



HAL
open science

Etude multi-échelle du patron de diversité des abeilles et utilisation des ressources fleuries dans un agrosystème intensif

Orianne Rollin

► **To cite this version:**

Orianne Rollin. Etude multi-échelle du patron de diversité des abeilles et utilisation des ressources fleuries dans un agrosystème intensif. Biologie animale. Université d'Avignon, 2013. Français. NNT : 2013AVIG0654 . tel-00993034

HAL Id: tel-00993034

<https://theses.hal.science/tel-00993034>

Submitted on 19 May 2014

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.

THESE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR
DE L'UNIVERSITE D'AVIGNON ET DES PAYS DE VAUCLUSE

Ecole Doctorale 536 « Agro-sciences et Sciences »

Présentée et soutenue publiquement par :

Orianne ROLLIN

Le 11 décembre 2013 à Avignon

ETUDE MULTI-ECHELLE DU PATRON DE
DIVERSITE DES ABEILLES ET UTILISATION
DES RESSOURCES FLEURIES DANS UN
AGROSYSTEME INTENSIF

Directeurs de thèse :

Mohamed EL MAATAOUI et Mickaël HENRY

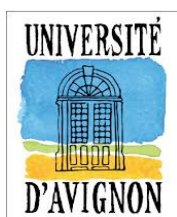
Membres du jury

Rapporteur	Dr. Denis MICHEZ	Université de Mons, Belgique
Rapporteur	Dr. Felix HERZOG	Agroscope Reckenholz, Suisse
Examineur	Pr. Isabelle DAJOZ	Université Paris 7, France
Examineur	Dr. Vincent BRETAGNOLLE	CEBC - CNRS, France
Examineur	Pr. Mohamed EL MAATAOUI	Université d'Avignon, France
Examineur	Dr. Mickaël HENRY	INRA d'Avignon, France



MINISTÈRE
DE L'ALIMENTATION,
DE L'AGRICULTURE
ET DE LA PÊCHE

avec la contribution financière du
compte d'affectation spéciale
«Développement agricole et rural»



UNIVERSITÉ D'AVIGNON
ET DES PAYS DE VAUCLUSE



A mon guide et pilier de toujours
Sans qui rien n'aurait été possible...

...ma mère

Remerciements

Je tiens à remercier tout ceux qui, au labo ou ailleurs, m'ont donné l'opportunité de faire cette thèse et ont contribué par leur aide, leurs conseils ou simplement leur bonne humeur, au bon déroulement de ce travail, dans les bureaux comme sur le terrain.

Merci à mon directeur de thèse **Mohamed El Maataoui** pour ses conseils et son aide durant ces trois années.

Je remercie tout particulièrement **Mickaël Henry** et **Axel Decourtye**. Merci à **Mickaël** pour son encadrement, sa gentillesse, sa patience face à mes nombreuses interrogations et hésitations, son aide tout simplement indispensable au déroulement de cette thèse. Il y a un nombre certain d'astuces statistiques qui n'est pas prêt d'être oublié...! Merci à **Axel** pour son écoute, sa disponibilité, ses conseils et ses relectures. Enfin, un grand merci à eux deux de m'avoir fait confiance pour cette thèse.

Merci aux membres de mon comité de thèse, **Nicolas Mouquet**, **Etienne Klein**, **Nadia Michel**, pour leurs conseils sur mon travail.

Je remercie les membres du jury, **Denis Michez**, **Felix Herzog**, **Vincent Bretagnolle** et **Isabelle Dajoz**, pour l'attention qu'ils ont porté à mon travail.

Je remercie les membres de l'ACTA, notamment **Philippe Vissac**, **Sandrine Huet**, **Marianne Sellam** et **Marie-Florence Arzeux**, pour leur accueil chaleureux lors de mes venues à Paris et leur aide face à mon désarroi administratif.

Merci à l'ensemble des personnes du laboratoire abeilles & environnement pour leur accueil durant ces 3 ans en pointillés. Je remercie tout particulièrement la petite équipe du bâtiment pollinisation, **Jean Aptel**, **Laurent Guilbaud**, **Marie-Josée Buffière**, **Nicolas Morison**, **Bernard Vaissière**, pour leur gentillesse, leur aide dans mon travail, et la super ambiance qu'ils savent mettre dans notre petite tour...

Merci **Bernard** pour les bonnes astuces, les contacts, les nouilles chinoises et le Toblerone (hein Uky...) !!! Un grand merci à **Laurent** pour son aide dans la gestion des spécimens et la fastidieuse saisie des identifications. Merci à **Jean** pour son aide sur le terrain, pour la détermination des bêtes, son vin de noix et son miel ! Merci à **Nicolas** pour les dépannages informatique, lorsque mon Mac et moi ne parlions définitivement pas la même langue ! Enfin, que serait notre petit bâtiment sans notre chère **Marie-Jo**, notre attachante maman adoptive, livrée avec la thèse..., Merci « *Mamie-Jo* » ☺

J'aimerais remercier l'ensemble des systématiciens qui ont identifié les plus de 15000 abeilles sauvages récoltées au cours de ces 3 années de terrain, et sans qui cette thèse n'aurait pas pu être réalisée : **Holger Dathe**, **Eric Dufrêne**, **Robert Fonfria**, **David Genoud**, **Michael Kuhlmann**, **Gérard Le Goff**, **Denis Michez**, **Alain Pauly**, **S. Risch**. J'adresse un remerciement tout particulier à **Robert Fonfria** pour son accueil chaleureux lors de nos visites, et les milliers d'ouvrières de bourdons qu'il a su nous déterminer en un temps record.

Merci à mes stagiaires, **Cyril Maffre** et **Alexandre Haefflinger**, pour leur aide indispensable sur le terrain, leur investissement, leur bonne humeur et les rebondissements sanitaires (ne prenez pas de stagiaire allergique aux abeilles, ça craint !!!)

Merci à **Isabelle Badenhauer**, mon encadrante de stage de M1 et M2, qui m'a fait découvrir les criquets et le monde des insectes, le terrain en pleine cagne dans cette plaine agricole que j'aime tant. Et surtout, en raison de toutes les bonnes choses qui en ont découlé, un grand merci de m'avoir donné la chance de mettre un jour les pieds aux CEBC... !!

Merci à l'équipe entomo de Chizé, **Jérôme Yvernault**, **Marilyn Roncoroni** et **Nadine Guillon**, d'avoir su, chacun à votre manière égayer l'avant et l'après terrain ainsi les longues heures de tris et de montage en « salle entomo ». Et merci **Jérôme** d'avoir su me transmettre ton amour et ta passion de ce monde à six pattes.

Au delà de l'encadrement, il y a aussi les amis et la famille dont le soutien est indispensable pour vivre sereinement cette expérience.

Un grand merci à **Hélène** pour son amitié, son soutien, ses conseils, son écoute et tous ces fou-rires et « craquages » si bénéfiques durant ces années chizéo-avignonnaises. Une pensée à ce mobilier chizéen qui nous aura donné tant d'occasions de rire... Merci Copine !!!

Merci à mon trio d'enfer d'Avignon, **Laura**, **Anne-Laure** et **Garance**. Merci à **Garance** pour sa niaque, son franc-parler et sa solidarité dans les déboires automobiles... Merci à **Anne-Laure** pour les soirées sushi-télé, apéros, les balades canines et cette colocation qui fut trop courte... Merci à **Laura** pour les réflexions statistiques sous R du « *mais pourquoi ça marche pas... !?!?!* », ses corrections et conseils lors de la rédaction du manuscrit et d'avoir fait le bureau-soupape ces dernières semaines. Merci à vous trois d'avoir été là durant les coups de blues et les coups de gueule, les périodes de déprime et de découragement, mais aussi pour votre joie de vivre, votre bonne humeur, votre soutien, et votre amitié qui m'est si chère.

Merci **Stanny** pour toutes ces soirées de travail au labo, ces grandes discussions statistiques, ses brioche/chocolat, son amitié et surtout ses inoubliables stanneries. ☺

Merci à **Loïc** pour les nombreux sujets de discussion auquel il m'aura ouvert, son humour, et son éternel entrain.

Merci à **Violette**, ma super dernière collègue de bureau pour son calme, sa patience, sa gentillesse et sa tolérance durant ces derniers mois de thèse.

Merci à **Alban**, **Guillaume**, **Yannick**, **Alexandre**, **Julien**, **Fabrice A.**, **Cyril**, **Maxime** pour les soirées et nombreuses pauses thé, café, clope, chocolat, grenade... indispensables à mon « équilibre psychique », notamment durant ces derniers mois de rédaction. Merci à **Fabrice A.** pour ses relectures et remarques sur mon manuscrit.

Merci au noyau dur des tricoteuses, **Marianne**, **Corinne**, **Brigitte** pour ces moments de détente et de bonne humeur, où enfin je parvenais à « produire quelque chose » !

Merci à tous les stagiaires et contractuels, qu'ils aient été chizéens ou avignonnais, rencontrés durant cette thèse et qui auront apporté une si grande animation et joie de

vivre dans les labos (impossible de tous vous nommer, il y en aurait une page, surtout les chizéens... !)

Merci à mes amis de longue date, **Audrey, Nico, Jovan, Hugo, Emilien** qui malgré le temps et la distance sont toujours autant présents.

Merci à tous ceux que je n'ai pas cités ici mais qui ont eu leur rôle dans cette aventure.

Enfin, un très grand merci à mes proches, pour leur éternel soutien dans mon travail, leur compréhension face aux formidables changements d'humeur que le stress de cette thèse a pu occasionner... ! Egaleme nt une pensée à ces étoiles, qui me rappellent la chance que j'ai d'être là, à faire ce que j'aime tant faire...

Et pour finir, un clin d'œil à ces « quelques milliers » d'**abeilles** sacrifiées pour permettre à cette thèse de voir le jour (le déclin des abeilles ? non, vraiment je vois pas...). Aller les chouettes, sans rancune !!! 😊

Sommaire

Présentation générale	5
Chapitre I : Introduction générale - Abeilles et paysages agricoles	9
1. Insectes pollinisateurs et services écosystémiques	11
1.1. Services écosystémiques et agriculture	11
1.2. La pollinisation et ses acteurs	11
1.2.1. La pollinisation des plantes	11
1.2.2. Les insectes pollinisateurs	12
1.3. La pollinisation entomophile : enjeux économiques et écologiques - Rôle majeur des abeilles	14
1.3.1. Valeur économique du service de pollinisation par les insectes	14
1.3.2. Une estimation a minima des bénéfices	15
1.3.3. Bénéfices de la pollinisation par les abeilles	15
2. Les abeilles : diversité des exigences biologiques et écologiques	17
2.1. Origines des abeilles et diversité spécifique	17
2.2. Différents niveaux de socialité	18
2.3. Ressources florales	19
2.3.1. Récolte du pollen : différents niveaux de spécialisation	19
2.3.2. Récolte du nectar : composition et contraintes morphologiques	20
2.4. Nidification et habitats favorables	21
3. Déclin des abeilles : bilan, causes et conséquences	22
3.1. Un déclin des abeilles à l'échelle mondiale	23
3.1.1. Déclin des populations d'abeilles domestiques	24
3.1.2. Déclin des abeilles sauvages	25
3.2. Conséquences du déclin des abeilles	26
3.2.1. Conséquences pour les espèces cultivées	26
3.2.2. Conséquences pour la flore sauvage	27
3.3. Causes du déclin des pollinisateurs en paysages agricoles	28
3.3.1. Dégradation, fragmentation et perte des habitats naturels	28
3.3.2. Diminution de la quantité et diversité des ressources fleuries	29
3.3.3. Diminution de la disponibilité des sites de nidification	30
3.3.4. Effet des pesticides	30
3.3.5. Compétition entre abeilles domestiques et abeilles sauvages	31
3.3.6. Parasites et pathogènes	32
3.3.7. Autres facteurs	32
3.3.8. Interactions entre facteurs	33
3.4. Conclusion et perspectives sur le déclin des pollinisateurs	33
4. Mesures agri-environnementales et conservation des abeilles	34
4.1. PAC et mesures en faveur des abeilles	34
4.2. Efficacité des mesures	37
4.3. Ajustement des mesures	39
4.4. Approches théoriques pour la conception des MAE	42
Contexte et problématique de l'étude	45

Chapitre II : Utilisation des différents habitats fleuris par les abeilles sauvages et domestiques en paysage agricole..... 51

Avant-Propos et résumé du chapitre II : 53

Abstract:..... 55

1. Introduction 56

2. Material and Method..... 58

2.1. Sampling design.....59

2.2. Characterization of resource use by bees60

2.3. Data analysis61

2.4. Implications for agri-environmental schemes63

3. Results..... 64

3.1. Relative use of flowering crops and semi-natural habitats by bees66

3.2. Implications for agri-environmental schemes69

4. Discussion..... 70

Annexes du chapitre II 76

Chapitre III : Analyse multi-échelle de l'importance des composantes spatio-temporelles de la diversité des abeilles en paysage agricole..... 79

Avant-Propos et résumé du chapitre III :..... 81

1. Introduction 84

2. Material and Method..... 86

2.1. Sampling design.....86

2.2. Functional description of the territorial bee community.....87

2.3. Characterization of bee γ diversity at the regional scale.....88

2.4. Relative difference of diversity between mass-flowering crops and semi-natural habitats at the regional scale88

2.5. Spatial and temporal partitioning of bee diversity89

3. Results..... 91

3.1. Characterization and functional description of bee diversity at the regional scale91

3.2. Relative difference of diversity between mass-flowering crops and semi-natural habitats at the regional scale93

3.3. Spatial and temporal partitioning of bee diversity95

4. Discussion..... 97

4.1. Characterization and functional description of bee γ diversity at the regional scale.....97

4.2. Relative difference of diversity between mass-flowering crops and semi-natural habitats at the regional scale99

4.3. Temporal partitioning of bee diversity100

4.4. Spatial partitioning of bee diversity101

4.5. Implications for the design and assessment of conservation interventions.....101

5. Conclusion102

Annexes du chapitre III :.....104

Chapitre IV : Etude des facteurs environnementaux agissant sur la diversité locale des abeilles 109

Avant-Propos et résumé du chapitre IV :111

Abstract:	112
1. Introduction	113
2. Material and Method	115
2.1. Sampling design.....	115
2.2. Measurement of bee diversity and its ecological correlates.....	115
2.3. Statistical modelling and multi-modelling averaging.....	117
3. Result	119
3.1. Relevance of ecological correlates of bee diversity at local and landscape-scales.....	119
3.2. Relative importance of ecological correlates of bee diversity for conservation.....	121
4. Discussion	122
Annexes du chapitre IV :	127

Chapitre V : Discussion et perspectives..... 131

1. Flore, type d'habitat, composition du paysage et échelle spatio-temporelle : quels rôles dans la préservation des pollinisateurs apiformes ?	134
1.1. Importance des habitats semi-naturels herbacés.....	134
1.2. Importance des échelles spatio-temporelles.....	136
1.3. Apports pour les mesures de gestion des pollinisateurs apiformes.....	138
2. Habitats semi-naturels ligneux et adventices des cultures : une flore prometteuse pour la protection et le maintien des communautés d'abeilles	140
2.1. Rôle des habitats semi-naturels ligneux.....	140
2.2. Rôle des plantes adventices.....	142
3. Perspectives de travail en vue de l'amélioration des connaissances sur l'influence des éléments paysagers pour le maintien des populations d'abeilles	146
3.1. Hypothèse d'un effet de dilution des cultures oléagineuses sur les communautés d'abeilles.....	146
3.2. Étude du « turnover » spatial et temporel de la diversité des abeilles dans les habitats semi-naturels herbacés.....	149

Références bibliographiques 153

Annexe I..... 173

Annexe II..... 177

Présentation générale

L'objectif général de cette étude est de définir les patrons de diversité et d'utilisation des ressources fleuries par les abeilles dans les agrosystèmes intensifs selon différentes échelles spatio-temporelles.

Les abeilles au sens large, de par leur rôle majeur dans la pollinisation, sont des insectes essentiels au fonctionnement des écosystèmes naturels et agricoles. Toutefois, les importants déclinés observés depuis le milieu du 20^{ème} siècle suscitent de nombreuses craintes et interrogations quant à la durabilité de ces services écosystémiques.

Malgré de nombreuses études traitant des facteurs responsables de ce déclin, les mesures mises en place pour contrer les effets négatifs de l'intensification agricole montrent des résultats mitigés, notamment en raison d'un manque de connaissances sur l'ensemble du cortège d'espèces présent et sur leur sensibilité aux facteurs environnementaux en fonction de l'échelle spatiale considérée.

Les paysages agricoles peuvent être définis comme une mosaïque hétérogène de patches de qualité variable. Les différents éléments paysagers, pérennes et annuels, s'organisent dans l'environnement suivant une dynamique spatio-temporelle instable et sont considérés comme favorables ou défavorables selon les espèces étudiées.

Dans ce travail de thèse, nous avons cherché à (i) définir les habitats les plus favorables aux abeilles sauvages et domestiques, (ii) caractériser les cortèges d'espèces à différentes échelles spatiales et temporelles, (iii) identifier les facteurs environnementaux responsables des fluctuations de diversité à l'échelle locale.

Le premier chapitre de ce manuscrit est consacré à une revue bibliographique visant à donner une vue d'ensemble de la diversité des abeilles et des services rendus par ces insectes aux écosystèmes naturels et agricoles, les causes et conséquences de leur déclin pour la flore sauvage et cultivée, et les actions mises en place pour tenter de favoriser ces pollinisateurs.

Le second chapitre traite de l'utilisation des différents compartiments fleuris par les abeilles domestiques et sauvages durant la floraison des grandes cultures mellifères (colza et tournesol). Les grandes cultures fleuries annuelles fournissent, sur une période

limitée, une grande quantité de ressources alimentaires, mais elles sont utilisées majoritairement par les abeilles domestiques.

Le troisième chapitre décrit les variations spatiales (habitat, exploitation, zone d'étude) et temporelles (saisonnalité, année) de diversité des abeilles et montre l'importance des habitats semi-naturels pour le maintien de ces communautés.

Le quatrième chapitre analyse les facteurs environnementaux agissant sur la diversité locale des abeilles (diversité α) dans les habitats semi-naturels. Les caractéristiques paysagères ont été étudiées à différentes échelles du paysage afin de déterminer quelle était la plus pertinente pour optimiser les mesures de gestion en faveur de la préservation des abeilles.

Dans un cinquième chapitre, les connaissances sur les éléments environnementaux agissant sur l'activité de butinage des abeilles domestiques et sauvages et la diversité des cortèges présents seront synthétisées et une discussion sera proposée sur les améliorations possibles à apporter aux mesures environnementales déjà en place ou à venir, pouvant bénéficier aux abeilles. Enfin, des perspectives qui découlent de ces travaux seront proposées.

Chapitre I

Introduction générale : Abeilles et paysages agricoles

1. Insectes pollinisateurs et services écosystémiques

1.1. Services écosystémiques et agriculture

Les services écosystémiques sont les conditions et les processus par lesquels les écosystèmes naturels et les espèces qui les composent, soutiennent la vie humaine. Ces services sont nombreux et incluent entre autres la purification de l'air et de l'eau, la détoxification et la décomposition des déchets, la pollinisation des cultures et de la flore sauvages, la dispersion des graines et la translocation des nutriments, la stabilisation partielle du climat, et fournissent « une beauté et une stimulation intellectuelle pour soulever l'esprit humain » (Daily, 1997). Dans les milieux agricoles, les principaux services écosystémiques sont (Power, 2010; Zhang et al., 2007):

- *la régulation et le maintien de la quantité et de la qualité de l'eau* : l'agriculture représente environ 70 % de la consommation mondiale en eau (FAO, 2003) ; la végétation pérenne peut réguler la capture, l'infiltration, la rétention et l'écoulement de l'eau dans le paysage,
- *le maintien de la fertilité et de la structure des sols* : la structure des pores du sol, l'agrégation du sol et la décomposition de la matière organique sont influencées par les activités des bactéries, des champignons et de la macrofaune comme les vers de terre, les termites et autres invertébrés du sol (Power, 2010),
- *le contrôle biologique des bioagresseurs des cultures* : il est assuré par les oiseaux, araignées, insectes... Les insectes prédateurs et parasitoïdes compteraient pour environ 33 % du contrôle naturel des ravageurs des cultures et la valeur de leur service pour la lutte antiparasitaire a été estimée aux Etats-Unis à 4,5 milliards de dollars par an (Losey and Vaughan, 2006),
- *la pollinisation des cultures et de la flore sauvage* : elle assure la reproduction des plantes à travers le monde et la production de denrées telles que les graines, fruits, légumes, huiles.

1.2. La pollinisation et ses acteurs

1.2.1. La pollinisation des plantes

La pollinisation est définie comme le transport des grains de pollen (gamètes mâles) des anthères qui les produisent, soit directement jusqu'à l'ovule chez les Gymnospermes,

soit jusqu'au stigmate chez les Angiospermes (plantes à fleurs) (Gorenflot and Foucault, 2005). La pollinisation peut être directe (autopollinisation) ou croisée (allopollinisation).

L'autopollinisation s'effectue par contact direct au sein de la fleur, ou entre fleurs d'un même individu. Bien que la majorité des espèces disposent d'organes reproducteurs mâles et femelles sur la même fleur (hermaphrodisme), pied ou individu, elle n'est pas le mode de pollinisation le plus répandu chez les angiospermes car elle limite le brassage génétique des espèces (Gorenflot and Foucault, 2005). Divers mécanismes (maturité asynchrone des organes mâles et femelles, auto-incompatibilité, particularités morphologiques) limitent l'importance de cette pollinisation directe.

Dans le cas de la pollinisation croisée, deux individus distincts sont obligatoirement en cause et nécessitent l'intervention d'un vecteur de transport du pollen. Si les Gymnospermes sont principalement pollinisés par des vecteurs abiotiques (eau, vent), les Angiospermes sont au contraire essentiellement pollinisés par des vecteurs biotiques (animaux). Plusieurs groupes d'animaux sont impliqués dans la pollinisation croisée des plantes à fleurs comme les insectes butineurs, des oiseaux arboricoles (espèces tropicales), les mammifères (principalement les chauves-souris tropicales et les petits marsupiaux arboricoles) (Gorenflot and Foucault, 2005; Pouvreau, 2004). Toutefois, de par leur nombre et leur diversité comportementale et morphologique, les insectes pollinisateurs ont un rôle prépondérant dans le succès de reproduction des Angiospermes.

1.2.2. Les insectes pollinisateurs

Ces insectes sont amenés à interagir physiquement avec les fleurs lors de la recherche d'un partenaire sexuel (comme chez les orchidées du genre *Ophrys* avec des tentatives d'accouplement d'insectes pollinisateurs avec la fleur), d'un site de ponte, ou le plus souvent de ressources alimentaires (nectar, pollen). Cependant, tous les insectes interagissant avec les fleurs ne permettent pas systématiquement une pollinisation efficace, en raison de caractéristiques morphologiques et comportementales inadaptées au transport du pollen. En effet, pour polliniser efficacement les fleurs, l'insecte doit être d'une taille suffisante et doit pouvoir rentrer en contact avec les anthères afin de capter passivement ou activement les grains de pollen, puis les transporter de fleurs en fleurs.

Quatre ordres d'insectes témoignent d'une réelle activité pollinisatrice : les Coléoptères, les Diptères, les Lépidoptères et les Hyménoptères (Mader et al., 2011; Pouvreau, 2004).

Les Coléoptères

Il s'agit du groupe de pollinisateurs le plus diversifié dans le monde. Ils sont d'importants pollinisateurs pour une grande diversité de fleurs, notamment pour des fleurs présentant des caractéristiques morphologiques « anciennes ». En effet, avec un appareil buccal généralement très court ils visitent principalement de larges inflorescences permettant un atterrissage facile (Achillée, Apiacées...) et des fleurs isolées à large corolle ouverte avec un accès facile au nectar et au pollen (Renonculacées, Rosacées, Nymphéacées).

Les Diptères

Les diptères (mouches, moustiques) rassemblent plus de 120 000 espèces dans le monde mais seules certaines espèces de mouches sont des pollinisateurs. Toutefois, en raison du grand nombre de genres et d'espèces montrant une attirance forte pour les fleurs, les mouches sont souvent d'importants pollinisateurs dans les écosystèmes naturels pour des plantes spécifiques, et occasionnellement pour des plantes cultivées par l'homme. Ces espèces, lors de la recherche d'un site de ponte favorable, utilisent le nectar des fleurs comme ressource énergétique. Les variations morphologiques de leurs pièces buccales en font des pollinisateurs diversifiés.

Les Lépidoptères

Les papillons peuvent avoir une activité diurne, crépusculaire ou nocturne selon les espèces. Ce sont donc des acteurs indispensables à la pollinisation d'un grand nombre d'espèces à fleurs. A l'inverse des mouches et des hyménoptères, tous les papillons présentent le même type de pièce buccale : une longue trompe leur permettant d'aspirer des substances liquides, le plus souvent sucrées. Ils vont donc privilégier les fleurs à corolle tubulaire profonde, où la compétition pour le nectar est plus faible car inaccessible pour un grand nombre d'autres insectes.

Les Hyménoptères

Un grand nombre d'espèces de fourmis et de guêpes « solitaires » se nourrissent en partie de substances sucrées et notamment de nectar de fleurs. Toutefois, chez les fourmis, le mode de prélèvement du nectar ne leur permet pas d'effectuer la pollinisation des fleurs visitées. Les guêpes peuvent transporter occasionnellement des grains de pollen via leurs poils (peu nombreux). Leur efficacité pollinisatrice est donc très limitée, à l'inverse des abeilles, considérées comme le groupe d'insectes pollinisateurs le plus important et efficace, en raison de leurs caractéristiques morphologiques et comportementales. En collectant le pollen et le nectar des fleurs pour nourrir leur descendance et pour elles mêmes, elles transfèrent de manière passive de fleurs en fleurs une grande quantité de pollen. De plus, la présence d'appareils de récolte du pollen (corbeille, brosse) et la structure plumeuse de leurs poils (dits « branchus ») présents en grande quantité sur tout le corps, leur permettent un transport plus efficace des grains de pollen (Michener, 2007).

1.3. La pollinisation entomophile : enjeux économiques et écologiques - Rôle majeur des abeilles

1.3.1. Valeur économique du service de pollinisation par les insectes

La pollinisation animale, notamment entomophile, est un service écosystémique important, permettant la pollinisation d'un grand nombre de plantes sauvages et cultivées (Ollerton et al., 2011) et produisant nourriture et ressources diverses pour l'activité humaine. La production de 84 % des espèces cultivées en Europe dépend directement de la pollinisation entomophile, et en particulier celle effectuée par les abeilles (Williams, 1994). Une synthèse de Klein et al. (2007) montre que sur les 124 cultures utilisées dans le monde pour l'alimentation humaine via la production de fruits, légumes et graines, 70 % d'entre elles dépendent directement de l'action de pollinisateurs.

Rien qu'aux Etats-Unis, la valeur économique (production de fruits, légumes, graines, huiles) de la pollinisation des cultures par les insectes était de 18 à 27 milliards de dollars pour l'année 2003 (Mader et al., 2011). Deux précédentes études avaient estimé un coût bien plus faible, à savoir 20 milliards d'euros pour Costanza et al. (1997) et 40 milliards d'euros pour Pimentel et al. (1997). Gallai et al. (2009) ont estimé la valeur

économique de la pollinisation par les insectes pour l'agriculture à l'échelle mondiale à plus de 153 milliards d'euros pour l'année 2005. Afin d'améliorer leurs estimations, un ratio de dépendance de la culture aux insectes pollinisateurs a été introduit. Ce ratio prend en compte l'impact réel des insectes pollinisateurs sur la production agricole. Il permet le calcul de la perte de production en cas de disparition totale des pollinisateurs, et la valeur économique du service de pollinisation par les insectes est assimilée à la perte correspondante de la valeur des cultures. Une étude plus récente de Lautenbach et al. (2012) faite sur 60 productions végétales, a estimé à 266 milliards d'euros ce service au cours de l'année 2009.

1.3.2. Une estimation a minima des bénéfices

Toutefois, ces études ne prennent pas en compte la valeur de la pollinisation dans la production de fibres pour l'industrie du textile (coton, lin...), de fourrage, de cultures florales et potagères. Elles ne comptabilisent pas non plus la valeur de produits indirects de la pollinisation tels que le lait et la viande produits par des bovins nourris à la luzerne, d'huiles à usage non alimentaire comme l'huile de canola et tournesol de plus en plus utilisées pour la production de biocarburant (Mader et al., 2011; Pouvreau, 2004).

Un autre aspect qui n'est pas considéré dans ces évaluations concerne le bénéfice des pollinisateurs pour les écosystèmes dits naturels ou semi-naturels. En effet, les insectes pollinisateurs en butinant les fleurs sauvages permettent également le renouvellement des pâturages, le maintien d'une flore sauvage renouvelant le sol et limitant son érosion, la production de ressources variées indispensables au maintien d'un grand nombre d'espèces animales. Ces ressources peuvent consister en des zones de reproduction, d'hivernage ou de refuge mais surtout des ressources alimentaires, via la production de fruits et de graines consommées par la faune sauvages (Pouvreau, 2004). Pour exemple, à la fin de l'été, l'alimentation du Grizzli, ours brun présent au nord des Etats-Unis et au Canada, se compose à 60 % de baies et autres fruits (Mader et al., 2011).

1.3.3. Bénéfices de la pollinisation par les abeilles

Aux Etats-Unis, des études réalisées dans les années 1990 estimaient que 80 % de la pollinisation entomophile dans les cultures est effectuée par les Apoïdes Apiformes, dont 80 % par les abeilles domestiques, et que les bénéfices sur les productions

agricoles avoisineraient les 10 milliards de dollars par an (Plowright and Rodd, 1980; Robinson et al., 1989). Toutefois ces estimations sont certainement sous évaluées car elles ne tiennent pas compte de la plus-value sur la qualité des produits, comme la taille et la symétrie des fruits et légumes. Or ce facteur a une valeur économique très forte notamment dans la production de fruits tels que les fraises, pommes, poires... (Pouvreau, 2004).

La valeur économique de la pollinisation des cultures par les abeilles sauvages est loin d'être négligeable, même si peu de scientifiques ont publié des chiffres la quantifiant. Des recherches de la Xeres Society et de la Cornell University ont estimé que 15 % du service de pollinisation entomophile provient uniquement de l'action des abeilles indigènes sauvages présentes autour des cultures (Mader et al., 2011). Losey and Vaughan (2006) ont estimé que la pollinisation des cultures par les insectes indigènes, presque exclusivement des abeilles sauvages, est responsable de la production de plus de 3 milliards de dollars de fruits et légumes aux Etats-Unis par an.

Des interactions entre espèces d'abeilles sauvages et domestiques peuvent également apporter une plus-value pour la pollinisation (Brittain et al., 2013; Garibaldi et al., 2013), en augmentant l'efficacité pollinisatrice des abeilles domestiques sur certaines cultures, comme le tournesol (Greenleaf and Kremen, 2006a).

Certaines espèces sauvages sont exploitées dans plusieurs régions en raison du fort déclin des populations d'abeilles domestiques et/ou de la faible capacité pollinisatrice de cette espèce sur certaines cultures. C'est le cas de bourdons (*Bombus terrestris* et *Bombus lucorum* en Europe) utilisés entre autres pour la pollinisation de nombreux arbres fruitiers, des melons, des tomates ; *Osmia cornifrons* pour la pollinisation des arbres fruitiers au Japon ; *Megachile rotundata* pour la pollinisation de la luzerne, notamment aux Etats-Unis (Delaplane and Mayer, 2000; Greenleaf and Kremen, 2006b; James and Pitts-Singer, 2008; Velthuis and Doorn, 2006). Ces interventions ont une valeur économique non négligeable comme dans les cultures de tomates où l'utilisation de bourdons permet d'augmenter la production de fruits de 45 % et le poids des fruits de presque 200 % (Greenleaf and Kremen, 2006b).

Mais là encore les bénéfiques n'ont été estimés que pour les productions agricoles, notamment fruitières, légumières et oléagineuses, sans tenir compte de l'action de ces pollinisateurs sur les écosystèmes naturels.

2. Les abeilles : diversité des exigences biologiques et écologiques

2.1. Origines des abeilles et diversité spécifique

Les abeilles constituent, avec les fourmis et les guêpes, l'infra-ordre des Aculéates, groupe majeur des Hyménoptères. Elles appartiennent au groupe des Apoïdes apiformes. L'ancêtre commun des abeilles et des guêpes remonte au Crétacé (il y a 146 à 66Ma) et était très certainement une guêpe solitaire prédatrice. A cette époque les plantes à fleurs (Angiospermes) commencent à apparaître. Parallèlement, certaines espèces de guêpes solitaires abandonnent leur comportement carnivore ancestral en développant un régime végétarien et exploitent les ressources produites par ces nouveaux types de plantes (Kirk and Howes, 2012; Michener, 2007) et donneront les abeilles d'aujourd'hui.

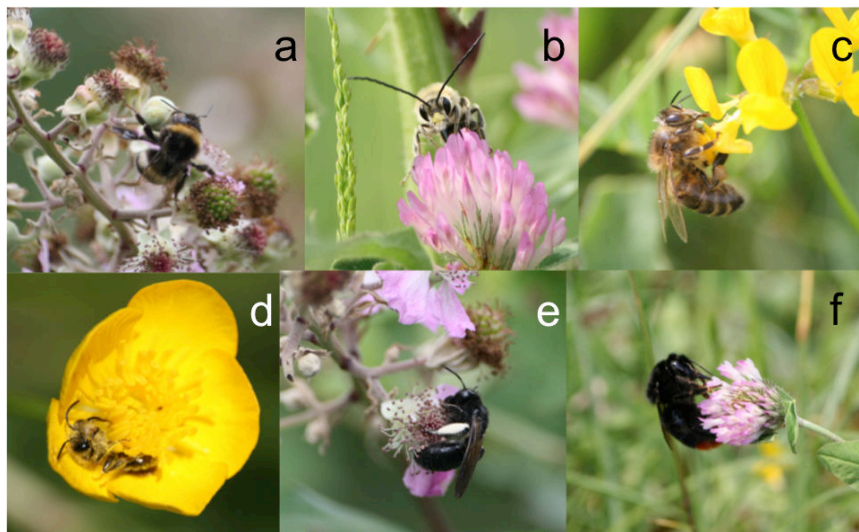


Figure 1 : Photographies de pollinisateurs apiformes : *Bombus terrestris* (a), *Eucera longicornis* (b), *Apis mellifera* (c), *Andrena sp.* mâle (d), *Andrena sp.* femelle (e), *Bombus lapidarius* (f). Deux Sèvres, France (© O. Rollin).

Les abeilles forment un groupe riche et diversifié, tant sur les caractéristiques morphologiques que comportementales (Figure 1). On dénombre aujourd'hui plus de 25 000 espèces d'abeilles dans le monde (reparties en 7 familles) et entre 860 et 1200 en France (Michener, 2007; Pouvreau, 2004; Rasmont et al., 1995). Cette richesse élevée sur le territoire est en partie due à la zone méditerranéenne, avec plus de 491 espèces

recensées dans le sud de la France (Michener, 2007). A la différence d'un grand nombre de groupes biologiques, les abeilles connaissent à l'échelle mondiale des points chauds de diversité et d'abondance non pas au niveau des zones tropicales mais dans les zones géographiques présentant un climat tempéré sec, de type méditerranéen (bassin méditerranéen, Asie centrale, Californie, zones désertiques du sud-est des Etats-Unis et du nord du Mexique, ...) (Michener, 2007).

2.2. Différents niveaux de socialité

Les abeilles présentent des traits d'histoire de vie très variés. Certaines espèces sont sociales et vivent en colonies, d'autres sont solitaires. Mais il existe différents niveaux de socialité intermédiaires dont quelques exemples sont donnés par la suite.

Une colonie est définie comme un nid présentant au moins deux femelles vivant ensemble. Généralement les femelles peuvent être séparées en deux catégories : une reine, généralement l'unique femelle reproductrice et les ouvrières, généralement stériles, responsables de la récolte des ressources alimentaires, la construction, l'entretien et la défense du nid, l'alimentation des larves.

En France une seule espèce est considérée comme *hautement eusociale*. Il s'agit de l'abeille domestique ou abeille mellifère (*Apis mellifera* L.) vivant en grandes colonies pérennes et stockant d'importantes quantités de réserves pour subsister durant l'hiver. C'est la seule espèce en France et en Europe exploitée pour le miel, la cire, la gelée royale.

D'autres espèces vivent en colonies non pérennes de taille plus modeste, de l'ordre de centaines d'individus avec une reine et des ouvrières, avec une phase solitaire de l'automne au début du printemps. En France c'est le cas de la plupart des espèces de bourdons et de quelques autres espèces sauvages. Elles sont dites *primitivement eusociales* (Michener, 2007).

La majorité des abeilles sauvages sont *solitaires*: la femelle est seule pour construire et entretenir son nid et fournir les ressources nécessaires à sa descendance via des réserves minimales en pollen et nectar stockées dans chaque cellule. Des *phénomènes d'agrégation* sont observés chez de nombreuses espèces solitaires terricoles, telles que les Andrènes, avec localement de fortes densités de nids (Michener, 2007).

2.3. Ressources florales

Pour survivre, les abeilles ont besoin de trois ressources essentielles, autres que l'eau : (i) du pollen, source de protéines, vitamines et minéraux, (ii) du nectar pour les carbohydrates et les acides aminées et (iii) des sites de nidification pour se reproduire (et hiverner pour les espèces passant l'hiver).

Les abeilles ont développé des préférences plus ou moins marquées en termes de choix de pollen et de nectar. Presque toutes les abeilles *eusociales*, et une partie des solitaires, ont un régime alimentaire généraliste, alors que seulement quelques espèces solitaires sont strictement spécialistes (Michener, 2007). La période d'activité des espèces pourrait être un facteur explicatif de cette spécialisation. Les abeilles *eusociales* ont besoin de fleurs sur une longue période et peu d'espèces végétales fleurissent en continu sur plusieurs mois, alors que les abeilles solitaires ont généralement une période d'activité des adultes courte, permettant une synchronisation avec la floraison d'une ressource particulière (Michener, 2007).

2.3.1. Récolte du pollen : différents niveaux de spécialisation

On peut distinguer deux grands types de régimes alimentaires polliniques : (i) polylectique lorsque le pollen récolté est issu d'un grand nombre de fleurs sans lien taxonomique particulier, (ii) oligolectique quand le pollen provient d'un taxon particulier de fleurs et (iii) monolectique lorsque le pollen est récolté sur une plante particulière, mais ce statut est de plus en plus remis en question (Michener, 2007). Des adaptations structurales et comportementales peuvent déterminer le type de pollen récolté et son transport (Thorp, 1979). La plupart des abeilles femelles collectent le pollen via une brosse de récolte située sur les pattes postérieures ou sur la face ventrale du métasome (e.g. Megachilidae), constituée de poils « branchus » (ou plumeux). Chez les espèces de la famille des Apidae, telles que les *Bombus sp.* et l'abeille domestique *Apis mellifera* L., les femelles ont sur les pattes postérieures, à l'arrière du tibia, une corbicula (corbeille à pollen) qu'elles utilisent pour agréger le pollen en pelote (Michener, 2007).

La capacité des abeilles à récolter certains types de pollens peut dépendre de la densité et de la structure des poils de la brosse de récolte (Thorp, 1979). Certaines espèces sauvages présentent des adaptations morphologiques spécifiques. En Europe, les femelles de *Colletes nasutus* (Colletidae), *Andrena nasuta* (Andrenidae) et *Cubitalia parvicornis* (Eucerini) ont des poils crochus sur la face et le devant du tibia leur

permettant de récolter sur des fleurs à corolle courte, du pollen situé sur des anthères longues (e.g. Boraginaceae) (Michener, 2007). La morphologie des grains de pollen, propre à chaque espèce végétale, peut également affecter leur récolte. Vaissière and Vinson (1994) ont montré que la longueur des épines présentes à la surface des grains de pollen de coton (pollen échiné) était le principal facteur diminuant l'efficacité de récolte des abeilles domestiques.

