set of multivariate analyses was conducted to assess the impact of the different agricultural practices. These analyses were performed in three steps: (i) correspondence analysis (CA) on the species abundance per site (14 sites x 71 bee species); (ii) principal component analysis (PCA) on the quantitative agricultural data (14 sites x eight variables, see Table 1); (iii) co-inertia analysis, which is particularly suitable for the simultaneous study of faunistic and environmental features (Dolédec and Chessel, 1994; Dray et al., 2003). Co-inertia analysis is a two-table ordination method based on a covariance matrix (species × environment) which projects the two independent previous analyses (CA and PCA) onto the same co-inertia space. Significance was tested using Monte-Carlo random permutation test. In order to study the relationships between agricultural practices and bee communities, the correlations between the coordinates of sites on co-inertia axes and the characteristics of communities in these sites were calculated using Spearman’s rank correlation.

Regressions and non-parametric correlations were carried out using R (R Development Core Team, 2004) while multivariate analyses were performed with ADE-4 software (Thioulouse et al., 1997).

III - RESULTS

A total of 125 wild bee species, accounting for 6249 individuals, was caught. Regressions were performed using this complete data set. In multivariate analyses, species trapped in less than three sites were removed to downweight the effect of rare species. The resulting data set counted 71 bee species and 6092 individuals (*i.e.* 97.5 % of initial abundance). A total of 3058 individuals of honeybee (*Apis mellifera*) was also caught in this study.

Wild bee species richness (adjusted $R^2 = 0.64$, $P < 0.001$, Fig. 1a), wild bee abundance (adj. $R^2 = 0.35$, $P < 0.05$, Fig. 1b), the Shannon diversity index (adj. $R^2 = 0.44$, $P < 0.01$) and bumblebee species richness (adj. $R^2 = 0.74$, $P < 0.0001$) decreased when global intensity index increased. The relative abundance of honeybee also decreased with agricultural intensification (adj. $R^2 = 0.24$, $P < 0.05$). There was no significant relationship between the relative abundance of bumblebees and the global intensity index.

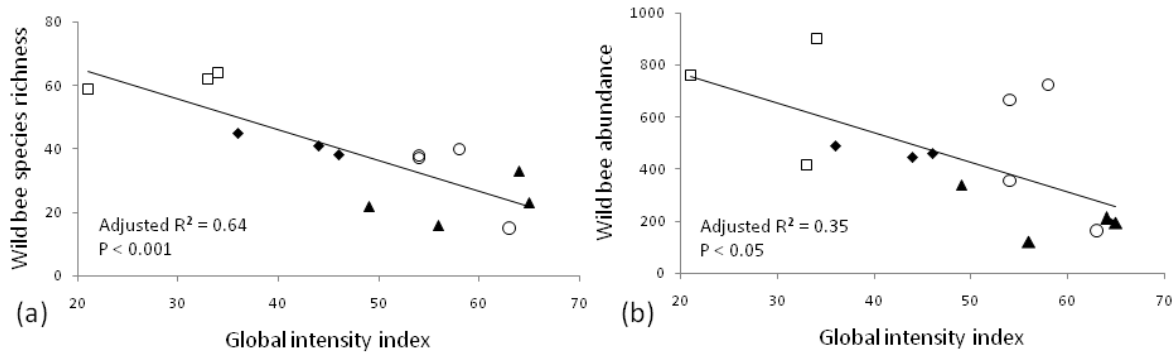


Figure III.1. Relationship between global intensity index and (a) wild bee species richness, (b) wild bee abundance. (Belgium = ○ France = ◆ the Netherlands = ▲ Switzerland = □).

We found a positive relationship between wild bee species richness and the proportion of semi-natural habitats (adj. $R^2 = 0.45$, $P < 0.01$, Fig. 2a), and also between bumblebee species richness and the proportion of semi-natural habitats (adj. $R^2 = 0.37$, $P < 0.05$, Fig. 2b). There was no significant relationship between the proportion of semi-natural habitats and the other characteristics of bee communities.

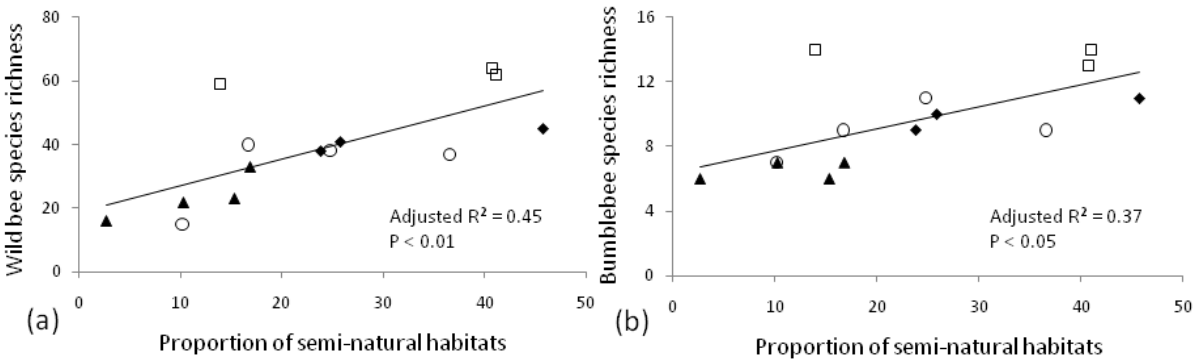


Figure III.2. Relationship between the proportion of semi-natural habitats and (a) total wild bee species richness, (b) bumblebee species richness. (Belgium = ○ France = ◆ the Netherlands = ▲ Switzerland = □).

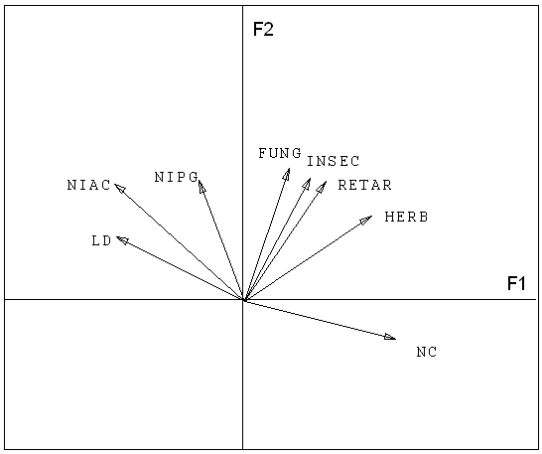
The first factorial plane (F1 x F2) of the correspondence analysis performed on species abundance accounted for 43.4 % of the total inertia. The first factorial plane of the principal component analysis performed on the eight agricultural variables accounted for 75.2 % of the total inertia.

Results of both analyses were projected onto the first factorial co-inertia plane (Figs. 3 and 4). As shown by Monte-Carlo simulations, this co-inertia analysis was statistically significant ($P < 0.05$). The first axis accounted for 59.6 % of total inertia and the second axis accounted for 24.5 %.

On the first co-inertia axis (F1, Fig. 3), nitrogen input to arable crops and livestock density were opposed to herbicide applications and number of crops. This first axis could thus identify the type of agricultural intensification: towards animal husbandry or towards plant production (or mixed production systems). Agriculture of the sites located on the negative part of the axis was dominated by high density of cattle associated with high nitrogen input to arable crops. The four Dutch sites as well as the Belgian site B-VOE showed this type of agriculture (Fig. 4). The two major crops cultivated in these sites were rotational grassland and maize (N-BAL, N-BEN, N-WEE and B-VOE) or rotational grassland and cereal (N-SCH) (Table 2), produced for cattle breeding. The part of permanent grassland was very low in the Dutch sites whereas B-VOE had the highest proportion of permanent grassland (25.3 %). Agriculture of the sites located on the positive part of the axis showed high number of crops and relatively high number of herbicide applications. The Belgian site B-HOE had the highest number of crops ($n = 7$) and the highest number of herbicide applications (HERB = 1.5). Its two major crops were cereal and sugar beet. The amount of permanent grassland on B-HOE was 7.3 %. The French sites F-FOD and F-FOO and the three Swiss sites were characterized by a high number of crops (between 5 and 7) and a high number of herbicide applications (between 0.9 and 1.3). Livestock densities were low (< 2 in all sites) especially in H-KLG (LD = 0.5). These five sites showed a high proportion of permanent grassland (always above 15 % except for F-FOO, 9.4 %).

On the second co-inertia axis (F2), nitrogen input to permanent grassland and the number of applications of fungicides, insecticides and retardants decreased when going down along F2. The bottom part of the factorial plane was occupied by two contrasted types of sites. First, the Dutch sites (N-BEN, N-BAL and N-WEE) were dominated by cattle breeding and rotational grassland and maize (Table 2) and low number of crops which could explain the low numbers of pesticide applications. Moreover permanent grasslands were absent or rare, which led to low nitrogen input to permanent grassland. Second, the three Swiss sites were characterized by high number of crops but associated with reduced pesticide inputs in comparison to the French sites F-FOO and F-FOD. Furthermore permanent grasslands were abundant in Swiss sites but were little fertilized (between 64 and 80 kg N/ha) compared to the French sites (101 and 175 kg N/ha). The second axis could thus be seen as a gradient of chemical applications, the sites situated in the lower part of the graph receiving fewer chemicals than others.

The correlation between the coordinates of sites on co-inertia axes F1 and F2 and the characteristics of communities in these sites allowed studying the relationships between agricultural practices and bee communities. Wild bee abundance ($r = 0.67$), wild bee species richness ($r = 0.74$) and Shannon diversity index ($r = 0.72$) increased along the F1-axis ($P < 0.05$ in all cases). The mixed production systems seemed therefore to be more favourable to bee abundance and diversity than sites dominated by livestock farming. Along the F2-axis the proportion of bumblebees increased ($r = 0.60$, $P < 0.05$). This result showed a contrasted response of bees to several factors of agricultural intensification: bumblebees were relatively more abundant in sites with high input of pesticides (notably insecticides) and high nitrogen input to permanent grassland, whereas solitary bees showed the opposite trend.



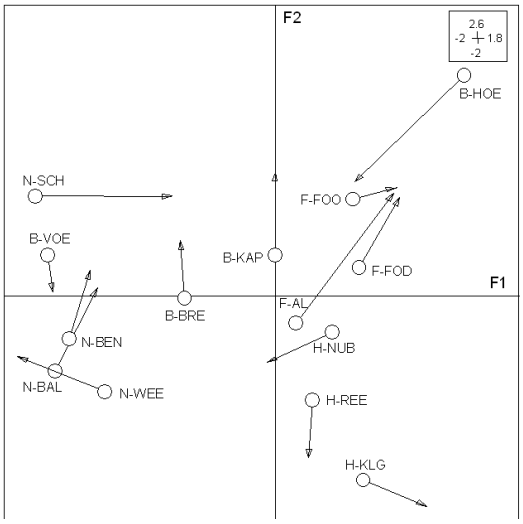


Figure III.3 (on the left). Projections of agricultural variables on the first factorial plane of the co-inertia. (NIAC = Nitrogen Input to Arable Crops, NIPG = Nitrogen Input to Permanent Grasslands, LD = Livestock Densities, INSEC = Insecticides, FUNG = Fungicides, RETAR = Retardants, NC = Number of Crops).

Figure III.4 (on the right). Projections of sites on the first factorial plane of the co-inertia: (i) as computed by principal component analysis on agricultural data (circles) and (ii) as computed by correspondence analysis on species abundances (arrows). (Belgium = B, France = F, the Netherlands = N, Switzerland = H).

IV - DISCUSSION

Bee populations can survive in agricultural landscapes if habitats provide a sufficient amount of food plants as a source of nectar and pollen as well as suitable nesting sites (Westrich, 1996). Loss of plant diversity is considered to be the major cause of loss of bee diversity in agricultural habitats (Banaszak, 1992). Recently, Knight et al. (2009) showed that bumblebee nest density was linked to the quantity of floral resources within 1000 m of their sample site. Our global intensity index combined different practices which can have negative impacts on bees and which have been separately considered in previous studies: (1) Nitrogen input to arable crops reduce floral resources in the fields (Holzschuh et al., 2007, 2008; Rajaniemi, 2002) but also on field boundaries (Carvell et al., 2006; Hyvönen et al., 2003; Kleijn and Verbeek, 2000); (2) Natural grasslands are recognized as habitats of major interest for bees as they offer rich floral resources (Morandin et al., 2007; Kwaiser and Hendrix, 2008) and nesting sites (Svensson et al., 2000). Increased nitrogen input is implicated in the decline of floral diversity and abundance in these habitats; (3) High livestock densities and associated high grazing levels can threaten bees through removal of food resources (Kearns et al., 1998; but also see part 4.1); (4) Herbicide applications also diminish food resources in fields (Holzschuh et al., 2007, 2008) and in field margins (Chiverton and Sotherton, 1991; de Snoo and van der Poll 1999); (5) Insecticides are expected to directly affect bees with lethal or sublethal effects (Desneux et al., 2007; Thompson, 2001); (6) Fungicides can also be harmful to bees (Tesoriero et al., 2003) sometimes through synergic mechanisms with insecticides (Papaefthimiou and Theophilidis, 2001); (7) Retardants are phytohormones, that can have an impact on the non-target flora (Herzog et al., 2006).

IV.1 - Relationships between bee communities and agricultural orientation

Co-inertia analysis showed that species richness, abundance and diversity of wild bees were higher in sites where livestock density and nitrogen input to arable crops were low, and where the use of herbicides and the number of crops were rather high, revealing that bees would be

preferentially associated with cropping systems or mixed farms than with intensive animal husbandry. This result could be surprising, at first, because agricultural intensification is often associated with a loss of livestock from farms (Stoate et al., 2001) and because animal husbandry is usually implicitly linked with grazed grasslands. Two main reasons can be suggested to explain this result: (i) the detrimental impact of intensive animal husbandry and (ii) the positive effect of a high number of crops.

First, high livestock densities indicate high grazing pressure. Studies on grazing impacts on bee communities sometimes consider the whole bee community (Sjödin, 2007; Sjödin et al., 2008; Vulliamy et al., 2006) but also some more restricted groups among bees like bumblebees (Carvell, 2002) or trap nesting bees (Kruess and Tscharntke, 2002b; Steffan-Dewenter and Leschke, 2003). Most of these works highlight that the effect of grazing on bees is mainly mediated through changes in flower diversity. In several cases, authors caution against too intensive grazing (Kruess and Tscharntke, 2002b; Sjödin, 2007; Sjödin et al., 2008).

Second, the impact of high livestock densities can be explained by the organization of agricultural landscapes associated with intensive animal husbandry. We found no correlation between the proportion of semi-natural grasslands and livestock density. This fact reflects the de-coupling of livestock production from grassland area: in many countries, ruminants are fed with food harvested in arable crops (maize and cereals), rather than with gramineous plants directly grazed in meadows (Herzog et al., 2006). When cattle are still bred outside, it is on rotational fertilized grassland, dominated by species such as *Lolium perenne*, rather than in long-lasting meadows with higher plant diversity. Intensive animal husbandry could therefore lead to landscapes unfavourable to bees because of the lack of floral resources.

We found that rich bee communities were observed in sites with high number of crops associated with high herbicide use. Considering the whole GREENVEINS data set, Billeter et al. (2008) also showed the great influence of the number of crops on bee species richness. The area covered by each crop type was not available in our study. However, a floristic survey on GREENVEINS sites (Table 2) showed that one flowering crop was mentioned in some Belgian and French sites (oilseed rape) and two or three in Swiss sites (alfalfa, buckwheat and sunflower) and that no such crop was found in the Dutch sites. This information is in agreement with our expectations that bees can benefit from mass flowering crops, which is consistent with Westphal et al. (2003). The situation is more favourable in Swiss sites because the presence of different flowering crops may provide food resources on a longer period whereas in Belgium and France, oilseed rape flowers during only one month.

We found that bumblebees and solitary bees showed contrasted responses towards agricultural intensification. On average, bumblebee abundance accounted for 40.4% of total wild bee abundance (min = 9.0 % at B-VOE site; max = 87.2 % at B-KAP site). Bombus pascuorum was largely predominant in most sites, followed by Bombus terrestris and Bombus pratorum. The co-inertia analysis showed that the proportion of bumblebees increased with increasing use of insecticides, fungicides and retardants and with increasing nitrogen input to permanent grasslands. High nitrogen input to permanent grasslands reduces floral diversity and abundance in these semi-natural habitats. Solitary bees may be more affected than bumblebees for two reasons. Firstly, solitary bees often have narrower floral requirements than bumblebees (Michener, 2000) and thus can be directly impacted by the decrease in floral diversity (Potts et al., 2003). Secondly, larger species like bumblebees are assumed to have better flight abilities and longer foraging distances than solitary bees (Gathmann and Tscharntke, 2002; Greenleaf et al., 2007). Consequently foraging and nesting resources of solitary bees have to be in closer proximity than for bumblebees.

Such a contrasted response of solitary bees *vs*. bumblebees to farming practices or habitat degradation has already been reported in several studies (Holzschuh et al., 2008; Morandin et al., 2007; Sjödin et al., 2008; Steffan-Dewenter et al., 2002). Therefore, bumblebees are less vulnerable to current threats due to their biological traits. However numerous studies have documented their recent declines in European agricultural landscapes (Biesmeijer et al., 2006; Kosior et al., 2007) as

well as in North America (Grixti et al., 2009). This makes the future of solitary bees, which are far less studied, especially worrying as these species are more sensitive to changes.

We investigated the relationship between agricultural intensification and the proportion of honeybee in bee communities. This proportion decreased with increasing global intensity index, revealing that beekeeping tends to be more developed in less intensively managed landscapes. Thus we assumed that in our sites, beekeepers place hives in flower-rich areas that provide sufficient floral resources all over the year to ensure honey production. In contrast, we suggest that the same study in other parts of the world would have revealed an increasing proportion of honeybee with increasing agricultural intensification because, in some countries, this non-native species is used to ensure crop pollination, particularly where native pollinators have declined (Buchmann, 1996; Klein et al., 2007; Winfree et al., 2007b).

Beekeeping results in higher densities of honeybees than would occur naturally. This is a cause of concern because honeybee could outcompete wild bees, even in regions where honeybee is a native species (Steffan-Dewenter and Tscharntke, 2000; Forup and Memmott, 2005). Our work did not aim at studying this question but we noticed that honeybee and wild bee abundances were positively correlated in our data set ($r = 0.63$, $P < 0.05$). This does not exclude the potential competition between honeybee and wild bees but more probably shows again that beekeeping is more developed where floral resources are rich.

IV.2 - Relationships between bee communities and proportion of semi-natural habitats

As explained above, habitat requirements of bees include mainly nesting sites and food resources (Westrich, 1996). Flowering crops can provide highly rewarding resources during some periods of the year, but not in a continuous manner (Westphal et al., 2003; Greenleaf and Kremen, 2006). Other crop fields like cereals do not offer wild floral resources when intensely managed and do not allow nesting when tilled (Shuler et al., 2005). The positive relationship we found between bee species richness and the proportion of semi-natural habitats suggests that these remnants of semi-natural habitats are of great importance for bee diversity and abundance, as also reported by several other studies (e.g. Steffan-Dewenter et al., 2002). Moreover, considering the whole GREENVEINS data set, Billeter et al. (2008) showed that bee species richness was also positively associated with habitat diversity, which is not surprising as many species require several different and sometimes very specific habitats to maintain their populations in a landscape (Westrich, 1996).

IV.3 - Implications for management

Our study clearly demonstrated that wild bee richness and abundance were negatively associated with intensive agriculture and that the amount of semi-natural habitat positively influenced species richness. But our work especially highlighted the complexity of the links between bee communities and agriculture. Agricultural intensification resulted in, among other things, the specialization of farming systems towards either animal or crop production. Intensive animal husbandry in Western Europe leads to less favourable landscapes whereas areas specialized in crop production tend to offer mass flowering resources to bees.

In order to preserve bee populations in Europe, agri-environmental schemes should promote the preservation of semi-natural habitats, particularly flower-rich grassy habitats. In regions specialized in animal husbandry, these measures could aim at increasing floral resources in grasslands in decreasing the amounts of fertilizers and in promoting hay meadows instead of silage, that generally removes plants before their flowering time. Grassy field margins yet established in order to protect water quality are not primarily target for biodiversity conservation but could also play a role in bee conservation if they are sowed with nectariferous plants like *Trifolium* spp. and if their management, late mowing for example, enables the presence of floral resources.

Acknowledgements

We thank Alain Butet for statistical advice and helpful suggestions, Françoise Le Moal for data base manipulation, Yann Rantier for SIG support, Jacques Baudry, Thomas Delattre, Jacqueline Pierre and Stuart Roberts for helpful comments, Sandrine Baudry for English improvement and two anonymous referees for their constructive comments on a previous version of this manuscript.

We thank the GREENVEINS consortium for the collection of the data on bees and agricultural practices in the four countries and the taxonomic specialists Tim Adriaens, Frank Burger, Rafaël De Cock, Jaan Luig and Alain Pauly for insect determination.

The GREENVEINS project was funded by the Energy, Environment and Sustainable Development Programme (FP5) of the European Commission (contract number EVK2-CT-2000-00082).

CHAPITRE IV

INFLUENCE DE LA STRUCTURE DU PAYSAGE ET DES PRATIQUES AGRICOLES SUR LES COMMUNAUTÉS D'INSECTES POLLINISATEURS : RÔLE DU COLZA ET DES ÉLÉMENTS SEMI-NATURELS

I - INTRODUCTION GÉNÉRALE DU CHAPITRE IV

La composition d'une communauté végétale ou animale dépend de facteurs environnementaux, biotiques et abiotiques, interagissant à différentes échelles spatiales et temporelles. Elle est ainsi liée à des facteurs régionaux (les conditions pédo-climatiques, l'histoire de la région), paysagers (les habitats présents et leur organisation spatiale) et locaux (la qualité des habitats en terme de ressources offertes, de microclimat, ainsi que les interactions biotiques telles que la prédation ou la compétition entre espèces). A ces différentes échelles spatiales correspondent différentes échelles temporelles. Selon la théorie de la hiérarchie (Allen & Star 1982, O'Neill et al. 1986, Allen et al. 1987), les échelles d'espace et de temps sont corrélées. Par exemple, l'aire de répartition d'une espèce (échelle régionale) est généralement stable sur une période longue car elle est liée à des processus géologiques et climatiques se déroulant eux-mêmes sur le temps long. A l'opposé, la présence d'une espèce en un lieu donné (micro-habitat) peut dépendre de facteurs qui varient sur des temps très courts, tels que la disponibilité en ressources alimentaires, la présence de prédateurs ou les conditions météorologiques.

La pollinisation par voie animale est un processus essentiel au fonctionnement des écosystèmes. C'est aussi dans de nombreuses régions du monde la garantie d'une production agricole abondante et de qualité. Les abeilles (Hymenoptera Apoidae), et dans une moindre mesure les syrphes (Diptera Syrphidae), sont considérés comme les principaux pollinisateurs dans le monde. Il apparaît essentiel de mieux comprendre les déterminants de leur diversité et de leur abondance afin d'assurer la conservation de leurs populations et le maintien du service de pollinisation.

Les abeilles étant typiquement des insectes de milieux ouverts et chauds, elles connaissent leurs plus grandes diversités et densités dans les régions du globe au climat de type méditerranéen (Michener 2007). A l'échelle du paysage, les abeilles dépendent de la présence d'habitats semi-naturels qui leur fournissent les ressources nécessaires (ressources florales, sites de nidification) (Steffan-Dewenter et al. 2002). Les cultures entomophiles peuvent également fournir du nectar et du pollen en quantités importantes (Westphal et al. 2003). A l'échelle locale, la composition des communautés dépend de la diversité et de l'abondance des fleurs (voir par exemple Holzschuh et al. 2007), mais aussi de la présence de micro-habitats favorables à la nidification (les connaissances demeurent limitées sur cette question, Kremen et al. 2007, Carré 2008) ou de conditions microclimatiques (Szabo & Smith 1972, Lundberg 1980, Szabo 1980, Vicens & Bosch 2000, Hirao et al. 2006).

De la même façon, la composition des communautés de syrphes est liée à des facteurs régionaux, paysagers et locaux. Les différences majeures par rapport aux abeilles résident dans le fait que (1) le butinage des adultes est moins intensif car ils n'ont pas besoin de constituer de réserves de nectar et de pollen pour leurs larves (Sjödin et al. 2008) ; (2) les larves présentent des régimes alimentaires très variés (phytophages, microphages, zoophages) ; (3) les syrphes sont de façon générale associés à une plus grande diversité d'habitats et de micro-habitats (milieux forestiers, aquatiques, prairiaux, …) (Speight et al. 2008).

Notre objectif est de déterminer les facteurs influençant la richesse spécifique (nombre d'espèces), l'abondance (nombre d'individus) et la composition des communautés d'abeilles et de syrphes dans les paysages agricoles. Nous avons analysé les communautés de ces deux groupes d'insectes pollinisateurs dans trois paysages agricoles situés dans le quart nord-ouest de la France. Ces paysages (ou « sites ») diffèrent par :

- leur localisation géographique : deux sites sont situés en Bretagne, dans une région de climat océanique, sur socle granitique ; le troisième site est localisé en région Centre, où l'ensoleillement est plus important et la roche-mère calcaire ;
- le contexte paysager : il s'agit dans les trois cas de paysages fortement dominés par l'activité agricole. Cependant, le type de productions et l'organisation des paysages diffèrent entre les trois paysages. Les deux sites bretons sont des sites bocagers de polyculture-élevage. Ils se distinguent par la densité du réseau de haies (79 mètres de haies par hectare dans le plus

bocager contre 45 m/ha dans le second[19]), ainsi que par la part des prairies et des cultures dans la mosaïque agricole (l'un des sites est constitué de 28,3 % de cultures (maïs et blé principalement) et 48,9 % de prairies ; le second de 49,9 % de cultures et 31,2 % de prairies[20]). Le site en région Centre est situé une zone de grandes cultures. Près de 85 % de la surface totale du site est occupée par les cultures (maïs, blé, colza). Il s'agit d'un openfield, c'est-à-dire d'un paysage où les haies sont quasi-absentes (1,4 m/ha).

- les cultures en place : pour les insectes pollinisateurs, il est important de distinguer les cultures entomophiles des autres cultures, type céréales. Ces dernières n'apportent aux abeilles ni ressources alimentaires (les herbicides réduisant fortement les fleurs sauvages au sein des parcelles) ni sites de nidification (les pratiques culturales comme le labour compromettant fortement la survie des larves). Pour les syrphes, en revanche, les céréales peuvent avoir une influence sur la présence des espèces zoophages du fait des proies qu'elles peuvent offrir (pucerons principalement). Les cultures entomophiles sont des sources de nectar et de pollen, qui, selon la morphologie de la fleur et la phénologie de la culture, peuvent être visitées par une grande diversité d'espèces d'abeilles ou de syrphes. Le colza est une culture entomophile cultivée dans les trois sites. Dans les sites bretons, il s'agit d'une culture minoritaire. Seules quelques parcelles disséminées dans la mosaïque agricole sont semées en colza chaque année (le colza représente 1,9 % de la surface de chacun des sites). Dans le site d'openfield, il est cultivé sur de plus grandes surfaces (10,5 % de la surface totale du site). De plus, ce dernier site est concerné par la présence d'une seconde culture entomophile, le tournesol, qui fleurit en été une fois le colza fané.

Dans ce chapitre, nous abordons la question de l'influence des facteurs environnementaux sur les communautés d'abeilles et de syrphes à travers trois problématiques.

Dans un premier temps, nous nous plaçons au niveau du site d'étude. Notre objectif est de déterminer si les communautés d'abeilles et de syrphes diffèrent entre nos trois sites d'étude. Les insectes pollinisateurs sont-ils plus ou moins abondants selon les sites ? La richesse spécifique varie-t-elle ? Enfin, les communautés sont-elles constituées des mêmes espèces dans les trois sites ? Si non, la prise en compte de certains traits biologiques peut-elle permettre d'expliquer les différences dans les compositions spécifiques ? **(Partie A)**

Dans un deuxième temps, nous avons cherché à préciser le rôle du colza. Quel rôle cette culture entomophile joue-t-elle au moment de sa floraison sur la structuration spatiale des communautés de pollinisateurs ? Quel est le degré d'utilisation de cette ressource par les insectes pollinisateurs présents sur les sites ? En particulier quelle part des espèces d'abeilles et de syrphes présentes sur les sites utilisent cette ressource ? **(Partie B)**

Dans un troisième temps, nous nous plaçons « à l'intérieur des sites » et prenons en compte l'environnement local et paysager de l'ensemble des points d'échantillonnage. Nous souhaitons étudier les déterminants de l'abondance, de la richesse spécifique et de la composition des communautés d'abeilles solitaires à l'échelle du paysage et à l'échelle locale. La quantité des habitats semi-naturels joue-t-elle un rôle ? Est-ce que certains habitats ont une influence majeure ? L'influence du paysage sur les abeilles solitaires est-elle semblable au sein des trois sites ? Par ailleurs, quel est le rôle, à l'échelle locale, de la diversité de la flore et de la quantité effective de ressources ? Cette partie se focalise sur les abeilles solitaires car c'est le groupe de pollinisateurs le plus efficacement échantillonné, ce qui justifie que nous approfondissions notre analyse pour ces espèces. **(Partie C)**

[19] Il s'agit des données issues du relevé des haies effectué en 2006 sur la zone-atelier de Pleine-Fougères. Nous considérons les évolutions dans le linéaire de haies susceptibles d'avoir eu lieu sur le temps de la thèse comme négligeables.

[20] Nous donnons ici les proportions (% de la surface totale des sites) pour l'année 2007 (cf. tableau IV.1). Les ordres de grandeur sont semblables pour l'année 2008.

II - MATÉRIEL ET MÉTHODES : DONNÉES GÉNÉRALES

Nous présentons ci-dessous les données générales relatives aux sites d'étude et aux données biologiques dont il est question dans ce chapitre IV. On se reportera à la partie « Méthodes et sites d'étude » (chapitre II du manuscrit) pour une description détaillée des sites et des méthodes d'acquisition de données.

Les méthodes d'analyse ne sont pas présentées ci-dessous, elles seront présentées au début de chacune des trois parties de ce chapitre.

II.1 - Sites d'étude

Le tableau IV.1 rappelle les caractéristiques générales des trois sites d'étude. On trouvera au chapitre II des informations détaillées et des cartographies.

Tableau IV.1. Caractéristiques générales des trois sites d'étude.

Nom du site et abbréviation	Pleine-Fougères Sud « PFS »	Pleine-Fougères Nord « PFN »	Selommes « SEL »
Localisation	Bretagne, Ille-et-Vilaine (35)	Bretagne, Ille-et-Vilaine (35)	Centre, Loir-et-Cher (41)
Climat	Océanique	Océanique	Océanique dégradé
Géologie	Socle granitique, Schiste	Socle granitique, Schiste	Roche-mère calcaire
Densité du bocage	Bocage dense	Bocage remembré	Haies quasi-absentes
Productions agricoles	Elevage bovin laitier Blé, maïs	Elevage bovin laitier Blé, maïs	Grandes cultures : blé, maïs, colza, tournesol
Cultures entomophiles	Colza (peu)	Colza (peu)	Colza et tournesol (important)
Superficie du site (km²)	25	25	46
Composition du paysage (% de la surface totale du site en 2007)			
Cultures	26,4	48,0	74,3
Colza	1,9	1,9	10,5
Prairies	48,9	31,2	1,5
Jachère	0,5	0,7	2,3
Bois	14,2	6,0	5,7
Eau	0,3	0,6	0,2
Route	2,9	3,8	1,4
Chemin	1,0	0,7	1,1
Voie ferrée	0	0,4	0,1
Bâti	3,9	6,6	2,8
Structure du paysage			
Haies (m/ha)	79	45	1,4
Surface moyenne des parcelles en prairie (ha)	0,8	0,8	0,4
Surface moyenne des parcelles en culture (ha)	1,7	2,7	4,4

L'annexe IV.11 présente les conditions météorologiques des sites d'étude (données de Rennes Saint-Jacques pour PFS et PFN et d'Orléans pour SEL).

II.2 - Données relatives aux abeilles et aux syrphes

II.2.1 - Échantillonnage des insectes

En 2007, 10 bordures de parcelles de colza et 20 bordures de parcelles « non-colza » ont été choisies aléatoirement dans chaque site. En 2008, nous avons travaillé sur 10 bordures « colza » et 10 ou 12 bordures « non-colza » (12 à PFS et PFN, 10 à SEL). Les bordures échantillonnées en 2008 ne

sont pas les mêmes que celles échantillonnées en 2007, notamment du fait que le colza ne se cultive jamais deux années consécutives sur une même parcelle.

En 2007, les insectes ont été collectés à l'aide de coupelles colorées (une jaune, une bleue et une blanche sur chaque bordure) et lors de transects de 20 minutes durant lesquels les insectes étaient capturés au filet. Les deux méthodes sont complémentaires. En particulier, les captures au filet permettent de révéler la présence des bourdons, qui en revanche sont sous-échantillonnés par les coupelles (Westphal et al. 2008). En 2008, les insectes ont été collectés uniquement par coupelles colorées. Les bourdons ne sont par conséquent pas pris en compte pour cette seconde année.

Lors des deux années, les insectes ont été capturés au moment de la floraison du colza (entre mi-avril et début mai) au cours de trois sessions. Une session correspond à 24 heures d'exposition des coupelles colorées, associées à 20 minutes de capture au filet dans le cas de l'année 2007 uniquement.

Les individus ont été préparés selon les techniques entomologiques usuelles puis identifiés à l'espèce.

II.2.2 - Traits biologiques des abeilles et des syrphes

Les données biologiques sur les espèces d'abeilles ont été obtenues auprès de Stuart P. M. Roberts de l'université de Reading en Angleterre, qui a créé une base de données synthétisant les connaissances actuelles sur les abeilles, dans le cadre du programme de recherche Alarm[21]. Ces données portent sur :

- des caractéristiques morphologiques : la distance intertégulaire (qui détermine les capacités de vol) et la longueur de la langue (dont dépend l'accessibilité au pollen et au nectar selon les différentes morphologies florales) ;
- des caractéristiques écologiques : mode de nidification, type de régime alimentaire (spécialisation éventuelle pour certaines espèces végétales), phénologie, voltinisme (nombre de générations par an).

Les données biologiques sur les syrphes sont issues de Syrph the Net, qui est une base de données régulièrement mise à jour et obtenue par simple demande auprès de ses auteurs. Nous avons utilisé ici la version 2008 (Speight et al. 2008). Nous avons recensé pour chaque espèce les données relatives au régime alimentaire des larves et des adultes, au cycle de vie (voltinisme, période de vol, durée du développement larvaire), au comportement migratoire de l'espèce, à la résistance de la larve à l'inondation. Le type de régime alimentaire des larves est apparu comme le trait le plus pertinent pour expliquer les variations observées entre sites dans la composition des communautés.

II.3 - Données relatives à la flore des bordures de champ

En 2008, des relevés floristiques ont été effectués sur chacune des bordures concernées par l'échantillonnage des insectes pollinisateurs, le long d'un transect de 25 m (12 m de part et d'autre de la coupelle colorée centrale). Ces relevés ont été réalisés en avril, à la même période que les captures d'insectes pollinisateurs.

Pour chaque bordure, on dispose de deux informations :

- la liste exhaustive des plantes à fleurs (angiospermes) présentes le long du transect ;
- l'abondance relative (indice de recouvrement de Braun-Blanquet) des espèces de plantes à fleurs dans cinq quadrats de 1 × 1 m² positionnés aléatoirement le long du transect.

Pour chaque espèce de plante, il a été indiqué si elle était fleurie au moment du relevé.

[21] ALARM (GOCE-CT-2003-506675) Assessing LArge-scale environmental Risks for biodiversity with tested Methods ; www.alarmproject.net ; Settele et al. 2005.

Les bases de données Baseflor[22] et Tela Botanica[23] nous ont permis de connaître le mode de pollinisation de chaque espèce répertoriée. Nous avons alors déterminé pour chaque bordure :

- la richesse spécifique totale (ensemble des plantes à fleurs) ;
- la richesse spécifique des plantes à pollinisation entomophile (les plantes apportant potentiellement du nectar et du pollen aux abeilles et aux syrphes) ;
- la richesse spécifique des plantes à pollinisation entomophile fleuries au moment des relevés (les plantes fournissant nectar et pollen au moment de la capture des insectes).
- la quantité de ressources disponible : à partir des données de recouvrement dans les quadrats, nous avons calculé une estimation de l'abondance de nectar et pollen sur la bordure au moment des relevés. Cette variable « Quantité de ressources » a été calculée en sommant pour chaque bordure les recouvrements des espèces à pollinisation entomophile fleuries au moment des relevés. De façon arbitraire, nous avons attribué à l'indice ε (un ou quelques individus, cf. chapitre II de la partie IV) la valeur 0,1.

Les trois variables relatives à la richesse spécifique sont fortement corrélées (R Spearman > 0,75). La variable « Quantité de ressources » est corrélée avec la richesse spécifique en plantes à pollinisation entomophile fleuries au moment des relevés (R Spearman > 0,6).

[22] http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm#INDEXFLORE
[23] http://www.tela-botanica.org/page:eflore

PARTIE A - COMPARAISON DES COMMUNAUTÉS D'ABEILLES ET DE SYRPHES DES TROIS SITES D'ÉTUDE

I - PROBLÉMATIQUE

Notre objectif est ici de déterminer si les communautés d'abeilles et de syrphes diffèrent entre nos trois sites d'étude, du point de vue de la richesse spécifique et de l'abondance, mais également de la composition générique et spécifique. Nos données ont été récoltées au cours de deux années d'échantillonnage (2007 et 2008) que nous analysons séparément car les méthodes de capture ne sont pas identiques (cf. *supra*).

Les deux sites PFS et PFN sont très proches géographiquement. On peut donc supposer qu'ils partagent un pool commun d'espèces. Les différences qui pourront être observées entre les communautés ne seront donc pas d'ordre biogéographique, mais bien liées à la qualité du paysage pour les espèces. Notre hypothèse est que PFS est de ces deux sites celui qui est le plus favorable aux abeilles et aux syrphes car l'agriculture y est moins intensive (Herzog et al. 2006) et les habitats semi-naturels (prairies, haies) plus présents qu'à PFN.

Le site de SEL cumule le fait d'être localisé dans une région distante de 250 km des deux premiers sites et de présenter un paysage et un type d'agriculture radicalement différents. Les éléments semi-naturels y sont peu présents, mais les cultures entomophiles occupent de plus grandes surfaces. Il semble difficile de présager de la composition des communautés d'abeilles et de syrphes à SEL par rapport à PF. La faible présence d'habitats semi-naturels laisse penser que le paysage est peu favorable aux abeilles. Mais quel peut-être le rôle des cultures entomophiles ? Et avant tout, existe-t-il des facteurs biogéographiques qui conduiraient, au départ les sites de PF et SEL à posséder des faunes différentes ? La répartition des syrphes et *a fortiori* des abeilles étant très peu connue en France, il n'est pas possible de répondre à cette dernière question en amont.

Parallèlement à notre comparaison des communautés d'insectes pollinisateurs, nous analyserons les relevés floristiques pour déterminer si, entre les trois sites, la qualité des bordures de parcelles échantillonnées varie.

II - ANALYSES

Comme nous l'avons expliqué précédemment, les abeilles et les syrphes possèdent des traits biologiques bien différents. Nous avons donc étudié séparément ces deux groupes. Nous considérons les jeux de données suivants :

- données 2007 « coupelles + filet » pour les abeilles sauvages (abeilles solitaires + bourdons) (30 bordures dans chaque site),
- données 2007 « coupelles + filet » pour les syrphes (30 bordures dans chaque site),
- données 2008 « coupelles » pour les abeilles solitaires (22 bordures à PFS et PFN et 20 bordures à SEL),
- données 2008 « coupelles » pour les syrphes (22 bordures à PFS et PFN et 20 bordures à SEL).

L'abeille domestique (*Apis mellifera*) n'est pas prise en compte dans ce chapitre, car son abondance en un endroit donné dépend autant, sinon plus, de l'activité apicole que de la qualité du milieu. Les captures de cette espèce ont été relativement peu abondantes (63 individus en 2007, 8 individus en 2008, tous sites confondus).

Pour chacune des deux années, nous avons comparé la moyenne de la richesse spécifique (nombre d'espèces) et de l'abondance (nombre d'individus) par bordure des trois sites PFS, PFN et SEL. Les tests de Shapiro-Wilk nous indiquant que les données ne sont pas distribuées normalement, nous avons utilisé le test non-paramétrique de Wilcoxon. Nous avons appliqué la correction de Bonferroni, en abaissant le seuil de significativité à 0,05/3 soit 0,016. Les tableaux de résultats des

tests de Wilcoxon figurent en annexe IV.1 (pour les abeilles) et IV.5 (pour les syrphes) à la fin de ce chapitre. Ces analyses ont été menées sous R (R Development Core Team 2009).

La composition des communautés d'abeilles est analysée à l'aide d'analyses factorielles des correspondances (AFC) menées sur les matrices « points d'échantillonnage × espèces » en considérant les abondances de chaque espèce en chaque point. Afin de limiter l'influence des espèces rares dans l'analyse, seules ont été conservées les espèces possédant une abondance supérieure à deux individus l'année considérée. Pour 2007, le jeu de données résultant comprend alors 1787 individus et 52 espèces d'abeilles (contre 1850 individus et 97 espèces initialement). Pour 2008, le jeu de données résultant comprend 1425 individus et 39 espèces d'abeilles solitaires (contre 1467 individus et 68 espèces initialement).

III - RÉSULTATS

Au total, tous sites confondus, l'ensemble des captures sur les deux années a permis d'échantillonner 3 317 abeilles et 876 syrphes. On dénombre 111 espèces d'abeilles et 29 espèces de syrphes.

III.1 - Abeilles

III.1.1 - Richesse spécifique

En 2007, le nombre total d'espèces d'abeilles est de 58 à PFS, 53 à PFN et 66 à SEL. La richesse spécifique moyenne par bordure est plus faible à PFN que dans les deux autres sites. Elle ne diffère pas entre PFS et SEL (Fig IV.1.a).

En 2008, le nombre total d'espèces capturées est de 43 à PFS, 33 à PFN et 36 à SEL. Les richesses spécifiques moyennes par bordure ne diffèrent pas significativement entre les trois sites (Fig IV.1.b).

Au total, en considérant les deux années d'échantillonnage, le nombre d'espèces détectées est de 68 à PFS, 60 à PFN et 74 à SEL (Tableau IV.2).

Tableau IV.2. Richesse spécifique des abeilles dans les trois sites d'étude en 2007 et 2008.

En 2007, les abeilles ont été capturées à l'aide de coupelles colorées et au filet, sur 30 bordures dans chaque site. Les bourdons (6 espèces) sont pris en compte. En 2008, les abeilles ont été capturées à l'aide de coupelles colorées uniquement, sur 22 bordures à PFS et PFN et 20 bordures à SEL. Les bourdons ne sont pas pris en compte. Les moyennes sont indiquées avec leur erreur standard.

	Richesse spécifique totale			Richesse spécifique moyenne par bordure					
				2007			2008		
	2007	2008	2007 + 2008	Moy ± E.S.	Min	Max	Moy ± E.S.	Min	Max
PFS	58	43	68	**9.5** ± 0.6	3	18	**10.6** ± 1.1	3	27
PFN	53	33	60	**6.9** ± 0.6	3	13	**7.8** ± 0.6	3	12
SEL	66	36	74	**11.0** ± 0.8	3	25	**8.5** ± 0.7	3	15
Total	97	68	111						

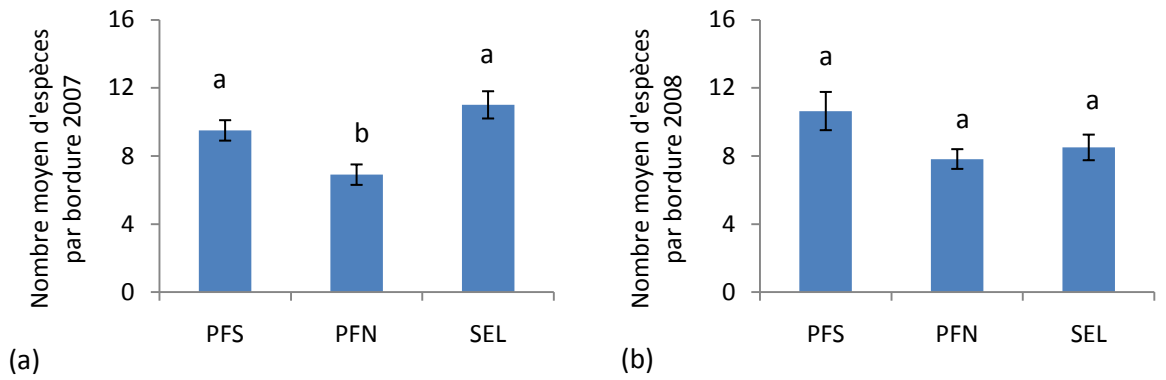


Fig. IV.1. Richesse spécifique moyenne d'abeilles par bordure dans chaque site en 2007 (a) et 2008 (b). Les barres représentent l'erreur standard. Se référer à l'annexe IV.1 pour les résultats des tests de Wilcoxon.

III.1.2 - Abondance

En 2007, le nombre total d'abeilles capturées est de 502 à PFS, 466 à PFN, 882 à SEL. L'abondance moyenne par bordure est plus élevée à SEL que dans les deux sites de PF. Il n'y a pas de différence significative entre l'abondance moyenne à PFS et PFN (Fig IV.2.a).

En 2008, le nombre total d'abeilles capturées est de 645 à PFS, 476 à PFN et 346 à SEL (22 bordures à PFS et PFN, 20 à SEL). Les abondances moyennes par bordure ne diffèrent pas significativement entre les trois sites (Fig IV.2.b).

Tableau IV.3. Abondance des abeilles dans les trois sites d'étude en 2007 et 2008.

En 2007, les abeilles ont été capturées à l'aide de coupelles colorées et au filet, sur 30 bordures dans chaque site. Les bourdons (6 espèces) sont pris en compte. En 2008, les abeilles ont été capturées à l'aide de coupelles colorées uniquement, sur 22 bordures à PFS et PFN et 20 bordures à SEL. Les bourdons ne sont pas pris en compte. Les moyennes sont indiquées avec leur erreur standard.

	Abondance totale			Abondance moyenne par bordure					
				2007			2008		
	2007	2008	2007 + 2008	Moy ± E.S.	Min	Max	Moy ± E.S.	Min	Max
PFS	502	645	1147	**16.7** ± 1.7	4	41	**29.3** ± 5.4	3	87
PFN	466	476	942	**15.5** ± 2.5	3	62	**21.6** ± 4.0	3	72
SEL	882	346	1228	**29.4** ± 3.0	4	70	**17.3** ± 2.2	3	38
Total	1850	1467	3317						

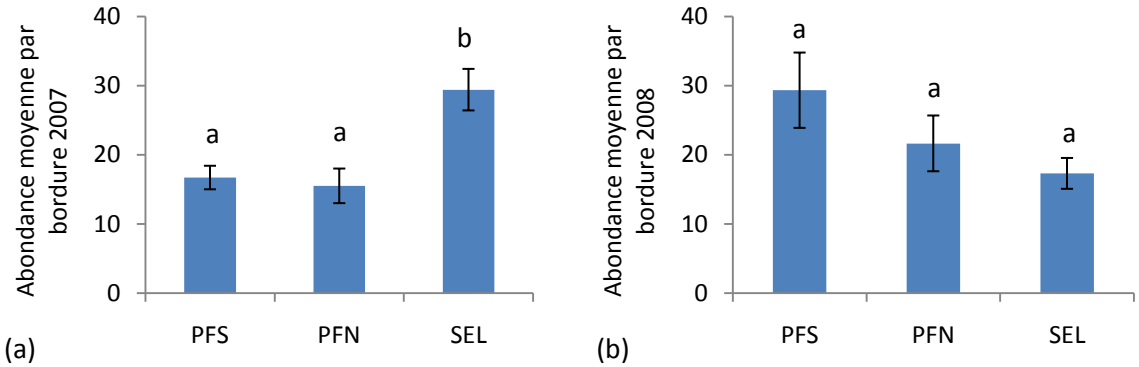


Fig. IV.2. Abondance moyenne d'abeilles par bordure dans chaque site en 2007 (a) et 2008 (b). Les barres représentent l'erreur standard. Se référer à l'annexe IV.1 pour les résultats des tests de Wilcoxon.

III.1.3 - Composition des communautés

III.1.3.a - Composition générique

Les abeilles capturées appartiennent à 13 genres différents, mais la majorité d'entre eux présente de très faibles effectifs. Nous les avons regroupés sous le terme « genres rares ». Il s'agit des genres *Anthophora*, *Ceratina*, *Dufourea*, *Eucera*, *Melecta*, *Osmia*, *Sphecodes* et *Xylocopa*. Nous comparons ici les abondances relatives des cinq genres les plus abondants. Nous avons regroupé ensemble les espèces des genres *Halictus* et *Lasioglossum* car il s'agit de deux genres proches (cf. *infra*).

La proportion d'*Halictus* et *Lasioglossum* spp. tend à être plus forte à SEL. Cette différence est particulièrement marquée en 2008 (5,0 % à PFS et à PFN contre 32,4 % à SEL) (fig. IV.3).

Les proportions d'*Andrena* et de *Nomada* tendent à être plus élevées à PFS et PFN.

Seule l'année 2007 permet de comparer la proportion de *Bombus*. Celle-ci est plus élevée à PFS et PFN (8,1 et 10,3 %) qu'à SEL (2,1 %).

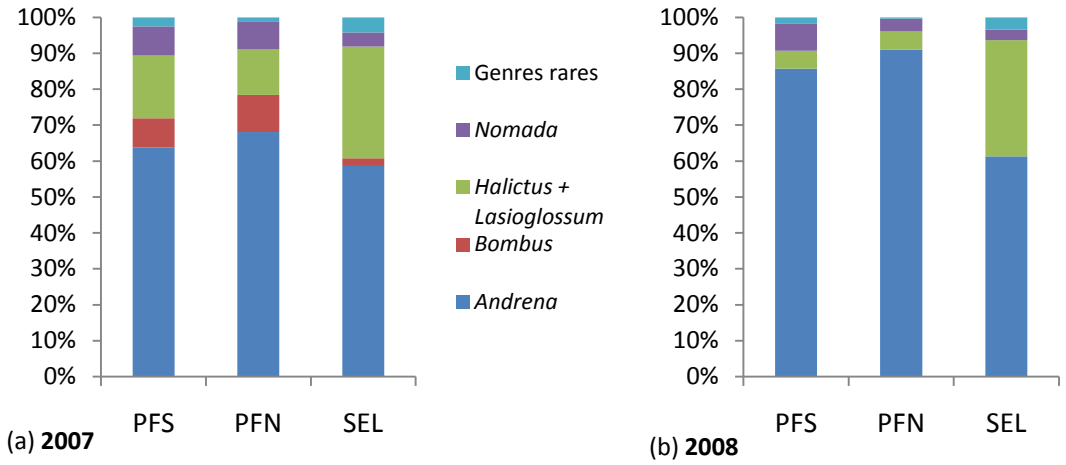


Fig. IV.3. Proportion de l'abondance de chaque genre ou groupe de genres en 2007 (a) et 2008 (b).

III.1.3.b - Composition spécifique

Les annexes IV.2 et IV.3 situées à la fin de ce chapitre donnent l'effectif de chaque espèce dans chaque site pour chacun des deux années.

Dans chacun des trois sites, chacune des deux années, les communautés d'abeilles sont dominées par quelques espèces abondantes (2 ou 3 espèces qui ont une abondance relative supérieure à 10 %), tandis que la grande majorité des espèces est présente en très faible effectif (Fig. IV.4 et IV.5). A titre indicatif, dans chaque site, chaque année, la proportion des espèces dont l'abondance n'excède pas trois individus est environ de 50 % (cette proportion varie de 50 à 60 % selon le site et l'année). Cela est particulièrement marqué à SEL en 2007, où l'espèce la plus abondante, *Andrena flavipes*, représente 34 % de l'abondance totale (Fig. IV.4).

Dans tous les cas, ce sont des espèces du genre *Andrena* qui sont les plus abondantes, en particulier *Andrena flavipes* et *Andrena cineraria* dans les trois sites, *Andrena haemorrhoa* à PFS et PFN, et *Andrena nigroaenea*, surtout à SEL (Fig. IV.4 et IV.5). A SEL, une espèce du genre *Lasioglossum* présente une abondance supérieure à 5 % chacune des deux années, ce qui n'est pas le cas à PFS et PFN.

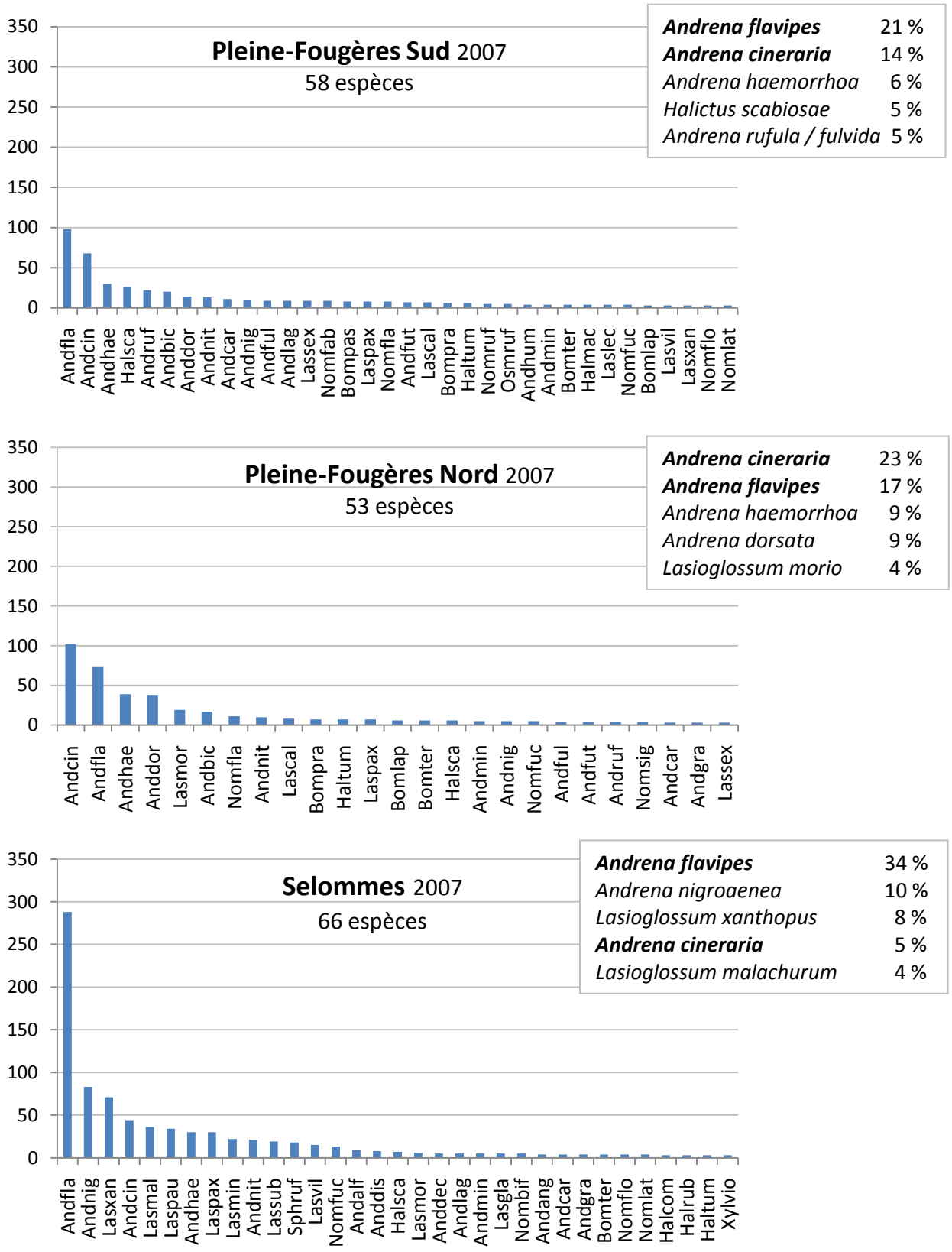


Fig. IV.4. Diagramme rang-espèces des abeilles de chaque site en 2007. Seules sont représentées les espèces ayant une abondance supérieure à 2 individus. Nombre d'espèces ayant une abondance d'un ou deux individus : 24 pour PFS, 28 pour PFN, 33 pour SEL. En encadré : proportion de l'abondance des cinq espèces plus abondantes de chaque site. (Voir la signification des codes espèces en Annexe IV.2).