2.3.2. Récolte du nectar : composition et contraintes morphologiques

La récolte du nectar est fortement liée aux contraintes morphologiques des espèces, telles que la longueur de la langue et la taille du corps, qui vont déterminer les types de fleurs que ces espèces pourront visiter efficacement. On distingue deux principaux groupes morphologiques : les abeilles à langue longue (e.g. Megachilidae, Apidae) et celles à langue courte (e.g. Halictidae, Andrenidae, Mellitidae) (Michener, 2007). A la différence des abeilles à langue longue, celles à langue courte ou des abeilles de petite taille corporelle ne peuvent pas butiner le nectar des fleurs à corolle tubulaire profonde (*Primula sp.*, *Lamium sp.*, *Lithospermum sp.*...). Elles peuvent uniquement prélever le nectar des fleurs à corolle large et courte comme chez les Apiacées, mais l'inverse n'est pas vrai car toutes les abeilles peuvent potentiellement butiner les fleurs à corolle courte (Brian, 1957; Harder, 1985; Heinrich, 1976; Kirk and Howes, 2012; Ranta and Lundberg, 1980). En effet, les abeilles à langue longue peuvent récolter le nectar de fleurs présentant une plus grande diversité de structure, mais leur vitesse de butinage peut être affectée par le rapport entre longueur de langue et profondeur de fleur (Brian, 1957; Graham and Jones, 1996).

Il a été montré que la sélection de la ressource nectarifère dépendait également de la quantité et de la qualité du nectar disponible dans l'environnement (Potts et al., 2003; Roubik and Buchmann, 1984). Les plantes peuvent produire un nectar dont le volume et la composition peuvent être très variables selon les espèces, les variétés, mais également selon les conditions climatiques et environnementales, avec des variations journalières parfois importantes (Pouvreau, 2004). En plus des sucres (sucrose, fructose, glucose), les nectars de fleurs contiennent en faible quantité des protéines, lipides, acides aminés (Baker and Baker, 1983; Inouye et al., 1980). Ils peuvent également contenir des toxines (alcaloïdes, phénols, hydroquinones) (Clinch et al., 1972; Crane, 1978; Deinzer et al., 1977; Madel, 1977). Une des hypothèses évoquées pour

expliquer la présence de ces toxines dans le nectar serait qu'elles fourniraient une protection contre le vol du nectar par certaines autres espèces d'insectes (Baker and Baker, 1983; Rhoades and Bergdahl, 1981). Les variations journalières de production de nectar peuvent également agir sur l'efficacité pollinisatrice des insectes en fonction de l'heure de la journée (Herrera, 1990; Maurizio, 1975).

Les abeilles domestiques préfèrent butiner le nectar des variétés de colza mâle-fertile en raison de leur nectar plus calorique que celui des variétés de colza mâle-stérile (Mesquida et al., 1987 in Pierre et al., 1999). Tepedino and Parker (1982) ont également montré que les butineuses d'abeilles domestiques et de bourdons préfèrent récolter du nectar sur les variétés de tournesol produisant le nectar le plus calorique et récolter du pollen sur d'autres variétés ayant une productivité pollinique supérieure.

2.4. Nidification et habitats favorables

Un nid d'abeille consiste en un ensemble de cellules d'incubation. Chaque cellule sert à protéger l'individu durant les stades immatures de développement et dans la plupart des cas, en y stockant la quantité de nourriture nécessaire à la croissance de la larve. Seules les abeilles sociales des genres *Bombus* et *Apis* (abeille domestique) ont des cellules séparées pour les larves et le stockage des ressources trophiques (Michener, 2007). La majorité des nids consistent en un trou dans le sol, en une cavité dans le bois, ou dans des tiges creuses ou des tiges à moelle (Figure 2). On distingue cinq groupes fonctionnels basés sur le mode de nidification (Potts et al., 2005): (i) les abeilles terricoles, qui représentent 80 % des espèces sauvages, creusent leur nid dans le sol ; (ii) les abeilles maçonnes utilisent des cavités déjà existantes dans du bois, de la roche, des tiges creuses, des coquilles d'escargots; (iii) les abeilles sociales utilisent de grandes cavités naturelles telles qu'un tronc d'arbre creux, d'anciens nids de micromammifères ; (iv) les abeilles charpentières creusent elles-mêmes une cavité dans du bois ; (v) les abeilles parasites appelées aussi abeilles « coucou », ne construisent pas de nid mais parasitent celui d'une espèce hôte en y pondant ses œufs.

Plusieurs études ont décrit chez les abeilles sauvages des préférences d'habitats pour la nidification, notamment dans les milieux agricoles caractérisés par une forte instabilité spatiale et temporelle de la mosaïque paysagère (Frankie et al., 1993; Michener, 2007; Plateaux-Quénu, 1972; Wcislo and Cane, 1996). Les cultures annuelles sont des milieux très perturbés. Les pratiques mécaniques du sol telles que le labour en font des milieux

peu favorables à la nidification (Morandin et al., 2007; Shuler et al., 2005). A l'inverse, les habitats semi-naturels et boisés fournissent de nombreuses opportunités de nidification (sol nu, bois mort, cavité, ...) et peuvent ainsi abriter un plus grand nombre d'espèces que les cultures annuelles, ainsi que des espèces plus spécialisées et/ou en danger (Kremen et al., 2007; Potts et al., 2003; Steffan-Dewenter and Tscharntke, 2001). Peu d'études traitent de l'importance relative de la qualité et quantité des ressources pour la nidification sur la structure des communautés. Cependant, il a été montré qu'une part importante des variations d'abondance des espèces pouvait être expliquée par la disponibilité des sites de nidification (Potts et al., 2005; Roubik, 1992) ou les caractéristiques du sol comme la végétalisation (Carré, 2008; Hopwood, 2008), la quantité d'argile (Cane, 1991; Julier and Roulston, 2009), la granulométrie (Carré, 2008), l'humidité (Cane, 2008; Julier and Roulston, 2009).

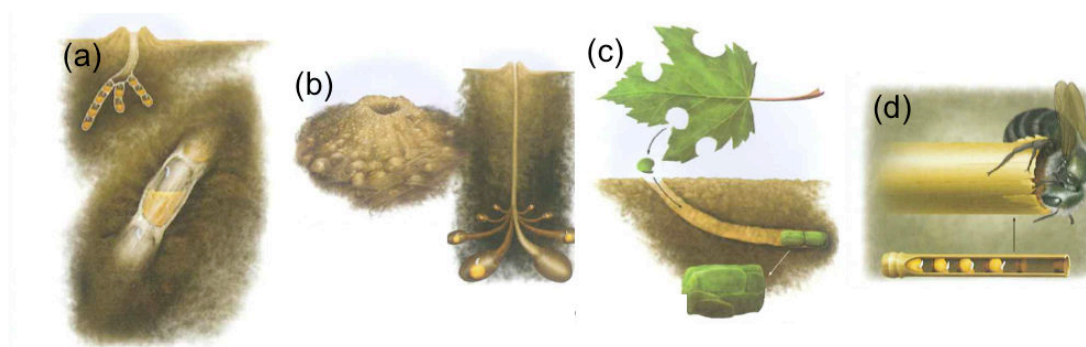


Figure 2 : Dessins de différents modes de nidification chez les abeilles. Nids typiques d'abeilles terricoles du genre *Colletes* (a) ou *Andrena* (b), nid d'abeille massonne coupeuse de feuille du genre *Megachilidae* (c), abeille massonne nichant dans des tiges creuses (*Osmia*) (d). Tiré de Mader et al. (2011)

3. Déclin des abeilles : bilan, causes et conséquences

Les agroécosystèmes constituent le mode d'usage majoritaire des terres aux plans national et européen (respectivement 52 % et 47 % des superficies) (Robinson and Sutherland, 2002; Scheper et al., 2013). Avec une population humaine qui ne cesse d'augmenter pour approcher les 9 milliards d'individus d'ici 2050, les surfaces cultivées dans le monde ont augmenté de 466 % entre 1700 et 1980 (Matson et al., 1997;

Tscharntke et al., 2005). Ces changements d'usage des terres, via la conversion des habitats naturels en surfaces cultivées et l'intensification des pratiques agricoles, se sont accélérés depuis la mise en place de Politique Agricole Commune (PAC) (Henle et al., 2008) et sont considérés comme les causes principales de la perte de biodiversité (Benton et al., 2003; Tscharntke et al., 2012a). Ce déclin des espèces dans les paysages agricoles a été montré pour de nombreux taxa, en particulier chez les oiseaux, les insectes et les plantes (Benton et al., 2002; Brückmann et al., 2010; Chamberlain et al., 2000; Donald et al., 2006, 2001; Flynn et al., 2009; Newton, 2004; Sanderson et al., 2013; Sotherton, 1998; Thomas et al., 2004).

Face à cette perte de biodiversité, des craintes sont apparues quant à la durabilité des services écosystémiques rendus par ces espèces, tels que lutte contre les ravageurs, la pollinisation et les processus de décomposition (Brittain and Potts, 2011; Klein et al., 2003) et ses conséquences pour l'homme.

L'idée d'une crise de la pollinisation est apparue dans les années 1990 (Allen-Wardell et al., 1998; Kearns et al., 1998) et a fait l'objet de plusieurs études (Biesmeijer et al., 2006; Potts et al., 2010b, 2006; Steffan-Dewenter et al., 2005; Vanbergen and Initiative, 2013). Elle est fortement liée à l'augmentation des besoins de production de denrées alimentaires pour soutenir une population humaine toujours plus importante et s'est développée conjointement à la crainte d'un déclin massif des pollinisateurs, en particulier des abeilles.

Toutefois, des interrogations subsistent quant à l'existence d'une réelle menace d'une crise de la pollinisation. Selon Ghazoul (2005), le déclin des pollinisateurs pourrait être moins alarmant que ne le laissent entendre certains (Allen-Wardell et al., 1998; Kearns et al., 1998) car la majeure partie des denrées alimentaires produites (en volume) ne dépend pas directement de la pollinisation animale, et dans le cas des cultures entomophiles, la pollinisation animale est rarement obligatoire, même si son action augmente la quantité et la qualité des productions.

3.1. Un déclin des abeilles à l'échelle mondiale

Depuis une cinquantaine d'années, d'importants déclin ont été observés dans les populations d'abeilles et touchent à la fois les abeilles domestiques (*Apis mellifera* L.) et sauvages. Tout au long de cette étude, les abeilles domestiques seront distinguées des espèces sauvages, en raison de leur gestion par l'homme, affectant leur densité à

l'échelle locale ou d'un territoire entier. Les bourdons pourront également dans certains cas, faire l'objet d'un sous-groupe au sein des abeilles sauvages, en raison de divers traits fonctionnels, tels que la socialité, la taille, la distance de dispersion, etc. Ce type de classification simplifiée correspond aux grands groupes d'abeilles ciblés dans les études de conservation de la faune pollinisatrice apiforme (Dicks et al., 2010; Kirk and Howes, 2012).

3.1.1. Déclin des populations d'abeilles domestiques

Le nombre de colonies d'abeilles domestiques a fortement régressé dans le monde ces dernières décennies. Bien que le nombre d'apiculteurs ait diminué en Europe, on estime à 25 % la diminution du nombre de colonies entre 1985 et 2005 (Potts et al., 2010a). En France, ces pertes hivernales ont touché entre 19.6 et 29.2% des ruches entre 2008 et 2011 (Holzmann et al., 2012). La tendance est encore plus nette aux Etats-Unis avec une diminution d'environ 55 % du nombre de ruches depuis 1947 et des mortalités hivernales plus importantes durant les hivers 2006-2007 et 2007-2008, avec respectivement 32 % et 36 % de perte de colonies (National Research Council, 2006; VanEngelsdorp et al., 2008). Durant l'hiver 2010-2011 les pertes hivernales ont touché 30% des cheptels (vanEngelsdorp et al., 2012).

Depuis 2006, est apparu aux Etats-Unis un nouveau phénomène de mortalité inquiétant: le « Colony Collapse Disorder » (CCD) ou « syndrome d'effondrement des colonies » (Johnson, 2011; Spleen et al., 2013; VanEngelsdorp et al., 2008). Oldroyd (2007) décrit le CCD, comme un « *mal mystérieux* » du fait que le symptôme principal est simplement un faible nombre d'abeilles adultes dans la ruche. Les corps des abeilles ne sont retrouvés ni dans la ruche ni à proximité de celle-ci, et bien qu'il existe souvent de nombreux organismes pathogènes présents, aucun signe extérieur de maladies ou parasites n'est trouvé pouvant expliquer la mort de la ruche. De plus, il y a encore des réserves suffisantes en miel et pollen, les abeilles immatures (couvain) sont présentes, ainsi que la reine et un petit groupe d'ouvrières l'entourant (Johnson, 2011). Ce phénomène s'est rapidement rependu à travers tout le pays. Le premier rapport du CCD remonte à la mi-novembre 2006 par un apiculteur « transhumant » de Pennsylvanie, suite à un hivernage en Floride. Dès février 2007, un grand nombre d'apiculteurs faisait part d'importantes pertes sur leur cheptel durant l'hiver, associées au CCD. En 2009, ce phénomène affectait déjà 35 états aux USA (Johnson, 2011).

Ces pertes de colonies se produisant brutalement semblent différer des pertes habituelles de colonies car elles seraient provoquées par un non-retour à la ruche anormalement élevé des butineuses.

Les raisons de ces mortalités croissantes restent encore largement méconnues mais la piste d'une origine multifactorielle semble la plus probable (Johnson, 2011; Maini et al., 2010; Potts et al., 2010b; vanEngelsdorp and Meixner, 2010). La plupart des études actuelles concernent l'abeille domestique et traite de l'action conjuguée entre pesticides ou entre pesticides et pathogènes (voir section 3.3.8).

3.1.2. Déclin des abeilles sauvages

En ce qui concerne les populations d'abeilles sauvages, l'estimation de ce déclin est plus complexe. En effet, les bases de données anciennes sont rares et les collections de spécimens (collectionneurs et muséums) ne permettent d'appréhender que des changements de composition des cortèges via la présence ou l'absence des espèces, mais ne permettent pas forcément d'étudier les changements d'abondance. Rares sont les études traitant du déclin de l'ensemble du cortège d'abeilles sauvages, notamment suivant une analyse temporelle de la diversité et/ou abondance des abeilles, mais toutes ont mis en évidence des tendances plus ou moins alarmantes.

Biesmeijer et al. (2006) ont montré un fort déclin des communautés d'abeilles sauvages en Grande Bretagne et aux Pays-Bas, en comparant des données avant et après 1980. La richesse spécifique des abeilles avait diminué dans 52 % et 67 % des carrés étudiés (un carré = 10 km²) en Grande-Bretagne et aux Pays-Bas, respectivement, alors qu'une augmentation de la richesse spécifique n'a été observée que dans 10 % et 4 % des carrés. En Belgique, Rasmont et al. (2006) ont mené une étude comparative sur l'abondance des abeilles sauvages avant et après 1950 et montrent que sur les 360 espèces étudiées, 25 % sont rares (leur dynamique n'a donc pu être déterminé), 25 % ont diminué, 40 % sont stables et 10 % sont en augmentation.

Avec environ 250 espèces dans le monde inféodées aux zones tempérées, alpines, et arctiques de l'hémisphère nord (Michener, 2007), les bourdons sont le groupe d'abeilles sauvages le plus étudié pour quantifier ce déclin et en identifier les causes (Cameron et al., 2011; Colla and Packer, 2008; Fitzpatrick et al., 2007; Goulson et al., 2010, 2008, 2006; Rasmont et al., 2006; Williams and Kremen, 2007; Williams and Osborne, 2009).

Cameron et al. (2011) ont étudié le déclin de huit espèces de bourdons présentes aux Etats-Unis au cours du 20^{ème} siècle, en comparant un échantillonnage contemporain (2007-2009), avec une base de données construite à partir de plus de 73 000 spécimens de muséums, récoltés tout au long du 20^{ème} siècle. Les abondances relatives de quatre de ces espèces ont diminué de près de 96 % et leur surface de répartition s'est réduite de 23 à 87 %, et cela uniquement au cours des 20 dernières années pour certaines espèces. Williams et Osborne (2009) avaient fait le même constat. Sur les 17 espèces connues en Grande Bretagne, 11 avaient montré une diminution de leur surface de répartition et deux étaient supposées disparues. Une étude similaire a été menée par Colla et al. (2012). Le statut de 21 espèces de bourdons nord-américaines a été évalué sur la période 1864 à 2009, en utilisant des données issues de muséums, de diverses collections institutionnelles des Etats-Unis et du Canada et de prélèvements de terrain plus récents. Sur les 21 espèces de bourdons étudiées, 11 ont subi un déclin très important de leur population (> 50%) (*Bombus ashtoni*, *B. fervidus*, *B. variabilis*) et 8 ont montré des signes de stabilité ou d'augmentation de l'abondance relative (*B. bimaculatus*, *B. impatiens*, *B. rufocinctus*).

Bien que ce déclin soit généralisé, il n'affecte pas de la même façon toutes les espèces. Les plus sujettes à ce déclin sont les espèces présentant un ou plusieurs des caractères suivants : un régime alimentaire spécialiste (oligolectique), des habitats particuliers pour la nidification, une faible capacité de dispersion (généralement les espèces de petite taille), un développement larvaire plus lent, une seule génération par an (univoltine), des pièces buccales avec une langue longue, un comportement parasitique (abeilles « coucou », car elles dépendent directement du maintien de leurs hôtes) (Biesmeijer et al., 2006; Goulson et al., 2008; Rasmont et al., 2006; Williams et al., 2010).

3.2. Conséquences du déclin des abeilles

3.2.1. Conséquences pour les espèces cultivées

Ce déclin pourrait avoir des conséquences directes sur la reproduction de nombreuses plantes cultivées et sur la production de denrées alimentaires, compte tenue de leur importance pour la pollinisation de ces espèces (Gallai et al., 2009; Klein et al., 2007b; Mader et al., 2011; Pouvreau, 2004). Le coût économique d'un déclin majeur des abeilles est difficile à estimer. Les études qui se sont attelées à cette tâche ne traitent que du coût

relatif à la production de denrées alimentaires pour l'homme, mais leurs estimations restent très élevées (plus de 153 milliards d'euros par an à l'échelle mondiale ; Gallai et al., 2009) et montrent l'enjeu majeur de préserver ces pollinisateurs.

Cependant, beaucoup de ces études se basent sur le bénéfice de la pollinisation par les espèces gérées et notamment les abeilles domestiques, considérées comme fournissant la majeure partie du service de pollinisation à l'agriculture. Or, cette seule espèce ne suffit pas à polliniser toutes les cultures. En analysant le nombre de ruches d'abeilles domestiques présentes en Grande-Bretagne, Breeze et al. (2011) ont estimé que les populations actuellement présentes dans le pays ne peuvent fournir que 34 % du service de pollinisation qu'exigent les cultures présentes sur le territoire, contre 70 % en 1984.

D'autres espèces gérées comme les bourdons sont essentielles pour un grand nombre de cultures fruitières, légumières ou oléagineuses, en augmentant leur rendement soit directement par leur pollinisation, soit par leur interaction avec les abeilles domestiques (Goulson, 2003; Greenleaf and Kremen, 2006a, 2006b; Velthuis and Doorn, 2006). A titre d'exemple, les tomates ne peuvent être pollinisées efficacement que par des bourdons de par leur grosse taille et leur capacité à faire vibrer les fleurs suffisamment fort pour en libérer le pollen (Delaplane and Mayer, 2000).

Les espèces sauvages indigènes ont également un rôle non négligeable. La présence d'une communauté d'espèces pollinisatrices indigènes peut aider à limiter l'effet du déclin des espèces gérées (Kremen et al., 2002). La diversité de la communauté agit sur la stabilité du rendement des cultures pollinisées par ces espèces (Garibaldi et al., 2011) car une diversité plus importante d'abeilles dans le paysage permet un service de pollinisation plus efficace des cultures (Hoehn et al., 2008; Winfree and Kremen, 2009).

3.2.2. Conséquences pour la flore sauvage

De nombreux cas montrent une corrélation positive entre diversité des abeilles et diversité florale à l'échelle locale (Fründ et al., 2011; Hoehn et al., 2010; Holzschuh et al., 2008, 2006; Hopwood, 2008; Potts et al., 2003). L'étude de Biesmeijer et al. (2006) a montré en Grande-Bretagne et aux Pays-Bas une régression de l'air de répartition des plantes pollinisées par les abeilles, parallèlement à la forte diminution de la richesse spécifique des abeilles. La perte de diversité fonctionnelle des insectes pollinisateurs a

un effet négatif sur la stabilité des communautés végétales qu'ils butinent, en diminuant la diversité florale (Fontaine et al., 2006). Certaines plantes sauvages sont majoritairement ou exclusivement visitées et pollinisées par certains groupes d'abeilles comme les bourdons, ou par quelques espèces particulières (Goulson, 2010; Kirk and Howes, 2012). Leur vulnérabilité face au déclin de leurs pollinisateurs est donc accrue.

3.3. Causes du déclin des pollinisateurs en paysages agricoles

Les causes pouvant expliquer le déclin des abeilles sont diverses (Breeze et al., 2012), mais beaucoup résultent de l'intensification agricole, considérée comme le principal facteur de ce déclin au niveau européen, du fait de ces nombreux impacts sur la disponibilité des ressources nécessaires aux abeilles sauvages et domestiques à l'échelle du paysage (Le Féon et al., 2010; Steffan-Dewenter, 2003).

3.3.1. Dégradation, fragmentation et perte des habitats naturels

L'intensification agricole a conduit les agriculteurs à augmenter leur surface cultivée, au détriment des surfaces naturelles. En Grande Bretagne, plus de 90 % des prairies non-exploitées ont été perdues depuis les années 1930 (Goulson et al., 2008). Avec la PAC, des subventions ont été mises en place pour favoriser l'arrachage des haies, le drainage des zones marécageuses, le labour et le réensemencement des pâturages. Cela a conduit à une baisse constante de la superficie des terres non cultivées et des terres agricoles non exploitées (Goulson et al., 2008). La même tendance a été observée dans d'autres pays, notamment aux Etats-Unis, où dans l'Iowa, la surface en prairie est passée de 85 % à 0,1 % (Hines and Hendrix, 2005).

La perte des habitats naturels, semi-naturels et surfaces agricoles permanentes, telles que les prairies permanentes, friches, jardins, haies, bordures de champs et de cours d'eau, a des conséquences très néfastes pour les abeilles, notamment pour les espèces sauvages. L'augmentation de la présence de ces habitats dans le paysage agricole a un effet positif sur le nombre d'espèce d'abeilles (Duelli and Obrist, 2003; Le Féon et al., 2010). Les prairies permanentes et les jardins sont des zones sources et de refuge pour les populations de bourdons dans un paysage agricole pauvre (Goulson et al., 2010; Öckinger and Smith, 2007). L'effet positif de ces patches de ressources, même de petite taille, sur la nidification et la survie des bourdons peut s'observer sur des populations éloignées d'un kilomètre (Goulson et al., 2010).

La structure du paysage joue également un rôle important dans la plus-value de ces habitats sur les communautés d'abeilles. La diversité et l'abondance des abeilles augmentent respectivement avec la taille et la connectivité des éléments d'habitats favorables (Steffan-Dewenter, 2003). La fragmentation des habitats est un élément important dans la dynamique des populations. Elle englobe tout phénomène artificiel de morcellement de l'espace, qui peut ou pourrait empêcher une ou plusieurs espèces vivantes de se déplacer comme elles le devraient et le pourraient en l'absence de facteur de fragmentation (Farina, 2006). Avec la fragmentation des habitats, les populations isolées peuvent rapidement voir leurs effectifs baisser, notamment pour les espèces de petite taille avec des capacités de dispersion limitées, car l'ensemble des ressources qui leur sont nécessaires peuvent ne plus être accessibles (Williams et al., 2010). Ces espèces peuvent alors ne plus être en mesure de fournir un service écologique efficace pour les plantes (Kluser and Peduzzi, 2007). Globalement, l'abondance et la diversité des abeilles seront plus faibles dans un paysage homogène caractérisé par une dominance de monocultures et peu de surfaces naturelles, que dans un paysage plus hétérogène avec des ressources diversifiées, disponibles tout au long de l'année (Banaszak, 1992; Le Féon et al., 2010; Williams et al., 2010).

3.3.2. Diminution de la quantité et diversité des ressources fleuries

Le déclin des abeilles sauvages est étroitement associé à celui observé chez les plantes à fleurs (Biesmeijer et al., 2006; Carvell et al., 2006a, 2006b). Chez les bourdons, l'augmentation de la disponibilité en fleurs dans le paysage a un effet positif sur la croissance de la colonie, via un plus grand nombre d'ouvrières (Williams et al., 2012).

Toutefois les mécanismes liant ces deux observations ne sont pas encore clairs. En effet, qui des abeilles ou des plantes entraînent le déclin des autres ? Observe-t-on une baisse de la diversité des abeilles sauvages en réponse au déclin des plantes à fleurs ou à l'inverse, la baisse de diversité florale est causée par le déclin des abeilles qui les pollinisent ? Une autre hypothèse serait que plantes à fleurs et abeilles sauvages répondraient de la même manière à diverses pressions environnementales, telles que le changement du climat, les modifications des itinéraires techniques agricoles, la dégradation des espaces naturels, etc. (Biesmeijer et al., 2006).

Différentes pratiques agricoles peuvent diminuer la quantité de fleurs dans le paysage :

- la perte des milieux naturels et semi-naturels comme les bordures extérieures de champs de plus en plus rognées par les cultures, ou la transformation de prairies permanentes en culture annuelles (Breeze et al., 2012; Goulson et al., 2008; Le Féon et al., 2010),
- l'utilisation d'herbicides dans les parcelles et les bordures qui réduisent la quantité et qualité des ressources florales (Breeze et al., 2012),
- la fauche excessive des prairies, bordures de champs et de routes, empêchant ou limitant la période de floraison des plantes,
- l'apport de fertilisants dans les parcelles cultivées, et par débordement dans leurs bordures, qui réduit la diversité florale en favorisant notamment la présence des graminées (Carvell et al., 2006a; Kleijn et al., 2009).

3.3.3. Diminution de la disponibilité des sites de nidification

Avec la PAC et l'urbanisation, d'importantes surfaces d'habitats naturels et semi-naturels ont disparu et avec eux de nombreux sites potentiels de nidification (prairies, bois, cavités, sol sableux) (Goulson et al., 2008; Rasmont et al., 2006). La majorité des espèces européennes nichent dans le sol (Michener, 2007). Pour exemple, les bourdons, en forte régression, nichent dans d'anciens petits terriers de micromammifères dans des sites recouverts de touffes d'herbes tels que les fossés, lisières de bois, bordures de champs et de routes (Kells and Goulson, 2003; Michener, 2007).

Dans les paysages agricoles, les zones de cultures intensives sont majoritairement constituées de monocultures annuelles, peu favorables à ce type de nidification. En effet, les pratiques agricoles telles que le labour, l'utilisation d'insecticides, l'irrigation, rendent ces surfaces très instables (Kremen et al., 2007). Cependant, peu d'études traitent de cette problématique et les résultats sont parfois contradictoires. Shuler et al. (2005) montrent que le principal pollinisateur sauvage des cultures de courges nidifie de préférence dans les parcelles plutôt que dans les bordures et que l'espèce est beaucoup moins abondante dans les exploitations pratiquant le labour, que dans celles n'utilisant pas cette technique. A l'inverse, l'étude de Julier and Roulston (2009) dans la même région ne montre pas d'effet du labour.

3.3.4. Effet des pesticides

Geiger et al. (2010) ont analysé l'effet de 13 composants différents de pesticides utilisés dans les paysages agricoles intensifs de huit pays européens et ont montré que l'utilisation de ce type de molécule était responsable du déclin de nombreux taxa parmi les plantes, les carabes et les oiseaux.

Chez les abeilles, les études sont principalement menées en milieux contrôlés, sur les abeilles gérées par l'homme (abeilles domestiques principalement) (Decourtye et al., 2013). Les principales substances incriminées sont les insecticides, et notamment depuis quelques années les néonicotinoïdes (Cressey, 2013), qui peuvent affecter le succès reproducteur (Whitehorn et al., 2012), la résistance des individus aux parasites et pathogènes, l'efficacité métabolique des individus, l'efficacité de butinage par la mort directe (Gill et al., 2012) ou par la désorientation des individus chez les espèces sociales (Henry et al., 2012a). L'exposition peut se faire par contact direct avec ces produits lors de leur application, par contact avec des substances contaminées (guttation, rosée) ou par ingestion de pollen ou nectar contaminé (Goulson, 2010; Krupke et al., 2012).

Les études menées sur abeilles sauvages sont peu nombreuses et se focalisent généralement sur l'effet des insecticides sur les bourdons (Gill et al., 2012; Mommaerts et al., 2010; Stevens and Jenkins, 2013; Whitehorn et al., 2012). Les effets sur abeilles solitaires sont encore peu étudiés (Brittain and Potts, 2011; Brittain et al., 2010; Tesoriero et al., 2003).

3.3.5. Compétition entre abeilles domestiques et abeilles sauvages

Les différentes espèces d'abeilles peuvent exploiter les mêmes ressources trophiques. Mais en raison des pratiques apicoles, telle que la transhumance pouvant occasionner de fortes densités d'abeilles domestiques sur un même territoire, la possibilité d'une compétition entre abeilles domestiques et abeilles sauvages et/ou bourdons est supposée. Cette question a été étudiée à travers de nombreux travaux (Artz et al., 2011; Goulson and Sparrow, 2008; Gross, 2001; Paini, 2004; Roubik and Wolda, 2001; Roubik, 1980, 1978; Shavit et al., 2009; Steffan-Dewenter and Tscharntke, 2000; Thomson, 2006, 2004; Wilms et al., 1996), mais leurs résultats, parfois contradictoires, restent difficiles à interpréter (Paini, 2004) et ne peuvent pas nécessairement être généralisés à l'ensemble des agroécosystèmes. Toutefois, Hargreaves et al. (2010, 2009) ont montré que l'activité des colonies d'abeilles domestiques (*Apis mellifera*) peut avoir un effet négatif sur la pollinisation de la flore sauvage lorsque les concentrations en butineuses sont élevées.

3.3.6. Parasites et pathogènes

Les parasites et les pathogènes sont considérés comme étant l'une des causes majeures de mortalité chez les abeilles domestiques et les autres abeilles gérées par l'homme (*Bombus spp.*, *Osmia spp.*, *Megachile spp.*, etc.), mais leur importance dans la dynamique des populations d'abeilles sauvages reste très difficile à appréhender.

Les principaux parasites et agents infectieux affectant les abeilles domestiques et causant d'importantes pertes de colonies sont l'acarien *Varroa destructor*, les champignons du genre *Nosema*, les bactéries de type loque et de nombreux virus (Formato et al., 2010). Des champignons du genre *Nosema* peuvent également affecter négativement les populations de bourdons. Les espèces d'Amérique du Nord ayant fortement décliné au cours du 20^{ème} siècle, ont montré un taux d'infection par le pathogène microsporidique *Nosema bombi* significativement plus élevé que dans les populations d'espèces stables (Cameron et al., 2011). Levitt et al. (2013) ont révélé la présence chez *Bombus impatiens*, *Bombus vagans* et *Xylocopa virginica*, de virus prévalant chez l'abeille domestique (e.g. Deformed Wing Virus, Black Queen Cell Virus, Sacbrood Virus), indiquant un passage inter-espèces.

3.3.7. Autres facteurs

La variabilité génétique au sein des populations est un facteur jouant sur la capacité des individus à résister aux contraintes environnementales. Au sein d'une même espèce, cette diversité génétique peut être un facteur de risque important. Tarpy et al. (2013) ont montré chez l'abeille domestique que les colonies dont les reines avaient été fécondées par moins de 7 mâles avaient un risque de mortalité multiplié par 2.8, en raison de la plus faible diversité génétique entre les ouvrières (avantages adaptatifs plus faibles). En Amérique du nord, la diversité génétique au sein des populations d'espèces de bourdons connaissant un déclin au cours du siècle dernier était plus faible que celle des populations d'espèces stables (Cameron et al., 2011).

La pollution des milieux par les métaux lourds est un problème reconnu. Des effets négatifs sur les communautés d'invertébrés sont connus mais peu d'études ont analysé l'effet de ces métaux sur les abeilles sauvages et leurs résultats peuvent être contradictoires (Moroń et al., 2012). Cependant, dans une étude récente réalisée le long de deux gradients de pollution par le cadmium, le plomb et le zinc (en Pologne et

Grande-Bretagne), Moroń et al. (2012) ont montré une forte corrélation entre l'augmentation de la concentration de ces métaux lourds et la diminution régulière de la diversité et de l'abondance des abeilles sauvages. De plus, chez l'espèce solitaire *Megachile ligniseca*, qui représente un quart des spécimens capturés en Pologne, le nombre d'individus morts augmente le long du gradient de pollution.

3.3.8. Interactions entre facteurs

De nombreux travaux s'intéressent dorénavant à l'impact de co-expositions à des stress biotiques ou abiotiques. Colin and Belzunces (1992) ont étudié l'action conjuguée de deux pesticides (insecticide pyréthrianoïde et fongicide) en laboratoire sur *Apis mellifera*. Utilisée seule, la deltaméthrine (insecticide) ne produisait pas de mortalité différente de celle du témoin, alors que le taux de mortalité augmentait à 67.5% dans les 24h lorsque le mélange des deux composés était utilisé. Gill et al. (2012) ont montré que l'exposition chronique des bourdons à deux pesticides (néonicotinoïdes et pyréthrianoïdes), à des concentrations équivalentes à celle de conditions de terrain, altère le comportement alimentaire des butineuses et augmente leur mortalité, conduisant à des réductions significatives du développement du couvain et du succès de la colonie.

Dans le cas d'expositions conjuguées à un stress biotique et abiotique, les études ne concernent à ce jour que l'abeille domestique. Les ouvrières co-exposées à un insecticide de façon prolongée durant 10 jours (fipronil ou thiaclopride) et à un champignon pathogène (*Nosema ceranae*) ont eu une mortalité significativement supérieure à celle des ouvrières exposées à un seul stress. Aufauvre et al. (2012) ont confirmé l'effet aggravant de la co-exposition fipronil-*Nosema ceranae* sur la survie d'ouvrières élevées en laboratoire, et cela quel que soit l'ordre d'administration de ces deux stress. Toujours sur les interactions entre *Nosema* et les insecticides, Alaux et al. (2010) ont rapporté une augmentation de la mortalité chez les ouvrières exposées à cet agent microsporidique et à l'imidaclopride. Ces résultats sous-tendent l'hypothèse selon laquelle la mortalité ou le dépérissement des colonies d'abeilles domestiques seraient entraînés par l'interaction entre différents stress.

3.4. Conclusion et perspectives sur le déclin des pollinisateurs

Globalement les principales causes du déclin des pollinisateurs seraient la perte des habitats semi-naturels et la diminution de la qualité et quantité des ressources florales dans le paysage (Benton et al., 2003; Duelli and Obrist, 2003; Tschardt et al., 2005). La diversité des besoins alimentaires et des sites de nidification des abeilles montre qu'il est indispensable de considérer ces ressources lors de l'étude de l'organisation des communautés d'abeilles, afin de répondre aux besoins de l'ensemble du cortège. C'est donc sur le maintien des ressources et des habitats pérennes que s'orientent principalement les mesures agri-environnementales (MAE) mises en place pour conserver et favoriser ces insectes pollinisateurs (Dicks et al., 2010). Une attention particulière doit être portée sur l'amélioration des ressources florales disponibles via des pratiques de gestion des terres, destinées à conserver et à améliorer la diversité des communautés florales. Potts et al. (2005) soulignent également qu'une gestion efficace des habitats exige que ressources florales et sites de nidification soient disponibles simultanément et de façon permanente dans le paysage pour soutenir diverses communautés d'abeilles, ainsi que les services de pollinisation qu'elles assurent.

4. Mesures agri-environnementales et conservation des abeilles

Un large éventail de mesures agri-environnementales (MAE) a été mis en place afin de protéger et favoriser les abeilles et les autres insectes pollinisateurs. Ces mesures mettent généralement l'accent sur l'un des trois principaux groupes d'abeilles cibles : les abeilles domestiques, les bourdons et les autres abeilles sauvages. En France, aucune MAE n'est proposée avec pour objectif premier la préservation des abeilles mais d'autres MAE présentent un intérêt indirect pour les pollinisateurs, via la protection de milieux d'intérêt ou d'autres taxons (plantes, oiseaux...).

4.1. PAC et mesures en faveur des abeilles

LA PAC, mise en place en 1962, avait pour objectif premier de favoriser la production et le développement rural afin d'apporter à l'Europe une auto-suffisance alimentaire. Mais cette politique, via l'intensification des pratiques agricoles, a souvent été montrée comme principale cause du déclin de la biodiversité, menaçant ainsi des services écosystémiques qui y sont associés (voir section 3.). Depuis 1992, des mesures agro-

environnementales (MAE) et des aides financières aux agriculteurs ont été développées pour diminuer les pollutions d'origine agricole et favoriser la biodiversité.

En 2013, dans le cadre de la révision de la PAC, la composante « verte » en faveur du maintien de la biodiversité de la politique agricole européenne se renforce et la nouvelle trame d'allocation des aides aux agriculteurs passera désormais par :

- une conditionnalité environnementale des aides plus contraignante dans le premier pilier de la PAC, dit « le verdissement »
- les MAE existantes et à venir, constituant le 2^{ème} pilier

Le premier pilier prévoit des aides directes aux agriculteurs en fonction du respect de trois critères obligatoires, que sont i) la diversification des cultures (minimum 3), ii) le maintien des prairies permanentes et iii) la préservation de surfaces d'intérêt écologique (objectif de 7 % de la Surface Agricole Utile de l'exploitation devront être occupés par des arbres, haies, jachères, bandes enherbées, bandes tampons en bordure de champs, bois et forêts d'ici 2020).

Les mesures environnementales utiles aux abeilles peuvent être groupées selon trois grandes catégories : celles axées sur la préservation et la restauration des habitats favorables, celles dont l'objectif est de fournir localement une abondance de ressources, généralement en fleurs, et celles visant à limiter les effets négatifs des intrants (pesticides, herbicides, fertilisants) sur la santé des abeilles (Dicks et al., 2010).

L'approche axée sur les habitats consiste à protéger et à restaurer les habitats appropriés pour les abeilles que sont les milieux naturels et semi-naturels, les parcelles aux pratiques extensives telles que les jachères ou les prairies permanentes (Gathmann et al., 1994; Ricketts et al., 2008; Steffan-Dewenter and Tschardt, 2001). Les habitats semi-naturels sont les plus prometteurs pour promouvoir et soutenir les insectes pollinisateurs, et les abeilles sauvages en particulier. Des études antérieures ont montré que la richesse et/ou l'abondance des différents groupes d'insectes pollinisateurs augmentaient dans les prairies permanentes, les bordures de champs et les bandes enherbées sous mesures agri-environnementales (Kleijn and Sutherland, 2003; Knop et al., 2006).

L'approche axée sur les ressources consiste à augmenter la quantité d'une ressource spécifique à l'échelle locale. La plupart de ces mesures mettent l'accent sur les ressources florales. Elles favorisent la floraison de cultures d'intérêt ou des

améliorations paysagères florales locales telles que les jachères fleuries apicoles dont le but est d'améliorer la santé des abeilles domestiques et les productions apicoles (Decourtye et al., 2011, 2010), les bordures de champs semées avec des mélanges floraux attractifs pour l'ensemble des abeilles mais en particulier les bourdons (Carvell et al., 2007, 2006b; Lagerlöf et al., 1992; Pywell et al., 2006, 2005) et la diversification des cultures fleuries dans les rotations agricoles (comme avec la phacélie, le trèfle, la luzerne ou la moutarde) (Decourtye et al., 2010; Dicks et al., 2010). Actuellement en France, elles ne sont pas directement axées en faveur des pollinisateurs et visent d'autres espèces. C'est le cas d'une mesure ciblant un « retard de fauche des luzernes », mise en place dans la plaine céréalière de Niort afin de favoriser les populations d'outardes canepetières (*Tetrax tetras*), oiseau fortement menacé des plaines cultivées françaises. Cette mesure peut apporter une ressource florale intéressante supplémentaire pour les abeilles sauvages et domestiques.

Les habitats pour la nidification peuvent également être renforcés localement via la création de surfaces de sol nu pour les espèces nichant au sol (Roubik and Villanueva-Gutiérrez, 2009; Stubbs et al., 1997) ou la construction de nids artificiels pour celles nichant dans des cavités (Gregory and Wright, 2005).

Les mesures visant à limiter les effets négatifs des pesticides sur la santé des abeilles, et/ou des herbicides et engrais azotés sur la quantité et diversité des ressources fleuries disponibles dans le paysage (voir section 3.3.4.) consistent soit à réduire la quantité de produit et à aménager des plages horaires spécifiques pour la pulvérisation afin de limiter l'exposition directe des abeilles (notamment domestiques), soit à arrêter une partie de leur utilisation via « l'agriculture biologique » (Dicks et al., 2010).

Avec de telles mesures de gestion, il est également possible de conjuguer les intérêts, en agissant pour la protection des pollinisateurs ainsi que pour la régulation des sols et des eaux, la régulation des bioagresseurs des cultures ou l'embellissement du paysage (Wratten et al., 2012).

Les MAE existant en France, pouvant avoir un intérêt pour les pollinisateurs apiformes visent donc à (Heidsieck and Allier, 2013) :

- *favoriser les « éléments fixes du paysage à enjeu biodiversité »* tels que les haies pour augmenter, diversifier et pérenniser les ressources florales issues de plantes non cultivées dans le paysage,
- *encourager les pratiques extensives de l'élevage* afin d'augmenter la diversité floristique et le potentiel mellifère des prairies pâturées,
- *accompagner et maintenir l'agriculture biologique* qui permet un renforcement de la diversité florale et une forte réduction de l'impact des produits phytosanitaires sur les pollinisateurs,
- *préserver la flore menacée* pour maintenir la faune pollinisatrice associée à ces espèces végétales,
- *favoriser les plantes messicoles* pour apporter des ressources florales sauvages, notamment durant les périodes d'inter-cultures (Mai-juin et Septembre-Octobre) (Requier et al., 2012)

4.2. Efficacité des mesures

De récentes préoccupations au sujet de l'efficacité des MAE sont apparues en raison de la forte variabilité de ces mesures à promouvoir la biodiversité dans les agrosystèmes (Kleijn and Sutherland, 2003; Kleijn et al., 2001; Knop et al., 2006). Dans une étude à l'échelle européenne, Kleijn et al. (2006) ont montré que les MAE ont eu des effets positifs sur seulement la moitié des groupes d'espèces examinés. L'efficacité de ces mesures dépend donc en partie du type de mesure, des groupes taxonomiques ciblés et du contexte environnemental. Il est tout de même à noter que l'efficacité des MAE mises en place pour la période 2007-2013 n'a pas encore été évaluée ou seulement à mi-parcours. Leur impact sur la biodiversité reste donc à déterminer.

Efficacité de la protection des habitats semi-naturels ligneux et herbacés

La protection des habitats naturels et semi-naturels est l'une des mesures les plus importantes pour la conservation de la biodiversité, en limitant la dégradation des ressources (Gaston et al., 2008; Ricketts et al., 2008). Plusieurs études montrent que l'abondance et/ou la diversité des abeilles dans les parcelles agricoles sont plus élevées lorsque la distance à des habitats naturels ou semi-naturels (y compris les forêts) est plus faible ou que la proportion de ces habitats naturels dans le paysage est plus élevée (Munyuli et al., 2013; synthèse de Ricketts et al., 2008). Mais il n'y a peu d'études

menées sur l'efficacité d'une mesure en particulier (Albrecht et al., 2007; Knop et al., 2006). La plupart des analyses d'efficacité sont réalisées sur un ensemble de mesures visant à protéger les habitats naturels (Dicks et al., 2010).

Efficacité des jachères et bandes fleuries

Il y a encore peu de recherches menées sur l'estimation des bénéfices pour les abeilles de la mise en jachères de terres agricoles. Decourtye et al. (2008) ont comparé le développement des colonies d'abeilles positionnées près de jachères fleuries, à celui de colonies ne bénéficiant pas de ces ressources. Le poids total de la colonie et celui du couvain ont moins diminué au cours de la saison dans les colonies disposant de ressources via les jachères fleuries, que dans les colonies isolées, sans qu'aucun facteur paysager n'ait été significativement différent entre les deux groupes de colonies.

En ce qui concerne les bordures de champs semées, une nette plus-value a été observée sur les populations de bourdons. Pywell et al. (2006), ont analysé l'effet de la quantité de MAE portant sur l'augmentation et la diversification des ressources en « mélange de pollen et nectar » dans des carrés paysagers de 10 km. Il en ressort une corrélation positive entre la proportion de ces MAE dans le paysage et l'abondance des espèces de bourdons communs à langue longue (*B. pascuorum* et *B. hortorum*) observée dans divers types de bordures. Plusieurs études ont montré que les bordures semées avec des mélanges de plantes légumineuses pérennes ou des plantes sauvages, attiraient significativement plus de bourdons que les bordures cultivées ou à flore sauvage (Carvell et al., 2007, 2006b; Gardinier et al., 2008; Lagerlöf et al., 1992; Pywell et al., 2006). Cependant ces ressources peuvent rapidement se raréfier et nécessiter d'être ressemées après seulement quelques années d'implantation (Dicks et al., 2010).

Efficacité de la gestion extensive des prairies

Les mesures agissant sur l'intensité de la gestion des prairies via un retard de fauche, une limitation du nombre de coupes, une réduction de la quantité des fertilisants et des pesticides, ont un effet très variable sur l'abondance et/ou la diversité des abeilles. Alors que les études de Kohler et al. (2007) et Potts et al. (2009) ne mettaient en évidence aucun impact de la mise en place de ces mesures sur les abeilles non-*Apis*, Albrecht et al. (2007) et de Knop et al. (2006) montraient que les prairies sous MAE supportaient une plus grande diversité et abondance d'abeilles sauvages.

La charge animale des pâtures est également un facteur diminuant l'abondance des abeilles dans les prairies (Kearns and Oliveras, 2009). D'après Kruess and Tschardtke (2002), diminuer cette charge dans les prairies peut permettre d'augmenter l'abondance des abeilles mais pas leur diversité spécifique.

Efficacité des nids artificiels pour les abeilles sauvages

Dicks et al. (2010) ont synthétisé les résultats de 48 études ayant analysé l'effet de nids artificiels pour les abeilles sauvages à travers 10 pays en Europe, Asie, Amérique du Nord et Amérique du sud. Vingt-neuf de ces études présentaient des nids occupés par des abeilles et dans trois cas, le nombre de nids occupés augmentait avec les années. Une seule étude a mis en évidence une augmentation du nombre d'abeilles solitaires en présence de nids artificiels dans un champ. Dans le cas des bourdons, les 15 études recensées en Grande-Bretagne, aux Etats-Unis et au Canada, ont montré un taux d'occupation des nids très variables (2,5 à 58 %) mais aucun effet sur l'abondance de ces espèces.

Efficacité de la réduction des intrants

De nombreuses études tentent d'évaluer le bénéfice des cultures aux pratiques alternatives sur la diversité des pollinisateurs et le service de pollinisation. Les cultures biologiques présentent une diversité et une abondance d'abeilles supérieures à celles relevées dans les cultures conventionnelles (Dicks et al., 2010; Holzschuh et al., 2006; Kleijn et al., 2006; Morandin and Winston, 2005). Toutefois, la différence de diversité entre les parcelles à gestion conventionnelle et celles soumises à un cahier des charges « d'agriculture biologique », augmente avec la proportion de terres arables dans le paysage. L'efficacité des pratiques culturales biologiques à promouvoir la biodiversité à une échelle locale, dépend donc de processus à l'échelle du paysage (Holzschuh et al., 2006). En revanche, les mesures consistant seulement en une diminution de la quantité des produits phytosanitaires de synthèse, et non pas en l'arrêt de leur utilisation dans les cultures, ont un effet très mitigé sur l'abondance et la diversité des abeilles (Goulson et al., 2002; Kleijn and Sutherland, 2003; Kleijn et al., 2006, 2001).

4.3. Ajustement des mesures

Une explication possible est que l'efficacité des MAE dépend du contexte paysager (Henry et al., 2012b) et/ou du groupe d'espèces ciblé. L'hypothèse que les mesures de gestion seraient plus efficaces dans des paysages simples ou de complexité intermédiaire a été vérifiée à plusieurs reprises (Batáry et al., 2011; Tschardt et al., 2005). Il est également probable que des mesures spécifiques sur un habitat ne soient pas suffisantes en soi et qu'elles doivent être associées en complément avec d'autres actions de préservation d'habitats ou de ressources. En effet, les abeilles sont des espèces dites à « habitats partiels », certains fournissant les ressources alimentaires, d'autres des sites de nidification (Westrich, 1989).

Les gains de biodiversité dus aux MAE dépendent de la nature du paysage car les groupes taxonomiques et/ou espèces peuvent répondre différemment aux contraintes environnementales (Batáry et al., 2011). Dans une récente méta-analyse portant sur les effets des MAE sur la biodiversité, réalisée par Batáry et al. (2011) sur 109 études, la richesse spécifique observée dans les terres cultivées a augmenté plus fortement dans les paysages simples, comme l'avaient supposé Tschardt et al. (2005). Les effets plus faibles de ces mesures dans les paysages complexes sont supposés résulter d'une recolonisation continue des parcelles par des individus présents dans les champs voisins. Une hypothèse serait que l'efficacité des mesures de conservation sur les terres cultivées serait affectée par les composantes paysagères via un « effet habitat rare », et donc, que l'augmentation d'un habitat en paysage agricole n'affecterait positivement la biodiversité que si cet habitat était initialement peu fréquent (Josefsson, 2012). Les changements de biodiversité dus à des initiatives de conservation dépendent donc à la fois de l'intensité d'utilisation des terres, de la structure du paysage et de leur interaction (Kleijn et al., 2011; Figure 3).

Dans les paysages agricoles intensifs européens, les habitats naturels et semi-naturels sont les milieux ayant le plus régressé au cours du siècle dernier (voir section 3.3.1), comme dans la plaine céréalière au sud de Niort (79) où 15 % des parcelles sont occupées par des prairies (artificielles, temporaires ou permanentes), contre 60 % en 1970 (source personnelle). Ces habitats sont donc peu représentés dans le paysage et de manière très hétérogène. La connectivité du milieu, caractérisée en partie par la distance entre les patches d'habitats favorables, est alors un élément important dans

l'aménagement du territoire. En effet, les capacités de déplacement des espèces déterminent leur utilisation des ressources dans l'espace. Les distances de vol des abeilles sont fortement corrélées à la taille du corps, notamment la distance intertégulaire (entre les ailes). Mais cette corrélation n'est pas linéaire. Les abeilles de grande taille comme les bourdons ou les xylocopes peuvent se disperser beaucoup plus loin que les abeilles de petite taille, proportionnellement à leur taille corporelle (Greenleaf et al., 2007).

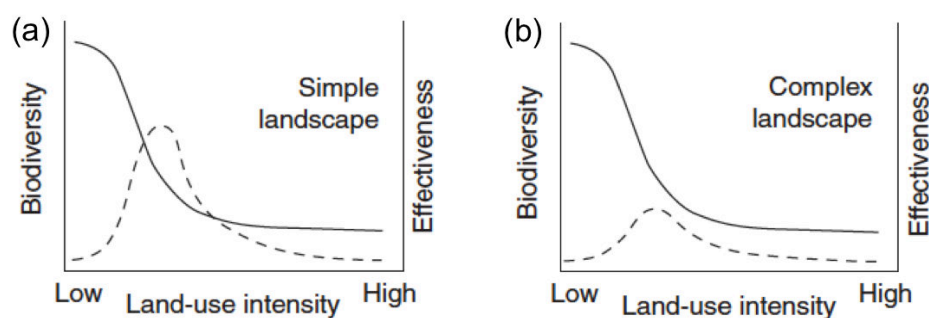


Figure 3 : Influence de l'intensité agricole et de la structure du paysage sur la biodiversité (courbe continue) et l'efficacité des mesures de conservation (courbe en pointillés) en paysage agricole. Tiré de Kleijn et al., 2011.

L'importance relative des effets locaux et paysagers peut également varier en fonction des traits d'histoire de vie des espèces comme les capacités de dispersion, les besoins en ressources, les périodes d'activité (Josefsson, 2012). Les efforts de conservation ou de gestion des communautés d'insectes nécessitent donc une meilleure connaissance des espèces présentes dans les habitats ciblés, et de leur taux de renouvellement dans l'espace (habitats, régions) et le temps (saisons, années) (Batáry et al., 2011; Summerville and Crist, 2005). Le taux de renouvellement spatial des espèces est une composante majeure de la diversité et varie selon l'échelle considérée (site, habitat, région, etc.) (Müller and Goßner, 2010; Munyuli et al., 2013; Tylianakis et al., 2005). Les abeilles présentent une grande variabilité dans leur période d'activité, s'étendant de quelques semaines à plusieurs mois ou années comme pour les femelles reproductrices chez l'abeille domestique, les bourdons ou les xylocopes (Michener, 2007; Westrich, 1989). Le turnover temporel est donc un élément important à prendre en considération

dans l'étude des communautés d'abeilles (Munyuli et al., 2013; Oertli et al., 2005; Tylianakis et al., 2005; Williams et al., 2001).

4.4. Approches théoriques pour la conception des MAE

Pour que les mesures de conservation de la biodiversité des agrosystèmes gagnent en efficacité et en applicabilité, il est nécessaire de tenir compte de l'effet de la structure du paysage sur la présence et l'organisation des espèces cibles dans l'espace. Les paysages agricoles sont considérés comme une mosaïque paysagère, de complexité variable, composés de milieux fortement hétérogènes et fragmentés. Dans ces paysages fragmentés, les populations d'espèces spécialisées en termes d'habitats (notamment les populations d'insectes telles que les pollinisateurs) sont réparties dans des parcelles ou patches d'habitats favorables, isolés les uns des autres, entourés d'une matrice moins favorable. Ces populations peuvent donc être plus ou moins fortement exposées aux processus d'extinction, selon l'intensité de la fragmentation du milieu et leurs capacités de dispersion (Farina, 2006).

La notion de fragmentation écologique (des écosystèmes ou des habitats) englobe tout phénomène artificiel de morcellement de l'espace, qui peut ou pourrait empêcher un ou plusieurs individus, espèces, population ou association de ces entités vivantes, de se déplacer comme elles le devraient et le pourraient en l'absence de facteur de fragmentation (Farina, 2006). Il existe dans la nature des facteurs de fragmentation naturels tels que les grandes chaînes de montagnes, les bras de mer ou les grands déserts. La fragmentation des habitats constitue, avec l'hétérogénéité du paysage, une des bases de l'écologie du paysage. Ce volet de l'écologie utilise des données spatialement référencées sur la structure du paysage et permet l'analyse de l'effet des variables écologiques et de leurs interactions spatiales sur l'organisation des espèces dans l'espace.

La fragmentation des habitats est considérée comme l'une des principales causes d'atteinte à la biodiversité. Parmi les descripteurs de la structure du paysage, la connectivité peut fournir des indications précieuses pour la compréhension des processus écologiques liés à la fragmentation et à la perte des habitats favorables. La connectivité du paysage décrit la mesure selon laquelle le paysage facilite ou entrave les

mouvements d'espèces animales entre les *patches* de ressources qui leurs sont favorables (Taylor et al., 1993). Elle peut être utilisée pour prédire la distribution de ces espèces et leurs mouvements dans les zones fragmentées. Les analyses de connectivité, doivent tenir compte de différents descripteurs du paysage, ainsi que de leurs interactions respectives. Il est également préférable de déterminer quelle échelle spatiale est la plus pertinente pour les espèces ciblées. Pour cela, la répétition de plusieurs séries d'analyses non indépendantes à différentes échelles spatiales (locale, paysagère, régionale) peut être nécessaire.

La connectivité du paysage diminue lorsque la fragmentation écologique augmente. Un paysage avec une forte connectivité augmente la probabilité de survie des populations isolées (Farina, 2006). La mise en place de corridors écologiques (tels que les haies) peut permettre de limiter l'effet de la fragmentation en rétablissant la connectivité entre les *patches* d'habitats favorables (Farina, 2006). Les corridors augmentent les échanges d'espèces animales entre les parcelles et facilitent notamment les interactions clés plantes-animaux, nécessaires à la pollinisation et à la dispersion des graines (Tewksbury et al., 2002). En effet, les services de pollinisation sont favorisés lorsque les patches d'habitat semi-naturels sont plus connectés (Townsend and Levey, 2005).

Cependant, les études sur les effets des corridors dans les paysages ouverts sont rares et la majorité suggère que les avantages de ces structures fonctionnelles pourrait être faible par rapport à l'impact de la qualité et quantité des parcelles restantes d'habitat favorable (Öckinger and Smith, 2008; Tscharrntke et al., 2012b). Il serait donc plus pertinent d'utiliser la quantité d'habitats semi-naturels comme variable proximale de l'effet de la structure du paysage sur les communautés de pollinisateurs dans les paysages agricoles, plutôt que la connectivité entre les patches.

Contexte et problématique de l'étude

La pollinisation entomophile est un service écosystémique majeur, à forte valeur économique et écologique, tant pour les écosystèmes naturels que pour les agrosystèmes. Les abeilles domestiques et sauvages, principaux insectes pollinisateurs en Europe, montrent une grande complémentarité dans l'accomplissement de ces services. Cependant, de fortes diminutions de leur abondance et de leur diversité ont été observées dans les pays où les pratiques agricoles se sont fortement intensifiées durant la seconde moitié du 20^{ème} siècle. Ce déclin majeur pose la question de la durabilité des services écosystémiques rendus par les abeilles, et notamment de l'impact sur les rendements des cultures.

Les mesures généralement mises en place pour favoriser les pollinisateurs en paysages agricoles, en particulier les abeilles, se focalisent soit sur la diminution de l'usage des pesticides dans les cultures, soit sur des aménagements augmentant localement la disponibilité des ressources. Les études visant à évaluer l'efficacité de ces mesures montrent des résultats très variables et mettent en avant la nécessité de travailler à une échelle plus large telle que le système de culture ou l'exploitation, en considérant les facteurs paysagers dans leur globalité.

Le projet Polinov a été développé dans le but d'adopter une démarche plus systémique. Ces principaux objectifs étaient :

- d'adapter les méthodes et les outils d'analyse multicritère afin que l'évaluation des performances de durabilité des systèmes de culture inclue l'enjeu de préservation des abeilles au sens large et celui de la production apicole ;
- de concevoir et d'évaluer des systèmes de cultures innovants répondant aux enjeux de la protection des abeilles, de la durabilité de l'apiculture, mais également de la durabilité des productions agricoles en systèmes de grandes cultures annuelles ;
- acquérir des données issues de la zone atelier « Plaine et Val de Sèvre » pour analyser l'influence des systèmes de cultures actuels et de l'organisation du paysage sur les abeilles, notamment face à la problématique de la disponibilité des ressources alimentaires pour les abeilles en zone de grandes cultures.

Dans le cadre de ce projet, deux thèses ont été réalisées. La première, réalisée par Fabrice Requier, s'est focalisée sur l'abeille domestique (*Apis mellifera* L.) en étudiant l'influence de la dynamique spatio-temporelle des ressources trophiques sur l'utilisation de ces dernières par l'abeille et les conséquences sur l'histoire de vie individuelle ou populationnelle.

La seconde, correspondant au travail présenté dans ce manuscrit, vise à mieux comprendre l'utilisation des compartiments fleuris par les abeilles domestiques et sauvages, à déterminer la richesse spécifique à l'échelle du territoire et la part attribuable aux variations spatiales et temporelles, et identifier les facteurs environnementaux agissant sur les différentes composantes de la diversité à plusieurs échelles spatiales et temporelles. Ces connaissances devraient permettre de mieux cibler certaines mesures agri-environnementales en faveur des pollinisateurs apiformes.

Pour répondre à ces objectifs, un large réseau d'inventaires des abeilles a été mené à travers l'ensemble de la zone atelier « Plaine et Val de sèvres » au sud de Niort (79), dans divers habitats fleuris cultivés ou semi-naturels, d'avril à septembre au cours des années 2010 à 2012. L'échantillonnage s'est focalisé sur quatre périodes clefs dans les fluctuations de ressources alimentaires pour les abeilles, à savoir la floraison du colza, la floraison du tournesol, la période de restriction alimentaire entre les floraisons du colza et du tournesol, puis la période des chaumes après la floraison du tournesol. Les inventaires ont utilisé une méthode standardisée permettant une bonne approche de la diversité des pollinisateurs en lien avec la diversité florale disponible, dans divers contextes paysagers (Öckinger and Smith, 2008). Cette méthode consiste en un comptage visuel (notamment pour les abeilles domestiques dans les patches mono-floraux) et un prélèvement par capture au filet des abeilles butinant sur les fleurs le long d'un transect.

Cet échantillonnage a été réalisé pour déterminer si la distribution de l'activité de butinage des abeilles sauvages et domestiques variaient selon le type de ressource disponible (cultures à floraison massive, flore sauvages des prairies, bordures de route ou éléments ligneux), le gradient d'intensification agricole (via la prévalence des habitats semi-naturels ou des cultures annuelles dans le paysage), le calendrier agricole (pendant et après les principales cultures fleuries).

Ce travail de thèse s'est organisé autour de trois principales questions :

(i) Existe-t-il une ségrégation spatiale dans l'utilisation des différents compartiments fleuris entre abeilles sauvages et abeilles domestiques ? Les cultures mellifères (colza, tournesol, luzerne) apportent temporairement une quantité de ressources trophiques très importante dans le paysage. Ces cultures sont connues pour être intensément butinées par les abeilles domestiques mais qu'en est-il pour les abeilles sauvages ?

(ii) Comment se caractérise la communauté d'abeilles dans la zone d'étude, ainsi que celle au sein d'un habitat ou d'une période, en fonction des grandes catégories de ressources fleuries dans le paysage ? Nous avons notamment cherché à savoir quel habitat est le plus favorable aux abeilles sauvages et peut présenter la plus grande diversité d'espèces ? Existe-t-il des variations spatiales et temporelles de la diversité, et si oui, à quelles échelles (habitat, exploitation, saison, année) s'observent-elles ?

(iii) Enfin, au sein des habitats semi-naturels, connus pour fournir des ressources alimentaires et des sites de nidification diversifiés, quels sont les facteurs environnementaux agissant sur la diversité locale (α) et quelle échelle spatiale faut-il considérer pour optimiser la protection du plus grand nombre d'espèces d'abeilles ?

L'ensemble de ces connaissances a été synthétisé pour proposer des améliorations dans la gestion des mesures agri-environnementales visant la conservation des abeilles.

Chapitre II

Utilisation des différents habitats fleuris par les abeilles sauvages et domestiques en paysage agricole

Avant-Propos et résumé du chapitre II :

Pour se maintenir dans le paysage, les abeilles ont besoin de deux grands types de ressources : des milieux et structures pérennes (telles que du sol nu, du bois, des tiges creuses, des cavités) pour la nidification et du pollen et du nectar pour l'alimentation via diverses espèces florales.

Les agroécosystèmes intensifs sont caractérisés par une forte instabilité spatiale et temporelle due aux pratiques du sol et rotations des cultures. La diminution des surfaces pérennes et de la disponibilité des ressources florales est considérée comme l'une des principales causes du déclin des populations d'abeilles.

Deux grands types d'habitats fleuris peuvent être identifiés : les cultures à floraison massives telles que le colza et le tournesol, et les habitats semi-naturels (prairies permanentes et temporaires, bordures de routes et de champs, haies, etc.). Les périodes de floraison des cultures sont caractérisées par la disponibilité d'importantes quantités de ressources fleuries, alors qu'en dehors de ces pics de floraison, la ressource est beaucoup plus limitée et se concentre dans les habitats semi-naturels résiduels. Ces cultures fleuries sont connues pour être intensivement exploitées par les abeilles domestiques et sont donc souvent recherchées par les apiculteurs. Mais l'utilisation de ces ressources cultivées par les espèces d'abeilles sauvages et leur éventuelle utilité dans des mesures environnementales visant à maintenir ou favoriser les populations d'abeilles sauvages restent peu étudiées. Des données empiriques suggèrent que l'utilisation de ces habitats par les abeilles peut fortement varier entre groupes fonctionnels. De plus l'utilisation des ressources fleuries sauvages et spontanées peut dépendre de la présence dans le paysage de ressources fleuries alternatives, telles que les cultures à floraison massive (colza, tournesol, luzerne).

Dans cette étude nous avons cherché à déterminer si en paysage agricole, les trois groupes d'abeilles généralement ciblés par les MAE (abeille domestique *Apis mellifera* L., bourdons, abeilles sauvages) utilisent différemment les ressources alimentaires présentes dans les habitats semi-naturels de celles fournies par les cultures de colza, de tournesol et de luzerne. Cette classification simplifiée entre abeille domestiques,

bourdons et abeilles sauvages ne correspondent pas à des critères taxonomiques, mais repose sur la notion de gestion par l'homme de ces espèces et sur des traits fonctionnels tels que la socialité, la taille du corps, la distance de dispersion. Pour étudier l'utilisation de ces compartiments fleuris, nous avons échantillonné 812 sites (transect linéaire de 50m) durant les périodes de floraison du colza et du tournesol, et cela dans différents d'habitats fleuris : grandes cultures (colza, tournesol, luzerne), habitats semi-naturels herbacés (bordures de route et de champs, jachères, patches d'adventices, prairies permanentes et temporaires), habitats semi-naturels ligneux (haies, buissons, arbres).

Une ségrégation claire de l'utilisation des différents types de ressources fleuries a été mise en évidence entre abeilles domestiques et sauvages. Lors de la floraison du colza et du tournesol, les abeilles domestiques butinent préférentiellement ces cultures, alors que les sauvages restent étroitement liées aux habitats semi-naturels. Les bourdons présentent une stratégie alimentaire intermédiaire avec une utilisation presque équivalente de tous les habitats fleuris.

Nous avons également discuté de l'implication des habitats dans les plans de gestion agri-environnementaux à l'échelle du paysage, pour la préservation de l'ensemble des pollinisateurs apiformes. Nos travaux confirment l'intérêt de considérer chacun de ces groupes fonctionnels d'abeilles séparément, selon des stratégies de gestion spécifiques et mieux adaptées aux besoins et aux préférences alimentaires de ces groupes. Cette étude souligne également l'importance des espèces florales indigènes présentes dans les habitats semi-naturels herbacés (prairies, bordures, jachères) dans le maintien des populations d'abeilles sauvages.

Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system

Publié dans Agriculture Ecosystems & Environment 179 (2013) 78-86

Orianne Rollin^{a,b}, Vincent Bretagnolle^d, Axel Decourtye^{a,b}, Jean Aptel^c, Nadia Michel^e,
Bernard E. Vaissière^{b,c}, Mickaël Henry^{b,c}

^a ACTA, Site Agroparc, F-84914 Avignon, France.

^b UMT Protection des Abeilles dans l'Environnement, F-84914 Avignon, France.

^c INRA, UR 406 Abeilles et Environnement, F-84914 Avignon, France.

^d Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, UPR 1934, F-79360 Beauvoir-sur-Niort, France.

^e Université de Lorraine - INRA, UMR 1121 Laboratoire Agronomie et Environnement, F-54505 Vandœuvre-lès-Nancy, France

Abstract:

Bees provide an essential pollination service for crops and wild plants. However, substantial declines in bee populations and diversity have been observed in Europe and North America for the past 50 years, partly due to the loss of natural habitats and reduction of plant diversity resulting from agricultural intensification. To mitigate the negative effects of agricultural intensification, agri-environmental schemes (AES) have been proposed to sustain bees and others pollinators in agrosystems. AES include the preservation of semi-natural habitats such as grasslands, fallows, woodlots, hedgerows or set-aside field margins. However, empirical evidence suggest that the use of those semi-natural habitats by bees may vary greatly among bee functional groups and may further be influenced by the presence of alternative foraging habitats such as mass-flowering crops. The present study sets out to investigate whether the three bee groups typically targeted by AES (honey bees, bumble bees and other wild bees) differ in the way they use those semi-natural habitats relative to common mass-flowering crops (oilseed rape, sunflower, alfalfa) in an intensive agricultural farming system. A clear

segregation pattern in the use of floral resources appeared between honey bees and wild bees, with the former being tightly associated with mass-flowering crops and the latter with semi-natural habitats. Bumble bees had an intermediate strategy and behaved as habitat generalists. Therefore, it would be sensible to treat the three bee groups with distinct AES management strategies, and to further consider potential effects on AES efficiency of alternative foraging habitats in the surrounding. This study also stresses the importance of native floral resources, particularly in semi-natural herbaceous habitats, for sustaining wild bee populations.

1. Introduction

Flower-visiting animals provide substantial pollination services for a wide range of wild plants and crops worldwide (Klein et al., 2007a; Ollerton et al., 2011). The economic value of insect-mediated pollination for agriculture at the global scale was estimated to be €153 billion in 2005, considering only the crops that are used by humans for food (Gallai et al., 2009). Bees (Hymenoptera, Apiforms) are a keystone group in this pollination process. However, the last 50 years have witnessed a global decline in both honey bees and wild bees in European and North American agricultural landscapes (Biesmeijer et al., 2006; VanEngelsdorp et al., 2008; Potts et al., 2010a; Cameron et al., 2011), with potential concern about the pollination of both entomophilous flowering crops and wild plant species. This global decline of pollinators and many other taxa in farming landscapes has been linked to agricultural intensification, usually associated with a substantial reduction of the quality and quantity of grasslands and semi-natural habitats (Benton et al., 2003; Duelli and Obrist, 2003; Tscharntke et al., 2005).

In order to promote bees and other pollinators in agrosystems and to mitigate the negative effects of agricultural intensification, agri-environmental schemes (AES) have been proposed (Dicks et al., 2010), targeting either honey bees (*Apis mellifera*), bumble bees (*Bombus* spp.) or other wild bees. Agri-environmental schemes dedicated to pollinators can be split into two broad categories, later referred to as resource-oriented schemes and habitat-oriented schemes (Dicks et al., 2010). The resource-oriented approach consists in increasing the amount of specific floral resources at the local scale by sowing attractive flower covers like scorpion weed *Phacelia tanacetifolia*; (Decourtye

et al., 2010), clover *Trifolium* spp., alfalfa *Medicago sativa* or mustard *Sinapsis* spp. (Dicks et al., 2010). However the chosen “pollen and nectar mixes” are usually foraged by a limited subset of bee species, due to morphological or phenological incompatibilities (Kirk and Howes, 2012). Alternatively, the habitat-oriented approach consists in protecting and restoring (semi-) natural habitats with the aim to promote wild floral resources co-evolved with native bees. Natural and semi-natural habitats are fields or landscape areas with reduced management, including grasslands, fallows, woodlots, hedgerows or set-aside field margins (Gathmann et al., 1994; Steffan-Dewenter and Tscharntke, 2001; Ricketts et al., 2008).

However, both theoretical and empirical evidence suggest that the use of those semi-natural habitats in intensive farming systems may vary greatly among bee functional groups and also depending on the presence of attractive mass-flowering crops. Mass-flowering crops may be intensively used by bees in agrosystems and are liable to influence the way bees use other habitats in the environment (Holzschuh et al., 2011; Tscharntke et al., 2012b). For instance, flowered field margins tend to be less used by honey bees when alternative floral resources increase in the vicinity (Henry et al., 2012b). Furthermore, all bee groups may not be influenced in the same way by the presence of mass flowering crops in the environment. Honey bees may show a strong preference for mass-flowering crops because they need to store large amounts of food to sustain colony development, and have evolved social and behavioural adaptations to optimize foraging efficiency in that respect (Dyer, 2002; Dornhaus and Chittka, 2004). In particular, mass-flowering crops can be the major pollen suppliers for honey bees throughout the year in an intensive farming system (62% of the year-round pollen harvest, compared to 32% and 4.5% for trees and grasslands plants, respectively; (Odoux et al., 2012a). Conversely, wild bees need to provision each cell in their nest with enough food for one larva to complete its growth (Michener, 2007), and therefore might perform well with less abundant but more diversified native floral resources. Bumble bees, which are eusocial species but with annual and much smaller colonies than honey bees, might display an intermediate resource use pattern.

To test these predictions, we compared five different foraging habitats among the three broad bee groups targeted by AES. Studied foraging habitats were either semi-natural areas or mass flowering crops. Within the former, we distinguished semi-natural herbaceous habitats (grasslands and road and field margins) and semi-natural woody

habitats (hedgerows and forest edges). Mass-flowering crops include oilseed rape *Brassica napus*, sunflower *Helianthus annuus* and alfalfa *Medicago sativa*. These crops offer big-bang floral resources, i.e. locally very abundant monofloral resources of short duration (Herrmann et al., 2007; Westphal et al., 2009). The use of those different foraging habitats by bees was assessed by means of flower-visit surveys in order to test whether the three bee groups differed in the way they used mass-flowering crops vs. semi-natural habitats. The implication of those results for the landscape scale planning of agri-environmental schemes will also be discussed.

2. Material and Method

This study was carried out in the springs and summers of 2010, 2011 and 2012 in the *Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre*, a 500 km² intensive agricultural area managed as a long-term ecological research (LTER) site by the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC-CNRS) within the *Poitou-Charentes* Region in Western France. The study site comprises over 16,000 fields, mostly used for cereal production. During 2010-2012, annual crops accounted on average for 80% of total land cover (40% for cereals, 9% for oilseed rape, 12% for sunflower and 9% for maize). Forest patches and permanent grassland covered only 3% and 7% of the total land of the study area, respectively. The information on land use is updated twice a year since 1995, for every single field, and stored into a geographic information system (ArcGIS, ESRI).

Due to phenological differences between floral resources present in the different habitat types (Odoux et al., 2012a), it was not possible to perform all pairwise comparisons of resource use. Instead, surveys were grouped by crop flowering period. During oilseed rape full flowering, in April-May, other available foraging habitats considered for comparison were semi-natural herbaceous and woody habitats. During sunflower full flowering, in July-August, other available foraging habitats for comparison with sunflower, were flowering alfalfa and semi-natural herbaceous habitats. Flowering woody species were too scarce for meaningful comparisons during the latter period (see Section 3).

2.1. Sampling design

The relative use of foraging habitats by the different bee groups was investigated using surveys of flower-visiting bees. In order to cover a wide variety of ecological contexts across the whole study area, we favoured an extensive sampling strategy, which consisted of short bee surveys in many sites. Over the three years, a total of 812 sites were surveyed, located in 30 grid cells (10 cells/year) randomly drawn without replacement from a 3.3 x 3.3 km spacing grid covering the whole study area (Appendix A). The grid cell size (about 10 km²) was set to encompass the approximate foraging range of honey bee colonies (Steffan-Dewenter and Kuhn, 2003).

Sampled habitats were either (i) a mass-flowering crop field (oilseed rape, sunflower or alfalfa), (ii) a flowering tree, or a patch of flowering shrubs or epiphytic plants in semi-natural woody habitats (hedgerows, forest edges or stand-alone trees), or (iii) a conspicuous patch of spontaneous wild flowers in semi-natural herbaceous habitats (permanent grasslands, external field margins, spontaneous weed plants in crops).

Sites were surveyed once each by capturing flower-visiting bees along walking transects (crops and herbaceous habitats) or at observation plots (woody habitats) during 15 min sampling sessions. At flowering trees, shrubs or epiphyte observation plots, field workers captured bees on accessible flowers. Walking transects were 50 m long and 2 m wide. The 50 m length was estimated to be the distance required to cover the whole floral species richness in patches of herbaceous wild flowers typically sampled in our study area.

Transects in flowering crops were established from the median part of the most accessible field margin and toward the field centre. A buffer distance of 10 m from the field margin was used to reduce edge effect. Bees were captured with a net, exclusively when foraging on a flower. The visited flowers were identified in situ to the finest taxonomical level possible, or collected for subsequent identification in the laboratory. Whenever necessary, ladders and insect nets mounted on a 2 m long perch were used to permit captures in higher vegetation strata.

Unlike flowering crops and grasslands, whose location were exhaustively recorded prior to each sampling period, the occurrence of wild flower patches could not be determined *a priori*, which precluded purely random sampling site selection. Instead, we favoured a pseudo-random sampling strategy whereby wild flower patches were chosen along predetermined prospection itineraries in a way that reproduced a random-like

selection. Within each grid cell, we had randomly selected a transversal itinerary along trails and secondary road networks prior to each sampling session. In a first step, all mass-flowering crops and grasslands (with wild flowers patches) located within a 500 m array from the chosen itinerary were systematically visited and sampled. While traveling among those fields, all accessible wild flower patches were sampled in semi-natural habitats other than grasslands (e.g. field margins, hedgerows), respecting a minimal 50 m distance among samples. In a second step, field workers further sampled as many additional flowering crops and wild flowers patches in grasslands and other semi-natural habitats as possible within the grid cell. Exhaustiveness was often reached within a grid cell for the least common field types (alfalfa and grasslands).

Wild herbaceous flower patches (e.g. in grasslands or field margins) were not sampled if the flower cover was too scarce, or if they were shorter than the 50 m length requirement. As an exception to this 50 m rule, two smaller contiguous flower patches were occasionally assimilated to a single one, provided that they were located <10 m apart.

Overall, this strategy led to the survey of a large number of flowering crops and wild flower patches, located at various ranges of distances from each other, and with a preserved homogeneity between habitat types in terms of spatial and temporal distribution. The ten grid cells to be investigated during a given year and crop period could be processed within about 12-15 days.

Sites were sampled between 10:00 and 19:00, and only under good weather, that is with temperatures ranging from 16°C to 35°C and wind speed less than 15 km/h (Hoehn et al., 2010; Westphal et al., 2008). Temperature and wind speed were systematically checked prior to each site sampling. Bees were sampled during full bloom periods of oilseed rape and sunflower. Oilseed rape sampling periods were from April 16th to May 1st in 2010, from April 1st to 13th in 2011, and from April 6th to May 5th in 2012. Sunflower sampling periods were from July 16th to 23rd in 2010, from June 28th to July 12th in 2011, and from July 17th to August 7th in 2012.

2.2. Characterization of resource use by bees

Foraging bees were classified into three groups, namely honey bees, bumble bees and all other wild bees. This classification matches the usual broad AES target bee groups (Dicks et al., 2010), and is further justified by major differences in their biological traits

and status. One bumble bee species, *Bombus terrestris*, is reared as well, but these colonies are used mainly for the pollination of greenhouse crops (Velthuis and Doorn, 2006), which are absent or uncommon in the study area. Non-managed bees were also split into bumble bees, usually of greater body size and eusocial, and other wild bees.