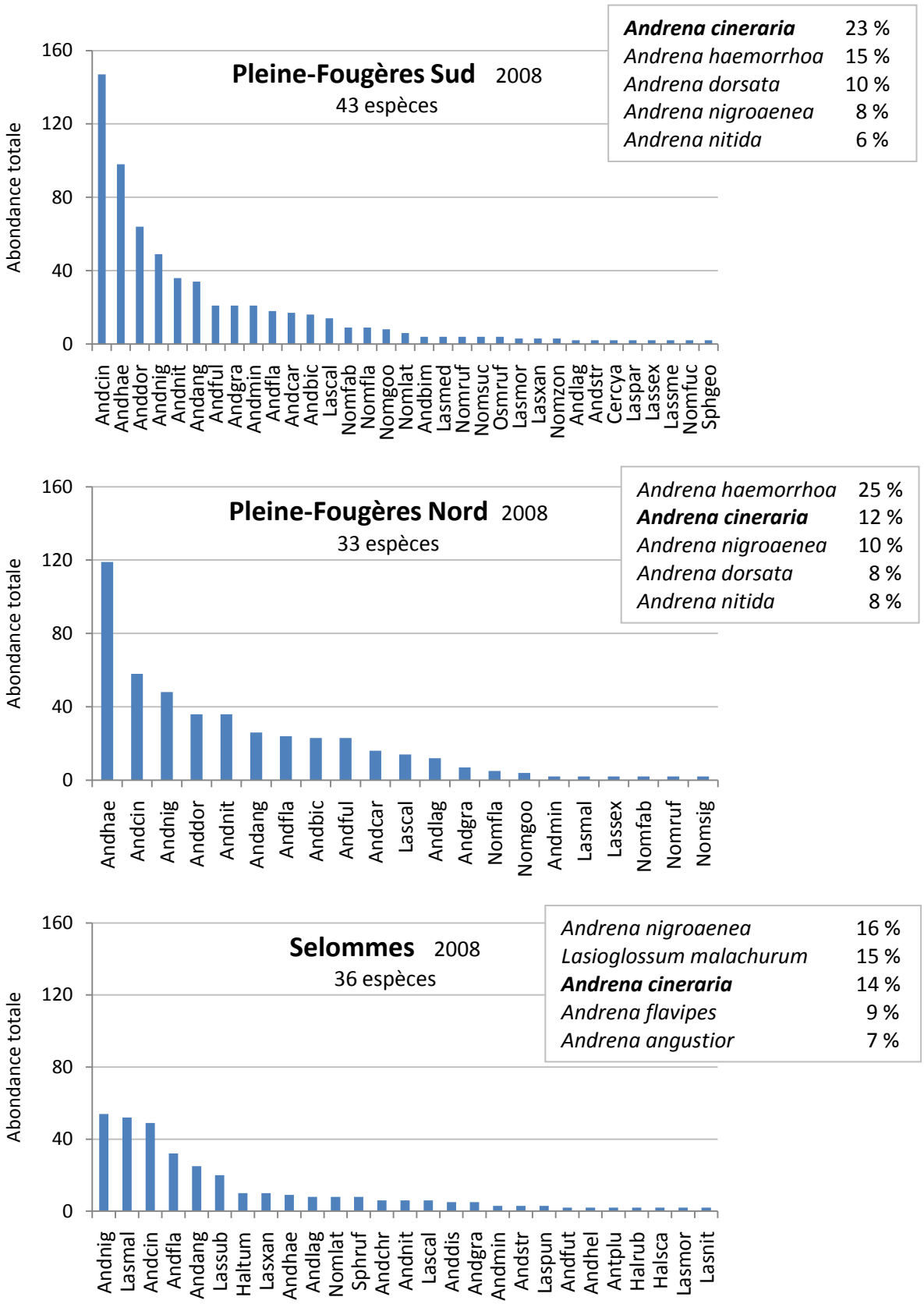


Fig. IV.5. Diagramme rang-espèces des abeilles de chaque site en 2008. Seules sont représentées les espèces ayant une abondance supérieure à 1 individu. Nombre de singletons : 12 pour PFS, 13 pour PFN, 9 pour SEL. En encadré : proportion de l'abondance des cinq espèces plus abondantes de chaque site. (Voir la signification des codes espèces en Annexe IV.3).

NB : l'axe des ordonnées n'est pas le même que pour les diagrammes de 2007, où le maximum était de 350.

Les résultats des AFC menées sur les données de 2007 et 2008 sont représentés figures IV.6 et IV.7. Pour les données abeilles de 2007, les deux premiers axes expliquent 17,1 % de l'inertie (9,2 % pour le premier, 7,9 % pour le second). Pour les données abeilles solitaires de 2008, les deux premiers axes expliquent 24,6 % de l'inertie (14,9 % pour le premier, 9.7 % pour le second).

Ces représentations graphiques mettent en évidence :

- une opposition le long de l'axe 1 entre les points de SEL et les points de PFS et PFN ;
- un regroupement net des points de SEL, tandis que les points de PFS et PFN sont enchevêtrés et davantage dispersés sur le plan factoriel ;
- une association de certaines espèces d'Halictidae avec les sites de SEL, tandis que les *Andrena* et *Nomada* sont majoritairement associées aux sites de PFS et PFN.

D'un point de vue écologique, nous en déduisons donc que la composition spécifique des points d'échantillonnage de SEL diffère de celle des points de PFS et PFN. En revanche, il ne semble pas exister de différence majeure de composition entre les points de PFS et PFN. La composition des points de SEL est plus homogène que celle des points de PFS et PFN. Ceci est particulièrement vrai en 2007.

L'originalité des points de SEL vis-à-vis des points de PF est liée à la présence d'espèces d'Halictidae. Les espèces suivantes sont abondantes à SEL mais rares ou absentes à PFS et PFN :

- en 2007 : *Lasioglossum pauperatum, L. minutissimum, L. xanthopus, L. malachurum, L. subhirtum, Sphecodes ruficrus* ;
- en 2008 : *Lasioglossum malachurum, L. xanthopus, L. subhirtum, Halictus tumulorum*.

L'originalité des points de PF vis-à-vis des points de SEL est liée à la présence d'espèces d'*Andrena* et de leurs cleptoparasites du genre *Nomada*. Les espèces suivantes sont abondantes à PFS et PFN mais rares ou absentes à SEL :

- en 2007 : *Andrena dorsata*, *A. bicolor*, *A. rufula/fulvida* ;
- en 2008 : *Andrena haemorrhoa, A. nitida, A. dorsata, A. fulva, A. bicolor, A. carantonica.*

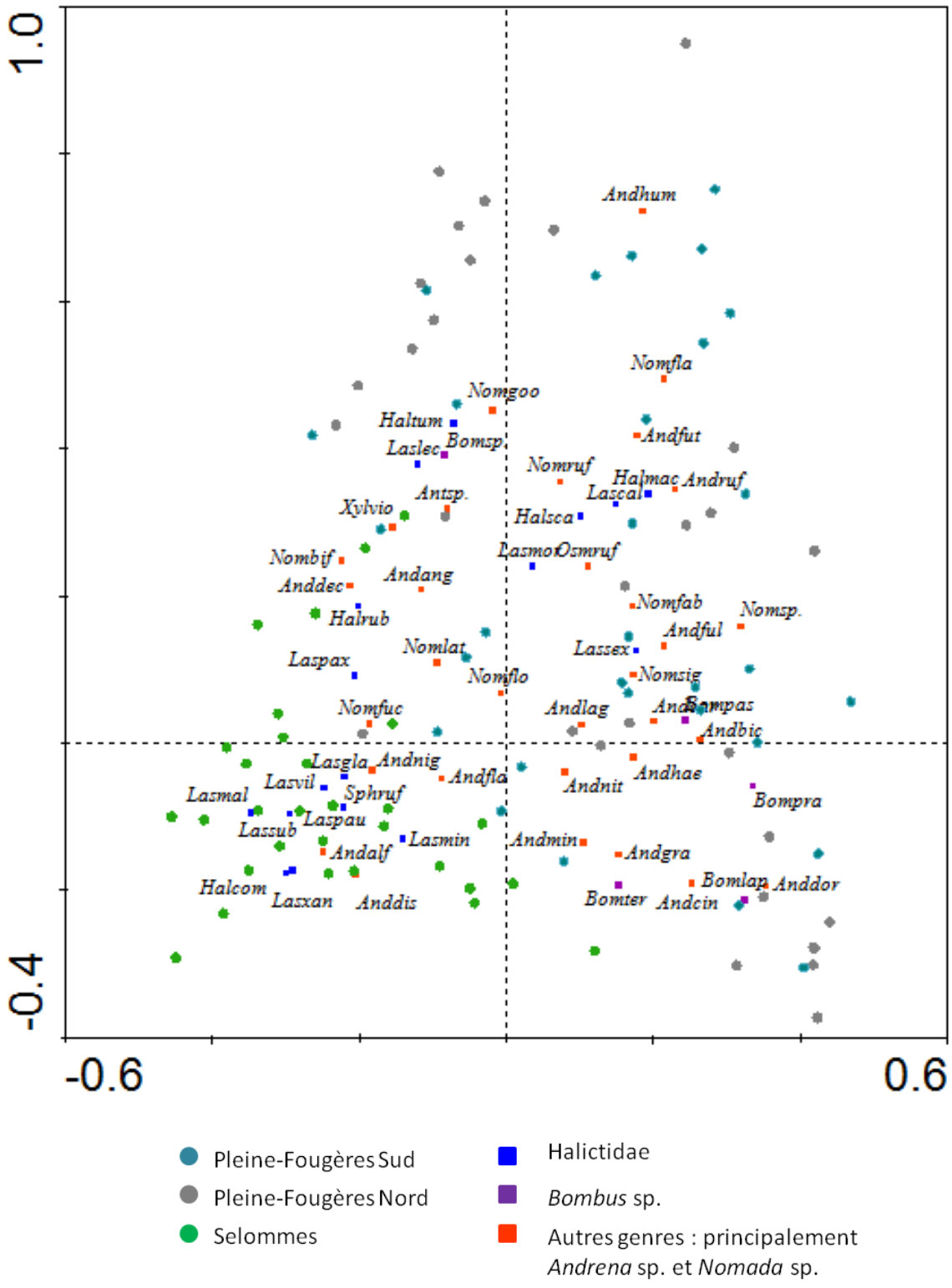


Fig. IV.6. Représentation des points d'échantillonnage et des espèces d'abeilles en 2007 sur les axes 1 et 2 du plan factoriel de l'AFC. Les deux premiers axes expliquent 17,1 % de l'inertie (9,2 % pour le premier, 7,9 % pour le second). L'AFC a été menée sur le tableau d'abondance des espèces en 2007 (90 sites × 52 espèces). Les espèces dont l'abondance est inférieure à trois n'ont pas été prises en compte. Les abeilles ont été capturées par coupelles colorées et au filet. Les bourdons sont pris en compte.

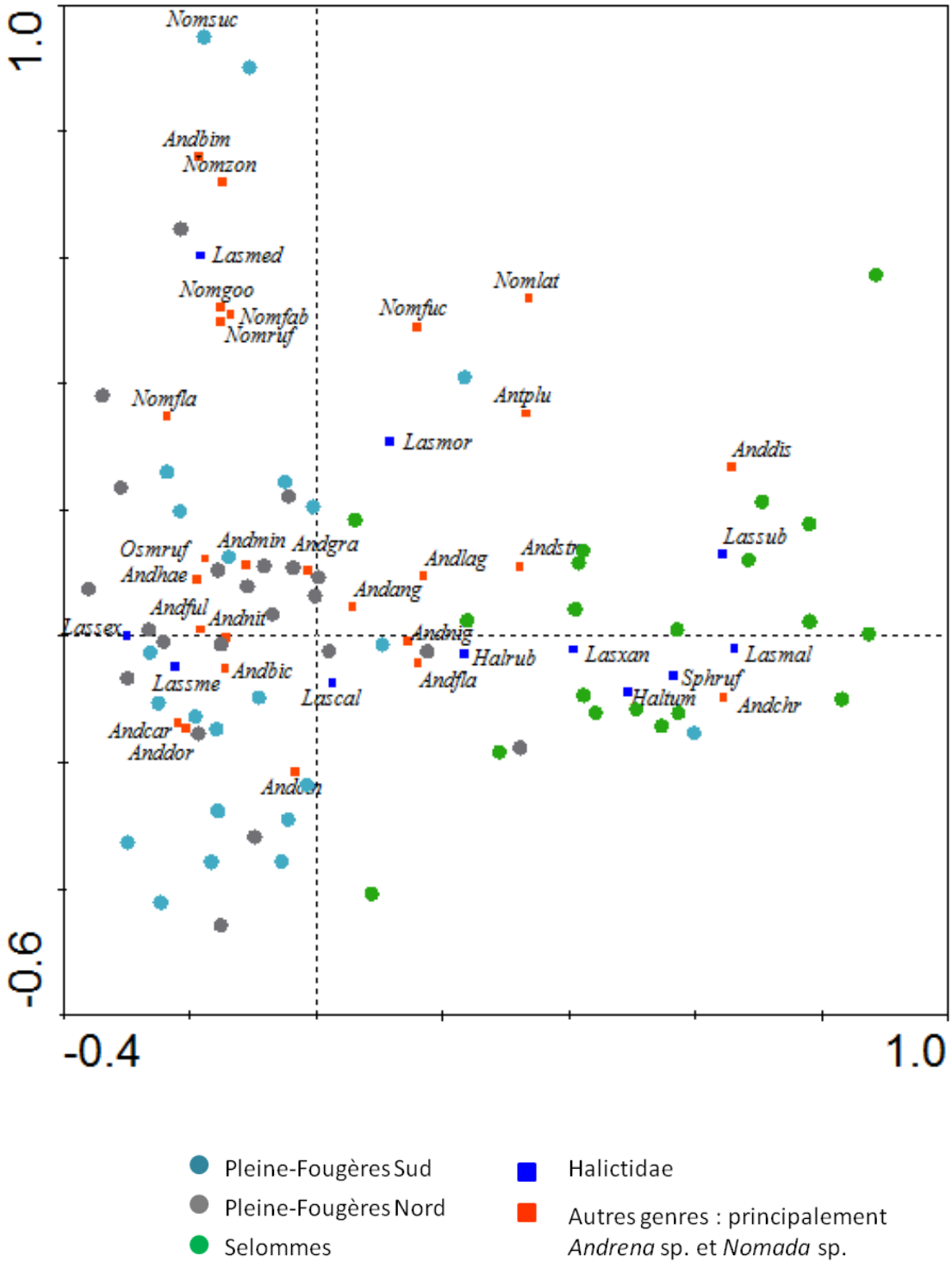


Fig. IV.7. Représentation des points d'échantillonnage et des espèces d'abeilles en 2008 sur les axes 1 et 2 du plan factoriel de l'AFC. Les deux premiers axes expliquent 24,6 % de l'inertie (14,9 % pour le premier, 9.7 % pour le second). L'AFC a été menée sur le tableau d'abondance des espèces en 2008 (64 sites × 39 espèces). Les espèces dont l'abondance est inférieure à trois n'ont pas été prises en compte. Les abeilles ont été capturées par coupelles colorées uniquement. Les bourdons ne sont pas pris en compte.

III.1.3.c - Traits biologiques

Nous présentons les traits biologiques des espèces échantillonnées dans notre étude, d'après les informations fournies par la base de données de S.P.M. Roberts (cf. tableaux détaillés en Annexe IV.4).

- ***Andrena* sp.**

Les espèces du genre *Andrena*, ou andrènes, sont des espèces solitaires à langue courte. Elles creusent leur nid de préférence dans des sols sableux, meubles, ce qui leur vaut le surnom d' « abeilles des sables » (Bellmann 1999). Le degré de spécialisation alimentaire varie au sein de ce genre (Michener 2007). Parmi les espèces capturées ici, deux espèces sont oligolectiques sur Fabaceae (*A. decipiens* et *A. similis*), deux sur Brassicaceae (*A. distinguenda* et *A. lagopus*), deux sur les saules (*Salix* sp.) (*A. clarkella* et *A. praecox*) et une sur Asteraceae (*A. humilis*). L'ensemble de ces espèces oligolectiques ont été capturées en faibles effectifs. Les plus abondantes sont les deux espèces oligolectiques sur Brassicaceae (*A. lagopus*, 16 individus en 2007 et 22 en 2008, bien présente dans les trois sites ; *A. distinguenda*, 9 individus en 2007 et 5 en 2008, présente surtout à SEL).

Chez les andrènes, mâles et femelles émergent au même moment de l'année, entre février et avril. La majorité des espèces sont univoltines. Après la reproduction, la femelle pond puis meurt. Les larves se développent, puis l'adulte émerge au printemps suivant. La durée de la période de vol s'étend de deux à sept mois (cette durée maximale correspondant au cas d'une espèce bivoltine) et dure en moyenne 4,7 mois. Chez les espèces les plus abondantes dans nos sites, *A. cineraria, A. haemorrhoa* et *A. nigroaenea* sont univoltines, émergent en mars ou avril puis disparaissent au début de l'été, tandis que *A. flavipes* est bivoltine (on peut trouver des adultes de mars à octobre).

La distance intertégulaire (DIT) des espèces capturées va de 1,33 à 3,08 mm, pour une moyenne de 2,28 mm. Les quatre espèces les plus abondantes comptent parmi les espèces de relativement grande taille (DIT moyenne de 2,65 mm pour ces quatre espèces).

- ***Bombus* sp.**

Les bourdons sont des espèces sociales. Par rapport aux espèces solitaires à langue courte (*Andrena*, Halictidae…), toutes les espèces de bourdons possèdent une langue longue. Il existe toutefois au sein de ce genre une certaine variabilité dans la longueur de la langue selon les espèces. Aussi, on peut distinguer différentes catégories (espèces à langue (plutôt) courte ou (plutôt) longue, cf. Annexe IV.4 ou paragraphe II.2.7 du chapitre I). Les adultes sont en général actifs du début du printemps jusqu'à l'automne, voire toute l'année (*B. terrestris*). Ce sont de grandes espèces (DIT moyenne de 4,97 mm) polylectiques. Les bourdons ne creusent pas de terrier, ils utilisent des cavités déjà existantes, comme les terriers de petits mammifères, ou s'installent sous des touffes d'herbes, à la surface du sol. Toutes les espèces capturées sont communes, excepté *B. sylvarum* (G. Mahé, *com. pers.*), dont un individu a été capturé à PFN en 2007.

- ***Halictus* et *Lasioglossum* sp.**

Nous présentons en même temps ces deux genres très proches (famille des Halictidae, sous-famille des Halictinae, tribu des Halictini) (Michener 2007), que nous regrouperons sous le terme Halictidae par la suite. Les espèces capturées sont des espèces à langue courte, solitaires ou sociales. Le mode de vie des Halictidae diffère de celui des andrènes. Généralement, ce sont les femelles fécondées qui passent l'hiver. Elles émergent en mars-avril et pondent dans des nids souterrains. Une seconde émergence a donc lieu quelques semaines plus tard. Aussi, les Halictidae sont plus abondants en été qu'au printemps, et chez la plupart des espèces on trouve encore des adultes en activité en septembre-octobre. La durée moyenne de la période de vol est de 6.4 mois. Toutes les espèces capturées sont polylectiques. Ce trait des Halictidae est lié à la durée importante de leur période de vol. Contrairement aux andrènes, les Halictidae nidifient plutôt dans des sols compacts, typiques des chemins par exemple (Bellmann 1999).

Les Halictidae sont légèrement plus petits que les andrènes (DIT moyenne de 1,55 mm, min = 0,73 ; max = 2,44). Les espèces les plus abondantes sont globalement de grande taille (DIT moyenne de 1,81 mm pour *H. scabiosae, L. malachurum, L. pauperatum, L. pauxillum, L. xanthopus*).

- ***Nomada* sp.**

Les espèces du genre *Nomada* sont des espèces à langue longue, cleptoparasites (ou abeilles-coucous). Les adultes pondent dans les nids d'autres espèces d'abeilles, des andrènes principalement, et les larves se nourrissent des réserves de nectar et de pollen accumulées par l'espèce hôte. Les associations espèce(s)-hôte – espèce(s)-parasite demeurent peu connues (Vereecken et al. 2008, Dufrêne, *com. pers.*). La distance intertégulaire moyenne est de 1.75 mm chez les espèces capturées (min = 1,00 ; max = 2,24). Les *Nomada* ont été capturées en petits nombres. Les espèces les plus abondantes, *N. flava, N. fucata*, *N. fabriciana* présentent une abondance totale de respectivement 21, 22 et 13 individus en 2007 et 14, 3 et 11 en 2008.

- ***Sphecodes* sp.**

Les espèces du genre *Sphecodes* sont des espèces à langue courte, cleptoparasites, qui vivent aux dépens d'autres abeilles, des genres *Halictus* et *Lasioglossum* principalement. Une seule espèce est relativement abondante dans notre jeu de données : *S. ruficrus*, présent seulement à Selommes, avec 18 individus en 2007 et 8 en 2008.

III.2 - Syrphes

III.2.1 - Richesse spécifique

En 2007, le nombre total d'espèces de syrphes capturées est de 17 à PFS, 20 à PFN et 10 à SEL. Les richesses spécifiques moyennes par bordure ne diffèrent pas significativement entre les trois sites (Tableau IV.4, Annexe IV.5).

En 2008, le nombre total d'espèces capturées est de 10 à PFS et 12 à PFN. La richesse spécifique moyenne par bordure est plus élevée à PFN qu'à PFS (Tableau IV.4, Annexe IV.5). Aucun syrphe n'a été capturé à SEL.

Au total, en considérant les deux années d'échantillonnage, le nombre d'espèces détectées est de 19 à PFS, 24 à PFN et 10 à SEL.

Tableau IV.4. Richesse spécifique des syrphes dans les trois sites d'étude en 2007 et 2008.

En 2007, les syrphes ont été capturés à l'aide de coupelles colorées et au filet, sur 30 bordures dans chaque site. En 2008, ils ont été capturés à l'aide de coupelles colorées uniquement, sur 22 bordures à PFS et PFN et 20 bordures à SEL. Les moyennes sont indiquées avec leur erreur standard.

	Richesse spécifique totale			Richesse spécifique moyenne par bordure					
				2007			2008		
	2007	2008	2007 + 2008	Moy ± E.S.	Min	Max	Moy ± E.S.	Min	Max
PFS	17	10	19	**2.5** ± 0.3	0	7	**1.9** ± 0.3	1	6
PFN	20	12	24	**1.7** ± 0.2	0	5	**2.9** ± 0.3	0	6
SEL	10	0	10	**1.8** ± 0.2	0	4	**0**	-	-
Total	27	14	29						

III.2.2 - Abondance

En 2007, le nombre total de syrphes capturés est de 177 à PFS, 87 à PFN, 99 à SEL. Les abondances moyennes par bordure ne diffèrent pas significativement entre les trois sites (Tableau IV.5, Annexe IV.5).

En 2008, le nombre total de syrphes capturés est de 288 à PFS, 225 à PFN. Les abondances moyennes par bordure ne diffèrent pas significativement entre ces deux sites (Tableau IV.5, Annexe IV.5). Aucun syrphe n'a été capturé à SEL.

Tableau IV.5. Abondance des syrphes dans les trois sites d'étude en 2007 et 2008.

En 2007, les syrphes ont été capturés à l'aide de coupelles colorées et au filet, sur 30 bordures dans chaque site. En 2008, ils ont été capturés à l'aide de coupelles colorées uniquement, sur 22 bordures à PFS et PFN et 20 bordures à SEL. Les moyennes sont indiquées avec leur erreur standard.

	Abondance totale			Abondance moyenne par bordure					
				2007			2008		
	2007	2008	2007 + 2008	Moy ± E.S.	Min	Max	Moy ± E.S.	Min	Max
PFS	177	288	465	**5.9** ± 1.2	0	23	**13.1** ± 2.0	2	32
PFN	87	225	312	**2.9** ± 0.7	0	18	**10.2** ± 2.3	0	47
SEL	99	0	99	**3.3** ± 0.5	0	10	**0**	-	-
Total	363	513	876						

III.2.3 - Composition des communautés

III.2.3.a - Composition spécifique

Les annexes IV.6 et IV.7 situées à la fin de ce chapitre donnent l'effectif de chaque espèce dans chaque site pour chacun des deux années.

Comme pour les abeilles, les communautés de syrphes sont dominées par quelques espèces très abondantes. Cela est particulièrement marqué à PFS en 2007, à PFS et PFN en 2008, où une espèce, *Rhingia campestris*, représente respectivement 67, 71 et 81 % de l'abondance totale des captures (Fig. IV.8 et IV.9). La composition spécifique diffère de façon importante entre les sites de PF et le site de SEL. Tout d'abord, l'espèce largement majoritaire à PF, *Rhingia campestris*, est absente de SEL. Ensuite, les trois espèces les plus abondantes à SEL en 2007, qui représentent 19, 31 et 39 % de l'abondance totale, sont faiblement représentées à PF (entre 1 et 4 individus).

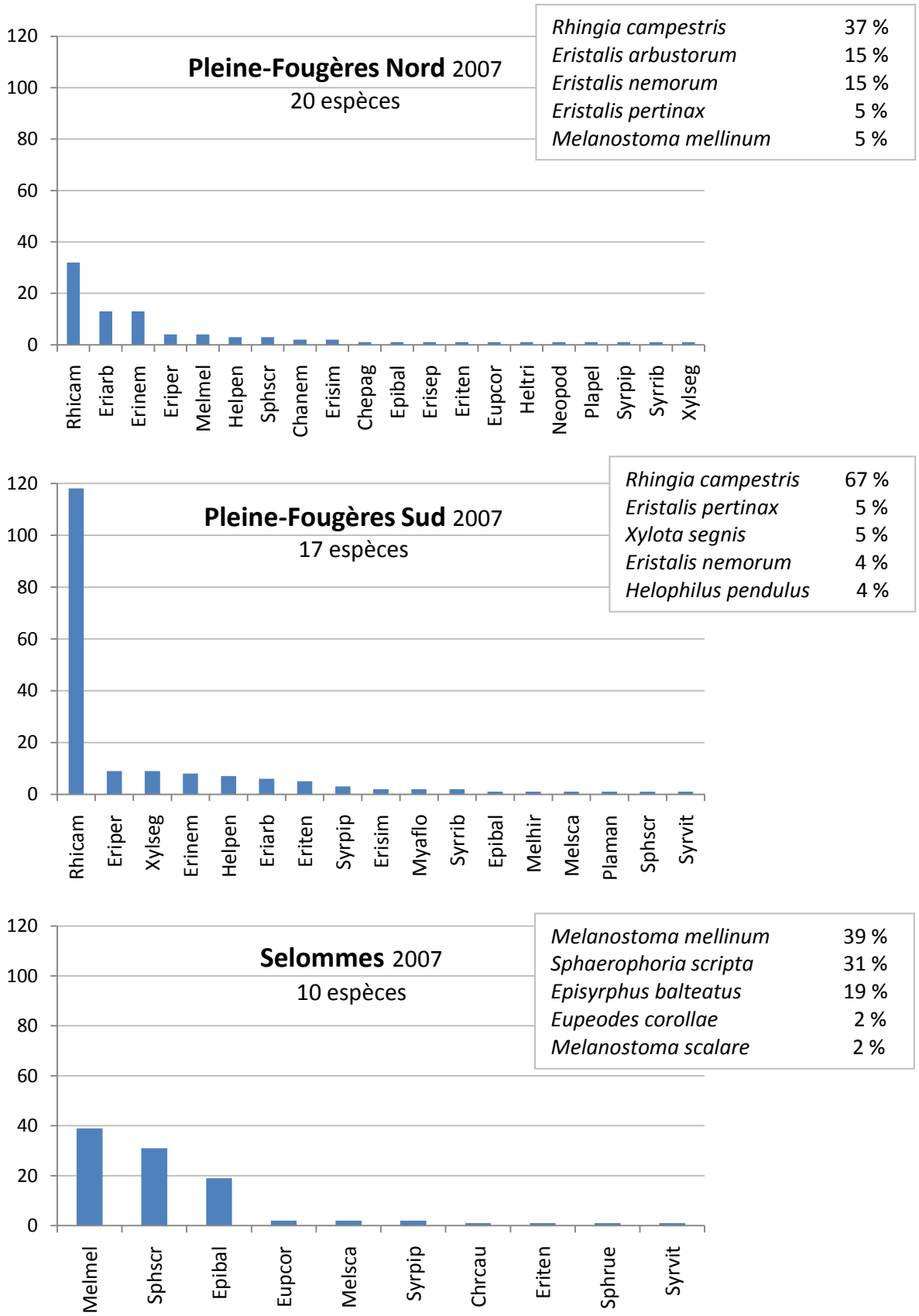


Fig. IV.8. Diagramme rang-espèces des syrphes de chaque site en 2007. Toutes les espèces sont représentées. (Voir la signification des codes espèce en Annexe IV.6).

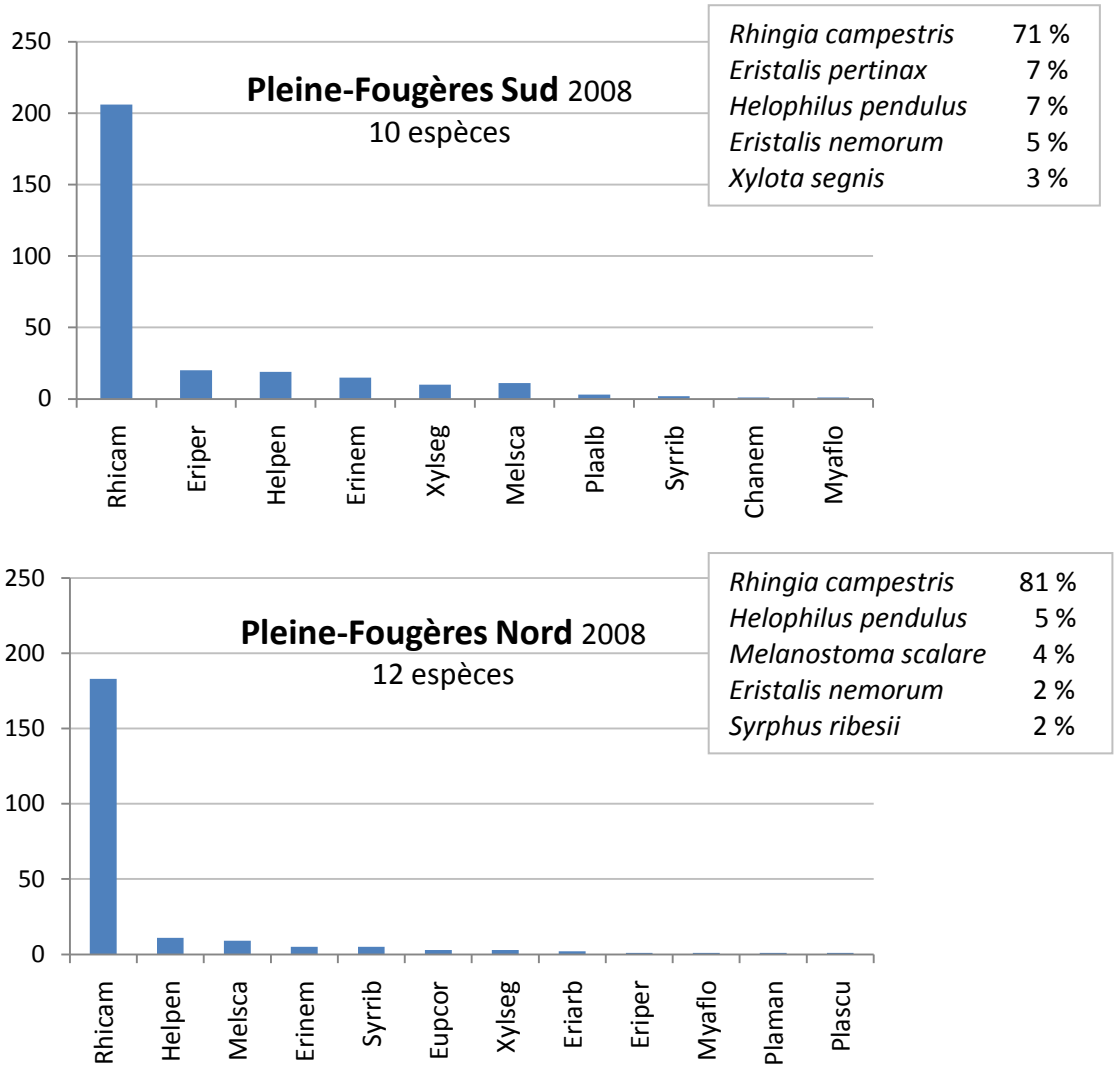


Fig. IV.9. Diagramme rang-espèces des syrphes des sites PFS et PFN en 2008. Toutes les espèces sont représentées. (Voir la signification des codes espèce en Annexe IV.7).
NB : l'axe n'est pas le même que pour les diagrammes de 2007, où le maximum était de 120.

III.2.3.b - Traits biologiques

La base de données Syrph the Net (Speight et al. 2008) nous fournit les informations relatives aux traits biologiques des espèces capturées (Annexe IV.8).

Sur les 29 espèces capturées, les larves s'alimentent de micro-organismes chez 16 espèces et d'animaux vivants (pucerons principalement) chez les 13 autres (Annexe IV.8). A PFS et PFN, les espèces microphages, et en particulier *Rhingia campestris*, dont la larve se développe dans les déjections de bovins, sont majoritaires, tant du point de vue du nombre d'espèces (Fig. IV.10) que de l'abondance relative (Fig. IV.11). A SEL, ce sont au contraire les espèces zoophages qui prédominent (Fig. IV.10 et IV.11).

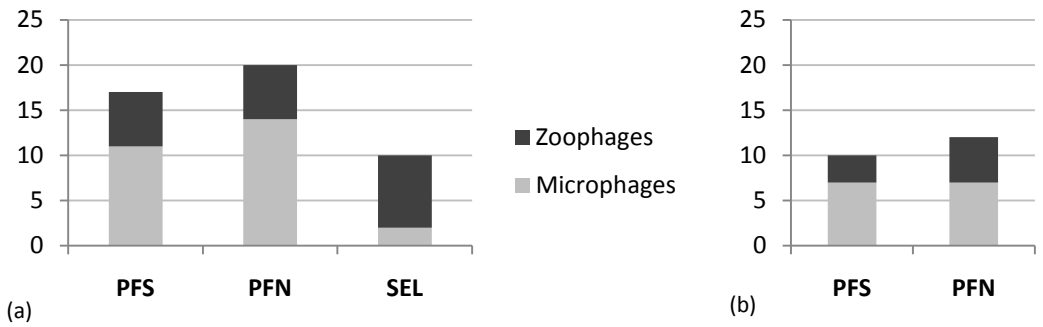


Fig. IV.10. Nombre d'espèces de syrphes en fonction du régime alimentaire des larves en 2007 (a) et 2008 (b).

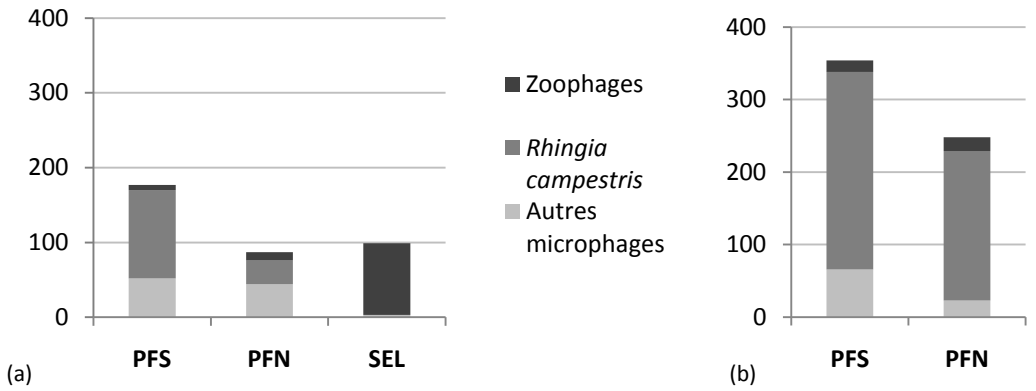


Fig. IV.11. Abondance des syrphes en fonction du régime alimentaire des larves en 2007 (a) et 2008 (b).
***Rhingia campestris* est une espèce dont la larve est microphage.**
Remarque : A SEL en 2007, il y a trois individus appartenant à une espèce microphage.

III.3 - Flore des bordures

Lors des relevés floristiques, 95 espèces de plantes à fleurs ont été recensées à PFS, 89 à PFN et 75 à SEL. Si l'on considère seulement les espèces entomophiles ou entomophiles et fleuries au moment des relevés, la richesse spécifique est également maximale à PFS, intermédiaire à PFN et minimale à SEL (Tableau IV.6).

Les comparaisons de moyennes indiquent que les bordures des trois sites sont relativement semblables quant à la richesse spécifique de la flore et à la quantité de ressources offerte (Annexe IV.9, Tableau IV.7). Une seule des comparaisons de moyennes est significative. Elle indique que la richesse spécifique totale est plus élevée sur une bordure de SEL (moy. = 18,7) que sur une bordure de PFN (moy. = 13,6).

Tableau IV.6. Richesse spécifique en plantes à fleurs dans chacun des trois sites . Richesse spécifique totale, richesse spécifique des plantes entomophiles et richesse spécifique des plantes entomophiles fleuries au moment des relevés.

	RS totale	RS entomo	RS entomo fleuri
PFS	95	75	48
PFN	89	70	47
SEL	75	57	32

Tableau IV.7. Richesses spécifiques moyennes par bordure dans chacun des trois sites . Richesse spécifique totale des plantes à fleurs, richesse spécifique des plantes entomophiles et richesse spécifique des plantes entomophiles fleuries au moment des relevés, quantité de ressources. Les moyennes sont indiquées avec leur erreur standard. Les astérisques indiquent les valeurs concernées par une comparaison de moyennes significative (*P* < 0,05, test de Wilcoxon, cf. Annexe IV.9).

	RS flore			RS flore entomo			RS entomo fleuri			Qté de ressources		
	Moy ± E.S.	**Min**	**Max**	**Moy ± E.S.**	**Min**	**Max**	**Moy ± E.S.**	**Min**	**Max**	**Moy ± E.S.**	**Min**	**Max**
PFS	**16,7** ± 1.4	9	35	**11.9** ± 1.2	6	29	**6.6** ± 0.9	1	19	**7.8** ± 0.9	1	16.5
PFN	**13.6** ± 1.5 *	5	36	**9.4** ± 1.2	2	28	**5.8** ± 0.9	0	17	**9.3** ± 1.6	0	25.1
SEL	**18.7** ± 1.2 *	10	31	**11.1** ± 1.0	4	20	**5.9** ± 0.7	1	13	**7.1** ± 1.8	0	37

IV - DISCUSSION

Dans cette partie, notre objectif a été de décrire et comparer les communautés d'abeilles et de syrphes de trois sites contrastés en termes d'agriculture, de structure du paysage et de localisation géographique.

IV.1 - Abeilles

Les abeilles constituent un groupe d'insectes à la distribution peu connue en Europe, et *a fortiori* en France. Notre échantillonnage associant piégeage passif par coupelles colorées et capture active au filet nous a permis de détecter 111 espèces, tous sites confondus. Il s'agit en majorité d'espèces solitaires, à langue courte et polylectiques, représentés par deux groupes principaux, les espèces du genre *Andrena* et les Halictidae non parasites des genres *Halictus* et *Lasioglossum*.

Comparaison des trois sites

Sur l'ensemble des deux années (2007 et 2008), le nombre d'espèces capturées est maximal à SEL (74 espèces), suivi par PFS (68) et PFN (60). Dans chaque cas, les espèces capturées ne représentent qu'une petite partie de la faune de France (Rasmont et al. (1995) recensent 865 espèces) mais cela était attendu car la diversité maximale est atteinte dans les zones de climat méditerranéen. Pouvons-nous toutefois porter un jugement sur les richesses spécifiques obtenues ? Les possibilités de comparaison avec d'autres inventaires sont limitées en l'absence de protocole d'échantillonnage commun. L'annexe IV.12 présente quelques exemples de richesses spécifiques obtenues dans le cadre d'études scientifiques ou d'inventaires. Différentes localités du littoral de Normandie (Stallegger & Livory 2008) et de Loire-Atlantique (Lachaud & Mahé 2008) ont été prospectées au cours d'une saison entière (de mars à octobre) afin de recenser le maximum d'espèces. Les captures au filet sur les quatre sites de Loire-Atlantique *a priori* favorables (habitats semi-naturels préservés, milieux sableux…) conduisent au recensement de 37 à 64 espèces selon le site. Sur le site normand, les captures au filet associées à une courte période de captures par pièges jaunes permettent de recenser 95 espèces sur la totalité de la période de vol. La comparaison avec ces inventaires ponctuels nous indique que les richesses spécifiques obtenues sur SEL, PFS et PFN semblent relativement élevées, étant donné la période limitée sur laquelle ont été réalisées les captures (trois semaines). Par ailleurs, nos résultats confirment l'efficacité des pièges colorés pour détecter un nombre important d'espèces avec un effort d'échantillonnage limité (court temps d'exposition) (Westphal et al. 2008).

Le nombre moyen d'espèces par bordure échantillonnée est plus élevé à PFS et SEL qu'à PFN la première année, mais ne montre pas de différence la seconde année. La plus forte richesse

spécifique à PFS par rapport à PFN corrobore notre hypothèse concernant la comparaison de ces deux sites bocagers très proches géographiquement. Par rapport à PFN, la proportion de prairies et de haies est supérieure à PFS, tandis que la proportion de cultures (maïs, céréales) est plus élevée. La proportion de prairies et la densité de haies sont plus élevées à PFS qu'à PFN. Il est donc probable que le site de PFS apporte davantage de ressources alimentaires (prairies longue durée et haies) et de sites de nidification (parcelles et bordures de parcelles peu perturbées) que PFN. Les résultats de l'échantillonnage mené dans le cadre du programme Greenveins allaient dans le même sens mais étaient moins marqués (41 espèces à PFN, 45 à PFS) (cf. chapitre III).

Sur un gradient de proportion de cultures dans le paysage et d'ouverture du paysage, le site de SEL se situe à l'extrémité opposée de PFS. Les prairies et les haies y sont quasiment absentes. Comment alors expliquer la richesse spécifique maximale observée sur ce site ? D'une part, le contexte régional peut avoir une influence importante : l'ensoleillement plus important, le substrat calcaire (sol « séchant » comparé au substrat granitique et schisteux de PF), le paysage ouvert sont des caractéristiques qui rendent le site de SEL plus proche que les sites de PF du milieu optimal des abeilles (milieux ouverts, chauds et secs). De plus, les cultures entomophiles (colza et, dans une moindre mesure, tournesol), plus abondantes à SEL, peuvent fournir aux abeilles des ressources alimentaires importantes, même dans un contexte d'agriculture intensive. La quasi-totalité des espèces capturées sont des espèces polylectiques, qui peuvent, *a priori*, se nourrir sur les fleurs de colza. Le colza possède des fleurs ouvertes, dans lesquelles le nectar et le pollen sont accessibles à toutes les abeilles, à langue courte comme à langue longue.

Les communautés d'abeilles des trois sites présentent le même type de profil : une forte abondance de deux ou trois espèces (en particulier *Andrena flavipes* et *A. cineraria*) et une forte majorité d'espèces « rares », aux effectifs très faibles. Il n'en demeure pas moins que la composition spécifique des bordures échantillonnées à SEL diffère de celle des bordures échantillonnées à PFS et PFN quant à elles très semblables. La différence majeure réside dans le fait que les genres *Halictus* et *Lasioglossum* sont davantage présents à SEL, tant en termes de nombre d'espèces que d'abondance relative. Parallèlement, certaines espèces d'*Andrena* sont présentes à PFS et PFN, mais rares ou absentes à SEL. Il est intéressant de noter que la distribution des espèces cleptoparasites suit celle de leurs hôtes respectifs : les *Nomada* sont davantage présents à PFS et PFN et les *Sphecodes* davantage présents à SEL. Comment expliquer cette présence plus importante des Halictidae à SEL ? Les principales différences entre *Halictus* et *Lasioglossum* d'une part et *Andrena* d'autre part sont le cycle de vie et le type de sol recherché pour la nidification. Les premiers recherchent des sols compacts, les deuxièmes des sols plus meubles, de type sableux. Il est possible que les chemins de terre qui parcourent le site de SEL soient des sites favorables de nidification, avec un sol tassé, exposé au soleil. Les potentialités de nidification dépendent cependant probablement du niveau d'enherbement du chemin (Hopwood 2008), qui est très variable (cf. photos en Annexe 10). A PF, ce type de milieux est moins présent, tandis que les pentes des talus bien exposés et peu végétalisés peuvent constituer des sites favorables à la nidification des *Andrena*. En ce qui concerne le cycle de vie, les *Andrena* sont schématiquement des espèces printanières alors que les *Halictus* et *Lasioglossum*, dont la période de vol est plus longue, sont également actifs en été. Dans la mesure où les habitats semi-naturels sont rares à SEL, où les *Andrena* et *a fortiori* les Halictidae s'approvisionnent-ils en pollen et nectar une fois la période de floraison du colza terminée ? Aux Etats-Unis, Greenleaf & Kremen (2006) ont montré que plusieurs espèces d'*Halictus* et de *Lasioglossum* se nourrissent sur le tournesol. On peut donc imaginer que les parcelles de tournesol offrent aux Halictidae une ressource alimentaire importante en été, permettant aux populations de se maintenir.

Variabilité interannuelle

Nous avons vu que l'abondance des abeilles montre de fortes variations interannuelles. En 2007, l'abondance totale est nettement supérieure à SEL qu'à PFS et PFN. En revanche, en 2008 on observe la tendance inverse, même si les différences d'abondance moyenne par bordure ne sont pas

significatives. Cette variabilité interrannuelle semble liée à la forte différence d'abondance observée chez une espèce à SEL, *Andrena flavipes*. En 2007, cette espèce représente 34 % de l'abondance totale des abeilles à SEL (288 individus sur 882). Son abondance moyenne est de 9,6 individus par bordure. En 2008, l'abondance relative de cette espèce tombe à 9 % (32 individus sur 346), et son abondance moyenne par bordure à 1,6.

La forte variabilité de la composition des communautés dans le temps (notamment du fait de la variabilité des conditions météorologiques) est un trait caractéristique des communautés d'abeilles (Roubik 2001, Williams et al. 2001, Obrist & Duelli 2010). Ainsi, dans son étude en milieu tropical, Roubik (2001) a mis en évidence les variations importantes de la taille des populations d'abeilles d'une année sur l'autre. Nos résultats illustrent donc l'importance des études pluriannuelles pour permettre de dégager des tendances valables quant à l'abondance des abeilles au sein de différentes régions.

IV.2 - Syrphes

Les syrphes sont relativement mieux connus que les abeilles. Plus de 500 espèces sont présentes en France, dont plus de la moitié (256 espèces) sont présentes dans le quart Nord-Ouest (Speight et al. 2008). L'Ille-et-Vilaine a fait l'objet de prospections importantes qui ont permis de lister 112 espèces dans ce département (Cadou 1991 in Sarthou et al. 2010). En ce qui concerne le Loir-et-Cher, les données d'observation ne sont pas assez nombreuses pour permettre une estimation du nombre d'espèces (3 espèces notées dans Speight 1996 in Sarthou et al. 2010).

Les pièges colorés montrent une efficacité limitée dans le piégeage des syrphes, la meilleure méthode de capture étant l'utilisation de tentes Malaise. Les listes d'espèces établies pour chacun des trois sites sont donc très certainement incomplètes. Cependant les échantillonnages réalisés permettent de dégager quelques grandes tendances concernant les communautés de syrphes présentes dans nos trois sites. Sur les 29 espèces détectées au total, 24 ont été capturées à PFN, 19 à PFS et 10 à SEL. En 2007, il n'y a pas de différence significative dans les richesses spécifiques moyennes par bordure au sein de chacun des sites. En revanche en 2008, aucun syrphe n'est capturé à SEL, et la richesse spécifique moyenne est plus élevée à PFN qu'à PFS. Notre jeu de données indique donc des résultats opposés pour les syrphes et les abeilles concernant la comparaison des deux sites bocagers. Pourquoi la richesse spécifique des syrphes est-elle plus élevée à PFN qu'à PFS ? Dans chacun de ces deux sites, la même espèce possède une abondance relative très nettement supérieure à celle des autres espèces. Il s'agit de *Rhingia campestris*, une espèce dont la larve microphage se nourrit de déjections de bovins. Cette espèce, absente à SEL, semble relativement abondante à PFS et PFN – probablement favorisée par l'élevage bovin – et / ou particulièrement attirée par les pièges utilisés. Les autres espèces ont été piégées en petit nombre. Le nombre d'espèces un peu plus élevé à PFN qu'à PFS peut être lié à une plus grande diversité de micro-habitats présents pour les larves, notamment les cultures qui permettent le développement des larves zoophages se nourrissant de pucerons.

A SEL, 10 espèces ont été capturées en 2007. Pour huit d'entre elles, il s'agit d'espèces zoophages. Les deux espèces microphages sont très faiblement représentées (1 et 2 individus). La composition de la communauté de syrphes à SEL semble donc fortement liée à la présence importante de cultures pourvoyeuses de pucerons dans ce paysage. En 2008, aucun syrphe n'a été capturé à SEL. Nous pouvons exclure un problème technique lié aux coupelles (renversement des pièges, prédation), car syrphes et abeilles étaient piégés par les mêmes pièges (au même endroit, au même moment) et le piégeage des abeilles a bien fonctionné pour les abeilles en 2008. En 2007, le filet a été la méthode la plus efficace de capture, mais 21 individus avaient toutefois été piégés à l'aide des coupelles. Ce résultat illustre de nouveau l'importance des études pluriannuelles.

PARTIE B – UTILISATION DU COLZA PAR LES POLLINISATEURS

I - PROBLÉMATIQUE

Un des objectifs de cette thèse est de mieux comprendre les relations, à l'échelle du paysage, entre une culture entomophile, le colza, et les insectes pollinisateurs. Nos trois sites d'étude partagent le point commun d'être des zones de culture du colza. Cependant, comme nous l'avons exposé précédemment, ces sites diffèrent par leur localisation géographique, le contexte paysager et le type d'agriculture. Ces différences touchent notamment la quantité de colza présente dans le paysage, qui est relativement faible dans les sites bocagers bretons et importante dans l'openfield de la région Centre. Le colza est une culture pollenifère et nectarifère, dont la morphologie florale permet un accès à une large gamme de pollinisateurs, à langue courte comme à langue longue. Plusieurs études se sont intéressées à la faune pollinisatrice du colza, notamment pour déterminer (1) si la diversité et l'abondance des insectes pollinisateurs permettent d'augmenter le rendement en graines (Steffan-Dewenter 2003, Morandin & Winston 2005, 2006), (2) si la présence des pollinisateurs au sein des parcelles de colza est influencée par le contexte paysager (Carré et al. 2009, Morandin et al. 2007). Ces différentes études se placent dans le cadre suivant : quel est le rôle des insectes pollinisateurs dans l'amélioration du rendement ? Comment leur présence au sein des parcelles peut-elle être favorisée ? Même si les deux approches sont très liées, nous nous plaçons ici de l'autre côté de l'interaction en nous demandant : quel est le rôle du colza pour les insectes pollinisateurs ? Comment est-il utilisé par les abeilles et les syrphes et cette utilisation diffère-t-elle selon les paysages ? Les parcelles de colza sont-elles utilisées par l'ensemble de la communauté d'insectes pollinisateurs ou seulement par une partie des espèces ? Là encore, les résultats varient-ils entre sites ? Notre originalité majeure, par rapport aux précédentes études s'intéressant à la faune pollinisatrice du colza, est que nous avons échantillonné les insectes à la fois au niveau des parcelles de colza, mais également en d'autres points du paysage. Nous sommes donc en mesure, à la fois de lister les espèces présentes sur le colza, mais également de comparer cette liste à celle des espèces présentes dans le paysage.

Dans un premier temps, nous souhaitons analyser comment le colza détermine l'organisation spatiale des communautés de pollinisateurs au sein des paysages. Nous souhaitons savoir en particulier si la richesse spécifique et l'abondance des abeilles et des syrphes est plus élevée au niveau des bordures de parcelles de colza que des bordures « non-colza ». Les parcelles de colza représentent une source de nourriture abondante, à une période de l'année où la floraison des fleurs sauvages ne fait que débuter. Nous formulons l'hypothèse que les parcelles de colza jouent un rôle attractif sur les abeilles et les syrphes, et que ces insectes sont au moins plus abondants, sinon plus diversifiés, sur les bordures « colza » que « non-colza ».

Dans un second temps, nous souhaitons savoir si la communauté d'abeilles et de syrphes qui fréquentent les parcelles de colza sont représentatives de la communauté dans son ensemble au niveau du paysage, ou s'il ne s'agit que d'un échantillon de cette communauté. Dans ce dernier cas, quelles sont les espèces n'utilisant pas le colza ? Quelles sont leurs caractéristiques ? Comme nous l'avons vu dans la partie IV.A, les espèces présentes dans les sites étudiés sont majoritairement des espèces généralistes du point de vue des ressources florales consommées. On peut donc supposer que l'ensemble de ces espèces généralistes utilisent le colza. On peut cependant imaginer trois types d'espèces selon leur « comportement » vis-à-vis du colza : (1) des espèces utilisant massivement les parcelles de colza ; (2) des espèces se trouvant préférentiellement en d'autres points du paysage (bordures « non-colza ») ; (3) des espèces possédant plutôt une répartition homogène dans le paysage, plutôt indépendante de la localisation des parcelles de colza.

II - ANALYSES

Comme dans la partie précédente (IV.A), nous considérons les jeux de données suivants :

- données 2007 « coupelles + filet » pour les abeilles sauvages (abeilles solitaires + bourdons) (30 bordures dans chaque site, 10 « colza » et 20 « non-colza »),
- données 2007 « coupelles + filet » pour les syrphes (30 bordures dans chaque site, 10 « colza » et 20 « non-colza »),
- données 2008 « coupelles » pour les abeilles solitaires (22 bordures à PFS et PFN, 10 « colza » et 12 « non-colza », et 20 bordures à SEL, 10 « colza » et 10 non-colza »),
- données 2008 « coupelles » pour les syrphes (22 bordures à PFS et PFN, 10 « colza » et 12 « non-colza », et 20 bordures à SEL, 10 « colza » et 10 non-colza »).

L'abeille domestique n'est pas prise en compte.

Dans un premier temps, nous avons comparé la moyenne par bordure de la richesse spécifique (nombre d'espèces) et de l'abondance (nombre d'individus) entre les bordures « colza » et « non-colza ». Cette analyse a été réalisée pour chacune des deux années et chacun des sites (PFS, PFN, SEL). D'après le test de Shapiro-Wilk, les données ne sont pas distribuées normalement. Nous avons donc utilisé le test non-paramétrique de Wilcoxon. Ces analyses ont été menées sous R (R Development Core Team 2009).

Ensuite, nous avons mené une analyse sur les espèces afin de mettre en évidence d'éventuelles différences de « comportements » de celles-ci vis-à-vis du colza. D'abord, nous avons considéré simultanément la totalité du jeu de données (les trois sites, les deux années), afin de déterminer si certaines espèces ne sont jamais retrouvées sur les bordures « colza ». Puis, nous avons considéré chaque site et chaque année séparément, afin d'analyser le « comportement » des espèces dans chaque situation, et de savoir si ce comportement est identique selon le site et l'année. Pour cela, nous avons calculé un « indice d'attractivité » du colza pour chaque espèce.