Resource use was defined as the relative foraging intensity recorded for each bee group (honey bees, bumble bees, wild bees) in the different floral habitat types, as revealed by the number of foraging bees found in sampling sites. Bee counts in sampling sites were zero-inflated, i.e. displayed much more null values than expected from a usual frequency distribution (e.g. Poisson distribution). This indicates that additional mechanisms may further limit the use of resource patches by bees. To avoid possible biases, bee occurrence frequency, i.e. presence-absence data at sampling sites, were first computed and analysed. In a second step, bee abundance (counted bees per 50 m transect or 15 min observation plot) among habitat types was compared on presence-only sampling sites.

2.3. Data analysis

Analyses consisted of comparing among habitat types and bee groups the bee occurrence frequency and bee abundance. Therefore, in the subsequent analyses, generalised linear modelling approaches were used with *occurrence* (0-1 binary data) and *abundance* (counts) as dependent variables, while *habitat type*, *bee group*, and their two-way interaction, were the main explanatory variables. A binomial error distribution family was specified in occurrence models, and a Poisson family, which is well suited for count data, in abundance models.

Direct abundance comparisons between transect data (crops and herbaceous wild habitats) and observation plot data (woody habitats) were not fully informative due to the methodological differences. However, what is at issue here is whether habitat use differed among bee groups, which statistically would result as a significant interaction between *habitat type* and *bee group*, regardless of habitat-specific sampling method.

Prior to the statistical comparison of resource use descriptors among habitat types and bee groups, possible confounding factors or other sources of significant statistical noise were investigated in our dataset. The possible biases were (i) spatial autocorrelation at small scales, (ii) distribution gradients at the study area scale (i.e. non-stationarity), (iii)

inter-annual variations and (iv) temperature-dependent variations in bee foraging activity at the daily scale.

Auto-correlation in honey bee foraging activity may occur over a range of about 80 to 400 m (Henry et al., 2012b). To assess whether our dataset was subject to autocorrelative biases, we proceeded in three steps. First, we sought possible spatial dependence among residuals of null models, i.e. simple statistical models with no explanatory variable specified. Generalised linear models (GLMs) were performed separately by habitat type and by bee group to figure out where in the dataset autocorrelation might occur. Second, the autocorrelation analysis was repeated *a posteriori* on the residuals of the final models used for hypothesis testing (see below). This was to check whether the autocorrelation potentially detected at the first step persisted in the analysis or was removed by our model parameterization. Third, would the assumption of independence of residuals still be unsatisfied, an additional spatial grouping variable was introduced in models to fix the non-independency among neighbouring samples. To do so, within each grid cell, sampling sites were clustered based on Euclidian distances. Clusters of neighbouring sites were determined by cutting the cluster tree at the level of the autocorrelation upper distance range. The cluster identity was introduced as an additional random grouping level in the mixed model structure described thereafter. In all cases, autocorrelation was analysed using spline correlograms on model residuals (Rhodes et al., 2009). Spline correlogram uncertainty was assessed by Monte Carlo simulations (Bjornstad and Falck, 2001) with 1000 simulated random data sets, using the *nfc* package (Bjornstad, 2009) in R version 2.12.0 (R Development Core Team, 2010).

Possible bias due to large-scale distribution gradient was systematically accounted for by including the grid cell identity as a random factor within the frame of a mixed model structure, i.e. generalized linear mixed models (GLMMs). Likewise, inter-annual variations were accounted for by including the year as a higher-level random variable, within which grid cells were nested. Finally, temperature-dependant variations could be accounted for by introducing temperature (°C) as a fixed variable in the models. Bee foraging activity is affected by temperature (Corbet et al., 1993; Kelber et al., 2006; Kwon and Saeed, 2003), but its effect on bee occurrence frequency or bee abundance might not be linear. To model a quadratic shape, raw and squared temperature data were implemented jointly, after raw data were standardized to avoid colinearity

(Saveliev et al., 2009). An interaction term between standardized temperature and bee group was also specified because all bee groups are not equally affected by temperature (Corbet et al., 1993).

Complete models included six fixed effect variables, namely *habitat type* (oilseed rape, semi-natural herbaceous habitat and semi-natural woody habitat during oilseed rape flowering; sunflower, semi-natural herbaceous habitat and alfalfa field during sunflower flowering), *bee group* (honey bees, bumble bees, wild bees), interaction between *habitat type* and *bee group*, *standardized* and *squared temperature* for quadratic modelling, and interaction between *standardized temperature* and *bee group*. Parameter estimates were based on the restricted maximum likelihood estimation (REML) method because this method reduces the biases of maximum likelihood estimates (Zuur et al., 2009). For the sake of statistical parsimony, complete models were simplified into minimum adequate models (MAMs) by sequentially dropping non-significant terms following model comparisons based on likelihood ratio tests. Interactions were assessed first. If they were significant, their individual terms were also kept in the model.

Whenever an interaction between *habitat type* and *bee group* was kept in the MAM, the model was repeated on subsets of the initial dataset to test *a posteriori* all pairwise interactions among habitat types and bee groups. The *p*-values were adjusted accordingly using the sequential Bonferroni correction for multiple tests (Holm's sequential Bonferroni).

Analyses were performed separately for the two mass flowering periods, i.e. oilseed rape and sunflower. Therefore, four models were produced, one for each resource use descriptor (bee occurrence and abundance) and for each mass flowering period (oilseed rape and sunflower). GLMMs were computed using the lme4 package (Bates et al., 2011) in R version 2.12.0 (R Development Core Team, 2010).

2.4. Implications for agri-environmental schemes

To investigate the possible implications of our results for AES planning, *occurrence* and *abundance* model predictions were combined to assess how effective – in terms of resource use – would be the conversion of a given land surface into a habitat-oriented AES, compared to a mass-flowering crop. To do so, we evaluated pairwise scenarii where bees were offered landscape elements (e.g. field margins) converted into semi-natural herbaceous habitats on the one hand, and equal amounts of unconverted mass-

flowering crop surfaces on the other hand. The relative AES effectiveness was measured as:

$$E = \frac{n_{snh} - n_{mfc}}{n_{snh} + n_{mfc}} \quad \text{Eq. (1)}$$

Where n_{snh} and n_{mfc} are the total number of bees predicted to forage at one particular moment in the semi-natural herbaceous landscape units and in the mass-flowering landscape units, respectively. Effectiveness E varies from -1 (all bees in the mass-flowering crop, minimum AES efficiency) to 1 (all bees in the semi-natural herbaceous habitat, maximal AES efficiency), and tends toward 0 when the two habitats attract equal numbers of foraging bees. Eq. (2) gives an estimate of n_{snh} .

$$n_{snh} = S \times P \times f_{snh} \times a_{snh} \quad \text{Eq. (2)}$$

Where S is total surface converted into semi-natural herbaceous habitat, P is the percentage surface S occupied by patches of wild floral resources, and f_{snh} and a_{snh} are the MAM predictions for the bee occurrence frequency and abundance in flower patches. P was set to vary from 1% to 30%. Likewise, n_{mfc} was calculated following Eq. (2), whilst P was by definition set to 100%. Herein, S is arbitrary and can be removed from equations whenever scenarios are based on equal surfaces between semi-natural and cropped habitats. Simulations were calculated using bee occurrence frequency and abundance model predictions at minimal and maximal temperatures.

3. Results

A total of 29,720 foraging bees were recorded (21,852 honey bees, 1,356 bumble bees and 6,512 wild bees; Table 1) in the 812 sampling sites. Most of the honey bees were found during the sunflower period. Wild bees belonged to 6 families and 22 genera. Samples covered a total of 127 flowering plant species, of which 74 were effectively visited by bees.

Table 1. Total number of recorded bees, and sampling sites.

Sampling period		Oilseed rape period	Sunflower period
Number of observed bees	Honey bees	1,950	19,902
	Bumble bees	298	1,058
	Wild bees	3,016	3,496
Number of sampled sites	Oilseed rape	143	-
	Sunflower	-	177
	Herbaceous semi-natural	252	183
	Woody semi-natural	21	-
	Alfalfa	-	36

Table 2. Factors associated with the occurrence frequency and abundance of bee groups, based on GLMMs and log-likelihood ratio tests. The “x” denote statistical interactions.

Model	Variables	LogLik	χ^2	df	P
Occurrence frequency during oilseed rape period	Bee group	-759.45	53.608	2	< 0.001
	Type of habitat	-759.45	89.487	2	< 0.001
	Temperature (<i>quadratic fonction</i>)	-759.45	21.738	2	< 0.001
	Bee group x Type of habitat	-651.08	214.66	4	< 0.001
	Temperature x Bee group	-651.08	1.382	2	0.501
Occurrence frequency during sunflower period	Bee group	-781.5	4.6814	2	0.096
	Type of habitat	-781.5	13.212	2	0.002
	Temperature (<i>quadratic fonction</i>)	-781.5	7.4206	2	0.024
	Bee group x Type of habitat	-572.21	416.29	4	< 0.001
	Temperature x Bee group	-572.21	2.0117	2	0.366
Abundance during oilseed rape period	Bee group	-4821.1	2622.2	2	< 0.001
	Type of habitat	-4821.1	1214.7	2	< 0.001
	Temperature (<i>quadratic fonction</i>)	-4821.1	59.023	2	< 0.001
	Bee group x Type of habitat	-3340.5	2942.3	4	< 0.001
	Temperature x Bee group	-3340.5	11.769	2	0.003
Abundance during sunflower period	Bee group	-12979	25287	2	< 0.001
	Type of habitat	-12979	6333.4	2	< 0.001
	Temperature (<i>quadratic fonction</i>)	-12979	121.98	2	< 0.001
	Bee group x Type of habitat	-5099.2	15745	4	< 0.001
	Temperature x Bee group	-5099.2	174.02	2	< 0.001

Little evidence of autocorrelative bias was found in either occurrence and abundance datasets. Exceptions were the abundance of honey bees in both oilseed rape and sunflower fields, with a positive autocorrelation detected over 2 km, and both the occurrence and abundance of bumble bees in sunflower over 3 km. The spatial

dependency of residuals was removed at the MAM stage (see below), indicating that it was unlikely to affect our analysis. Bumble bee abundance in sunflower still displayed a minor autocorrelation at short distance (<1600 m) in the MAM residuals. This was fixed by further grouping neighbouring samples located <1600 m apart from each other into an additional nesting level within the GLMM random effects.

Few model simplifications were allowed to alleviate complete models. In occurrence models, the interaction between temperature and bee group was not significant, both for oilseed rape and sunflower periods (Table 2), and was therefore removed to compute the occurrence MAMs. All other variables had a significant effect or were involved in significant interactions. In abundance models, all variables had a highly significant effect. Therefore complete models were regarded as the abundance MAMs.

Temperature appeared to be an important correlate of the occurrence and abundance of bees during both the oilseed rape and sunflower periods (Table 2). Its overall effect was negative, with fewer bees foraging at high temperatures.

3.1. Relative use of flowering crops and semi-natural habitats by bees

Significant differences in resource use were observed for each bee group. The most striking illustration of these differences in resource use is provided during the sunflower period. Honey bees occurred in all of the 177 sampled sunflower fields at an average abundance >40 times greater than that of wild bees (Figures 1b,d). Conversely, wild bees were found 2.5 times more often than honey bees in semi-natural herbaceous habitats and their abundance was also 2.5 times greater than honey bees. The pattern was not so clear-cut between oilseed rape and woody habitats for honey bees because they were found equally often in these two habitats. No significant difference in the occurrence and abundance of wild bees was found between flowering alfalfa fields relative to semi-natural herbaceous resources. Finally, in agreement with our expectations, bumble bees had an intermediate strategy: like honey bees, they were found significantly less frequently in semi-natural herbaceous habitats compared to other habitats (Figures 1a,b).

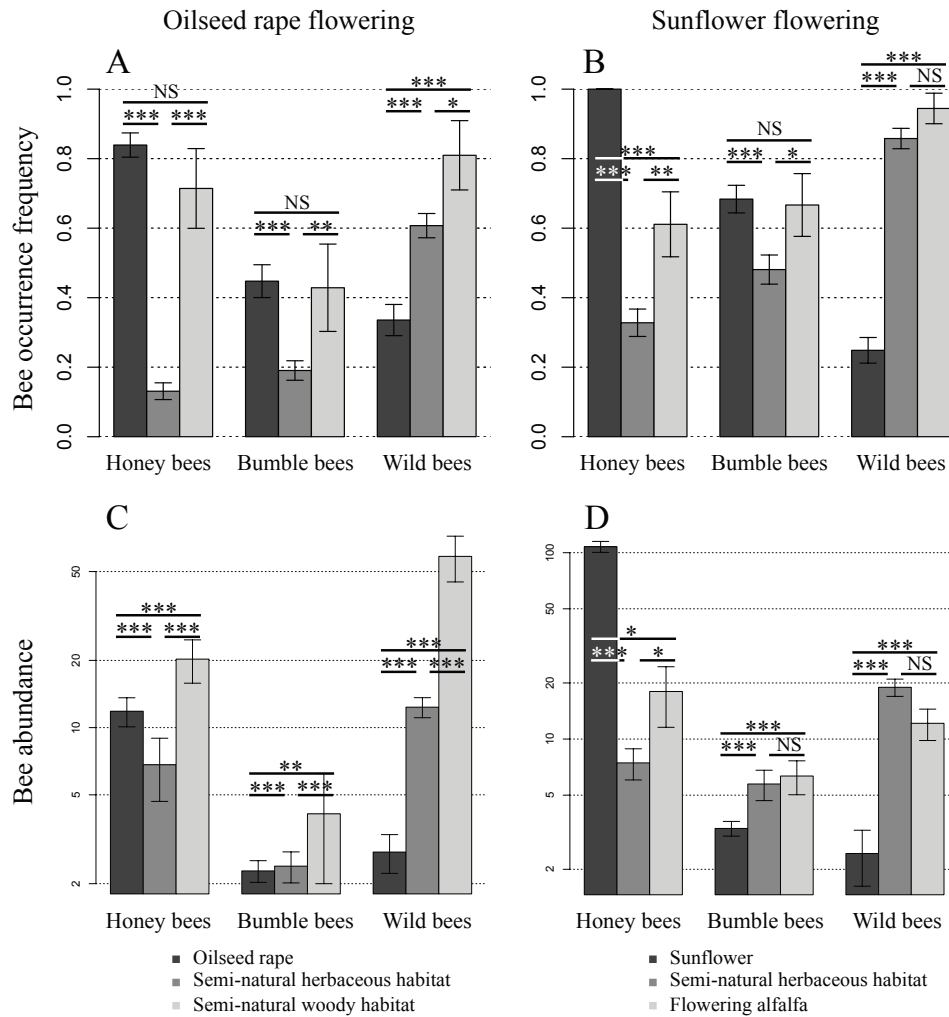


Figure 1. Occurrence frequency (A, B) and abundance (C, D) of bee groups in flowering habitats. Bars delineate confidence intervals at 95%. Preferences between two habitats differ for a bee group if there is a statistically significant difference (NS: $p > 0.05$; *: $p \leq 0.05$; **: $p \leq 0.01$; *: $p \leq 0.001$, see Supplementary data – Appendix B for detailed statistics).**

However, like wild bees, presence-only data revealed that bumble bees were found in significantly greater abundance in semi-natural habitats than in oilseed rape or sunflower (Figures 1c,d). The complete pairwise comparison results among habitat types are provided in the Appendix B. The interaction effects between *habitat type* and *bee group* merely reveals how the different bee groups differ in the way they use foraging habitats (Figure 2). The complete pairwise interaction results between bee groups and habitat types are provided in the Appendix C.

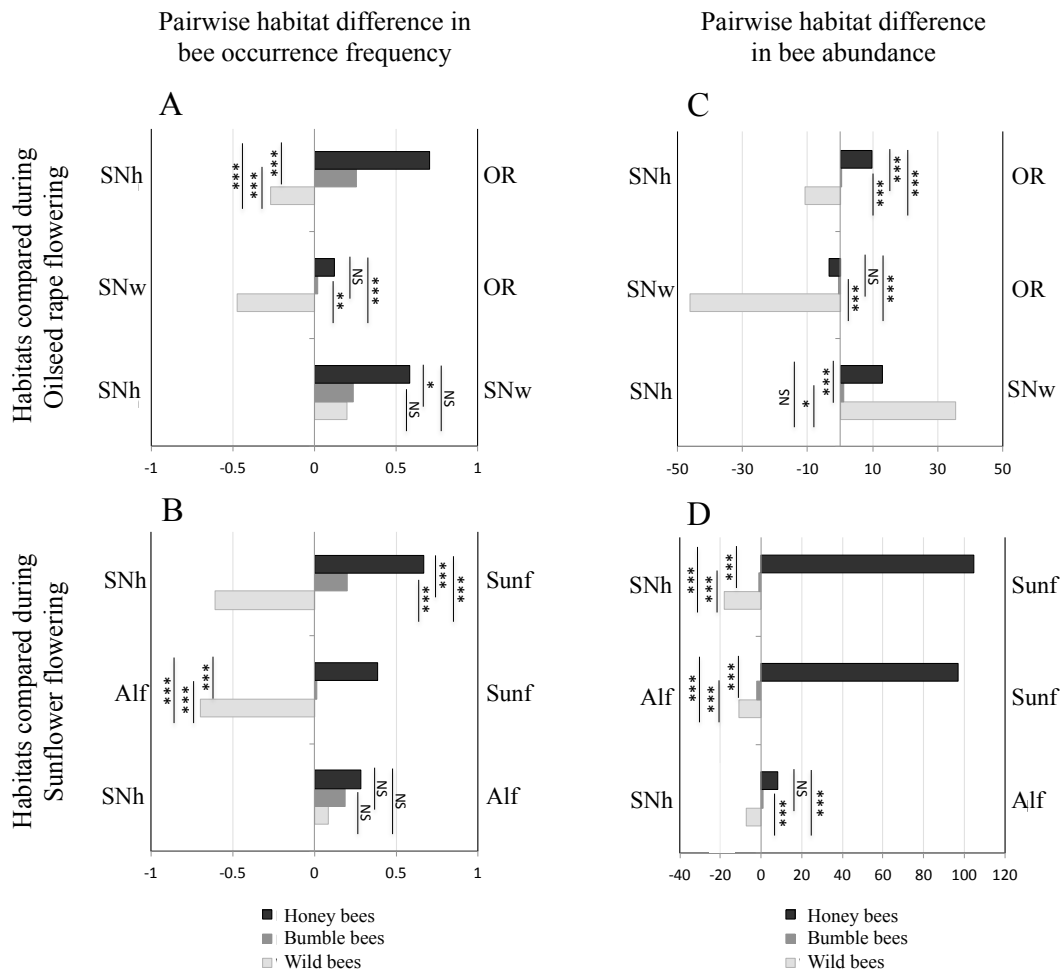


Figure 2. Representation of statistical interactions between bee groups and habitat types on the use of floral resources. Positive or negative values denote the level of preference for the right hand and the left hand habitats, respectively. Preferences between two habitats differ between two bee groups if there is a statistically significant interaction (NS: $p > 0.05$; *: $p \leq 0.05$; **: $p \leq 0.01$; *: $p \leq 0.001$, see Supplementary data – Appendix C for detailed statistics). Alf = flowering alfalfa; OR = oilseed rape; SNh = semi-natural herbaceous habitats; SNw = semi-natural woody habitats; Sunf = sunflower.**

The most marked and consistent differences in resource use were observed between honey bees, whose occurrence and abundance were strongly biased toward flowering crops compared to all other habitats, and wild bees, whose occurrence and abundance were strongly biased toward semi-natural habitats. Indeed, oilseed rape and sunflower were significantly more used by honey bees than by bumble bees and wild bees, whereas wild bees preferred semi-natural habitats over oilseed rape and sunflower.

The high attractiveness of flowering alfalfa compared to semi-natural herbaceous habitats for the three bee groups was marked. All bee groups were found more

frequently in flowering alfalfa fields than in semi-natural herbaceous habitats, and there was no significant difference among honey bees, bumble bees and wild bees regarding their occurrence frequency in alfalfa (Figure 2b). However, honey bees were more abundant in alfalfa than in semi-natural herbaceous habitats, compared to bumble bees and wild bees (Figure 2d). There was little or no difference between the three bee groups in the use of semi-natural woody habitats compared to semi-natural herbaceous habitats (Figures 2a,c). However, the difference in abundance of bumble bees between the two types of semi-natural habitat was less than that observed for honey bees and wild bees (Figure 2c). This propensity of bumble bees to use resources in a balanced way was conformed to our initial predictions of intermediate foraging strategy.

3.2. Implications for agri-environmental schemes

The AES efficiency simulations preserved the overall clear-cut segregation pattern between honey bees and wild bees in terms of resource use, as well as the rather intermediate strategy displayed by bumble bees (Figure 3). Temperature had an overall limited effect on predicted AES efficiency, though more marked on wild bees. In all pairwise scenarii (AES semi-natural herbaceous habitat on one hand vs. oilseed rape, sunflower or alfalfa on the other hand), the semi-natural habitats were overall expected to attract much fewer honey bees, regardless the percentage surface occupied by wild flower patches. Conversely, semi-natural herbaceous habitats would clearly favour wild bees over bumble bees. However, during the oilseed rape period, a wild flower cover threshold appeared (ca. 4-8% of total herbaceous surface) below which a semi-natural herbaceous habitat would hold less foraging wild bees than an equivalent oilseed rape surface (Figure 3a). Such a threshold was not detected during the sunflower period due to the fairly low sunflower attractiveness for wild bees compared to semi-natural herbaceous habitats (Figure 3b). Alfalfa, on the contrary, performed better for all bee groups compared to semi-natural herbaceous habitats during this period (Figure 3c), regardless the percentage surface occupied by native flower patches.

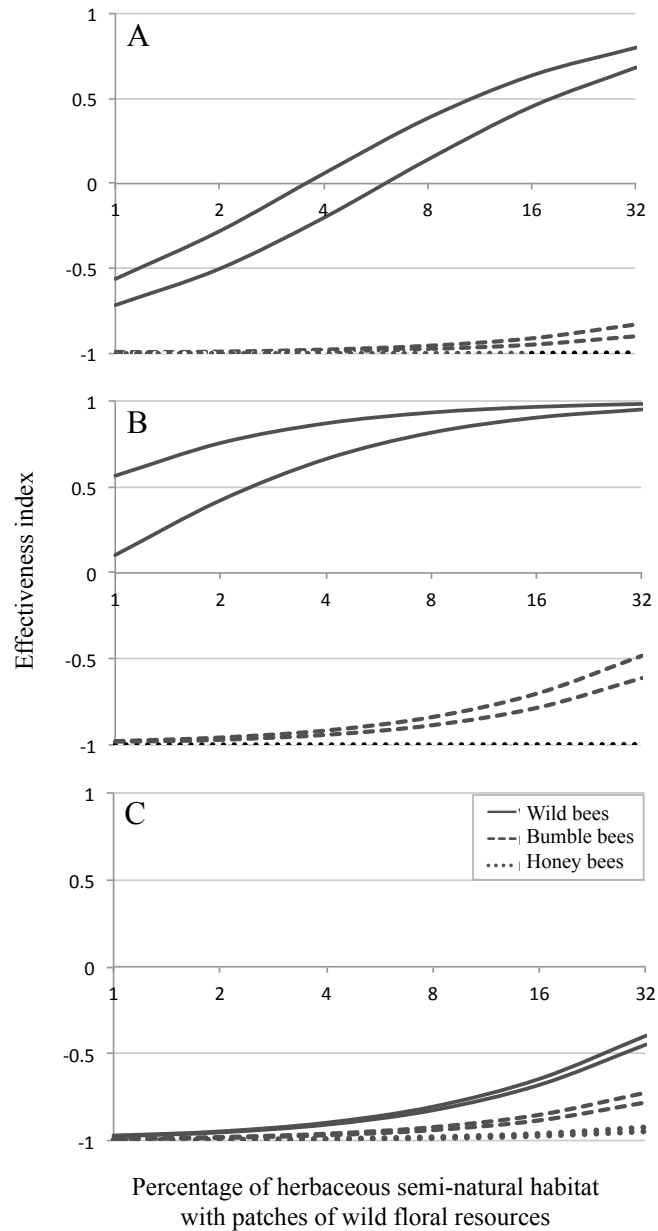


Figure 3. Effectiveness simulations of habitat-oriented AES relatively to (A) oilseed rape, (B) sunflower, or (C) alfalfa for each bee group, considering field-realistic proportions of semi-natural herbaceous habitats occupied by patches of wild floral resources, at minimal and maximal sampling temperatures (upper and lower lines, respectively).

4. Discussion

Overall, strong evidence of differential habitat use among the three bee groups was found both during oilseed rape and sunflower flowering periods. Honey bees tended to be more frequently observed and more abundant in mass-flowering crops (oilseed rape

and sunflower) than in semi-natural habitats, which conformed to our initial predictions. This observation is also congruent with the biannual honey flow from oilseed rape in spring and sunflower in summer, as reported by professional beekeepers in the region, confirming that honey bees make an intensive use of those mass flowering crops.

Conversely, wild bees used more frequently and in greater abundance the native floral resources in semi-natural habitats, particularly woody habitats in spring, and herbaceous habitats in summer. Wild bees were also much rarer than honey bees in mass-flowering crops. The differential pattern of habitat use between wild bees and honey bees appeared particularly contrasted during the sunflower period, with wild bee occurrence frequency and abundance values being nearly 50 times lower than those of honey bees in sunflower fields, against three or four times lower only in oilseed rape fields. Wild bees may preferentially forage in semi-natural habitats because those habitats harbour more diversified food resources combined with more nesting opportunities (Potts et al., 2003; Steffan-Dewenter and Tscharncke, 2001).

However, wild bee abundance in herbaceous semi-natural resource patches was highly variable. A single 50 m transect may return capture numbers ranging from 0 to 95 and from 0 to 225 wild bees during oilseed rape and sunflower periods, respectively. No wild bee was found in nearly one third (32%) of all semi-natural herbaceous samples. This heterogeneity in wild bee abundances may be largely accounted for by the floral diversity and species composition in sampling sites. Flower species do not attract equally the different wild bee species. Some bee species, also referred to as monolectic or oligolectic, have a very narrow dietary spectrum, while polylectic species have a generalist foraging behaviour (Michener, 2007). Dietary preferences are partly driven by morphological characteristics or other life history traits (Kirk and Howes, 2012; Michener, 2007). For instance, long-tongued bees (such as the families Megachilidae and Apidae) can forage flowers with both deep and short corollas, whereas short-tongued bees (such as the families Halictidae and Andrenidae) can only forage flowers with short corolla, like flowers of Asteraceae family.

Bumble bees displayed an intermediate pattern of habitat use. Like honey bees, they occurred less frequently in semi-natural herbaceous habitats compared to mass-flowering crops (oilseed rape, sunflower, alfalfa) and semi-natural woody habitats. But unlike honey bees, they were found at their lowest abundance levels in oilseed rape and

sunflower. They had a rather ubiquitous, but low-abundance, distribution pattern, which somehow contrasted with that of honey bees and wild bees. Different processes could explain this intermediate pattern. First, most bumble bees are medium or long-tongued species. They can forage from a wide variety of flowers, with deep or short corolla. However, long-tongued *Bombus* species are more efficient on flowers with deep corollas than on flowers with short corollas (Ranta and Lundberg, 1980). Thus, oilseed rape and sunflower, both displaying short corollas, might not be viewed as optimal resources compared to e.g. alfalfa deep flowers. Second, sociality and foraging behaviour can largely determine resource use. Honey bees are eusocial and need to store large amounts of food to sustain the development of their large colonies year-round. To do so, they have evolved social and behavioural adaptations to optimize foraging efficiency (the waggle dance to communicate food resource location; Dyer, 2002; Dornhaus and Chittka, 2004). Bumble bees, on the other hand, form much smaller, annual colonies (Michener, 2007) and do not provision food for winter as the queen alone will overwinter.

Beside the above-described patterns of ecological segregation, one might suspect that ecological complementary effects occur among habitats. Habitat complementarity means that organisms need two or more habitats in their range to maintain sustainable populations (Dunning et al., 1992). In our study area, honey bees occurred as often in semi-natural woody habitats as in oilseed rape sampling sites and at rather high abundances, indicating that they use both resources in a possibly non-substitutable way. This is further supported by palynological data from our study region (Odoux et al., 2012a) showing that apart from mass-flowering crops, trees are the greatest providers of pollen for honey bees, while pollen from grassland accounts for a marginal part of total harvest. Likewise, possible complementary habitat use might occur (i) between oilseed rape and woody floral resources during the first study period for bumble bees, (ii) between sunflower and alfalfa during the second study period for bumble bees and (iii) between alfalfa fields and semi-natural herbaceous habitats during the second study period for wild bees. However, the habitat complementary hypothesis remains to be documented with deeper details on pollen vs. nectar use, inter-habitat distance effects and species-specific estimates of fitness.

The differential habitat use by the three bee groups might result in high variability in AES effectiveness, as has been observed for a wide range of taxa (Kleijn and Sutherland, 2003; Kleijn et al., 2001; Knop et al., 2006). Therefore, it appears sensible to treat the three bee groups with distinct AES management strategies, and to take into account possible mutual influences among foraging habitats. In an attempt to do so, a series of general recommendations regarding different AES management options is proposed below.

Resource-oriented AES through the promotion of mass-flowering crops. Alfalfa was the most evenly used flowering crop among the three bee groups, considering both occurrence frequency and abundance. As such, it presents advantages as a candidate resource-oriented AES, compared to semi-natural habitats. However, floral morphology of alfalfa flowers is probably not well suited for all bee species. Only 30% of all wild bee genera reported in this study were observed in alfalfa (*Andrena*, *Halictus*, *Hoplosmia*, *Lasioglossum*, *Megachile*, *Melitta*, *Xylocopa*). Moreover, honey bees were much more abundant in flowering alfalfa fields later in the beekeeping season, in August-September, i.e. after the sunflower crop (personal observations, OR). In that respect, alfalfa-oriented AES should be combined with the restoration of semi-natural habitats. Beside alfalfa, promoting the mass-flowering oilseed rape and sunflower will disproportionately benefit honey bees, and to a lesser extent bumble bees. However, given the pervasiveness of those two mass-flowering crops in modern farming systems (9% and 12% of total land cover, respectively, in our study area), it is unlikely that further increasing their quantity in the environment will make a substantial difference in terms of population fitness. On the contrary, some studies have questioned the effect of excessive oilseed rape cover on bumble bee foraging activity. Diekötter et al. (2010) found that high amounts of oilseed rape in the landscape can have a negative effect on interactions between wild plants and bumble bees. Similarly, Holzschuh et al. (2011) have shown that wild plant pollination by bumble bees decreases with increasing oilseed rape proportion in the landscape. Seed set of *Primula veris*, whose blooming overlaps with that of oilseed rape, was reduced by 20% when the amount of oilseed rape within 1 km radius raised from 0 to 15%.

Promoting semi-natural woody habitats. Actions intended to favour the recovery of woody vegetation like hedgerows or forest edges, especially including trees from the Rosaceae family, such as *Prunus* spp., *Malus* spp., *Crataegus* spp., will benefit both honey bees and wild bees. Most importantly, honey bees will rely on the pollen of those trees (Odoux et al., 2012a) complementarily with the rather nectar-dominated use of oilseed rape in spring. At this period of the year, brood production rapidly expands in the hives, and the income of pollen protein is critical to support that process.

Promoting semi-natural herbaceous habitats. Habitat-oriented AES dedicated to promote natural herbaceous regeneration in grasslands, field margins or fallows will be the most effective way to favour wild bees in general. However, depending on the context, there might be a minimum flower cover threshold needed for herbaceous habitat-oriented AES to be more profitable to wild bees than resource-oriented AES. There might be an optimum that returns the best compromise among the different wild bee families.

Current AES practices in the study area include especially two types of AES contracts on alfalfa crops, designed to promote little bustard populations, a bird species red-listed in France. The first type involves the conversion of annual crops into perennial grassland and fodder crops (mainly alfalfa) for 5 years to increase the extent of perennial crops; the second type prevents the mowing of alfalfa in June, which may be used by females little bustard during the incubation period (Bretagnolle et al., 2011). In the study area, alfalfa is mostly a fodder crop. Therefore, most flowering alfalfa fields are alfalfa fields with delayed mowing. This mass-flowering crop can provide alternative floral resources in the landscape during and after the sunflower flowering period. Moreover, this crop was the most evenly used flowering crop by wild bees during sunflower flowering and by all bee groups after the sunflower period. As such, it presents advantages as a candidate resource-oriented environmental scheme for bees, in addition to be a habitat-oriented agri-environmental scheme for birds.

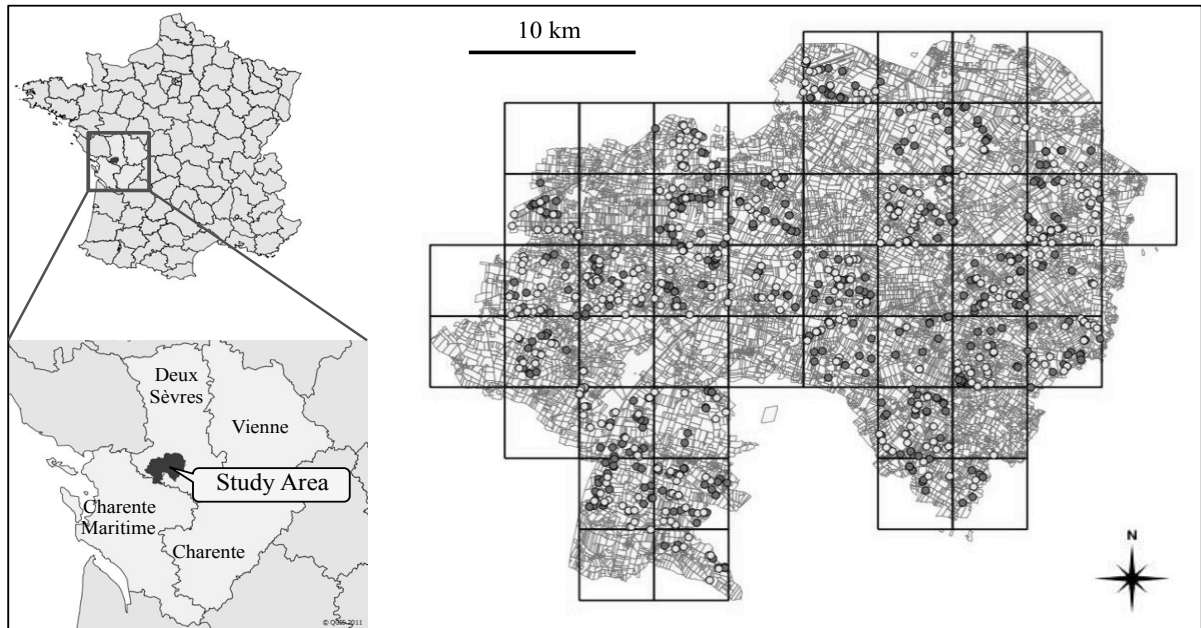
Acknowledgements

We would like to thank C. Maffre and A. Haefflinger for field assistance and L. Guilbaud for bee identification to genus level. JF Odoux, M. Chabirand and C. Toulet provided valuable

help and suggestions on the field. We also thank the farmers of the study sites for allowing us to perform surveys on their fields. We are grateful to the editor and an anonymous reviewer for their constructive corrections. This work was funded by the French Ministry of Agriculture (CASDAR program n°9035) and an ANRT CIFRE Ph.D. grant allocated to OR.

Annexes du chapitre II

Appendix A. Situation and map of the study area, an intensive agricultural territory in the Poitou-Charentes region (Zone Atelier "Plaines et Val de Sèvres"), France. White and dark dots indicate the location of the sampled sites during the oilseed rape and sunflower flowering, respectively. Dark lines delineate the 3.3x3.3-km spacing grid from which 30 grid cells were randomly drawn without replacement for bee sampling.



Appendix B. Pairwise comparisons among habitat types for the occurrence frequency and abundance of bee groups, during oilseed rape and sunflower periods. Temperature and year effects are not shown, but are included in models. SN herbaceous = semi-natural herbaceous habitats; SN woody = semi-natural woody habitats. Statistics proceed from Wald tests performed for each estimate of pairwise habitat difference. See Figure 2 for graphical representation.

Model	Bee group	Compared habitat types	Estimate ± SE	z-value	P
Occurrence frequency during oilseed rape period	Honey bee	Oilseed rape vs. SN herbaceous	-3.98 ± 0.31	-12.655	< 0.001
		Oilseed rape vs. SN woody	-0.69 ± 0.58	-1.202	0.229
		SN herbaceous vs. SN woody	3.29 ± 0.57	5.779	< 0.001
	Bumble bee	Oilseed rape vs. SN herbaceous	-1.46 ± 0.25	-5.941	< 0.001
		Oilseed rape vs. SN woody	-0.01 ± 0.52	-0.001	0.999
		SN herbaceous vs. SN woody	1.46 ± 0.52	2.798	0.005
	Wild bee	Oilseed rape vs. SN herbaceous	1.12 ± 0.23	4.831	< 0.001
		Oilseed rape vs. SN woody	2.46 ± 0.63	3.915	< 0.001
		SN herbaceous vs. SN woody	1.34 ± 0.62	2.175	0.0296
Occurrence frequency during sunflower period	Honey bee	Sunflower vs. Alfalfa	-5.17 ± 1.13	-4.581	< 0.001
		Sunflower vs. SN herbaceous	-6.33 ± 1.08	-5.841	< 0.001
		Alfalfa vs. SN herbaceous	-1.16 ± 0.4	-2.92	0.003
	Bumble bee	Sunflower vs. Alfalfa	-0.29 ± 0.4	-0.699	0.485
		Sunflower vs. SN herbaceous	-0.97 ± 0.24	-4.095	< 0.001
		Alfalfa vs. SN herbaceous	-0.69 ± 0.4	-1.712	0.087
	Wild bee	Sunflower vs. Alfalfa	3.79 ± 0.67	5.669	< 0.001
		Sunflower vs. SN herbaceous	3.24 ± 0.3	10.871	< 0.001
		Alfalfa vs. SN herbaceous	-0.55 ± 0.68	-0.807	0.419
Abundance during oilseed rape period	Honey bee	Oilseed rape vs. SN herbaceous	-2.05 ± 0.07	-28.34	< 0.001
		Oilseed rape vs. SN woody	0.26 ± 0.07	3.57	< 0.001
		SN herbaceous vs. SN woody	2.31 ± 0.1	24.18	< 0.001
	Bumble bee	Oilseed rape vs. SN herbaceous	-0.48 ± 0.12	-3.817	< 0.001
		Oilseed rape vs. SN woody	0.6 ± 0.19	3.111	0.002
		SN herbaceous vs. SN woody	1.08 ± 0.2	5.373	< 0.001
	Wild bee	Oilseed rape vs. SN herbaceous	2.44 ± 0.09	27.02	< 0.001
		Oilseed rape vs. SN woody	3.86 ± 0.1	39.59	< 0.001
		SN herbaceous vs. SN woody	1.43 ± 0.05	27.31	< 0.001
Abundance during sunflower period	Honey bee	Sunflower vs. Alfalfa	-0.49 ± 0.23	-2.174	0.029
		Sunflower vs. SN herbaceous	-0.98 ± 0.15	-6.56	< 0.001
		Alfalfa vs. SN herbaceous	-0.49 ± 0.25	-1.971	0.049
	Bumble bee	Sunflower vs. Alfalfa	0.86 ± 0.1	8.84	< 0.001
		Sunflower vs. SN herbaceous	0.44 ± 0.07	6.34	< 0.001
		Alfalfa vs. SN herbaceous	-0.2 ± 0.23	-0.861	0.389
	Wild bee	Sunflower vs. Alfalfa	1.34 ± 0.23	5.872	< 0.001
		Sunflower vs. SN herbaceous	1.38 ± 0.17	8.044	< 0.001
		Alfalfa vs. SN herbaceous	0.03 ± 0.19	0.176	0.86

Appendix C. A posteriori pairwise interactions between bee groups and habitat types in the occurrence frequency and abundance models. SN herbaceous = semi-natural herbaceous habitats; SN woody = semi-natural woody habitats. Statistics proceed from log-likelihood ratio tests (LL = log-likelihood). *P*-values were adjusted with sequential Bonferroni corrections for multiple tests. See Figure 3 for graphical representation.

Model	Compared bee groups	Compared habitat types	LL	χ^2	Df	adjusted <i>P</i>
Occurrence frequency during oilseed rape flowering	Honey bees vs. Bumble bees	Oilseed rape vs. SN herbaceous	-367.11	45.185	1	< 0.001
		Oilseed rape vs. SN woody	-171.22	1.0436	1	0.614
		SN herbaceous vs. SN woody	-234.61	6.7115	1	0.038
	Honey bees vs. Wild bees	Oilseed rape vs. SN herbaceous	-402.51	213.19	1	< 0.001
		Oilseed rape vs. SN woody	-168.84	15.684	1	< 0.001
		SN herbaceous vs. SN woody	-277.09	5.3023	1	0.064
	Bumble bees vs. Wild bees	Oilseed rape vs. SN herbaceous	-465.62	60.554	1	< 0.001
		Oilseed rape vs. SN woody	-199.4	11.052	1	0.004
		SN herbaceous vs. SN woody	-300.78	0.0626	1	0.802
Occurrence frequency during sunflower flowering	Honey bees vs. Bumble bees	Sunflower vs. SN herbaceous	-329.91	99.121	1	< 0.001
		Sunflower vs. Alfalfa	-151.23	40.978	1	< 0.001
		SN herbaceous vs. Alfalfa	-272.04	0.7126	1	1.196
	Honey bees vs. Wild bees	Sunflower vs. SN herbaceous	-282.69	384.13	1	< 0.001
		Sunflower vs. Alfalfa	-127.97	114.08	1	< 0.001
		SN herbaceous vs. Alfalfa	-216.39	0.0476	1	0.827
	Bumble bees vs. Wild bees	Sunflower vs. SN herbaceous	-396.75	144.1	1	< 0.001
		Sunflower vs. Alfalfa	-229.4	40.17	1	< 0.001
		SN herbaceous vs. Alfalfa	-221.11	0.0641	1	1.600
Abundance during oilseed rape flowering	Honey bees vs. Bumble bees	Oilseed rape vs. SN herbaceous	-645.41	109.57	1	< 0.001
		Oilseed rape vs. SN woody	-385.45	0.0097	1	0.922
		SN herbaceous vs. SN woody	-396.01	34.328	1	< 0.001
	Honey bees vs. Wild bees	Oilseed rape vs. SN herbaceous	-750.79	329.04	1	< 0.001
		Oilseed rape vs. SN woody	-423.74	45.259	1	< 0.001
		SN herbaceous vs. SN woody	-524.26	4.1519	1	0.083
	Bumble bees vs. Wild bees	Oilseed rape vs. SN herbaceous	-660.37	169.22	1	< 0.001
		Oilseed rape vs. SN woody	-347.99	75.498	1	< 0.001
		SN herbaceous vs. SN woody	-488.21	5.9164	1	0.045
Abundance during sunflower flowering	Honey bees vs. Bumble bees	Sunflower vs. SN herbaceous	-837.74	536.79	1	< 0.001
		Sunflower vs. Alfalfa	-544.76	174.36	1	< 0.001
		SN herbaceous vs. Alfalfa	-543.6	2.7657	1	0.096
	Honey bees vs. Wild bees	Sunflower vs. SN herbaceous	-864.91	922.99	1	< 0.001
		Sunflower vs. Alfalfa	-532.67	326.47	1	< 0.001
		SN herbaceous vs. Alfalfa	-556.58	21.928	1	< 0.001
	Bumble bees vs. Wild bees	Sunflower vs. SN herbaceous	-804.12	303.96	1	< 0.001
		Sunflower vs. Alfalfa	-442.04	81.216	1	< 0.001
		SN herbaceous vs. Alfalfa	-534.62	12.164	1	< 0.001

Chapitre III

Analyse multi-échelle de l'importance des composantes spatio-temporelles de la diversité des abeilles en paysage agricole

Avant-Propos et résumé du chapitre III :

Afin de faire face au déclin des insectes pollinisateurs dans les paysages agricoles européens, plusieurs mesures de conservation ont été mises en place. Cependant, leur efficacité à favoriser la biodiversité des pollinisateurs peut être variable. Pour mieux cibler ces mesures, il est nécessaire d'acquérir de meilleures connaissances au niveau (i) des préférences en termes d'habitats et de ressources des espèces ciblées, (ii) de la diversité spécifique totale de la communauté à l'échelle du territoire et (iii) des sources de variations susceptibles d'agir aux différentes échelles spatiales et temporelles.

Dans le chapitre précédent, une ségrégation marquée dans l'utilisation des habitats fleuris a été montrée, avec une préférence des abeilles domestiques pour les cultures oléagineuses. A l'inverse, la présence et l'abondance des abeilles sauvages étaient fortement liées aux habitats semi-naturels, notamment de types herbacés (prairies, jachères, bordures de routes et de champs). Mais qu'en est-il de la diversité spécifique dans chacun de ces compartiments fleuris ?

Dans ce chapitre, nous avons caractérisé la diversité spécifique totale des abeilles à l'échelle du territoire (diversité γ) ainsi que celle au sein de chaque type de compartiment fleuri majoritaire (cultures oléagineuses, habitats semi-naturels herbacés) pour chaque période d'échantillonnage. Puis nous avons déterminé la contribution relative des cultures oléagineuses (colza et tournesol) et des habitats semi-naturels herbacés à abriter les espèces rencontrées à l'échelle du territoire, afin de déterminer quel habitat était le plus favorable à un grand nombre d'espèces d'abeilles et donc le plus pertinent à protéger pour favoriser une plus grande diversité de pollinisateurs apiformes.

La communauté d'abeilles présente dans la zone d'étude est riche et se compose pour une large part d'espèces rares. Les habitats semi-naturels herbacés sont des habitats essentiels au maintien d'un grand nombre d'espèces d'abeilles. Ils présentent non seulement une abondance en abeilles sauvages supérieure à celle observée dans les cultures oléagineuses mais également une diversité trois à quatre fois plus importante. Ce sont donc les habitats sur lesquels il faut agir en priorité, car de leur maintien peut

dépendre la préservation de nombreuses espèces d'abeilles, dont des espèces peu fréquentes.

Les variations spatiales et temporelles de la diversité des abeilles ont été estimées au sein des habitats semi-naturels herbacés. Le renouvellement spatial des espèces y représente près d'un tiers de la diversité totale (28.6%). Mais les changements les plus importants de diversité résultent des variations saisonnières (34.3%) dues en partie à la phénologie des espèces, et des fluctuations interannuelles (33.7%). Il ressort également de cette étude qu'il serait plus efficace d'adopter une approche de conservation par unité de surface, en concentrant les efforts dans des surfaces de taille moyenne (environ 50 km²) pour de maximiser la diversité des espèces d'abeilles.

Habitat, spatial and temporal drivers of diversity patterns in a wild bee assemblage

A soumettre à Journal of Animal Ecology

Orianne Rollin ^{a,b,c}, Vincent Bretagnolle ^e, Laura Fortel ^d,
Laurent Guilbaud ^{c,d}, Mickaël Henry ^{c,d}

^a ACTA, CS 40509, domaine Saint Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon, France.

^b ITSAP-Institut de l'abeille, CS 40509, domaine Saint Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon, France.

^c UMT Protection des Abeilles dans l'Environnement, CS 40509, domaine Saint Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon, France.

^d INRA, UR 406 Abeilles et Environnement, CS 40509, domaine Saint Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon, France.

^e Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, UPR 1934, F-79360 Beauvoir-sur-Niort, France.

Abstract:

To mitigate the decline of pollinators in agricultural landscapes, conservation actions have been implemented in Europe. However, recent concerns appeared about their efficiency to promote pollinator diversity. To increase the efficiency of these interventions, one must acquire a better knowledge of the target species diversity patterns and its sources of variations at different spatial and temporal scales. This study sets to investigate the total expected bee species richness at the regional scale, the relative difference of diversity between mass-flowering crops and semi-natural habitats at the regional scale, and which portions of the bee diversity were attributable to temporal and spatial turnover. Our results show that intensive agricultural landscapes can provide a valuable contribution to the overall biodiversity of the landscape mosaic. A total of 191 wild bee species were recorded at the regional scale during the three

sampling years, with 22.5% of rare species (singletons). Wild bee diversity was 3-4 times lower in oleaginous crops than in semi-natural habitats, with a substantial part of social and gregarious species. Spatial and temporal turnover in semi-natural habitats explained 28.6% and 68% (seasonal and annual variations of 34.3% and 33.7%) respectively, of partitioned territorial species richness. The α spatial structuration was maximal for a lower area than 50km². Implications of these results for the design and assessment of conservation actions for bees were discussed.

1. Introduction

Entomophilous pollination service could be at risk due to a global pollinator decline in agricultural landscapes (Biesmeijer et al., 2006; Cameron et al., 2011; Potts et al., 2010a, 2010b; VanEngelsdorp et al., 2008). Conservation actions specific to agrosystems have been proposed to mitigate the effects of agricultural intensification on pollinators, especially bees (Dicks et al., 2010), but results were at best equivocal (Kleijn and Sutherland, 2003; Kleijn et al., 2001; Knop et al., 2006). One reason for such uncertainty may actually lie in our poor knowledge of the target species diversity patterns and their sources of variations at the landscape scale. In the following we qualify the spatial and temporal variations in species richness as “diversity patterns” (Tylianakis et al., 2005). Species richness is likely to vary with available foraging habitats in relation to species’ specific ecological requirements (i.e., the ecological niche theory: Chase 2011). Species richness may alternatively change along the temporal or spatial axes simply due to the natural species turnover, which leads to different perception of diversity depending on the focus scale (New, 1999; Palmer, 1995). For instance, spatial turnover may simply arise from the species dispersal limitation that constrains their spatial distribution and lead to species richness heterogeneity in space (Hubbell, 2001).

There is empirical evidence that bee species richness displays high levels of spatial and temporal turnover due to specific seasonal or habitat requirements (Munyuli et al., 2013; Oertli et al., 2005; Roubik, 2001; Tylianakis et al., 2005). In agricultural landscapes, semi-natural habitats, which provide continuous and more diversified floral resources and nesting sites than mass-flowering crops (Potts et al., 2003; Steffan-Dewenter and Tscharntke, 2001) harbour a greater abundance and possibly a greater

diversity of wild bees (Rollin et al., 2013). In particular, some functional traits, such as sociality, nesting behaviour or the type of anatomic structure for collecting pollen (Michener, 2007; Westrich, 1989) may to a large extent influence the propensity of species to forage, or not, on particular monospecific mass-flowering crops.

Beyond the species-specific habitat requirements, bee communities are subject to strong temporal changes in their composition, both within and among years (Munyuli et al., 2013; Oertli et al., 2005; Roubik, 2001; Tylianakis et al., 2005). In Oertli *et al.* (2005), of the 247 recorded bee species, 22.3% and 25.5% were found during a single month or a single year, respectively. The same trends were observed by (Tylianakis et al., 2005), with temporal and spatial turnovers accounting for 23.1% and 38.6% of the total diversity, respectively. Wild bees have evolved different phenologies, scaled on climatic preferences and/or on the availability of specific floral resources (Pouvreau, 2004). In temperate regions, some bee species are maturing early and are active in spring (e.g. in April-May for *Andrena bucephala* and *Nomada fabriciana*), while others emerge later in the season (e.g. in June or later for *Hylaeus brevicornis* or in late august for *Colletes hederiae*) (Westrich, 1989).

Regardless habitat- and season-driven variations in bee diversity, a substantial part of total species turnover might simply be explained by geographic distance *per se*. Two areas located farther apart from each other might have less species in common than do two neighbouring areas (Gering et al., 2003; Müller and Goßner, 2010; Tylianakis et al., 2005). As a universal rule, species richness increases with the size of sampled area (Dengler, 2009; Scheiner, 2003) because new species are always encountered (Marcon and Morneau, 2013), owing to biotic or abiotic environmental changes such as feeding and nesting resources, temperature, hygrometry, predation, etc. The additive partitioning method provides a straightforward way to statistically quantify such changes in species diversity over spatial and temporal scales. Lande (1996) has formalized a specific terminology to describe additive partitioning patterns, with the among-community diversity changes (β diversity) being defined as the difference between total species diversity of a region (γ diversity) and the average within-community diversity (α diversities), therefore leading to the general equation $\beta = \gamma - \alpha$ (Crist et al., 2003). The statistical significance of β is usually assessed through random permutations of samples to simulate the hypothesis of no spatial turnover of species occurrence (Crist et al., 2003). The β diversity may be further subdivided into a broader

range of intermediate spatial scales, and even assigned to temporal changes in diversity (Tylianakis et al., 2005).

The present study sets out to identify the main sources of variation of wild bee diversity at a range of spatial scales in an intensive farming system. Especially three general questions were addressed: (i) what is the total expected bee species richness (γ diversity) one might encounter at the regional scale in an intensive farming system? (ii) what is the relative difference of diversity between mass flowering crops and semi-natural foraging habitats at the regional scale? (iii) which portion of the γ diversity is attributable to a simple spatial turnover (β diversity) and at which spatial scale this turnover is steeper? These issues were investigated using a spatially extensive survey of wild bees in different foraging habitats within an intensive farming system.

2. Material and Method

2.1. Sampling design

The field data include those used in Rollin *et al.* (2013), detailed thereafter and supplemented by two additional sampling periods per year. We used a spatially extensive sampling strategy, i.e. we maximized the number of sampled sites across the studied territory by reducing sampling effort at each site. Surveys were carried out in spring and summer of 2010, 2011 and 2012 in the LTER “Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre”, a 450 km² intensive agricultural territory in western France. The description of spatial and temporal turnover of bee community was investigated using surveys of flower-visiting bees in a total of 1286 sites over the three years, including four distinct periods within the bee seasonal activity: (i) the oilseed rape flowering period, (ii) a period during which floral resources are quantitatively much reduced, i.e. without any mass-flowering crops, hereafter called food restriction period, (iii) the sunflower flowering period and (iv) the stubble field period, with few flowering crops (mainly alfalfa *Medicago sativa*). Sampling was only carried out in foraging habitats (i.e., with flowers), including mass-flowering crops (oilseed rape *Brassica napus*, sunflower *Helianthus annuus* and alfalfa *Medicago sativa*), conspicuous patches of spontaneous wild flowers in semi-natural habitats (permanent grasslands, hedgerows, trees, external field margins) and spontaneous weed plants patches in crops or stubble fields. We favoured an extensive sampling strategy to cover a wide variety of ecological contexts in

the study area. Sites were located in 30 grid cells (ten cells per year) randomly drawn without replacement from a 3.3 x 3.3 km spacing grid covering the whole study area. Each site was surveyed once by capturing flower-visiting bees with a net along walking transects of 50 m long and 2 m wide, between 10:00 and 19:00, and only under clement weather conditions (Hoehn et al., 2010; Westphal et al., 2008). Sampling sites were processed along predetermined exploratory itineraries across grid cells (for details, see Rollin *et al.* 2013), resulting in a large number of sampled flowering crops and wild flower patches, located at various ranges of distances from each other, and with a preserved homogeneity between habitat types in terms of spatial and temporal distribution. The ten grid cells to be investigated during a given year and crop period could be processed within about 12-15 days. Oilseed rape sampling periods were from April 16th to May 1st in 2010, from April 1st to 13th in 2011, and from April 6th to May 5th in 2012. Food restriction sampling periods were from June 3th to 14th in 2010, from May 23th to June 8th in 2011, and from June 5th to 28th in 2012. Sunflower sampling periods were from July 16th to 23rd in 2010, from June 28th to July 12th in 2011, and from July 17th to August 7th in 2012. Stubble field sampling periods were from September 9th to 21th in 2010 and from August 21th to 28th in 2011.

2.2. Functional description of the bee community

All captured specimens were identified to the species level by respective authority for each genus (see Acknowledgements). Specimens were temporarily stored in a standard freezer until pinned and dried for identification. Only 1.75% of the specimens could not be identified to species level, either due to damage or to difficulty to distinguish some very closely related species. Species names follow the nomenclature of (Kuhlmann et al., 2013) (see Appendix A for the entire species list). All voucher specimens are deposited in the bee collection of INRA (Institut National de la Recherche Agronomique) in Avignon (France).

The most relevant behavioural information on identified species was collected from the current literature on wild bee ecology to provide a broad picture of the functional characteristics of the whole community at the regional scale (Amiet et al., 2010, 2007, 2004, 2001, 1999; Westrich, 1989). Functional traits cover (i) diet, (ii) nesting behaviour, and (iii) social behaviour. Diet may be either *polylectic* or *oligolectic*. *Polylectic* bees forage on various unrelated kinds of flowers for pollen, whereas

oligolectic bees are specialized on a particular pollen taxon (Michener, 2007). Nesting behaviour may be either *Endogeic* or *hypergeic* (Oertli et al., 2005). *Endogeic* bees nest in the ground whereas *hypergeic* bees nest in a variety of structures above ground, e.g. in natural cavities (branches and twigs of trees and bushes, spaces under rocks, etc.; (Michener, 2007). Social behaviour may be either *solitary*, *gregarious*, *primitively eusocial* or *parasitic*. *Solitary* bees construct their own nest and provide offspring with food without any help from conspecifics. *Gregarious* bees breed individually like solitary bees but nest close to conspecifics, sometimes at high densities over a limited area (mostly observed in ground nesting species). *Primitively eusocial* bees live in small colonies composed of a queen, the only egg-laying female which also initializes the nest, and of worker females which perform current tasks including foraging, cell provisioning, and nursing. *Parasitic* bees are mostly cleptoparasitic bees (cuckoo bees), which enter the nest of a host and lay eggs in existing cells (Michener, 2007).

2.3. Characterization of bee γ diversity at the regional scale

Data were pooled among sampling years (2010-12) and habitat types (oilseed rape, sunflower, alfalfa, herbaceous and woody semi-natural habitats) for computing total regional (γ) diversity. *Observed* species richness was plotted as a function of the number of sampled sites under the form of a species accumulation curve smoothed by 1000 random rearrangements of sampling order which also provided confidence intervals (program EstimateS version 9.1; Colwell 2013). Additionally, total *expected* species richness was assessed using the non-parametric estimators Chao2 and Jackknife 1 (Jack1), known as the most accurate estimators for species-rich communities (Walther and Morand, 1998). Finally, the relative difference between *expected* and *observed* species richness was computed to assess the *completeness* of the field survey, i.e. the proportion of total γ diversity that was effectively covered by our survey.

2.4. Relative difference of diversity between mass-flowering crops and semi-natural habitats at the regional scale

To compare the relative difference of diversity between the two main foraging habitat types (mass-flowering crops and herbaceous semi-natural habitats) at the regional scale, the above-detailed species diversity analyses were repeated separately by habitat type. For these analyses, mass-flowering crops were only represented by oilseed rape

and sunflower, and semi-natural habitats refer only to herbaceous habitats. Woody floral resources and flowering alfalfa were thus not considered in this study because they were too scarce in the landscape during sampling periods for meaningful comparisons (3.81% and 5.59% of the total samples respectively).

The hypothesis of lower bee species richness in mass-flowering crops compared to semi-natural habitats was tested by computing the 95% confidence intervals of both *observed* and *expected* species richness values. Non-overlapping confidence intervals would indicate that the two compared richness values are significantly different. Would some significant differences of species richness be evidenced between mass-flowering crops and semi-natural habitats, the underlying ecological processes were investigated by relating species occurrence in crops to their functional traits. Pearson's chi-squared tests were used to determine whether some particular functional traits would make some species more likely to occur in mass-flowering crops (0-1 binary data) compared to the pool of species found in semi-natural habitats during the same period. We specifically focused on social behaviour (*solitary* versus *no-solitary*), diet (*oligolectic* versus *polylectic*) and nesting behaviour (*endogeic* versus *hypergeic*). Chi-squared test were performed using the R software version 2.12.0 (R Development Core Team, 2010).

2.5. Spatial and temporal partitioning of bee diversity

The analysis of spatial and temporal bee diversity changes focused on herbaceous semi-natural foraging habitats only because this was the only habitat type that could be consistently sampled during the whole season. Furthermore, species richness in mass-flowering crops turned to be too scarce to sustain partitioning analyses (see Results). Species accumulation curves and species richness were recomputed on a per-period basis (the oilseed rape flowering period, the food restriction period, the sunflower flowering period and the stubble field period) to document seasonal variations of bee diversity in herbaceous semi-natural habitats.

To determine the statistical significance of species turnover over spatial and temporal scales, an additive diversity partitioning analysis was performed (Crist and Veech, 2006; Lande, 1996). Bee samples were first grouped following a series of hierarchically nested temporal and spatial scales. Temporal scales were the study period (4 periods per season), itself nested within the study year (3 sampling years). Likewise, the hierarchical grouping of sites across spatial scales was achieved by a hierarchical

clustering of sampling sites using complete Euclidian distance linkage (hierarchical cluster analysis). Sites were then classified into a series of hierarchically nested groups by cutting the cluster tree at different neighbouring distances (Fig. 1A). It should be noted that the spatial grouping of sampling sites was performed separately within each temporal level (period and year), i.e. spatially neighbouring sites were classified into different spatial groups if they were not sampled during the same period of the same year (Fig. 1B). Then, following the additive diversity partitioning analysis, mean values of local (α) diversity observed at a given spatial or temporal scale were compared to the total diversity in the entire data set (γ). The turnover hypothesis was tested by comparing the observed α diversity to its expected random value under the hypothesis of absence of turnover, i.e. the theoretical α returned by 1000 simulations of random distribution of species among samples at the considered spatial and temporal scales (Oksanen et al., 2011). Similarly, the diversity change β from one given scale to the next one can be computed as $\beta_i = \alpha_{i+1} - \alpha_i$ (Crist et al., 2003), and may be tested against the random expectations at each change of spatial or temporal scale. Additive diversity partitioning can simultaneously handle spatial (β_S) and temporal (β_T) turnover, with $\gamma = \alpha + \beta_S + \beta_T$ (Tylianakis et al., 2005). The procedure was performed from species richness values, amenable to additive partitioning (Crist et al., 2003; Gering et al., 2003; Müller and Goßner, 2010; Munyuli et al., 2013; Summerville and Crist, 2005; Tylianakis et al., 2005). The additive diversity partitioning analysis was performed using the *vegan* package (Oksanen et al., 2011) in R version 2.12.0 (R Development Core Team, 2010).

To further assess at which spatial scales the species turnover is steeper, we coined a measurement of spatial structuration effect size, defined as the deviation of observed species richness from random expectations at each spatial scale:

$$\text{Spatial effect size (\%)} = (\alpha_{i[\text{random}]} - \alpha_{i[\text{observed}]}) / \alpha_{i[\text{random}]}$$

where $\alpha_{i[\text{observed}]}$ is the mean observed species richness of aggregated bee samples at a spatial scale i and $\alpha_{i[\text{random}]}$ the corresponding random expectation for no spatial structuration, as returned by the random rearrangement of species among samples at spatial scale i .

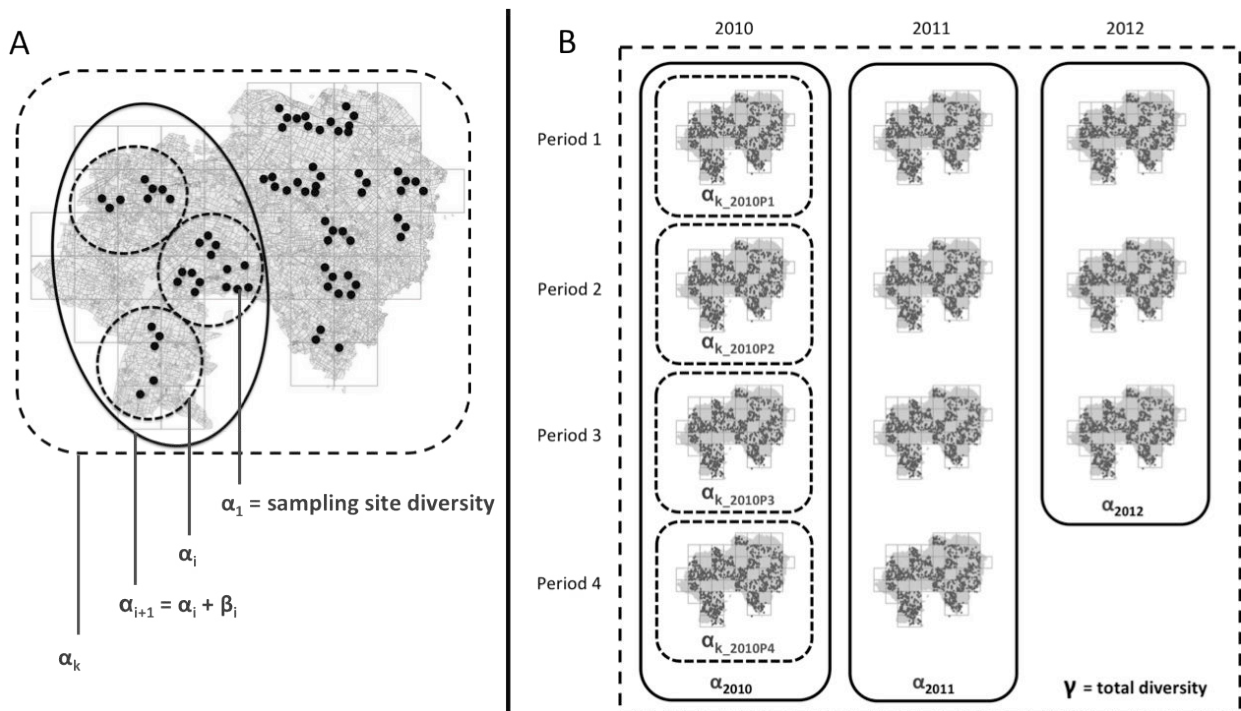


Figure 1. Schematic representation of the additive species partitioning throughout hierarchically nested spatial scales within a given sampling period and year (A) and temporal scales (B), as handled by the additive partitioning analysis. Period 1 = oilseed rape flowering period; Period 2 = food reduction period; Period 3 = sunflower flowering period; Period 4 = stubble field period; α_1 = mean diversity within sampling site; α_i = mean diversity within groups of sampling sites at a spatial scale i ; k = the total number of spatial scales covered by the analysis ($k = 12$ in this study).

3. Results

3.1. Characterization and functional description of bee diversity at the regional scale

A total of 12,629 foraging wild bees were collected in the 1,286 sampling sites. The species richness accumulation curve over the entire study area showed no evidence of approaching a ceiling (Fig. 2A), even though the survey was rather extensive and covered many sites during four flowering periods of three consecutive years. The survey completeness was estimated to 76.1-80.2% only, with 191 species actually identified out of a total expectation of 238-251 species for the study site (Jack-1 and Chao-2 estimators, respectively, Table 1). Wild bees belonged to 6 families and 25 genera (Appendix A). At the sampling site level, species richness ranged from 0 to 25 species, and 0 to 149 individuals.

Bee community at the regional scale was characterized by a high proportion of rare species. Of the 191 species, 43 (22.5%) were represented by a single individual (singletons). Conversely, the five most dominant species accounted for c. 50% of the total number of collected individuals, including 2477 *Bombus lapidarius* (19.6% of the total), 1250 *Bombus terrestris* (9.9%), 1112 *Lasioglossum malachurum* (8.8%), 750 *Lasioglossum pauxillum* (5.9%) and 688 *Lasioglossum subhirtum* (5.5%). All these five species have a generalist diet (polylectic) and are primitively eusocial or gregarious species, which could partly explain their fairly high abundance in the survey.

Only 12 species (6.3%) were primitively eusocial, all of which were bumble bees (*Bombus muscorum*, *B. hortorum*, *B. lapidarius*, *B. lucorum*, *B. pascuorum*, *B. pratorum*, *B. ruderatus*, *B. sylvarum* and *B. terrestris*) or halictid bees (*Halictus rubicundus*, *L. malachurum* and *L. pauxillum*). Of the 191 recorded species, 35 (18.3%) were parasitic (cuckoo bees). Among non-parasitic species for which information about their sociality, diet and nesting preferences were available (see Appendix A), 21.2% are known to aggregate for nesting, and 43.2% to nest above the ground in different types of structure, especially wood, stems or any kinds of natural cavity. Of the 159 species with known foraging habits, 28 (7%) were oligolectic with a preference for Asteraceae (13 of the 28 oligolectic bee species), Fabaceae (4), Brassicaceae (3), Apiaceae (2) and genera *Allium* (1), *Bryonia* (1), *Echium* (1), *Ranunculus* (1), *Reseda* (1), and *Veronica* (1).

Table 1. Observed and expected richness of bee communities. P1 = oilseed rape flowering period; P2 = food shortage period; P3 = sunflower flowering period; P4 = stubble field period; N = number of sampled sites; SD = Standard deviation.

Habitat	Period	Observed Richness	95% Confidence Interval	Chao2 ± SD (Completeness)	Jack1 ± SD (Completeness)	N
All	All	191	177.4 – 204.6	251 ± 23.7 (76.1%)	238 ± 7.3 (80.2%)	1286
Herbaceous semi-natural	P1	90	81.4 – 98.5	110.9 ± 11.8 (81.1%)	111.9 ± 5.3 (80.4%)	251
Herbaceous semi-natural	P2	115	104.9 – 125.1	145.9 ± 14.7 (78.8%)	145.9 ± 6.1 (78.8%)	267
Herbaceous semi-natural	P3	108	96.6 – 119.4	151.8 ± 20.7 (71.1%)	140.8 ± 6.4 (76.7%)	184
Herbaceous semi-natural	P4	34	26.3 – 41.7	54.8 ± 14.6 (62%)	48.9 ± 5.4 (69.5%)	132
Oilseed rape	P1	26	19.6 – 32.4	39.1 ± 10.2 (66.5%)	37.9 ± 3.9 (68.6%)	143
Sunflower	P3	26	20.4 – 31.6	35.4 ± 7.2 (73.4%)	37.9 ± 5.6 (68.6%)	177

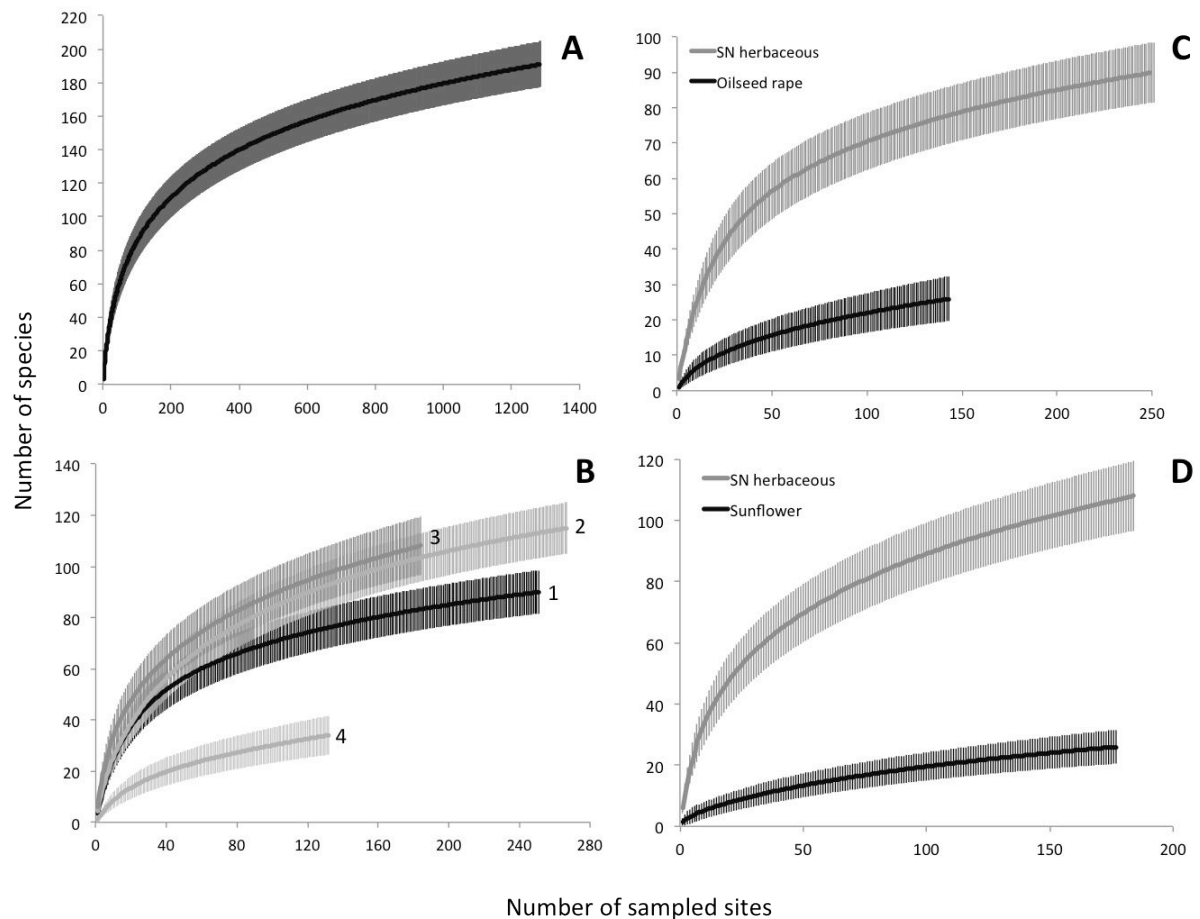


Figure 2. Mean species accumulation curve for pooled bee data (A) among all habitats, periods and years, (B) in semi-natural herbaceous habitats during each sampling period for all years, (C) in semi-natural herbaceous habitats and oilseed rape during the oilseed rape flowering period for all years, and (D) in semi-natural herbaceous habitats and sunflower during the sunflower flowering period for all years. SN herbaceous = semi-natural herbaceous habitats; 1 = Period 1 = oilseed rape flowering period; 2 = Period 2 = food reduction period; 3 = Period 3 = sunflower flowering period; 4 = Period 4 = stubble field period.

3.2. Relative difference of diversity between mass-flowering crops and semi-natural habitats at the regional scale

The bee species accumulation curves for oilseed rape, sunflower and semi-natural habitats during the two mass-flowering periods (Fig. 2C and D) suggested that more sites were needed to complete the survey (completeness = 66.5 - 73.4% and 71.1 - 81.1% for mass-flowering crops and semi-natural herbaceous habitats, respectively). Nevertheless, there was overall much less species recorded in mass flowering crops than in semi-natural habitats. Both observed and expected richness in semi-natural herbaceous habitats were approximately three times and four times greater than

richness in oilseed rape and sunflower, respectively (Table 1). Those differences are significant given the non-overlapping confidence intervals of estimates.

Most of the species found in mass-flowering crops (22 out of 26 found in oilseed rape and 23 out of 26 found in sunflower) were also found in semi-natural herbaceous habitats. Exceptions were uncommon species (singleton): *Andrena fulva*, *Halictus rubicundus*, *Osmia cornuta*, *Sphecodes gibbus* found only in oilseed rape and *Hoplitis adunca* found only in sunflower.

Table 2. Additive diversity partitioning for bee community in semi-natural herbaceous habitats.

	Spatial scale	Observed richness	Expected richness [95% CI range]	z	P-value
α_1	(within sites)	6.24	11.74 [11.65;11.83]	-122.54164	0.001
α_2	(within groups of 250 m)	6.98	13.14 [13.04;13.24]	-118.29424	0.001
α_3	(within groups of 500 m)	7.83	14.65 [14.53;14.76]	-112.48987	0.001
α_4	(within groups of 750 m)	8.46	15.91 [15.77;16.04]	-108.46117	0.001
α_5	(within groups of 1000 m)	9.29	17.11 [16.97;17.27]	-99.61675	0.001
α_6	(within groups of 1500 m)	10.89	19.81 [19.62;19.99]	-92.59884	0.001
α_7	(within groups of 2000 m)	12.66	22.73 [22.52;22.95]	-87.96288	0.001
α_8	(within groups of 3000 m)	16.26	28.64 [28.32;28.92]	-81.25652	0.001
α_9	(within groups of 5000 m)	19.59	33.14 [32.76;33.5]	-68.91236	0.001
α_{10}	(within groups of 10,000 m)	26.25	42.69 [42.07;43.25]	-53.83416	0.001
α_{11}	(within groups of 15,000 m)	35.91	55.31 [54.41;56.16]	-43.22438	0.001
α_{12}	(within periods)	58.91	88.27 [86.54;89.91]	-32.86783	0.001
α_{13}	(within years)	122	138.33 [135.33;141]	-11.34099	0.001
γ	(total diversity)	184	184	0	1
β_1	(among sites)	0.73	1.39 [1.35;1.44]	-26.44007	0.001
β_2	(among groups of 250 m)	0.85	1.51 [1.46;1.56]	-24.61825	0.001
β_3	(among groups of 500 m)	0.64	1.26 [1.21;1.31]	-23.26793	0.001
β_4	(among groups of 750 m)	0.83	1.21 [1.14;1.28]	-10.89673	0.001
β_5	(among groups of 1000 m)	1.59	2.69 [2.59;2.79]	-21.28401	0.001
β_6	(among groups of 1500 m)	1.77	2.93 [2.82;3.03]	-21.31591	0.001
β_7	(among groups of 2000 m)	3.61	5.91 [5.72;6.07]	-25.3971	0.001
β_8	(among groups of 3000 m)	3.33	4.51 [4.27;4.75]	-9.59182	0.001
β_9	(among groups of 5000 m)	6.67	9.54 [9.12;9.94]	-13.50644	0.001
β_{10}	(among groups of 10,000 m)	9.65	12.61 [;13.22]	-9.38366	0.001
β_{11}	(among groups of 15,000 m)	23.01	32.96 [31.52;34.46]	-13.22758	0.001
β_{12}	(among periods)	63.09	50.03 [47.27;52.64]	9.44275	0.001
β_{13}	(among years)	62	45.67 [43;48.67]	11.34099	0.001

Most of the bee species found in mass-flowering crops showed some kind of social behaviour. A total of 46.2% and 57.7% bee species were primitively eusocial or gregarious in oilseed rape and sunflower, respectively (Appendix A). These species

accounted for 65.7% and 93.5% of the total number of collected individuals in oilseed rape and sunflower, respectively. Nearly all bee species in oilseed rape and sunflower had a polylectic diet (24 species in each crops; 92.3%), representing 81.6% and 99.6% of the total number of collected individuals, respectively.

None of the tested functional traits apparently made bee species more prone to occur in oilseed rape out of to the pool of species found in semi-natural herbaceous habitats (diet specialization: $\chi^2 = 0.6339$, $df = 1$, p -value = 0.42; nesting behaviour: $\chi^2 = 0.0956$, $df = 1$, p -value = 0.76; social behaviour: $\chi^2 = 0.333$, $df = 1$, p -value = 0.56). Conversely, social or gregarious bee species were found in greater proportion in sunflower samples (68.18%) than expected from semi-natural habitats (32.09%) ($\chi^2 = 7.9554$, $df = 1$, p -value = 0.0048), while neither diet specialization nor nesting behaviour appeared as statistically relevant traits for occurrence in sunflower (diet specialization: $\chi^2 = 0.9267$, $df = 1$, p -value = 0.34; nesting behaviour: $\chi^2 = 0.0189$, $df = 1$, p -value = 0.89).