Soit :

A l'abondance totale d'une espèce (pour un site, une année donnée),
c le nombre de bordures « colza ».
nc le nombre de bordures « non-colza »,

Posons l'hypothèse que cette espèce se distribue dans le paysage, indépendamment de la présence du colza, donc de la nature de la bordure. Soit $Ac_{théo}$ et $Anc_{théo}$ les abondances théoriques de cette espèce respectivement au niveau des bordures « colza » et « non-colza » sous cette hypothèse.

On a alors :

$Ac_{théo} = A * [c/(nc+c)]$
$Anc_{théo} = A * [nc/(nc+c)]$

Afin de mesurer l'écart entre cette distribution théorique et la distribution réelle de l'espèce entre les bordures « colza » et « non-colza », nous calculons l'indice d'attractivité I, tel que :

$I = [(Ac_{réelle} - Ac_{théo})/ Ac_{théo}] * 100$

avec $Ac_{réelle}$ étant l'abondance totale observée de l'espèce au niveau des bordures colza (pour un site donné, une année donnée).

Le tableau IV.8 présente 4 exemples de calculs de l'indice I. *Andrena cineraria* est un exemple d'espèce qui, dans le cas en question (PFS en 2007), est davantage présente près des bordures « colza » que des bordures « non-colza ». *Andrena rufula* présente le profil inverse : elle tend à être plus présente sur les bordures « non-colza ». *Halictus scabiosae* et *Andrena nigroaenea* sont deux espèces qui tendent à avoir une répartition plus homogène dans le paysage, ou du moins, qui ne semble pas influencée par la localisation du colza.

Tableau IV.8. Quatre exemples de calcul de l'indice d'attractivité I tirés du jeu de données Abeilles PFS 2007, où c = 10 et nc = 20.

	A	$Ac_{théo}$	$Anc_{théo}$	$Ac_{réelle}$	$Anc_{réelle}$	$Ac_{réelle}$ - $Ac_{théo}$	Indice I
Andrena cineraria	68	22.67	45.33	54	14	31.33	138.24
Halictus scabiosae	26	8.67	17.33	9	17	0.33	3.85
Andrena rufula	22	7.33	14.67	2	20	-5.33	-72.73
Andrena nigroaenea	10	3.33	6.67	3	7	-0.33	-10.00

Pour les abeilles, nous n'avons calculé l'indice I que pour les espèces relativement abondantes, c'est-à-dire dont l'abondance est supérieure à 1/100 de l'abondance totale (pour un site, une année donnée). Ce critère appliqué aux syrphes nous aurait conduit à étudier presqu'exclusivement *Rhingia campestris*. Aussi, pour les syrphes, nous avons considéré l'ensemble des espèces dont l'abondance est supérieure ou égale à 10 individus (pour un site, une année donnée).

Par ailleurs, nous présentons dans les résultats uniquement les espèces pour lesquelles la valeur absolue de I est supérieure ou égale à 50. Nous avons fixé ce seuil (arbitrairement) pour ne considérer que les espèces aux réponses « tranchées ».

III - RÉSULTATS

III.1 - Abeilles

III.1.1 - Richesse spécifique

Dans la majorité des cas, la richesse spécifique est équivalente entre les bordures « colza » et « non-colza » (Tableau IV.9). Cependant, elle est près de deux fois plus élevée sur les bordures « colza » que « non-colza » en 2007 à PFN. Par ailleurs, à SEL, elle est légèrement supérieure sur les bordures « non-colza » que « colza ».

Tableau IV.9. Comparaison de la richesse spécifique (RS) moyenne des abeilles en fonction du type de bordure (« colza » ou « non-colza ») en 2007 et 2008. Les moyennes sont indiquées avec leur erreur standard. Les moyennes sont comparées par un test de Wilcoxon (W). La dernière colonne indique si la valeur est supérieure dans le cas des bordures « colza ». L'exposant [1] indique un résultat significatif pour une valeur supérieure dans le cas des bordures « non colza ».

		Colza	N	Non colza	N	W	P	Colza > non colza ?	RS colza / RS non-colza
2007	PFS	**10.60** ± 1.27	10	**8.90** ± 0.74	20	79.5	NS	**Non**	-
	PFN	**10.00** ± 0.80	10	**5.40** ± 0.44	20	16	< 0.001	**Oui**	**1,8**
	SEL	**11.00** ± 1.21	10	**10.95** ± 1.12	20	92.5	NS	**Non**	-
2008	PFS	**11.30** ± 0.86	10	**10.17** ± 1.98	12	41.5	NS	**Non**	-
	PFN	**8.80** ± 0.65	10	**7.08** ± 0.89	12	42.5	NS	**Non**	-
	SEL	**7.00** ± 0.95	10	**10.10** ± 1.03	10	79.5	0.027	**Non** [1]	**0,7**

III.1.2 - Abondance

Dans les deux sites bocagers, l'abondance des abeilles est nettement supérieure sur les bordures « colza » que « non-colza » lors des deux années de capture (Tableau IV.10). Ce phénomène est plus marqué à PFN qu'à PFS. A PFS, on trouve environ deux fois plus d'abeilles sur les bordures « colza » que « non-colza », tandis qu'à PFN, le rapport des abondances est de 3,6 en 2007 et 2,7 en 2008.

A SEL, la situation est différente : il n'y pas de différence en 2007, tandis qu'en 2008, l'abondance sur les bordures « non-colza » est deux fois supérieure à l'abondance sur les bordures « colza ».

Tableau IV.10. Comparaison de l'abondance (AB) moyenne des abeilles en fonction du type de bordure (« colza » ou « non-colza ») en 2007 et 2008. Les moyennes sont indiquées avec leur erreur standard. Les moyennes sont comparées par un test de Wilcoxon (W). La dernière colonne indique si la valeur est supérieure dans le cas des bordures « colza ». L'exposant [1] indique un résultat significatif pour une valeur supérieure dans le cas des bordures « non colza ».

		Colza	N	Non colza	N	W	P	Colza > non colza ?	AB colza / AB non-colza
2007	PFS	**23.70** ± 3.41	10	**13.25** ± 1.44	20	42	0.011	**Oui**	**1,8**
	PFN	**30.00** ± 4.93	10	**8.30** ± 0.84	20	1	< 0.001	**Oui**	**3,6**
	SEL	**32.60** ± 4.62	10	**27.80** ± 3.94	20	73.5	NS	**Non**	**-**
2008	PFS	**39.90** ± 7.76	10	**20.50** ± 6.85	12	22.5	0.015	**Oui**	**1,9**
	PFN	**32.80** ± 7.15	10	**12.33** ± 2.18	12	22.5	0.015	**Oui**	**2,7**
	SEL	**11.60** ± 1.78	10	**23.00** ± 3.26	10	83.5	0.012	**Non** [1]	**0,5**

III.1.3 - Espèces

Nous avons dans un premier temps examiné l'ensemble du jeu de données (3 sites, deux années) pour déterminer la contribution des bordures « colza » et des bordures « non-colza » à l'ensemble du pool d'espèces. Il apparaît que, globalement, l'ensemble des espèces sont présentes à la fois sur les bordures « colza » et « non-colza ». Le tableau IV.11 recense les espèces capturées seulement en bordure « non-colza » ou seulement en bordure « colza ». Dans la quasi-totalité des cas, il s'agit d'effectifs trop faibles pour pouvoir conclure quant à un « évitement » éventuel d'un type de bordure par les espèces. *Nomada goodeniana* possède une abondance totale de 16 individus, capturés sur 11 bordures « non-colza » différentes, localisées dans les trois sites. *Nomada bifasciata* présente le même profil, avec 9 individus répartis sur 7 bordures. Ce sont des espèces pour lesquelles on peut supposer qu'elles ne recherchent pas particulièrement les parcelles de colza pour s'alimenter, mais les abondances restent trop faibles pour tirer de franches conclusions.

Tableau IV.11. Effectif des espèces d'abeilles capturées seulement sur des bordures « non-colza » ou « colza ». L'ensemble des échantillonnages est considéré : coupelles + filet 2007 et coupelles 2008.

Non-colza				Colza	
Nomgoo	16	Dufine	1	Andpra	1
Nombif	9	Halsim	1	Andpus	1
Anddec	6	Halsub	1	Andsim	1
Nomsuc	5	Laslav	1	Andtho	1
Halcom	4	Lasleu	1	Andvar	1
Xylvio	3	Laslin	1	Antpla	1
Andcla	2	Laspal	1	Laspuc	1
Andhel	2	Nomcas	1	Nomatr	1
Lasful	2	Nomfem	1	Nomful	1
Lasgri	2	Nompan	1	Osmbre	1
Laspar	2	Nomsti	1		
Nomfer	2	Nomstr	1		
Spheph	2	Osmcor	1		
Sphgeo	2	Sphhya	1		
Andfuc	1	Sphmon	1		
Andmid	1	Sphnig	1		
Andtri	1	Sphrub	1		

Nous avons ensuite considéré chaque année et chaque site séparément et calculé pour chaque espèce l'indice d'attractivité I. Nous avons ainsi classé les abeilles en trois groupes : (1) les espèces présentes préférentiellement sur les bordures « colza », (2) celles présentes préférentiellement sur les bordures « non-colza » et (3) les espèces tendant à se répartir sur les bordures indépendamment de leur nature « colza » *vs.* « non-colza ».

Il existe dans chacun des six cas de figure des espèces appartenant aux trois groupes (Tableau IV.12), sauf à SEL en 2008, où aucune espèce ne montre de présence plus marquée près du colza. Hormis ce cas, on retrouve globalement un même groupe d'espèces, du genre *Andrena*, fortement attirées par le colza : *A. cineraria*, *A. dorsata*, *A. haemorrhoa*, *A. nitida*. De la même façon, on retrouve, à travers les sites et les années, deux espèces tendant à être plus abondantes sur les bordures « non-colza » : *Nomada flava* et *Halictus tumulorum*.

Parmi les espèces tendant à avoir une répartition homogène entre les deux types de bordures, notons particulièrement *Andrena flavipes*. C'est l'abeille la plus abondante dans notre jeu de données (534 individus). A SEL, où elle est particulièrement abondante en 2007 (288 individus), sa distribution est proche de la distribution « théorique » ($Ac_{théo}$ = 96, $Anc_{théo}$ = 192, $Ac_{réelle}$ = 107, $Anc_{réelle}$ = 181).

Tableau IV.12. Type de distribution des abeilles dans le paysage en fonction de la nature des bordures (« colza » *vs.* « non-colza »). A est l'abondance totale de l'espèce sur le site l'année considérée. I est l'indice d'attractivité. Les valeurs de I positives caractérisent des espèces présentes davantage au niveau des bordures « colza » que « non-colza », les valeurs négatives des espèces davantage présentes près des bordures « non-colza ». L'astérisque * signale des espèces pour lesquelles la totalité des individus se trouve sur les bordures « non-colza » (sur le site considéré, l'année en question). N est le nombre d'espèces dont l'abondance est supérieure à 1 % de l'abondance totale des abeilles (sur le site considéré, l'année en question). Ne figurent ici que les espèces dont la valeur absolue de l'indice I est supérieure à 50.

2007									
	PFS (N = 21)			PFN (N = 18)			SEL (N = 15)		
		A	I		A	I		A	I
COLZA	Andcin	68	138,2 %	Andcin	102	191,2 %	Andcin	44	90,9 %
	Andhae	30	90 %	Andfla	74	114,9 %	Andhae	30	190 %
	Andbic	20	80 %	Andhae	39	84,6 %	Lasmin	22	118,2 %
	Anddor	14	135,7 %	Anddor	38	192,1 %	Andnit	21	85,7 %
	Andcar	11	90,9 %	Andbic	17	111,8 %			
	Andful	9	133,3 %	Andnit	10	170 %			
	Nomfab	9	66,7 %	Andmin	5	200 %			
	Andfut	7	71,4 %	Andnig	5	80 %			
NON-COLZA	Andruf	22	-72,7 %	Lasmor	19	-52,6 %	Lasmal	36	-75 %
	Laspax	8*	-100 %	Nomfla	11	-72,7 %	Lassub	19	-52,6 %
	Nomfla	8	-62,5 %	Haltum	7*	-100 %			
	Lascal	7*	-100 %	Laspax	7*	-100 %			
	Haltum	6	-50 %	Halsca	6	-50 %			
2008									
	PFS (N = 16)			PFN (N = 14)			SEL (N = 17)		
		A	I		A	I		A	I
COLZA	Andcin	147	85,6 %	Andhae	119	71,9 %			
	Anddor	64	75,3 %	Andcin	58	104,8 %			
	Andnit	36	58,9 %	Anddor	36	89,4 %			
				Andnit	36	83,3 %		-	
				Andful	23	62,6 %			
				Andcar	16	92,5 %			
				Andgra	7	88,6 %			
NON-COLZA	Nomfab	9*	-100 %	Andlag	12	-63,3 %	Haltum	10	-80 %
	Nomfla	9	-75,6 %	Nomfla	5*	-100 %	Lasxan	10	-60 %
	Nomgoo	8*	-100 %				Andlag	8*	-100 %
							Nomlat	8	-75 %
							Sphruf	8	-75 %
							Andchr	6	-66,7 %
							Lascal	6	-66,7 %
							Anddis	5*	-100 %
							Andgra	5	-60 %

III.2 - Syrphes

III.2.1 - Richesse spécifique

Au moins une fois pour chacun des trois sites, la richesse spécifique des syrphes est plus élevée sur les bordures « colza » que « non-colza ». Notons toutefois que les différences ne sont pas très importantes car les richesses spécifiques moyennes restent relativement faibles dans tous les cas (Tableau IV.13).

Tableau IV.13. Comparaison de la richesse spécifique (RS) moyenne des syrphes en fonction du type de bordure (« colza » ou « non-colza ») en 2007 et 2008. Les moyennes sont indiquées avec leur erreur standard. Les moyennes sont comparées par un test de Wilcoxon (W). La dernière colonne indique si la valeur est supérieure dans le cas des bordures « colza ».

		Colza	N	Non colza	N	W	P	Colza > non colza ?	RS colza / RS non-colza
2007	PFS	**4.00** ± 0.42	10	**1.75** ± 0.30	20	22.5	< 0.001	**Oui**	**2,3**
	PFN	**2.30** ± 0.52	10	**1.45** ± 0.26	20	70.5	NS	**Non**	**-**
	SEL	**2.40** ± 0.22	10	**1.45** ± 0.26	20	48.5	0.020	**Oui**	**1,6**
2008	PFS	**3.70** ± 0.47	10	**2.25** ± 0.41	12	27	0.029	**Oui**	**1,6**
	PFN	**2.70** ± 0.52	10	**1.17** ± 0.17	12	24	0.012	**Oui**	**2,3**
	SEL	**0**	10	**0**	10	-	-	**-**	**-**

III.2.2 - Abondance

En 2007, l'abondance des syrphes est plus élevée sur les bordures « colza » que « non-colza » pour les sites de PFS et SEL. Cela est particulièrement marqué à PFS où le rapport d'abondance est de 5,2. En 2008, ni PFS ni PFN ne montre de différence significative et rappelons qu'aucun syrphe n'a été capturé à SEL (Tableau IV.14).

Tableau X. Comparaison de l'abondance (AB) moyenne des syrphes en fonction du type de bordure (« colza » ou « non-colza ») en 2007 et 2008. Les moyennes sont indiquées avec leur erreur standard. Les moyennes sont comparées par un test de Wilcoxon (W). La dernière colonne indique si la valeur est supérieure dans le cas des bordures « colza ».

		Colza	N	Non colza	N	W	P	Colza > non colza ?	AB colza / AB non-colza
2007	PFS	**12.80** ± 2.14	10	**2.45** ± 0.42	20	3.5	< 0.001	**Oui**	**5,2**
	PFN	**3.60** ± 1.10	10	**2.55** ± 0.89	20	68.5	NS	**Non**	**-**
	SEL	**5.00** ± 0.60	10	**2.45** ± 0.57	20	36.5	0.005	**Oui**	**2,0**
2008	PFS	**16.20** ± 2.89	10	**10.50** ± 2.75	12	34	NS	**Non**	**-**
	PFN	**13.4** ± 4.69	10	**7.58** ± 1.70	12	49.5	NS	**Non**	**-**
	SEL	**0**	10	**0**	10	-	-	**-**	**-**

III.2.3 - Espèces

Comme pour les abeilles, aucune des espèces de syrphes ne montre de comportement tranché (évitement des bordures « colza » ou « non-colza ») (Tableau IV.15).

Tableau IV.15. Effectif des espèces de syrphes capturées seulement sur des bordures « non-colza » ou « colza ». L'ensemble des échantillonnages est considéré : coupelles + filet 2007 et coupelles 2008.

Non-colza		Colza	
Chanem	3	Syrvit	2
Chepag	1	Erisep	1
Chrcau	1	Heltri	1
Melhir	1	Plascu	1
Neopod	1		
Plapel	1		
Sphrue	1		

A PFS et PFN, *Rhingia campestris* représente la majeure partie des syrphes capturés (cf. IV.A). Ce n'est pas une espèce qui semble particulièrement attirée par le colza (Tableau IV.16). Excepté pour PFS en 2007, les faibles valeurs (absolues) de l'indice I témoignent plutôt d'une répartition

homogène au sein du paysage, indépendante de la localisation des parcelles de colza. Ainsi, à PFS en 2008, 206 individus ont été capturés. La distribution « théorique » est alors de 112,4 individus sur les bordures « non-colza » et 93,6 sur les bordures « colza ». La distribution réelle s'en rapproche fortement, puisqu'elle est respectivement de 109 et 97.

En ce qui concerne les autres espèces, capturées en effectifs plus réduits, elles tendent globalement à être plus présentes sur les bordures « non-colza ».

Tableau IV.16. Type de distribution des syrphes dans le paysage en fonction de la nature des bordures (« colza » *vs.* « non-colza »). A est l'abondance totale de l'espèce sur le site l'année considérée. I est l'indice d'attractivité. Les valeurs de I positives caractérisent des espèces présentes davantage au niveau des bordures « colza » que « non-colza », les valeurs négatives des espèces davantage présentes près des bordures « non-colza ». N est le nombre d'espèces dont l'abondance est supérieure 10 individus (sur le site considéré, l'année en question). Aucun syrphe n'a été capturé à SEL en 2008.

2007									
	PFS (N = 1)			**PFN (N = 3)**			**SEL (N = 3)**		
		A	I		A	I		A	I
COLZA	**Rhicam**	118	126,3 %	**Eriarb**	13	107,7 %	**Melmel**	39	115,4 %
				Erinem	13	107,7 %	**Epibal**	19	57,9 %
I < 50 %				**Rhicam**	32	-25 %	**Sphscr**	31	-41,9 %
2008									
	PFS (N = 6)			**PFN (N = 2)**			**SEL**		
		A	I		A	I		A	I
COLZA	**Eriper**	20	109 %	**Helpen**	11	120 %			
	Erinem	15	90,7 %						
	Melsca	11	60 %						
	Xylseg	10	76 %					-	
I < 50 %	**Rhicam**	206	3,6 %	**Rhicam**	183	15,4 %			
	Helpen	19	38,9 %						

PARTIE C - FLORE, HABITAT LOCAL, CONTEXTE PAYSAGER : QUELLE INFLUENCE SUR LES ABEILLES SOLITAIRES ?

I - PROBLÉMATIQUE

Notre objectif est ici de déterminer les facteurs environnementaux qui expliquent la richesse spécifique et l'abondance des communautés d'abeilles solitaires en un point donné du paysage agricole. Nous nous sommes intéressés à des facteurs locaux, la nature de la parcelle adjacente et la qualité de la flore de la bordure, ainsi qu'à des facteurs paysagers. Pour analyser le contexte paysager, nous avons pris en compte différentes variables : (1) la relation paysage-abeilles a été précédemment analysée à travers la quantité d'habitats semi-naturels dans le paysage (voir par exemple Steffan-Dewenter et al. 2002, Billeter et al. 2008). Nous reprenons ici cette approche en regroupant les habitats tels que prairies, haies, bois ou bords de route. Les abeilles étant typiquement des espèces de milieux ouverts, nous avons considéré la surface totale des bois, mais également uniquement les lisières, pour comparer la pertinence des deux approches. Nous avons également pris en compte une variable cumulant habitats semi-naturels et surfaces bâties en faisant l'hypothèse que dans un paysage où l'agriculture est très intensifiée, ces surfaces peuvent fournir les ressources florales ou les micro-habitats favorables à la nidification qui peuvent faire défaut dans la mosaïque des cultures ; (2) nous avons par ailleurs analysé le rôle des habitats linéaires (bords de route, chemins, haies, lisières de bois), considérés simultanément ou séparément.

Notre analyse a porté ici uniquement sur les abeilles solitaires. Comme nous l'avons vu précédemment c'est le groupe de pollinisateurs le plus efficacement échantillonné. Aussi, nous avons choisi d'approfondir notre analyse sur ce groupe. De plus, afin d'homogénéiser les jeux de données 2007 et 2008, nous avons pris en compte uniquement les captures par coupelles colorées.

Dans la partie III.1, nous avons vu que les communautés d'abeilles se ressemblaient à PFS et PFN par opposition au site de SEL. De plus, les sites de PFS et PFN forment une continuité paysagère et les points d'échantillonnage des deux sites forment un gradient paysager du point de vue de la proportion de prairies (*vs.* cultures) et de haies qui les entourent. Pour ces deux raisons, nous avons décidé de considérer les deux sites simultanément dans nos analyses (sous le terme « PF »).

La partie III.1 a montré une richesse plus importante des abeilles à PFS par rapport à PFN, ce qui suggérait un rôle positif des haies et/ou des prairies. Nous vérifierons cette hypothèse dans cette partie. Nous tenterons également de déterminer les facteurs qui, à SEL, structurent les communautés d'abeilles solitaires.

II - ANALYSES

II.1 - Influence de la nature de la parcelle adjacente

A PF, les bordures « non-colza » sont adjacentes soit à une prairie, soit à une parcelle de céréales (jeunes pousses au moment des relevés) ou de maïs (sol nu au moment des relevés). A SEL, les bordures « non-colza » sont toujours adjacentes à une parcelle de céréales ou maïs (Tableau IV.17).

Nous avons comparé la richesse spécifique et l'abondance moyenne des abeilles solitaires en fonction de la nature de la parcelle adjacente à l'aide de tests non-paramétriques de Wilcoxon, en appliquant la correction de Bonferroni (seuil de significativité fixé à 0,05/3 soit 0.016).

Tableau IV.17. Nature des parcelles adjacentes aux bordures échantillonnées.
Effectif des bordures concernées par chaque situation.

	Colza	Prairie	Céréales, maïs
PF	32	22	37
SEL	18	0	28

II.2 - Influence de la flore

L'influence de la flore des bordures sur la richesse spécifique et l'abondance des abeilles solitaires est analysée par des GLM (distribution des erreurs de type quasi-poisson, fonction de lien de type log, cf. supra). Nous avons testé, via un test F, l'influence des quatre variables présentées dans la partie III. 1 : richesse totale en plantes à fleurs, richesse en plantes entomophiles, richesse en plantes entomophiles fleuries au moment des relevés et quantité de ressources. Nous avons considéré PF et SEL séparément et pris en compte successivement (1) les bordures « colza » et « non-colza » simultanément, (2) les bordures « colza » et « non-colza » séparément.

II.3 - Influence du contexte paysager sur les abeilles solitaires

II.3.1 - Quantification du paysage autour des points d'échantillonnage

Nous disposons de cartes au format raster pour les trois sites et les deux années (cf. chapitre II « Méthodes et sites d'étude »). A l'aide du logiciel Chloé (Baudry et al. 2006), nous avons obtenu la composition du paysage autour des points d'échantillonnage dans des fenêtres de 400, 800 et 1200 m de côté. Pour certains points localisés près de la limite des sites, les fenêtres recoupent des zones pour lesquelles l'occupation du sol n'est pas renseignée. Nous avons conservé dans notre analyse les points pour lesquels le nombre de pixels renseignés est supérieur à 90 % dans la fenêtre la plus grande (1200 m). Le jeu de données 2007+2008 résultant est composé de 46 bordures pour SEL (9+9 « colza » et 19+9 « non-colza ») et de 91 bordures pour PF (15+17 « colza » et 35+24 « non-colza »).

Le logiciel Chloé nous permet d'obtenir deux types d'information : le nombre de pixels pour chaque type d'occupation du sol (exemple : le nombre de pixels appartenant à la catégorie « prairie ») et le nombre de pixels adjacents à un type d'occupation du sol donné (exemple : le nombre de pixels adjacents à un / des pixels de la catégorie « route »).

Le tableau IV.18 présente les variables « Paysage » que nous avons prises en compte, et de quelle façon nous les avons construites. Les variables HSN1 et HSN2 regroupent les habitats que l'on peut qualifier d' « habitats semi-naturels ». Elles diffèrent du fait que dans un cas (HSN1), on considère la surface des bois dans leur totalité et dans l'autre (HSN2), on prend en compte uniquement les pixels adjacents à un pixel « bois », pour obtenir ainsi la proportion de lisières boisées. Les variables HSNB1 et HSNB2 cumulent habitats semi-naturels et surfaces bâties, en intégrant de la même façon surfaces en bois (HSNB1) ou lisières boisées (HSNB2). La variable LINÉ représente la somme des habitats linéaires : chemin, haies et interfaces avec les routes, les voies ferrées ou les bois. Nous avons considéré le nombre de pixels pour les haies et les chemins car ces éléments peuvent constituer des habitats, tandis que pour les routes et voies ferrées, nous avons intégré les pixels adjacents à ces deux types d'éléments car ce sont *a priori* seulement les bords de route et de voie ferrée qui sont des habitats. La variable VOIE regroupe les habitats linéaires liés aux voies de communication. La variable PRAIRIE rassemble les surfaces en prairies, en bandes enherbées et en jachère. La présence de jachères concerne surtout le site de SEL. La variable HAIE regroupe à la fois des haies arborées continues et discontinues ainsi que des haies arbustives.

Le tableau IV.19 donne les valeurs moyennes de chacune des variables « Paysage » pour PF et SEL. La figure IV.12 présente le gradient paysager de PF, quant à la proportion de prairies et à la proportion de haies.

L'examen des corrélations indique que les variables suivantes sont corrélées (R Pearson > 0.7) : LINÉ et HAIES à PF, LINÉ et VOIES à SEL. Les quatre variables HSN1, HSN2, HSNB1 et HSNB2 sont corrélées entre elles et avec PRAIRIE à PF et à SEL. A SEL, les variables COLZA (400, 800 et 1200 m), HSN1 à 1200 m et HSNB1 à 1200 m sont négativement corrélées à la proportion de cultures (céréales, maïs). A PF, l'ensemble des variables HSN, HSNB et PRAIRIE sont négativement corrélées avec la proportion de cultures.

Tableau IV.18. Description des variables Paysage.

Code	Description	Composition de la variable
HSN1	Proportion d'habitats semi-naturels - choix 1	Prairie, Bande enherbée, Jachère, Friche, Chemin, Haie, Bois, Interfaces Route, Interfaces Voie Ferrée
HSN2	Proportion d'habitats semi-naturels - choix 2	Prairie, Bande enherbée, Jachère, Friche, Chemin, Haie, Interfaces Bois, Interfaces Route, Interfaces Voie Ferrée
HSNB1	Proportion d'habitats semi-naturels 1 + bâti	HSN1, Bâti
HSNB2	Proportion d'habitats semi-naturels 2 + bâti	HSN2, Bâti
LINÉ	Proportion d'éléments linéaires	Chemin, Interfaces Route, Interfaces Voie Ferrée, Haies, Interfaces Bois
VOIE	Proportion de voies de communication	Chemin, Interfaces Route, Interfaces Voie Ferrée
PRAIRIE	Proportion d'habitats prairiaux	Prairie, Bande enherbée, Jachère
HAIE	Proportion de haies	Haies arbustives ou arborées, continues ou discontinues
CHEMIN	Proportion de chemins	Chemin
COLZA	Proportion de colza	Colza

Tableau IV.19. Proportion des composants du paysage dans les fenêtres de 800 m de côté (moyenne ± erreur standard).

Les années 2007 et 2008 sont considérées simultanément.

Code de la variable	PF (PFS + PFN)	SEL
HSN1	**41.9** ± 1.6	**5.4** ± 0.8
HSN2	**47.1** ± 1.7	**7.1** ± 1.4
HSNB1	**47.4** ± 1.6	**6.8** ± 1.0
HSNB2	**52.5** ± 1.7	**8.5** ± 1.5
LINÉ	**8.1** ± 0.2	**2.2** ± 0.1
VOIE	**2.6** ± 0.1	**1.9** ± 0.1
CHEMIN	**0.6** ± 0.1	**1.0** ± 0.1
HAIE	**4.6** ± 0.2	**0.1** ± 0.03
PRAIRIE	**33.5** ± 1.5	**2.9** ± 0.7
COLZA	**3.8** ± 0.4	**13.8** ± 1.9

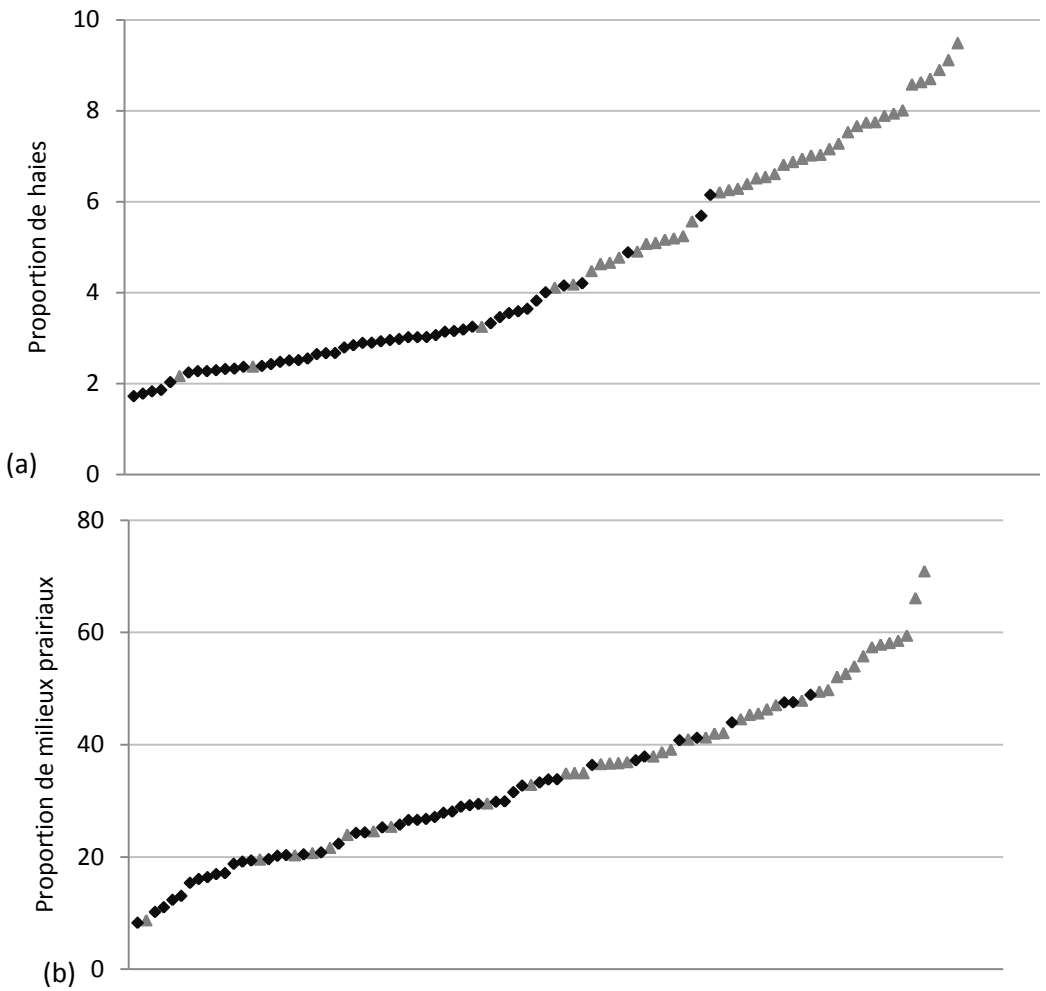


Fig. IV.12. Proportion de haies (a) et de milieux prairiaux (b) dans les fenêtres de 800 m de côté autour des points d'échantillonnage à PF en 2007 et 2008. Les points ont été classés par ordre de proportions croissantes afin de mettre en évidence le gradient paysager.

▲ Points d'échantillonnage du site PFS
◆ Points d'échantillonnage du site PFN

II.3.2 - Analyses statistiques

Nous avons analysé l'influence du contexte paysager sur la richesse spécifique et l'abondance des abeilles solitaires à l'aide de modèles linéaires généralisés (GLM). L'ensemble des variables « Paysage » (cf. tableau IV.18) a été considéré. Nous avons réalisé une série de modèles en allant « du général au particulier ». Ainsi, nous avons considéré successivement les jeux de données suivants :

- PF + SEL, 2007 + 2008 ;
- PF 2007 + 2008 ;
- SEL 2007 + 2008 ;
- SEL 2007 et SEL 2008 (car l'analyse des deux années prises ensemble n'a pas donné de résultats significatifs) ;
- PF 2007 + 2008, bordures « non-colza » ;
- PF 2007 + 2008, bordures « colza » ;
- SEL 2007 + 2008, bordures « non-colza » ;
- SEL 2007 + 2008, bordures « colza ».

Dans chaque cas, nous avons testé séparément, pour chacune des trois échelles spatiales (fenêtres de 400, 800 et 1200 m), l'influence de chacune des variables « Paysage » sur la richesse spécifique et l'abondance des abeilles solitaires. Ces variables étant issues de comptages, nous avons spécifié initialement une distribution des erreurs de type Poisson et une fonction de lien de type log. Puis, étant donné les conditions de sur-dispersion, nous avons amélioré le modèle en utilisant une distribution des erreurs de type quasi-Poisson (Crawley 2007). Ce type de distribution diffère du type Poisson par le fait que le paramètre de dispersion n'est pas fixé *a priori*, afin de pouvoir prendre en compte les conditions de sur-dispersion. La probabilité associée à chaque variable « Paysage » a été évaluée par un test F. Les analyses ont été réalisées sous R 2.9.2 (R Development Core Team 2009).

III - RÉSULTATS

III.1 - Nature de la parcelle adjacente

A PF, l'abondance et la richesse spécifique des abeilles solitaires sont plus élevées sur les bordures de parcelles de colza que sur les bordures de prairies ou de cultures (blé ou maïs). En revanche, il n'y a pas de différence entre les bordures de prairies et les bordures de cultures (Fig. IV.13).

A SEL, l'abondance et la richesse des abeilles solitaires ne diffèrent pas entre les bordures de parcelles de colza et les bordures de cultures (céréales ou maïs) (Fig. IV.14).

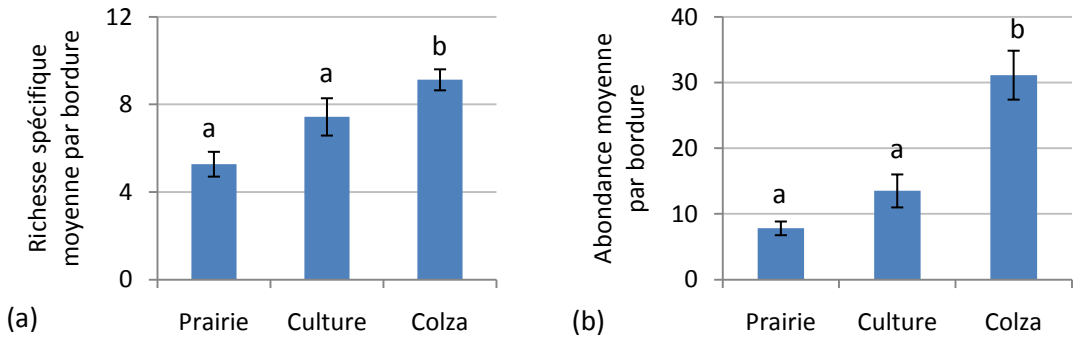


Fig. IV.13. Richesse spécifique moyenne (a) et abondance moyenne (b) par bordure des abeilles solitaires en fonction de la nature de la parcelle adjacente à PF. Les barres représentent l'erreur standard.

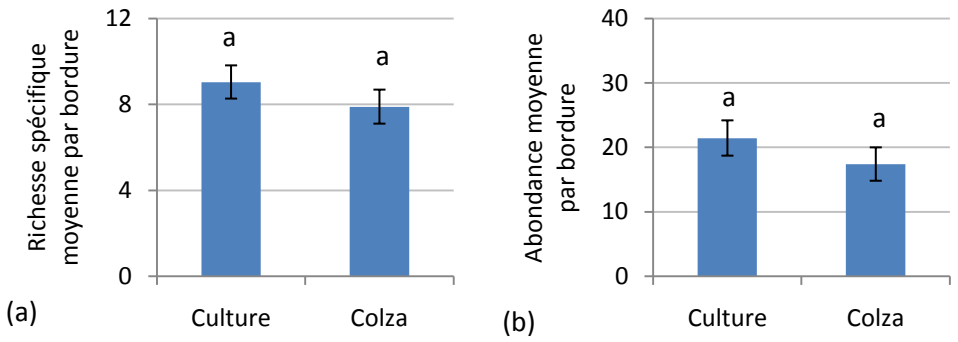


Fig. IV.14. Richesse spécifique moyenne (a) et abondance moyenne (b) par bordure des abeilles solitaires en fonction de la nature de la parcelle adjacente à SEL. Les barres représentent l'erreur standard.

III.2 – Influence de la composition floristique des bordures

A PF comme à SEL, (1) nous n'obtenons pas de résultats significatifs lorsque les bordures « colza et « non-colza » sont considérées simultanément ; (2) lorsque nous les prenons en compte séparément, nous obtenons des résultats significatifs dans le cas des bordures « non-colza » mais pas dans le cas des bordures « colza » (Tableau IV.20).

A PF, les résultats des GLM indiquent une influence positive de la richesse spécifique totale des plantes à fleurs sur l'abondance des abeilles solitaires et une influence positive de la richesse spécifique des plantes à pollinisation entomophile ainsi que des plantes à pollinisation entomophile fleuries au moment des relevés sur la richesse spécifique et l'abondance des abeilles solitaires.

A SEL, les trois variables relatives à la richesse spécifique des plantes à fleurs ont une influence positive sur la richesse spécifique des abeilles solitaires. Par ailleurs, la variable « quantité des ressources », mesurée à partir des taux de recouvrement des plantes à pollinisation entomophile fleuries au moment des relevés, a une influence positive sur l'abondance des abeilles solitaires.

Tableau IV.20. Modèle linéaire généralisé sur l'effet des variables « Flore » sur la richesse spécifique (RS) et sur l'abondance (AB) des abeilles solitaires sur les bordures « non-colza ». Les valeurs de P sont indiquées seulement pour les résultats significatifs (*P* < 0,05). L'astérisque * indique que le test n'est plus significatif si le point « A09S08 » est ôté de l'analyse (cf. fig. IV.15).

Site	Variable explicative	Variable réponse	F	P	Réponse
PF	RS totale	RS	3.7	-	
		AB	9.5	0.005 *	Positive
	RS entomo	RS	5.7	0.026 *	Positive
		AB	12.3	0.002 *	Positive
	RS entomo en fleur	RS	5.0	0.035 *	Positive
		AB	11.6	0.002 *	Positive
	Quantité de ressources	RS	0.003	-	
		AB	0.5	-	
SEL	RS totale	RS	7.0	0.029	Positive
		AB	3.1	-	
	RS entomo	RS	12.4	0.008	Positive
		AB	3.6	-	
	RS entomo en fleur	RS	10.8	0.011	Positive
		AB	4.7	-	
	Quantité de ressources	RS	1.3	-	
		AB	8.0	0.022	Positive

A l'issue des GLM, il semble que le lien entre la richesse spécifique des abeilles et celle des plantes à fleurs soit similaire à PF et à SEL. Cependant, l'examen de la figure IV.15 nous conduit à nuancer ce résultat. A PF, au point d'échantillonnage « A09S08 », la richesse spécifique en abeilles solitaires (N=27) et la richesse spécifique des plantes à fleurs entomophiles sont exceptionnellement élevées. L'analyse par GLM reconduite sans ce point ne donne plus de résultats significatifs.

A SEL en revanche, les graphiques semblent indiquer une relation plus robuste, à la fois entre la richesse des abeilles solitaires et celle des plantes et entre l'abondance des abeilles solitaires et la quantité des ressources (Fig. IV.16).

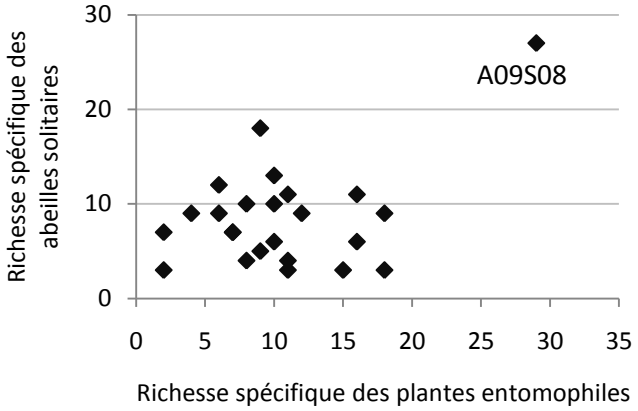


Fig. IV.15. Richesse spécifique des abeilles solitaires sur les bordures « non-colza » à PF en fonction de la richesse spécifique des plantes entomophiles.

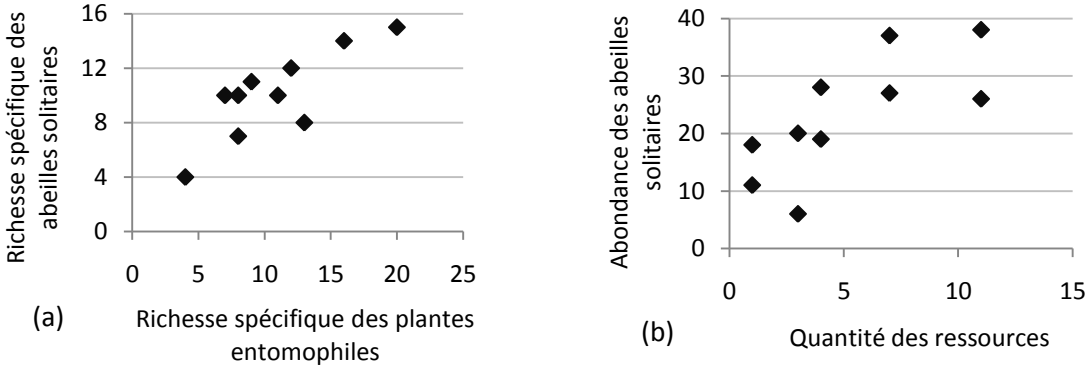


Fig. IV.16. Richesse spécifique des abeilles solitaires sur les bordures « non-colza » à SEL en fonction de la richesse spécifique des plantes entomophiles (a). Abondances des abeilles solitaires sur les bordures « non-colza » à SEL en fonction de la quantité des ressources (recouvrement des plantes entomophiles fleuries).

III.3 - Composition du paysage

III.3.1 - Bordures « colza » et « non-colza » considérées simultanément

Pour PF (années 2007 et 2008 considérées simultanément), nous obtenons une influence significative de certains composants du paysage pour chacune des trois échelles spatiales considérées (Tableau IV.21).

A l'échelle 400 m, la proportion d'habitats semi-naturels (incluant les lisières de bois) et la proportion d'habitats prairiaux influent négativement sur l'abondance des abeilles solitaires, tandis que la proportion de colza influe positivement. Par ailleurs, la proportion de voies et de chemins influent négativement sur la richesse spécifique tandis que la proportion de haies a un rôle positif.

A l'échelle 800 m, on retrouve de nouveau l'influence négative des chemins et l'influence positive des haies sur la richesse spécifique.

A l'échelle 1200 m, on retrouve l'influence négative de la proportion de voies sur la richesse spécifique, tandis que la proportion de l'ensemble des éléments linéaires et la proportion de haies ont une influence positive.

Pour SEL, aucun résultat n'étant significatif lorsque nous considérons les deux années d'échantillonnage simultanément, nous avons ensuite analysé les deux années séparément (Tableau IV.21).

En 2007, aucun résultat n'est significatif pour l'échelle 400 m.

Pour l'échelle 800 m, la proportion de chemins a une influence positive sur la richesse spécifique des abeilles solitaires.

Pour l'échelle 1200 m, trois variables ont une influence négative à la fois sur la richesse spécifique et sur l'abondance : la proportion d'habitats semi-naturels (incluant les lisières de bois), la proportion d'habitats semi-naturels (incluant les lisières de bois) associés aux surfaces bâties, ainsi que la proportion d'habitats prairiaux.

En 2008, des résultats significatifs ont été trouvés uniquement pour l'échelle 400 m. La proportion de colza a une influence négative sur l'abondance tandis que la proportion de haies joue un rôle positif sur la richesse spécifique.

Tableau IV.21. Modèle linéaire généralisé sur l'effet du contexte paysager sur la richesse spécifique (RS) et sur l'abondance (AB) des abeilles solitaires. Seuls les résultats significatifs (*P* < 0,05) sont indiqués. Les bordures « colza » et « non-colza » sont prises en compte simultanément. Le jeu de données PF comprend 91 bordures, SEL 07, 28 bordures et SEL 08,18 bordures.

Site	Variable explicative	Variable réponse	F	P	Réponse
PF	HSN2 400	AB	4.1	0.045	Négative
	Prairie 400	AB	4.9	0.030	Négative
	Colza 400	**AB**	**6.1**	**0.016**	**Positive**
	Voie 400	RS	6.3	0.014	Négative
	Chemin 400	RS	5.7	0.019	Négative
	Haie 400	**RS**	**4.5**	**0.037**	**Positive**
	Chemin 800	RS	4.3	0.040	Négative
	Liné 1200	**RS**	**4.9**	**0.029**	**Positive**
	Voie 1200	RS	9.8	0.002	Négative
	Haie 1200	**RS**	**10.8**	**0.001**	**Positive**
SEL 07	**Chemin 800**	**RS**	**4.6**	**0.042**	**Positive**
	HSN2 1200	RS	7.8	0.009	Négative
	HSN2 1200	AB	8.1	0.008	Négative
	HSNB2 1200	RS	6.1	0.020	Négative
	HSNB2 1200	AB	6.6	0.016	Négative
	Prairie1200	RS	7.5	0.011	Négative
	Prairie1200	AB	7.5	0.011	Négative
SEL 08	Colza 400	AB	5.3	0.035	Négative
	Haie 400	**RS**	**4.6**	**0.047**	**Positive**

III.3.2 - Bordures « colza » et « non-colza » considérées séparément

Aucune des variables paysagères considérées n'influe significativement sur l'abondance ou la richesse spécifique des abeilles solitaires au niveau des bordures « colza » à PF. Pour les bordures « non-colza », nous obtenons une influence significative de certaines variables pour chacune des trois échelles spatiales considérées (Tableau IV.22). La proportion de voies (400 et 1200 m) et la proportion de chemins (400 et 800 m) ont une influence significative à la fois sur la richesse

spécifique et sur l'abondance. La proportion de haies a une influence positive sur la richesse aux échelles 800 et 1200 m.

Pour SEL, les résultats sont opposés à ceux de PF : nous obtenons des résultats significatifs pour les bordures « colza », mais pas pour les bordures « non-colza » (Tableau IV.22). La proportion de chemins influe positivement sur l'abondance des abeilles solitaires aux échelles 400 et 800 m. Pour les échelles 800 et 1200 m, différentes variables relatives à la proportion d'éléments semi-naturels, couplée ou non à la proportion de surfaces bâties, montrent une influence négative sur la richesse spécifique et sur l'abondance.

Tableau IV.22. Modèle linéaire généralisé sur l'effet du contexte paysager sur la richesse spécifique (RS) et sur l'abondance (AB) des abeilles solitaires. Seuls les résultats significatifs ($P < 0,05$) sont indiqués. Les bordures « colza » et « non-colza » sont prises en compte séparément. Le jeu de données PF « non-colza » comprend 59 bordures, SEL « colza », 18 bordures.

Site	Variable explicative	Variable réponse	F	P	Réponse
PF bordures « non-colza »	Voie 400	RS	10,2	0,002	Négative
	Chemin 400	RS	7,2	0,009	Négative
	Voie 400	AB	4,7	0,034	Négative
	Chemin 400	AB	5,5	0,022	Négative
	Chemin 800	RS	4,3	0,043	Négative
	Haie 800	**RS**	**4,2**	**0,045**	**Positive**
	Chemin 800	AB	4,6	0,037	Négative
	Voie 1200	RS	9,8	0,003	Négative
	Haie 1200	**RS**	**8,0**	**0,006**	**Positive**
	Voie1200	AB	7,2	0,010	Négative
SEL bordures « colza »	**Chemin 400**	**AB**	**4,9**	**0,041**	**Positive**
	HSN1 800	RS	5,4	0,034	Négative
	HSN1 800	AB	11,1	0,004	Négative
	HSN2 800	AB	4,7	0,045	Négative
	HSNB1 800	AB	8,4	0,010	Négative
	Liné 800	AB	7,8	0,013	Négative
	Chemin 800	**AB**	**4,9**	**0,041**	**Positive**
	HSN1 1200	RS	6,0	0,026	Négative
	HSN2 1200	RS	4,7	0,046	Négative
	HSNB1 1200	RS	5,6	0,031	Négative
	HSN1 1200	AB	7,0	0,018	Négative
	HSNB1 1200	AB	7,9	0,012	Négative
	HSNB2 1200	AB	5,0	0,040	Négative

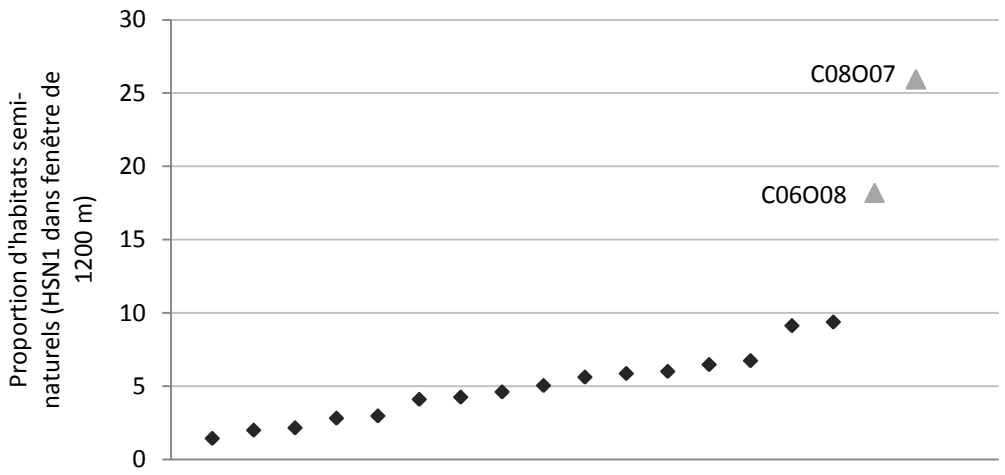


Fig. IV.17. Proportion d'habitats semi-naturels (HSN1) dans les fenêtres de 1200 m de côté autour des bordures « colza » à SEL en 2007- 2008.

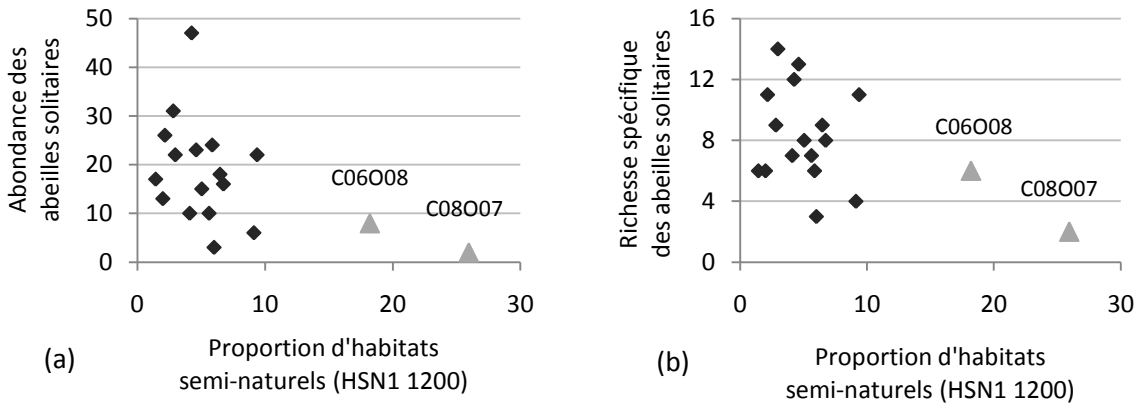


Fig. IV.18. Abondance (a) et richesse spécifique (b) des abeilles solitaires en fonction de la proportion d'habitats semi-naturels (HSN1) dans les fenêtres de 1200 m de côté autour des bordures « colza » à SEL en 2007- 2008.

IV - DISCUSSION

Dans cette partie IV.C, notre objectif était de déterminer les facteurs qui déterminent la richesse spécifique et l'abondance des abeilles solitaires au sein de deux paysages contrastés, un bocage de polyculture-élevage et un openfield de grandes cultures. Nos résultats apportent de nouvelles connaissances, à la fois sur l'influence du contexte paysager et des facteurs locaux sur la présence des abeilles solitaires, mais aussi sur la façon d'appréhender l'étude des abeilles solitaires dans des paysages différents.

Dans le bocage : influence positive des haies sur la richesse spécifique des abeilles solitaires

Nous avons analysé simultanément les points d'échantillonnage des sites PFS et PFN car (1) nous avons vu dans la partie IV.A que les communautés d'abeilles solitaires (et d'abeilles au sens large) partageaient un pool commun d'espèces et (2) il nous a semblé plus pertinent de rassembler les deux jeux de points d'échantillonnage, qui forment un gradient paysager du point de vue de la proportion de prairies (*vs.* cultures) et de haies qui les entourent. Dans la partie IV.A, nous avons vu que la

richesse spécifique et l'abondance globales des abeilles capturées étaient plus élevées à PFS qu'à PFN (mêmes si les moyennes par bordure n'étaient pas significativement différentes dans tous les cas). Nous en avions déduit que ce résultat pouvait provenir de l'influence positive des prairies et/ou des haies, davantage présentes à PFS.

Notre étude nous a d'abord amené à tester l'influence de la proportion d'habitats semi-naturels. A travers cette approche classique, plusieurs auteurs ont mis en évidence le rôle important de la quantité de ces habitats dans le paysage sur la richesse et l'abondance des abeilles (Steffan-Dewenter et al. 2002, Sjödin et al. 2008). Dans notre jeu de données, la quantité totale d'habitats semi-naturels est fortement corrélée avec la quantité de prairies. La proportion d'habitats semi-naturels (cumulés ou non avec les surfaces bâties) et la proportion de prairies considérée isolément n'ont pas donné de résultats significatifs, si ce n'est une influence négative sur l'abondance des abeilles solitaires dans les fenêtres de 400 m. Ce résultat est probablement lié à l'influence positive du colza qui est observée à cette même échelle : à l'échelle locale (400 m), le colza joue un rôle attracteur sur les abeilles solitaires (cf. aussi le résultat sur l'influence de la nature de la parcelle adjacente), ce qui conduit « statistiquement », en réponse, la proportion de prairies à montrer une influence négative. Ce résultat ne se retrouve pas lorsque l'on ne considère plus que les bordures « non-colza ».

La prise en compte de la quantité totale des habitats semi-naturels ne semble donc pas pertinente dans notre analyse, mais en revanche, la prise en compte séparée des éléments est riche d'enseignements. Ainsi, à PF, **notre résultat majeur quant à l'influence du contexte paysager sur la présence des abeilles solitaires est que la quantité de haies a une influence positive sur leur richesse spécifique.** Ce résultat est vrai pour les trois échelles spatiales considérées, et que l'on considère l'ensemble des bordures ou seulement les bordures « non-colza ».