3.3. Spatial and temporal partitioning of bee diversity

The bee species accumulation curves for semi-natural habitats during each sampling period (Fig. 2B) suggested that more sites were needed to complete the survey (completeness = 62.0 - 81.1%). Judging from the non-overlapping confidence intervals (Table 1), bee species richness in semi-natural habitats was significantly lower during the stubble field period compared to all other periods. Species richness values during sunflower and food restriction periods did not differ, but were both significantly greater than during the oilseed rape period.

Of the total bee community in semi-natural herbaceous habitats ($\gamma = 184$ species for all periods and years), 30% was accounted for by spatial changes within- and among-sites (α_1 and β_{Spatial}) during a given period (Fig. 3). The seasonal temporal turnover ($\beta_{\text{Sampling_period}}$) accounted for an overall 34.3% of the regional species richness. The inter-annual turnover ($\beta_{\text{Sampling_year}}$) accounted for an overall 33.7% of the regional species richness. The latter diversity turnover component, however, mostly reveal diversity variations due to methodological issues, namely interannuals changes attributable to sampling grid cell changes and/or phenological mismatches due to meteorological variations.

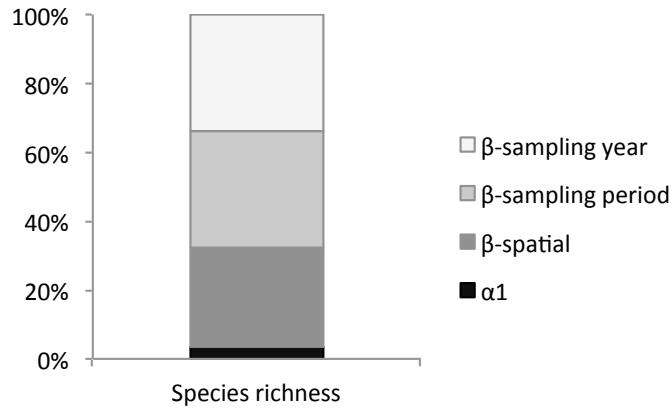


Figure 3. Percentage of total bee species richness explained by α and β components for the whole diversity in semi-natural herbaceous habitats (184 species) on three spatial and temporal scales: β -spatial (among sites), β -sampling period (among sampling periods of the season), β -sampling year (among years). The relative contribution of each scale was calculated by an additive diversity partitioning method using the *vegan* package in R.

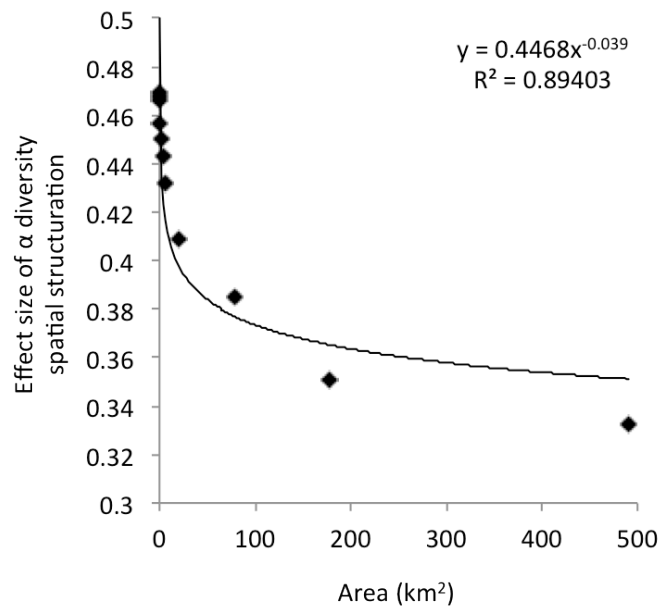


Figure 4. Effect size of α diversity spatial structuration from local to regional scale. Only bee diversity values from semi-natural habitats were used, additively computed across spatial scales and averaged among study periods. Effect size was calculated as the relative difference between observed diversity and random expectations returned by the additive diversity partitioning analysis (Table 2). Area was calculated as the surface virtually covered by groups of sampling sites within which the hypothesis of species spatial partitioning was tested against random expectations (for instance, sampling sites grouped within a 1500m scale will cover $\pi \times 0.750^2 = 1.77$ km²). For illustration purposes, the effect-area relationship was fitted by a power law (solid line, formula and R^2 coefficient displayed on the graph). The inflexion point is reached for an area of ~50 km², within which observed diversity is on average 38% lower than what we would expect from random species distribution.

The additive diversity partitioning analysis returned an average richness of 59 species per sampling period for a given year ($\alpha_{\text{Sampling_period}} = \alpha_{12}$ in Table 2). When partitioning this value throughout nested spatial scales, we found a decreasing effect size of α diversity spatial structuration with increasing spatial scale (Fig. 4). The decreasing rate was maximal within a 50km² area. Beyond that scale threshold, the spatial structuration effect size stabilized at a rather constant, but still high value (>30%). This pattern was best depicted by a negative power function of area (Fig. 4).

4. Discussion

This study examined patterns of spatial and temporal variations in bee biodiversity structure across an intensive farming system, with contrasted foraging habitat types. During this seasonal survey covering three consecutive years, 191 wild bee species were recorded, which represented approximately 80% of the total expected regional richness, and up to 20% of the total French bee diversity, currently estimated at 960 species (Kuhlmann et al., 2013). The seasonal and inter-annual species turnovers accounted for an overall 70% of the species richness ($\beta_{\text{Sampling_period}} = 34.3\%$, $\beta_{\text{Sampling_year}} = 33.7\%$) and only 30% are accounted for by spatial changes within- and among-sites (α_1 and β_{Spatial}) during a given period. The relationship between effect size of α spatial structuration and sampling spatial scale was curvilinear, with the highest spatial structuration observed at about 50km² surfaces.

4.1. Characterization and functional description of bee γ diversity at the regional scale

The high number of recorded bee species (20% of the total French diversity found in 0.08% of the national territory only) merely shows that agricultural landscapes can support a high diversity of bees. For the sake of comparison, in a recent study by Le Féon *et al.* (2010), fourteen 16-km² sites were sampled over 7 weeks in summer 2001 and 5 weeks in spring 2002 (at the same places each year) in Belgium (four sites), France (three), the Netherlands (four) and Switzerland (three). Those were predominantly agricultural areas with different mass-flowering crops (e.g. alfalfa *M. sativa*, buckwheat *Fagopyrum esculentum*, oilseed rape *B. napus* and sunflower *H. annuus*). Among the 1014

wild bee species expected from these four countries (Kuhlmann et al., 2013), only 125 (12.3%) were actually sampled.

To our knowledge, no study has ever reported such a large number of bee specimens across a study area of size equivalent to our study area (the “*Zone Atelier – Plaine et Val de Sèvre*”, 450 km²) and covering a similar diversity of habitats and seasons. In (Williams et al., 2001), only 21 out of the 48 summarized studies provide an indication of the surface of the sampled area. Except for the studies by Robertson (1889) and Pearson (1933), with an area of 813 and 100 km² respectively, all these studies had a sampling area less than 3 km², and the majority of them were less than 1 km². At this small spatial scale, less than 15% of the bee community observed at the regional scale could be sampled in our study area. We thus suggest that the studies carried out over small spatial scales could strongly underestimate the regional bee diversity.

The overall community conforms to what is usually found in literature, with few numerically dominant species and a long tail of rare species. In particular, the proportion species represented by a single individual only (22.5%) is similar to that of the four bee community studies reviewed by Williams *et al.* (2001) with a minimum of 4.000 recorded specimens (mean proportion of singletons = 23%, range = 15 - 32%).

The community was dominated by five super-abundant species (49.8% of all recorded individuals), all characterized by a complex social behaviour (gregarious or eusocial). Their superabundance may be partly explained by their specific social behaviour, which results in high local abundances, generally close to nesting sites (Michener, 2007). Gregarious bees construct numerous nests in limited areas and eusocial bees live in large colonies of many hundreds of individuals. However, the five dominant species were also found in a substantial proportion of the sampled localities (*Bombus terrestris*, found in 44% of the sites with at least one recorded bee; *Bombus lapidarius*, 53%; *Lasioglossum malachurum*, 28%; *Lasioglossum pauxillum*, 26%; *Lasioglossum subhirtum*, 23%), indicating that their numerical dominance may not be solely explained by a sampling bias due to high local abundances. Sociality per se may also be well adapted to the studied agrosystem. Eusocial and gregarious (e.g. *B. terrestris*, *B. lapidaries*) bee species need food reserves to buffer the high spatial and temporal heterogeneity in resource availability and could be favoured by mass-flowering crops that may help sustain locally abundant population (Rollin et al., 2013).

4.2. Relative difference of diversity between mass-flowering crops and semi-natural habitats at the regional scale

Diversity patterns varied greatly among habitat types. Bee communities in mass-flowering crops were three to four times less diversified than in semi-natural herbaceous habitats. Except for one and four species in oilseed rape and sunflower respectively, all bee species recorded in mass-flowering crops were also found in semi-natural habitats. Moreover, only one of the 43 species represented by a single specimen in the data set was observed in a mass-flowering crops (*Hoplitis adunca* in sunflower).

A substantial part of bee species found in mass-flowering crops (46.2% in oilseed rape and 57.7% in sunflower) were primitively eusocial or gregarious (such as *Bombus terrestris*, *B. lapidarius* and *Andrena cineraria*) and accounted for 65.7% and 93.5% of the total number of collected individuals, in oilseed rape and sunflower respectively. Sociality could partly explain the presence of bee species in mass-flowering crops. Because of their greater local abundance, eusocial and gregarious bees may need large amounts of floral resources, easily exploitable, to sustain the development of their colony and to reduce intraspecific competition. These foraging conditions are fulfilled by mass-flowering crops. Accordingly, a previous study has shown that bumble bees forage more frequently in mass-flowering crops (e.g. sunflower) than in semi-natural herbaceous habitats (Rollin et al., 2013).

Thus mass-flowering crops do not seem to be essential habitats for wild bee species, while natural and semi-natural habitats are non-substitutable habitats for them, providing diversified foraging and nesting resources, as has been already highlighted in other studies. For instance, semi-natural habitats seem to act as "source habitats" for bee populations and provide a stronghold for wild bees in an impoverished landscape (Goulson et al., 2010). Previous studies have underlined the importance of these habitats for wild bees and how they promote their abundance and diversity. Wild bees prefer foraging on wild floral resources in semi-natural habitats than on mass-flowering crops (Rollin et al., 2013). Bee diversity increases with the proportion of natural and semi-natural habitats in the farming landscape (Duelli and Obrist, 2003; Le Féon et al., 2010) and pollinator density declines with the distance to natural habitats (Carvalho et al., 2010). Consequently, to support a greater diversity of bee species, it appears critical to promote the amount and diversity of semi-natural herbaceous habitats in the landscape.

4.3. Temporal partitioning of bee diversity

The seasonal variation ($\beta_{\text{Sampling_period}}$) in bee diversity accounted for 30% of the total observed diversity, similarly to the proportions reported from other bee communities in other types of agricultural systems (Tylianakis et al., 2005) (tropical crops such as rice, coffee, pasture, forest). Bee communities during sunflower and food restriction periods were more diversified than during oilseed rape period. Oilseed rape period, in early spring, comprises highly diversified floral resources and early-maturing bee species with relatively short activity periods (e.g. *Andrena strobmella*, *A. fulva*). Conversely, the late stubble field period (August-September) is characterized by a lower availability of floral resources. Few bee species are active at this time of the year, as most wild bees have already completed their seasonal activity (Amiet et al., 2010, 2007, 2004, 2001, 1999; Westrich, 1989). Moreover, a large number of species emerge and actively forage between May and July, corresponding to the food restriction period and the sunflower flowering period. These specific seasonal activities during these two intermediate sampling periods could explain the rather similar observed species richness.

Inter-annual variations ($\beta_{\text{Sampling_year}}$) in regional surveys of bee fauna can be very different between studies especially if they concern only a subset of the community, because abundances of different bee species do not fluctuate synchronously owing to their specific phenologies (Michener, 2007; Westrich, 1989). In Oertli *et al.* (2005) 25.5% of the total bee species recorded during the two sampling years were collected only during a single one, while 33.7% of the total bee species recorded during our study were due to temporal variations between years. These observations underline the necessity to incorporate the temporal component of variation in biodiversity surveys, because it may overwhelm the variations driven by some particular disturbances the faunal surveys usually focus on, e.g. habitat loss and fragmentation, urbanisation, etc.

However, in our study, inter-annual variations could be caused either by temporal or spatial components. Herein, 30 grid cells were sampled during only one year each. We thus cannot fully disentangle the temporal effect caused exclusively by variations between years from the spatial variations caused by methodological issues. Furthermore, weather conditions varied greatly among years, therefore potentially adding more variations among annual datasets simply due to bee phenological lags. Only

long-term surveys encompassing many successive years will help distinguishing real annual turnover from methodological or weather-dependent species variations.

4.4. Spatial partitioning of bee diversity

Spatial variations (β_{spatial} during a sampling period for a given year) are significant components of the species diversity variations. Spatial changes within and among sites accounted for approximately 35% of the regional species richness. These differences could be partly explained by the large proportion of rare species, usually found within small subsets of the study area and therefore promoting the spatial heterogeneity of species composition. Dispersal limitation is another, not mutually exclusive, explanation for spatial diversity variations. Organisms are intrinsically limited by their dispersal abilities. Dispersal limitation is therefore a form of resistance to spatial homogenisation of communities. One consequence is the emergence of spatially heterogeneous species assemblage patterns driven by the interplay of local extinctions and immigration events between local communities. Those stochastic processes are at the root of the unified neutral theory of biodiversity (Hubbell, 2001), mostly applied to plant communities. Although bees are highly mobile, flying animals, they are also subject to dispersal limitation at the scale of our study area. Wild bees cover rather short foraging or commuting flights, most often one to several hundred meters long only (Zurbuchen et al., 2010a, 2010b). The capability to cover long distances and to use resources on a large spatial scale mostly applies to larger bees (e.g. genera *Bombus* or *Xylocopa*; Greenleaf *et al.*, 2007) whilst most of the sampled species in this study belong to the typically small-sized species, such as Halictid species (27.2%; Annexe A).

4.5. Implications for the design and assessment of conservation interventions

There was a non-constant effect size of the focus spatial scale on the structuration of α diversity, with a maximal structuration within 50km² areas (7-8 km in diameter). Consequently, it seems more efficient, in terms of mean number of species promoted per unit of area, to concentrate conservation efforts within such medium-scale areas, e.g. maximizing the density of set-aside semi-natural habitats. Those relevant conservation areas might be replicated across the territory with a minimum buffer distance greater than the critical 7-8 km threshold to minimize the species composition overlap among conservation areas. One keystone issue that remains to be solved in that respect is

where those conservation areas should be located in space. It might be advisable to focus on areas with already high densities of semi-natural habitat remnants, but further studies should investigate whether the density of semi-natural habitats may actually be used to infer on the local bee diversity, and if so at which focus scale and/or beyond which density threshold.

5. Conclusion

This study has shown that semi-natural habitats are prevailing habitats for wild bee communities. Results are consistent with previous studies which have highlighted the importance of these habitats on the foraging activity of bees (Rollin et al., 2013) and the significant positive effect of the presence of these habitats in the landscape on the local bee species richness (Duelli and Obrist, 2003), especially by providing source habitats (Öckinger and Smith, 2007). Therefore, semi-natural habitats are the most promising habitats for sustaining wild bee populations. Applied conservation measures on these habitats have shown positive effect on bee communities (Kleijn and Sutherland, 2003; Knop et al., 2006). The additive partitioning analyses performed in this study (Gering et al., 2003) have highlighted the importance of spatial, seasonal and inter-annual components of the turnover of the bee diversity, and further underlined the importance of increasing the extensiveness of surveys, i.e. giving priority to the number of sampling sites in space and time to cover a broader spectrum of the studied community. Moreover, we suggest it might be more efficient to adopt a *relevant conservation unit* approach, i.e. to concentrate conservation efforts within medium-scale areas (herein ~50 km²) to maximize the number of bee species promoted per unit of surface.

Acknowledgements

B. Vaissière provided major expert support at all stages of the study, including the design and conception of the survey and the management of specimen collection and identification. We are also grateful to J. Aptel, M. Chabirand, A. Haefflinger, C. Maffre and C. Toulet for field assistance; H. Dathe, E. Dufrêne, R. Fonfria, D. Genoud, M. Kuhlmann, G. Le Goff, D. Michez, A. Pauly, S. Risch for bee identification to specie level; F. Herzog, D. Michez and I. Dajoz for helpful comments on earlier versions of the manuscript. We also thank the

farmers of the study area for allowing us to carry out surveys in their fields. This work was funded by the French Ministry of Agriculture (POLINOV, CASDAR program n°9035) and an ANRT CIFRE Ph.D. grant allocated to OR.

Annexes du chapitre III :

Appendix A. Table of bee species functional traits and capture numbers per habitat type. En = endogeic; Eu = eusocial; Gr = gregarious; Hy = hypergeic; Oli = oligolectic; Poly = polylectic; So = solitary.

Sp	Total	Oilseed rape	Sunflower	Sociality	Foraging	Nesting	Family
<i>Andrena aeneiventris</i>	19	0	0	-	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena agilissima</i>	7	0	0	So	Oli	En	Andrenidae
<i>Andrena alfkenella</i>	13	0	0	So	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena bucephala</i>	10	0	0	Gr	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena carantonica/trimmerana</i>	56	2	0	Gr	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena chrysoseles</i>	38	1	0	So	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena cineraria</i>	62	21	0	Gr	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena decipiens</i>	73	0	1	Gr	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena distinguenda</i>	305	35	0	So	Oli	En	Andrenidae
<i>Andrena dorsata</i>	121	10	0	So	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena flavipes</i>	435	4	6	Gr	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena florea</i>	19	0	0	Gr	Oli	En	Andrenidae
<i>Andrena fulva</i>	5	1	0	Gr	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena fulvata</i>	24	0	0	So	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena gravida</i>	29	6	0	Gr	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena haemorrhoea</i>	76	5	0	Gr	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena helvola</i>	1	0	0	So	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena hesperia</i>	3	0	0	-	Oli	En	Andrenidae
<i>Andrena humilis</i>	4	0	0	Gr	Oli	En	Andrenidae
<i>Andrena impunctata</i>	6	0	0	-	-	En	Andrenidae
<i>Andrena labialis</i>	21	0	0	Gr	Oli	En	Andrenidae
<i>Andrena lagopus</i>	14	0	0	So	Oli	En	Andrenidae
<i>Andrena lepida</i>	1	0	0	-	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena minutula</i>	288	1	0	So	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena minutuloides</i>	263	0	0	So	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena nana</i>	65	0	0	So	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena nigroaenea</i>	27	4	0	So	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena nigroolivacea</i>	89	0	0	-	Oli	En	Andrenidae
<i>Andrena nitida</i>	21	0	0	So	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena nitidiuscula</i>	3	0	0	So	Oli	En	Andrenidae
<i>Andrena ovatula</i>	25	0	1	Gr	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena pilipes</i>	9	2	0	-	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena propinqua</i>	1	0	0	So	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena pusilla</i>	6	0	0	-	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena ranunculi</i>	120	0	0	-	-	En	Andrenidae
<i>Andrena rhenana</i>	33	0	0	So	Oli	En	Andrenidae
<i>Andrena rosae</i>	1	0	0	So	Oli	En	Andrenidae
<i>Andrena rufula</i>	27	7	0	-	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena simontornyella</i>	95	0	0	-	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena spreta</i>	3	0	0	-	-	En	Andrenidae
<i>Andrena strohmeilla</i>	11	1	0	So	Poly	En	Andrenidae
<i>Andrena subopaca</i>	3	0	0	-	Poly	En	Andrenidae

Appendix A - continued

Sp	Total	Oilseed rape	Sunflower	Sociality	Foraging	Nesting	Family
<i>Andrena truncatilabris</i>	1	0	0	-	-	En	Andrenidae
<i>Andrena ventricosa</i>	3	0	0	-	-	En	Andrenidae
<i>Andrena viridescens</i>	3	0	0	So	Oli	En	Andrenidae
<i>Anthidium manicatum</i>	13	0	0	So	Poly	H	Megachilidae
<i>Anthidium oblongatum</i>	1	0	0	So	Poly	H	Megachilidae
<i>Anthidium septemspinorum</i>	45	0	0	So	Poly	-	Megachilidae
<i>Anthophora plumipes</i>	73	1	0	So	Poly	En	Apidae
<i>Bombus campestris</i>	1	0	0	Pa	Poly	En	Apidae
<i>Bombus hortorum</i>	7	0	0	Eu	Poly	H	Apidae
<i>Bombus lapidarius</i>	2477	57	236	Eu	Poly	H	Apidae
<i>Bombus lucorum</i>	3	0	0	Eu	Poly	H	Apidae
<i>Bombus muscorum</i>	1	0	0	Eu	Poly	H	Apidae
<i>Bombus pascuorum</i>	215	0	9	Eu	Poly	H	Apidae
<i>Bombus pratorum</i>	24	0	0	Eu	Poly	H	Apidae
<i>Bombus ruderarius</i>	8	0	1	Eu	Poly	H	Apidae
<i>Bombus ruderatus</i>	38	0	5	Eu	Poly	H	Apidae
<i>Bombus sylvarum</i>	56	0	2	Eu	Poly	H	Apidae
<i>Bombus terrestris</i>	1250	30	159	Eu	Poly	H	Apidae
<i>Ceratina cucurbitina</i>	10	0	0	So	Poly	H	Apidae
<i>Ceratina cyanea</i>	11	0	0	So	Poly	H	Apidae
<i>Chelostoma florissomme</i>	2	0	0	So	Oli	H	Megachilidae
<i>Coelioxys argentea</i>	2	0	0	Pa	-	-	Megachilidae
<i>Colletes daviesanus</i>	5	0	0	So	Oli	En	Colletidae
<i>Colletes similis</i>	10	0	0	So	Oli	En	Colletidae
<i>Eucera nigrescens</i>	62	2	0	So	Oli	En	Apidae
<i>Halictus eurygnathus</i>	3	0	0	So	Poly	En	Halictidae
<i>Halictus langobardicus</i>	1	0	0	-	-	En	Halictidae
<i>Halictus maculatus</i>	70	0	0	Gr	Poly	En	Halictidae
<i>Halictus monilapis inseparabile female</i>	192	0	2	So	Poly	En	Halictidae
<i>Halictus rubicundus</i>	3	1	0	Eu	Poly	En	Halictidae
<i>Halictus scabiosae</i>	147	0	5	So	Poly	En	Halictidae
<i>Halictus simplex</i>	37	0	1	So	Poly	En	Halictidae
<i>Halictus smaragdulus</i>	27	0	0	Gr	Poly	En	Halictidae
<i>Halictus subauratus</i>	1	0	0	Gr	Poly	En	Halictidae
<i>Halictus tumulorum</i>	93	3	8	Gr	Poly	En	Halictidae
<i>Heriades crenulatus</i>	6	0	0	So	Oli	H	Megachilidae
<i>Heriades truncorum</i>	17	0	0	So	Oli	H	Megachilidae
<i>Hoplitis adunca</i>	1	0	1	So	Oli	H	Megachilidae
<i>Hoplitis leucomelana</i>	21	0	0	So	Poly	H	Megachilidae
<i>Hylaeus annularis</i>	10	0	0	So	Poly	H	Colletidae
<i>Hylaeus brevicornis</i>	2	0	0	So	Poly	H	Colletidae
<i>Hylaeus clypearis</i>	85	0	0	So	Poly	H	Colletidae
<i>Hylaeus communis</i>	39	0	0	So	Poly	H	Colletidae
<i>Hylaeus cornutus</i>	7	0	0	So	Poly	H	Colletidae
<i>Hylaeus dilatatus</i>	14	0	0	So	-	-	Colletidae
<i>Hylaeus duckei</i>	1	0	0	So	Poly	H	Colletidae

Appendix A - continued

Sp	Total	Oilseed rape	Sunflower	Sociality	Foraging	Nesting	Family
<i>Hylaeus euryscapus</i>	6	0	0	So	-	-	Colletidae
<i>Hylaeus gibbus</i>	8	0	0	So	Poly	H	Colletidae
<i>Hylaeus gredderi</i>	34	0	0	So	Poly	H	Colletidae
<i>Hylaeus hyalinatus</i>	1	0	0	So	Poly	H	Colletidae
<i>Hylaeus incongruus</i>	4	0	0	So	-	-	Colletidae
<i>Hylaeus nigrinus</i>	1	0	0	So	Oli	H	Colletidae
<i>Hylaeus pictipes</i>	4	0	0	So	Poly	H	Colletidae
<i>Hylaeus punctatus</i>	1	0	0	So	Poly	H	Colletidae
<i>Hylaeus punctulatus</i>	1	0	0	So	Oli	H	Colletidae
<i>Hylaeus signatus</i>	26	0	0	So	Oli	H	Colletidae
<i>Lasioglossum calceatum</i>	58	1	0	Gr	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum corvinum</i>	15	0	0	So	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum discum</i>	3	0	0	-	-	En	Halictidae
<i>Lasioglossum fulvicorne</i>	15	0	0	So	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum glabriusculum</i>	59	0	0	Gr	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum griseolum</i>	5	0	0	-	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum interruptum</i>	117	0	2	Gr	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum laticeps</i>	99	0	0	Gr	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum lativentre</i>	25	0	0	So	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum leucozonium</i>	46	0	0	So	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum lineare</i>	15	0	0	Gr	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum malachurum</i>	1112	1	12	Eu	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum marginatum</i>	1	0	0	Gr	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum mediterraneum</i>	2	0	0	-	-	En	Halictidae
<i>Lasioglossum minutissimum</i>	1	0	0	So	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum morio</i>	166	0	0	Gr	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum nigripes</i>	10	0	1	Gr	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum pallens</i>	25	0	0	So	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum pauperatum</i>	35	0	0	-	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum pauxillum</i>	750	0	1	Eu	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum politum</i>	341	0	2	Gr	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum punctatissimum</i>	7	0	4	-	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum puncticolle</i>	37	0	0	Gr	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum pygmaeum</i>	2	0	0	-	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum subhirtum</i>	688	2	12	-	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum villosulum</i>	319	0	0	So	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum xanthopus</i>	4	0	0	So	Poly	En	Halictidae
<i>Lasioglossum zonulum</i>	1	0	0	So	Poly	En	Halictidae
<i>Lithurgus chrysurus</i>	2	0	0	So	Oli	H	Megachilidae
<i>Lithurgus cornutus</i>	3	0	0	So	Oli	H	Megachilidae
<i>Megachile circumcincta</i>	3	0	0	So	Poly	H	Megachilidae
<i>Megachile dorsalis</i>	4	0	0	So	Poly	H	Megachilidae
<i>Megachile ericetorum</i>	17	0	0	So	Oli	H	Megachilidae
<i>Megachile lagopoda</i>	2	0	0	So	Poly	En	Megachilidae
<i>Megachile maritima</i>	9	0	0	So	Poly	En	Megachilidae
<i>Megachile pilidens</i>	6	0	0	So	Poly	H	Megachilidae

Appendix A - continued

Sp	Total	Oilseed rape	Sunflower	Sociality	Foraging	Nesting	Family
<i>Megachile pyrenaica</i>	1	0	0	So	Poly	H	Megachilidae
<i>Megachile pyrenaica</i>	1	0	0	So	Poly	H	Megachilidae
<i>Megachile rotundata</i>	2	0	1	So	Poly	H	Megachilidae
<i>Megachile versicolor</i>	1	0	0	So	Poly	H	Megachilidae
<i>Megachile willughbiella</i>	5	0	0	So	Poly	H	Megachilidae
<i>Melitta leporina</i>	129	0	0	So	Oli	En	Melittidae
<i>Nomada bifasciata</i>	4	0	0	Pa	Poly	En	Apidae
<i>Nomada discrepans</i>	1	0	0	Pa	-	-	Apidae
<i>Nomada distinguenda</i>	3	0	0	Pa	Poly	En	Apidae
<i>Nomada fabriciana</i>	26	0	0	Pa	Poly	En	Apidae
<i>Nomada flava</i>	21	0	0	Pa	Poly	En	Apidae
<i>Nomada flavoguttata</i>	116	0	1	Pa	Poly	En	Apidae
<i>Nomada fucata</i>	7	0	0	Pa	Poly	En	Apidae
<i>Nomada goodeniana</i>	61	0	0	Pa	Poly	En	Apidae
<i>Nomada kohli</i>	1	0	0	Pa	Poly	En	Apidae
<i>Nomada lathburiana</i>	42	0	0	Pa	Poly	En	Apidae
<i>Nomada marshamella</i>	1	0	0	Pa	Poly	En	Apidae
<i>Nomada rubiginosa</i>	4	0	0	Pa	-	-	Apidae
<i>Nomada ruficornis</i>	6	0	0	Pa	-	En	Apidae
<i>Nomada rufipes</i>	1	0	0	Pa	Oli	En	Apidae
<i>Nomada sexfasciata</i>	1	0	0	Pa	Oli	En	Apidae
<i>Nomada stigma</i>	2	0	0	Pa	Oli	En	Apidae
<i>Nomada tridentirostris</i>	1	0	0	Pa	-	En	Apidae
<i>Nomada zonata</i>	11	1	0	Pa	Poly	En	Apidae
<i>Osmia aurulenta</i>	12	0	0	So	Poly	H	Megachilidae
<i>Osmia bicolor</i>	2	0	0	So	Poly	H	Megachilidae
<i>Osmia caerulea</i>	4	0	0	So	Poly	H	Megachilidae
<i>Osmia cornuta</i>	1	1	0	So	Poly	H	Megachilidae
<i>Osmia leaiana</i>	4	0	0	So	Oli	H	Megachilidae
<i>Osmia niveata</i>	18	0	0	So	Oli	H	Megachilidae
<i>Osmia rufa</i>	16	0	0	So	Oli	H	Megachilidae
<i>Osmia rufohirta</i>	4	0	0	So	Poly	H	Megachilidae
<i>Osmia spinulosa</i>	128	0	1	So	Oli	H	Megachilidae
<i>Osmia submicans</i>	2	0	0	So	Poly	H	Megachilidae
<i>Panurgus dentipes</i>	1	0	0	So	Oli	En	Andrenidae
<i>Sphecodes crassus</i>	1	0	0	Pa	Poly	En	Halictidae
<i>Sphecodes croaticus</i>	36	0	0	Pa	Poly	En	Halictidae
<i>Sphecodes ephippius</i>	70	0	0	Pa	Poly	En	Halictidae
<i>Sphecodes ferruginatus</i>	1	0	0	Pa	Poly	En	Halictidae
<i>Sphecodes gibbus</i>	18	1	0	Pa	Poly	En	Halictidae
<i>Sphecodes longulus</i>	1	0	0	Pa	Poly	En	Halictidae
<i>Sphecodes majalis</i>	1	0	0	Pa	Poly	En	Halictidae
<i>Sphecodes marginatus</i>	1	0	0	Pa	-	En	Halictidae
<i>Sphecodes monilicornis</i>	174	0	2	Pa	Poly	En	Halictidae
<i>Sphecodes niger</i>	1	0	0	Pa	Poly	En	Halictidae
<i>Sphecodes puncticeps</i>	11	0	0	Pa	Poly	En	Halictidae

Appendix A - continued

Sp	Total	Oilseed rape	Sunflower	Sociality	Foraging	Nesting	Family
<i>Sphecodes reticulatus</i>	1	0	0	Pa	Poly	En	Halictidae
<i>Sphecodes rufiventris</i>	1	0	0	Pa	Poly	En	Halictidae
<i>Sphecodes spinulosus</i>	3	0	0	Pa	Poly	En	Halictidae
<i>Stelis franconica</i>	1	0	0	Pa	Poly	H	Megachilidae
<i>Stelis odontopyga</i>	1	0	0	Pa	Poly	H	Megachilidae
<i>Stelis punctulatissima</i>	1	0	0	Pa	Poly	-	Megachilidae
<i>Tetraloniella alticincta</i>	1	0	0	So	Oli	En	Apidae
<i>Tetraloniella dentata</i>	1	0	0	So	Oli	En	Apidae
<i>Trachusa interrupta</i>	9	0	0	So	Oli	En	Megachilidae
<i>Xylocopa valga</i>	2	0	0	So	Poly	H	Apidae
<i>Xylocopa violacea</i>	33	0	1	So	Poly	H	Apidae

Chapitre IV

Etude des facteurs environnementaux agissant sur la diversité locale des abeilles

Avant-Propos et résumé du chapitre IV :

Les habitats semi-naturels herbacés sont des milieux essentiels aux abeilles. Ils fournissent des ressources diversifiées pour l'ensemble du cortège apiforme tout au long de la saison et présentent une communauté d'abeilles sauvages abondante et diversifiée. Cette diversité spécifique peut être déterminée par de nombreux facteurs écologiques, agissant à une échelle locale (tels que la qualité et la quantité de l'alimentation et des ressources de nidification, le type d'habitat) ou à l'échelle du paysage (comme la fragmentation des habitats, la composition et l'organisation des éléments du paysage).

Afin de favoriser et protéger efficacement la diversité des pollinisateurs apiformes, il est indispensable d'acquérir de meilleures connaissances sur les sources de variation de leur richesse spécifique et de déterminer à quelles échelles spatiales et temporelles elles se produisent.

Ce chapitre vise à déterminer les variables écologiques qui pourraient expliquer la diversité des espèces d'abeilles dans les habitats semi-naturels. Nous avons estimé l'importance relative de chacun des paramètres écologiques retenus pour prédire les variations de diversité des espèces d'abeilles à différentes échelles spatiales.

Les variables écologiques les plus importantes dans la prédiction de la diversité locale des abeilles ont été la période d'échantillonnage (saisonnalité), la richesse floristique locale et la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage. Cette proportion a été calculée pour différentes échelles spatiales. En outre, l'importance de certains de ces paramètres variait en interaction mutuelle et en fonction de l'échelle spatiale considérée. Les prédictions des modèles ont montré qu'à l'échelle locale, il serait plus efficace d'augmenter la diversité florale locale que la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage pour accroître la diversité spécifique des abeilles. En revanche, à l'échelle du paysage, augmenter la quantité des habitats semi-naturels est plus efficace pour promouvoir une communauté diversifiée d'abeilles que d'agir sur la richesse florale.

The proportion of semi-natural habitats and floral diversity confirmed as an ecological correlate of local bee diversity in intensive farming systems

En preparation

Orianne Rollin ^{a,b*}, Mickaël Henry ^{b,c}

^a ACTA, Site Agroparc, F-84914 Avignon, France.

^b UMT Protection des Abeilles dans l'Environnement, F-84914 Avignon, France.

^c INRA, UR 406 Abeilles et Environnement, F-84914 Avignon, France.

Abstract:

Biological diversity can be determined by many environmental correlates, which can be measured at the local scale (e.g. quality and quantity of feeding and nesting resources, habitat type) or at the landscape scale (e.g. habitat fragmentation, composition and organization of landscape elements). To effectively promote and protect biodiversity in heterogeneous environment like intensive agrosystems, a thorough knowledge of those ecological correlates and of the spatial and temporal scale of their effects are required. This study investigates the ecological correlates of local bee species richness in semi-natural habitats, measures their relative importance and predicts changes in species richness according to local-scale and landscape-scale correlates to further guide bee conservation practices. The most important ecological correlates of local bee diversity were the sampling period, the local floral richness and the proportion of semi-natural habitats in the vicinity. However, the effect of some correlates varied according to considered spatial scale. Model predictions have shown that at the local scale, increased floral diversity had a greater effect on bee diversity than the proportion of semi-natural habitats, whereas at the landscape scale, increasing the quantity of semi-natural habitats should be a more effective strategy to promote bee diversity, though it may be hardly feasible in intensive farming systems.

1. Introduction

The composition and diversity of animal communities depends on biotic and abiotic environmental factors, which can interact at different temporal and spatial scales. In particular, ecological correlates of diversity for a given biological group may be perceived at the regional scale (e.g. soil geological characteristics, climate), the landscape scale (e.g. habitat type, landscape organisation and composition) or the local scale (e.g. predation, competition, feeding and nesting resources). The relative importance of those ecological correlates as drivers of diversity patterns are well studied in natural systems, but could be poorly understood in human-dominated systems.

Agricultural systems are characterized by a highly heterogeneous mosaic of habitat patches. Depending on species-specific requirements, some patches may be considered as favourable areas embedded in an unfavourable landscape matrix. The nature of this matrix determines to which extent it facilitates or impedes the dispersal of organisms among the more favourable patches (Cronin, 2007; Tschardtke and Brandl, 2004). Likewise, dispersal of organisms is highly contingent on the landscape complexity and spatial organisation of favourable habitats. Throughout their life cycle, from a daily to a seasonal basis, some species may also rely on different habitat types to get their resources (e.g. foraging habitats and nesting habitats) (Dunning et al., 1992). This leads to an effect of habitat complementation, whereby species may only subsist if two or more habitat types are present within individuals' home range. Many invertebrates have such multiple habitat requirement, including bees or butterflies that use different habitats for nesting and feeding (Holzschuh et al., 2006; Klein et al., 2003; Ouin et al., 2004). Therefore, the diversity of animal communities in agrosystems is highly dependent on the quality and diversity of habitat types, as well as their spatial organisation. Yet, the current intensification of agricultural practices leads to a decrease in habitat heterogeneity, due to the reduction of semi-natural habitat remnants, the homogenisation of crops and the expansion of field sizes (Robinson and Sutherland, 2002). Various animal taxa show evidence of diversity decrease in agrosystems, including plants, birds and arthropods (Chamberlain et al., 2000; Donald et al., 2001; Sotherton, 1998; Wilson et al., 1999). The conception and adaptation of conservation

practices in such a human-dominated environment requires a thorough knowledge of ecological correlates with the diversity of the target biological groups.

In this study, we focused on wild bees as an example of a species rich community in an agrosystem (Rollin et al. in preparation: see chapter III). Several important ecological correlates of bee diversity are known from literature. At the local scale, habitat type and habitat quality have a potential effect on pollinating insects in agricultural landscapes. Öckinger and Smith (2007) have shown that the type of semi-natural habitat (grassland vs. field margin) have a significant effect on the species richness and density of butterflies and bumble bees. Butterflies richness was higher in grassland than in distant linear habitats. The quality of those habitats was determined by vegetation height, floral diversity, and floral abundance. The richness of butterflies increased with increasing vegetation height. The density and richness of butterflies and bumble bees were positively correlated with local floral abundance. Many other studies have shown that diversity and abundance of bees are correlated with the availability of floral resources (Biesmeijer et al., 2006; Carvell et al., 2006b; Öckinger and Smith, 2007). Williams et al. (2012) have shown that an increase in the quantity of flowers in the vicinity of bumble bee colonies had a positive effect on their growth.

At the landscape scale, the constant loss of natural and semi-natural habitats or the transformation of permanent grasslands into annual crops have a negative effect on wild bee species (Breeze et al., 2012; Goulson et al., 2008; Le Féon et al., 2010). Semi-natural habitats are the most favourable habitat types for wild bees, providing population source area, stronghold, feeding and nesting resources (Goulson et al., 2010; Öckinger and Smith, 2007). Previous studies have shown that these habitats hold the most abundant and diversified wild bee communities (Rollin et al., 2013; Rollin et al. in prep: see chapter III) and increasing their proportion in agricultural landscapes may promote bee species diversity (Duelli and Obrist, 2003; Le Féon et al., 2010).

Understanding effect changes of environmental correlates according to spatial and temporal scales is prerequisite to set priorities in the management and conservation of natural resources and biodiversity in agro-ecosystems. The objectives of this study were (i) to confirm the relevance of floral diversity at local scale and of semi-natural habitats at landscape-scale as ecological correlates of bee diversity in intensive farming systems and (ii) to compare the relative importance of those ecological correlates of bee

diversity to further guide conservation priorities. The relative importance of ecological correlates was appraised both from effect size and uncertainty criterion. Special attention was paid to pinpoint the most relevant spatial scale for depicting the magnitude of bee diversity response to landscape correlates.