Dans les paysages bocagers, où l'intensification agricole de la seconde moitié du XXème a été en de nombreux endroits synonyme d'arasement massif des haies, la persistance d'un linéaire dense est souvent perçue comme positive pour la biodiversité. Les haies sont notamment considérées comme des habitats permettant le maintien dans des paysages faiblement boisés d'espèces végétales et animales forestières (voir par exemple Burel et al. 1998 pour les plantes et les carabes et Aviron et al. 2005 pour les carabes). Mais les haies constituent également un habitat pour les espèces prairiales. C'est en réalité l'hétérogénéité dans la physionomie des haies à l'échelle du paysage qui est à l'origine de leur rôle positif sur la biodiversité d'une région (Baudry & Jouin 2001).

Dans leur étude menée également à PF, Burel et al. 1998 montraient que les huit groupes biologiques considérés répondaient différemment à l'ouverture du bocage (perte d'espèces, remplacement d'espèces ou absence de changement). Chez deux familles de diptères (Chironomidae et Empididae), la richesse spécifique diminuait le long du gradient d'ouverture du paysage. Les abeilles n'avaient à cette époque pas été étudiées. Notre résultat accroit nos connaissances sur l'impact de la disparition des haies sur la biodiversité et met en évidence le rôle positif du bocage à l'échelle du paysage pour un groupe supplémentaire d'insectes.

Comment expliquer le rôle positif des haies pour les abeilles solitaires ? Tout d'abord, les haies sont des milieux fournissant des ressources alimentaires à travers les plantes de la strate herbacée, mais aussi les espèces arbustives (comme les saules ou l'aubépine) ou arborées (comme le châtaignier). La diversité des physionomies de haies à l'échelle du paysage favorise la diversité des ressources florales, ainsi qu'un approvisionnement étalé dans le temps. Ainsi, les haies denses favorisent la présence d'espèces herbacées forestières, souvent de floraison précoce. De plus, une espèce donnée de plante aura une phénologie légèrement décalée en fonction du type de haies (dense ou discontinue apportant peu d'ombre) sur laquelle elle se trouve. Ceci implique, à l'échelle du paysage, une durée de floraison plus longue que dans un paysage homogène (Le Cœur, *com. pers.*). Par ailleurs, par rapport à une bordure herbacée, une bordure arborée peut être considérée comme un milieu relativement préservé car la présence des arbres limite le passage des engins agricoles pour la fauche ou l'application d'herbicides. Ensuite, les haies peuvent fournir aux abeilles des sites de nidification. Nous avons vu que la majorité des espèces présentes à PF sont des espèces terricoles. Les versants de talus bien exposés peuvent constituer des sites de nidification importants

s'ils présentent des zones peu végétalisées. Enfin, la présence de haies dans un paysage augmente l'hétérogénéité microclimatique : aux abords des haies, la vitesse du vent est réduite et la température diurne augmente, à la fois dans l'air et dans le sol (Guyot & Seguin 1976). Ces conditions peuvent favoriser ou faciliter l'activité des abeilles (Szabo & Smith 1972; Lundberg 1980).

Dans l'openfield : le rôle important des chemins et de la flore des bordures

A SEL, les haies sont quasiment absentes et les prairies très rares. Cela nous amène à « réfléchir le paysage » de façon différente pour comprendre son influence sur les abeilles. Comme pour PF, nous avons dans un premier temps analysé l'effet de variables cumulant les différents habitats semi-naturels, associés ou non aux surfaces bâties. A de nombreuses reprises, les résultats indiquent une influence négative de ces variables sur la richesse spécifique et sur l'abondance des abeilles solitaires aux larges échelles spatiales (800 et 1200 m). L'examen des représentations graphiques nous amène cependant à nuancer ces résultats. La figure IV.17 montre l'existence d'un gradient dans la quantité d'habitats semi-naturels autour des points d'échantillonnage, avec des valeurs allant de 1,4 à 9,4 %. Deux points (C08O07 et C06O08) sont hors de ce gradient continu. Schématiquement, les points constitutifs du gradient sont des points inclus dans la mosaïque agricole, pour lesquels les fenêtres paysagères considérées contiennent de petites surfaces de bosquets ou de jachères. Les points C08O07 et C06O08 sont quant à eux localisés à l'Ouest du site, près du bois du Coudray (cf. chapitre II « Méthodes et sites d'étude »). Ce bois est bordé par une zone continue de prairies permanentes. Au niveau de ces deux points d'échantillonnage « atypiques », situés sur des bordures « colza », la richesse spécifique et l'abondance des abeilles solitaires sont très faibles (Fig. IV.18), ce qui conduit à ce résultat sur l'influence négative des habitats semi-naturels. On constate que pour le reste des points, localisés dans la mosaïque agricole, cette relation est beaucoup moins évidente. Comment expliquer le faible nombre d'abeilles capturées aux abords de cette zone *a priori* favorable par rapport au reste du paysage ? On peut supposer que les coupelles colorées n'ont pas attiré les abeilles utilisant les prairies permanentes. Trouvant suffisamment de nourriture au niveau des prairies, elles ne vont pas explorer la mosaïque agricole. En résumé, tout comme à PF, les différentes variables « habitats semi-naturels » ne se sont pas révélées être de bons indicateurs de la présence des abeilles. Comme à PF, la prise en compte d'habitats particuliers du paysage a été plus pertinente.

La quantité de chemins influe positivement sur la richesse spécifique (pour l'ensemble des bordures, une des deux années, échelle 800 m) et sur l'abondance (pour les bordures « colza », les deux années considérées simultanément, échelles 400 et 800 m) des abeilles solitaires. Le site de SEL est parcouru de chemins non-goudronnés utilisés par les agriculteurs pour sillonner leurs exploitations. Ces chemins sont plus ou moins végétalisés (cf. exemples en Annexe IV.10). Comme nous l'avons suggéré dans la partie IV.A, ces éléments du paysage peuvent constituer des sites de nidification adéquats pour les Halictidae, groupe davantage présent à SEL qu'à PF. De plus, les bordures de chemin sont généralement gérées de façon moins intensive que les routes (Sourisseau 2007) et peuvent ainsi fournir davantage de ressources florales aux abeilles.

A SEL, la richesse spécifique des abeilles solitaires est influencée par la richesse des plantes et leur abondance est liée à la quantité de ressources, calculée à partir du recouvrement des espèces entomophiles en fleur au moment des captures de pollinisateurs. Nous ne retrouvons pas à PF ce fort effet de la qualité de la flore des bordures. Les bordures de champs, et plus généralement les éléments linéaires, recouvrent des surfaces moins importantes à SEL qu'à PF. Il est alors possible que la qualité de l'habitat local joue davantage sur la fréquentation par les abeilles à SEL.

ANNEXES DU CHAPITRE IV

Annexe IV.1. Comparaison de l'abondance et de la richesse spécifique des abeilles en fonction du site en 2007 (a) et 2008 (b). Les moyennes sont indiquées avec leur erreur standard. Les comparaisons de moyennes sont réalisées à l'aide de tests de Wilcoxon (W). Par application de la correction de Bonferroni, le seuil de significativité est fixé à 0.016.

(a)

ABEILLES 2007	Abondance	W	P	Richesse spécifique	W	P
PFS **PFN**	**16.7** ± 1.7 **15.5** ± 2.5	354.5	NS	**9.5** ± 0.6 **6.9** ± 0.6	263.5	**0.006**
PFS **SEL**	**16.7** ± 1.7 **29.4** ± 3.0	667	**0.001**	**9.5** ± 0.6 **11.0** ± 0.8	366	NS
PFN **SEL**	**15.5** ± 2.5 **29.4** ± 3.0	700.5	**< 0.001**	**6.9** ± 0.6 **11.0** ± 0.8	205	**< 0.001**

(b)

ABEILLES 2008	Abondance	W	P	Richesse spécifique	W	P
PFS **PFN**	**29.3** ± 5.4 **21.6** ± 4.0	197	NS	**10.6** ± 1.1 **7.8** ± 0.6	331.5	0.036 (NS)
PFS **SEL**	**29.3** ± 5.4 **17.3** ± 2.2	272	NS	**10.6** ± 1.1 **8.5** ± 0.7	273.5	NS
PFN **SEL**	**21.6** ± 4.0 **17.3** ± 2.2	225	NS	**7.8** ± 0.6 **8.5** ± 0.7	236.5	NS

Annexe IV.2. **Composition spécifique des communautés d'abeilles des trois sites en 2007. Abondance de chaque espèce dans chaque site.**

ABEILLES 2007	Code Espèce	PFS	PFN	SEL	TOTAL	
Andrena flavipes	Andfla	98	74	288	460	Espèces communes aux trois sites
Andrena cineraria	Andcin	68	102	44	214	
Andrena haemorrhoa	Andhae	30	39	30	99	
Andrena nigroaenea	Andnig	10	5	83	98	
Andrena dorsata	Anddor	14	38	1	53	
Lasioglossum pauxillum	Laspax	8	7	30	45	
Andrena nitida	Andnit	13	10	21	44	
Halictus scabiosae	Halsca	26	6	7	39	
Lasioglossum pauperatum	Laspau	1	1	34	36	
Lasioglossum morio	Lasmor	2	19	6	27	
Lasioglossum minutissimum	Lasmin	1	1	22	24	
Nomada fucata	Nomfuc	4	5	13	22	
Nomada flava	Nomfla	8	11	2	21	
Lasioglossum villosulum	Lasvil	3	2	15	20	
Andrena carantonica	Andcar	11	3	4	18	
Andrena lagopus	Andlag	9	2	5	16	
Lasioglossum calceatum	Lascal	7	8	1	16	
Halictus tumulorum	Haltum	6	7	3	16	
Andrena fulva	Andful	9	4	1	14	
Andrena minutula	Andmin	4	5	5	14	
Bombus terrestris	Bomter	4	6	4	14	
Andrena fulvata	Andfut	7	4	2	13	
Nomada fabriciana	Nomfab	9	2	2	13	
Bombus lapidarius	Bomlap	3	6	1	10	
Andrena gravida	Andgra	2	3	4	9	
Nomada flavoguttata	Nomflo	3	2	4	9	
Lasioglossum leucozonium	Laslec	4	2	1	7	
Nomada bifasciata	Nombif	1	1	5	7	
Nomada ruficornis	Nomruf	5	1	1	7	
Andrena angustior	Andang	1	1	4	6	
Halictus rubicundus	Halrub	1	1	3	5	
Nomada goodeniana	Nomgoo	2	1	1	4	
Andrena bicolor	Andbic	20	17		37	Espèces présentes dans deux sites
Andrena rufula/fulvida	Andruf	22	4		26	
Bombus pratorum	Bompra	6	7		13	
Lasioglossum sexnotatum	Lassex	9	3		12	
Bombus pascuorum	Bompas	8	2		10	
Andrena humilis	Andhum	4	2		6	
Lasioglossum mediterraneum	Lasmed	1	1		2	
Nomada ferruginata	Nomfer	1	1		2	
Lasioglossum xanthopus	Lasxan	3		71	74	
Andrena distinguenda	Anddis	1		8	9	
Nomada lathburiana	Nomlat	3		4	7	
Osmia rufa	Osmruf	5		2	7	
Halictus compressus/simplex	Halcom	1		3	4	
Anthophora retusa	Antret	1		1	2	
Lasioglossum punctatissimum	Laspun	1		1	2	
Nomada signata	Nomsig		4	1	5	

… suite page suivante …

2007 suite	Code Espèce	PFS	PFN	SEL	TOTAL
Halictus maculatus	Halmac	4			4
Lasioglossum fulvicorne	Lasful	2			2
Nomada leucophtalma	Nomleu	2			2
Anthophora plumipes	Antplu	1			1
Ceratina cyanea	Cercya	1			1
Lasioglossum leucopus	Lasleu	1			1
Lasioglossum pallens	Laspal	1			1
Lasioglossum smeathmanellum	Lassme	1			1
Melecta albifrons	Melalb	1			1
Nomada striata	Nomstr	1			1
Sphecodes ephippius	Spheph	1			1
Andrena clarkella	Andcla		2		2
Bombus hortorum	Bomhor		2		2
Nomada zonata	Nomzon		2		2
Andrena bimaculata	Andbim		1		1
Andrena praecox	Andpra		1		1
Andrena pusilla	Andpus		1		1
Bombus sylvarum	Bomsyl		1		1
Dufourea inermis	Dufine		1		1
Nomada atroscutellaris	Nomatr		1		1
Nomada castellana	Nomcas		1		1
Nomada femoralis	Nomfem		1		1
Nomada fulvicornis	Nomful		1		1
Lasioglossum malachurum	Lasmal			36	36
Lasioglossum subhirtum	Lassub			19	19
Sphecodes ruficrus	Sphruf			18	18
Andrena alfkenella	Andalf			9	9
Andrena decipiens	Anddec			5	5
Lasioglossum glabriusculum	Lasgla			5	5
Xylocopa violacea	Xylvio			3	3
Andrena chrysoceles	Andchr			2	2
Andrena pilipes	Andpil			2	2
Lasioglossum griseolum	Lasgri			2	2
Lasioglossum laticeps	Laslat			2	2
Lasioglossum marginatum	Lasmar			2	2
Andrena minutuloides	Andmid			1	1
Andrena similis	Andsim			1	1
Andrena trimmerana	Andtri			1	1
Anthophora plagiata	Antpla			1	1
Eucera nigrescens	Eucnig			1	1
Halictus subauratus	Halsub			1	1
Lasioglossum lativentre	Laslav			1	1
Lasioglossum lineare	Laslin			1	1
Lasioglossum zonulum	Laszon			1	1
Nomada panzeri	Nompan			1	1
Nomada stigma	Nomsti			1	1
Osmia brevicornis	Osmbre			1	1
Sphecodes monilicornis	Sphmon			1	1
Sphecodes niger	Sphnig			1	1

Espèces présentes dans un seul site

Annexe IV.3. **Composition spécifique des communautés d'abeilles des trois sites en 2008. Abondance de chaque espèce dans chaque site.**

ABEILLES 2008	Code Espèce	PFS	PFN	SEL	TOTAL	
Andrena cineraria	Andcin	147	58	49	254	Espèces communes aux trois sites
Andrena haemorrhoa	Andhae	98	119	9	226	
Andrena nigroaenea	Andnig	49	48	54	151	
Andrena angustior	Andang	34	26	25	85	
Andrena nitida	Andnit	36	36	6	78	
Andrena flavipes	Andfla	18	24	32	74	
Lasioglossum malachurum	Lasmal	1	2	52	55	
Lasioglossum calceatum	Lascal	14	14	6	34	
Andrena gravida	Andgra	21	7	5	33	
Andrena minutula	Andmin	21	2	3	26	
Andrena lagopus	Andlag	2	12	8	22	
Andrena dorsata	Anddor	64	36		100	Espèces présentes dans deux sites
Andrena fulva	Andful	21	23		44	
Andrena bicolor	Andbic	16	23		39	
Andrena carantonica	Andcar	17	16		33	
Nomada flava	Nomfla	9	5		14	
Nomada goodeniana	Nomgoo	8	4		12	
Nomada fabriciana	Nomfab	9	2		11	
Nomada ruficornis	Nomruf	4	2		6	
Lasioglossum mediterraneum	Lasmed	4	1		5	
Osmia rufa	Osmruf	4	1		5	
Lasioglossum sexnotatum	Lassex	2	2		4	
Nomada zonata	Nomzon	3	1		4	
Lasioglossum smeathmanellum	Lassme	2	1		3	
Andrena humilis	Andhum	1	1		2	
Lasioglossum leucozonium	Laslec	1	1		2	
Nomada lathburiana	Nomlat	6		8	14	
Lasioglossum xanthopus	Lasxan	3		10	13	
Lasioglossum morio	Lasmor	3		2	5	
Andrena strohmella	Andstr	2		3	5	
Anthophora plumipes	Antplu	1		2	3	
Nomada fucata	Nomfuc	2		1	3	
Halictus rubicundus	Halrub		1	2	3	

… suite page suivante …

2008 suite	Code Espèce	PFS	PFN	SEL	TOTAL
Andrena bimaculata	Andbim	4			4
Nomada succincta	Nomsuc	4			4
Ceratina cyanea	Cercya	2			2
Lasioglossum parvulum	Laspar	2			2
Sphecodes geoffrellus	Sphgeo	2			2
Andrena thoracica	Andtho	1			1
Nomada bifasciata	Nombif	1			1
Nomada leucophtalma	Nomleu	1			1
Osmia cornuta	Osmcor	1			1
Sphecodes ephippius	Spheph	1			1
Sphecodes hyalinatis	Sphhya	1			1
Nomada signata	Nomsig		2		2
Andrena alfkenella	Andalf		1		1
Andrena varians	Andvar		1		1
Lasioglossum villosulum	Lasvil		1		1
Lasioglossum zonulum	Laszon		1		1
Melecta albifrons	Melalb		1		1
Lasioglossum subhirtum	Lassub			20	20
Halictus tumulorum	Haltum			10	10
Sphecodes ruficrus	Sphruf			8	8
Andrena chrysoceles	Andchr			6	6
Andrena distinguenda	Anddis			5	5
Lasioglossum punctatissimum	Laspun			3	3
Andrena fulvata	Andfut			2	2
Andrena helvola	Andhel			2	2
Halictus scabiosae	Halsca			2	2
Lasioglossum nitidulum	Lasnit			2	2
Andrena decipiens	Anddec			1	1
Andrena fucata	Andfuc			1	1
Eucera nigrescens	Eucnig			1	1
Halictus simplex	Halsim			1	1
Lasioglossum marginatum	Lasmar			1	1
Lasioglossum puncticolle	Laspuc			1	1
Nomada flavoguttata	Nomflo			1	1
Sphecodes rubicundus	Sphrub			1	1

Espèces présentes dans un seul site

Annexe IV.4. Traits biologiques des abeilles.

LR : indique le nombre de pays dans lesquels l'espèce est en Liste Rouge. Seize pays européens possèdent une Liste Rouge des abeilles : Allemagne, Espagne, Estonie, Finlande, Hongrie, Irlande, Lettonie, Lituanie, Moldavie, Norvège, Pays-Bas, Pologne, Russie, Slovénie, Suède, Suisse. La France ne possède pas de Liste Rouge pour les abeilles.
DIT : distance intertégulaire, qui sépare les deux points d'insertion des ailes (tegulae) (en mm).
Langue : longueur de la langue. C = courte, L = longue. Les bourdons ont tous des langues longues, mais on distingue trois sous-groupes, par ordre de longueur croissante : L-, L+/-, L+.
Socialité : mode de vie : solitaire, social ou parasite (cleptoparasitisme).
Nidification : mode de nidification.
Plantes butinées : si rien n'est indiqué, il s'agit d'une espèce polylectique, qui se nourrit sur un grand nombre d'espèces de plantes. Si l'espèce est oligolectique, on indique ici les plantes butinées.
Voltin. : voltinisme = nombre de générations annuelles.
Période : période de vol.
Durée : durée de la période de vol en mois.

- NA : donnée non disponible.
- Par souci de lisibilité, le nom des genres n'a pas été indiqué : A. = *Andrena*, Ant. = *Anthophora*, B. = *Bombus*, C. = *Ceratina*, D. = *Dufourea*, E. = *Eucera*, H. = *Halictus*, L. = *Lasioglossum*, M. = *Melecta*, N. = *Nomada*, O. = *Osmia*, S. = *Sphecodes*, X. = *Xylocopa*.

Espèce	LR	DIT	Langue	Socialité	Nidification	Plantes butinées	Voltin.	Période	Durée
A. alfkenella	5	1.33	C	Solitaire	Terricole		1	avril-août	5
A. angustior	1	1.88	C	Solitaire	Terricole		1	avril-juin	3
A. bicolor	0	2.10	C	Solitaire	Terricole		2	mars-août	6
A. bimaculata	5	2.72	C	Solitaire	Terricole		1	mars-août	6
A. carantonica	0	2.72	C	Solitaire	Terricole		1	mars-juillet	5
A. chrysoceles	1	1.79	C	Solitaire	Terricole		1	mars-juillet	5
A. cineraria	2	2.76	C	Solitaire	Terricole		1	mars-juillet	5
A. clarkella	2	2.97	C	Solitaire	Terricole	Salix (Salicaceae)	1	mars-mai	3
A. decipiens	3	NA	C	Solitaire	Terricole	Fabaceae	1	avril-sept	6
A. distinguenda	3	1.68	C	Solitaire	Terricole	Brassicaceae	1	février-juin	5
A. dorsata	1	2.03	C	Solitaire	Terricole		2	mars-mai & juillet-sept	6
A. flavipes	0	2.36	C	Solitaire	Terricole		2	mars-oct	8
A. fucata	2	2.30	C	Solitaire	Terricole		1	mai-août	4
A. fulva	1	2.78	C	Solitaire	Terricole		1	mars-juin	4
A. fulvata	0	1.97	C	Solitaire	Terricole		1	avril-mai	2
A. gravida	3	2.59	C	Solitaire	Terricole		1	mars-juin	4
A. haemorrhoa	0	2.66	C	Solitaire	Terricole		1	avril-juillet	4
A. helvola	1	2.09	C	Solitaire	Terricole		1	mars-juin	4
A. humilis	6	2.23	C	Solitaire	Terricole	Asteraceae	1	avril-juillet	4
A. lagopus	1	2.34	C	Solitaire	Terricole	Brassicaceae	1	mars-juin	4
A. minutula	1	1.43	C	Solitaire	Terricole		2	mars-sept	7
A. minutuloides	0	1.39	C	Solitaire	Terricole		1	avril-sept	6
A. nigroaenea	1	2.84	C	Solitaire	Terricole		1	avril-juillet	4
A. nitida	1	2.97	C	Solitaire	Terricole		1	mars-juillet	5
A. pilipes	1	3.08	C	Solitaire	Terricole		2	avril-août	5
A. praecox	2	2.26	C	Solitaire	Terricole	Salix (Salicaceae)	1	mars-juin	4
A. pusilla	3	1.39	C	Solitaire	Terricole		1	NA	NA
A. rufula/fulvida	2/4	2.20	C	Solitaire	Terricole		1	avril-mai	2
A. similis	4	2.32	C	Solitaire	Terricole	Fabaceae	1	avril-juin	3
A. strohmella	1	1.58	C	Solitaire	Terricole		2	mars-mai & juillet-août	5
A. thoracica	5	3.08	C	Solitaire	Terricole		2	avril-sept	6
A. trimmerana	1	2.66	C	Solitaire	Terricole		2	mars-mai & juillet-sept	5

A. varians	4	2.54	C	Solitaire	Terricole		1	mars-juillet	5
Ant. plagiata	5	NA	L	Solitaire	Terricole		1	avril-juillet	4
Ant. plumipes	2	4.33	L	Solitaire	Terricole		1	février-juin	5
Ant. retusa	6	3.73	L	Solitaire	Terricole		1	avril-juillet	4
B. hortorum	0	5.77	L +	Eusociale	Cavités diverses		1	mars-sept	7
B. lapidarius	1	4.97	L +/-	Eusociale	id.		1	mars-sept	7
B. pascuorum	0	4.32	L +/-	Eusociale	id.		1	mars-nov	9
B. pratorum	0	4.61	L -	Eusociale	id.		2	février-oct	9
B. sylvarum	4	4.44	L +/-	Eusociale	id.		1	mai-sept	5
B. terrestris	0	5.71	L -	Eusociale	id.		1 ou +	janv-déc	12
C. cyanea	1	1.39	L	Solitaire	Charpentière		1	fév-nov	10
D. inermis	3	NA	C	Solitaire	Terricole	Campanulaceae	1	juillet-sept	3
E. nigrescens	2	3.52	L	Solitaire	Terricole	Fabaceae	1	mai-juin	2
H. compressus/simplex		NA	C	NA	Terricole		NA	NA	NA
H. maculatus	3	1.55	C	Eusociale	Terricole		1	avril-oct	7
H. rubicundus	0	2.18	C	Solit. / Eusoc.	Terricole		1	avril-août	5
H. scabiosae	3	2.44	C	Eusociale	Terricole		1	avril-sept	6
H. simplex	0	1.90	C	Eusociale	Terricole		1	avril-août	5
H. subauratus	2	1.62	C	Eusociale	Terricole		1	avril-sept	6
H. tumulorum	1	1.49	C	Solit. / Eusoc.	Terricole		1	avril-sept	6
L. calceatum	0	1.82	C	Eusociale	Terricole		1	mars-oct	8
L. fulvicorne	0	1.31	C	Solitaire	Terricole		1	avril-oct	7
L. glabriusculum	2	0.73	C	Eusociale	Terricole		1	mai-sept	5
L. griseolum	2	0.93	C	NA	Terricole		1	avril-août	5
L. laticeps	1	1.48	C	Eusociale	Terricole		1	avril-sept	6
L. lativentre	5	1.55	C	Solitaire	Terricole		1	avril-oct	7
L. leucopus	0	1.21	C	Solitaire	Terricole		1	mai-oct	6
L. leucozonium	0	1.91	C	Solitaire	Terricole		1	avril-oct	7
L. lineare	3	1.42	C	Eusociale	Terricole		1	mars-sept	7
L. malachurum	1	1.79	C	Eusociale	Terricole		1	avril-oct	7
L. marginatum	2	1.59	C	Eusociale	Terricole		1	NA	NA
L. mediterraneum	0	NA	C	NA	Terricole		1	avril-août	5
L. minutissimum	0	NA	C	Solitaire	Terricole		1	avril-oct	7
L. morio	1	1.10	C	Eusociale	Terricole		1	mars-oct	8
L. nitidulum	1	1.24	C	Eusociale	Terricole		1	mars-sept	7
L. pallens	2	1.59	C	Solitaire	Terricole		1	avril-sept	6
L. parvulum	3	1.25	C	Solitaire	Terricole		1	mars-sept	7
L. pauperatum	3	1.20	C	NA	Terricole		1	avril-oct	7
L. pauxillum	0	1.24	C	Eusociale	Terricole		1	avril-oct	7
L. punctatissimum	0	1.23	C	NA	Terricole		1	avril-oct	7
L. puncticolle	2	1.49	C	Eusociale	Terricole		1	mai-sept	5
L. sexnotatum	4	2.07	C	Solitaire	Terricole		1	avril-sept	6
L. smeathmanellum	1	NA	C	Solitaire	Terricole		1	avril-sept	6
L. subhirtum	2	NA	C	NA	Terricole		1	NA	NA
L. villosulum	1	1.33	C	Eusociale	Terricole		1	avril-nov	8
L. xanthopus	4	2.37	C	Solitaire	Terricole		1	avril-oct	7
L. zonulum	0	1.98	C	Solitaire	Terricole		1	avril-oct	7
M. albifrons	1	3.23	L	Parasite	Parasite		1	avril-juin	3
N. atroscutellaris	2	1.00	L	Parasite	Parasite		1	mai-juillet	3
N. bifasciata	2	1.96	L	Parasite	Parasite		1	mars-juin	4
N. castellana	2	NA	L	Parasite	Parasite		1	mai-juin	2
N. fabriciana	0	1.58	L	Parasite	Parasite		2	mars-août	6
N. femoralis	4	1.52	L	Parasite	Parasite		1	mai-juillet	3
N. ferruginata	4	NA	L	Parasite	Parasite		1	mars-mai	3

N. flava	1	1.99	L	Parasite	Parasite		1	mars-juillet	5
N. flavoguttata	0	1.16	L	Parasite	Parasite		2	mars-sept	7
N. fucata	0	1.88	L	Parasite	Parasite		2	avril-sept	6
N. fulvicornis	6	1.88	L	Parasite	Parasite		1	mars-sept	7
N. goodeniana	3	2.24	L	Parasite	Parasite		2	avril-août	5
N. lathburiana	4	2.18	L	Parasite	Parasite		1	mars-août	6
N. leucophtalma	3	1.94	L	Parasite	Parasite		1	mars-mai	3
N. panzeri	3	1.64	L	Parasite	Parasite		1	mars-août	6
N. ruficornis	0	1.81	L	Parasite	Parasite		1	mars-juin	4
N. signata	3	NA	L	Parasite	Parasite		1	avril-juillet	4
N. stigma	6	1.44	L	Parasite	Parasite		1 ou 2	mai-août	4
N. striata	2	1.65	L	Parasite	Parasite		1	avril-août	5
N. succincta	1	2.18	L	Parasite	Parasite		1	avril-juin	3
N. zonata	4	1.67	L	Parasite	Parasite		2	mars-mai & juil-août	5
O. brevicornis	2	2.18	L	Solitaire	Cavités diverses	Brassicaceae	1	avril-juillet	4
O. cornuta	1	3.36	L	Solitaire	Cavités diverses		1	mars-mai	3
O. rufa	1	3.01	L	Solitaire	Cavités diverses		1	mars-juillet	5
S. ephippius	1	1.45	C	Parasite	Parasite		1	avril-oct	7
S. geoffrellus	0	1.08	C	Parasite	Parasite		1	avril-oct	7
S. hyalinatis	1	1.45	C	Parasite	Parasite		1	avril-sept	6
S. monilicornis	0	1.48	C	Parasite	Parasite		1	avril-sept	6
S. niger	3	1.00	C	Parasite	Parasite		1 ou 2	avril-oct	7
S. rubicundus	3	NA	C	Parasite	Parasite		1	mai-juillet	3
S. ruficrus	NA	NA	C	Parasite	Parasite		1	NA	NA
Xylocopa violacea	5	6.54	L	Solitaire	Charpentière		1	février-oct	9

Annexe IV.5. **Comparaison de l'abondance et de la richesse spécifique des syrphes en fonction du site en 2007 (a) et 2008 (b). Les moyennes sont indiquées avec leur erreur standard. Les comparaisons de moyennes sont réalisées à l'aide de tests de Wilcoxon (W). Par application de la correction de Bonferroni, le seuil de significativité est fixé à 0.016 pour l'année 2007 (a). En 2008, aucun syrphe n'a été capturé à Selommes (b).**

(a)

SYRPHES 2007	Abondance	W	P	Richesse spécifique	W	P
PFS **PFN**	**5.9** ± 1.2 **2.9** ± 0.7	304	0.030 (NS)	**2.5** ± 0.3 **1.7** ± 0.2	564	NS
PFS **SEL**	**5.9** ± 1.2 **3.3** ± 0.5	530.5	NS	**2.5** ± 0.3 **1.8** ± 0.2	550.5	NS
PFN **SEL**	**2.9** ± 0.7 **3.3** ± 0.5	367	NS	**1.7** ± 0.2 **1.8** ± 0.2	418.5	NS

(b)

SYRPHES 2008	Abondance	W	P	Richesse spécifique	W	P
PFS **PFN**	**13.1** ± 2.0 **10.2** ± 2.3	298.5	NS	**1.9** ± 0.3 **2.9** ± 0.3	339	0.019

Annexe IV.6. **Composition spécifique des communautés de syrphes des trois sites en 2007. Abondance de chaque espèce dans chaque site.**

SYRPHES 2007	Code Espèce	PFS	PFN	SEL	TOTAL
Sphaerophoria scripta	Sphscr	1	3	31	35
Episyrphus balteatus	Epibal	1	1	19	21
Eristalis tenax	Eriten	5	1	1	7
Syritta pipiens	Syrpip	3	1	2	6
Rhingia campestris	Rhicam	118	32		150
Eristalis nemorum	Erinem	8	13		21
Eristalis arbustorum	Eriarb	6	13		19
Eristalis pertinax	Eriper	9	4		13
Helophilus pendulus	Helpen	7	3		10
Xylota segnis	Xylseg	9	1		10
Eristalis similis	Erisim	2	2		4
Syrphus ribesii	Syrrib	2	1		3
Melanostoma scalare	Melsca	1		2	3
Syrphus vitripennis	Syrvit	1		1	2
Melanostoma mellinum	Melmel		4	39	43
Eupeodes corollae	Eupcor		1	2	3
Myathropa florea	Myaflo	2			2
Melanogaster hirtella	Melhir	1			1
Platycheirus manicatus	Plaman	1			1

Chalcosyrphus nemorum	Chanem	2		2
Cheilosia pagana	Chepag	1		1
Eristalinus sepulchralis	Erisep	1		1
Helophilus trivittatus	Heltri	1		1
Neoscia podagrica	Neopod	1		1
Platycheirus peltatus	Plapel	1		1
Chrysotoxum cautum	Chrcau		1	1
Sphaerophoria rueppelli	Sphrue		1	1

Annexe IV.7. Composition spécifique des communautés de syrphes des sites PFS et PFN 2008. Abondance de chaque espèce dans chaque site. A Selommes, aucun syrphe n'a été capturé en 2008.

SYRPHES 2008	Code Espèce	PFS	PFN	TOTAL
Rhingia campestris	Rhicam	206	183	389
Helophilus pendulus	Helpen	19	11	30
Eristalis pertinax	Eriper	20	1	21
Eristalis nemorum	Erinem	15	5	20
Melanostoma scalare	Melsca	11	9	20
Xylota segnis	Xylseg	10	3	13
Syrphus ribesii	Syrrib	2	5	7
Myathropa florea	Myaflo	1	1	2
Platycheirus albimanus	Plaalb	3		3
Chalcosyrphus nemorum	Chanem	1		1
Eupeodes corollae	Eupcor		3	3
Eristalis arbustorum	Eriarb		2	2
Platycheirus manicatus	Plaman		1	1
Platycheirus scutatus	Plascu		1	1

Annexe IV.8. Traits biologiques des syrphes.

Larve : régime alimentaire au stade larvaire. MO = micro-organismes, S = saproxylique, A = animaux vivants, P = plantes.
Dévt : durée du développement larvaire en mois.
Hivernation : stade auquel l'espèce passe l'hiver.
Inond. : résistance, ou non, à l'inondation de la larve.
Adulte : régime alimentaire au stade adulte. P = plantes fournissant uniquement du pollen. N = plantes fournissant pollen et nectar.
Voltin. : voltinisme = nombre de générations annuelles.
Période : période de vol.
Durée : durée de la période de vol en mois.
Migration : indique si l'adulte effectue une migration.

Espèce	Larve	Dévt	Hivernation	Inond.	Adulte	Voltin.	Période	Durée	Migration
Chalcosyrphus nemorum	MO, S	2 à 12	larve	oui	P, N	1	mai-oct	6	non
Cheilosia pagana	MO, P	2 à 12	pupe	non	N	1 ou 2	mars-sept	7	non
Chrysotoxum cautum	A	7 à 12	larve	non	P, N	1	mai-juin	2	non
Episyrphus balteatus	A	< 2 à 6	adulte	non	P, N	≥ 2	mai-oct	6	oui
Eristalinus sepulchralis	MO	< 2 à 12	larve	oui	N	> 2	mai-août	4	non
Eristalis arbustorum	MO	< 2 à 6	larve	oui	P, N	≥ 2	avril-sept	6	oui
Eristalis nemorum	MO	2 à 6	larve	oui	N	2	avril-sept	6	non / oui
Eristalis pertinax	MO	< 2 à 12	larve	oui	P, N	> 2	mars-oct	8	non / oui
Eristalis similis	MO, S	2 à 12	larve	oui	N	1 ou 2	mai-août	4	non
Eristalis tenax	MO	< 2 à 6	adulte	oui	N	> 2	avril-oct	7	oui
Eupeodes corollae	A	< 2 à 6	pupe	non	N	≥ 2	avril-oct	7	oui
Helophilus pendulus	MO	< 2 à 12	larve	oui	P, N	> 2	avril-oct	7	oui
Helophilus trivittatus	MO	2 à 12	larve	oui	P, N	1 ou 2	mai-sept	5	oui
Melanogaster hirtella	MO	7 à 12	larve	oui	N	1	avril-sept	6	non
Melanostoma mellinum	A, P	< 2 à 12	larve	non	P, N	> 2	mai-oct	6	oui
Melanostoma scalare	A, P	< 2 à 12	larve	oui	P, N	≥ 2	mai-août	4	non
Myathropa florea	MO, S	< 2 à 12	larve	oui	P, N	≥ 2	mai-oct	6	non
Neoscia podagrica	MO	< 2 à 12	larve	oui	P, N	≥ 2	mai-août	4	non
Platycheirus albimanus	A	< 2 à 12	larve	non	P, N	≥ 2	avril-août	5	non
Platycheirus manicatus	A	2 à 12	larve	non	N	1 ou 2	mai-sept	5	oui
Platycheirus peltatus	A	2 à 12	larve	oui	P, N	1	mai	1	non
Platycheirus scutatus	A	< 2 à 12	larve	non	N	≥ 2	avril-oct	7	non
Rhingia campestris	MO	2 à 12	larve	oui	P, N	1 ou 2	avril-sept	6	non
Sphaerophoria rueppelli	A	< 2 à 6	larve	non	N	≥ 2	mai-sept	5	non / oui
Sphaerophoria scripta	A	< 2 à 12	larve / pupe	non	P, N	≥ 2	avril-oct	7	oui
Syritta pipiens	MO	< 2 à 12	larve	oui	P, N	≥ 2	avril-oct	7	non
Syrphus ribesii	A	< 2 à 12	larve	non	P, N	≥ 2	mai-oct	6	non / oui
Syrphus vitripennis	A	< 2 à 12	larve	non	P, N	≥ 2	mai-oct	6	oui
Xylota segnis	MO	2 à 12	larve	oui	P, N	1 ou 2	avril-oct	7	non

Annexe IV.9. **Comparaison des variables « Flore » en fonction du site en 2008. Les moyennes sont indiquées avec leur erreur standard. Les comparaisons de moyennes sont réalisées à l'aide de tests de Wilcoxon (W). Par application de la correction de Bonferroni, le seuil de significativité est fixé à 0.016.**

FLORE 2008	RS tot	W	P	RS entomo	W	P	RS entomo fleuri	W	P	Abondance	W	P
PFS **PFN**	**16,7** ± 1.4 **13.6** ± 1.5	302	NS	**11.9** ± 1.2 **9.4** ± 1.2	311	NS	**6.6** ± 0.9 **5.8** ± 0.9	209	NS	**7.8** ± 0.9 **9.3** ± 1.6	226	NS
PFS **SEL**	**16,7** ± 1.4 **18.7** ± 1.2	167,5	NS	**11.9** ± 1.2 **11.1** ± 1.0	223	NS	**6.6** ± 0.9 **5.9** ± 0.7	200,5	NS	**7.8** ± 0.9 **7.1** ± 1.8	161	NS
PFN **SEL**	**13.6** ± 1.5 **18.7** ± 1.2	338,5	**0.003**	**9.4** ± 1.2 **11.1** ± 1.0	275	NS	**5.8** ± 0.9 **5.9** ± 0.7	232	NS	**9.3** ± 1.6 **7.1** ± 1.8	166	NS

Annexe IV.10. Photographies

Les chemins de Selommes (photographies d'Agnès Ricroch en haut et Rémy Chifflet en bas)

Les abeilles

Andrena flavipes (photos de Nicolas Vereecken)

Andrena cineraria (photos de N. Vereecken à gauche et A. Le Nevé à droite)

Lasioglossum xanthopus (à gauche) **et** ***Andrena dorsata*** (à droite) (photos de N. Vereecken)

Les abeilles (suite)

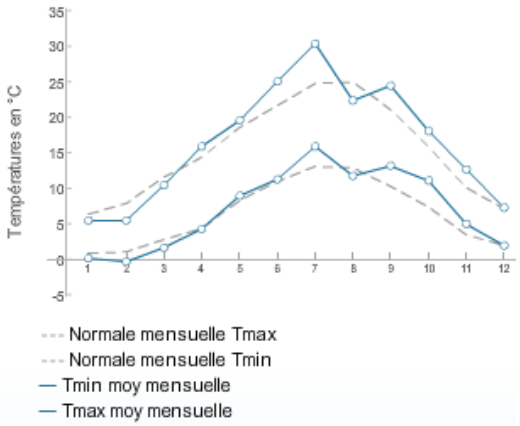
Nomada goodeniana (à gauche) et *Nomada fucata* (à droite) (photos de N. Vereecken)

L'espèce de syrphe dominante dans notre jeu de données :
Rhingia campestris (photo : Maël Garrin)

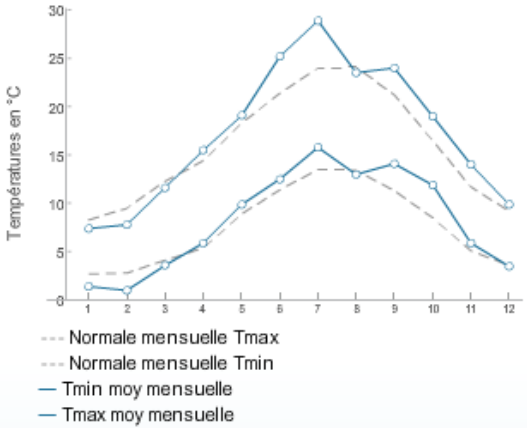
Annexe IV.11. Conditions météorologiques

Année 2006

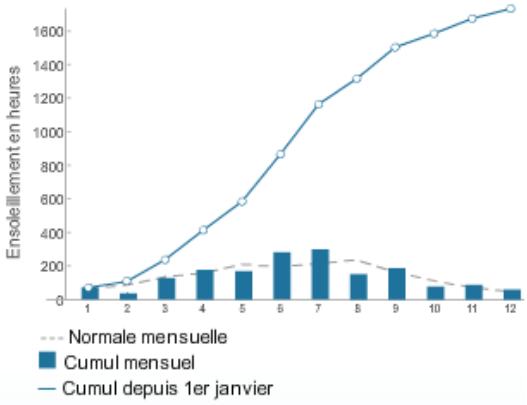
Orleans, 2006



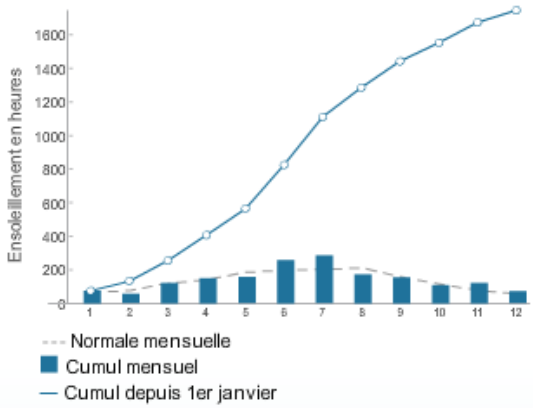
Rennes St Jacques, 2006



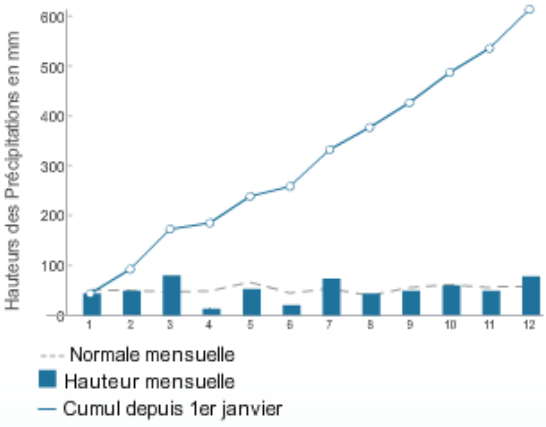
Orleans, 2006



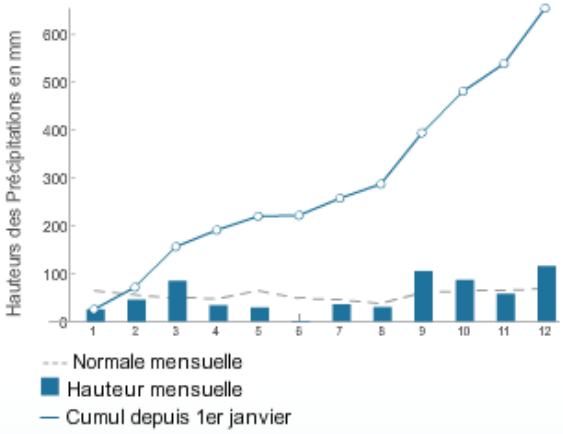
Rennes St Jacques, 2006



Orleans, 2006

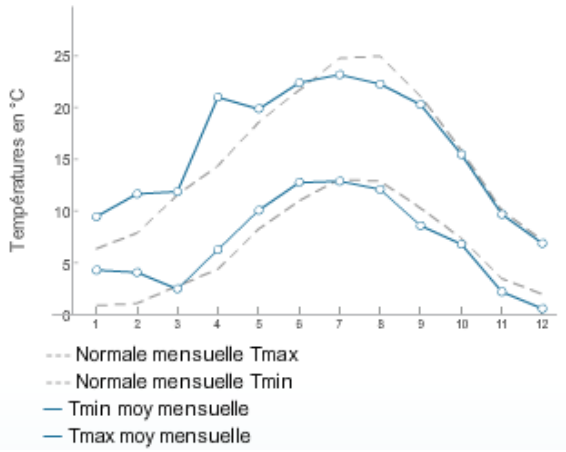


Rennes St Jacques, 2006

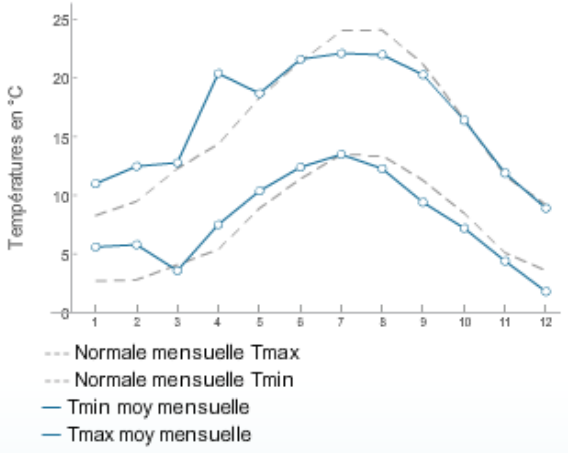


Année 2007

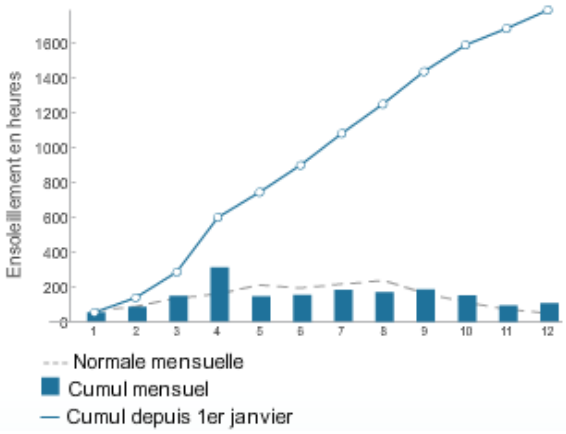
Orleans, 2007



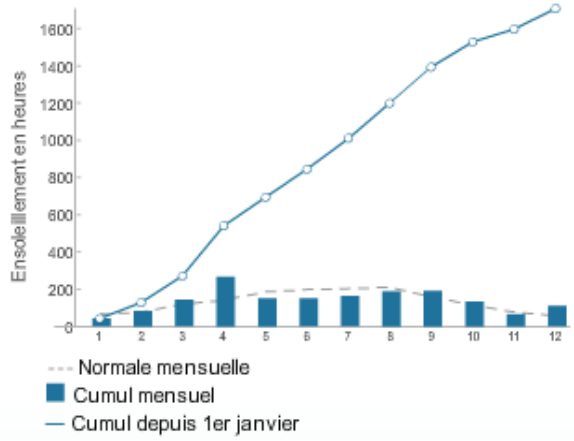
Rennes St Jacques, 2007



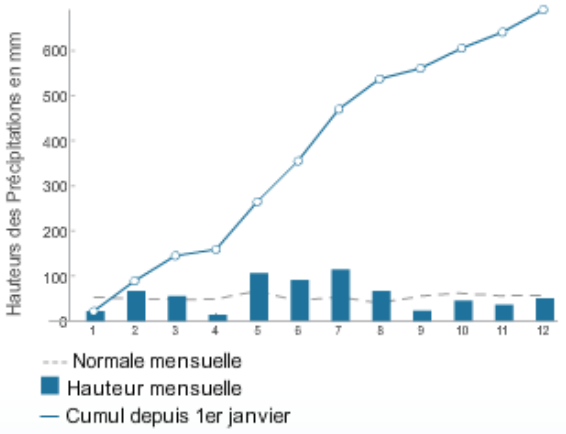
Orleans, 2007



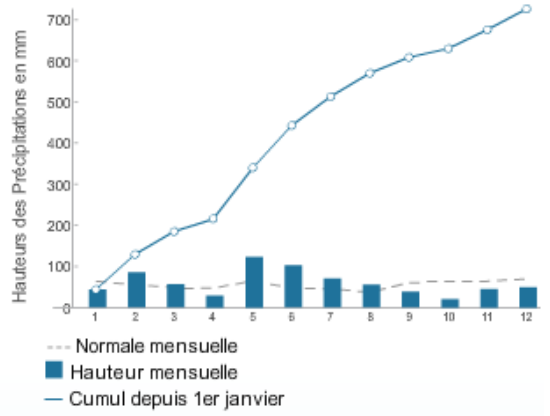
Rennes St Jacques, 2007



Orleans, 2007

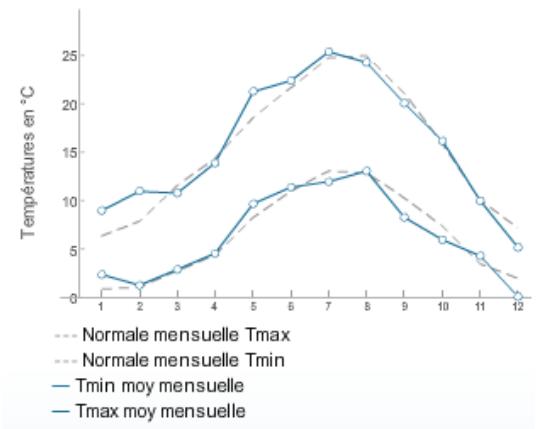


Rennes St Jacques, 2007

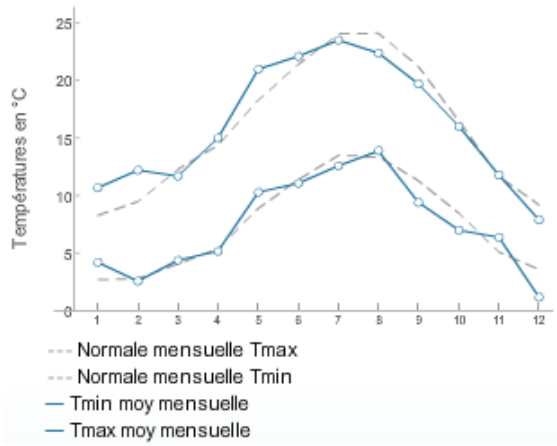


Année 2008

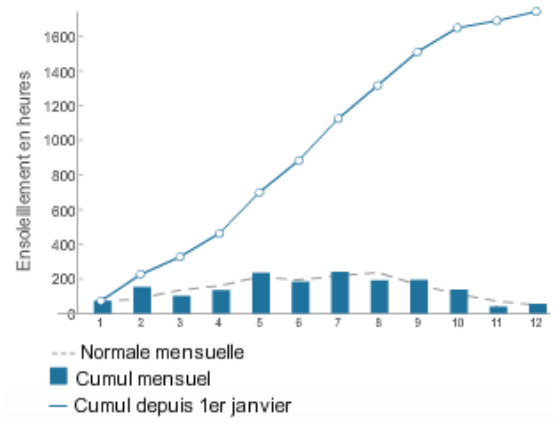
Orleans, 2008



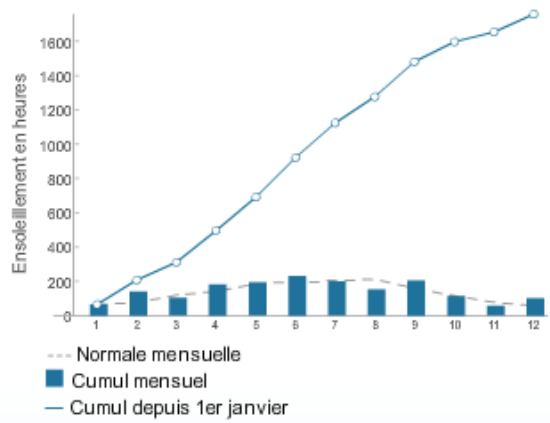
Rennes St Jacques, 2008



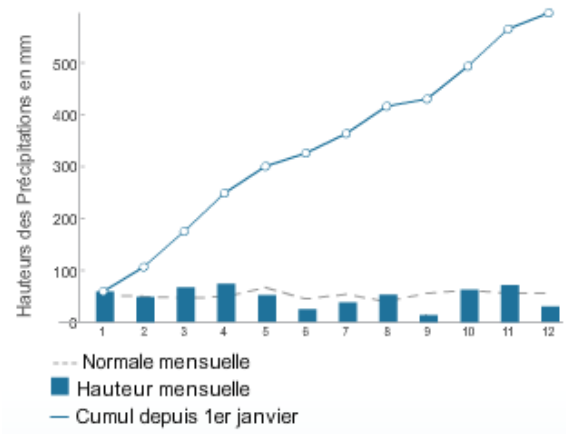
Orleans, 2008



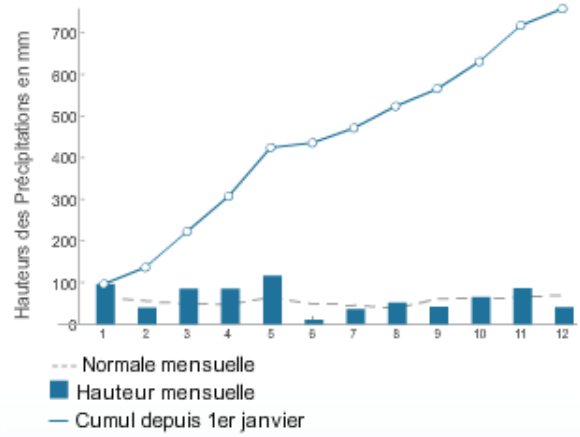
Rennes St Jacques, 2008



Orleans, 2008



Rennes St Jacques, 2008



Annexe IV.12. Quelques exemples d'inventaires d'abeilles sauvages.

RS = richesse spécifique ; AB = abondance ; ENS = Espace Naturel Sensible (suivi du numéro de département)

Localité	Type de milieu Statut du site	Période et année d'inventaire	Méthode d'échantillonnage	RS	AB	Référence
Embouchure de la Seine, en amont d'Honfleur FRANCE	Pelouses sur sable, prairies humides, … ENS 27	Mars-octobre 2008	14 séances (journée ou demi-journée) de capture au filet (entre 1 et 3 jours par mois) + pose de pièges jaunes en 4 endroits du 4 au 9 juillet	**95**	648	Stallegger & Livory 2008
La Baule de Merquel, près de La Turballe, littoral 44 FRANCE	Cordon sableux ENS 44	Mars-octobre 2007	Minimum une séance de capture au filet (3 heures) par mois	**64**	239	Lachaud & Mahé 2008
La Butte de Bombardant, Périphérie Marais de Brière FRANCE	Prairies			**49**	191	
Port-aux-Goths, Près de Pornic, littoral 44 FRANCE	Prairies et parcelles cultivées ENS 44			**48**	214	
Lande Pen Bé, Prés de la Turballe, littoral 44 FRANCE	Lande littorale			**37**	85	
Près de Göttingen ALLEMAGNE	Zone agricole	Juin-août 1997	314 séances de capture au filet de 15 minutes (réalisées au sein de 15 secteurs paysagers différents)	**36**	1340	Steffan-Dewenter et al. 2002
Mount Carmel National Reserve, ISRAËL	Zones de régénération post-incendie dans bois de conifères	1999-2000	5 sessions de capture au filet sur 21 points	**170**	Non indiqué	Potts et al. 2003

CHAPITRE V

INFLUENCE DE LA STRUCTURE DU PAYSAGE, DES ROTATIONS CULTURALES ET DE LA PRÉSENCE DE COLZA SUR LES ABEILLES SOLITAIRES DANS UN PAYSAGE BOCAGER

RÉSUMÉ

Les abeilles assurent la pollinisation d'une part importante des espèces de plantes sauvages et cultivées. Aussi, leur déclin actuel peut menacer le maintien de ce service écosystémique. De nombreux travaux mettent en évidence l'impact négatif de l'intensification agricole sur ces insectes. En particulier, leur abondance et leur richesse spécifique diminuent avec la régression des habitats semi-naturels. Dans ce type d'études, la mosaïque agricole est typiquement appréhendée comme un ensemble homogène et défavorable aux abeilles. Notre objectif est d'analyser l'influence de la composition et de la structure du paysage sur les abeilles solitaires en prenant en compte l'hétérogénéité de la mosaïque, à travers les rotations culturales. L'étude est menée dans un paysage bocager de l'Ouest de la France, en période de floraison du colza, culture nectarifère potentiellement attractive pour les abeilles. Les abeilles solitaires sont échantillonnées à l'aide de pièges colorés sur 15 bordures de champs de colza et sur 35 bordures autres, positionnées aléatoirement dans le paysage. A l'aide de modèles linéaires généralisés, nous testons l'influence sur la richesse et l'abondance des abeilles de (1) la structure du paysage (indice d'ouverture du paysage), (2) la proportion de prairies permanentes, (3) la proportion d'éléments boisés (haies, bois), (4) la proportion de cultures. Cette dernière variable est appréhendée de deux façons soit en considérant la nature des parcelles au moment de l'échantillonnage des insectes, soit en prenant en compte l'histoire des parcelles sur les cinq dernières années. Trois échelles spatiales sont considérées (cercles de 400, 800 ou 1200 m de rayon). Les résultats indiquent une richesse spécifique et une abondance plus élevées au niveau des bordures colza que des bordures non-colza, indiquant l'utilisation importante de cette culture par les abeilles solitaires. A l'échelle 400 m, l'abondance au niveau du colza augmente avec l'accroissement de la proportion de parcelles en céréales au moment de l'échantillonnage. Aux échelles 800 et 1200 m, l'abondance au niveau du non-colza est affectée positivement par la proportion de prairies permanentes. En ce qui concerne les parcelles cultivées, la proportion de parcelles toujours en céréales au cours des cinq dernières années influe négativement sur l'abondance et la richesse, tandis que la proportion de parcelles mixtes (au moins une année de prairie temporaire au cours des cinq dernières années) a un effet positif sur la richesse. Notre étude met en évidence l'intérêt des rotations diversifiées, incluant des prairies temporaires, pour la biodiversité des pollinisateurs dans les agroécosystèmes.

Landscape structure, crop rotations and mass flowering crops: a hierarchical system that drives solitary bee abundance and species richness

Soumis à Agriculture, Ecosystems and Environment.

LE FÉON Violette[1*], BUREL Françoise[1], HENRY Mickaël[2], RICROCH Agnès[3,4], VAISSIÈRE Bernard E.[2], BAUDRY Jacques[5]

[1] CNRS-UMR Ecobio 6553, Centre Armoricain de Recherches en Environnement, Université de Rennes 1, Campus de Beaulieu, F-35042 Rennes cedex, France;
[2] INRA, UMR 406 Abeilles et Environnement, F-84914 Avignon cedex 9, France;
[3] Université Paris-Sud 11, Laboratoire Écologie, Systématique et Évolution, Département Biodiversité, Systématique et Évolution, Bâtiment 360, F-91405 Orsay cedex, France;
[4] CNRS-AgroParisTech, UMR 8079, F-91405 Orsay cedex, France;
[5] INRA, UR 980, SAD-Paysage, Centre Armoricain de Recherches en Environnement, 65 rue de Saint Brieuc, F-35042 Rennes Cedex, France.

I - INTRODUCTION

Pollinators provide a crucial ecosystem service through their role in the sexual reproduction of both wild plants and crops (Klein et al. 2007). Bees (Hymenoptera, Apiformes) are known to be the most important group of pollinators worldwide, and their ongoing decline and its potential ecological and economic consequences are therefore of major concern (Biesmeijer et al. 2006; Gallai et al. 2009, Potts et al. 2010a). To maintain their populations in a landscape, wild bees require nectar and pollen as food for brood and adults as well as suitable nesting sites (Westrich 1996). These resources must occur within the foraging range of the species, which ranges from several hundred meters for most solitary bees to a few kilometers for larger species such as bumblebees (*Bombus* spp.) (Gathmann & Tscharntke 2002; Greenleaf et al. 2007). As floral preferences are highly variable among species, bee and flower diversity and abundance are positively correlated (e.g. Potts et al. 2003). Furthermore, bee diversity depends on the diversity of nesting sites and building materials available in the landscape (Potts et al. 2005).

A recent large scale study, carried out on five arthropod taxa in seven European countries, showed that bees are among the most sensitive species to agricultural intensification (Hendrickx et al. 2007). Intensive agriculture negatively affects wild bees because: (i) increasing crop field area results in the loss of suitable habitats (Klemm 1996); (ii) fertilizers, herbicides and intensive grazing reduce floral resources in fields and in their adjacent elements (such as field margins or roadsides) (De Snoo & Van der Poll 1999; Kleijn & Verbeek 2000; Hyvönen et al. 2003); (iii) crop fields are highly disturbed areas where harvesting and tillage impede the nesting of most ground-nesting species (Shuler et al. 2005; Morandin et al. 2007); (iv) insecticides and other pesticides induce direct mortality or sublethal effects (Desneux et al. 2007).

The negative effects of intensive farming practices on bees have been demonstrated at the field scale, mostly by comparing organic and conventional agriculture (Morandin & Winston 2005; Clough et al. 2007; Holzschuh et al. 2007). At the landscape scale, most studies have dealt with the effects of semi-natural habitat destruction and fragmentation (Steffan-Dewenter & Westphal 2008). Bee abundance and diversity are typically fostered as the proportion of semi-natural habitats increases in a given area (Steffan-Dewenter 2002; Steffan-Dewenter et al. 2002; Sjödin et al. 2008; Le Féon, 2010). In these studies, semi-natural habitats usually refer to grasslands and woody elements (forests and hedgerows). In temperate regions, bees are mainly associated with open habitats and authors may further distinguish forest margins from forest core area within forest habitats, as suitable and unsuitable for bees, respectively (e.g. Steffan-Dewenter et al. 2002; Holzschuh et al. 2008). Similarly, grasslands can be separated into intensive and extensive types, but this is rarely done (Steffan-Dewenter et al. 2002). However grasslands vary greatly in quality, depending on their

origin and their management, which in turn determines their suitability for bees (e.g. Sjödin et al. 2008). Field margins and roadsides are important landscape features for bees and their quality depends on their nature, plant cover and management (Carvell et al. 2007; Ekroos et al. 2008; Hopwood 2008).

In landscape-scale studies, cropland is generally considered as a homogeneous unsuitable area for bees, except entomophilous crops, such as oilseed rape (OSR) Brassica napus (Westphal et al. 2003, 2009; Herrmann et al. 2007). Recently, the heterogeneity of farming practices in arable land has been studied at the landscape scale: Williams & Kremen (2007) and Holzshuh et al. (2008) have shown that bee diversity, abundance and offspring production are enhanced by the proportion of organic *vs.* conventional crop fields. However the link between the composition of the crop field mosaic and bee communities remains mostly undocumented. In particular, the relationship between the past use of fields and their suitability for bees, or for biodiversity in general, has been poorly investigated. Crop rotation is a traditional farming practice that aims at maintaining soil fertility and preventing the magnified impacts of pathogens, pests or weeds that often occur when a single species is cropped repeatedly. Allowed by increasing use of pesticides and fertilizers, the simplification of crop rotations is synonymous with agricultural intensification (Stoate et al. 2001). The diversification of rotations is thus presented as a possible mean of reducing chemical inputs and enhancing biodiversity in agricultural landscapes (McLaughlin & Mineau 1995). Positive impacts of the diversification of crop rotations on biodiversity may result from: (i) the direct consequences of the global decrease of chemical inputs on the fauna and flora; (ii) the covers introduced in the rotations that may provide additional food resources or better conditions than intensively managed crops. For example, covers like temporary grasslands or fallows provide relatively stable habitats for the maintenance of wildlife in a landscape (Stoate et al. 2001), and legumes, used for their ability to fix atmospheric nitrogen, are mass flowering resources for flower-visiting insects (Köpke & Nemecek 2010).

So far, the influence of crop rotations on bee communities has been mostly ignored in the literature. Yet, current bee abundance and diversity may be seen as the result of the cumulative effects of landscape composition over the recent years. In this study, our main hypothesis is that accounting for the recent history of field use, through crop rotations, is relevant to better understand the impact of agricultural intensification on bee communities. We investigated whether the composition and structure of the agricultural landscape affect solitary bee abundance and species richness by testing the following specific hypotheses:

(1) Role of mass-flowering crops: OSR locally enhances the presence of solitary bees;

(2) Role of the current landscape: when considering the landscape composition on the year of sampling, semi-natural habitats (woody elements and long-term grasslands, called “permanent elements” thereafter) have positive effects on solitary bee abundance and species richness whereas crop fields have negative effects;

(3) Role of crop rotations: accounting for the recent past use of crop fields allows studying the cumulative effects of field covers on solitary bees. Therefore it provides better or different insights about landscape effects, compared with the standard approach that considers only current land use. In particular, the occurrence of grasslands in passed rotation events will be associated with greater solitary bee abundance and species richness than cereal-dominated rotations.

In temperate landscapes, authors typically distinguish two groups of wild bees (e.g. Steffan-Dewenter et al. 2002, Winfree et al. 2009): bumblebees (Bombus spp.), which are eusocial species, and “solitary bees” (even if different forms of primitive or advanced social behavior exist in some species). We focused on solitary bees for two main reasons: (i) several studies carried out in temperate landscapes have shown that solitary bees are more sensitive to human disturbance than bumblebees because of their more specialized floral or habitat requirements and usually smaller foraging ranges (Steffan-Dewenter et al. 2002; Biesmeijer et al. 2006) and (ii) these species have a low reproductive rate compared to social bees and many other insects (Tepedino & Parker 1983, Danforth 1990) so that a small reduction in offspring numbers may have large consequences if it occurs repeatedly over several years.

II - MATERIALS AND METHODS

II.1 - Study area

Our study area was a hedgerow network ("bocage") landscape of 10 km east–west by 15 km north–south, located 60 km north of Rennes, Brittany, France (48°36'N, 1°32'W). This area called "Zone-Atelier de Pleine-Fougères" is part of the International Long Term Ecological Research sites (ILTER) and French ''Zones Ateliers'' networks. Our study area was composed by: (i) permanent elements: woody elements (hedgerows and small woodlots) and long-term grasslands; (ii) cropland (cereals – maize, Zea mays, wheat, Triticum aestivum and barley, Hordeum vulgare – and temporary grasslands) that was examined through two approaches, with and without accounting for their land use history over the recent years; (iii) some OSR fields. Agriculture in this area is mainly devoted to milk production and characterized by a gradient of farming practices and landscape characteristics, which allows studying the impacts of agricultural intensification on biodiversity (Burel et al. 1998).

II.2 - Bee sampling

Solitary bees were sampled in 2007 on 50 field margins, 15 of which were along OSR fields and the 35 others were randomly located among other fields (grasslands or cereals). OSR was a minor crop and those 15 fields were almost all the OSR fields in the study area in 2007. They ranged in size between 0·4 and 4·9 ha with an average of 2·5 ha. A set of three colored pan traps (one yellow, one white and one blue) was placed linearly in random order 2 m from one another in the middle of each field margin. The traps were made of 500 ml plastic bowls (http://www.pro-pac.de/) with the inside sprayed with a UV-reflecting paint. They were mounted on a wooden pole at vegetation height, filled with 400 ml of water with a drop of detergent and then exposed for 24 hours following Westphal et al. (2008). Three samplings were conducted at five to seven days interval from mid-April to early May 2007 during the OSR flowering period and under suitable diurnal weather conditions for bee activity (minimum of 12°C, low wind, no rain, and dry vegetation, Westphal et al. 2008). Specimens were stored in 70% ethanol, then dried, mounted and identified to the species level, except for some individuals that could only be determined to the level of species groups (Andrena rufula / fulvida group; Halictus compressus / simplex group). Species names follow the ALARM Bee Database held by Stuart P. M. Roberts at the University of Reading (UK) and the reference collection of voucher specimens is held at INRA in Avignon (France).

II.3 - Characterization of landscape composition, landscape structure and field margin management

II.3.1 - Landscape composition and structure

To account for the recent history of land use, a period of five years (2003-2007) was considered as it represents the average length of a complete crop rotation in the study area (Thenail et al. 2009). Using ArcGIS 9.3 software (ESRI, Redlands, CA), the whole study area was mapped from aerial photographs (vector map), and land-use was referenced for each field and each year (Nabucet J., Rantier Y. & Schermann N., unpublished data). In a second step, we derived two raster maps (resolution of one pixel for 5 × 5 square meters) from this geographic information, namely (i) a landscape cover map at the moment of bee sampling (2007), and (ii) a crop rotation map summarising land-use history over the 2003-2007 period. The latter map was made by distinguishing two classes of crop fields: the fields that were sown only with cereals over the past five years (hereafter referred to as "cereal fields in 2003-2007") and fields where crop rotation included from one to four years of grassland (referred to as "mixed fields"). Landscape composition was quantified in square windows centred on sampling points using Chloe software (Baudry et al. 2006). We chose

three window sizes that cover the range of relevant scales for flight and foraging distances in solitary bees (Gathmann & Tscharntke 2002): 400 m, 800 m and 1200 m in width. For each window size, we determined the proportion of (i) long-term grasslands (≥ five years), (ii) woody elements (hedgerows and woodlots), (iii) crop fields in 2007 (maize (bare soil at the time of sampling), wheat, barley and temporary grasslands), (iv) cereal fields in 2003-2007 and (v) mixed fields. The 50 sampling points can be plotted along gradients of proportions of these different cover types (Appendix S2).

Additionally, two variables were used to describe the landscape structure: the total edge length and an index of landscape openness. First, the total edge length was calculated by pooling all the pixels of road, lane, hedgerow or woodlot that constituted an interface with fields. This variable gave information on the landscape grain. Second, the index of landscape openness was calculated as follows: the distance of every pixel of the raster map to the closest hedgerow or wood edge was measured and we used three classes of distance: less than 50 m, 50 to 100 m and more than 100 m, as each has a distinct microclimate (Guyot & Seguin 1976). Then the number of pixels in the different classes for windows of different sizes (50, 100, 200 pixels wide) was computed. We used equally spaced points (20 m) on the whole site. A matrix windows × classes of distances was obtained and then a correspondence analysis was performed to build the gradient (the first axis of the correspondence analysis). This constituted the reference space. To measure the openness around our sampling points, they were considered as supplementary elements, and their place in the reference space was calculated using the coordinate of the distance classes in this space. Therefore the openness around the different points was comparable; this would not have been the case if the gradient was calculated independently for every new set of sites.

II.3.2 - Field margin management

Field margin management has been studied since 1996 in three landscape units of our study area that differed in their level of agricultural intensification (described in Le Coeur et al. 1997). They present a gradient in field size, land use (grassland and woods *vs.* crops) and hedgerow network density. Thus they are representative of the heterogeneity in agricultural systems and landscape structure in the study area. Management was recorded through visual observations made four times per year on between 12 and 16 km of field margins in each of the landscape units (42 km in total). Six practices were considered: grazing, mowing, fire, herbicide spray, ploughing, trampling. We calculated, for long-term grasslands and for cereal fields in 2003-2007, the average number of occurrences of each management practice during the last five years to determine the potential link between field cover and field margin management. The significant differences in management practices were that margins of cereal fields in 2003-2007 received significantly more herbicide spray and were less mowed than long-term grassland margins.

II.4 - Data analyses

We pooled species richness and abundance over the three sampling dates for each of the 50 sampling points. Species richness represented the number of species, and abundance was the total number of individuals. We sought after possible spatial autocorrelation among neighboring sampling points using Moran's tests on species richness and abundance values, normalized by a log-transformation. We found no significant autocorrelation in abundance, and a single, weak autocorrelation ($I = 0{\cdot}2$) in species richness at a 3500 m distance lag. This autocorrelation did not constrain neighboring samples, but rather occurred at a spatial scale several times larger than the foraging distance of most solitary bees (Gathmann & Tscharntke 2002). Therefore, we assumed that this autocorrelation resulted from chance or from a large-scale gradient effect, and that autocorrelation among neighboring samples could be considered as negligible.

Data were analysed in two steps. We first compared species richness and abundance in OSR *vs.* non-OSR field margins using the non-parametric Wilcoxon test. Second, generalized linear models (GLMs) were performed to further distinguish the effect of field margin type from that of landscape

context. We computed so-called “complete” models, including: (i) the type of field margin (OSR or non-OSR field margin) as a categorical variable; (ii) one of the landscape descriptors (landscape composition or structure) as continuous variable and (iii) the interaction of both. Analyses were repeated separately for each landscape descriptor (long-term grassland / woody elements / crop fields in 2007 / cereal fields in 2003-2007 / mixed fields / index of landscape openness / total edge length). The probability associated with each landscape variable was assessed using F statistic. Under some circumstances, the interaction term “Field margin type × landscape descriptor” may have the potential to hide any lower term effect. Therefore, whenever a significant interaction was found, we recomputed the simple model for each field margin type taken separately. We initially specified Poisson distribution errors in models, which best accounted for the error distribution in both abundance and species richness. We then compensated for the overdispersion by refitting models using quasi-Poisson rather than Poisson errors (Crawley 2007). All analyses were performed with R software, version 2.9.2. (R Development Core Team 2009).

III - RESULTS

III.1 - Bee community composition

A total of 600 individuals representing 53 species (or species groups) from nine genera were recorded (Appendix S1). The most abundant genera were Andrena (73·5% of total abundance, 15 species) and Lasioglossum (10·2% of total abundance, 14 species). Two species were particularly abundant and widespread: Andrena cineraria (24·2% of total abundance and present on 24 sampling sites) and Andrena flavipes (20·8% of total abundance and present on 37 sites). All species were polylectic that is they forage for pollen on a diverse array of plant species, expect Andrena clarkella that was oligolectic on willow (Salix spp.) (Roberts S. P. M., unpublished data). Most species were short-tongued species. Moreover the community was dominated by ground-nesting species (Andrena, Anthophora, Halictus and Lasioglossum spp., 90·5% of total abundance) whereas above-ground nesting species were rare (Ceratina and Osmia spp., 0·7% of total abundance). Cuckoo bees (Melecta, Nomada and Sphecodes spp.), that parasitise the nests of other bees, accounted for 8·8% of total abundance.

III.2 - Comparison between oilseed rape and non oilseed rape field margins

We caught 355 individuals in the 15 OSR field margins (mean ± SE = 23·7 ± 3·4 / margin), but only 245 in the 35 non-OSR field margins (7·0 ± 0·9 / margin), and the difference was significant ($W = 472{\cdot}0$, $P < 0{\cdot}001$). The mean species richness was also higher in OSR field margins (7·7 ± 0·6 species) than in non-OSR field margins (4·8 ± 0·5 species) ($W = 424{\cdot}5$, $P < 0{\cdot}001$). Indeed, the OSR *vs.* non-OSR effect was highly significant for both solitary bee abundance and species richness in all models computed at any of the three spatial scales (Table 1). Among the 53 species, 32 were found in OSR field margins. Twenty-one species were found only in non-OSR field margins and six species only in OSR field margins. These 27 species were all rare species in our data set that accounted between one to six individuals (Appendix S1).

III.3 - Effects of landscape composition

III.3.1 - Permanent elements

The interaction “type of field margin” × “proportion of long-term grasslands” was significant for solitary bee abundance at the 800 m and 1200 m scales (Table 1). Then the simple models indicated that solitary bee abundance in non-OSR field margins increased with increasing proportion of long-

term grasslands at the 1200 m scale (Table V.2, Fig. V.1a). There was no significant relationship between the proportion of woody elements and solitary bee abundance or species richness.

III.3.2 - Land use in 2007

The interaction “type of field margin” × “proportion of crop fields in 2007” was significant at the 400 m scale (Table V.1). The simple model showed that solitary bee abundance in OSR field margins was positively affected by the proportion of crop fields in 2007 at this scale (Table V.2, Fig. V.1b). There was no significant relationship between solitary bee abundance or species richness and the proportion of OSR.

III.3.3 - Crop fields with crop rotation component

The interaction “type of field margin” × “proportion of cereal fields in 2003–2007” was significant for solitary bee abundance and species richness at the 800 m and 1200 m scales (Table V.1). Simple models indicated that solitary bee abundance and species richness in non-OSR field margins decreased with increasing proportion of cereal fields at these two spatial scales (Table V.2, Fig. V.1c). On the contrary, the proportion of mixed fields positively affected solitary bee species richness at the 800 m and 1200 m scales in these non-OSR field margins (Table V.2, Fig. V.1d).

III.4 - Effects of landscape structure

The interaction “type of field margin” × “landscape openness” was significant at the 1200 m scale (Table V.1) and the simple models showed that when landscape openness increased, solitary bee abundance decreased in non-OSR field margins (Table V.2). There was no significant relationship between the total edge length and solitary bee species richness or abundance.

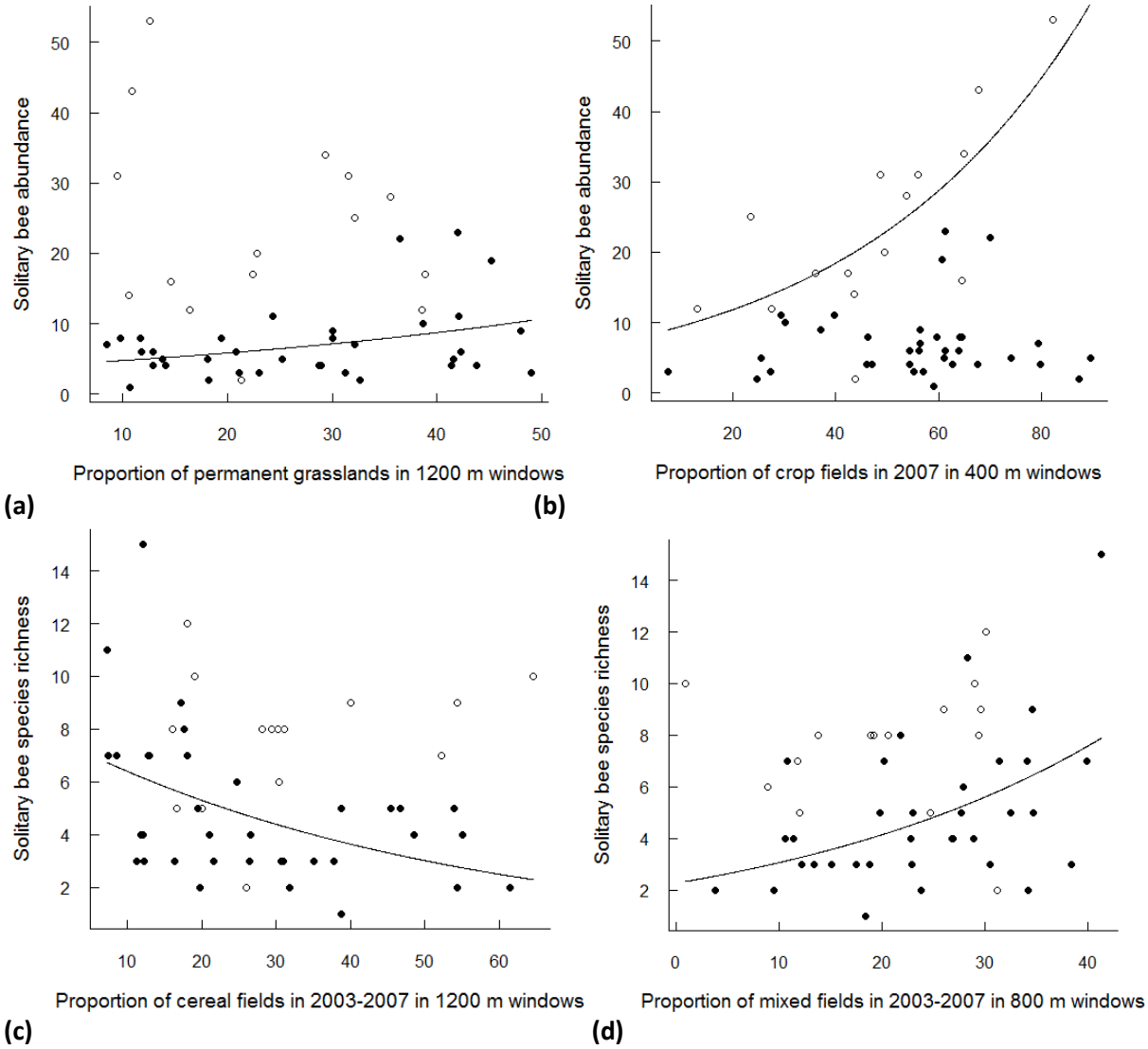


Figure V.1. Relationship between (a) solitary bee abundance and proportion of long-term grasslands in 1200 × 1200 m windows; (b) solitary bee abundance and proportion of crop fields in 2007 in 400 × 400 m windows; (c) solitary bee species richness and proportion of cereal fields in 2003 - 2007 in 1200 × 1200 m windows; (d) solitary bee species richness and proportion of mixed fields in 2003 - 2007 in 800 × 800 m windows. Predictions returned by the Poisson-family models are shown by solid lines for significant relationships only (P ≤ 0.05; cf. Table 2). o = OSR field margins, • = Non-OSR field margins.

Table V.1. Results of the "complete" generalized linear models for the response variables solitary bee abundance and species richness performed at three spatial scales. The type of field margin is oilseed rape or non-oilseed rape field margin. ("open" = index of landscape openness; d. f. = 1 in all cases). Only the significant P values are listed (P ≤ 0.05).

	Explanatory variables	Response variables 400 m Abundance		400 m Species richness		800 m Abundance		800 m Species richness		1200 m Abundance		1200 m Species richness	
		F	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*
Pemanent elements	Type of field margin (A)	49·0	< 0·001	9·7	0·003	52·0	< 0·001	10·5	0·002	52·3	< 0·001	11·3	0·002
	% of long-term grasslands (B)	1·8	-	1.10^{-05}	-	0·2	-	1·2	-	0·3	-	3·7	-
	A × B	3·0	-	1·5	-	5·3	0·025	1·8	-	4·5	0·039	2·2	-
	Type of field margin (A)	47·4	< 0·001	10·0	0·003	45·7	< 0·001	9·7	0·003	43·2	< 0·001	9·6	0·003
	% of woody elements (B)	1·1	-	0·03	-	0·1	-	0·2	-	0·1	-	0·3	-
	A × B	2·7	-	2·8	-	2·0	-	1·7	-	0·2	-	0·5	-
Land use in 2007	Type of field margin (A)	58·0	< 0·001	10·0	0·003	46·6	< 0·001	9·5	0·003	44·8	< 0·001	10·0	0·003
	% of crop fields in 2007 (B)	9·7	0·003	0·9	-	3·1	-	0·1	-	0·3	-	0·6	-
	A × B	4·3	0·043	1·2	-	0·1	-	0·002	-	0·7	-	1·6	-
	Type of field margin (A)	43·9	< 0·001	9·8	0·003	44·6	< 0·001	9·9	0·003	46·8	< 0·001	9·9	0·003
	% of OSR in 2007 (B)	0·1	-	3.10^{-4}	-	0·4	-	0·9	-	2·4	-	1·4	-
	A × B	0·1	-	0·8	-	0·1	-	0·4	-	0·02	-	1.10^{-4}	-
Crop rotations	Type of field margin (A)	46·5	< 0·001	10·2	0·002	51·8	< 0·001	12·1	0·001	53·8	< 0·001	12·9	< 0·001
	% of cereals fields in 2003-2007 (B)	0·5	-	0·7	-	1.10^{-4}	-	2·7	-	0·5	-	4·8	0·033
	A × B	2·3	-	2·2	-	5·3	0·026	5·9	0·019	6·1	0·017	7·0	0·011
	Type of field margin (A)	53·6	< 0·001	11·2	0·002	52·9	< 0·001	13·3	< 0·001	50·1	< 0·001	12·9	< 0·001
	% of mixed fields (B)	6·9	0·011	6·0	0·018	5·0	0·030	8·1	0·006	1·6	-	3·5	-
	A × B	1·4	-	5.10^{-4}	-	0·8	-	4·3	0·043	2·5	-	7·0	0·011
Open	Type of field margin (A)	49·2	< 0·001	10·2	0·003	52·3	< 0·001	11·2	0·002	62·7	< 0·001	12·3	0·001
	Landcape openness (B)	2·3	-	2·4	-	2·1	-	4·2	0·047	0·5	-	5·7	0·021
	A × B	1·7	-	0·04	-	2·8	-	0·7	-	11·7	0·001	1·9	-

Table V.2. Results of the "simple" generalized linear models for the response variables solitary bee abundance and species richness. (OSR = oilseed rape field margins; non-OSR = non-oilseed rape field margins). Only the significant P values are listed (P ≤ 0.05).

Explanatory variable	Spatial scale	Response variable	Type of field margin	d.f.	*F*	*P*	Response
Proportion of long-term grasslands	800 m	Abundance	OSR	1	2·7	-	
			Non-OSR	1	1·8	-	
	1200 m	Abundance	OSR	1	0·7	-	
			Non-OSR	1	5·1	0·030	Positive
Proportion of crop fields in 2007	400 m	Abundance	OSR	1	14·6	0·002	Positive
			Non-OSR	1	0·2	-	
Proportion of cereal fields in 2003-2007	800 m	Abundance	OSR	1	1·3	-	
			Non-OSR	1	4·2	0·048	Negative
		Species richness	OSR	1	1·1	-	
			Non-OSR	1	7·0	0·012	Negative
	1200 m	Abundance	OSR	1	0·6	-	
			Non-OSR	1	8·7	0·006	Negative
		Species richness	OSR	1	0·6	-	
			Non-OSR	1	10·4	0·003	Negative
Proportion of mixed fields	400 m	Abundance	OSR + non-OSR	1	$3{\cdot}5.10^{-3}$	-	
		Species richness	OSR + non-OSR	1	1·3	-	
	800 m	Abundance	OSR + non-OSR	1	0·3	-	
		Species richness	OSR	1	0·02	-	
			Non-OSR	1	11·5	0·002	Positive
	1200 m	Species richness	OSR	1	0·4	-	
			Non-OSR	1	9·4	0·004	Positive
Landscape openness	800 m	Species richness	OSR + non-OSR	1	1·3	-	
	1200 m	Abundance	OSR	1	4·2	-	
			Non-OSR	1	7·1	0·012	Negative
		Species richness	OSR + non-OSR	1	1·0	-	

IV - DISCUSSION

IV.1 - Influence of oilseed rape on the spatial distribution of bees

Our results provide evidence that OSR fields strongly determined the spatial distribution of solitary bees. The higher number of individuals and species caught in OSR field margins compared to randomly located field margins showed that during its blooming period, this mass flowering crop was widely used by solitary bees. Traps might have attracted individuals that did not actually forage on OSR but we assumed they accounted for a small proportion of total captures. OSR flowers are open flowers so that nectar and pollen are readily available to a wide range of flower-visiting insects, including short-tongued solitary bees (Delbrassinne & Rasmont 1988; Calabuig 2000). In our study, bee species were mainly polylectic so that they could use a wide spectrum of floral resources available in the landscape, including Brassicaceae like OSR. Concerning the 21 species that were recorded exclusively in non-OSR field margins, the number of individuals was too small to conclude towards a non-use of OSR by these species. The community was largely dominated by Andrena spp. Our results are consistent with those of Calabuig (2000) in Denmark and Delbrassinne & Rasmont (1988) in Belgium, who sampled bees in OSR fields and recorded Andrena spp. as the dominant genus of solitary bees as well. Andrena spp. are typically early spring-flying bees. We can assume that polylectic species like the most abundant A. cineraria and A. flavipes greatly benefited from the presence of OSR fields. The seasonal pattern of Nomada spp., Andrena's cuckoo bees, was synchronised with that of their hosts. But as they do not collect pollen and nectar for their offspring, they require smaller amounts of resources and it is less necessary for them to find rewarding floral patches. Halictidae (Halictus and Lasioglossum spp.) and their cuckoos Sphecodes spp. emerge typically later in the season, which explains their relatively low abundances in our sampling (Calabuig 2000).

The positive impact of OSR might be particularly important because it flowers in early spring when wild flowers are still rare. Therefore this crop can play a major role for solitary bees that emerge at this time of the year. Concerning social species, Westphal et al. (2003) and Herrmann et al. (2007) showed that bumblebee abundance and offspring production, respectively, were positively associated with the proportion of OSR in the surrounding landscapes whereas the proportion of semi-natural habitats had no effect. Indeed, for these social species, OSR provided mass resources at the time of colony founding: highly rewarding resources promoted early colony growth, resulting in higher bumblebee abundances later in the season (Westphal et al. 2003, 2009).

IV.2 - Influence of the current landscape

When relating solitary bee species richness and abundance with landscape composition and structure, we found contrasted results according to the type of field margins (OSR or non-OSR). First, solitary bee abundance in OSR field margins increased with increasing proportion of crop fields in 2007. This result was significant only at the finest spatial scale (400 m). Therefore the attractiveness of OSR fields depended on the quality of the surrounding landscape: the use of OSR by solitary bees was higher when the local environment provided few floral resources. Steffan-Dewenter et al. (2002) found a similar result with honeybees (*Apis mellifera*): this species was more abundant in experimental flower-rich plots when semi-natural habitats were scarce in the landscape.

Concerning non-OSR field margins, there was an influence of permanent elements on solitary bees at the largest spatial scale (1200 m). The proportion of long-term grasslands positively influenced their abundance. The proportion of woody elements had no impact, but their spatial arrangement did, as landscape openness negatively influenced abundance. This negative impact of landscape openness may have several reasons. Few of the recorded species were directly associated with trees either for nesting (wood-nesting species) or for food (species specialized on tree flowers like Andrena clarkella). Therefore the role of woody elements might not be directly linked with trees.

Hedgerows and woodlot margins, that represent undisturbed areas, most probably benefit bees with non-woody floral resources and ground nesting sites (banks …). Moreover high hedgerow density could generate suitable micro-climatic conditions for solitary bees. Indeed, Guyot & Seguin (1976) found that wind speed was reduced by 30-50% and average diurnal temperature increased, for both soil and air, in a landscape with a high density of hedgerows compared to a landscape with a low density of hedgerows. These micro-climatic conditions could enhance solitary bee activity as well as offspring survival in soils during hard winters (Szabo & Smith 1972; Lundberg 1980).

IV.3 - Influence of crop rotations

Accounting for the recent history of land use offered greater insights about the influence of crop fields on solitary bee communities at coarse spatial scales. We found that the proportion of fields only sown with cereals in the last five years negatively affected abundance and species richness of solitary bees in the non-OSR field margins at the 800 m and 1200 m scales. On the contrary, fields where crop rotation included at least one year of grassland were associated with greater species richness. The suitability of temporary grasslands for bees remains to be supported by further data. They are generally sown with gramineous species only and fertilized, which are practices with questionable impacts regarding bee diversity. Nevertheless our results indicate that including temporary grasslands in crop rotations was beneficial to bees. The introduction of this cover type in cereal rotations could imply a less intensive farming system, potentially beneficial to solitary bees, thanks to (i) reduced pesticides and fertilizer inputs over the whole rotations, (ii) greater floral resources in properly-managed temporary grasslands, (iii) less disturbed soils, better suited for ground-nesting bees (Shuler et al. 2005).

The positive influence of long-term and temporary grasslands *vs.* the negative influence of fields sown only with cereals can be further modulated by the nature of field margin management. Field margins are managed in relation to adjacent land use (Le Coeur et al. 1997). In our site, the general trend was higher herbicide spraying on crop field margins and more frequent mowing on grassland margins. In reducing floral resources on field margins, herbicides enhanced the negative impact of crops. On the contrary, mowing did not occur before mid or end of May and therefore had no or few impact on early spring-flying species.

The composition of the landscape at the time of sampling had a direct impact on the spatial distribution of solitary bees only at the finest scale (400 m). On the contrary, when considering the landscape history over several years (crop rotations and permanent elements), the effects occurred at the larger scales (800 and 1200 m). Therefore, our results are in agreement with the hierarchy theory that predicts that spatial and temporal scales are correlated. Phenomena occurring at coarse spatial scales are related to slower processes than phenomena occurring at smaller spatial scales (Allen & Star 1982, O'Neill et al. 1986, Allen et al. 1987).

IV.4 - Management implications

From a methodological standpoint, our study showed that examining the heterogeneity of the agricultural matrix over a whole crop rotation cycle was relevant to better understand the effects of agriculture on solitary bee communities. This approach allowed considering the cumulative effects of field cover and management and it demonstrated that introducing less intensive covers, such as temporary grasslands, in cereals rotations positively influence solitary bee communities. Therefore our study suggests that favorable farming systems for bees were mixed farming systems with crop and livestock production. However, in areas specialized in crop production, fallows may play the same role as grasslands (Steffan-Dewenter & Tscharntke 2001).

The introduction of mass-flowering crops is also a mean of rotation diversification (Köpke & Nemecek 2010). Our study highlights the wide use of OSR by spring-flying solitary bees. But the beneficial effects of OSR on solitary bee communities are likely to depend on the phenology of the

species and on their floral and nesting requirements. First, solitary bee species are usually continuously in activity in this part of Europe from early spring to autumn but each species has a short life cycle of a few weeks or months. For the species for which the flying period matches that of OSR flowering, OSR could have a high positive impact. For summer-flying species or those with flying periods that extend beyond the end of OSR flowering, it raises the question of the quality of the floral resources provided by the other components of the agricultural landscape, such as semi-natural habitats or other flowering crops (sunflower Helianthus annuus, field bean Vicia faba, Phacelia tanacetifolia…). Second, OSR was suitable for polylectic or Brassicaceae-specialized species, but other oligolectic species were dependent on alternative food resources. Third, solitary bees also depend on the availability of nesting sites to persist in agricultural landscapes. For all these reasons, even if encouraging mass flowering crops can foster solitary bee conservation, conservation strategies must primarily focus on the preservation of diverse and abundant food and nesting resources through the preservation of semi-natural elements and the development of less intensive farming practices. A recent study supports this idea for social species: Diekötter et al. 2010 showed that an increased amount of mass flowering crops does not necessarily benefit all bumblebee species. The abundance of long-tongued bumblebees decreased with increasing amounts of OSR in landscape. This effect was mediated by the higher abundance of short-tongued bumblebees as competitors in OSR-rich landscapes (Westphal et al. 2003, 2009). Once OSR flowering period finished, short-tongued species spilled over into the landscapes surrounding OSR fields and depleted the flower resources of long-tongued species.

The Western honeybee has been introduced all over the world for the purposes of honey production (Aizen & Harder 2009) and is now generally considered as the primary pollinator of entomophilous crops. However, relying on a single species for worldwide pollination makes the global food production vulnerable to a possible decline of this species (Stokstad 2007). Moreover, it has been shown that a combination of honeybees and wild pollinators, or more generally pollinator diversity, enhances fruit and seed production in some wild plants and crops (Fontaine et al. 2006; Greenleaf & Kremen 2006; Gómez et al. 2007; Winfree et al. 2007b; Hoehn et al. 2008). Several studies revealed a positive correlation between bee abundance and OSR yield (Morandin & Winston 2006, Morandin et al. 2007). Our study provided new insights to ensure the preservation of pollination services by wild bees in agricultural landscapes.

Appendix S1. Abundance of wild bee species: total abundance, abundance in oilseed rape and in non-oilseed rape field margins and the total number of sampling points where each species has been caught.

Species	Total number of individuals	Number of individuals collected in OSR field margins	Number of individuals collected in non-OSR field margin	Number of sampling points where the species has been caught
Andrena bicolor	32	20	12	20
Andrena carantonica	8	7	1	6
Andrena cineraria	145	132	13	24
Andrena clarkella	2	0	2	2
Andrena dorsata	27	25	2	12
Andrena flavipes	125	71	54	37
Andrena fulva	7	3	4	7
Andrena gravida	2	2	0	2
Andrena haemorrhoa	54	32	22	26
Andrena helvola	1	1	0	1
Andrena humilis	2	0	2	2
Andrena lagopus	4	1	3	4
Andrena nigroaenea	11	5	6	9
Andrena nitida	17	10	7	13
Andrena rufula/fulvida	4	3	1	3
Anthophora plumipes	1	1	0	1
Ceratina cyanea	1	0	1	1
Halictus compressus/simplex	1	0	1	1
Halictus maculatus	4	2	2	2
Halictus rubicundus	1	0	1	1
Halictus scabiosae	24	10	14	9
Halictus tumulorum	10	1	9	7
Lasioglossum calceatum	12	2	10	9
Lasioglossum fulvicorne	2	0	2	2
Lasioglossum leucozonium	6	0	1	5
Lasioglossum leucopus	1	0	6	1
Lasioglossum mediterraneum	2	0	2	2
Lasioglossum minutissimum	1	0	1	1
Lasioglossum morio	17	2	15	9
Lasioglossum pallens	1	0	1	1
Lasioglossum pauxillum	6	0	6	4
Lasioglossum punctatissimum	1	0	1	1
Lasioglossum sexnotatum	7	6	1	4
Lasioglossum smeathmanellum	1	1	0	1
Lasioglossum villosulum	1	0	1	1
Lasioglossum xanthopus	3	1	2	2
Melecta albifrons	1	1	0	1
Nomada bifasciata	2	0	2	2

Species	Total number of individuals	Number of individuals collected in OSR field margins	Number of individuals collected in non-OSR field margin	Number of sampling points where the species has been caught
Nomada fabriciana	9	5	4	7
Nomada femoralis	1	0	1	1
Nomada ferruginata	2	0	2	2
Nomada flava	10	2	8	7
Nomada flavoguttata	4	2	2	4
Nomada fucata	4	1	3	4
Nomada fulvicornis	1	1	0	1
Nomada goodeniana	3	0	3	3
Nomada lathburiana	3	1	2	3
Nomada leucophtalma	2	1	1	2
Nomada ruficornis	6	0	6	6
Nomada signata	3	2	1	3
Nomada zonata	1	0	1	1
Osmia rufa	3	1	2	3
Sphecodes ephippius	1	0	1	1
TOTAL	**600**	**355**	**245**	

Appendix S2. Distribution of the proportions of the different cover types in the 400 × 400 m and 1200 × 1200 m windows.

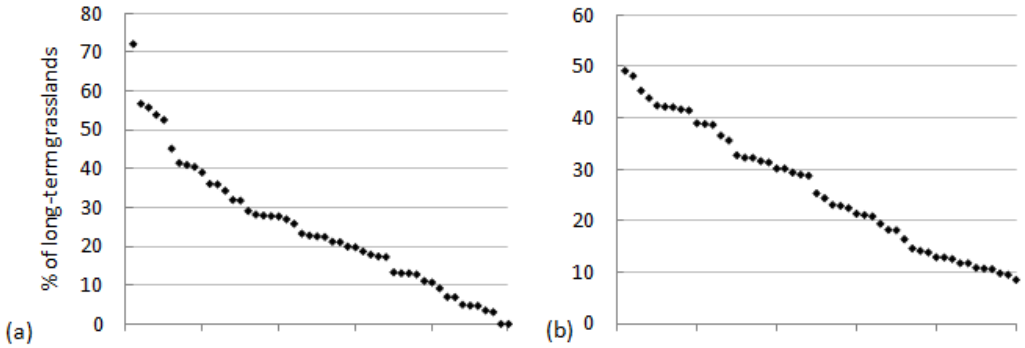


Fig. 1. Distribution of the proportions of long-term grasslands in 400 × 400 m (a) and 1200 × 1200 m windows (b).

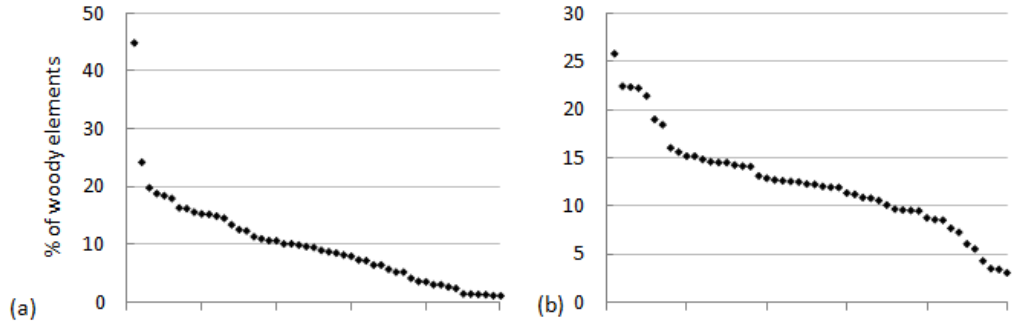


Fig. 2. Distribution of the proportions of woody elements (woodlots and hedgerows) in 400 × 400 m (a) and 1200 × 1200 m windows (b).

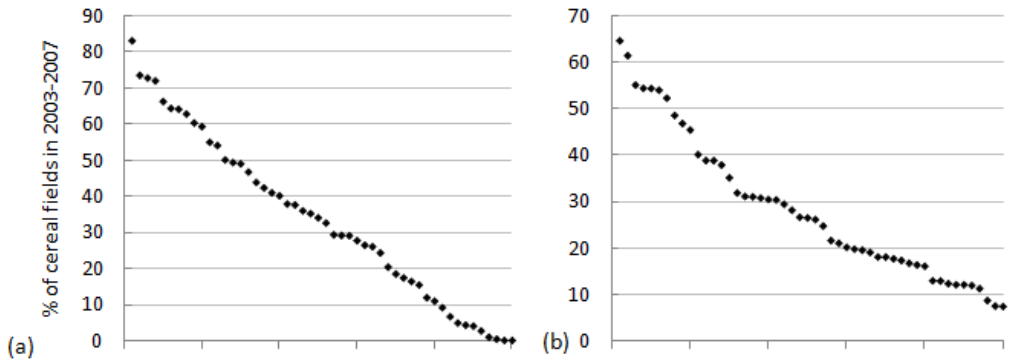


Fig. 3. Distribution of the proportions of cereal fields in 2003 - 2007 in 400 × 400 m (a) and 1200 × 1200 m windows (b).

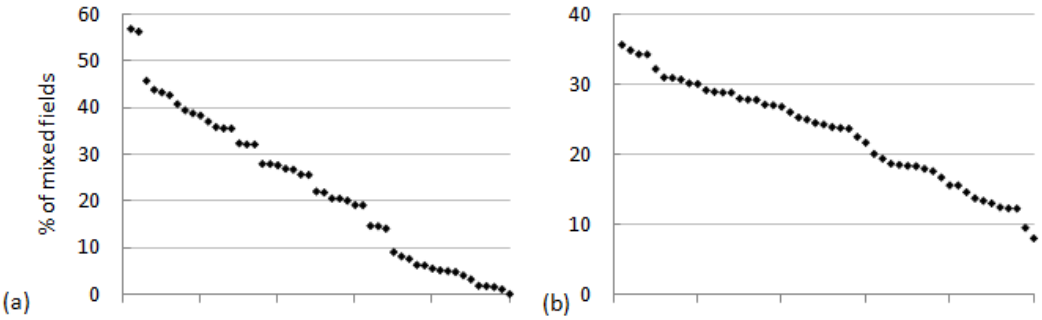


Fig. 4. Distribution of the proportions of mixed fields (with at least one year of grassland) in 2003 - 2007 in 400 × 400 m (a) and 1200 × 1200 m windows (b).

CHAPITRE VI

RÉPARTITION DES POLLINISATEURS EN RELATION AVEC LA DISTRIBUTION DES RESSOURCES FLORALES AU SEIN DES PARCELLES DE COLZA

I - INTRODUCTION

Les interactions insectes pollinisateurs - cultures entomophiles peuvent être abordées sous différents aspects parmi lesquels : (1) le rôle des insectes pollinisateurs dans la production de denrées (Richards 2001, Klein et al. 2007, Keitt 2009) ; (2) leur rôle dans les flux de pollen (Cresswell 2000, Cresswell et al. 2002) ; (3) le rôle joué par les cultures entomophiles dans l'approvisionnement alimentaire des insectes pollinisateurs (Westphal et al. 2003, Chacoff & Aizen 2006). Dans les chapitres précédents, nous avons vu qu'une grande diversité d'abeilles et de syrphes est présente en bordure des parcelles de colza. D'un point de vue quantitatif, nous avons observé dans le paysage bocager des abondances 2 fois (bocage dense) à 3,6 fois (bocage remembré) supérieures des insectes pollinisateurs en bordure de colza par rapport aux bordures d'autres types de parcelles (prairies, blé, maïs), suggérant un fort effet attracteur de cette culture. Dans l'openfield, où les surfaces en colza sont plus importantes et réparties de façon homogène dans le paysage, cet effet attracteur est moins détectable puisque la ressource colza est « partout ».

Dans ce dernier chapitre, nous nous sommes intéressés à l'échelle parcellaire en posant la question de la répartition spatiale des pollinisateurs au sein des parcelles de colza (Fig. VI.1). A notre connaissance, cette question a été peu étudiée (Calabuig 2000, Morandin & Winston 2005). Pourtant, elle est importante du point de vue des trois problématiques évoquées ci-dessus :

- (1) même si le colza n'est pas une culture à pollinisation animale obligatoire (*sensu* Klein et al. 2007), il a été démontré que l'abondance et la diversité des insectes pollinisateurs participent à l'augmentation du rendement (Steffan-Dewenter 2003, Morandin & Winston 2005, Jauker & Wolters 2008). Comprendre la façon dont les insectes pollinisateurs utilisent les parcelles peut alors être utile dans une optique d'optimisation des rendements ;
- (2) dans le cadre des flux de transgènes, il est indispensable de déterminer les risques de dissémination associés aux insectes pollinisateurs. En particulier, parmi les mesures envisagées pour réduire les flux entre cultures GM et non-GM ou entre cultures GM et plantes sauvages, la mise en place d'une bande de culture non-GM autour des parcelles GM a été proposée. Pour évaluer la pertinence de ce type de mesure dans le cas du colza, il est nécessaire de connaître la façon dont les pollinisateurs pénètrent à l'intérieur des parcelles ;
- (3) le colza est une culture nectarifère visitée par un grand nombre d'espèces (Calabuig 2000, Delbrassinne & Rasmont 1988 et cf. les chapitres IV et V de cette thèse) et pouvant jouer un rôle positif sur les populations d'insectes pollinisateurs (Westphal et al. 2003, mais voir Diekötter et al. 2010 pour des résultats plus mitigés). De plus, en Europe, le colza fleurit au début du printemps, à une période de l'année où les fleurs sauvages sont peu abondantes. Les captures par coupelles colorées dont il est question dans les chapitres IV et V suggèrent que les insectes pollinisateurs sont bien présents en bordure des parcelles. Mais de quelle façon fréquentent-ils l'intérieur des parcelles ? La quantité de ressource « colza » fournie aux insectes par un paysage est-elle proportionnelle à la surface totale des parcelles présentes (dans le cas d'une répartition homogène des insectes au sein des parcelles) ? Si non, quels sont les facteurs (liés à la parcelle ou liés aux insectes) qui déterminent la répartition spatiale des insectes ?

Nos questionnements peuvent être abordés dans le cadre de la théorie de l'approvisionnement optimal. Selon le modèle de Charnov (Théorème de la valeur marginale 1976), l'environnement est constitué d'une mosaïque de taches de ressources dont la profitabilité est inégale. Les animaux exploitent leur environnement de façon à optimiser leur gain énergétique net par unité de temps, qui résulte du rapport entre la quantité d'énergie tirée de la consommation de la ressource et la quantité d'énergie dépensée pour acquérir cette ressource. Chez les pollinisateurs, la réduction des coûts énergétiques passe par différents mécanismes :

- la réduction du coût de déplacement en limitant les trajets lors de l'acquisition de nourriture ;

- la réduction du coût de manipulation des fleurs butinées : il peut s'agir soit de coévolution (a) soit d'apprentissage (b). (a) Certaines espèces sont spécialisées dans l'utilisation d'un nombre limité d'espèces florales : ainsi, par exemple un bourdon spécialiste exploitera de façon plus efficace l'espèce florale pour laquelle il est spécialisé, par rapport à un bourdon généraliste, qui doit apprendre à manipuler chaque nouvelle espèce rencontrée (Laverty & Plowright 1988). (b) Au sein des espèces généralistes, la fidélité florale est souvent observée : il s'agit d'une spécialisation individuelle pour la récolte de ressources sur une espèce ou un groupe d'espèces de morphologies semblables. Cette spécialisation faisant intervenir l'apprentissage et la mémoire permet une récolte de ressources plus efficace par rapport au cas où un l'individu alterne entre différentes espèces et doit constamment s'adapter à de nouvelles morphologies florales. Ce phénomène a été observé chez les bourdons (Laverty 1994) et l'abeille domestique mais aussi chez les syrphes et les papillons (Goulson 2003a) ;
- la réduction du coût d'acquisition des ressources peut également dépendre de la capacité à reconnaître rapidement les fleurs déjà visitées, dans lesquelles les ressources sont absentes ou réduites.

Dans le modèle de Charnov, le consommateur est seul. Or les relations de compétition peuvent être un déterminant important de la répartition spatiale des consommateurs d'une même ressource. Selon le concept de la distribution libre idéale (Fretwell & Lucas 1970), la densité des consommateurs dans les taches de ressources est telle que le gain énergétique de chaque individu soit identique. Plusieurs études ont mis en évidence expérimentalement la corrélation entre densité de fleurs et densité d'insectes pollinisateurs ou entre quantité de nectar ou pollen et nombre de visites de pollinisateurs (Dreisig 1995).

Dans cette partie, nous cherchons à tester différentes hypothèses :

(1) La distribution spatiale des pollinisateurs au sein des parcelles de colza respecte la théorie de l'approvisionnement optimal. Autrement dit, d'éventuelles hétérogénéités spatiales dans la quantité de ressources offertes au sein de la parcelle sont accompagnées d'une répartition *ad hoc* des pollinisateurs. Nous utilisons la densité de fleurs épanouies comme mesure de la quantité de ressources ;

(2) Certains facteurs environnementaux peuvent jouer sur la répartition des pollinisateurs via un impact sur le comportement des pollinisateurs ou sur la quantité de ressources au sein des parcelles. Nous avons considéré les facteurs suivants :

- la présence d'une haie en bordure de parcelle peut influer sur l'abondance des pollinisateurs, car elle induit un microclimat défavorable aux insectes et qu'elle peut limiter la croissance des plants de colza ;

- le type variétal influe sur la quantité de ressources (en particulier de pollen) et peut donc jouer sur l'attractivité de la parcelle ;

- l'abondance des insectes à l'intérieur des parcelles, et notamment au centre de celles-ci, peut être liée à la surface de la parcelle et à sa forme (distance du centre aux bordures), paramètres qui déterminent l' « accessibilité » du centre des parcelles pour les insectes.

Le comportement des pollinisateurs est différent en fonction de leurs caractéristiques biologiques qui déterminent notamment (1) l'importance des quantités de ressources à acquérir et (2) les capacités de déplacement. (1) Les syrphes butinent les fleurs pour leurs propres besoins tandis qu'une grande part des récoltes des abeilles est destinée aux stocks accumulés pour leurs larves. Les abeilles sociales ont des besoins plus importants que les abeilles solitaires car les ouvrières constituent des réserves pour de vastes colonies, là où une femelle d'abeille solitaire approvisionne quelques larves seulement. (2) Chez les abeilles, les capacités de vol sont corrélées à la taille, et en particulier à la distance séparant les deux points d'insertion des ailes (distance intertégulaire) (Greenleaf et al. 2007). Nous supposons donc que cette caractéristique morphologique peut expliquer les différences de

comportements entre de grosses espèces comme les bourdons et des espèces plus petites comme l'abeille domestique et les abeilles solitaires.

D'un point de vue pratique, cette étude a été menée en deux temps. En 2008, des échantillonnages visant à déterminer la répartition spatiale des pollinisateurs au sein des parcelles de colza ont été réalisés sur le site bocager de Pleine-Fougères. Les résultats de cette étude nous ont amené à étudier, en 2009, la variabilité spatiale dans les quantités de ressources offertes au sein des parcelles de ce site.