2. Material and Method

2.1. Sampling design

The field data proceed from the foraging bee survey presented in Rollin et al. (in prep: see chapter III), with a specific focus on sampling sites located in *semi-natural herbaceous* habitats. This survey was carried out in the springs and summers of 2010, 2011 and 2012 in the *Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre*, a 500 km² intensive agricultural territory in western France. A spatially extensive sampling strategy was favoured to cover a wide variety of ecological contexts in the study area. Sites were located in 30 grid cells (ten cells per year) randomly drawn without replacement from a 3.3 x 3.3 km spacing grid covering the whole study area. The local bee diversity was sampled using capture surveys of flower-visiting bees in a total of 829 sites in semi-natural herbaceous habitats (permanent grasslands, external field margins and spontaneous weed plants in crops or stubble fields; see Rollin et al., 2013, for more details on sampling site selection and sampling procedure) over the three years, including four relevant periods in the bee activity season: (i) the oilseed rape (*Brassica napus*) flowering period in spring, (ii) the food restriction period, with no mass-flowering crop available, in late spring or early summer (iii) the sunflower (*Helianthus annuus*) flowering period in mid-summer and (iv) the stubble field period in late summer. Surveys during a given year and period could be processed within about 12-15 days. Sampling sites were surveyed once each by capturing flower-visiting bees with a net along walking transects of 50 m long and 2 m wide, between 10:00 and 19:00, and only under good weather (Hoehn et al., 2010; Westphal et al., 2008).

2.2. Measurement of bee diversity and its ecological correlates

In this study, local (α) diversity was measured as the bee species richness, i.e. the number of distinct bee species, observed at sampling sites. Species richness was

subsequently confronted to a series of *a priori* relevant ecological correlates, as well as some potentially confounding variables one should account for, using linear mixed modelling technics.

Ecological correlates characterise both the local-scale and landscape-scale context of sampling sites. The main local-scale variable liable to promote bee diversity was the floral species richness at sampling sites. The main landscape-scale variable considered in this study was the amount of semi-natural habitats within a given radius around sampling sites. We chose a series of 10 radii, ranging from 200 to 3000 m so as to cover the distance range with the steepest spatial accumulation of bee species (Rollin et al., in prep: see chapter III). This range also roughly covers the range of wild bee maximum foraging distances reported in literature (reviewed by Zurbuchen et al., 2010). Herbaceous and woody semi-natural habitat areas were computed for each site and radius, based on the local exhaustive custom-made map of the territorial land use, recorded on a Geographic Information System (ArcView® V.9.0.) and up-dated twice a year by the Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC, CNRS). Fallows and permanent and temporary grassland surfaces are recorded all over the study area and were summed to estimate semi-natural herbaceous habitat areas. Field and road margins were assimilated to thin 2 m wide strips enveloping road and trail networks, and subsequently handled as an approximation of interstitial semi-natural herbaceous habitats. Likewise, the assignment of linear landscape elements (hedgerows and forest edges) to extents of ligneous semi-natural habitats followed (Henry et al., 2012b) procedure. Regardless the chosen radius, herbaceous semi-natural areas on the one hand, and ligneous semi-natural areas on the other hand were tightly correlated (Spearman rank correlation statistic = 0.142 to 0.342, $P \leq 0.001$). Therefore, we considered that those two landscape descriptors actually bear the same information, and that they might be pooled under the general denomination of *semi-natural habitat*. We further hypothesized that bee diversity might respond to the amount of semi-natural habitats in a nonlinear way, e.g. with a possible semi-natural minimum threshold needed to support bees. A quadratic response of bees to semi-natural habitats was included in analyses to anticipate this scenario.

In addition to local-scale floral species richness and landscape-scale semi-natural habitats, at the local scale, we distinguished between two types of sampling sites, namely grassland sampling sites vs. field margin sampling sites. We were also concerned

that bee diversity at a given sampling site would be partly influenced by two important sampling biases, namely the total number of captured bees and/or the density of floral units (i.e. all open flowers and inflorescences that could be visited by bees; Potts et al., 2003) covered by the transect. To assess floral density, all the distinct flower species found along sampling transects were censused and assigned an abundance score of 1, 10 or 100 based on the visually estimated minimal number of floral units. Species scores were then summed within sites. We found that floral density was tightly correlated with the number of captured bees (Spearman rank correlation = 0.123, $P=0.007$). Therefore, we considered those variables would bear redundant information and that only the number of captured bees would be worse including in subsequent analyses as an additional covariate.

Bee foraging activity is also strongly dependant on some important temporal drivers that need be controlled for, namely temperature variations on the daily scale (Corbet et al., 1993; Kelber et al., 2006; Kwon and Saeed, 2003) and phenological variations on the seasonal scale (Michener, 2007; Munyuli et al., 2013; Tylianakis et al., 2005; Westrich, 1989). Both temperature at the time of capture and period of the season were introduced in the analysis as additional explanatory variables. Temperature was coded as a quadratic function because its effect on bee foraging activity might not be linear (Rollin et al., 2013). Period of the season referred to the four study periods within a year, and was further tested in statistical interaction with the other ecological correlates with the underlying idea that the importance of ecological correlates might not be stationary over time.

Finally, special attention was paid to account for inter-annual variations and spatial autocorrelation among neighbouring sampling sites. Those are typical sources of random statistical noise, and were taken into account by specifying appropriate random grouping structures within the frame of generalized mixed models (Rollin et al., 2013). Spatially neighbouring sites were grouped by grid cell identity, themselves nested within years.

2.3. Statistical modelling and multi-modelling averaging

Analyses were performed after excluding sites with no capture of foraging bees, therefore restricting the database to 522 out of the 834 semi-natural herbaceous samples. All analyses were computed using the R software, version 2.12.0 (R

Development Core Team, 2010). To explain variations in bee diversity in semi-natural herbaceous habitats, linear mixed modelling (LMM) approaches were used. Parameter estimates were based on the restricted maximum likelihood (REML) method because it reduces the biases of maximum likelihood estimates (Zuur et al., 2009). The different spatial scales for the proportion of semi-natural habitats were processed in separate analyses. Bee species richness values in sampling sites were log-transformed to meet the normality and homoscedasticity requirements. The full linear model included 13 fixed variables namely *Habitat type* (grassland, field margin), *Floral richness*, *Total number of bees* (log-transformed), *Period* (oilseed rape flowering period, food restriction period, sunflower flowering period and stubble field period), *Proportion of semi-natural habitats and its quadratic form*, *raw* and *squared temperature* for quadratic modelling, and all interactions in the second degree between *Habitat type*, *Floral richness*, *Total number of bees* and *Period*.

To figure out which combinations of those variables would best account for bee diversity variations, and in particular how influential the main ecological correlates are relatively to each other, we used a model averaging procedure (Grueber et al., 2011). In a first step, a global model including all the above-mentioned variables was fitted using a LMM structure, after all quantitative variables were standardized to mean=0 and sd=1 for assessing their respective effect size on a comparable basis (*arm* R package; Gelman et al., 2011). In a second step, a full sub-model set from the global model was computed, including all possible combinations of the studied variables plus the null model (*MuMIn* R package; Bartoń, 2011). Sub-models were ranked using the AICc (Akaike Information Criterion corrected for small sample size; Anderson et al., 2001) to determine which of the candidate models would best account for variations in bee diversity. AICc helps determine the best candidate model in a set of concurrent sub-models, considering a trade-off between fit to data and complexity. The model with smaller AICc value is considered as the best candidate model and is to be preferred (Wagenmakers and Farrell, 2004). To account for model uncertainty, we computed the Akaike weights (w_i), which estimates the probability that the model i is the best candidate model in the set of concurrent sub-models (Burnham and Anderson, 2001). In a third step, the set of top models was retained, i.e. those models that were equally well supported, with a $\Delta AICc < 2$ compared with the best candidate model. The set of top models was used to build an averaged model, whereby model coefficients were averaged among models with respect

to each models' relative Akaike weight (Grueber et al., 2011). The relative importance of each variable was finally calculated as the sum of the Akaike weights of sub-models containing this variable in the set of top models.

To further determine the magnitude of bee diversity response to floral species richness and semi-natural habitats, model averaging predictions were computed for the range of values covered by our field survey

3. Result

3.1. Relevance of ecological correlates of bee diversity at local and landscape-scales

All ecological correlates of bee diversity and the other a priori influential variables have been effectively retained in at least one model in the set of top models, and at all spatial scales for semi-natural habitat measurement (Table 1). Ecological correlates with the higher relative importance for prediction of α diversity were the period, total number of bees per sampling site and their interaction, floral richness and proportion of semi-natural habitats in the landscape. However, there was substantial variation in their relative importance depending on the considered spatial scale (Figure 1).

The proportion of semi-natural habitats was most influential when computed at medium scales (300-1000m radii). Its quadratic component was poorly influential at those scales, but reached its maximum importance and statistical significance at a 3000m scale. Though not significant per se (Appendix A) habitat type (grassland versus field margin) had a relatively high importance (0.43 - 0.69) because it interacts significantly with periods (higher bee diversity in grasslands compared to field margins during the stubble field period, Appendix A). Bee diversity increased with increasing floral richness, proportion of semi-natural habitats in landscape and total number of bees. Those effects are consistent across spatial scales, though subject to strong variations (Appendix B).

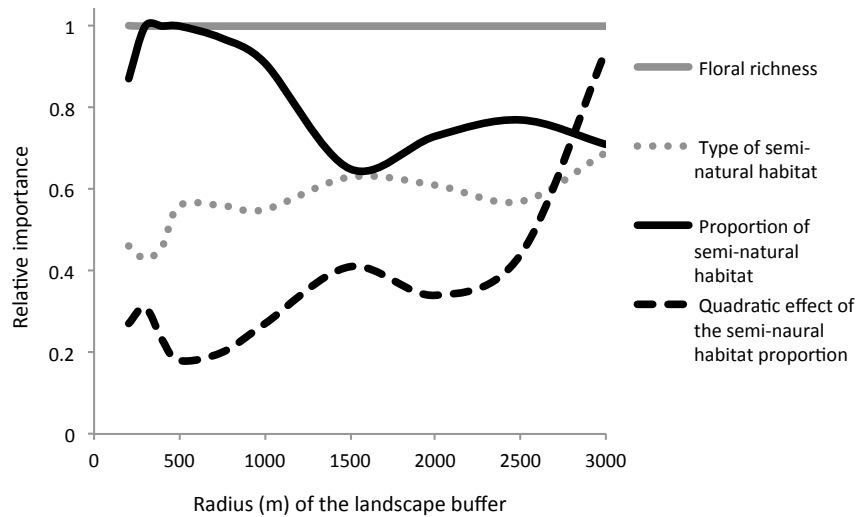


Figure 1. Relative importance of dominant environmental parameters according to spatial scale considered for calculation of semi-natural habitats in the landscape.

Table 1. Relative importance of parameters in the multi-model averaging procedure. Each column corresponds to a single model averaging performed for a given focus scale for the measurement of semi-natural habitat density. An importance of 1 indicates that all the best candidate models incorporate the corresponding variable. Ecological correlates return the greatest summed importance at the largest focus scale.

Radius of landscape buffer	200m	300m	400m	500m	750m	1000m	1500m	2000m	2500m	3000m
Period	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Total number of bees	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Floral richness	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Proportion of SN	0.87	1	1	1	0.97	0.91	0.65	0.73	0.77	0.71
(Proportion of SN) ²	0.27	0.31	0.23	0.18	0.2	0.27	0.41	0.34	0.44	0.94
Habitat type	0.46	0.43	0.46	0.56	0.56	0.55	0.63	0.61	0.57	0.69
Temperature	0.15	0.17	0.17	0.19	0.19	0.18	0.15	0.13	0.14	0.16
(Temperature) ²	0.13	0.14	0.14	0.16	0.16	0.15	0.15	0.14	0.14	0.14
Period × Total number of bees	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Period × Floral richness	0.11	0.12	0.13	0.15	0.17	0.15	0.14	0.18	0.13	0.13
Period × Proportion of SN	0.23	0.1	0.07	0.03	0.07	0.13	0.06	0.03	0.1	0.04
Period × Habitat type	0.34	0.31	0.34	0.45	0.45	0.43	0.52	0.5	0.45	0.58
Habitat type × Total number of bees	0.05	0.05	0.05	0.1	0.1	0.1	0.11	0.11	0.09	0.13
Habitat type × Floral richness	0.14	0.14	0.15	0.16	0.15	0.14	0.18	0.13	0.19	0.21
Total number of bees × Floral richness	0.22	0.2	0.2	0.21	0.2	0.19	0.17	0.16	0.17	0.16
Summed importance of ecological correlates	6.97	6.97	6.94	7.19	7.22	7.2	7.17	7.06	7.19	7.89

Floral richness and proportion of semi-natural habitats had similar effect size (standardized coefficient = 0.12 to 0.14, Appendix A) at medium scale, but both were outweighed by the quadratic component of semi-natural habitats at 3000m (coefficient = 0.17). Overall, the 3000m-scale totalised the greatest cumulative importance values across all variables, indicating that this focus scale might best account for bee diversity variations.

3.2. Relative importance of ecological correlates of bee diversity for conservation

Floral species richness had a maximal relative importance (equal to 1) for predicting bee diversity, which also remained consistent throughout the studied spatial scales for the computation of landscape variables (Table 1). This actually means that all the best candidate models incorporate floral species richness among explanatory variables. However, the magnitude of its effect on bee diversity (represented by the difference between upper and lower lines in Figure 2) was overall smaller than that predicted for a change in availability of semi-natural habitats within a 3000 m radius, at least for the upper range of semi-natural habitat proportions (20-30%). This effect is accentuated by the higher importance of the quadratic term for semi-natural habitat at the largest focus scale (3000 m) compared to the smallest ones (Table 1, Figure 1). The quadratic term is depicted by a sharp increase of the predicted bee diversity beyond an amount of 20% of semi-natural habitats in a radius of 3000 m, indicating that there might be a minimum requested threshold to efficiently increase diversity.

Conversely, for small spatial scales (e.g. a radius of 300 m), the increase of floral diversity may be more effective to promote bee diversity, except during the stubble field period. Predictions for periods 1 and 3 (respectively during the flowering oilseed rape and sunflower) are more similar between them than with those for periods 2 and 4 (food restriction period and stubble field period). During mass-flowering crops, expected local bee diversity was higher than during other periods.

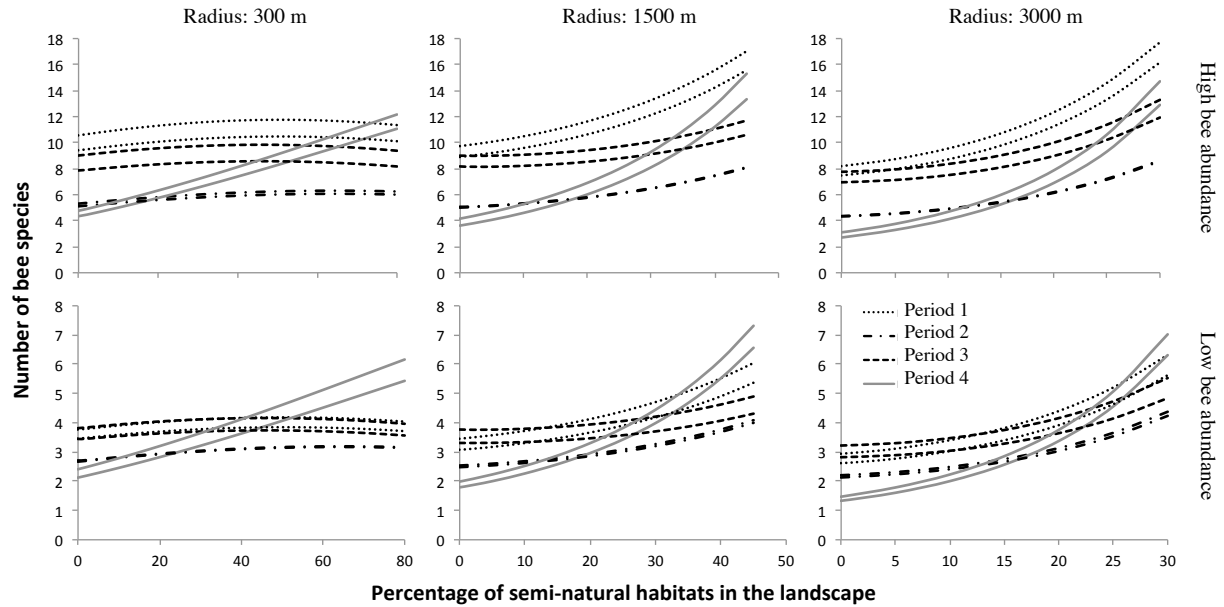


Figure 2. Model-averaged predictions for different bee local abundances, according to different floral richness and percentages of semi-natural habitats in the landscape, at different spatial scales. For each period, upper and lower lines show predictions for a high (third quartile, 8 species) and low (first quartile, 2 species) floral richness, respectively.

4. Discussion

Local ecological correlates, on which it is possible to manage, were habitat types and the available floral richness. Results have shown that habitat type had a significant effect during the stubble field period, with higher bee diversity in field margins compared to grasslands. External field margins could be less intensively managed than grassland. They may be scythed and receive pesticides but in lower extent than in the fields, whereas grasslands could be pastured, ploughed and scythed, specially in late summer, and more frequently treated with pesticides such as herbicides. Öckinger and Smith (2007) have shown that grasslands had on average shorter vegetation than linear elements like field margins.

Moreover, bee diversity increased with increasing diversity of floral resources. Increased floral diversity promotes higher bee diversity most probably due to bee specialisations for pollen and nectar. Behavioural and structural adaptations of bee species can determine the type of collected pollen (Thorp, 1979). The majority of wild bees have a dense hairiness area on the hind legs or on the ventral metasome (e.g.

Megachilidae). *Apis* and *Bombus* species have a corbicula (pollen basket) specially designed to carry quantities of pollen back to the colony (Michener, 2007). Pollen morphology can also affect pollen harvest by bees (Vaissière and Vinson, 1994). Likewise, nectar selection is strongly determined by morphological constraints of bee species (e.g. tongue length, body size) and by quality and quantity of nectar rewards delivered by floral resources (Potts et al., 2003; Roubik and Buchmann, 1984). Moreover, bees tend to forage on pollen and nectar from different floral resource to optimize their harvests (Tepedino and Parker, 1982).

The relative importance of the proportion of semi-natural habitats and its quadratic term varied significantly among spatial scales. The importance of quadratic effect increased with the buffer size. Thus, relationship between proportion of semi-natural habitat and bee diversity was less linear when spatial scale increased. This might underline the existence of a semi-natural habitat threshold above which the gain of new species expends rapidly as more semi-natural habitat is accumulated. The curvature is rather gentle but such a threshold may be located somewhere in between 15% and 20% of landscape coverage by semi-natural habitats.

Predictions of the model averaging have shown that high proportions of semi-natural habitats in the landscape had a greater effect than high local floral diversity on the bee diversity. Increased proportion of surfaces occupied by semi-natural habitats could increase the total floral diversity observed in these habitats (i.e. species-area relationship) (Dengler, 2009; Scheiner, 2003) as well as the diversify of environmental contexts. Indeed, the study area covers landscapes dominated by pastures with many natural and permanent areas such as hedgerows, and other landscapes characterized by annual intensive crops with few natural areas.

It is noteworthy that the seasonal variations per se (period effect) was amongst the most important variables for predicting bee diversity, but that its interactions with the important ecological correlates of bee diversity were amongst the least important ones. This indicates that the ecological mechanisms underlying local bee diversity are poorly affected by the season. As a notable exception to this statement, bee diversity appeared disproportionately influenced by semi-natural habitats during the stubble field period as compared with the other periods (Figure 2). In other words, semi-natural habitats might be more limiting for bee diversity during the stubble field period than earlier in the season. This might underline the fact that this late summer/early fall period is the

period with the least diversified floral resources available. However, this seemingly substantial interaction was not so significant (Appendix A), and need be further investigated using more samples. In particular, predictions for this period reach an unrealistically high level of bee species richness, given the theoretically limited bee activity at this time of the year. Of the 141 recorded species with a known phenology, only 37 (26.2%) could be active during the end-August and September period, i.e. two or three times fewer than earlier in the season (Rollin et al. in prep: see Chapter III). Alternatively, our modelling approach might suffer a certain predictive bias for the stubble field period because this period was covered by fewer sampling sites given its relative floral resource scarcity (36 sites against 102, 203 and 138 during periods of oilseed rape, food restriction and sunflower, respectively).

Predictions for oilseed rape and sunflower flowering periods are more similar between them and higher than those for periods of food restriction and stubble field (Figure 2). One possible explanation is that during mass-flowering crops, a greater amount of flowering resources are available in the territory, while in the absence of mass-flowering crops, floral resources are mostly restricted to wild flowers in semi-natural habitats and by rather uncommon crops such as seed-bearing alfalfa during stubble fields. This could have an effect on the diversity and quantity of suitable habitats for bees.

An alternative, but not mutually exclusive explanation would invoke a competition effect with the honey bee. During mass flowering crops, honey bees foraged preferentially in oilseed rape and sunflower fields and were found much less frequently and in lower abundance in wild floral resources in herbaceous semi-natural habitats (Rollin et al., 2013). In the absence of mass-flowering crops, however, honey bees were found much more frequently in semi-natural herbaceous resources. This shift in floral resource use could subsequently lead to greater competition for exploitation of floral resources between wild bees and the honey bee. Many studies have already tried to find evidence of competition between honey bees and wilds bees and determine if it resulted in a negative effect on wild bee communities (Artz et al., 2011; Goulson and Sparrow, 2008; Gross, 2001; Roubik and Wolda, 2001; Roubik, 1980, 1978; Shavit et al., 2009; Steffan-Dewenter and Tscharntke, 2000; Thomson, 2004, 2006; Wilms et al., 1996). However, those results are not easily interpretable because of many confounding environmental factors (e.g. temperature, habitat destruction, invasion by exotic plants) or because of

too restrictive sampling replications (Paini, 2004). Further studies should investigate resource use patterns by wild bees and honey bees jointly with indicators of fitness in wild bees. Nevertheless, it should be noted that the γ diversity in semi-natural herbaceous habitats (territorial bee diversity) for the period 2 was similar to that of period 3 and even significantly greater than that of the period 1, while local diversity α shows the exact opposite variations, with bees being locally significantly less diversified during period 2 compared to periods 1 and 3. According to the additive diversity partitioning paradigm, $\gamma = \alpha + \beta$ (Crist et al., 2003; Rollin et al. in prep: see chapter III), with β accounting for the among-community diversity changes. One may assume that the β component of diversity (herein representing the spatial turnover) was greater for the period 2 than during periods 1 and 3. In other words, wild bee diversity might be reorganised in space, with lower local diversity and higher spatial turnover during period 2. This is compatible with the hypothesis of local competitive exclusions of wild bees by the honey bee in the transition from a mass-flowering period (oilseed rape) to a resource scarcity period, and a relaxation of competition later on as a new mass flowering resources becomes available (sunflower). An effect of local competitive exclusion is plausible given that foraging honey bees may locally occur at very high abundance owing to their ability to communicate the location of floral resources through a dance communication (Dyer, 2002).

Conclusion and implications in conservation

Overall, the effect of the different ecological correlates of local bee diversity varied according to the spatial scale. Management practices to promote bee diversity in the landscape should be chosen with respect to focus spatial scale. If management practices concern a locale scale (few hundred meters) it seems that it would be more efficient to locally increase the diversity of floral resources for promoting bee species richness. On the contrary, if management measure is established at landscape scale (several kilometres), it seems more effective to protect and promote semi-natural habitats in the landscape. It would be also interesting to promote the structural diversity of these habitats (e.g. herbaceous, woody, permanent, temporary) and their landscape contexts (e.g. wet areas, dry grassland, woodland), which would indirectly promote total floral diversity found within these habitats, and accentuate the positive effect of these habitats on bee diversity.

However, it might be unrealistic to raise the amount of semi-natural habitats in proportions recommended by our model-averaged approach. In the particular case of this study, the greatest landscape effect was predicted beyond a 15-20% threshold for herbaceous semi-natural habitats (within a 3000 m radius), which is far greater than what farmers can actually sustain at the farm scale. Protecting or restoring semi-natural herbaceous habitats is a promising conservation strategy for increasing bee diversity, but its feasibility appears compromised in intensive agrosystems with few space available for set-aside environments. It might still be realistic in other, less intensive agricultural contexts.

Acknowledgements

We would like to thank J. Aptel, M. Chabirand, L. Guilbaud, A. Haefflinger, C. Maffre and C. Toulet for field assistance and H. Dathe, E. Dufrêne, R. Fonfria, D. Genoud, M. Kuhlmann, G. Le Goff, D. Michez, A. Pauly, S. Risch for bee identification to species level. We also thank the farmers of the study sites for allowing us to perform surveys on their fields. This work was funded by the French Ministry of Agriculture (CASDAR program n°9035) and an ANRT CIFRE Ph.D. grant allocated to OR.

Annexes du chapitre IV :

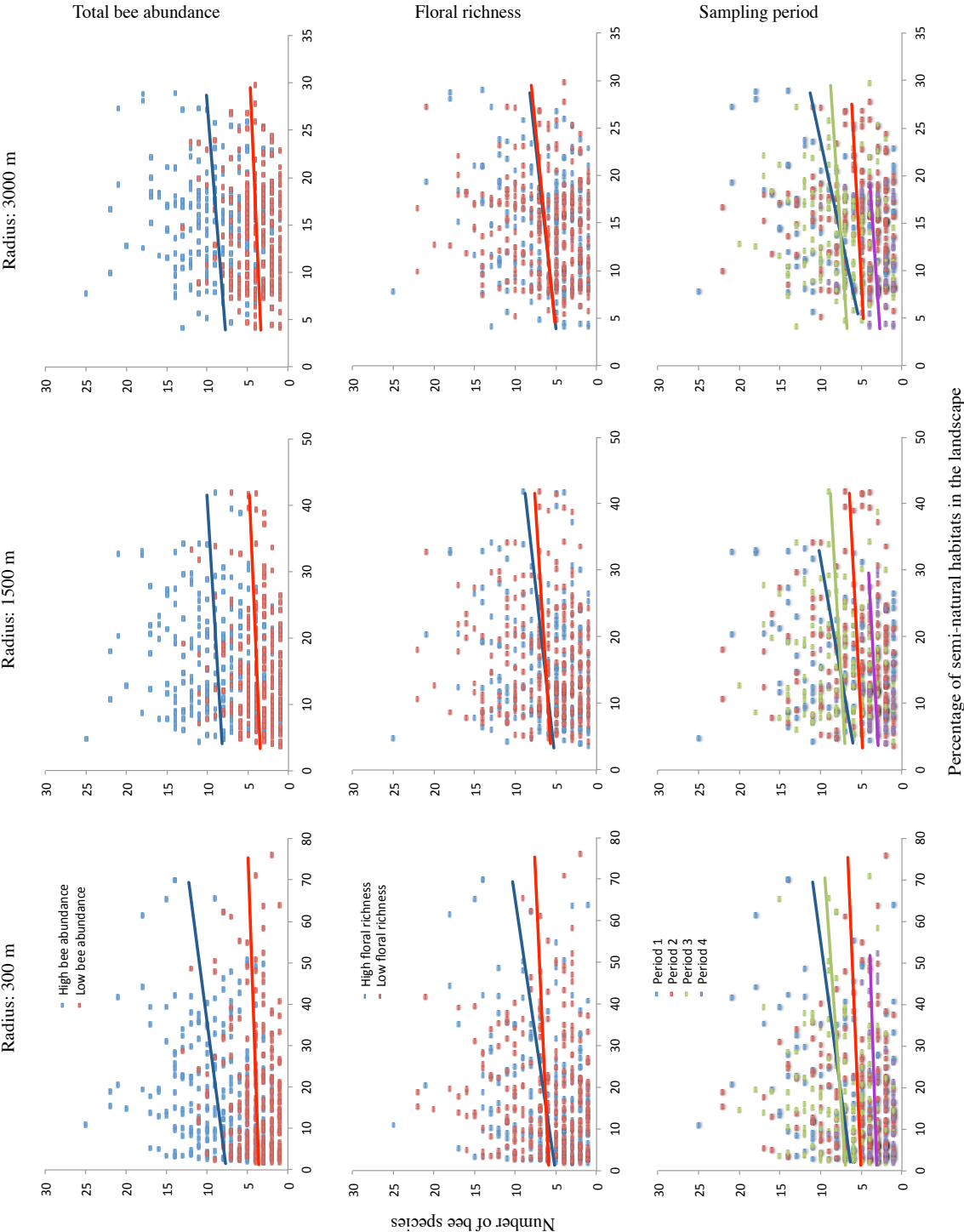
Appendix A. Results of the LMM averaging approach. Data for each cell correspond to the adjusted estimate \pm adjusted standard error (Confidence interval at 95%). Whenever 0 lies out of the confidence interval, the coefficient can be considered to be significantly nonzero (the effect direction being indicated by the sign). Coefficients are standardized, meaning that their effect size can be directly compared on the same basis.

	200 m	300 m	400 m	500 m	750 m
Radius of landscape buffer					
Intercept (at Period 1 and Habitat type Grassland)	1.88 ± 0.0564 (1.77; 1.99)	1.88 ± 0.0578 (1.77; 1.99)	1.88 ± 0.0582 (1.77; 2)	1.88 ± 0.0589 (1.77; 2)	1.88 ± 0.0596 (1.77; 2)
Period2	-0.472 ± 0.0573 (-0.584; -0.359)	-0.469 ± 0.0566 (-0.58; -0.358)	-0.473 ± 0.0564 (-0.583; -0.362)	-0.477 ± 0.0569 (-0.588; -0.365)	-0.481 ± 0.0569 (-0.592; -0.369)
Period3	-0.098 ± 0.0601 (-0.216; 0.0198)	-0.0938 ± 0.0598 (-0.211; 0.0234)	-0.0962 ± 0.0597 (-0.213; 0.0209)	-0.102 ± 0.0603 (-0.22; 0.0165)	-0.107 ± 0.0605 (-0.225; 0.0119)
Period4	-0.468 ± 0.105 (-0.675; -0.262)	-0.461 ± 0.104 (-0.666; -0.256)	-0.462 ± 0.106 (-0.669; -0.254)	-0.469 ± 0.107 (-0.678; -0.26)	-0.474 ± 0.108 (-0.683; -0.259)
TotalBee	1.48 ± 0.0813 (1.32; 1.64)	1.48 ± 0.0811 (1.32; 1.63)	1.48 ± 0.0809 (1.32; 1.64)	1.48 ± 0.0809 (1.32; 1.64)	1.48 ± 0.081 (1.32; 1.64)
Floral richness	0.129 ± 0.0533 (0.0242; 0.233)	0.128 ± 0.0528 (0.0244; 0.231)	0.13 ± 0.054 (0.0244; 0.236)	0.132 ± 0.0554 (0.0231; 0.24)	0.133 ± 0.0581 (0.0188; 0.247)
Proportion of SN	0.0946 ± 0.0635 (-0.0299; 0.219)	0.126 ± 0.0579 (0.0121; 0.239)	0.134 ± 0.0534 (0.0295; 0.239)	0.137 ± 0.0502 (0.0388; 0.235)	0.127 ± 0.0543 (0.021; 0.234)
(Proportion of SN)^2	-0.0614 ± 0.0629 (-0.185; 0.0619)	-0.0714 ± 0.0605 (-0.19; 0.0472)	-0.0584 ± 0.0651 (-0.186; 0.0693)	-0.0398 ± 0.0652 (-0.168; 0.088)	0.0436 ± 0.0708 (-0.0952; 0.182)
Habitat type (Field margin)	-0.0538 ± 0.0799 (-0.211; 0.103)	-0.0487 ± 0.079 (-0.203; 0.106)	-0.0425 ± 0.079 (0.197; 0.112)	-0.0442 ± 0.0805 (-0.202; 0.114)	-0.0376 ± 0.0809 (-0.196; 0.121)
Temperature (standardized)	0.0268 ± 0.0501 (-0.0714; 0.125)	0.0293 ± 0.0498 (-0.0683; 0.127)	0.0312 ± 0.0498 (-0.0663; 0.129)	0.0322 ± 0.0497 (-0.0653; 0.13)	0.0342 ± 0.0499 (-0.0637; 0.132)
(Temperature)^2	0.0179 ± 0.0431 (-0.0666; 0.102)	0.0164 ± 0.0431 (-0.068; 0.101)	0.0185 ± 0.0429 (-0.0655; 0.103)	0.0186 ± 0.0428 (-0.0654; 0.103)	0.0196 ± 0.043 (-0.0646; 0.104)
Period2 * Total Bee	-0.496 ± 0.101 (-0.695; -0.298)	-0.498 ± 0.101 (-0.695; -0.3)	-0.501 ± 0.1 (-0.698; -0.304)	-0.501 ± 0.101 (-0.698; -0.303)	-0.506 ± 0.101 (-0.703; -0.308)
Period3 * Total Bee	-0.23 ± 0.1124 (-0.472; 0.0132)	-0.243 ± 0.123 (-0.485; -0.000649)	-0.249 ± 0.123 (-0.49; -0.00663)	-0.248 ± 0.123 (-0.49; -0.00685)	-0.242 ± 0.123 (-0.484; 0.000225)
Period4 * Total Bee	-0.457 ± 0.16 (-0.771; -0.144)	-0.454 ± 0.159 (-0.766; -0.142)	-0.445 ± 0.16 (-0.758; -0.132)	-0.44 ± 0.159 (-0.753; -0.127)	-0.446 ± 0.16 (-0.759; -0.133)
Period2 * Floral richness	-0.11 ± 0.107 (-0.319; 0.0998)	-0.0975 ± 0.106 (-0.306; 0.111)	-0.0963 ± 0.106 (-0.305; 0.112)	-0.0985 ± 0.106 (-0.306; 0.109)	-0.113 ± 0.106 (-0.32; 0.0944)
Period3 * Floral richness	0.0179 ± 0.121 (-0.218; 0.254)	0.0283 ± 0.12 (-0.207; 0.264)	0.034 ± 0.12 (-0.201; 0.269)	0.0354 ± 0.12 (-0.2; 0.27)	0.0315 ± 0.12 (-0.204; 0.267)
Period4 * Floral richness	-0.285 ± 0.156 (-0.591; 0.0201)	-0.267 ± 0.155 (-0.571; 0.037)	-0.271 ± 0.155 (-0.574; 0.0321)	-0.274 ± 0.157 (-0.582; 0.034)	-0.285 ± 0.157 (-0.592; 0.023)
Period2 * Proportion of SN	0.0131 ± 0.104 (-0.19; 0.217)	0.0335 ± 0.102 (-0.167; 0.234)	0.0151 ± 0.101 (-0.183; 0.213)	0.024 ± 0.101 (-0.174; 0.222)	-0.0522 ± 0.103 (-0.207; 0.197)
Period3 * Proportion of SN	-0.0427 ± 0.103 (-0.244; 0.158)	-0.0119 ± 0.103 (-0.215; 0.191)	-0.0273 ± 0.107 (-0.237; 0.183)	-0.00676 ± 0.108 (-0.219; 0.205)	-0.0551 ± 0.109 (-0.27; 0.159)
Period4 * Proportion of SN	0.318 ± 0.156 (0.012; 0.623)	0.323 ± 0.165 (-0.000282; 0.647)	0.361 ± 0.192 (-0.015; 0.738)	0.388 ± 0.21 (-0.0229; 0.798)	0.385 ± 0.215 (-0.0364; 0.806)
Period2 * Habitat type	-0.0181 ± 0.111 (-0.236; 0.2)	-0.0296 ± 0.111 (-0.247; 0.187)	-0.0363 ± 0.111 (-0.254; 0.181)	-0.0387 ± 0.111 (-0.256; 0.178)	-0.0354 ± 0.111 (-0.253; 0.182)
Period3 * Habitat type	0.168 ± 0.112 (-0.0519; 0.388)	0.148 ± 0.112 (-0.0708; 0.367)	0.144 ± 0.112 (-0.0751; 0.362)	0.149 ± 0.111 (-0.0689; 0.367)	0.162 ± 0.111 (-0.0562; 0.38)
Period4 * Habitat type	0.376 ± 0.17 (0.043; 0.709)	0.36 ± 0.166 (0.0351; 0.684)	0.364 ± 0.165 (0.0411; 0.688)	0.373 ± 0.166 (0.0485; 0.698)	0.368 ± 0.166 (0.0424; 0.694)
Habitat type * Total Bee	0.0596 ± 0.093 (-0.123; 0.242)	0.0591 ± 0.0927 (-0.123; 0.241)	0.0606 ± 0.0925 (-0.121; 0.242)	0.0668 ± 0.0924 (-0.114; 0.248)	0.0715 ± 0.093 (-0.111; 0.254)
Habitat type * Floral richness	0.11 ± 0.091 (-0.068; 0.289)	0.108 ± 0.0906 (-0.0692; 0.286)	0.108 ± 0.0905 (-0.0691; 0.286)	0.107 ± 0.0904 (-0.0702; 0.284)	0.106 ± 0.0906 (-0.0712; 0.284)
Total Bee * Floral richness	-0.0779 ± 0.0872 (-0.249; 0.0931)	-0.0659 ± 0.0856 (-0.234; 0.102)	-0.0613 ± 0.0854 (-0.229; 0.106)	-0.0603 ± 0.0851 (-0.227; 0.106)	-0.0563 ± 0.0854 (-0.224; 0.111)