Nous ne mettons donc pas directement en relation des données d'abondance de pollinisateurs et de densité de fleurs de colza. Notre démarche est la suivante :

- d'abord, nous décrivons la distribution spatiale des pollinisateurs au sein des parcelles,
- puis nous déterminons si la densité de fleurs varie en fonction de la position dans la parcelle,
- enfin, nous discutons des résultats sur les pollinisateurs au regard des données obtenues sur le colza.

Le cœur de cette étude a pour objet les données recueillies à Pleine-Fougères, mais les résultats sont discutés avec ceux obtenus sur le site d'openfield de Selommes.

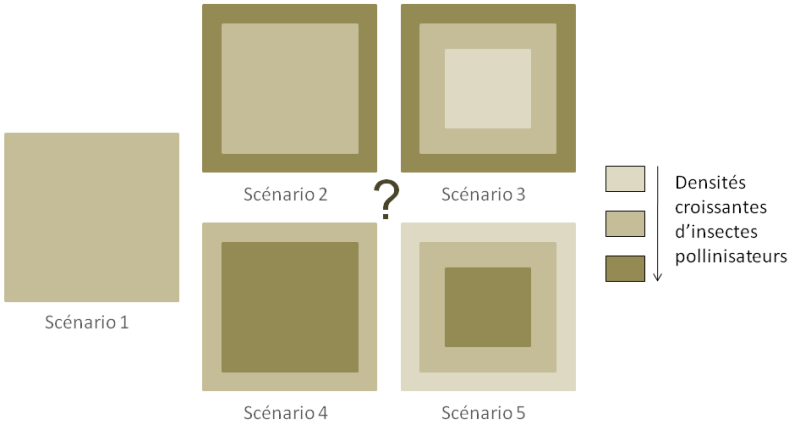


Fig. VI.1. Représentation schématique des différents scenarios envisageables quant à la répartition spatiale des insectes pollinisateurs au sein des parcelles de colza.
Scénario 1 : la répartition des insectes est homogène dans la parcelle ;
Scénario 2 et 3 : les insectes utilisent préférentiellement les bordures des parcelles ;
Scénario 4 et 5 : les insectes utilisent préférentiellement l'intérieur des parcelles.

II - MATÉRIEL ET MÉTHODES

II.1 - Capture des insectes pollinisateurs

La capture des pollinisateurs a été réalisée en 2008 sur le site de Pleine-Fougères, entre le 12 avril et le 17 mai. Les dates de capture ont été choisies de façon à couvrir le pic de floraison du colza et représentent donc trois périodes distinctes de la floraison : début de floraison, pic de floraison, début de défloraison. Un groupe de 20 parcelles de colza, réparties sur l'ensemble de la zone-atelier, a été échantillonné. Trois sessions de captures, espacées de 2 à 5 jours, ont été réalisées sur chaque parcelle, dans des conditions de météo favorable (cf. chapitre II « Méthodes et sites d'étude »). Pour éviter les biais liés aux périodes d'activité au cours de la journée variables en fonction des espèces (Tepedino 1981, Neff & Simpson 1990), chaque parcelle a été échantillonnée à différents moments de la journée, entre 10 h et 18 h. Les pollinisateurs ont été capturés au filet en trois positions au sein des parcelles (Fig. VI.2) : la bordure (l'expérimentateur se place juste devant la première rangée de

pieds de colza), à 5 m de la bordure et au centre de la parcelle. En chacune de ces trois positions, les pollinisateurs ont été capturés en trois points espacés de 10 mètres. En chacun de ces points, trois coups de filet étaient donnés (un sur la gauche, un sur la droite et un devant soi). Dans le cas où des pollinisateurs étaient capturés, ceux-ci étaient immédiatement tués à l'aide d'acétate d'éthyle. En l'absence de capture, un temps de pause d'une minute était respecté entre chaque coup de filet. De retour au laboratoire, les pollinisateurs ont été préparés selon les techniques entomologiques classiques puis identifiés au niveau du genre avant d'être envoyés aux déterminateurs pour identification à l'espèce.

Les données relatives aux préférences alimentaires et à la distance intertégulaire des espèces sont issues de la base de données de S. P. M. Roberts (cf. chapitre IV, partie « Matériel et méthodes : données générales »).

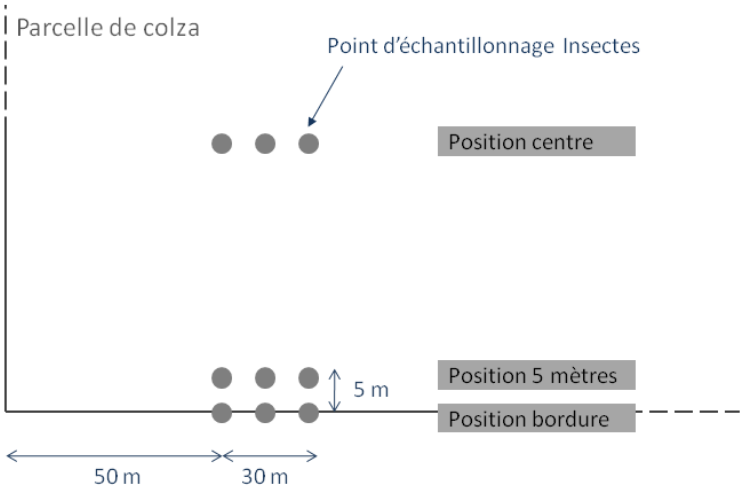


Fig. VI.2. Schéma du protocole d'échantillonnage des abeilles et des syrphes au sein des parcelles de colza.

II.2 - Evaluation de la densité de fleurs de colza

Les données ont été recueillies au sein de 10 parcelles du site de Pleine-Fougères, entre le 13 avril et le 13 mai 2009. Les comptages ont été répétés trois fois pour chaque parcelle, au cours de trois sessions espacées d'une semaine environ. Afin de se placer, dans la mesure du possible, dans des conditions comparables avec celles de 2008, les 10 parcelles ont été choisies en respectant trois critères :

(1) disposer d'une même gamme de surfaces parcellaires qu'en 2008. → La moyenne des surfaces parcellaires est de 2,8 ha (± 0,6) en 2008 et de 2,9 ha (± 0,5) en 2009,

(2) respecter la part de bordures avec et sans haie qui existait en 2008. → Chaque année, la moitié des bordures comporte une haie (bordures arborées) et l'autre moitié n'en possède pas (bordures herbacées),

(3) choisir des parcelles localisées sur l'ensemble de la zone-atelier comme en 2008.

Nous avons limité le nombre de parcelles à 10 (au lieu de 20 en 2008) pour des raisons de faisabilité technique, étant donné la durée relativement importante des mesures de densité de fleurs).

Comme pour les pollinisateurs, trois positions dans la parcelle ont été considérées (bordure, 5 m, centre). En chacune de ces positions, nous avons considéré une bande de 50 m² (50 m × 1 m) au sein de laquelle 10 pieds de colza ont été choisis aléatoirement et 10 jets au hasard d'un cerceau (cerceau plastique de 85 cm de diamètre) ont été réalisés. Sur chaque pied, le nombre de fleurs a été comptabilisé, sachant que seules étaient prises en compte les fleurs ouvertes et possédant encore leurs quatre pétales. Au sein de chaque cerceau, nous avons compté le nombre de pieds de colza. A

partir des 10 mesures de nombre de fleurs par pied, nous avons calculé un nombre moyen de fleurs par pied. En multipliant ce nombre par chacune des valeurs de nombres de pieds dans les cerceaux nous avons obtenu dix valeurs de densités de fleurs.

II.3 - Caractéristiques des parcelles

A partir de la cartographie du site analysée sous un logiciel SIG (ArcGIS 9.3, ESRI, Redlands, CA) et grâce à des enquêtes auprès des agriculteurs, nous avons obtenu différentes caractéristiques sur les parcelles (Tableau VI.1) :

- Variété ;
- Type variétal : Association Variétale et Hybride Restauré / Lignée classique. Les associations variétales sont des mélanges composés d'une lignée femelle (ou mâle-stérile, c'est-à-dire ne produisant pas de pollen) et d'une ou deux lignées mâles. Ce type variétal est donc différent, en termes de quantités de ressources fournies, des hybrides restaurés et lignées classiques pour lesquels l'ensemble des fleurs est hermaphrodite ;
- Distance minimale séparant le centre de la parcelle et la bordure, l'indice de forme de Gravelius et la surface de la parcelle.
- Indice de forme : l'indice de forme de Gravelius est obtenu en divisant le périmètre de la parcelle par le périmètre du cercle de surface égale à celle de la parcelle. Il est donc supérieur à 1 et sa valeur est d'autant plus élevée que la forme de la parcelle est complexe et /ou allongée ;
- Surface de la parcelle ;
- Présence / Absence d'une haie au niveau de la bordure échantillonnée.

Tableau VI.1. Caractéristiques des parcelles échantillonnées pour les captures de pollinisateurs en 2008 (a) et pour la densité de fleurs de colza 2009 (b).

Type variétal : CHL = Composite Hybride Lignée = Association Variétale ; L = Lignée ; HR = Hybride Restauré.
Indice de forme : L'indice de forme de Gravelius est obtenu en divisant le périmètre de la parcelle par le périmètre du cercle de surface égale à celle de la parcelle. Il est donc supérieur à 1 et sera d'autant plus élevé que la forme de la parcelle sera complexe ou allongée.

(a) 2008

Nom Parcelle	Variété	Type variétal	Surface de la parcelle (ha)	Indice de forme	Présence / absence de haie sur la bordure échantillonnée
C01N08	ES Anibal	CHL	2,5	1,15	Pas de haie
C01S08	Gospel	L	3,0	1,31	Haie
C02N08	PR46W14	HR	5,0	1,22	Haie
C02S08	Gospel	L	0,6	1,36	Pas de haie
C03N08	Standing	CHL	1,5	1,23	Pas de haie
C03S08	Gospel	L	0,9	1,19	Haie
C04N08	Standing	CHL	1,7	1,26	Pas de haie
C04S08	Pelican	HR	1,4	1,31	Haie
C05N08	NC	-	1,1	1,41	Pas de haie
C05S08	Standing	CHL	1,2	1,16	Pas de haie
C06N08	Standing	CHL	3,1	1,38	Pas de haie
C06S08	Palmedor	HR	4,2	1,55	Pas de haie
C07N08	Palmedor	HR	7,4	1,14	Pas de haie
C07S08	Palmedor	HR	4,3	1,50	Pas de haie
C08N08	PR46W14	HR	3,0	1,32	Haie
C08S08	Palmedor	HR	4,2	1,35	Haie
C09N08	Standing	CHL	6,9	1,32	Pas de haie
C09S08	Palmedor	HR	3,0	1,38	Haie
C10N08	Standing	CHL	11,3	1,45	Pas de haie
C10S08	Palmedor	HR	1,4	1,12	Pas de haie

(b) 2009

Nom Parcelle	Variété	Type variétal	Surface de la parcelle (ha)	Indice de forme	Présence / absence de haie sur la bordure échantillonnée
C01N09	Pelican	HR	3,2	1,12	Pas de haie
C02N09	Pelican	HR	1,5	1,17	Haie
C03N09	Pelican	HR	1,5	1,38	Haie
C04N09	Palmedor	HR	4,4	1,23	Pas de haie
C05S09	Palmedor	HR	4,4	1,19	Pas de haie
C06N09	PR44W22	HR	1,8	1,22	Pas de haie
C07S09	NC	-	1,4	1,38	Haie
C08S09	Pelican	HR	4,9	1,08	Haie
C09S09	Standing	CHL	1,9	1,41	Haie
C10N09	Palmedor	HR	4,3	1,16	Pas de haie

II.4 - Analyses statistiques

II.4.1 - Influence de la position dans la parcelle sur l'abondance des insectes pollinisateurs et sur la densité de fleurs de colza

Pour tester si l'abondance des pollinisateurs présents est influencée par la position dans la parcelle, nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) avec la position comme variable fixée et la parcelle comme variable aléatoire. Pour chacune des positions dans chaque parcelle, nous disposions de trois points de comptage, avec à chaque fois trois relevés à différentes dates. Nous avons considéré d'abord la somme du nombre de pollinisateurs sur les trois sessions, puis les trois sessions séparément. Les variables dépendantes considérées ont été l'abondance totale des pollinisateurs (abeilles + syrphes) puis les abondances de chaque groupe prises séparément (syrphes, abeille domestique, bourdons et abeilles solitaires). Ces variables étant issus de comptages, nous avons spécifié initialement une distribution des erreurs de type Poisson et une fonction de lien de type log. Puis, étant donné les conditions de sur-dispersion, nous avons amélioré le modèle en utilisant une distribution des erreurs de type quasi-Poisson (Crawley 2007). Ce type de distribution diffère du type Poisson par le fait que le paramètre de dispersion n'est pas fixé *a priori*, afin de pouvoir prendre en compte les conditions de sur-dispersion.

De la même façon, pour tester si la densité de fleurs de colza était influencée par la position dans la parcelle, nous avons utilisé des GLMM avec la position comme variable fixée et la parcelle comme variable aléatoire. Nous avons considéré successivement chacune des sessions de comptage. A chaque session, pour chacune des positions dans chaque parcelle, nous disposions de 10 valeurs de densité. Nous avons également spécifié ici une distribution des erreurs de type quasi-Poisson avec une fonction de lien de type log.

La significativité de l'influence de la position a été testée en comparant le modèle avec l'effet fixe « position » et l'effet aléatoire « parcelle » et le modèle avec uniquement l'effet aléatoire « parcelle ». Cette comparaison a été réalisée à l'aide de tests du χ^2 (Pinheiro et Bates, 2001). Ces analyses ont été menées sous R version 2.9.2 (R Development Core Team, 2009), en utilisant le package lme4 (Bates et Maechler, 2009).

II.4.2 - Influence des caractéristiques des parcelles de colza sur l'abondance des pollinisateurs et sur la densité de fleurs

En utilisant des modèles linéaires généralisés (GLM) sous R, nous avons testé l'influence de différentes caractéristiques des parcelles sur l'abondance des pollinisateurs et sur la densité de fleurs de colza. Nous avons là aussi spécifié une distribution des erreurs de type quasi-Poisson avec une fonction de lien de type log. Selon la position, nous avons considéré différentes caractéristiques (Tableau VI.2). Nous considérons deux variables qualitatives, « Présence / Absence d'une haie au niveau de la bordure échantillonnée » et « Type variétal », et trois variables quantitatives, la distance minimale bordure - centre, l'indice de forme de Gravelius et la surface de la parcelle.

Nous testons l'influence du type variétal sur l'abondance des pollinisateurs pour les trois positions. De la même façon, nous testons la présence de la haie pour les trois positions car, même si l'effet est probablement plus marqué en bord de parcelle, le centre peut également être affecté par la présence d'une haie, surtout dans le cas de petites parcelles et de parcelles allongées. Pour la position centre, nous testons l'influence de trois paramètres relatifs à l'accessibilité du centre de la parcelle pour les pollinisateurs. Enfin, nous testons l'influence sur l'abondance globale au niveau de la parcelle de trois variables pouvant jouer un rôle sur l'attractivité globale de la parcelle : le type variétal, la présence d'une haie, la surface de la parcelle (qui peut jouer un rôle sur sa détectabilité pour les pollinisateurs).

Dans le cas de la densité de fleurs de colza, nous testons si la présence d'une haie influe sur la quantité de ressources sur le pourtour de la parcelle (sur la bordure et à 5 m de la bordure).

Tableau VI.2. Variables testées dans l'étude de l'influence des caractéristiques des parcelles sur l'abondance des pollinisateurs et la densité de fleurs de colza.

	Position	Variables testées
Pollinisateurs	Bordure	Type variétal, Présence d'une haie
	5 m	Type variétal, Présence d'une haie
	Centre	Type variétal, Présence d'une haie, Distance minimale bordure - centre, Forme de la parcelle, Surface de la parcelle
Colza	Cumul des trois positions	Type variétal, Présence d'une haie, Surface de la parcelle
	Bordure	Présence d'une haie
	5 m	Présence d'une haie

III - RÉSULTATS

III.1 - Répartition spatiale des pollinisateurs au sein des parcelles de colza

III.1.1 - Composition des captures

Au total, 775 individus ont été capturés. L'abeille domestique est de loin l'espèce dominante (33,8 % de l'abondance totale). Concernant les abeilles sauvages, les abeilles solitaires représentent 16,5 % de l'abondance totale et les bourdons 15,5 %. Les syrphes représentent 34,2 % de l'abondance totale.

Les bourdons comptent 9 espèces, les abeilles solitaires 17 espèces et les syrphes 20 espèces. Chez les abeilles solitaires, les trois individus de la famille des Halictidae (deux du genre *Lasioglossum* et un du genre *Halictus*) n'ont pas été déterminés à l'espèce (non expédiés au déterminateur). Chez les bourdons, 41 individus n'ont pu être déterminés à l'espèce (ouvrières de petite taille ou individus abimés). Dans chacun de ces groupes, la communauté est dominée par deux ou trois espèces et compte une majorité de taxons en très faibles effectifs (Fig. VI.3).

Toutes les espèces de bourdons capturés ici sont polylectiques. Chez ces espèces, la distance intertégulaire moyenne est de 3,71 mm (± 0,08, min = 3,30, max = 3,98) pour les ouvrières et de 5,03 mm (± 0,23, min = 4,32, max = 6,15) pour les reines. Etant donné la date précoce des relevés, les reines représentent une part importante des captures.

Dans notre échantillonnage, le groupe des abeilles solitaires est composé pour une très large majorité d'espèces du genre *Andrena*, qui sont des abeilles principalement printanières et nidifiant sous terre. Elles sont toutes polylectiques à l'exception d'*A. lagopus*, oligolectique sur Brassicacées, et d'*A. similis*, oligolectique sur Fabacées (1 seul individu, capturé en bordure de parcelle). La distance intertégulaire moyenne des espèces d'abeilles solitaires capturées est de 2,47 mm (± 0,08, min = 1,96, max = 3,07).

Les ouvrières de l'abeille domestique présentent une distance intertégulaire de 2,56 mm.

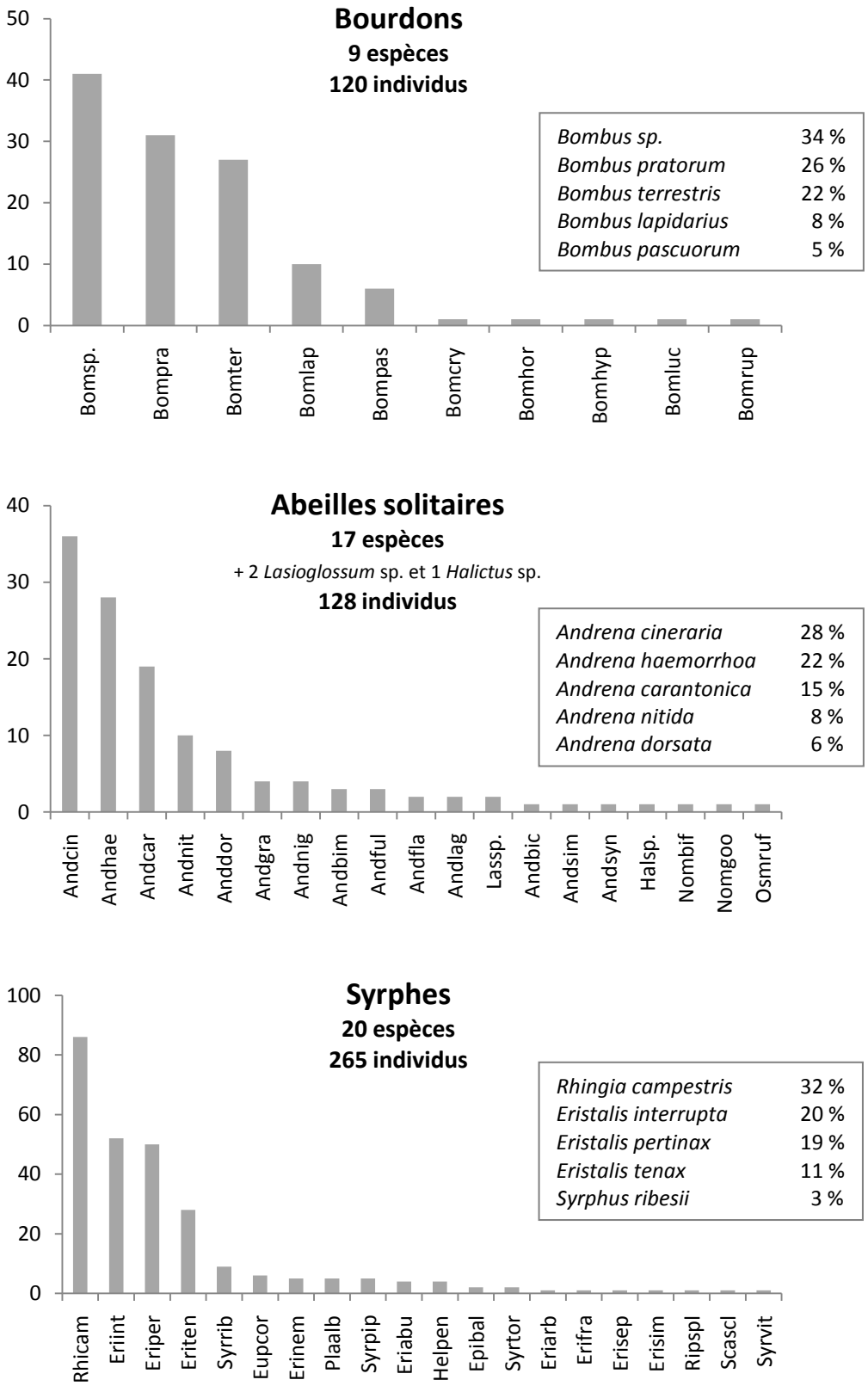


Fig. VI.3. Diagramme rang-abondance pour chaque groupe de pollinisateurs. Les pourcentages correspondent à l'abondance relative des cinq espèces les plus abondantes au sein de chaque groupe. La signification des codes espèce est donnée en Annexe VI.1.

III.1.2 - Influence de la position dans la parcelle sur l'abondance des pollinisateurs

Nous considérons dans un premier temps l'abondance des pollinisateurs cumulée sur l'ensemble des trois sessions de captures. La position dans la parcelle a une influence significative sur l'abondance de l'abeille domestique, des bourdons, des syrphes et également sur l'abondance totale des pollinisateurs. Par contre la position dans la parcelle n'a pas d'effet sur l'abondance des abeilles solitaires (Tableau VI.3). L'abondance totale, l'abondance de l'abeille domestique et celle des syrphes est plus importante à l'intérieur des parcelles (5 m et centre) qu'en bordure, tandis que l'abondance des bourdons est plus importante au centre qu'à 5m et à 5 m qu'en bordure (Fig. VI.4).

Tableau VI.3. Modèles linéaires généralisés mixtes sur l'effet de la position dans la parcelle sur l'abondance (AB) des pollinisateurs. L'analyse est réalisée sur la somme de l'abondance des pollinisateurs sur les trois sessions de capture.

	AB totale		AB Ab. dom.		AB Bourdons		AB Ab. sol.		AB Syrphes	
Effet fixe Position	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
	72.1	<0.001	39.4	<0.001	48.1	<0.001	3.3	0.19	15.9	<0.001
Effet aléatoire										
Inter parcelles	0.13904		0.13669		0.017237		0.065457		0.21631	
Intra parcelle	3.07046		0.97208		0.249120		0.510992		1.21280	

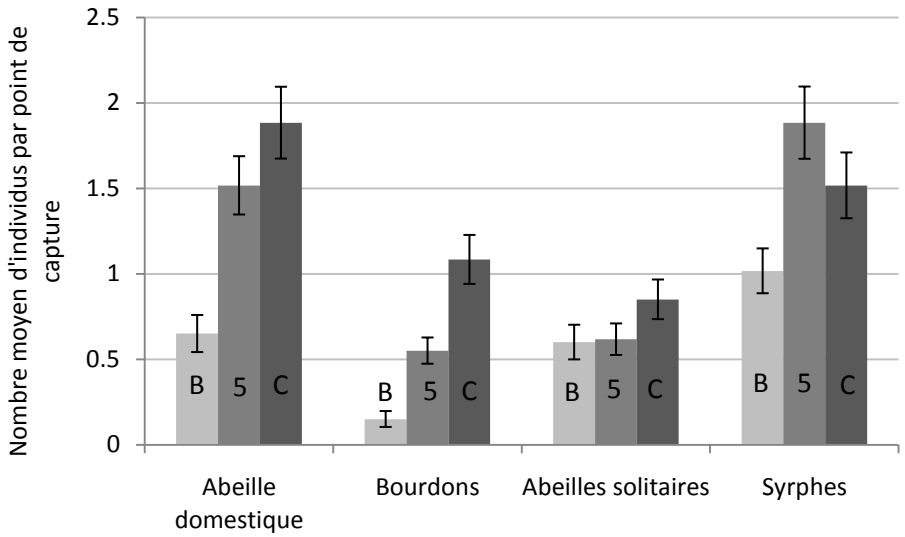


Fig. VI.4. Nombre moyen d'individus par point de capture en chacune des trois positions dans la parcelle. Les barres représentent l'erreur standard. B = bordure, 5 = à 5 m de la bordure, C = centre de la parcelle.

Lorsque nous nous intéressons maintenant aux trois sessions de captures séparément, nous observons que :

- l'abondance totale (Tableau VI.4a) et l'abondance de l'abeille domestique (Tableau VI.4b) sont influencées par la position dans la parcelle aux trois sessions (même patron de répartition des individus que celui présenté Fig. VI.4) ;
- l'abondance des bourdons est influencée par la position aux deux premières sessions (même patron que sur la Fig. VI.4), mais pas à la dernière (Tableau VI.4c) ;
- l'abondance des abeilles solitaires n'est jamais influencée par la position (Tableau VI.4d) ;
- l'abondance des syrphes est influencée par la position lors des sessions 2 et 3 mais pas à la première (Tableau VI.4e).

Tableau VI.4. Modèles linéaires généralisés mixtes sur l'effet de la position dans la parcelle sur l'abondance (AB) des pollinisateurs en considérant séparément chaque session de capture.

(a) Abondance totale des pollinisateurs

	AB totale Session 1		**AB totale Session 2**		**AB totale Session 3**	
	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
Effet fixe Position	15.8	<0.001	36.4	<0.001	22.7	<0.001
Effet aléatoire						
Inter parcelles	0.11659		1.1289e-12		0.16824	
Intra parcelle	1.18037		1.2446		0.67323	

(b) Abondance de l'abeille domestique

	AB Ab. Dom. Session 1		**AB Ab. Dom. Session 2**		**AB Ab. Dom. Session 3**	
	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
Effet fixe Position	6.2	0.044	27.7	<0.001	13.6	<0.01
Effet aléatoire						
Inter parcelles	0.00000		0.017982		0.059819	
Intra parcelle	0.46828		0.351364		0.030554	

(c) Abondance des bourdons

	AB Bourdons Session 1		**AB Bourdons Session 2**		**AB Bourdons Session 3**	
	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
Effet fixe Position	16.6	<0.001	35.5	<0.001	3.5	0.17
Effet aléatoire						
Inter parcelles	0.023067		0.0047691		0.03126	
Intra parcelle	0.053930		0.0673891			

(d) Abondance des abeilles solitaires

	AB Ab. sol. Session 1		**AB Ab. sol. Session 2**		**AB Ab. sol. Session 3**	
	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
Effet fixe Position	1.2	0.56	1.8	0.41	1.6	0.45
Effet aléatoire						
Inter parcelles	0.031760		0.007523		0.03662	
Intra parcelle	0.119378		0.205178		0.18043	

(e) Abondance des syrphes

	AB Syrphes Session 1		**AB Syrphes Session 2**		**AB Syrphes Session 3**	
	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
Effet fixe Position	2.4	0.30	9.0	0.011	11.4	<0.01
Effet aléatoire						
Inter parcelles	0.14989		0.063823		0.011291	
Intra parcelle	0.20250		0.519593		0.388038	

III.1.3 - Evolution de l'abondance des pollinisateurs au cours des sessions

L'abondance totale, ainsi que l'abondance de l'abeille domestique, des bourdons et des syrphes est influencée par la session, autrement dit par la date de capture (Tableau VI.5). L'évolution de l'abondance des bourdons et des syrphes coïncident avec celle de la floraison du colza (abondance maximale au moment du pic de floraison) (Fig. VI.5). L'abeille domestique montre seulement une abondance plus faible lors de la défloraison. Enfin, l'abondance des abeilles solitaires n'est pas influencée par la session (Tableau VI.5).

Tableau VI.5. Modèles linéaires généralisés mixtes sur l'effet de la session sur l'abondance (AB) des pollinisateurs. L'analyse est réalisée sur la somme de l'abondance des pollinisateurs sur les trois positions.

	AB totale		AB Ab. dom.		AB Bourdons		AB Ab. sol.		AB Syrphes	
Effet fixe Session	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
	24.5	<0.001	26.6	<0.001	9.6	<0.01	5.9	0.053	15.1	<0.001
Effet aléatoire										
Inter parcelles	0.16052		0.085791		0.047435		0.031489		0.085448	
Intra parcelle	1.12075		0.288587		0.118281		0.161950		0.395433	

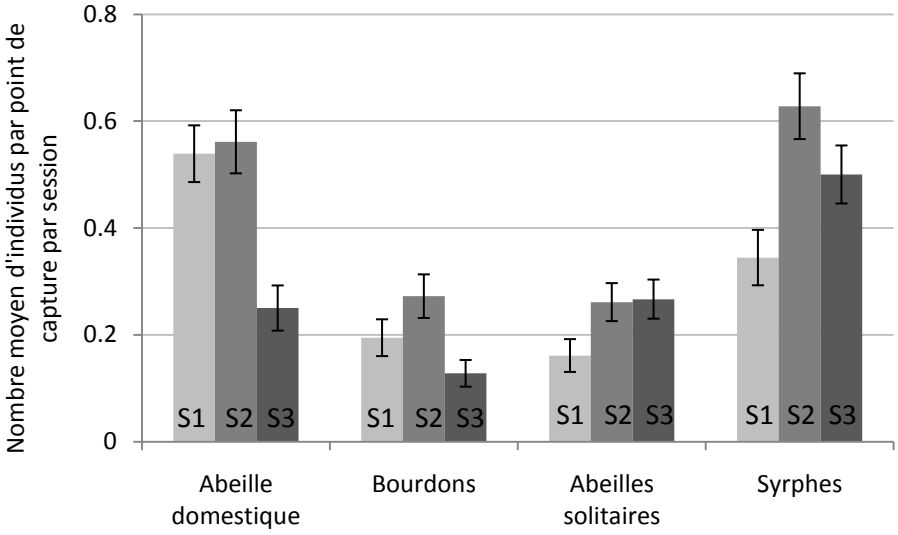


Fig. VI.5. Nombre moyen d'individus par point de capture par session (S1, S2, S3). Les barres représentent l'erreur-standard.

III.1.4 - Influence des caractéristiques des parcelles sur l'abondance des pollinisateurs

Tout d'abord, les résultats des GLM mettent en évidence une forte influence de la présence de haies sur l'abondance des pollinisateurs. Globalement les pollinisateurs sont plus abondants au niveau des bordures sans haie, mais leurs comportements ne sont pas homogènes : l'abeille domestique et les abeilles solitaires sont plus abondantes en bordure en l'absence de haie (Tableau VI.6a), mais par contre les syrphes sont plus abondants en bordure et à 5 m de la bordure en présence d'une haie (Tableaux VI.6a et VI.6b). Si l'abondance des bourdons n'est pas influencée par la présence d'une haie en bordure ou à 5 m, l'absence de haie favorise la présence de bourdons au centre des parcelles (Tableau VI.6c).

L'influence du type variétal est décelée seulement au centre des parcelles. Les bourdons sont plus abondants en présence d'associations variétales tandis que les syrphes sont plus abondants dans les parcelles d'hybrides restaurés ou de lignées classiques (Tableau VI.6c).

La forme de la parcelle influence la présence de l'abeille domestique et des bourdons au centre : plus l'indice est élevé, c'est-à-dire plus la forme de la parcelle diffère d'une forme circulaire, moins ces groupes sont abondants. L'abondance des syrphes au centre décroît quant à elle avec la distance minimale centre-bordure et avec la surface totale de la parcelle (Tableau VI.6c).

Enfin, en ce qui concerne les résultats sur l'abondance globale sur la parcelle, les bourdons et les syrphes sont influencés par le type variétal et la présence d'une haie, avec des réponses contrastées entre les deux groupes : les bourdons sont favorisés par les associations variétales et par l'absence de haie tandis que les syrphes sont abondants avec les hybrides restaurés ou lignées classiques et en présence d'une haie (Tableau VI.6d).

Tableau VI.6. Influence des caractéristiques des parcelles sur l'abondance des différents groupes de pollinisateurs en bordure (a), à 5 mètres de la bordure (b), au centre (c) et sur l'ensemble de la parcelle (d).

Ces tableaux présentent les résultats de modèles linéaires généralisés réalisés avec les variables indiquées dans la première colonne de chaque tableau. Pour chaque modèle, on indique la ou les variable(s) dont l'influence est significative (*** = P < 0.001 ; ** = P < 0.01 ; * = P < 0.05).

Pour chaque variable, on indique le type d'effet :

- Pour la variable qualitative « **Haie** », « **A** » indique l'influence positive sur l'abondance de l'Absence de haie et « **P** » l'influence positive de la Présence de haie.

- Pour la variable qualitative « **Type variétal** », « **AV** » indique l'influence positive sur l'abondance du type variétal « Association Variétale » et « **HR, L** » l'influence positive des types variétaux « Hybride Restauré » et « variété Lignée classique ».

- Pour les variables quantitatives (Distmin, Forme et Surface), on indique l'influence sur l'abondance d'une augmentation de la variable.

« **Distmin** » correspond à la distance minimale séparant le centre de la parcelle à la bordure.

« **Forme** » correspond à l'indice de forme de Gravelius qui est obtenu en divisant le périmètre de la parcelle par le périmètre du cercle de surface égale à celle de la parcelle. Il est donc supérieur à 1 et sera d'autant plus élevé que la forme de la parcelle sera complexe ou allongée.

« **Surface** » correspond à la surface totale de la parcelle.

(a) Influence du type variétal et de la présence d'une haie sur l'abondance des pollinisateurs en bordure

	AB tot	AB Ab. dom.	AB Bourdons	AB Ab. sol.	AB Syrphes
Type variétal + Haie	Haie ** A	Haie *** A	-	Haie *** A	-
Haie	-	Haie ** A	-	-	Haie * P

(b) Influence du type variétal et de la présence d'une haie sur l'abondance des pollinisateurs à 5 m de la bordure

	AB tot	AB Ab. dom.	AB Bourdons	AB Ab. sol.	AB Syrphes
Type variétal + Haie	-	-	-	-	Haie * P
Haie	-	-	-	-	Haie ** P

(c) Influence du type variétal, de la présence d'une haie et de trois variables relatives à l'accessibilité du centre de la parcelle sur l'abondance des pollinisateurs au centre de la parcelle

	AB tot	AB Ab. dom.	AB Bourdons	AB Ab. sol.	AB Syrphes
Type variétal + Distmin + Haie	-	-	Type variétal ** AV	-	Type variétal *HR, L
Distmin + Haie	-	-	Haie ** A	-	Distmin * (-)
Distmin	-	-	-	-	Distmin * (-)
Type variétal + Forme + Haie	-	-	Type variétal ***AV	-	Type variétal *HR, L
Forme + Haie	-	Forme * (-)	Haie ** A Forme * (-)	-	-
Forme	-	Forme * (-)	-	-	-
Type variétal + Surface + Haie	-	-	Type variétal ** AV	-	Type variétal *HR, L
Surface + Haie	-	-	Haie ** A	-	Surface * (-)
Surface	-	-	-	-	-

(d) Influence du type variétal, de la présence d'une haie et de la surface de la parcelle sur l'abondance totale des pollinisateurs (cumul bordure + 5 m + centre)

	AB tot	AB Ab. dom.	AB Bourdons	AB Ab. sol.	AB Syrphes
Type variétal + Surface + Haie	-	-	Type variétal **AV	-	Type variétal *HR, L
Surface + Haie	-	-	Haie * A	-	Haie ** P

III.2 - Hétérogénéité spatiale de la densité de fleurs de colza au sein des parcelles

III.2.1 - Densité de fleurs de colza en fonction de la position dans la parcelle

La position dans la parcelle a une influence significative sur la densité de fleurs de colza. Ceci est vrai pour les trois sessions de comptage (Tableau VI.7). La densité de fleurs est la plus élevée au centre, la plus faible en bordure, et intermédiaire à 5 mètres de la bordure (Tableau VI.8). La densité de fleurs est en moyenne deux fois plus élevée au centre qu'en bordure (moyenne sur les 3 sessions et sur l'ensemble des parcelles, Tableau VI.8).

Tableau VI.7. Modèle linéaire généralisé mixte sur l'effet de la position dans la parcelle sur la densité de fleurs de colza au cours des trois sessions de comptage.

	Densité colza Session 1		Densité colza Session 2		Densité colza Session 3	
	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
Effet fixe Position	9662.8	<0.001	43755	<0.001	1067.1	<0.001
Effet aléatoire						
Inter parcelles	20630		40652		567.76	
Intra parcelle	29568		115665		490.71	

Tableau VI.8. Densités moyennes de fleurs de colza (en nombre de fleurs par m², arrondi à l'unité) en fonction de la position dans la parcelle et de la session, et rapport entre les densités au centre et en bordure.

	Session 1	Session 2	Session 3
Bordure	1040	1403	104
5 m	1398	2701	136
Centre	1725	3258	176
Centre / bordure	1,66	2,32	1,69

III.2.2 - Influence de la présence d'une haie sur la densité de fleurs de colza en bordure de parcelle

La présence d'une haie influe négativement sur la densité de fleurs en bordure de parcelle et à 5 m de la bordure (GLM, $P < 0.001$).

IV - DISCUSSION

IV.1 - Relation entre la répartition des pollinisateurs et la variabilité spatiale de la densité de fleurs de colza

D'après nos mesures de densité de fleurs, les ressources alimentaires sont maximales au centre des parcelles de colza, moins abondantes à 5 m de la bordure et minimales en bordure. Ce déficit global de fleurs en bordure de parcelle, illustration du classique « effet bordure » bien connu en agronomie, peut avoir plusieurs raisons : (1) les pourtours de parcelles sont plus exposés à différents types de perturbations : ravageurs, vent, … ; (2) de plus en zone bocagère, la présence d'une haie peut affecter le développement des plantes en apportant ombre et humidité et en favorisant parfois la présence de ravageurs (limaces, …) ; (3) l'application de fertilisants ou pesticides peut être réalisé de façon moins efficace en bordure.

Selon la théorie de la distribution libre idéale (Fretwell & Lucas 1970), l'abondance des pollinisateurs devrait suivre la répartition spatiale des densités de fleurs. L'abondance globale des

pollinisateurs est plus faible en bordure de parcelle qu'à l'intérieur des parcelles (5 m et centre). L'abeille domestique et les syrphes suivent cette tendance générale. Seuls les bourdons présentent une abondance croissante des bordures vers le centre et suivent donc exactement la répartition des densités de fleurs. Enfin, les abeilles solitaires semblent utiliser la totalité de la surface des parcelles de façon homogène. Calabuig (2000) a échantillonné les abeilles dans une parcelle de colza au Danemark à l'aide de pièges et de captures au filet, sur 12 points alignés allant de la bordure jusqu'au centre de la parcelle, situé à 190 m de la bordure. Dans cette étude, l'abondance des bourdons augmente linéairement de la bordure vers le centre. Par contre, celle des abeilles solitaires diminue de façon exponentielle : leur abondance devient très faible une fois passés les 30 premiers mètres. Les résultats de Calabuig (2000) diffèrent donc de ceux de notre étude en ce qui concerne les abeilles solitaires, mais son étude n'a porté que sur une unique parcelle.

Comment expliquer ces comportements contrastés des différents groupes de pollinisateurs ? Comme suggéré en introduction, nous pouvons interpréter ces résultats au regard des caractéristiques comportementales et morphologiques des espèces. D'après la théorie de l'approvisionnement optimal, les pollinisateurs tendent à rentabiliser énergétiquement leur comportement entre gain acquis par la collecte de ressource et coût pour l'acquérir. Ce coût est fortement lié à la dépense énergétique liée au déplacement et donc à la capacité de vol, elle-même corrélée avec la taille chez les abeilles (Greenleaf et al., 2007). De ce point de vue, les bourdons, qui sont ici les plus grosses espèces, sont les seuls à pouvoir atteindre le centre des parcelles facilement et ainsi ajuster leur répartition spatiale à celle de la quantité de ressources. Ce sont également des espèces sociales qui doivent constituer des stocks importants et tendent donc à exploiter l'espace de façon optimale. L'abeille domestique et les syrphes délaissent également les bordures mais ne présentent pas d'abondance plus marquée au centre, soit du fait de leur capacité de vol (taille abeille domestique *vs.* taille bourdons) soit du fait de leur biologie (abeilles *vs.* syrphes). L'accessibilité du centre semble influer sur ces trois groupes : plus la parcelle est allongée ou de forme complexe, moins l'abeille domestique et les bourdons sont présents au centre ; plus la surface et la distance minimale bordure - centre sont importantes, moins les syrphes sont abondants au centre.

Ce lien entre densité de ressources et abondance des pollinisateurs existe donc spatialement mais il existe aussi temporellement : au cours de notre étude la quantité globale de fleurs de colza croît pour atteindre le pic de floraison, approximativement lors de notre deuxième session, puis décroît à la défloraison. Là encore, seules les abeilles solitaires ne semblent pas être influencées par cette variabilité de la quantité de ressources offerte. L'abondance des syrphes et des bourdons suit la même évolution temporelle que la densité de fleurs de colza. Cette évolution peut être liée à l'attractivité croissante du colza exercée sur les insectes, mais également à la croissance des populations issue des émergences des syrphes et de l'accroissement progressif de la taille des colonies chez les bourdons au cours de la période de floraison du colza. Quant à l'abeille domestique, elle est présente en nombre important dès le début de la floraison. Nous nous sommes demandé si cette présence des abeilles domestiques dès le début de la floraison, à un stade où le colza semble être moins attractif pour les autres espèces, pourrait être liée à la mise en place volontaire de ruches aux abords des parcelles dans le but de profiter de cette culture pour la production de miel. Nous n'avons jamais observé ce type de pratique lors de notre étude et par ailleurs les agriculteurs et apiculteurs interrogés nous ont confirmé que, dans notre site d'étude, les apiculteurs ne recherchent pas à placer leurs colonies près du colza.

La présence d'une haie le long de la bordure échantillonnée influe de façon importante sur l'abondance des pollinisateurs : l'abeille domestique et les abeilles solitaires sont plus abondantes en en bordure en l'absence de haie tandis que les syrphes montrent la tendance inverse, en bordure et à 5 m de la bordure. Pour les abeilles, ce résultat peut également être interprété du point de vue de la théorie de l'approvisionnement optimal car : (1) la densité de fleurs de colza est plus faible en présence d'une haie, (2) l'ombre peut jouer un rôle répulsif direct sur les insectes qui recherchent les zones les plus chaudes, *i.e.* où leur activité est la moins coûteuse énergétiquement. Pour les syrphes, l'explication semble être ailleurs et est peut-être liée aux ressources alternatives fournies par la haie en termes de ressources nutritives et de micro-habitats pour le développement des larves.

L'influence du type variétal est également différente selon les groupes : l'abondance des bourdons est corrélée positivement avec les associations variétales et celle des syrphes est liée aux hybrides restaurés et lignées classiques. Les résultats concernant les bourdons peuvent paraître surprenants car les associations variétales sont composées aux deux tiers de pieds mâles stériles ne produisant pas de pollen. Dans ce cas, les bourdons ne semblent donc pas réagir à la quantité de ressources réellement disponibles. Il pourrait être intéressant de tester si la densité de fleurs varie en fonction du type variétal. Nous n'avons pas étudié ce point en 2009 car nous ne disposions dans notre jeu de parcelles que d'une seule parcelle cultivée avec une association variétale (Annexe III).

IV.2 - Les résultats obtenus à Pleine-Fougères sont-ils généralisables à d'autres agro-écosystèmes ?

Les paysages agricoles dédiés aux grandes cultures tels que le site de Selommes offrent du colza sur de plus vastes étendues (en termes de surfaces parcellaires et de nombre de parcelles) qu'un site comme Pleine-Fougères où le colza est une culture marginale. Nous nous sommes demandé si les résultats obtenus à Pleine-Fougères pouvaient être généralisables à ce type de paysages. En 2009, des échantillonnages de pollinisateurs et des mesures de densités de fleurs ont été réalisés à Selommes selon les mêmes protocoles qu'à Pleine-Fougères. Deux différences sont à noter cependant : les pollinisateurs ont été capturés sur 10 parcelles à Selommes (contre 20 à Pleine-Fougères) et les relevés pollinisateurs et colza ont été réalisés la même année (sur les mêmes parcelles). La superficie moyenne des parcelles était de 12,2 ha (min = 1,4 ha, max = 28,8 ha). Les parcelles ont été choisies selon deux critères : ne pas prendre de parcelles accolées à une ou plusieurs autres parcelles de colza et prendre en compte des parcelles de surfaces variables. L'annexe IV présente les détails techniques et les résultats détaillés de cette étude. Les résultats sont nettement différents de ceux obtenus à Pleine-Fougères. Tout d'abord, il existe une variabilité spatiale des densités de fleurs, mais à Selommes, les densités sont semblables en bordure et au centre. C'est entre ces deux positions et la position « 5 m » qu'il existe des différences. Ce résultat paraît difficile à expliquer et ne semble pas révéler un phénomène fort : lors de la première session, la densité est plus élevée à 5 m, puis lors des deux autres sessions, elle y est plus faible qu'en bordure et au centre. De plus, ces différences sont peu marquées (rapport des densités maximal = 1,31 à la deuxième session, cf. Annexe IV). L'absence d' « effet bordure », et plus globalement les densités apparemment plus homogènes à Selommes, peuvent s'expliquer par : (1) l'absence de haie autour des parcelles, (2) les objectifs de rendements plus importants, qui s'accompagnent probablement d'une attention plus poussée à l'ensemble de la parcelle, et notamment à ses bordures. Il est difficile de comparer les valeurs de densités observées sur les deux sites, car les relevés n'ont sans doute pas été réalisés exactement aux mêmes stades de floraison.

Ensuite, le nombre moyen de pollinisateurs capturés par parcelle a été dix fois plus faible à Selommes (moy. = 3,2) qu'à Pleine-Fougères (moy. = 36,95), portant à 32 le nombre total de pollinisateurs capturés. Les quatre groupes sont représentés et des pollinisateurs sont présents sur les trois positions (Annexe IV) mais il ne nous a pas semblé pertinent de tirer de conclusions à partir de ce faible effectif. Plusieurs explications peuvent être proposées à ce faible effectif : (1) les populations de pollinisateurs pouvant fluctuer en fonction des années, il est possible que l'abondance globale soit faible en 2009. Pour comparer l'abondance des pollinisateurs entre 2008 et 2009 sur le site de Selommes, nous disposons des résultats de captures réalisées selon le même protocole (captures au filet sur 32 bordures de champs de colza) dans le cadre de la thèse de Rémy Chifflet. En 2008, 159 insectes ont été capturés contre 91 en 2009 ; (2) les surfaces importantes cultivées en colza peuvent conduire à un effet « dilution » sur les populations de pollinisateurs, dont l'abondance est liée seulement partiellement à la présence du colza et dépend aussi des ressources florales alternatives et des sites de nidification disponibles. Cette explication a été proposée par Veddeler et al. (2006) pour les pollinisateurs dans les plantations de café, ou dans le contexte des

ravageurs de cultures par Ricci et al. 2010 (étude sur le carpocapse *Cydia pomonella* dans les vergers).

IV.3 –PERSPECTIVES

Sur le site bocager de Pleine-Fougères, cette étude nous a permis d'une part de déterminer la répartition spatiale des différents groupes de pollinisateurs au sein des parcelles et d'autre part de définir un patron global de variation spatiale de la densité de fleurs de colza. Si nos résultats sur la densité de fleurs nous ont permis de mieux comprendre la répartition spatiale des pollinisateurs, nous n'avons cependant pas pu quantifier la relation entre la quantité de ressources et la présence de pollinisateurs, faute de pouvoir mettre directement en relation nos deux jeux de données.

Par ailleurs, pour des raisons de faisabilité pratique, nous avons considéré la densité de fleurs comme mesure de la quantité de ressources. Cette mesure pourrait être améliorée en prenant également en compte la quantité de nectar moyenne produite par fleur au sein de chaque parcelle, car cette quantité peut être variable en fonction des variétés (Pierre & Emeillat 2009).

Le choix du centre des parcelles comme position considérée a certes permis d'étudier l'influence de l'accessibilité de ce point sur l'abondance des pollinisateurs mais recouvrait une grande diversité de situations, difficilement comparables. Une telle étude bénéficierait probablement de la prise en compte d'au moins un point intermédiaire supplémentaire, dans les cas où la configuration des parcelles le permet.

A notre connaissance, peu de travaux s'intéressaient à la répartition spatiale des abeilles au sein d'une parcelle de colza. Notre étude a permis de préciser cette répartition contrastée des groupes d'abeilles, de déterminer celle des syrphes et enfin d'expliquer ces répartitions au regard de la densité de fleurs et de caractéristiques des parcelles telle que la présence d'une haie.

Notre étude nous a également permis de constater les fortes différences existant entre deux paysages agricoles contrastés. Plusieurs études ont démontré que les rendements du colza sont liés à l'abondance des insectes pollinisateurs (Morandin & Winston 2005, 2006, Steffan-Dewenter 2003, Jauker & Wolters 2008). Le site de Selommes est dédié à la production de grandes cultures parmi lesquelles le colza tient une bonne place. Notre étude semble montrer que la densité de pollinisateurs y est faible au sein des parcelles, probablement du fait de l'effet « dilution » dans les surfaces importantes cultivées en colza. Ce phénomène illustre le fait que, bien que le colza soit une ressource largement utilisée par les pollinisateurs, l'abondance de ces derniers ne peut être seulement dépendante de la seule abondance de cette culture et dépend également de la présence de milieux semi-naturels riches en ressources florales et sites de nidification. Dans l'optique d'un service de pollinisation plus efficace, il pourrait être souhaitable de favoriser la diversité et l'abondance des pollinisateurs à Selommes en préservant les milieux semi-naturels (bordures de champs, chemins non-gourdonnés, cf. chapitre IV).

ANNEXES DU CHAPITRE VI

Annexe VI.I - Signification des codes espèce

BOURDONS

Bomcry	*Bombus cryptarum*
Bomhor	*Bombus hortorum*
Bomhyp	*Bombus hypnorum*
Bomlap	*Bombus lapidarius*
Bomluc	*Bombus lucorum*
Bompas	*Bombus pascuorum*
Bompra	*Bombus pratorum*
Bomrup	*Bombus rupestris*
Bomter	*Bombus terrestris*
Bomsp.	*Bombus sp.*

ABEILLES SOLITAIRES

Andbic	*Andrena bicolor*
Andbim	*Andrena bimaculata*
Andcar	*Andrena carantonica*
Anddor	*Andrena dorsata*
Andfla	*Andrena flavipes*
Andful	*Andrena fulva*
Andgra	*Andrena gravida*
Andhae	*Andrena haemorrhoa*
Andlag	*Andrena lagopus*
Andnig	*Andrena nigroaena*
Andnit	*Andrena nitida*
Andsim	*Andrena similis*
Andsyn	*Andrena synadelpha*
Andcin	*Andrena cineraria*
Halsp.	*Halictus sp.*
Lassp.	*Lasioglossum sp.*
Nombif	*Nomada bifasciata*
Nomgoo	*Nomada goodeniana*
Osmruf	*Osmia rufa*

SYRPHES

Epibal	*Episyrphus balteatus*
Erisep	*Eristalinus sepulchralis*
Eriabu	*Eristalis abusivus*
Eriarb	*Eristalis arbustorum*
Erifra	*Eristalis fratercula*
Eriint	*Eristalis interrupta*
Erinem	*Eristalis nemorum*
Eriper	*Eristalis pertinax*
Erisim	*Eristalis similis*
Eriten	*Eristalis tenax*
Eupcor	*Eupeodes corollae*
Helpen	*Helophilus pendulus*
Plaalb	*Platycheirus albimanus*
Rhicam	*Rhingia campestris*
Ripspl	*Ripponensia splendens*
Scasel	*Scaeva selenitica*
Syrpip	*Syritta pipiens*
Syrrib	*Syrphus ribesii*
Syrtor	*Syrphus torvus*
Syrvit	*Syrphus vitripennis*

Annexe VI.II - Détail des résultats obtenus à Selommes en 2009

Tableau 1. Dates des relevés sur la densité de fleurs et sur l'abondance des pollinisateurs sur le site de Selommes en 2009.

	Session 1	Session 2	Session 3
Densité de fleurs	Du 18 au 21 avril	24 & 25 avril	Du 04 au 07 mai
Pollinisateurs	Du 21 au 23 avril	29 avril, 1 et 2 mai	Du 06 au 08 mai

Tableau 2. Nombre d'individus de chaque groupe de pollinisateurs capturés à Selommes en 2009 sur l'ensemble des 10 parcelles de colza échantillonnées.

	Bordure	5 mètres	Centre	Total
Abeille domestique	1	5	3	9
Bourdons	1	0	3	4
Abeilles solitaires	8	7	2	17
Syrphes	2	0	0	2
Total	12	12	8	32

Tableau 3. Modèle linéaire généralisé mixte sur l'effet de la position dans la parcelle sur la densité de fleurs de colza au cours des trois sessions de comptage.

	Densité colza Session 1		Densité colza Session 2		Densité colza Session 3	
	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
Effet fixe Position	177.8	<0.001	1682.6	<0.001	422.57	<0.001
Effet aléatoire						
Inter parcelles	2157.7		4983.1		4736.2	
Intra parcelle	23884.3		46883.9		28524.5	

Tableau 4. Densités de fleurs de colza moyennes (en nombre de fleurs par m², arrondi à l'unité) en fonction de la position dans la parcelle et de la session, et rapport entre les densités au centre et en bordure, et au centre et à 5 m de la bordure.

	Session 1	Session 2	Session 3
Bordure	690	1306	1022
5 m	766	997	885
Centre	692	1308	1043
Centre / bordure	1,00	1,00	1,02
Centre / 5 m	0,90	1,31	1,18

DISCUSSION GÉNÉRALE

L'objectif de cette thèse était une meilleure compréhension de l'influence de la structure du paysage et des pratiques agricoles sur les insectes pollinisateurs (abeilles et syrphes). Nous avons abordé cette problématique à trois échelles spatiales différentes : (1) à l'échelle de l'Europe de l'ouest, en comparant 14 sites entre eux (chapitre III), (2) à l'échelle du paysage, en considérant deux sites, un bocage breton et un openfield du centre de la France (chapitres IV et V), (3) à l'échelle de la parcelle de colza (chapitre VI). Le rôle du colza en tant que ressource alimentaire pour les insectes pollinisateurs constitue le fil directeur de notre travail.

Nous discutons dans cette partie des résultats et des apports de cette thèse selon trois axes :

(1) Agriculture et communautés d'insectes pollinisateurs
(2) Agriculture et biodiversité dans les paysages agricoles
(3) Impacts environnementaux des variétés de colza tolérantes aux herbicides

I – AGRICULTURE ET COMMUNAUTÉS D'INSECTES POLLINISATEURS

I.1 – Connaissance des insectes pollinisateurs

Les abeilles représentent un groupe d'insectes peu connu, notamment du fait de leur identification souvent difficile (Rasmont et al. 1995, Vereecken et al. 2007, Patiny et al. 2009). Il n'existe pas à l'heure actuelle d'ouvrage de synthèse sur la faune européenne, ou même française. L'identification est l'affaire de spécialistes ayant constitué une collection de référence à l'aide de faunes régionales (ouvrages suisse, allemand ou espagnol par exemple). Pour la majorité des espèces, les connaissances sont lacunaires, tant sur le plan de l'aire de répartition que des traits biologiques. Cette méconnaissance tranche avec la place prise par ces insectes dans le débat public et scientifique ces dernières années. Il apparaît important d'acquérir, le plus rapidement possible, des données sur l'état des populations de ce groupe d'insectes à forts enjeux de conservation (Patiny et al. 2009).

Dans le cadre de cette thèse, les abeilles ont été échantillonnées, à l'aide d'une méthode éprouvée (Westphal et al. 2008), au cours de deux années pendant la période de floraison du colza. Nos sites d'étude, situés dans le quart nord-ouest de la France, étaient deux paysages agricoles contrastés, le bocage et l'openfield. Au total, 111 espèces sauvages (*i.e.* en plus de l'abeille domestique) ont été identifiées. Cela représente une faible proportion de la faune de France (Rasmont et al. (1995) ont recensé 865 espèces en France). Cependant, ces richesses spécifiques sont assez élevées en comparaison d'autres inventaires ponctuels (Lachaud & Mahé 2008, Stallegger & Livory 2008 par exemple), surtout étant donné la période limitée sur laquelle ont été réalisées les captures (environ trois semaines). Les données ont été ou seront intégrées aux projets d'atlas actuels (Atlas des bourdons du massif armoricain[24], Atlas Hymenoptera[25])

Les communautés d'abeilles de notre jeu de données possèdent les mêmes caractéristiques que celles mentionnées dans la revue de Williams et al. (2001), à savoir : (1) une forte proportion d'espèces rares, (2) une forte variabilité de la composition des communautés dans le temps et dans l'espace, ou selon les conditions météorologiques (cf. aussi Obrist & Duelli 2010).

Les syrphes sont mieux connus, notamment via la réalisation et la diffusion de la base de données Syrph the net (Speight et al. 2008). Nous n'avons pas utilisé les méthodes de piégeage optimales pour évaluer la diversité des syrphes de manière la plus exhaustive possible. Cependant, les données recueillies dans le cadre de cette thèse pourront être intégrées à Syrph the net et permettre ainsi d'améliorer les connaissances sur la répartition des espèces, notamment concernant

[24] http://zoologie.umh.ac.be/hymenoptera/page.asp?id=112
[25] http://zoologie.umh.ac.be/hymenoptera/default.asp

le département du Loir-et-Cher, pour lequel les données d'observation étaient très peu nombreuses (Speight 1996 in Sarthou et al. 2010).

Dans une optique d'inventaire, nos données présentent l'inconvénient de ne pas couvrir la totalité d'une saison de vol (de mars à octobre), mais seulement la période de floraison du colza (de mi-avril à mi-mai). Nous détectons donc très probablement une proportion limitée de la faune présente.

I.2 – La prise en compte des pratiques agricoles : une nouveauté

Les effets de l'intensification agricole sur les abeilles ont surtout été étudiés du point de vue de la fragmentation et de la perte en habitats semi-naturels. Le programme de recherche européen Greenveins[26] avait pour but de prendre en compte l'intensification agricole, à la fois du point de vue de la quantité d'habitat semi-naturels (le « greenveining ») et du point de vue des pratiques agricoles. Les données recueillies nous ont permis d'évaluer les conséquences de l'intensification des pratiques (fertilisation azotée, utilisation de pesticides, charge en bétail, diversité des cultures) sur les communautés d'abeilles sauvages de 14 sites de 16 km² situés en Belgique, France, Pays-Bas et Suisse. La richesse spécifique, l'abondance et la diversité (indice de Shannon) des abeilles diminuent avec l'augmentation de l'indice global d'intensification agricole (chapitre III). Cet indice synthétisant les données sur les pratiques au niveau de chaque site se révèle être un indicateur pertinent, du point de vue du modèle « abeilles », malgré les incertitudes formulées lors de son élaboration (Herzog et al. 2006).

L'analyse multivariée a permis d'analyser l'impact relatif des différentes pratiques. Il est apparu que la richesse spécifique, l'abondance et la diversité des abeilles étaient plus élevées dans les sites mixtes (polyculture-élevage) ou spécialisés dans les productions végétales par rapport aux sites spécialisés dans l'élevage (bovin principalement). Ce résultat s'explique par deux effets conjugués : (1) les sites tournés vers les productions végétales ont tendance à inclure dans leurs rotations des cultures entomophiles, qui fournissent des ressources alimentaires aux abeilles ; (2) l'intensification de l'élevage ne se traduit pas par une augmentation des surfaces en prairies, mais au contraire par une augmentation des surfaces de cultures fourragères (maïs, blé), associées à des apports d'azote élevés, ce qui est un signe du temps croissant passé par le bétail dans les bâtiments d'élevage plutôt que dans les prairies.

I.3 – Le rôle des habitats semi-naturels : des effets différenciés selon les échelles

D'après la revue de Winfree et al. (2009), la perte et la fragmentation des habitats semi-naturels sont les principaux facteurs anthropiques de déclin des abeilles. Notre analyse menée à l'échelle des 14 sites au sein de quatre pays européens va également dans ce sens : la richesse spécifique des abeilles décroît avec la diminution de la quantité d'habitats semi-naturels (prairies permanentes, vergers, bois, tourbières, marais, landes, …) (chapitre III).

En revanche, dans notre étude menée au sein des sites de Pleine-Fougères (bocage de polyculture-élevage) et de Selommes (openfield de grandes cultures), la quantité globale d'habitats semi-naturels n'est pas apparue être un indicateur pertinent de la qualité du paysage pour les abeilles. Nous avons montré, qu'en fonction du type de paysage, des habitats différents semblent jouer un rôle clé pour le maintien des abeilles (chapitres IV et V). A Pleine-Fougères, le rôle positif des haies et des prairies permanentes (ou longue durée) confirme les résultats d'études précédentes (Burel et al. 1998, 2004). A Selommes, nous avons mis en évidence le rôle important joué par les chemins (ou voies de communication non goudronnées), qui sont à notre connaissance des éléments peu pris en compte pour la conservation des insectes pollinisateurs, ou de la biodiversité en général.

[26] Programme de recherche européen (2001-2004), « Vulnerability of Biodiversity in the Agro-ecosystem as influenced by Green Veining and Land-use Intensity ».

I.4 – Le rôle du colza : une culture entomophile largement utilisée

Les travaux menés précédemment sur les insectes pollinisateurs du colza avaient pour objet :

- l'inventaire des pollinisateurs présents dans les parcelles (Delbrassinne & Rasmont 1988 en Belgique), selon la position dans la parcelle (Calabuig 2000 au Danemark) ou en fonction des caractéristiques du paysage environnant (Carré 2008, Carré et al. 2009 en Suède) ;
- la relation entre l'abondance et la diversité des pollinisateurs et la production de graines (Steffan-Dewenter 2003, Morandin & Winston 2005, Jauker & Wolters 2008) ;
- l'étude des flux de gènes, en considérant les bourdons (Cresswell et al. 2002, 2004, Hayter & Cresswell 2006, Hoyle et al. 2007) ou l'abeille domestique (Ramsay et al. 1999, 2003, Pierre et al. 2003).

Seuls les travaux de Westphal et al. (2003, 2006a, 2006b, 2009) et Hermann et al. (2007) ont pour objectif d'évaluer le rôle du colza pour les populations de pollinisateurs à l'échelle du paysage. Leur modèle d'étude est le groupe des bourdons, soit uniquement quelques espèces parmi les nombreuses espèces utilisant le colza.

Notre originalité par rapport aux travaux précédents est :

- d'échantillonner les insectes au niveau des parcelles de colza mais également en d'autres points du paysage afin de comparer la faune utilisatrice du colza avec la totalité des espèces présentes (ou détectées) dans le paysage. (Carré (2008) comparait la liste des espèces capturées dans le colza avec la liste théorique des espèces présentes en Suède) ;
- de prendre en compte différentes positions dans la parcelle de colza (la bordure et l'intérieur de la parcelle) afin de mieux définir l'utilisation de cette ressource par les insectes. (Calabuig (2000) a également échantillonné les pollinisateurs en différentes positions, mais ceci uniquement dans une parcelle) ;
- de considérer deux sites producteurs de colza, contrastés en termes de structure du paysage et de surfaces occupées par la culture de colza.

Nos résultats ont montré que :

- le colza est utilisé par un grand nombre d'espèces (la quasi-totalité des espèces dont l'abondance totale est assez élevée pour permettre une comparaison) et par l'ensemble des genres d'abeilles présents dans les paysages étudiés (chapitre IV) ;
- l'ensemble des insectes pollinisateurs considérés (abeilles solitaires, bourdons, abeille domestique, syrphes) fréquentent aussi bien l'intérieur que la bordure des parcelles (chapitre VI) ;
- au moment de sa floraison, le colza a un rôle majeur dans la distribution spatiale des insectes pollinisateurs, avec une concentration des individus au niveau des parcelles. Ce fait est particulièrement marqué sur le site de Pleine-Fougères où les parcelles de colza sont relativement rares dans le paysage. Le rôle du colza dépend en effet du type de paysage dans lequel il est implanté (chapitres IV et V).

I.5 – Point sur la conservation des abeilles dans les paysages agricoles

I.5.1 – Les prairies : apports sur le rôle des prairies temporaires

En Europe, les prairies permanentes sont considérées comme des milieux très riches en biodiversité (Muller et al. 1998, WallisDeVries et al. 2002, Cremene et al. 2005). De nombreuses mesures agro-environnementales portent sur l'extensification des pratiques sur ces milieux à forts enjeux de conservation (Kleijn & Sutherland 2003). Des effets positifs de l'extensification des pratiques (fauche tardive, réduction de la charge en bétail par exemple) ont été démontrés pour les abeilles (Kleijn et al. 2006, Knop et al. 2006, Albrecht et al. 2007, Batáry et al. 2010) et les syrphes (Albrecht et al. 2007). Ces effets positifs sont dans tous les cas reliés aux impacts positifs des nouvelles pratiques sur la diversité et l'abondance des ressources florales.

Les abeilles sont principalement des espèces thermophiles de milieux ouverts (Klemm 1996). Aussi la présence de prairies joue un rôle majeur pour leur conservation dans les paysages agricoles. Le terme « prairie » peut recouvrir une grande diversité de situations et il semble important de bien définir ce terme (Herzog et al. 2006). Dans notre travail, nous avons constaté que la prise en compte simultanée des prairies temporaires et permanentes (ou de longue durée) ne se révèle pas pertinente pour expliquer la présence des insectes pollinisateurs (chapitre IV). En revanche, la distinction des prairies permanentes et des prairies temporaires conduit à des résultats importants et novateurs (chapitre V).

D'une part, notre travail a confirmé le rôle positif des prairies permanentes sur les abeilles, en montrant qu'au sein du site bocager de Pleine-Fougères, la quantité de ces prairies influe positivement sur l'abondance des abeilles solitaires.

D'autre part, nous apportons un éclairage nouveau sur le rôle des prairies en abordant la fonction des prairies temporaires. Nous avons montré que l'inclusion d'au moins une année de prairie temporaire dans une rotation de cinq ans joue un rôle positif sur la richesse spécifique des abeilles solitaires, en comparaison avec une rotation composée uniquement de cultures (maïs et blé). Comment expliquer ce résultat ? Nous supposons que la présence de prairies temporaires dans la rotation culturale induit une « désintensification » sur la durée, par le biais de trois facteurs : davantage de ressources florales, plus de sites de nidification et une réduction des intrants (pesticides, fertilisants).

La qualité des prairies temporaires en termes de ressources floristiques peut être très variable selon leur origine, leur gestion, leur âge ou leur localisation dans le paysage qui détermine les potentialités de colonisation par les fleurs sauvages (Steffan-Dewenter & Tscharntke 2001, Ejrnæs et al. 2008). Il se peut que la parcelle en elle-même n'apporte pas plus de ressources qu'une parcelle de maïs ou de blé, dans le cas par exemple de prairies de ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.) récemment semées. Cependant, l'absence d'apport d'herbicide ou les quantités moindres de fertilisants sur la prairie peut induire une flore plus riche sur les bordures de parcelles par rapport aux bordures de parcelles en maïs ou blé (Joannon, *com. pers.*). Cela peut être d'autant plus vrai du fait des effets cumulés dans le temps (plusieurs années consécutives de cultures *vs.* plusieurs années de prairie).

Les prairies temporaires restent généralement plusieurs années sans être labourées, tandis que les parcelles cultivées subissent un travail du sol répété. De ce fait, les prairies peuvent fournir des sites de nidification aux abeilles terricoles, au sein des parcelles et sur les bordures. Les potentialités de nidification dépendent alors de la perturbation liée au pâturage bovin (favorable s'il crée des espaces non végétalisés mais nuisible si trop intensif, Kruess & Tscharntke 2002a,b, Vulliamy et al. 2006), de la présence d'espaces peu végétalisés (Carré 2008, Hopwood 2008) ou de la nature du sol (Carré 2008).

Enfin, nous supposons que l'effet positif de la présence de prairies temporaires dans une rotation culturale est lié à la réduction globale des intrants sur la durée. La culture de blé et, surtout, de maïs, est synonyme d'applications d'herbicides et de fertilisants ayant des effets négatifs sur la flore des bordures (cf. ci-dessus) et d'insecticides pouvant avoir des effets négatifs directs sur les abeilles (Desneux et al. 2007, Brittain et al. 2010).

I.5.2 - Le rôle des éléments linéaires : chemins, bordures de parcelles et de routes

Dans les paysages fortement anthropisés, les éléments linéaires tels que bords de route et de parcelles agricoles représentent des refuges pour la biodiversité. Leur rôle d'habitat et/ou de corridor a été mis en évidence pour de nombreux taxons (cf. la revue de Marshall & Moonen 2002).

Les résultats obtenus pour le site de Pleine-Fougères confirment l'importance du maintien des haies dans les paysages bocagers (chapitres IV et V). Les haies apportent des ressources florales diversifiées (à la fois au niveau de la strate herbacée et au niveau de la strate arbustive / arborée) et fournissent un habitat peu perturbé permettant la nidification des espèces terricoles ou charpentières.

Les résultats pour le site de Selommes mettent en avant un élément linéaire jusque là peu pris en compte : les chemins (ou voies non goudronnées) (chapitre IV). Nous formulons l'hypothèse que ces éléments, pour peu qu'ils offrent des surfaces non végétalisées, constituent des sites de nidification majeurs dans ce site.

Concernant la qualité des bordures de champs, nous avons mis en évidence qu'à Selommes, il existe une corrélation forte entre la richesse spécifique des plantes et celle des abeilles, de même qu'entre le recouvrement en plantes à fleurs et l'abondance des abeilles. Cette corrélation n'existe pas à Pleine-Fougères. Ce résultat suggère qu'il existe, à Selommes, une forte dépendance des communautés de pollinisateurs aux ressources fournies localement par les bordures. Celles-ci étant moins nombreuses qu'à Pleine-Fougères (plus grande taille des parcelles, grain du paysage plus grossier), la destruction d'une bordure, ou la perte de la flore qu'elle abrite peut menacer localement le maintien des populations de pollinisateurs. A Pleine-Fougères, nous supposons que la structure du paysage, avec un grain plus fin, permet une meilleure résilience[27] des populations de pollinisateurs face aux perturbations telles que la destruction ou la dégradation d'une bordure de parcelle.

I.5.3 - Le rôle des cultures entomophiles

Différents articles de synthèse sur les abeilles et leur conservation suggèrent que les cultures entomophiles peuvent être une source de nectar et de pollen importante pour les insectes pollinisateurs dans les paysages agricoles, d'autant plus que l'agriculture pratiquée est intensive et les habitats semi-naturels raréfiés (Banaszak 1992, Klein et al. 2007, Kremen et al. 2007). Westphal et al. (2003, 2006a, 2009) et Hermann et al. (2007) ont mis en évidence le rôle positif de la quantité de colza dans le paysage sur la croissance des colonies de bourdons au début du printemps.

Notre étude montre que cette ressource est massivement utilisée par les abeilles, en particulier les abeilles solitaires, espèces dont le comportement est moins bien connu que celui des bourdons. Les abeilles solitaires sont d'autant plus abondantes aux abords des parcelles de colza, que le paysage environnant est pauvre en ressources (*i.e.* avec une forte proportion de cultures - maïs et blé - chapitre V).

Si les cultures entomophiles peuvent effectivement constituer une source de nourriture abondante et facilement accessible, et pallier ponctuellement un déficit de fleurs sauvages, leur présence dans un paysage agricole n'est pas forcément la panacée, face à la raréfaction des ressources alimentaires d'origine « sauvage ». En effet :

- la durée de la floraison d'une culture entomophile est de quelques semaines (trois ou quatre dans le cas du colza), tandis que les espèces d'abeilles et de syrphes se succèdent au long de l'année (environ de mars à octobre dans l'hémisphère nord). Même dans les régions où différentes espèces entomophiles sont cultivées, il est peu probable que ces espèces fournissent des ressources sur la totalité de la période d'activité des insectes pollinisateurs (cf. Jha & Vandermeer 2010 pour une réflexion sur ces questions dans le cas des cultures de café).

- le rôle positif de la diversité floristique sur les insectes pollinisateurs a été mis en évidence par de très nombreuses études à la fois à l'échelle de la communauté (corrélation positive entre diversité des fleurs et diversité des abeilles et des syrphes, cf. chapitre I) et à l'échelle des individus (par exemple, importance de la diversité des ressources pour les défenses immunitaires de l'abeille domestique (Alaux et al. 2010) ou pour la croissance des larves de bourdons (Taséi & Opinel 2008)).

- une récente étude (Diekötter et al. 2010) a montré qu'une présence massive de colza peut conduire à une distorsion des interactions plantes-pollinisateurs et menacer le maintien de certaines espèces de bourdons (celles à langue longue) et, parallèlement, la reproduction de certaines espèces de fleurs (à fleurs tubulaires).

[27] Définie comme la capacité d'un système à revenir à son état initial après une perturbation (cf. par exemple Elmqvist et al. 2003).

Afin de mieux comprendre le rôle des cultures entomophiles, il pourrait être intéressant d'analyser notre jeu de données en posant les questions suivantes :

- à Pleine-Fougères : Que se passe-t-il lorsque le colza est défleuri ? De quelle façon se réorganisent les populations d'abeilles au sein du paysage ? Existe-t-il une différence marquée dans la richesse et l'abondance des espèces printanières (qui bénéficient du colza) et des espèces estivales (qui vivent en l'absence de cultures entomophiles) ?

- à Selommes : Quel sont les rôles respectifs du colza et du tournesol pour expliquer la composition des communautés d'abeilles ? Quelle complémentarité existe-t-il entre les deux cultures sachant que le tournesol fleurit en été ?

D'une façon générale, il est important de considérer la totalité d'une saison d'activité des insectes pollinisateurs pour avoir une vision exhaustive de leurs besoins dans le paysage.

II – Agriculture et biodiversité

II.1 – Rôle de la mosaïque des cultures

Comme nous l'avons expliqué dans l'introduction générale (paragraphe III.2.1), les études menées en écologie du paysage sur la biodiversité des paysages agricoles ont porté essentiellement sur les habitats semi-naturels tels que les haies, bois et prairies permanentes. Notre travail s'inscrit dans la tendance actuelle d'une prise en compte croissante du rôle de la mosaïque des cultures sur la biodiversité. Il a mis en évidence :

- le rôle d'une culture entomophile, le colza, en tant que ressource alimentaire pour une large communauté d'insectes pollinisateurs. Notons que les parcelles de colza ne constituent pas pour autant l'unique habitat des espèces. Il existe une complémentation à l'échelle du paysage entre différentes taches d'habitat, et par là une complémentarité entre la mosaïque des cultures et les habitats semi-naturels. Les larves de syrphes se développent dans des habitats variés, au sein des habitats semi-naturels ou dans la mosaïque des cultures (larves aphidiphages sur le maïs et le blé par exemple). Les larves d'abeilles terricoles, ne pouvant se développer dans le sol des parcelles, où le labour menace leur survie, sont dépendantes des habitats adjacents tels que chemins et bordures de parcelles. Les insectes adultes, s'ils utilisent les parcelles de colza, recherchent également les ressources alimentaires fournies par les habitats semi-naturels, pour diversifier les sources de nectar et de pollen ou lorsque le colza est défleuri.

- l'intérêt de prendre en compte les rotations culturales pour qualifier de façon écologiquement pertinente l'hétérogénéité de la mosaïque (cf. paragraphe suivant).

II.2 – Rôle des rotations, de l'histoire récente

L'état passé du paysage peut influer sur les processus écologiques actuels, notamment du fait du délai de réponse pouvant exister entre les changements dans le paysage et la réponse des organismes vivants et des processus écologiques. C'est une idée fondatrice de l'écologie du paysage (Burel & Baudry 1999) mais c'est un domaine peu étudié (Metzger 2008).

Ernoult et al. (2006a,b) et Krauss et al. (2010) ont montré que la composition des communautés végétales est davantage reliée à la structure du paysage passé qu'à celle du paysage actuel. Le « passé » dans ces études s'entend à l'échelle de plusieurs dizaines d'années (40 ans). Les espèces plus mobiles et moins longévives (oiseaux chez Ernoult et al. 2006a,b, papillons chez Krauss et al. 2010) sont en revanche davantage influencées par la structure du paysage actuel que celle du paysage passé.

Notre travail met en évidence l'intérêt de prendre en compte l'histoire pour mieux comprendre l'influence du paysage sur un groupe d'insectes. Il s'agit dans notre cas de l'histoire « récente », *i.e.* à l'échelle de la rotation culturale (soit cinq ans dans notre travail, chapitre V).

II.3 – Positionnement de ce travail au sein des recherches menées sur les sites de Selommes et Pleine-Fougères

II.3.1 – Le site de Selommes : des recherches axées sur les flux de gènes

Les travaux en écologie menés sur le site de Selommes depuis 1998 par le laboratoire Écologie, Systématique et Évolution (Université Paris XI) ont porté sur les flux de gènes de colza, dans le but d'estimer les impacts associés à la culture de variétés tolérantes aux herbicides (Garnier 2006). Les données recueillies sur le terrain depuis cette date ont concerné la localisation des parcelles de colza, des repousses et des populations férales. Par ailleurs, des enquêtes auprès des agriculteurs ou des analyses génétiques ont permis d'obtenir la composition variétale des parcelles et des populations échappées. Depuis 2006, des relevés floristiques sont réalisés sur les bordures de champs pour évaluer l'influence des modes de gestion (fauche, herbicides) sur la composition floristique (Hmimina et al. en préparation). Avant GMBioImpact, les données relatives à la biodiversité dans le paysage d'openfield de Selommes concernaient donc uniquement la flore des bordures. La présente thèse et la thèse de Rémy Chifflet constituent donc un premier état des connaissances sur un groupe animal pour ce site et permettent d'étendre aux insectes pollinisateurs l'étude des relations entre gestion des bordures et biodiversité.

II.3.2 – Le site de Pleine-Fougères : quinze ans de recherches sur les relations agriculture-biodiversité

Cette étude sur les insectes pollinisateurs au sein de la zone-atelier de Pleine-Fougères s'inscrit dans la continuité de différents travaux menés sur la biodiversité des paysages agricoles depuis une quinzaine d'années. De nombreux laboratoires[28] travaillent conjointement sur cette zone-atelier, sur le thème **« Trajectoires d'évolution de l'utilisation des terres et des paysages en Bretagne, relations avec la dynamique de la qualité de l'eau et de la biodiversité ».** Les outils d'observation mis en place sur la zone-atelier permettre de disposer de données à long-terme sur l'occupation du sol et les pratiques agricoles, qui offrent la possibilité d'analyses approfondies des évolutions de la biodiversité en relation avec l'agriculture.

De nombreux modèles biologiques ont été pris en compte depuis les premières recherches sur la zone-atelier en 1996 (voir les synthèses de Burel et al. 1998, 2004). Les études ont surtout porté sur les plantes (Le Cœur et al. 1997, 2002, Baudry et al. 2000), les carabes (Petit & Burel 1998, Petit & Usher 1998, Millán de la Peña et al. 2003a, Aviron et al. 2005, Pichancourt et al. 2006, Gaucherel et al. 2007), les micro-mammifères (Ouin et al. 2000, Millán de la Peña et al. 2003b, Butet et al. 2006, Michel et al. 2006, 2007), le papillon *Maniola jurtina* (Ouin et al. 2004, 2008, Kindlmann et al. 2004, 2005, Aviron et al. 2007, Delattre et al. 2010a,b), les rapaces *Buteo buteo* et *Falco tinnunculus* (Butet et al. 2010) et plus ponctuellement sur les diptères chironomidés (Delettre 2005), les hétéroptères ou les araignées (cf. les publications issues du programme Greenveins).

Les insectes pollinisateurs ont jusqu'à présent été très peu étudiés sur la zone-atelier. Les syrphes et les abeilles font partie des taxons échantillonnés dans le cadre du programme Greenveins. Les résultats de ce programme concernant ces deux groupes ont été publiés en considérant les différents sites européens simultanément (Schweiger et al. 2005, 2007, Dormann et al. 2007, 2008, Hendrickx et al. 2007, Billeter et al. 2008, Le Féon et al. 2010). Il n'existe pas actuellement de travaux traitant spécifiquement des relevés effectués à Pleine-Fougères. Par ailleurs, les syrphes ont fait l'objet d'une étude en 2008 dans le cadre d'un projet SIE (Soutien aux Initiatives Européennes)

[28] Les laboratoires impliqués dans les recherches sur la zone-atelier de Pleine-Fougères sont actuellement les laboratoires fédérés au sein de l'OSUR (Centre Armoricain de Recherches en Environnement) ainsi que d'autres laboratoires français : voir http://www.caren.univ-rennes1.fr/pleine-fougeres.

intitulé ParaBEn (Couanon 2008). Les études sur les syrphes en tant qu'auxiliaires des cultures se poursuivent actuellement (Al Hassan, thèse en cours, Aviron, *com. pers.*).

Comment les résultats de cette thèse s'intègrent-ils aux connaissances acquises à Pleine-Fougères sur la biodiversité des paysages agricoles ?

Historiquement, ce site a été choisi car il offrait la possibilité d'étudier dans un espace limité (évitant les sources de variation d'ordres climatique ou biogéographique) l'influence de la structure du paysage sur la biodiversité, dans un contexte agricole semblable. En effet, une agriculture de type polyculture-élevage bovin est pratiquée sur l'ensemble de la zone. Mais le paysage diffère de façon importante : le bocage est particulièrement dense au sud de la zone, tandis qu'un remembrement dans les années 1970 a conduit à un paysage beaucoup plus ouvert au nord.

Le rôle positif des haies a été mis en évidence pour les carabes forestiers (Aviron et al. 2005) ou les micro-mammifères (Michel et al. 2006, 2007). Notre travail s'intègre dans la continuité de ces résultats en mettant en évidence ce rôle positif pour un nouveau groupe animal. Les abeilles étant typiquement des espèces de milieux ouverts, ce résultat met en évidence l'intérêt des haies, non pas en tant qu' « habitat d'ambiance forestière pour espèces forestières », mais comme habitats peu perturbés (permettant donc la nidification des abeilles) et potentiellement riches en fleurs.

La prise en compte de la mosaïque des cultures et d'un gradient paysager constituent deux aspects novateurs de notre travail par rapport aux travaux précédents sur la zone-atelier.

- La mosaïque des cultures : les travaux antérieurs se sont surtout attachés à étudier le rôle des habitats semi-naturels (haies, bois, prairies permanentes) sur la biodiversité. L'analyse du rôle de la mosaïque des cultures a débuté avec la prise en compte de la nature des parcelles adjacentes aux haies pour expliquer la composition floristique (Le Cœur et al. 1997) ou faunistique (Aviron et al. 2005 pour les carabes) de ces haies. Notre travail va dans le sens d'une prise en compte croissante du rôle de la mosaïque des cultures sur la biodiversité. Il considère la mosaïque en analysant, à l'échelle du paysage, le rôle d'une culture entomophile, le colza d'une part et l'influence du type de rotations culturales d'autre part.

- Le gradient paysager : les études sur la zone-atelier ont surtout été menées en comparant entre elles des unités paysagères. Par exemple, Burel et al. (1998) comparent quatre unités (les sites « A, B, C et D ») présentant des densités de haies et des ratios prairies/cultures contrastés, ou encore Michel et al. (2006, 2007) considèrent trois unités paysagères différentes. Dans le cadre du programme Greenveins, deux unités de 16 km² ont été définies (Aviron et al. (2005) étudient les communautés de carabes au sein de ces deux unités). Au commencement du programme GMBioImpact, il a été décidé de travailler de nouveau sur ces deux unités, pour lesquelles on disposait des données Greenveins comme d'un premier inventaire. Une partie de nos analyses a porté sur la comparaison de ces deux unités, nommées Pleine-Fougères Sud et Pleine-Fougères Nord (chapitre IV, parties A et B). Mais il nous a semblé pertinent dans un deuxième temps d'oublier ce « découpage » et de plutôt considérer nos points d'échantillonnage comme positionnés sur un gradient paysager (chapitre IV, partie C et chapitre V). Cela permet notamment de prendre en compte l'hétérogénéité qui peut exister à l'intérieur des unités paysagères définies sur la base de caractéristiques globales (par exemple un point d'échantillonnage positionné dans l'unité « bocage dense » mais qui, à l'échelle locale, n'est entouré que par un petit nombre de haies).

III – Impacts environnementaux des variétés de colza tolérantes aux herbicides

Les impacts des plantes GM sur l'environnement se doivent d'être évalués sur le terrain, en amont d'une possible implantation (Couvet 2005). Les études sur les flux de gènes de colza menées sur le site de Selommes depuis une dizaine d'années participent de cet impératif. Le projet GMBioImpact (2007-2010) vient compléter les connaissances acquises sur les flux de pollen et la dynamique des populations férales, notamment en abordant le rôle des insectes pollinisateurs dans

la dissémination du pollen, et donc potentiellement des transgènes. Nous présentons ci-dessous ce que nos résultats apportent sur la question des impacts environnementaux de la mise en culture de colza tolérant aux herbicides dans les paysages européens. Nous effectuons une première mise en relation de nos résultats avec ceux obtenus par Rémy Chifflet dans sa thèse sur le rôle des insectes pollinisateurs en tant que vecteurs de pollen de colza.

L'étude des flux de pollen de colza via les insectes pollinisateurs a pris en compte précédemment les bourdons (Cresswell et al. 2002, 2004, Hayter & Cresswell 2006, Hoyle et al. 2007, Cresswell 2008) et l'abeille domestique (Ramsay et al. 1999, 2003, Pierre et al. 2003). Nos échantillonnages menés en bordure et à l'intérieur des parcelles de colza, s'ils confirment la présence des bourdons et de l'abeille domestique, indiquent surtout que le colza est une ressource utilisée également par un grand nombre d'espèces d'abeilles solitaires et de syrphes. Ceci est vrai à la fois dans le paysage bocager de Pleine-Fougères et dans l'openfield de Selommes.

Le protocole expérimental mis en œuvre par Rémy Chifflet permet de déterminer le rôle des insectes en tant que vecteurs de pollen de colza, en excluant le rôle du vent (Chifflet et al. soumis). Des plants de colza mâle-stériles sont placés à différentes distances (10, 20, 55, 150, 400 et 1100 m) d'une parcelle cultivée (et il n'existe pas de population férale entre la parcelle et ces plants mâle-stériles). Les insectes s'apprêtant à se poser sur ces plants sont capturés à l'aide d'un filet. Le pollen porté par la toison des insectes est ensuite récupéré pour réaliser des pollinisations manuelles sur des plants mâle-stériles de colza cultivés en milieu confiné (qui garantit l'absence d'apport de pollen aérien). Au total, 71 insectes, appartenant à 26 espèces, ont été capturés. Conformément aux attentes, il s'agit d'abeilles et de syrphes, mais également d'hyménoptères symphytes et sphecidae et de coléoptères (des méligèthes, *Meligethes aeneus*). Les deux résultats majeurs de ce travail sont les suivants :

(1) De nombreuses d'espèces apparaissent être des pollinisateurs efficaces du colza (*i.e.* la pollinisation manuelle est suivie d'une production de graines) : la majorité des espèces d'abeilles (genres *Andrena*, *Anthophora*, *Bombus*, *Xylocopa* et *Lasioglossum*), une espèce de syrphe (*Episyrphus balteatus*), et également une espèce de sphecidae et deux espèces de symphytes (ces deux derniers groupes étant habituellement considéré comme des pollinisateurs mineurs) ;
(2) Des productions de graines ont été observées pour chacune des six distances, sauf celle de 400 m. Deux espèces d'abeilles ont permis une pollinisation efficace à la distance de 1100 m. Il s'agit de *Xylocopa violacea*, une des plus grandes espèces d'abeilles en Europe (distance intertégulaire de 7,1 mm) et de *Andrena strohmella*, une petite espèce[29] (DIT de 1,6 mm).

Ces résultats suggèrent que l'ensemble des espèces d'abeilles et de syrphes échantillonnées dans les bordures et les parcelles de colza à Pleine-Fougères et à Selommes sont susceptibles de réaliser des pollinisations efficaces sur le colza et de participer aux échanges de gènes entre parcelles différentes, et entre parcelles et populations férales. La prise en compte des seules abeilles sociales (bourdons et abeille domestique) pour l'estimation des flux de pollen conduit donc à une sous-estimation importante des flux de pollen intervenant réellement. Ces résultats indiquent également que les flux de gènes se font à longue distance par le biais des insectes pollinisateurs et que même les petites espèces peuvent être impliquées dans ces flux à longue distance, ce qui confirme les observations de Beil et al. (2008).

Cette expérimentation sur le rôle de vecteur de pollen des insectes pollinisateurs n'a été menée que dans l'openfield de Selommes. Il serait intéressant de renouveler ce type d'étude dans un paysage bocager pour analyser si le comportement des insectes pollinisateurs y est différent.

[29] La distance intertégulaire (DIT) des espèces du genre *Andrena* capturées à Selommes et Pleine-Fougères va de 1.33 à 3.08 mm, pour une moyenne de 2.28 mm. Les quatre espèces les plus abondantes comptent parmi celles de relativement grande taille (DIT moyenne de 2.65 mm pour ces quatre espèces).

Notamment quel est l'impact de la présence des haies et des surfaces boisées disséminées dans la mosaïque des cultures ? Jouent-elles un rôle de barrière ou de filtre pour les pollinisateurs ? Les études sont peu nombreuses sur la question (Van Geert et al. 2010). Citons Wratten et al. (2003) qui ont mis en évidence le rôle de barrière des haies pour les syrphes. En revanche, Kreyer et al. (2004) ont montré que les surfaces boisées ne limitent pas forcément le déplacement des bourdons : la présence d'un bois de 600 m de long entre le nid et des cultures entomophiles (tournesol et phacélie) n'empêche pas l'exploitation de ces cultures par les ouvrières de *Bombus pascuorum* et de *B. terrestris*, qui traversent l'intérieur du bois pour les unes (*B. pascuorum*) ou volent au-dessus de la canopée pour les autres (*B. terrestris*).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- A -

Abrol, D.P. 2007. Honeybees and Rapeseed: A Pollinator-Plant Interaction. Advances in Botanical Research 45, 337-367.

Agronomy Guide, 1999/2000. PennState University Agricultural Sciences. Available from: <http://AgGuide.agronomy.psu.edu/sect6/tab6-22.htm> and <http://AgGuide.agronomy.psu.edu/sect6/tab4-24.htm>.

Aizen, M. A., Harder, L. D. 2009. The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination. Current Biology 19, 915-918.

Alaux, C., Ducloz, F., Crauser, D., Le Conte, Y. 2010. Diet effects on honeybee immunocompetence. Biology Letters. published online 20 January 2010 ; doi: 10.1098/rsbl.2009.0986.

Albrecht M., Duelli P., Müller C.B., Kleijn D., Shmid, 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.

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., Medeelin-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.

Allen, T.F.H., O'Neill, R.V., Hoekstra, T.W. 1987. Interlevel relations in ecological research and management: some working principles from hierarchy theory. Journal of Applied Systems Analysis, 14, 63-79.

Allen, T.F.H., Star, T.B. 1982. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. The University of Chicago Press.

Altieri M.A. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. Agriculture Ecosystem and Environment 74, 19-31.

Andersen, B.J. 2008. Research in the journal Landscape Ecology, 1987-2005. Landscape Ecology 23, 129-134.

Anderson, J., Rowcliffe, J.M., Cowlishaw, G. 2007. Does the matrix matter? A forest primate in a complex agricultural landscape. Biological Conservation 135, 212-222.

Armsworth, P.R., Chan, K.M.A., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., Kremen, C., Ricketts, T.H. & Sanjayan, M.A. 2007. Ecosystem service science and the way forward for conservation. Conservation Biology 21, 1383-1384.

Arrignon, F. 2006. HOVER-WINTER : un modèle multi-agent pour simuler la dynamique hivernale d'un insect auxiliaire des cultures (*Episyrphus balteatus*, Diptera: Syrphidae) dans un paysage hétérogène. Thèse de Doctorat de l'Institut National Polytechnique de Toulouse. 222 p.

Aubertin, C. 2000. L'ascension fulgurante d'un concept flou. La Recherche 333, 84-87.

Aviron, S., Burel, F., Baudry, J., Schermann, N. 2005. Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. Agriculture, Ecosystems and Environment 108, 205-217.

Aviron, S., Kindlmann, P., Burel, F. 2007. Conservation of butterfly populations in dynamic landscapes: the role of farming practices and landscape mosaic. Ecological Modelling 205, 135-145.

- B -

Bailey, D., Billeter, R., Aviron, S., Schweiger, O., Herzog, F. 2007. The influence of thematic resolution on metric selection for biodiversity monitoring in agricultural landscapes. Landscape Ecology 22, 461-473.

Bailey, D., Herzog, F., Augenstein, I., Aviron, S., Billeter, R., Szerencsits, E., Baudry, J. 2007. Thematic resolution matters: Indicators of landscape pattern for European agro-ecosystems. Ecological Indicators 7, 692–709.

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 and Environment 115, 43-50.

Banaszak, J. 1992. Strategy for conservation of wild bees in an agricultural landscape. Agriculture Ecosystem and Environment 40, 179-192.

Bascompte, J., Jordano, P., Melia´n, C.J. & Olesen, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 99, 9383-9387.

Bascompte, J., Jordano, P., Olesen, J.M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. Science 312, 431-433.

Basilio, A.M., Medan, D., Torretta, J.P., Bartoloni, N.J. 2006. A year-long plant-pollinator network. Austral Ecology 31, 975-983.

Batáry, P., Báldi, A., Sárospataki, M., Kohler, F., Verhulst, J., Knop, E., Herzog, F., Kleijn, D., 2010. Effect of conservation management on bees and insect-pollinated grassland plant communities in three European countries. Agriculture, Ecosystems and Environment 136, 35-39.

Bates, D., Maechler, M., 2009. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-32. http://CRAN.R-project.org/package=lme4.

Baudry, J., Burel, F., Thenail, C., Le Coeur, D. 2000. A holistic landscape ecological study of the interactions between farming activities and ecological patterns in Brittany, France. Landscape and Urban Planning 50, 119-128.

Baudry, J., Jouin, A. 2003. De la haie aux bocages: organisation, dynamique et gestion. INRA, Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, Rennes.

Baudry, J., Schermann, N., Boussard, H. 2006. Chloe 3.1: freeware of multi-scales analyses. INRA, Institut National de la Recherche Agronomique France, SAD-Paysage.

Beckie, H. J., Hall, L. M. 2008. Simple to complex: Modelling crop pollen-mediated gene flow. Plant Science 175, 615-628.

Begon, M., Townsend, C.R., Harper, J.L. 2008. Ecology. From individuals to ecosystems. Fourth edition. Blackwell Publishing Ed.

Beil, M., Horn, H. & Schwabe, A. 2008. Analysis of pollen loads in a wild bee community (Hymenoptera: Apidae) – a method for elucidating habitat use and foraging distances. Apidologie, 39, 456.

Bellmann, H. 1999. Guide des abeilles, bourdons, guêpes et fourmis d'Europe. Delachaux et Niestlé, 335 pp.

Bellwood, D.R., Wainwright, P.C., Fulton, C.J., Hoey, A. 2002. Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. Functional Ecology 16, 557-562.

Benbrook, C.M. 2004. Genetically engineered crops and pesticide use in the United States: the first nine years, seventh ed. BioTech InfoNet, Idaho, USA.

Bengtsson, J., Ahnström, 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.G., Bryant, D.M., Cole, L., Crick, H.Q.P. 2002. Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. Journal of Applied Ecology 39, 673-687.

Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D. 2003. Farmland biodiversity : is habitat heterogeneity the key? Trends in Ecology and Evolution 18, 182-188.

Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J., Kunin, W.E. 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. Science 313, 351-354.

Bignal, E.M., McCracken, D.I., 2000. The nature conservation value of European traditional farming systems. Environmental Reviews 8, 149-171.

Bignal, E.M., McCracken, D.I. 1996. Low-intensity farming systems in the conservation of the countryside. Journal of Applied Ecology 33, 413-424.

Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M.,De Blust,G., De Cock, R., Diekötter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J.P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M.J.M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W., Zobel, M., Edwards, P.J. 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. Journal of Applied Ecology 45, 141-150.

Blüthgen, N., Menzel, F., Blüthgen, N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. BMC Ecology 6, 9.

Bohan, D.A., Boffey, C.W.H., Brooks, D.R., Clark, S.J., Dewar, A.M., Firbank, L.G., Haughton, A.J., Hawes, C., Heard, M.S., May, M.J., Osborne, J.L., Perry, J.N., Rothery, P., Roy, D.B., Scott, R.J., Squire, G.R., Woiwod, I.P., Champion, G.T. 2005. Effects on weed and invertebrate

abundance and diversity of herbicide management in genetically modified herbicide-tolerant winter-sown oilseed rape. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 272, 463-474.

Buchmann, S.L. 1996. Competition between honey bees and native bees in the Sonoran Desert and global bee conservation issues. The Conservation of Bees (ed. A. Matheson, S. L. Buchmann, C. O'Toole, P. Westrich, & I. H. Williams), pp. 125–142. Academic Press, London, UK.

Buchmann, S.L., Nabham, G.P. 1996. The Forgotten Pollinators. Island Press, Washington, DC.

Burel, F., Baudry, J. 1999. Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications, Tec et Doc Paris.

Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Le Coeur, D., Dubs, F., Morvan, N., Paillat, G., Petit, S., Thenail, C., Brunel, E. & Lefeuvre, J.C. 1998. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. Acta Oecologica, 19, 47-60.

Burel, F., Butet, A., Delettre, Y.R., Millán de la Peña, N. 2004. Differential response of selected taxa to landscape context and agricultural intensification. Landscape and Urban Planning 67, 195-204.

Butet, A., Michel, N., Rantier, Y., Comor, V., Hubert-Moy, L., Nabucet, J., Delettre, Y. 2010. Responses of common buzzard (*Buteo buteo*) and Eurasian kestrel (*Falco tinnunculus*) to land use changes in agricultural landscapes of Western France. Agriculture, Ecosystems and Environment 138, 152-159.

Butet, A., Paillat, G., Delettre, Y. 2006. Factors driving small rodent assemblages from field boundaries in agricultural landscapes of western France. Landscape Ecology 21, 449–461.

Butler, S.J., Brooks, D., Feber, R.E., Storkey, J., Vickery, J.A., Norris, K. 2009. A cross-taxonomic index for quantifying the health of farmland biodiversity. Journal of Applied Ecology 46, 1154-1162.

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., Durán, G. 2008. The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. Journal of Applied Ecology 45, 773-783.

- C -

Cadou, D. 1991. Les Diptères Syrphidés de Bretagne. Première liste et remarques biogéographiques. Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne 62, 119-134.

Calabuig, I. 2000. Solitary bees and bumble bees in a Danish agricultural landscape. Dissertation. University of Copenhagen, Zoological Institute, Denmark.

Campagne, P., Affre, L., Baumel, A., Roche, P. & Tatoni, T. (2009) Fine-scale response to landscape structure in Primula vulgaris Huds.: does hedgerow network connectedness ensure connectivity through gene flow? Population Ecology, 51, 209–219.

Cane, J.H. 1991. Soils of ground-nesting bees (Hymenoptera: Apoidea) : texture, moisture, cell depth, and climate. Journal of the Kansas Entomological Society 64, 406-413.

Cane, J.H., Tepedino V.J. 2001. Causes and extent of declines among native north American invertebrate pollinators : detection, evidence, and consequences. Conservation Ecology 5(1):1, (En ligne, oct 2008 : http://www.consecol.org/vol5/iss1/art1/)

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.

Canola Council of Canada 2001. An agronomic and economic assessment of transgenic canola. The growers manual. 26 pp. Available from: <http://www.canola-council.org/production/gmo2.html>.

Cardoza, V., Stewart, C.N. 2007. Rapeseed Biotechnology. Advances in Botanical Research 45, 435-449.

Carré, G. 2008. Biodiversité, paysages et conservation des abeilles sauvages dans les agroécosystèmes. Thèse de Doctorat. Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse. 152 p.

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., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Westphal, C., Woyciechowski, M., Vaissière, B.E. 2009. Landscape context and habitat type as drivers of bee biodiversity in European annual crops. Agriculture, Ecosystems and Environment 133, 40-47.

Carthew, S.M., Goldingay, R.L. 1997. Non-mammals as pollinators. Trends in Ecology and Evolution 12, 104-108.

Carvell, C. 2002. Habitat use and conservation of bumblebees (*Bombus* spp.) under different grassland management regimes. Biological Conservation 103, 33-49.

Carvell, C., Meek, W.R., Pywell, R.F., Goulson, D., Nowakowski, M. 2007. Comparing the efficacy of agri-environment schemes to enhance bumble bee abundance and diversity on arable field margins. Journal of Applied Ecology 44, 29-40.

Carvell, C., Roy, D.B., Smart, S.M., Pywell, R.F., Preston, C.D., Goulson, D. 2006. Declines in forage availability for bumblebees at a national scale. Biological Conservation 132, 481-489.

Castella, E., Speight, M.C.D., Sarthou, J.-P. 2008. L'envol des syrphes. Espaces naturels 21, 22-23.

Chacoff, N., Aizen, M. 2006. Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. Journal of Applied Ecology 43, 18-27.

Champion, G.T., May, M.J., Bennett, S., Brooks, D.R., Clark, S.J., Daniels, R.E., Firbank, L.G., Haughton, A.J., Hawes, C., Heard, M.S., Perry, J.N., Randle, Z., Rossall, M.J., Rothery, P., Skellern, M.P., Scott, R.J., Squire, G.R., Thomas, M.R. 2003. Crop management and agronomic context of the farm scale evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 358, 1801-1818.

Chapman, J.L. & Reiss, M.J. 1992. Ecology : principles et applications, Cambridge University Press, 294 pp.

Chapman, R.E., Bourke, A.F.G. 2001. The influence of sociality on the conservation biology of social insects. Ecology Letters 4, 650-662.

Chapman, R.E., Wang, J., Bourke, A.F.G. 2003. Genetic analysis of spatial foraging patterns and resource sharing in bumblebee pollinators. Molecular Ecology 12, 2801-2808.

Charnov, E.R. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. Theoretical Population Biology 9, 129-136.

Chevassus-au-Louis, B. coord. 2009. Approche économique de la biodiversité et des services liés aux écosystèmes. Contribution à la décision publique. Centre d'Analyse Stratégique du Gouvernement français.

Chèvre, A.-M., Eber, F., Baranger, A., Renard, M. 1997. Gene flow from transgenic crops. Nature 389, 924.

Chifflet, R., Klein, E.K., Lavigne, C., Le Féon, V., Ricroch, A.E., Lecomte, J., Vaissière, B.E. Spatial scale of oilseed rape pollen dispersal by insects in an open agricultural landscape. (soumis à Journal of Applied Ecology).

Chiverton, P.A., Sotherton, N.W., 1991. The effects on beneficial arthropods of the exclusion of herbicides from cereal crop edges. J. Appl. Ecol. 28, 1027-1039.

Clements, R. E., Long, F. L. 1923. Experimental pollination: an outline of the ecology of flowers and insects. Washington DC: Carnegie Institute of Washington.

Clough, Y., Holzschuh, A., Gabriel, D., Purtauf, T., Kleijn, D., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke T. 2007. Alpha and beta diversity of arthropods and plants in organically and conventionally managed wheat fields. Journal of Applied Ecology, 44, 804–812.

Colbach, N., Clermont-Dauphin, C., Meynard, J.M., 2001. GeneSys: a model of the influence of cropping system on gene escape from herbicide tolerant rapeseed crops to rape volunteers II. Genetic exchanges among volunteer and cropped populations in a small region. Agriculture, Ecosystems and Environment 83, 255-270.

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.

Corbet, S.A. 2000. Conserving compartments in pollination webs. Conservation Biology 14, 1229-1231.

Costanza, R., D'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, P., van den Belt, M., 1997. The Value of the world's ecosystem services. Nature 387, 253-260.

Couanon, T. 2008. Importance des bandes enherbées dans le fonctionnement de la communauté des syrphidés entomophages au sein d'un paysage agricole. Mémoire de fin d'études d'ingénieur. ENITA de Clermont-Ferrand. 46 pp.

Couvet, D. 2005. Leave GM analysis to the relevant scientists. Nature 436, 328.

Cox-Foster, D.L., Conlan, S., Holmes, E.C., Palacios, G., Evans, J.D., Moran, N.A., Quan, P.L., Briese, T., Hornig, M., Geiser, D.M., Martinson, V., vanEngelsdorp, D., Kalkstein, A.L., Drysdale, A., Hui, J., Zhai, J., Cui, L., Hutchison, S.K., Simons, J.F., Egholm, M., Pettis, J.S., Lipkin, W.I. 2007. A metagenomic survey of microbes in honey Bee Colony Collapse Disorder. Science 318, 283-287.

Crane, E. 1990. Bees and beekeeping : science, practice, and world resources. Cornell University Press, Cornstock Publishing Associates, Ithaca, N.Y.

Crawley, M.J. 2007. The R Book. Wiley, Chichester, UK.

Crawley, M.J., Brown, S.L. 2004. Spatially structured population dynamics in feral oilseed rape. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 271, 1909-1919.

Cremene, C., Groza, G., Rakosy, L., Schileyko, A.A., Baur, A., Erhardt, A., Baur, B. 2005. Alterations of steppe-like grasslands in eastern Europe; a threat to regional biodiversity hotspots. Conservation Biology 19, 1606-1618.

Cresswell, J.E., Osborne, J.L. 2004. The effect of patch size and separation on bumblebee foraging in oilseed rape: implications for gene flow. Journal of Applied Ecology 41, 539-546.

Cresswell, J.E., Osborne, J.L., Bell, S.A. 2002. A model of pollinator-mediated gene flow between plant populations with numerical solutions for bumblebees pollinating oilseed rape. Oikos 98, 375-384.

- D -

Dafni, A., Shmida, A., 1996. The possible ecological implications of the invasion of *Bombus terrestris* (L.) (Apidae) at Mt. Carmel, Israel. In: Matheson, A., Buchmann, S.L., O'Toole, C., Westrich, P., Williams, I.H. (Eds.), 1996. The Conservation of Bees. Linnean Soc. Symp. Ser. No. 18, Academic Press, London, pp. 183-200.

Daily, G. C. 1997. Nature´s Services. Societal dependence on natural ecosystems, Island Press, Washington, DC.

Danforth, B.N. 1990. Provisioning behavior and the estimation of investment ratios in a solitary bee, *Calliopsis* (Hypomacrotera) *persimilis* (Cockerell) (Hymenoptera: Andrenidae). Behavioral Ecology and Sociobiology, 27, 159–168.

Danforth, B. 2006. Bees. Current Biology 17, 156-161.

De Groot R. S., Wilson M. A. et Boumans R. M. J. 2002. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. Ecological Economics 41, 393-408.

De Snoo, G.R., Van der Poll, R.J., 1999. Effect of herbicide drift on adjacent boundary vegetation. Agriculture, Ecosystems and Environment 73, 1-6.

Delattre T., Burel F., Humeau A., Stevens V.M., Vernon P., Baguette M. 2010a. Dispersal mood revealed by shifts from routine to direct flights in the Meadow Brown butterfly Maniola jurtina. Oikos (doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18615.x)

Delattre T., Pichancourt J-B., Burel F. & Kindlmann P. 2010b. Grassy field margins as potential corridors for butterflies in agricultural landscapes: A simulation study. Ecological Modelling 221, 370-377.

Delbrassinne, S., Rasmont, P. 1988. Contribution à l'étude de la pollinisation du colza *Brassica napus* L ; var. oleifera (Moench) Delile en Belgique. Bulletin de Recherche Agronomique de Gembloux 23, 123-152.

Desneux, N., Decourtye, A., Delpuech, J.-M. 2007. The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. Annual Review of Entomology, 52, 81-106.

De Snoo, G.R., Van der Poll, R.J. 1999. Effect of herbicide drift on adjacent boundary vegetation. Agricuture, Ecosystems & Environment 73, 1-6.

Devaux, C. 2006. Modélisation et estimation de la dispersion efficace du pollen de colza à longue distance dans un paysage agricole et dans un champ. Thèse de Doctorat, Université Paris-Sud 11, Orsay. 276 pp.

Devos, Y., Reheul, D., De Schrijver, A., Cors, F., Moens, W. 2004. Management of herbicide-tolerant oilseed rape in Europe: a case study on minimizing vertical gene flow. Environmental Biosafety Research 3, 135-148.

Diaz, S., Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology and Evolution 16(11), 646-655.

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., Billeter, R., Crist, T.O. 2008. Effects of landscape connectivity on the spatial distribution of insect diversity in agricultural mosaic landscapes. Basic and Applied Ecology 9, 298-307.

Dimichele, W.A., Behrensmeyer, A.K., Olszewski T.D., Labandeira C.C., Pandolfi J.M., Wing S.L., Bobe R. 2004. Long-term stasis in ecological assemblages: Evidence from the fossil record. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 35, 285-322.

Dirzo, R., Loreau, M. 2005. Biodiversity science evolves. Science 310, 943.

Dolédec, S., Chessel, D. 1994. Co-inertia analysis - an alternative method for studying species environment relationships. Freshwater Biology 31, 277-294.

Dormann, C. F., Schweiger, O., Augenstein, I., Bailey, D., Billeter, R., De Blust, G., DeFilippi, R., Frenzel, M., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, F., Liira, J., Maelfait, J.-P., Schmidt, T., Speelmans, M., van Wingerden, W.K.R.E., Zobel, M. 2007. Effects of landscape structure and land-use intensity on similarity of plant and animal communities. Global Ecology and Biogeography 16, 774-787.

Dormann, C.F., Schweiger, O., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Bailey, D., Baudry, J., Billeter, R., Bugter,R., Bukácek, R., Burel, F., Cerny, M., De Cock, R., De Blust, G., DeFilippi, R., Diekötter, T., Dirksen, J., Durka, W., Edwards, P.J., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra,B., Lausch, A., Le Coeur, D., Liira, J., Maelfait, J.P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann-Legionnet, A., Schermann, N., Schmidt, T., Smulders, M.J.M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., Van Wingerden, W., Zobel, M. 2008. Prediction uncertainty of

environmental change effects on temperate European biodiversity. Ecology Letters 11, 235-244.

Dramstad, W. E., Fry, G. L. A., Schaffer, M.J. 2003. Bumblebee foraging - is closer really better? Agriculture, Ecosystems and Environment 95, 349-357.

Dray, S., Chessel, D., Thioulouse, J. 2003. Procrustean co-inertia analysis for the linking of multivariate datasets. Ecoscience 10, 110-119.

Dreisig, H. 1995. Ideal free distributions of nectar foraging bumblebees. Oikos 72, 161-172.

Duelli, P. 1997. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales. Agriculture, Ecosystems & Environment 62, 81-91.

Duvigneaud, P. 1980. La synthèse écologique. Doin, Paris.

- E -

Ejrnæs, R., Liira, J., Poulsen, R.S., Nygaard, B. 2008. When Has an Abandoned Field Become a Semi-Natural Grassland or Heathland? Environmental Management. 42, 707-716.

Ekroos, J., Piha, M., Tiainen, J. 2008. Role of organic and conventional field boundaries on boreal bumblebees and butterflies. Agriculture, Ecosystems & Environment, 124, 155-159.

Elmqvist, T., Folke, C., Nystrom, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B. & Norberg, J. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. Frontiers in Ecology and the Environment, 1, 488–494.

Ernoult, E., Freiré-Diaz, S., Langlois, E., Alard, D. 2006a. Are similar landscapes the result of similar histories? Landscape Ecology 21, 631-639.

Ernoult, E., Tremauville, Y., Cellier, D., Margerie, P., Langlois, E., Alard, D. 2006b. Potential landscape drivers of biodiversity components in a flood plain: Past or present patterns? Biological Conservation 127, 1-17.

Ervin, D.E., Welsh, R., Batie, S.S., Carpentier, C.L. 2003. Towards an ecological systems approach in public research for environmental regulation of transgenic crops. Agriculture, Ecosystems and Environment 99, 1-14.

ESRI 2003. ArcGIS [8.x] Environmental Systems Research Institute, Redlands, CA.

Exeler, N., Kratochwil, A., Hochkirch, A. 2009. Restoration of riverine inland sand dune complexes: implications for the conservation of wild bees. Journal of Applied Ecology 46, 1097-1105.

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics 34, 487-515.

- F -

FAO. 2009. FAOSTAT/Production/ Live Animals. http://faostat.fao.org.

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.

Firbank, L.G., Heard, M.S., Woiwod, I.P., Hawes, C., Haughton, A.J., Champion, G.T., Scott, R.J., Hill, M.O., Dewar, A.M., Squire, G.R., May, M.J., Brooks, D.R., Bohan, D.A., Daniels, R.E., Osborne, J.L., Roy, D.B., Black, H.I.J., Rothery, P., Perry, J.N. 2003. An introduction to the farm-scale evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops. Journal of Applied Ecology 40, 2-16.

Fischer, AG. 1960. Latitudinal variations in organic diversity. Evolution 14, 64-81.

FitzJohn, R.G., Armstrong, T.T., Newstrom-Lloyd, L.E., Wilton, A.D., Cochrane, M. 2007. Hybridisation within *Brassica* and allied genera: evaluation of potential for transgene escape. Euphytica 158, 209-230.

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.

Fleishman, E., Murphy D.D. 2009. A realistic assessment of the indicator potential of butterflies and other charismatic taxonomic groups. Conservation Biology 23, 1109–1116.

Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.L., Ramankutty, N., Snyder, P.K. 2005. Global consequences of land use. Science 309, 570-574.

Fontaine, C., Dajoz, I., Mériguet, J., Loreau, M. 2006. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. PLoS Biology 4, 129-135.

Forman, R. T. T., Godron, M. 1986. Landscape Ecology, John Wiley & Sons, New York, 619 p.

Forup, M.L., Memmott, J. 2005. The relationship between the abundances of bumblebees and honeybees in a native habitat. Ecological Entomology 30, 47–57.

Fretwell, S.D., Lucas, H.L. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. Acta biotheorologica 19, 16-36.

Frick, B., Thomas, A.G. 1992. Weed surveys in different tillage systems in southwestern Ontario field crops. Canadian Journal of Plant Science 72, 1337-1347.

Fründ, J., Linsenmair, K. E., Blüthgen, N. 2010. Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. Oikos, DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.18450.x.

- G -

Gallai, N., Salles, J.M., Settele J., Vaissière, B.E. 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. Ecological Economics, 68, 810 - 821.

Gallais, A., Ricroch, A. 2006. Plantes transgéniques : faits et enjeux. Editions Quæ. 284 pp.

Garnier, A. 2006. Dynamique et dispersion d'une espèce cultivée échappée des champs : le cas du colza. Thèse de troisième cycle. Université Paris-Sud 11, Orsay. 205pp.

Garnier, A., Pivard, S., Lecomte, J. 2008. Measuring and modelling anthopogenic secondary seed dispersal along road verges for feral oilseed rape. Basic and Applied Ecology 9, 533-541.

Gathmann, A., Tscharntke, T. 2002. Foraging ranges of solitary bees. Journal of Animal Ecology 71, 757-764.

Gaucherel, C., Burel, F., Baudry, J. 2007. Multiscale and surface pattern analysis of the effect of landscape pattern on carabid beetles distribution. Ecological Indicators 7, 598-609.

Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tscharntke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L.W., Dennis, C., Palmer, C., Onate, J.J, Guerrero, I., Hawro, V., Aavik, T., Thies, C., Flohre, A., Hänke, S., Fischer, C., Goedhart, P.W., Inchausti, P. 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. Basic and Applied Ecology 11, 97-105.

Gemmill-Herren, B., Ochieng, A.O. 2008. Role of native bees and natural habitats in eggplant (*Solanum melongena*) pollination in Kenya. Agriculture, Ecosystems and Environment 127, 31-36.

Ghazoul, J. 2005a. Buzziness as usual ? Questionning the global pollination crisis. Trends in Ecology and Evolution 20, 367-373.

Ghazoul, J. 2005b. Response to Steffan-Dewenter *et al.*: Questioning the global pollination crisis. Trends in Ecology and Evolution 20, 652-653.

Gómez, J.M., Bosch, J., Perfectti, F., Fernández, J., Abdelaziz, M. 2007. Pollinator diversity affects plant reproduction and recruitment: the tradeoffs of generalization. Oecologia 153, 597-605.

Gotelli, N.J., Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. Ecology Letters 4, 379-391.

Goulson, D. 2003a. Bumblebees, their behaviour and ecology, Oxford University Press, Oxford.

Goulson, D. 2003b. Effects of introduced bees on native ecosystems. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 34, 1-26.

Goulson, D., Hanley M.E., Darvill B., Ellis J.S. 2006. Biotope associations and the decline of bumblebees (*Bombus* spp.). Journal of Insect Conservation 10, 95-103.

Goulson, D., Hanley M.E., Darvill B., Ellis J.S., Knight M.E. 2005. Causes of rarity in bumblebees. Biological Conservation 122, 1-8.

Goulson, D. and Sparrow, K. 2009. Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee worker size. Journal of Insect Conservation 13, 177–181.

Graef, F., Stachow, U., Werner, A., Schütte, G. 2007. Agricultural practice changes with cultivating genetically modified herbicide-tolerant oilseed rape. Agricultural Systems 94, 111-118.

Greenleaf, S.S., Kremen, C. 2006. Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 103, 13890-13895.

Greenleaf, S.S, Williams, N., 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.

Gulden, R. H., Thomas, A. G., Shirtliffe, S. J. 2004. Secondary dormancy, temperature, and seed burial depth regulate seedbank dynamics in *B. napus*. Weed science 52, 382-388.

Guyot., G., Seguin, B. 1976. Influence du bocage sur le climat d'une petite région. Les Bocages, Histoire, Economie, Ecologie, pp. 121-130. CNRS, ENSA et Université de Rennes, France.

- H -

Hails, R.S. 2000. Genetically modified plants - the debate continues. Trends in Ecology and Evolution 15, 14-18.

Haughton, A.J., Champion, G.T., Hawes, C., Heard,M.S., Brooks, D.R., Bohan, D.A., Clark, S.J., Dewar, A.M., Firbank, L.G., Osborne, J.L., Perry, J.N., Rothery, P., Roy, D.B., Scott, R.J., Woiwod, I.P., Birchall, C., Skellern,M.P.,Walker, J.H., Baker, P., Browne, E.L., Dewar, A.J., Garner, B.H., Haylock, L.A., Horne, S.L., Mason, N.S., Sands, R.J., Walker, M.J. 2003. Invertebrate responses to the management of genetically modified herbicide-tolerant and conventional spring crops. II. Within field epigeal and aerial arthropods. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences 358, 1863-1877.

Haslett, J.R. 1989. Adult feeding by holometabolous insects: pollen and nectar as complementary nutrient sources for *Rhingia campestris* (Diptera: Syrphidae). Oecologia 81, 361-363.

Hayes, K.R., Gregg, P.C., Cupta, V.V.S.R., Jessop, R., Lonsdale, W.M., Sindel, B., Stanley, J., Williams, C.K. 2004. Identifying hazards in complex ecological systems. Part 3: Hierarchical Holographic Model for herbicide tolerant oilseed rape. Environmental Biosafety Research 3, 109-128.

Hayter, K.E., Cresswell, J.E. 2006. The influence of pollinator abundance on the dynamics and efficiency of pollination in agricultural *Brassica napus*: implications for landscape-scale gene dispersal. Journal of Applied Ecology 43, 1196-1202.

Hegland, S. J., Boeke, L. 2006. Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. Ecological Entomology 31, 532-538.

Hendrickx, F., Maelfait, J.P., Desender, K., Aviron, S., Bailey, Diekötter, T., Lens, L., Dirksen, J., Liira, J., Schweiger, O., Speelmans, M., Vandomme, V., Bugter, R. 2009. Pervasive effects of dispersal limitation on within- and among-community species richness in agricultural landscapes. Global Ecology and Biogeography 18, 607-616.

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.

Henle, K., Alard, D., Clitherow, J., Cobb, P., Firbank, L., Kull, T., McCracken, D., Moritz, R.F.A., Niemela, J., Rebane, M., Wascher, D., Watt, A., Young, J. 2008. Identifying and managing the conflicts between agriculture and biodiversity conservation in Europe–A review. Agriculture, Ecosystems and Environment 124, 60-71.

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.

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, Stöckli, 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.

Hirao, A.S., Kameyama, Y., Ohara, M., Isagi, Y., Kudo, G., 2006. Seasonal changes in pollinator activity influence pollen dispersal and seed production of the alpine shrub *Rhododendron aureum* (Ericaceae). Molecular Ecology 15, 1165–1173.

Hoehn, P., Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Steffan-Dewenter, I. 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. Proceedings of the Royal Society B. 275, 2283-2291.

Hoehn, P., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T. 2010. Relative contribution of agroforestry, rainforest and openland to local and regional bee diversity. Biodiversity and Conservation 19, 2189-2200.

Hole, D.G., Perkins, A.J., Wilson, J.D., Alexander, I.H., Grice, P.V. & Evans, A.D. 2005. Does organic farming benefit biodiversity? Biological Conservation 122, 113-130.

Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D., Tscharntke, T. 2007. Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. Journal of Applied Ecology 44, 41–49.

Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T. 2008. Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. Oikos, 117, 354–361.

Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T. 2010. How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? Journal of Animal Ecology 79, 491-500.

Hopwood, J.L. 2008. The contribution of roadside grassland restorations to native bee conservation. Biol. Cons. 141, 2632-2640.

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.

Hyvönen, T., Ketoja, E., Salonen, J., Jalli, H., Tiainen, J., 2003. Weed species diversity and community composition in organic and conventional cropping of spring cereals. Agricuture, Ecosystems and Environment. 97, 131-149.

- I -

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.

Isaacs, R., Tuell, J., Fiedler, A., Gardiner, M., Landis, D. 2009. Maximizing arthropod-mediated ecosystem services in agricultural landscapes: the role of native plants. Frontiers in Ecology and the Environment 7, 196-203.

- J -

James, C. 2009. Global Status of Commercialized Biotech/GM Crops: 2009. ISAAA Brief No. 41. ISAAA: Ithaca, NY.

Jauker, F., Diekötter, T., Schwarzbach, F., Wolters, V. 2009. Pollinator dispersal in an agricultural matrix: opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and distance from main habitat. Landscape Ecology 24, 547-555.

Jauker, F., Wolters, V. 2008. Hover flies are efficient pollinators of oilseed rape. Oecologia 156, 819-823.

Javelle, A. 2007. « Perceptions de la biodiversité par des agriculteurs sur une zone atelier du nord-est de la Bretagne et évaluation de leur rencontre avec des chercheurs en environnement » ou « La main et le stylo ». Thèse de Doctorat. Université de Rennes 1. 356 p.

Jeliazkov, A. 2009. Impacts de la structure paysagère sur la biodiversité floristique des bordures de champ. Mémoire de Master 2 « Sciences de l'Univers, Environnement et Ecologie ». 32 pp.

Jha, S., Vandermeer, J.H. 2010. Impacts of coffee agroforestry management on tropical bee communities. Biological Conservation 143, 1423-1431.

Johnson, S.D., Steiner, K.E. 2000. Generalization *vs.* specialization in plant pollination systems. Trends in Ecology and Evolution 15, 140-143.

Jorgensen, R.B. 2007. Oilseed Rape: co-existence and gene flow from wild species. Advances in Botanical Research 45, 451-464.

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.

- K -

Kaiser-Bunbury, C. N., Muff, S., Memmott, J., Müller, C.B., Caflisch, A. 2010. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. Ecology Letters 13, 442-452.

Kearns, C.A., Inouye, D., Waser, N.M., 1998. Endangered mutualisms : the conservation of plant-pollinator interactions, Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 29, 83–112.

Kearns, C.A., Oliveras, D.M. 2009. Environmental factors affecting bee diversity in urban and remote grassland plots in Boulder, Colorado. Journal of Insect Conservation 13, 655-665.

Keitt, T.H. 2009. Habitat conversion, extinction thresholds, and pollination services in agroecosystems. Ecological Applications 19, 1561-1573.

Kevan, P.G. 1999. Pollinators as bioindicators of the state of the environment : species, activity and diversity. Agriculture, Ecosystems and Environment 74, 373-393.

Kevan, P.G. & Phillips, T.P. 2001. The economic impacts of pollinators declines : an approach to assessing the consequences. Conservation ecology 5.

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.

Kindlmann, P., Aviron, S., Burel, F., Ouin, A. 2004. Can the assumption of a non-random search improve our prediction of butterfly fluxes between resource patches? Ecological Entomology 29, 447-456.

Kindlmann, P., Aviron, S., Burel, F. 2005. When is landscape matrix important for determining animal fluxes between resource patches? Ecological Complexity 2, 150-158.

Kleijn, D., Baquero, R.A., Clough, Y., Diaz, M., De Esteban, J., Fernandez, F., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Jöhl, R., Knop, E., Kruess, A., Marshall, E.J.P., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., Verhulst, J., West, T.M., Yela, J.L. 2006. Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. Ecology letters 9, 243-254.

Kleijn, D., Verbeek, M. 2000. Factors affecting the species composition of arable field boundary vegetation. Journal of Applied Ecology 37, 256-266.

Kleijn, D., Kohler, F., Báldi, A., Batáry, P., Concepción, E.D., Clough, Y., Díaz, M., Gabriel, D., Holzschuh, A., Knop, E., Kovács, A., Marshall, E.J.P., Tscharntke, T., Verhulst, J. 2009. On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. Proceedings of the Royal Society B. 276, 903-909.

Kleijn, D., Sutherland, W.J. 2003. How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? Journal of Applied Ecology 40, 947-969.

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.

Klein, A.M., Steffan-Dewenter, I., Damayanti, B., Tscharntke, T. 2002. Effects of land-use intensity in tropical agroforestry systems on coffee flower-visiting and trap-nesting bees and wasps. Conservation Biology 16, 1003-1014.

Klein, A.M., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T. 2003. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. Proceedings of the Royal Society B. 270, 955-961.

Klein, A.M., Vaissière, B. E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tscharntke, T. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. Proceedings of the Royal Society B. 274, 3-313.

Klemm, M. 1996. Man-made bee habitats in the anthropogenous landscape of central Europe-substitutes for threatened or destroyed riverine habitats? The Conservation of Bees (ed. A. Matheson, S. L. Buchmann, C. O'Toole, P. Westrich, & I. H. Williams), pp. 17–34. Academic Press, London, UK.

Klinger, C. 2009. Même les abeilles sauvages déclinent. La Recherche 436, 65-67.

Knight, M.E., Martin, A.P., Bishop, S., Osborne, J.L., Hale, R.J., Sanderson, A. & Goulson, D. 2005. An interspecific comparison of foraging range and nest density of four bumblebee (*Bombus*) species. Molecular Ecology, 14, 1811-1820.

Knight, M.E., Osborne, J.L., Sanderson, R.A., Hale, R.J., Martin, A.P., Goulson, D., 2009. Bumblebee nest density and the scale of available forage in arable landscapes. Insect Conservation & Diversity 2, 116-124.

Knop, E., Kleijn, D., Herzog, F., Schmid, B., 2006. Effectiveness of the Swiss agri-environment scheme in promoting biodiversity. Journal of Applied Ecology 43, 120-127.

Kohler, F., Verhulst, J., van Klink, R., Kleijn, D. 2008. At what spatial scale do high-quality habitats enhance the diversity of forbs and pollinators in intensively farmed landscapes? Journal of Applied Ecology 45, 753-762.

Köpke, U., Nemecek, T. 2010. Ecological services of faba bean. Field Crops Research 115, 217-233.

Kosior, A., Celary W., Olejniczak P., Fijal J., Król W., Solarz W., Plonka P. 2007. The decline of the bumble bees and cuckoo bees (Hymenoptera: Apidae: Bombini) of western and central Europe, Oryx 41, 79-88.

Kraus, F.B., Wolf, S., Moritz, R.F.A. 2009. Male flight distance and population substructure in the bumblebee *Bombus terrestris*. Journal of Animal Ecology 78, 247-252.

Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., Raatikainen, K.M., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I. 2010. Habitat fragmentation causes immediate and timedelayed biodiversity loss at different trophic levels. Ecology Letters 13, 597-605.

Krebs, J.R., Wilson, J.D., Bradbury, R.B., Siriwardena, G.M. 1999. The second Silent Spring? Nature 400, 611-612.

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.

Kremen, C., Williams, N.M., Bugg, R.L., Fay, J.P., Thorp, R.W. 2004. The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. Ecology Letters 7, 1109-1119.

Kremen, C., Williams, N.M., Thorp, R.W. 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 99, 16812–16816.

Kreyer, D., Oed, A., Walther-hellwig, K., Franckl, R. 2004. Are forests potential landscape barriers for foraging bumblebees ? Landscape experiments with *Bombus terrestris* agg. and *Bombus pascuorum* (Hymenoptera, Apidae). Biological conservation 116, 111-118.

Kruess, A., Tscharntke, T., 2002a. Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. Biological Conservation 106, 293-302.

Kruess, A., Tscharntke, T., 2002b. Grazing intensity and the diversity of grasshoppers, butterflies, and trap-nesting bees and wasps. Conservation Biology 16, 1570-1580.

Kwaiser, K.S., Hendrix, S.D. 2008. Diversity and abundance of bees (Hymenoptera: Apiformes) in native and ruderal grasslands of agriculturally dominated landscapes. Agriculture, Ecosystems and Environment 124, 200-204.

- L -

Lachaud, A., Mahé, G. 2008. Contribution à la connaissance de la diversité des abeilles sauvages de Loire-Atlantique. Rapport Bretagne Vivante-SEPNB. 92 p.

Laverty, T.M. 1994. Cost to foraging bumble bees of switching plant species. Canadian Journal of Zoology 72, 43-47.

Laverty, T.M., Plowright, R.C. 1988. Flower handling by bumble bees: a comparison of specialists and generalists. Animal Behavior 36, 733-740.

Legendre, P., Legendre, L. 1998. Numerical Ecology, 2nd ed. Elsevier Science BV, Amsterdam.

Le Coeur, D., Baudry, J., Burel, F. 1997. Field margins plant assemblages: variation partionning between local and landscape factors. Landscape and Urban Planning 37, 57-71.

Le Coeur, D., Baudry, J., Burel, F. 1997. Field margin plant assemblages: variation partitioning between local and landscape factors. Landscape and Urban Planning 37, 57-71.

Le Coeur, D., Baudry, J., Burel, F., Thenail, C. 2002. Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. Agriculture, Ecosystems and Environment 89, 23-40.

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 and Environment 137, 143-150.

Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., Herzog, F., Lavorel, S., Lifran, R., Roger-Estrade, J., Sarthou, J.P. et Trometter, M. (eds), 2008. Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport INRA (France), 113 p.

Lévêque, C. 2001. Écologie, de l'écosystème à la biosphère. Dunot, Paris. 502 p.

Levin, M.D., 1984. Value of bee pollination to United State agriculture. American Bee Journal 124, 184-186.

Liira, J., Schmidt, T., Aavik, T., Arens, P., Augenstein, I., Bailey, D., Billeter, R., Bukacek, R., Burel, F., De Blust, G., De Cock, R., Dirksen, J., Edwards, P.J., Hamersky, R., Herzog, F., Klotz, S., Kuhn, I., Le Coeur, D., Miklova, P., Roubalova, M., Schweiger, O., Smulders, M.J.M., Van Wingerden, W.K.R.E., Bugter, R., Zobel, M. 2008. Plant functional group composition and large-scale species richness in European agricultural landscapes. Journal of Vegetation Science 19, 3-14.

Liow, L.H., Sodhi, N.S., Elmqvist, T. 2001. Bee diversity along a disturbance gradient in tropical lowland forests of South-east Asia. Journal of Applied Ecology 38, 180–192.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D.A. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. Science 294, 804-808.

Losey, J.E., Vaughan, M. 2006. The economic value of ecological services provided by insects. BioScience 56, 311-323.

Lundberg, H., 1980. Effects of weather on foraging-flights of bumblebees (Hymenoptera, Apidae) in a subalpine/alpine area. Holarctic Ecology 3, 104-110.

- M -

MA, voir Millenium Ecosystem Assessment.

McArthur, R.H., Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.

Madsen, K.H., Blacklow, W.M., Jensen, J.E., Streibig, J.C. 1999. Simulation of herbicide use in a crop rotation with transgenic herbicide-tolerant oilseed rape. Weed Research 39, 95-106.

Mänd, M., Mänd, R., Williams, I.H. 2002. Bumblebees in the agricultural landscape of Estonia. Agriculture, Ecosystems and Environment 89, 69-76.

Martin, E.C., McGregor, S.E. 1973. Changing in trends in insect pollination of commercial crops. Annual review of entomology 18, 207-226.

Marshall, E.J.P., Moonen, A.C. 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. Agriculture, Ecosystems and Environment 89, 5-21.

McCauley, D.J. 2006. Selling out on nature. Nature 443, 27-28.

McLaughlin, A., Mineau, P. 1995. The impact of agricultural practices on biodiversity. Agriculture, Ecosystems and Environment 55, 201-212.

Memmott, J., Craze, P.G., Waser, N.M., Price, M.V. 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. Ecology Letters 10, 710–717.

Memmott, J., Waser, N.M., Price, M.V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 271, 2605-2611.

Mesquida, J., Renard, M. 1982. Etude de la dispersion du pollen par le vent et de l'importance de la pollinisation anémophile chez le colza (*Brassica napus* L. var. *oleifera* Metzger). Apidologie 13, 353.

Metzger, J.P. 2008. Landscape ecology: perspectives based on the 2007 IALE world congress. Landscape Ecology 23, 501-504.

Meyer, B., Jauker, F., Steffan-Dewenter, I. 2009. Contrasting resource-dependent responses of hoverfly richness and density to landscape structure. Basic and Applied Ecology 10, 178-186.

Michel, N., Burel, F., Butet, A. 2006. How does landscape use influence small mammal diversity and biomass in hedgerow networks of farming landscapes? Acta Oecologica 30, 11-20.

Michel, N., Burel, F., Legendre, P., Butet, A. 2007. Role of habitat and landscape in structuring small mammal assemblages in hedgerow networks of contrasted farming landscapes in Brittany, France. Landscape Ecology 22, 1241-1253.

Michener, C.D. 1974. The social behavior of the bees: a comparative study. 2nd edn. Harvard University Press (Belknap Press), Cambridge (MA), p 404.

Michener, C.D. 2000. The bees of the world. John Hopkins University Press.

Michener, C.D. 2007. The bees of the world, 2nd ed. John Hopkins University Press.

Millán de la Peña, N., Butet, A., Delettre, Y., Morant, P., Burel, F. 2003a. Landscape context and carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) communities of hedgerows in western France. Agriculture, Ecosystems and Environment 94, 59-72.

Millán de la Peña, N., Butet A., Delettre Y., Paillat G., Morant P., Burel F. 2003b. Response of the small mammal community to changes in western French agricultural landscapes. Landscape Ecology 18, 265-278.

Millennium Ecosystem Assessment. 2005a. Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis, World Resources Institute, Washington, D.C.

Millenium Ecosystem Assessment. 2005b. Vivre au-dessus de nos moyens : actifs naturels et bien-être humain. [On-Line : http://www.millenniumassessment.org/fr, consulté le 10 mai 2010].

Milne, B.T., Forman, R.T.T. 1986. Peninsulas in Maine: woody plant diversity, distance, and environmental patterns. Ecology 67, 967-974.

Mitchell, T.B. 1962. The bees of eastern North America, vol 2. University of North Carolina Press.

Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Brooks, T.M., Pilgrim, J.D., Konstant, W.R., da Fonseca, G.A.B., Kormos, C. 2003. Wilderness and biodiversity conservation. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 100, 10309-10313.

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. 2006. Pollinators provide economic incentive to preserve natural land in agroecosystems. Agriculture, Ecosystems and Environment 116, 289-292.

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.

Mouret, H., Carré, G., Roberts, S.P.M., Morison, N., Vaissière, B.E. 2007. Mise en place d'une collection d'abeilles (Hymenoptera, Apoidea) dans le cadre d'une étude de la biodiversité. Osmia 1, 8-15.

Muller, S., Dutoit, T., Alard, D. & Grevilliot, F. (1998) Restoration and rehabilitation of species-rich grassland ecosystems in France: a review. Restoration Ecology, 6, 94–101.

- N -

Nassauer, J.I., Opdam, P. 2008. Design in science: extending the landscape ecology paradigm. Landscape Ecology 23, 633-644.

National Research Council. 2006. Status of pollinators in North America. National Academic Press, Washington DC, USA.

Naveh, Z. 2007. Landscape ecology and sustainability. Landscape Ecology 22, 1437-1440.

Neff, J. L., Simpson, B.B. 1990. The roles of phenology and reward structure in the pollination biology of wild sunflower (*Helianthus annuus* L., Asteraceae). Israel Journal of Botany 39, 197-216.

- O -

Obrist, M.K., Duelli, P. 2010. Rapid biodiversity assessment of arthropods for monitoring average local species richness and related ecosystem services. Biodiversity and Conservation 19, 2201-2220.

Ockinger, E., Smith, H.G. 2007. Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. Journal of Applied Ecology 44, 50-59.

Olesen, J.M. & Valido, A. 2003. Lizards as pollinators and seed dispersers : an island phenomenon. Trends in ecology and evolution 18, 177-181.

Ollerton, J. 1996. Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant–pollinator systems. J. Ecol., 84, 767–769.

O'Neill, R.V., De Angelis, D.L., Waldle, J.B., Allen, T.F.H. 1986. A hierchical concept of ecosystems. Princeton University Press.

Orson, J. 2002. Gene Stacking in Herbicide Tolerant Oilseed Rape: Lessons from the North American experience. English Nature Research Reports No. 443. English Nature. Norfolk, UK.

Osborne, J. L., Clark S. J., Morris R. J., Williams I.H., Riley J.R., Smith A.D., Reynolds D.R. & Edwards A.S. 1999. A landscape scale study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar. Journal of Applied Ecology 36, 519–533.

Osborne, J.L., Martin, A.P., Carreck, N.L., Swain, J.L., Knight, M.E., Goulson, D., Hale, R.J., Sanderson, R.A. 2008. Bumblebee flight distances in relation to the forage landscape. Journal of Animal Ecology 77, 406-415.

Ouin, A., Aviron, S., Dover, J., Burel, F. 2004. Complementation/supplementation of resources for butterflies in agricultural landscapes. Agriculture, Ecosystems and Environment 103, 473-479.

Ouin, A., Martin, M., Burel, F. 2008. Agricultural landscape connectivity for the meadow brown butterfly (*Maniola jurtina*). Agriculture, Ecosystems and Environment 124, 193–199

Ouin, A., Paillat, G., Butet, A., Burel, F. 2000. Spatial dynamics of *Apodemus sylvaticus* in an intensive agricultural landscape. Agriculture, Ecosystems and Environment 78, 159-165.

Owen, M. 1999. Weed Management Update for the Next Millenium. Available from: <http://www.weeds.iastate.edu/mgmt/qtr99-1/weedupdate.htm>.

- P -

Papaefthimiou, C., Theophilidis G. 2001. The cardiotoxic action of the pytrthroid 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.

Pasquet, R.S., Peltier, A., Hufford, M.B., Oudin, E., Saulnier, J., Paul, L., Knudsen, J.T., Herren, H.R., Gepts, P. 2008. Long-distance pollen flow assessment through evaluation of pollinator foraging range suggests transgene escape distances. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 105, 13456-13461.

Patiny, S., Michez, D., Rasmont, P. 2009. Survey of wild bees in West-Palaearctic region. Apidologie, special issue, 40: 313-331.

Pessel, F. D., Lecomte, J., Emeriau, V., Krouti, M., Messéan A., Gouyon, P.-H. 2001. Persistence of oilseed rape in natural habitats: consequence for release of transgenic crops. Theoretical and Applied Genetics 102, 841-846.

Petanidou, T., Kallimanis, A.S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S.P., Pantis, J.D. 2008. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. Ecology Letters 11, 564-575.

Peterson, J.H., Roitberg, B.D. 2006. Impacts of flight distance on sex ratio and resource allocation to offspring in the leafcutter bee, Megachile rotundata. Behavioral Ecology and Sociobiology 59, 589-596.

Petit, S., Burel, F. 1998. Effects of landscape dynamics on the metapopulation of a ground beetle (Coleoptera, Carabidae) in a hedgerow network. Agriculture, Ecosystems and Environment 69, 243-252.

Petit, S., Usher, M.B. 1998. Biodiversity in agricultural landscapes: the ground beetle communities of woody uncultivated habitats. Biodiversity and Conservation 7, 1549-1562.

Pickett, S.T.A., White, P.S. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, London.

Pichancourt, J.-B., Burel, F., Auger, P. 2006. Assessing the effect of habitat fragmentation on population dynamics: An implicit modelling approach. Ecological Modelling 192, 543–556.

Pierre, J. 2007. Impacts des OGM sur les abeilles : revue bibliographique. Bulletin Technique Apicole 34, 168-175.

Pierre, J., Emeillat, R. 2009. Les variétés de colza actuelles sont-elles peu nectarifères pour les abeilles ? Bulletin technique apicole 36, 17-24.

Pilling, E.D., Bromley-Challenor, K.A.C., Walker C.H., Jepson, P.C. 1995. Mechanism of synergism between the pyrethroid insecticide lambda-cyalothrin and the imidazole fungicide prochloraz, in the honeybee. Pesticide biochemistry and physiology 51, 1-11.

Pimentel, D., Wilson, C., McCullum, C., Huang, R., Dwen, P., Flack, J., Tran, Q., Saltman, T., Cliff, B. 1997. Economic and environmental benefits of biodiversity. BioScience 47, 747-757.

Pimm, S.L., G.J. Russell, J.L. Gittleman, and T.M. Brooks, 1995. The future of biodiversity. Science 269, 347–350.

Pimm, S.L., Ayres, M., Balmford, A., Branch, G., Brandon, K., Brooks, T., Bustamante, R., Costanza, R., Cowling, R., Curran, L.M., Dobson, A., Farber, S., da Fonseca, G.A., Gascon, C., Kitching, R., McNeely, J., Lovejoy, T., Mittermeier, R.A., Myers, N., Patz, J.A., Raffle, B., Rapport, D., Raven, P., Roberts, C., Rodriguez, J.P., Rylands, A.B., Tucker, C., Safina, C., Samper, C., Stiassny, M.L., Supriatna, J., Wall, D.H.,Wilcove, D. 2001. Can we defy nature's end? Science 293, 2207-2208.

Pinheiro, J., Bates, D.M. 2001. Mixed effects models in S-PLUS. Springer, New York.

Pivard, S. 2006. Processus écologiques impliqués dans la présence d'une plante cultivée dans les milieux naturels et semi-naturels d'un agroécosystème : cas des populations férales de colza (*Brassica napus* L.). Thèse de doctorat de l'Université Paris XI-Orsay. 198 p.

Pivard, S., Adamczyk, K., Lecomte, J., Lavigne, C., Bouvier, A., Deville, A., Gouyon, P.-H., Huet, S. 2007. Where do the feral oilseed rape populations come from? A large-scale study of their possible origin in a farmland area. Journal of Applied Ecology 45, 476-485.

Poirel, E. 2008. Pratiques agricoles dans un paysage ouvert : impacts sur les communautés végétales et les populations d'insectes pollinisateurs. Rapport de stage de Master 2 Ecologie, Biodiversité et Evolution, Université Paris 11-Orsay. 151 p.

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 and 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 honeybees 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.

Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G., Willmer, P. 2005. Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. Ecological Entomology 30, 78–85.

- R -

R Development Core Team 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Rajaniemi, T.K., 2002. Why does fertilization reduce plant species diversity? Testing three competition-based hypotheses. Journal of Ecology 90, 316–324.

Ramessar, K., Capell, T., Twyman, R.M., Christou, P., 2010. Going to ridiculous lengths-European coexistence regulations for GM crops. Nature Biotechnology 28, 133-136.

Ramsay, G., Thompson, C.E., Neilson, S., Mackay, G.R. 1999. Honeybees as vectors of GM oilseed rape pollen. in Gene Flow and Agriculture: Relevance for Transgenic CropsBCPC Symposium Proceedings 72, 209-214

Ramsay, G., Thomson, C., Squire, G. 2003. Quantifying landscape-scale gene flow in oilseed rape (Defra project RG0216 final report). Department for Environment, Food, and Rural Affairs, London, UK.

Rasmont, P., Ebmer, 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, Vol. 100 (Hors Série), pp. 1-98.

Ratnieks, F.L.W., Carreck, N.L. 2010. Clarity on Honey Bee Collapse? Science 327, 152-153.

Ricci, B., Franck, P., Toubon, J.-F., Bouvier, J.-C., Sauphanor, B., Lavigne, C. 2009. The influence of landscape on insect pest dynamics: a case study in southeastern France. Landscape Ecology 24, 337-349.

Richards, A.J. 2001. Does low biodiversity resulting from modern agricultural practice affect crop pollination and yield? Annals of Botany 88, 165-172.

Ricketts, T. H. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. The American Naturalist 157, 87-99.

Ricketts, T. H. 2004. Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops. Conservation Biology 18, 1262-1271.

Ricketts, T.H., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., Michener, C.D. 2004. Economic value of tropical forest to coffee production. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 101, 12579-12582.

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.

Robertson, C. 1929. Flowers and insects: lists of visitors to four hundred and fifty-three flowers. Carlinville, IL: C. Robertson.

Robinson, R., Sutherland, W.J. 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. Journal of Applied Ecology 39, 157–176.

Roschewitz, I., Gabriel, D., Tscharntke, T. & Thies, C. 2005. Contrasting effects of landscape complexity on arable weed diversity in organic and conventional farming. Journal of Applied Ecology 42, 873–882.

Rose, M. 2000. Business and biodiversity – a mutually profitable partnership. Oryx 34, 83-84.

Roubik, D.W. (ed.) 1995. Pollination of Cultivated Plants in the Tropics. FAO Agricultural Services Bulletin 118. FAO, Rome. 196 pp.

Roubik, D.W. 2001. Ups and downs in pollinator populations: when is there a decline? Conservation Ecology 5 [On-Line URL : www.consecol.org/vol5/iss1/art2, février 2010].

Roubik, D.W. and Wolda, H. 2001. Do competing honey bees matter? Dynamics and abundance ofnative bees before and after honey bee invasion. Population Ecoogy 43, 53–62.

Roulston, T.H., Smith, S.A., Brewster, A.L. 2007. A comparison of pan trap and intensive net sampling techniques for documenting a bee (Hymenoptera: Apiformes) fauna. Journal of the Kansas Entomological Society 80, 179-181.

Rundlöf., M., Nilsson, H. & Smith, H.G. 2008. Interacting effects of farming practice and landscapecontext on bumblebees. Biological Conservation 141, 417–426.

- S -

Sala, O.E., Chapin III, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., LeRoy Poff, N., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H. 2000. Biodiversity – global biodiversity scenarios for the year 2100. Science 287, 1770–1774.

Sarospataki, M., Novak, J., Viktoria, M. 2005. Assessing the threatened status of bumble bee species (Hymenoptera: Apidae) in Hungary, Central Europe. Biodiversity and Conservation 14, 2437–2446.

Sarthou, J.P., Speight, M.C.D. 2005. Les Diptères Syrphidés, peuple de tous les espaces. Insectes 137, 3-8.

Sarthou, J.P., Fromage, P., Genet, B., Vinauger, A., Heintz, W., Monteil, C., 2010. SYRFID vol. 4 : Syrphidae of France Interactive Data [On-Line URL : syrfid.ensat.fr, mai 2010].

Saville, N.M., Dramstad, W.E., Fry, G.L.A., Corbet, S.A. 1997. Bumblebee movement in a fragmented agricultural landscape. Agriculture, Ecosystems and Environment 61, 145-154.

Scheuchl, E. 2000. Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs.

Schütte, G., Stachow, U., Werner,A. 2004. Agronomic and environmental aspects of the cultivation of transgenic herbicide resistant plants. 11/04. Umweltbundesamt, Berlin.

Schweiger, O., Maelfait, J.P., van Wingerden, W., Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M., Augenstein, I., Aukema, B., Aviron, S., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Frenzel, M., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Bugter, R. 2005. Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. Journal of Applied Ecology 42, 1129-1139.

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.

Sekercioglu, C.H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. Trends in Ecology and Evolution 21, 464-471.

Senior, I.J., Dale, P.J. 2002. Herbicide-tolerant crops in agriculture: oilseed rape as a case study. Plant Breeding 121, 97-101.

Settele, J., Hammen, V., Hulme, P., Karlson, U., Klotz, S., Kotarac, M., Kunin, W., Marion, G., O'Connor, M., Petanidou, T., Peterson, K., Potts, S., Pritchard, H., Pysek, P., Rounsevell, M., Spangenberg, J., Steffan-Dewenter, I., Sykes, M., Vighi, M., ZobelKühn, M.I. 2005. ALARM: Assessing large-scale environmental risks for biodiversity with tested methods. GAIA 14, 69-72.

Shuler, R.E., Roulston, T.H., Farris, G.E. 2005. Farming practices influence wild pollinator populations on squash and pumpkin. Journal of Economical Entomology 98, 790-795.

Sjödin, N.E., 2007. Pollinator behavioural responses to grazing intensity. Biodivers. Conserv. 16, 2103–2121.

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.

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.

Sommaggio, D., 1999. Syrphidae : can they be used as environmental bioindicators? Agriculture, Ecosystems and Environment 74, 343–356.

Sourisseau, A. 2007. Entretien des bordures de champs et gestion de la diversité floristique, dans le cadre d'une coexistence de cultures de varieties de colza transgéniques et non-transgéniques. Mémoire de Master « Environnements méditerranéens et développement durable ». Université de Perpignan. 32 pp.

Speight, M.C.D. 1996. Syrphidae (Dipt.) of Central France. Volucella 2, 20-34.

Speight, M.C.D., Monteil, C., Castella, E. & Sarthou, J.-P. (2008) StN 2008. In: Speight, M.C.D., Castella, E., Sarthou, J.-P. & Monteil, C. (eds). Syrph the Net on CD, Issue 6. The database of European Syrphidae. ISSN 1649-1917. Syrph the Net Publications, Dublin.

Speight, M.C.D., Sarthou, J.P. 2005. Les Diptères Syrphidés, people de tous les espaces. Insectes 137, 3-8.

Spiewok, S. and Neumann, P. 2006. Infestation of commercial bumblebee (*Bombus impatiens*) field colonies by small hive beetles (Aethina tumida). Ecol. Entomol. 31, 623–628.

Stallegger, P., Livory, A. 2008. Inventaire et analyse du peuplement d'abeilles sauvages (Hymenoptera Apidae s.l.) de l'Espace Naturel Sensible « Rives de Seine Sud ». Conseil général de l'Eure. 71 p.

Steffan-Dewenter, I. 2002. Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. Ecological Entomology 27, 631-637.

Steffan-Dewenter, I. 2003. 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., 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., Münzenberg, U., Bürger, C, Thies, C., Tscharntke, T. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. Ecology 83, 1421-1432.

Steffan-Dewenter, I., Potts, S.G., Packer, L. 2005. Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. Trends in Ecology and Evolution 20, 651-652.

Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. Oecologia 121, 432–440.

Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T. 2000. Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. Oecologia 122, 288–296.

Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T. 2001. Succession of bee communities on fallows. Ecography 24, 83-93.

Steffan-Dewenter, I., Westphal, C. 2008. The interplay of pollinator diversity, pollination services and landscape change. Journal of Applied Ecology 45, 737-741.

Stoate C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Rio Carvalho, C., de Snoo, G.R., Eden, P. 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. Journal of Environmental Management 63, 337-365.

Stokstad, E. 2007. The case of the empty hives. Science 316, 970-972.

Sutherland, W.J., Adams, W.M., Aronson, R.B., Aveling, R., Blackburn, T.M., Broad, S., Ceballos, G., Côté, I.M., Cowling, R.M., Da Fonseca, G.A.B., Dinerstein, E., Ferraro, P.J., Fleishman, E., Gascon, C., Hunter Jr., M., Hutton, J., Kareiva, P., Kuria, A., Macdonald, D.W., Mackinnon, K., Madgwick, F.J., Mascia, M.B., Mcneely, J., Milner-Gulland, E.J., Moon, S., Morley, C.G.,

Nelson, S., Osborn, D., Pai, M., Parsons, E.C.M., Peck, L.S., Possingham, H., Prior, S.V., Pullin, A.S., Rands, M.R.W., Ranganathan, J., Redford, K.H., Rodriguez, J.P., Seymour, F., Sobel, J., Sodhi, N.S., Stott, A., Borland, K.V., Watkinson, A.R. 2009. One hundred questions of importance to the conservation of global biological diversity. Conservation Biology 23, 557-567.

Svensson, B., Lagerlof, J., Svensson, B.G. 2000. Habitat preferences of nest-seeking bumble bees (Hymenoptera: Apidae) in an agricultural landscape. Agriculture, Ecosystems & Environment 77, 247-255.

Szabo, T.I. 1980. Effect of weather factors on honeybee flight activity and colony weight gain. Journal of Apicultural Research 19, 164-171.

Szabo, T.I., Smith, M.V. 1972. The influence of light intensity and temperature on the activity of the alfalfa leaf-cutter bee *Megachile rotundata* under field conditions. Journal of Apicultural Research 11, 157-165.

- T -

Taki, H., Kevan, P.G., Ascher, J.S. 2007. Landscape effects of forest loss in a pollination system. Landscape Ecology 22, 1575-1587.

Tardieu, V. 2009. L'étrange silence des abeilles. Enquête sur un déclin inquiétant. Editions Belin.

Tasei, J.N., Carre, S., Moscatelli, B., Grondeau, C. 1988. Recherche de la DL 50 de la deltaméthrine (Decis) chez Megachile rotundata F. abeille pollinisatrice de la luzerne (*Medicago sativa* L.) et des effts de doses infralethales sur les adultes et les larves. Apidologie 19, 291-306.

Tasei, J. N., Aupinel, P. 2008 Nutritive value of 15 single pollens and pollen mixes tested on larvae produced by bumblebee workers (*Bombus terrestris*, Hymenoptera: Apidae). Apidologie 39, 397-409.

Tepedino, V. J. 1981. The pollination efficiency of the squash bee (*Peponapis pruinosa*) and the honey bee (Apis mellifera) on summer squash (*Cucurbita pepo*). Journal of the Kansas Entomological Society 54, 359-377.

Tepedino, V.J., Parker, F.D. 1983. Nest size, mortality and sex ratio in *Osmia marginata* Michener. The Southwestern Entomologist 8, 154-167.

ter Braak, C. J. F., Šmilauer, P. 2002. CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's guide : Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power (Ithaca, NY, USA), 500 pp.

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., Souchère, 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 and Environment 131, 207-219.

Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S., Olivier, J.M. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. Statistics and Computing 7, 75-83.

Thomas, J. A., Telfer, M.G., Roy, D.B., Preston, C.D., Greenwood, J.J.D., Asher, J., Fox, R., Clarke, R. T., Lawton, J. H. 2004. Comparative losses of british butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. Science 303, 1879-1881.

Thomson, D.M. 2006. Detecting the effects of introduced species: a case study of competition between *Apis* and *Bombus*. Oikos 114, 407-418.

Thompson, H.M. 2001. Assessing the exposure and toxicity of pesticides to bumblebees in pesticide risk assessment. Apidologie 32, 305-321.

Thompson, H.M. 2003. Behavioural effects of pesticides in bees – Their potential for use in risk assessment. Ecotoxicology 12, 317-330.

Thompson, H.M., Hunt, L. V. 1999. Extrapolating from honeybees to bumblebees in pesticide risk assessment. Ecotoxicology 8, 147-166.

Thompson, J.N. 1999. The evolution of species interactions. Science 284, 2116-2118.

Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D., Swackhamer, D. 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. Science 292, 281-284.

Timmons, A., O'Brien, E., Charters, Y., Dubbels, S., Wilkinson, M. 1995. Assessing the risks of wind pollination from fields of genetically modified *Brassica napus* ssp. *oleifera*. Euphytica 85, 417-423.

Traveset, A., Saez, E. 1997. Pollination of Euphorbia dendroides by lizards and insects: spatio-temporal variation in patterns of flower visitation. Oecologia 111, 241-248.

Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. Ecology Letters 8, 857-874.

- V -

Vaissière, B., Rodet, G. 2006. Abeille domestique et biodiversité. Document CNDA (Centre national du développement apicole).

Van Acker, R.C., Brûlé-Babel, A.L., Friesen, L.F., 2003. An environmental safety assessment of Roundup Ready® wheat: risks for direct seeding systems in Western Canada. Available from: <http://www.cub.calen/topics/biotechnology/report/pdf/070803.pdf>.

Van der Velde, M., Bouraoui, F., Aloe, A. 2009. Pan-European regional-scale modelling of water and N efficiencies of rapeseed cultivation for biodiesel production. Global Change Biology 15, 24–37.

Van Dorp, D., Opdam, P.F.M. 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. Landscape Ecology 1, 59-73.

Van Engelsdorp, D., Hayes, J., Underwood, R.M., Pettis, J. 2008. A survey of honey bee colony losses in the U.S., Fall 2007 to Spring 2008. PLoS One, 3(12) e4071.

Van Engelsdorp, D., Meixner, M.D. 2010. A historical review of managed honey bee populations in Europe and the United States and the factors that may affect them. Journal of Invertebrate Pathology 103, S80–S95.

Van Geert, A., Van Rossum, F., Triest, L. 2010. Do linear landscape elements in farmland act as biological corridors for pollen dispersal? Journal of Ecology 98, 178-187.

Van Swaay, C.A.M. 2002. The importance of calcareous grasslands for butterflies in Europe. Biological Conservation 104, 315-318.

Vázquez, D.P. & Aizen, M.A. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant–pollinator interactions. Ecology 85, 1251–1257.

Vereecken, N., Dufrêne, E., Roberts, S.P.M., Smit, J. 2008. Redécouverte de *Nomada agrestis* Fabricius (Hymenoptera, Apidae) en France méditerranéenne. Osmia 2, 7-10.

Vereecken, N., Michez, D., Mahé, G. 2007. Une nouvelle lettre de contact pour les hyménoptéristes apidologues francophones. Osmia 1, 1-2.

Vergara, C.H., Badano, E.I. 2009. Pollinator diversity increases fruit production in Mexican coffee plantations: The importance of rustic management systems. Agriculture, Ecosystems and Environment 129, 117-123.

Vicens, N., Bosch, J., 2000. Weather-dependent pollinator activity in an apple orchard, with special reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae, Apidae), Environmental Entomology 29, 413–420.

Von der Lippe, M. 2004. Dispersal of arable crops by vehicles - a potential vector for the spread of genetically modified organisms, in: Proceedings of the 34th Annual Conference of the Ecological Society, Giessen, Germany, 13-17 September 2004, p. 276.

Vulliamy, B., Potts, S.G., Willmer, P.G., 2006. The effects of cattle grazing on plant–pollinator communities in a fragmented Mediterranean landscape. Oikos 114, 529–543.

- W -

Wainger, L.A., King, D.M., Mack, R.N., Price, E.W., Maslin, T. 2010. Can the concept of ecosystem services be practically applied to improve natural resource management decisions? Ecological Economics 69, 978-987.

WallisDeVries, M.F., Poschlod, P., Willems, J.H. 2002. Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna. Biological Conservation 104, 265-273.

Walther-Hellwig, K., Frankl, R. 2000. Foraging distances of *Bombus muscorum, Bombus lapidarius, and Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae). Journal of Insect Behavior 13, 239-246.

Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V.,Williams, N.M., Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. Ecology 77, 1043-60.

Werner, A., Berger, G., Stachow, U., Glemnitz, M., 2000. Abschätzung der Auswirkungen transgener Sorten auf Umweltqualitätsziele. TA project Report, BATS, Basel.

Westphal, C., Bommarco, R., Carré, G., Lamborn, L., Morison, N., Petanidou, T., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Vaissière, B.E., Woyciechowski, M., Biesmeijer, J.C., Kunin, W.E., Settele, J., Steffan-Dewenter, I. 2008. Measuring bee biodiversity in different European habitats and biogeographical regions. Ecological Monograph 78, 653-671.

Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T. 2003. Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. Ecology letters 6, 961-965.

Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T. 2006a. Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. Oecologia 149, 289-300.

Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T. 2006b. Foraging trip duration of bumblebees in relation to landscape-wide resource availability. Ecological Entomology, 31, 389-394.

Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, 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. 1996. Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. The Conservation of Bees (ed. A. Matheson, S. L. Buchmann, C. O'Toole, P. Westrich, & I. H. Williams), pp. 1-16. Academic Press, London, UK.

Wiens, J.A. 1992. What is landscape ecology, really? Landscape Ecology 7, 149-150.

Wiens, J.A. 2009. Landscape ecology as a foundation for sustainable conservation. Landscape Ecology 24, 1053- 1065.

Williams, N.M., Minckley, R.L., Silveira, F.A. 2001. Variation in native bee faunas and its implications for detecting community change. Conservation Ecology 5, 57-89.

Williams, P.H. 1982. The distribution and decline of British bumble bees (*Bombus* Latr.). Journal of Apicultural Research 21, 236-245.

Williams, P.H. 1986. Environmental change and the distribution of British bumble bees (*Bombus* Latr.). Bee World 67, 50–61.

Williams, P.H. 1988. Habitat use by bumble bees (*Bombus* spp.). Ecological Entomology 13, 223–237.

Williams, P.H. 1989. Why are there so many species of bumble bees at Dungness? Botanical Journal of the Linnean Society 101, 31-44.

Williams, P.H., 2005. Does specialization explain rarity and decline among British bumblebees? A response to Goulson et al. Conservation Biology 122, 33-43.

Williams P., Araujo M.B., Rasmont P. 2007. Can vulnerability among British bumblebee (*Bombus*) species be explained by niche position and breadth? Biological Conservation 138, 493-505.

Williams, N.M., Kremen, C. 2007. Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. Ecological Applications 17, 910-921.

Williams, P. H., Osborne, J. 2009. Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. Apidologie 40, 367–387.

Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D.P., Lebuhn, G., Aizen, M.A., 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. Ecology 90, 2068–2076.

Winfree, R., Griswold, R., Kremen, C. 2007a. Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. Conservation Biology 21, 213-223.

Winfree, R., Williams, N.M., Dushoff, J., Kremen, C. 2007b. 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.

Wratten, S.D., Bowie, M.H., Hickman, J.M., Evans, A.M., Sedcole, J.R., Tylianakis, J.M., 2003. Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera: Syrphidae) in cultivated land. Oecologia 134, 605-611.

Wu, J., Hobbs, R. 2002. Key issues and research priorities in landscape ecology: An idiosyncratic synthesis. Landscape Ecology 17, 355-365.

- Z -

Zayed, A., Grixti, J.C., 2005. ComRAND: Randomization software for examining community composition change. Version 1.4. <http://www.yorku.ca/bugsrus/comrand.htm>.

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.

ANNEXE 1
Communications dans le cadre de la thèse

Communications orales et posters

Le Féon, V., Burel, F., Delettre, Y., Schermann, A. 2007. Impact of field margins management and land-use intensity on pollinators (bees and hoverflies). IALE (International Association of Landscape Ecology) Congress. Wageningen (Poster).

Le Féon, V., Burel F., Chifflet, R., Ricroch, A., Vaissière, B., Baudry J. 2007. Dynamiques intra-annuelles des populations de pollinisateurs en relation avec les systèmes de culture et de gestion des bordures de champs. IVèmes journées de IALE France.Toulouse (Oral).

Le Féon, V., Burel F., Chifflet, R., Ricroch, A., Vaissière, B., Baudry J. 2008. Dynamiques intra-annuelles des populations de pollinisateurs en relation avec les systèmes de culture et de gestion des bordures de champs. Rencontre annuelle du Groupe Apoidea gallica (Orsay, 9 et 10 février) (Oral).

Le Féon, V., Burel F., Chifflet, R., Ricroch, A., Vaissière, B., Baudry J. 2008. Impact of local and regional environmental factors on pollinator communities in agricultural landscapes. British Ecological Society Annual Meeting (London, UK. 2-5 September 2008) (Communication orale avec Abstract).

Delattre, T., Le Féon, V., Vannier, C., Vasseur, C., Boussard, H. 2008. Paysage et interdisciplinarité : regards croisés sur la Zone Atelier de Pleine-Fougères en Bretagne. 1ères journées doctorales en Paysage, Angers (Oral).

Chifflet, R., Klein, E. K., Lavigne, C., Le Féon, V., Ricroch, A.E., Lecomte, J., Vaissière, B.E. 2010. Spatial scale of oilseed rape pollen dispersal by insects in an open-field landscape. Ecologie 2010, Montpellier (Oral).

Le Féon, V., Burel, F., Henry, M., Ricroch, A., Vaissière, B.E., Baudry, J. 2010. Influence de la structure du paysage et des rotations culturales sur la biodiversité des abeilles solitaires. Ecologie 2010. Montpellier (Oral).

Communications écrites

Vannier, C., Delattre, T., Le Féon, V., Vasseur, C., Boussard, H. 2010. Paysage et interdisciplinarité : regards croisés sur la zone atelier de Pleine-Fougères en Bretagne. Projets de paysage. [www.projetsdepaysage.fr/fr/paysage_et_interdisciplinarite_regards_croises_sur_la_zone_atelier_de_pleine_fougeres_en_bretagne]

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.

Chifflet, R., Klein, E.K., Lavigne, C., Le Féon, V., Ricroch, A.E., Lecomte, J., Vaissière, B.E. 2010. Spatial scale of oilseed rape pollen dispersal by insects in an open agricultural landscape. Journal of Applied Ecology, doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01904.x.

Le Féon, V., Burel, F., Henry, M., Ricroch, A., Vaissière, B.E., Baudry, J. Landscape structure, crop rotations and mass flowering crops: a hierarchical system that drives solitary bee abundance and species richness (soumis à Agriculture, Ecosystems & Environment).

ANNEXE 2
Activités d'enseignement

2008

Masters 1 BOPE / ERPUR de l'université de Rennes 1
Cours (5 heures) – Corridors écologiques (4 h) / Aménagement des paysages (1 h)
TD (2 heures) – Analyse d'articles scientifiques
Sortie terrain sur la zone-atelier de Pleine-Fougères

UE Ecologie du Paysage. Agrocampus Ouest, Rennes
Cours (2 heures) – Corridors et flux biologiques : aspects fondamentaux et appliqués

2009

Masters 1 BOPE / ERPUR de l'université de Rennes 1
TD (4 heures) – Préparation de la sortie terrain (1 h) / Services écosystémiques (3 h)
Sortie terrain sur la zone-atelier de Pleine-Fougères

UE Contribution de l'écologie du paysage au développement durable – ENVAM – Université de Rennes 1
10 heures équivalent TD

UE Ecologie du Paysage. Agrocampus Ouest, Rennes
Cours (2 heures) – Corridors et flux biologiques : aspects fondamentaux et appliqués

2010

Masters 1 BOPE / ERPUR de l'université de Rennes 1
TD (2 heures) – Préparation de la sortie terrain (1 h) / Pollinisation (1 h)

UE Ecologie du Paysage. Agrocampus Ouest, Rennes
Cours (2 heures) – Corridors et flux biologiques : aspects fondamentaux et appliqués