Appendix A - continued

	1000 m	1500 m	2000 m	2500 m	3000 m
Radius of landscape buffer					
Intercept (at Period 1 and Habitat type Grassland)	1.88 ± 0.0605 (1.76; 2)	1.88 ± 0.0608 (1.76; 2)	1.88 ± 0.0606 (1.76; 2)	1.87 ± 0.0632 (1.75; 2)	1.84 ± 0.068 (1.71; 1.98)
Period2	-0.481 ± 0.0566 (-0.592; -0.37)	-0.485 ± 0.0564 (-0.596; -0.375)	-0.486 ± 0.056 (-0.595; -0.376)	-0.481 ± 0.0561 (-0.591; -0.371)	-0.474 ± 0.0566 (-0.585; -0.363)
Period3	-0.106 ± 0.0602 (-0.224; 0.0116)	-0.107 ± 0.06 (-0.224; 0.0107)	-0.106 ± 0.0597 (-0.223; 0.0113)	-0.103 ± 0.0597 (-0.22; 0.0137)	-0.101 ± 0.06 (-0.219; 0.0163)
Period4	-0.473 ± 0.108 (-0.685; -0.262)	-0.485 ± 0.107 (-0.695; -0.275)	-0.486 ± 0.106 (-0.694; -0.278)	-0.477 ± 0.108 (-0.689; -0.264)	-0.488 ± 0.107 (-0.698; -0.278)
TotalBee	1.48 ± 0.081 (1.32; 1.64)	1.48 ± 0.0813 (1.32; 1.64)	1.48 ± 0.0813 (1.32; 1.64)	1.48 ± 0.0813 (1.32; 1.64)	1.47 ± 0.0809 (1.31; 1.63)
Floral richness	0.134 ± 0.0565 (0.0231; 0.245)	0.131 ± 0.0572 (0.0191; 0.243)	0.13 ± 0.0569 (0.0181; 0.241)	0.131 ± 0.0564 (0.02; 0.241)	0.131 ± 0.0548 (0.0232; 0.238)
Proportion of SN	0.129 ± 0.061 (0.00941; 0.249)	0.0987 ± 0.0597 (-0.0183; 0.216)	0.105 ± 0.0578 (-0.00796; 0.219)	0.111 ± 0.0624 (-0.00115; 0.233)	0.106 ± 0.0594 (-0.0102; 0.222)
(Proportion of SN)^2	0.0677 ± 0.0706 (-0.0707; 0.206)	0.0908 ± 0.0676 (-0.0416; 0.223)	0.0828 ± 0.0722 (-0.0588; 0.224)	0.103 ± 0.0755 (-0.0454; 0.25)	0.173 ± 0.0776 (0.0213; 0.325)
Habitat type (Field margin)	-0.0352 ± 0.0809 (-0.194; 0.123)	-0.0436 ± 0.0834 (-0.207; 0.12)	-0.041 ± 0.0837 (-0.205; 0.123)	-0.0372 ± 0.0831 (-0.2; 0.126)	-0.028 ± 0.0825 (-0.19; 0.134)
Temperature (standardized)	0.0313 ± 0.05 (-0.0666; 0.129)	0.0232 ± 0.0499 (-0.0745; 0.121)	0.0215 ± 0.0498 (-0.0761; 0.119)	0.0249 ± 0.05 (-0.073; 0.123)	0.0308 ± 0.0498 (-0.0669; 0.128)
(Temperature)^2	0.0204 ± 0.0431 (-0.064; 0.105)	0.0203 ± 0.0431 (-0.0642; 0.105)	0.0195 ± 0.0431 (-0.065; 0.104)	0.0201 ± 0.0431 (-0.0644; 0.105)	0.0191 ± 0.0428 (-0.0647; 0.103)
Period2 * Total Bee	-0.505 ± 0.101 (-0.703; -0.307)	-0.504 ± 0.101 (-0.702; -0.306)	-0.504 ± 0.101 (-0.702; -0.306)	-0.503 ± 0.101 (-0.701; -0.305)	-0.495 ± 0.101 (-0.692; -0.297)
Period3 * Total Bee	-0.238 ± 0.124 (-0.48; 0.00419)	-0.233 ± 0.124 (-0.476; 0.011)	-0.232 ± 0.124 (-0.475; 0.0111)	-0.227 ± 0.124 (-0.47; 0.0162)	-0.217 ± 0.124 (-0.459; 0.0256)
Period4 * Total Bee	-0.452 ± 0.159 (-0.764; -0.139)	-0.462 ± 0.16 (-0.775; -0.149)	-0.464 ± 0.16 (-0.777; -0.151)	-0.462 ± 0.159 (-0.774; -0.149)	-0.446 ± 0.159 (-0.758; -0.135)
Period2 * Floral richness	-0.117 ± 0.106 (-0.324; 0.0904)	-0.122 ± 0.106 (-0.33; 0.0856)	-0.128 ± 0.106 (-0.335; 0.08)	-0.125 ± 0.106 (-0.333; 0.083)	-0.106 ± 0.106 (-0.314; 0.102)
Period3 * Floral richness	0.0262 ± 0.12 (-0.209; 0.261)	0.0117 ± 0.12 (-0.224; 0.247)	0.00567 ± 0.12 (-0.23; 0.241)	0.00689 ± 0.12 (-0.229; 0.242)	0.0208 ± 0.12 (-0.214; 0.255)
Period4 * Floral richness	-0.282 ± 0.157 (-0.59; 0.0256)	-0.288 ± 0.159 (-0.599; 0.0239)	-0.288 ± 0.158 (-0.597; 0.0207)	-0.288 ± 0.157 (-0.596; 0.0195)	-0.283 ± 0.159 (-0.595; 0.0292)
Period2 * Proportion of SN	-0.0307 ± 0.103 (-0.232; 0.171)	-0.0298 ± 0.104 (-0.234; 0.175)	-0.0272 ± 0.105 (-0.234; 0.179)	-0.0276 ± 0.102 (-0.228; 0.173)	-0.0294 ± 0.102 (-0.229; 0.17)
Period3 * Proportion of SN	-0.0884 ± 0.111 (-0.305; 0.129)	-0.106 ± 0.112 (-0.325; 0.113)	-0.101 ± 0.112 (-0.32; 0.117)	-0.0886 ± 0.107 (-0.299; 0.122)	-0.0813 ± 0.106 (-0.289; 0.126)
Period4 * Proportion of SN	0.367 ± 0.201 (-0.0279; 0.762)	0.267 ± 0.181 (-0.0882; 0.623)	0.23 ± 0.17 (-0.103; 0.563)	0.292 ± 0.176 (-0.0533; 0.636)	0.279 ± 0.178 (-0.0699; 0.629)
Period2 * Habitat type	-0.0304 ± 0.111 (-0.248; 0.187)	-0.0166 ± 0.111 (-0.234; 0.201)	-0.0132 ± 0.111 (-0.231; 0.204)	-0.0162 ± 0.111 (-0.234; 0.201)	-0.0275 ± 0.111 (-0.244; 0.189)
Period3 * Habitat type	0.171 ± 0.111 (-0.0466; 0.389)	0.18 ± 0.111 (-0.0377; 0.397)	0.178 ± 0.111 (-0.0397; 0.395)	0.175 ± 0.111 (-0.0428; 0.393)	0.166 ± 0.111 (-0.0511; 0.383)
Period4 * Habitat type	0.368 ± 0.167 (0.0415; 0.695)	0.383 ± 0.167 (0.0564; 0.71)	0.38 ± 0.167 (0.0528; 0.707)	0.376 ± 0.167 (0.0493; 0.703)	0.382 ± 0.166 (0.0553; 0.708)
Habitat type * Total Bee	0.0718 ± 0.093 (-0.11; 0.254)	0.0618 ± 0.0931 (-0.121; 0.244)	0.0621 ± 0.0931 (-0.12; 0.245)	0.0618 ± 0.093 (-0.12; 0.244)	0.0724 ± 0.0928 (-0.109; 0.254)
Habitat type * Floral richness	0.104 ± 0.0907 (-0.0742; 0.281)	0.105 ± 0.0909 (-0.0737; 0.283)	0.11 ± 0.091 (-0.0687; 0.288)	0.109 ± 0.0909 (-0.0692; 0.287)	0.103 ± 0.0905 (-0.0745; 0.28)
TotalBee * Floral richness	-0.0577 ± 0.0857 (-0.226; 0.11)	-0.0517 ± 0.0853 (-0.219; 0.116)	-0.0499 ± 0.0852 (-0.217; 0.117)	-0.0483 ± 0.0855 (-0.216; 0.119)	-0.0442 ± 0.0849 (-0.21; 0.122)

Appendix B. Graphical representation of observed bee richness data for different bee sample sizes (below or above the mean of bee abundance), floral richness (below and above the mean floral richness in sampled sites) and sampling periods, along a range of semi-natural habitats in the landscape, at different spatial scales. Lines show the linear trends (linear regression).



Chapitre V

Discussion et perspectives

L'objectif général de cette étude était de (i) définir les habitats les plus favorables aux communautés d'abeilles, (ii) déterminer la richesse spécifique à l'échelle du territoire et la part attribuable aux variations spatiales et temporelles, et enfin (iii) d'identifier les facteurs environnementaux agissant sur les communautés d'abeilles et l'échelle spatiale à laquelle l'effet de ces facteurs est le plus élevé pour promouvoir la diversité spécifique.

Nous avons échantillonné les abeilles par la méthode de capture au filet le long de transects linéaires de 50m x 2m, durant les années de 2010 à 2012, au cours de 4 périodes caractéristiques en terme de disponibilité des ressources alimentaires pour les abeilles, à savoir (i) la floraison du colza, (ii) la période de restriction alimentaire entre les floraisons du colza et du tournesol, (iii) la floraison du tournesol et (iv) la période des chaumes avec une faible disponibilité alimentaire.

La communauté à l'échelle du territoire fût riche, avec 192 espèces dont l'abeille domestique *Apis mellifera* L., soit près de 20 % de la richesse spécifique française (Kuhlmann et al., 2013). Les caractéristiques de notre communauté à l'échelle du territoire sont similaires à celles des études présentées dans la synthèse de Williams et al. (2001), à savoir une forte proportion d'espèces rares (28,8 % de singletons et doublons) et une forte variabilité spatio-temporelle de la diversité.

Néanmoins, notre échantillonnage est probablement lacunaire. En effet la richesse en abeilles sauvages à l'échelle du territoire a été estimée entre 238 et 251 espèces. Or, seulement 191 ont été observées lors de nos campagnes d'échantillonnage, soit entre 76% et 80% de la richesse prédite (chapitre III). Ce manque dans l'inventaire peut résulter de deux causes principales. La première concerne la durée d'échantillonnage. Les prélèvements ont été effectués seulement au cours de 4 périodes de 10-12 jours chacune entre avril et septembre, ce qui ne couvre pas la totalité de la période d'activité des abeilles (de mars à octobre ; Michener, 2007). La seconde relève de la méthode de capture. Nous avons effectué des prélèvements d'abeilles par la méthode de « capture au filet » par transect car nous voulions connaître les interactions spécifiques plantes-abeilles dans les différents *patches* d'habitats. Or Westphal et al. (2008) ont montré que la méthode de piégeage par « coupelles colorées » est plus efficace que celle au filet, dans toutes les zones géographiques, tant dans les habitats agricoles que semi-naturels. Elle

supprime le biais observateur, présent dans la « capture au filet », et permet une meilleure estimation de la richesse spécifique totale de la communauté d'abeilles. Cependant, à l'inverse de la « capture au filet », les coupelles colorées ne permettent pas de déterminer les interactions plantes-pollinisateurs.

Toutefois, pour une évaluation complète de la richesse spécifique de la communauté, il est préférable de coupler les deux méthodes (Nielsen et al., 2011) afin de limiter le biais observateur de la méthode au filet et le faible taux de capture de certains genres d'abeilles, tels que *Colletes*, *Mellita*, *Dasygaster*, ou *Bombus* par les coupelles colorées (Denis Michez, com.pers.).

1. Flore, type d'habitat, composition du paysage et échelle spatio-temporelle : quels rôles dans la préservation des pollinisateurs apiformes ?

1.1. Importance des habitats semi-naturels herbacés

Parmi les causes responsables du déclin des insectes pollinisateurs, la perte et la fragmentation des habitats semi-naturels apparaissent comme des facteurs anthropiques majeurs (Winfree et al., 2009). En effet, ces habitats représentent des zones sources et de refuge pour les populations d'abeilles (Goulson et al., 2010; Öckinger and Smith, 2007). Ils fournissent à la fois des ressources alimentaires diversifiées et des sites de nidifications pérennes (Kremen et al., 2007; Potts et al., 2003; Steffan-Dewenter and Tschamntke, 2001), favorisant ainsi une forte diversité d'espèces.

Nos analyses menées sur l'utilisation des compartiments fleuris et la diversité qu'ils abritent vont dans ce sens. En effet, les habitats semi-naturels sont particulièrement attractifs pour les communautés d'abeilles sauvages, avec des abondances et une diversité élevées tout au long de l'année, et supérieures à celles observées dans les autres compartiments fleuris disponibles, à savoir les cultures apportant des masses florales importantes telles que le colza et le tournesol (chapitres II et III).

Les cultures oléagineuses sont peu exploitées par les espèces sauvages, comparativement aux habitats semi-naturels, et celles qui y sont rencontrées sont généralement des espèces eusociales ou grégaires (*Bombus terrestris*, *B. lapidarius*, *Andrena cineraria*). Mais ces cultures apportent une quantité de ressources importante aux abeilles domestiques, qui les exploitent préférentiellement lorsqu'elles sont fleuries

(chapitre II). Toutefois, ces ressources ne sont pas suffisantes comme en témoigne le régime alimentaire pollinique très diversifié des abeilles domestiques. Les espèces prairiales, forestières et arbustives des haies constituent la majorité de la masse pollinique récoltée, à l'exception de la période de floraison du tournesol et du maïs où ces cultures sont les sources principales en pollen pour les colonies (Odoux et al., 2012b; Requier et al., 2012).

Les habitats semi-naturels sont également des milieux où les abeilles sont potentiellement moins exposées aux produits phytosanitaires (herbicides, fongicides, insecticides) qu'au cœur des parcelles cultivées (Longley and Sotherton, 1997; Longley et al., 1997). L'effet des pesticides répandus dans les cultures et notamment des insecticides peut affecter négativement les abeilles via des effets létaux et sublétaux (Desneux et al., 2007). L'impact des effets sublétaux a été étudié sur les populations d'abeilles domestiques, et provoquent divers troubles chez les individus comme une diminution des performances d'apprentissage, d'orientation ou de mobilité, des dysfonctionnements physiologiques (Cresswell, 2011; Decourtye and Devillers, 2010; Desneux et al., 2007; Schneider et al., 2012). Henry et al. (2012a) ont montré que certains pesticides de la famille des néonicotinoïdes (thiaméthoxam) entraînait une désorientation des butineuses d'abeilles domestiques. Chez les bourdons, des néonicotinoïdes entraînent une baisse de la productivité des reines, du développement du couvain, de la survie des ouvrières et de leur performance de butinage (Gill et al., 2012; Whitehorn et al., 2012). Il y a peu d'études à ce jour traitant de l'impact de ces pesticides sur les populations d'abeilles sauvages (Decourtye et al., 2013; Fournier et al., 2013), toutefois des effets négatifs de ces substances ont été mis en évidence sur les taux de mortalité larvaire (Tesoriero et al., 2003), le comportement de butinage (Gels et al., 2002; Mommaerts et al., 2010) et la composition spécifique des communautés (Brittain et al., 2010). La faible abondance et diversité des abeilles sauvages dans les cultures oléagineuses, pourraient être la résultante d'un filtre écologique déjà en action sur les abeilles sauvages, provenant d'effets létaux et/ou sublétaux similaires à ceux mesurés dans la littérature. L'effet des pesticides est peut-être plus important chez les abeilles solitaires en raison de la faible résilience des populations (Henry et al., 2012a). En effet, les abeilles solitaires peuvent être particulièrement sensibles aux perturbations environnementales et voir leur population rapidement décliner en raison de leur abondance plus faible que celle des colonies d'abeilles domestiques et du faible potentiel

de reproduction de nombreuses abeilles solitaires. En effet, une abeille solitaire femelle va pondre un faible nombre d'œufs au cours de sa vie (inférieur ou égal à huit pour certaines espèces solitaires) comparé aux milliers de descendants produits par les reines d'abeilles sociales (plus d'un million durant la vie d'une reine d'abeilles domestiques) (Michener, 2007).

1.2. Importance des échelles spatio-temporelles

Dans les habitats semi-naturels herbacés, près d'un tiers de la diversité est dû au renouvellement spatial des espèces. Le gain de nouvelles espèces par unité de surface échantillonnée est le plus fort pour une échelle paysagère moyenne (10 à 20km²) (chapitre III). L'effet de variables environnementales caractérisant ces habitats, varie en fonction de l'échelle spatiale considérée.

A l'échelle locale, la diversité spécifique des abeilles augmente significativement avec la richesse florale (chapitre IV). Cette relation a déjà été mise en évidence dans de précédentes études et la perte de diversité et d'abondance des plantes fleuries dans l'environnement est considérée comme une des causes majeures du déclin des pollinisateurs sauvages (Biesmeijer et al., 2006; Carvell et al., 2006a; Williams et al., 2012). Cependant, nous avons mis en évidence que l'effet de la richesse florale diminue, en comparaison avec d'autres variables paysagères, lorsque l'échelle spatiale considérée augmentait. En effet, dans un rayon de 1500 ou 3000 m, la diversité spécifique des abeilles augmentait plus fortement avec la proportion croissante d'habitats semi-naturels qu'avec la richesse florale disponible localement dans les *patches* fleuris (chapitre IV).

Cependant, les possibilités offertes pour promouvoir les habitats semi-naturels dans le paysage pourraient être limitées. Dans cette étude, les proportions d'habitats semi-naturels ont été calculées sur l'assolement total de la zone d'étude, en considérant les villes et villages, les routes, les terres arables, les forêts, etc... , et non pas en se focalisant uniquement sur les terres agricoles. Les contraintes environnementales déjà en place dans le paysage, peuvent limiter l'aménagement de telles surfaces favorables. En effet, dans un environnement très urbanisé par exemple (caractérisé par une grande proportion de surface en villes, villages, routes), conserver une forte proportion de cet assolement total en habitats semi-naturels pourrait s'avérer difficile. Dans les terres arables, les surfaces d'intérêt écologique (arbres, haies, jachères, bandes enherbées,

bandes tampons en bordure de champs, bois et forêts) doivent être d'un minimum de 3 % de la Surface Agricole Utile (objectif de 7 % de la SAU d'ici 2020) (Heidsieck and Allier, 2013). Augmenter les habitats semi-naturels favorables à 30 %, ou plus, semble délicat à mettre en œuvre selon les cultures et les régions. Promouvoir ce type d'habitat semble une mesure très prometteuse pour accroître la diversité des abeilles, mais sa faisabilité pourrait être très variable selon le contexte paysager initial.

Les changements de diversité dans la communauté à l'échelle du territoire sont largement dus aux fluctuations saisonnières et interannuelles qui représentaient respectivement 33,7 % et 34,3 % de la diversité γ . De plus, la composition des communautés d'abeilles sauvages était significativement différente entre les périodes d'échantillonnage (chapitre III).

Les ressources florales disponibles dans le paysage évoluent également au cours du temps. Les cultures oléagineuses notamment ne sont présentes que temporairement, en avril-mai pour le colza et en juillet pour le tournesol. Ces fluctuations fortes de la qualité et de la quantité des ressources peuvent avoir un effet sur les communautés d'abeilles. Les abeilles domestiques qui exploitent intensément ces cultures, doivent durant les périodes de restriction alimentaire, où les cultures fleuries ne sont plus disponibles, trouver d'importantes quantités de pollen et de nectar via les fleurs sauvages des habitats semi-naturels. Cette affluence artificiellement élevée d'individus d'une même espèce, domestiquée et sociale, sur les *patches* de ressources peut potentiellement être source de compétition avec les abeilles sauvages.

La diversité α durant la période de restriction alimentaire (période 2) est plus faible que celle durant la floraison du colza et du tournesol, dans les habitats semi-naturels herbacés (chapitre IV), alors que la diversité γ au cours de cette période 2 était la plus élevée (chapitre III). Selon le concept de « *additive partitioning* », la diversité totale γ est définie comme la somme de la diversité α et β (Crist et al., 2003). Cela indique que lors de la période de restriction alimentaire, la part de diversité due aux changements spatiaux des espèces est plus importante que durant les périodes de floraison des cultures oléagineuses (colza, tournesol). Nous pouvons donc supposer que l'arrivée massive d'abeilles domestiques dans les habitats semi-naturels herbacés, du fait de l'absence de masses florales fournies par les parcelles cultivées, peut exercer une contrainte sur la capacité de support de ces *patches* floraux sauvages en termes de

diversité des Apiformes et provoquer une réorganisation dans l'espace de l'activité de butinage des espèces d'abeilles sauvages.

L'impact de la présence de colonies d'abeilles domestiques dans les écosystèmes fait l'objet de nombreux débats. De précédentes études tentent d'éclaircir la question mais leurs résultats sont parfois contradictoires (Paini, 2004). Alors que certaines tendent à montrer un impact négatif de *A. mellifera* L. sur les populations d'abeilles sauvages et la pollinisation de la flore sauvage (Goulson and Sparrow, 2008; Hargreaves et al., 2010, 2009), d'autres ne relèvent pas de compétition pour les ressources (Steffan-Dewenter and Tscharrntke, 2000). Dans ce contexte de controverse, la prise de décision pour la mise en place de mesures environnementales en faveur du service de pollinisation reste délicate. En vue de la mise en place de la nouvelle vague de MAE (2014-2020) et en particulier la MAE-API (« mesure agro-environnementale apicole » consistant notamment à disséminer des emplacements de ruchers dans certaines zones d'intérêt telles que les zones NATURA 2000 ou zones proches de celles-ci), la nécessité d'apporter des éléments de réponse à ce débat se fait plus pressante. Il s'agit aujourd'hui de déterminer (i) les zones intéressantes du point de vue de la biodiversité botanique où introduire les ruches, (ii) le nombre maximal de colonies par emplacement (en deçà duquel il n'y a pas d'effet négatif de la présence des abeilles domestiques sur les pollinisateurs et la flore sauvages), (iii) la distance minimale entre deux emplacements.

1.3. Apports pour les mesures de gestion des pollinisateurs apiformes

Bien que les cultures fleuries fournissent des ressources alimentaires en grande quantité dans les paysages, elles ne sont que temporaires et ne sont utilisées que par un faible nombre d'espèces. Plusieurs mesures de conservation visent à limiter l'intensification des pratiques dans les parcelles de cultures annuelles comme le colza et le tournesol, via une limitation ou une restriction de la quantité de produits phytosanitaires répandus, l'augmentation du nombre de rotations dans les itinéraires techniques (minimum de 3) (Heidsieck and Allier, 2013). En complément de telles mesures, notre étude tend à confirmer le rôle majeur des habitats semi-naturels (prairies, jachères, bordures de routes et de champs, haies, arbres) dans la conservation de pollinisateurs. Ce sont les milieux les plus prometteurs pour favoriser l'abondance et la diversité des abeilles. En les protégeant, une grande diversité de ressources

alimentaires et de nidification indispensables aux abeilles domestiques, bourdons ou abeilles sauvages, est fournie dans l'environnement, tout au long de l'année.

Lorsqu'une mesure de conservation est mise en place, il est important de bien cibler l'échelle spatiale à laquelle on souhaite travailler pour minimiser le rapport cout/bénéfice. Il a été observé que le gain d'espèces par unité de surface est le plus fort pour les portions de territoire ne dépassant pas 20 km². Les mesures seront d'autant plus efficaces en rapport à l'effort de gestion si elles sont appliquées à des portions de territoires inférieures ou égales à cette surface. Pour maximiser le grain de nouvelles espèces rencontrées en rapport à l'effort de gestion, il serait plus pertinent de favoriser les habitats semi-naturels de bonne qualité dans des zones d'environ 10 à 20 km² (rayon de 3000-5000 m) et de répéter ces zones favorables selon un maillage supérieur ou égal à ces rayons, afin de limiter la redondance taxonomique entre les surfaces de conservation et ainsi promouvoir la diversité β .

Les composantes quantitatives et qualitatives de ces milieux sont également à prendre en compte dans les mesures de gestion pour maximiser leur efficacité. Les effets de la proportion d'habitats semi-naturels et de la composition florale peuvent varier en fonction de l'échelle spatiale. Pour une mesure dont le rayon d'application sera local (rayon de 300 m) il serait plus efficace de raisonner la diversification des essences fleuries pour maximiser la diversité spécifique des abeilles. En revanche, à une échelle plus large (rayon de 1500-3000 m), il serait préférable de se concentrer sur la quantité d'habitats semi-naturels disponible dans l'environnement, plutôt que sur la richesse florale au sein de ces habitats. En effet, le fait d'augmenter, à l'échelle paysagère, la quantité de ces habitats, augmente la probabilité de rencontrer des contextes paysagers différents (milieu humide, sec, pâturage, bois, etc...) et donc permettrait d'augmenter, de manière indirecte, la diversité florale rencontrée entre ces *patches* d'habitats.

2. Habitats semi-naturels ligneux et adventices des cultures : une flore prometteuse pour la protection et le maintien des communautés d'abeilles

Certaines ressources intégrées dans les habitats semi-naturels, comme les habitats semi-naturels ligneux (haies, arbustes, ronciers, arbres) et les adventices des cultures, étaient peu représentées dans le cadre de cette étude et n'ont donc pas été intégrées aux analyses précédentes sur les variations spatiales et temporelles de la diversité. Pourtant nous verrons par la suite que leur prise en compte dans la gestion du paysage peut être un atout majeur dans l'apport de ressources alimentaires à des périodes clés de l'activité des abeilles.

2.1. Rôle des habitats semi-naturels ligneux

Les habitats semi-naturels et naturels peuvent être divisés en deux groupes : les habitats herbacés (prairies, jachères, bordures de champs et de route, fossés) et les habitats ligneux (ronciers, haies, arbres).

Les arbres peuvent représenter une ressource pollénifère et/ou nectarifère majeure en raison de leur taille, de la quantité de fleurs produites et de leur système racinaire étendu leur permettant de produire d'énormes quantités de nectar. De plus, par leur densité florale élevée, ils sont plus efficaces par unité de surface que les ressources de type herbacé. Beaucoup d'arbres et d'arbustes de la famille des *Rosaceae* (*Acer sp.*, *Cornus sp.*, *Fraxinus sp.*, *Malus sp.*, *Prunus sp.*, *Quercus sp.*, *Rubus sp.*, *Sambucus sp.*) sont utilisées par les abeilles, notamment domestiques (Odoux et al., 2012b). Malheureusement, de nombreux arbres matures sont souvent abattus pour favoriser le remembrement de parcelles (Robinson and Sutherland, 2002) ou pour des raisons de "santé et sécurité" et remplacés par des espèces plus petites et inadaptées, qui offrent peu de nourriture pour les abeilles (Kirk and Howes, 2012).

La contribution des haies et des forêts dans l'alimentation des abeilles domestiques peut être considérable, notamment au printemps et au début de l'été (Odoux et al., 2012b; Requier et al., 2012). En zone atelier Plaine et Val de Sèvre, la part de pollen récolté provenant d'espèces forestières ou de haies a atteint les 70 % durant avril et début mai. Durant la floraison du colza (mai-juin) et entre la floraison du colza et du tournesol (juin-juillet) respectivement 25 % et 30 % du pollen provient d'espèces ligneuses

(principalement *Crataegus sp.*, *Prunus sp.*, *Acer sp.*). La contribution de ces ressources est devenue marginale (de 3,5 % à 6 %) à partir de la floraison du tournesol (mi-juillet) (Requier et al., 2012). Cette dynamique temporelle des ressources polliniques au sein des ruches témoigne de l'importance des ressources ligneuses dans l'alimentation des abeilles domestiques, notamment durant le printemps, à la sortie de l'hibernation, lorsque les colonies se redéveloppent et nécessitent de grandes quantités de ressources pour croître. Di Pasquale et al. (2013) montrent que le pollen de certaines essences présentes dans ces couverts ligneux et arbustifs améliore la santé de l'abeille domestique et sa tolérance à un parasite, *Nosema ceranae*. Des ouvrières nourries uniquement avec du pollen de ronce, qui est riche en protéines, en sucres et en antioxydants, résistent aussi bien au parasite que celles nourries avec un mélange de pollens.

Dans notre étude, les relevés effectués dans les habitats semi-naturels ligneux ont montré une forte attractivité de ces ressources pour l'ensemble des abeilles (Rollin et al., 2013). Durant la floraison du colza, les abeilles domestiques, bourdons et autres sauvages étaient plus fréquemment présents dans ces habitats et en plus forte abondance que dans les autres compartiments fleuris, à savoir les habitats semi-naturels herbacés et les parcelles de colza.

Ces habitats semblent également présenter une diversité intéressante. Abstraction faite de l'abeille domestique, 49 espèces réparties en 8 genres (*Andrena*, *Anthophora*, *Bombus*, *Halictus*, *Hylaeus*, *Lasioglossum*, *Nomada* et *Sphecodes*) ont été identifiées (pour 493 individus capturés en 49 sites), soit 2 fois plus d'espèces que dans les cultures oléagineuses pour 7 à 8 fois moins de sites échantillonnés.

Cependant, ces données seraient à compléter par un échantillonnage plus exhaustif. En effet, bien que tous les types d'habitats semi-naturels aient été étudiés (à l'exception des forêts), peu de sites ligneux ont pu être prospectés. Seulement 35 haies (principalement composées d'aubépine *Crataegus sp.* et de ronce *Rubus sp.*) et 14 arbres (*Prunus sp.*, *Acer sp.*, *Malus sp.*) ont été échantillonnés au cours des trois années d'expérimentation, pour l'ensemble des 4 périodes. Cette faible représentation dans notre échantillonnage (49 des 883 sites d'habitats semi-naturels) peut provenir de la faible présence de ces

éléments dans le paysage durant nos périodes d'expérimentation. Plusieurs facteurs peuvent en être la cause :

- l'intensification agricole à l'œuvre depuis la seconde moitié du XX^{ème} siècle dans de nombreux pays a engendré une réorganisation des parcelles en faveur d'une homogénéisation et d'une simplification du paysage, via notamment les remembrements. Les exploitations se sont spécialisées et leur nombre a fortement chuté (-65 % depuis 1945 en Grande Bretagne). Parallèlement a été observée une diminution drastique de la présence des haies dans les paysages (Robinson and Sutherland, 2002)
- l'urbanisation croissante en périphérie des villes et dans les campagnes est une des principales causes de perte des habitats semi-naturels, dont les éléments ligneux tels que les bosquets, bois, forêts (Ahrné et al., 2009; McKinney, 2006)
- la désynchronisation entre nos périodes d'échantillonnage (déterminées en fonction des dates de floraison du colza et du tournesol) et les pics de floraison des ressources ligneuses dans le paysage (ex. Lierre commun *Hedera helix* floraison de mi-septembre à octobre).

2.2. Rôle des plantes adventices

En botanique, le terme d'adventice désigne toute espèce végétale poussant dans une culture sans y avoir été semée (Cambecèdes et al., 2012). Souvent considérées comme nuisibles induisant des stratégies de lutte, de nombreuses espèces d'adventices sont aujourd'hui en régression, puisque déjà un tiers d'entre elles a disparu du Nord-Ouest de la France et un autre tiers est menacé (Jauzein, 2001).

Les qualités nectarifères et pollenifères de nombreuses adventices sont bien connues. C'est le cas du bleuet dont le nectar est connu pour avoir été une composante majeure de miels commercialisés sous la dénomination « toutes fleurs » (Cambecèdes et al., 2012). Les fleurs de plantes du genre *Consolida*, *Delphinium*, *Viola* sont très attractives pour nombre d'espèces d'insectes nectarivores. Les plantes de la famille de Papavéracées, dont font partis les coquelicots, produisent un pollen abondant recherché par de nombreux insectes dont l'abeille domestique (Cambecèdes et al., 2012; Odoux et al., 2012b).

Importance des adventices dans l'alimentation des abeilles

Les abeilles présentent des préférences alimentaires plus ou moins marquées en terme de choix de nectar et de pollen. Ces préférences peuvent provenir de contraintes morphologiques et/ou de la composition de la substance prélevée (chapitre I - section 2.3). Ainsi les adventices, ressources sauvages largement exploitées par les abeilles sauvages, présentent des cortèges de pollinisateurs plus ou moins diversifiés en fonction de la qualité et de la quantité de la ressource qu'elles offrent. Il a cependant été observé au cours de nos échantillonnages de terrain que les plantes de la famille des Astéracées (*Crepis sp.*, *Bellis sp.*, *Taraxacum sp.*) avaient un taux de butinage par les abeilles domestiques et sauvages élevé, avec la quasi-totalité des genres d'abeilles identifiés dans la zone d'étude, observée sur ce type de ressource (Annexe I – Figure 1). A l'inverse, certains genres de plantes n'ont été butinés que par un nombre limité d'individus, appartenant à des genres d'apoïdes peu représentés dans la zone d'étude. C'est le cas des plantes du genre *Lepidium*, *Primula*, *Gallium*.

Au vu de ces premiers résultats, deux approches sont envisageables pour favoriser les abeilles via les ressources fournies par les adventices : (1) protéger et favoriser dans le paysage une espèce florale particulière, très attractive pour un genre d'apoïde (ou espèces) que l'on souhaite protéger en particulier ou (2) protéger les plantes présentant le cortège d'abeilles le plus diversifié (attractive pour une grande diversité d'apoïdes) afin de profiter au plus grand nombre d'espèces, sans cibler une espèce ou un genre en particulier. Une gestion efficace s'appuierait sur la complémentarité de ces deux approches : la première favoriserait les espèces d'abeilles au régime alimentaire plus spécialisé, alors que la seconde permettrait d'augmenter les ressources alimentaires (cas des Astéracées) pour un grand nombre d'espèces apiformes généralistes.

Pour approfondir le sujet, nous aurions besoin d'une analyse sur l'ensemble des données récoltées durant les trois années d'expérimentation portant sur les réseaux d'interactions entre plantes et pollinisateurs apiformes. Ce type d'analyses permet d'appréhender le niveau de stabilité du réseau d'interactions « plantes à fleurs – abeilles », c'est à dire de caractériser l'ensemble des relations liant les espèces d'abeilles à celles des fleurs qu'elles butinent pour le nectar et/ou le pollen. Il est ainsi possible de préciser la centralité des espèces (nombre de liens qu'une espèce établit rapporté aux

nombre de liens possibles qu'elle possède dans le réseau), la connectance du réseau (nombre total de liens existant dans le réseau rapporté au nombre de liens théoriquement possibles), la densité de liens (nombre moyen de liens par espèce) (Fontaine, 2006). Ces résultats devraient permettre de mieux cibler les essences florales sauvages à préserver pour favoriser un grand nombre d'espèces d'apoïdes communes ou rares, généralistes ou spécialistes.

Les ressources issues de la flore adventice sont capitales pour les abeilles sauvages mais également pour les abeilles domestiques (Rollin et al., 2013), notamment durant les périodes d'inter-cultures, comme en témoigne les proportions de pollen récolté provenant d'espèces adventices des cultures (Requier et al., 2012). Durant la floraison du colza et du tournesol, 33,3 % et 21,3 % du pollen ramené aux ruches provient d'adventices, alors que ces proportions atteignent 43,2 % à 48,5 % de la récolte durant les périodes d'inter-cultures (Requier et al., 2012).

Cas du bleuet, espèce emblématique

Le bleuet (*Centaurea cyanus*) est l'une des adventices messicoles emblématiques de nos paysages agricoles. Menacé, il fait partie de la liste nationale des taxons messicoles « à surveiller » (Aboucaya et al., 2000). Le terme de « messicole » désigne aujourd'hui toute plante présente dans une culture sans lui porter préjudice. Une plante messicole est donc exclue du groupe des « mauvaises herbes » (Cambecèdes et al., 2012).

Selon Kirk and Howes (2012), le bleuet est considéré comme une ressource majeure pour produire du miel pour les abeilles domestiques. Leur critère tient compte non seulement de la production de nectar de la plante mais aussi de la quantité cultivée ou rencontrée naturellement dans l'environnement de cette plante. Elle a une forte valeur nutritive pour les abeilles domestiques, les abeilles sauvages et les bourdons à langue longue et courte. Cette forte attractivité peut être en partie due à la morphologie de la fleur, présentant une corolle courte et large. Les espèces à langue courte peuvent butiner principalement les fleurs à corolle courte, comme les Apiacées, et celles à langue longue peuvent exploiter une plus large gamme de structures de fleurs (Brian, 1957; Harder, 1985; Heinrich, 1976; Ranta and Lundberg, 1980). Les bourdons avec une langue courte préfèrent les fleurs à corolle courte, sur lesquelles ils ont une vitesse de butinage supérieure (Inouye, 1980). Bien qu'il ait été mis en évidence que l'efficacité de

butinage augmentait lorsque la taille de la langue correspondait à la profondeur de fleur (Ranta and Lundberg, 1980), pour les espèces de bourdons à langue longue, la vitesse de butinage peut être significativement plus rapide sur des fleurs à corolle courte que sur des fleurs à corolle profonde (Brian, 1957). De ce fait il n'est pas surprenant de considérer le bleuet, fleur à corolle courte, comme une ressource pouvant être exploitée par un large cortège d'espèces apiformes.

Cette attractivité du bleuet pour de nombreuses espèces d'abeilles nous a été confirmée lors d'une étude préliminaire que nous avons menée dans la zone atelier « Plaine et Val de Sèvre » du 9 au 22 juin 2011. Un total de 533 abeilles a été capturé sur 24 *patches* de bleuet de taille (1–200 m²) et de densité florale (9–95 fleurs/m²) variables (Annexe I – Figure 2). En plus de *A. mellifera* L., 24 espèces d'abeilles sauvages ont été identifiées, appartenant aux principaux genres d'abeilles recensés dans la zone d'étude : *Bombus*, *Lasioglossum*, *Halictus*, *Andrena*, *Sphecodes* et *Nomada*. Toutefois les genres les plus rares observés dans la zone atelier à travers ce travail (*Eucera*, *Anthophora*, *Osmia*, *Ammobates*) n'ont pas été observés.

Ces analyses ont mis en évidence l'importance de la densité florale de ces couverts sur l'abondance des abeilles sauvages. En effet, plus la densité est élevée plus le nombre d'abeilles augmente (Annexe I – Figure 2), avec une valeur seuil de 20 fleurs/m² en dessous de laquelle la présence d'abeilles sauvages est très faible voir nulle.

En revanche, la taille du *patch* ne semble pas avoir d'effet majeur sur la densité de butinage, du moins sur la gamme de tailles étudiée, contrairement aux conclusions évoquées dans Mader et al. (2011). Selon les auteurs, de manière générale, les *patches* de fleurs sauvages de plus grande taille, plus ronds et plus près d'autres *patches* sont généralement considérés comme de meilleure qualité que ceux de plus petite taille, de formes irrégulières et plus isolés. Cette configuration permettrait d'augmenter le rapport surface/bord, et ainsi limiterait les effets négatifs de pratiques de gestion des terres adjacentes, telles que les applications d'insecticides (Mader et al., 2011).

Ces premières observations apportent des pistes pour la gestion du bleuet dans un but de préservation des abeilles, via l'apport de ressources alimentaires à des périodes clés de l'activité du cortège apiforme. Le bleuet présente l'avantage de fleurir du mois de juin

au mois de septembre, couvrant ainsi la période de restriction alimentaire (après la floraison du colza et avant celle du tournesol), ainsi que la période d'après floraison du tournesol, période caractérisée par une disponibilité plus faible des ressources.

Implanter ou préserver du bleuet dans le paysage présenterait un intérêt notable uniquement si les *patches* sont suffisamment denses (minimum de 20 fleurs/m²) pour être détectables et suffisamment attractifs. Au vue de ces résultats préliminaires, nous pouvons supposer que la présence de bleuet sous forme diffuse dans une grande culture aurait une attractivité moins efficace qu'un plus petit *patch* avec une densité florale élevée. Toutefois ces analyses mériteraient d'être complétées et affinées par un échantillonnage plus important, en tenant compte des autres ressources florales présentes dans l'environnement. En effet, l'activité de butinage des abeilles sauvages sur des couverts floraux pourrait être influencée par la proximité d'autres couverts floraux, comme cela a été montré chez l'abeille domestique (Henry et al., 2012b).

3. Perspectives de travail en vue de l'amélioration des connaissances sur l'influence des éléments paysagers pour le maintien des populations d'abeilles

3.1. Hypothèse d'un effet de dilution des cultures oléagineuses sur les communautés d'abeilles

Le maintien des populations d'abeilles dans le paysage dépend en partie de la qualité et de la quantité des ressources florales disponibles dans l'environnement (chapitre I - section 2.3). Dans les paysages agricoles, deux grands types de ressources florales peuvent être considérés : les cultures fleuries fournissant des ressources mono-spécifiques en abondance mais temporaires et les habitats semi-naturels avec des ressources plus diversifiées, disponibles tout au long de la saison, mais en plus faibles quantités. Dans le deuxième chapitre de cette étude, nous avons mis en évidence une ségrégation nette de l'utilisation des différents compartiments fleuris entre les abeilles sauvages et celles domestiques. Les abeilles domestiques, les bourdons et les abeilles sauvages ne sont pas influencés de la même manière par la présence de cultures oléagineuses (colza, tournesol) dans le paysage (Rollin et al., 2013). Les abeilles domestiques et les bourdons utilisent préférentiellement les ressources des cultures à floraison massive à celles provenant des fleurs sauvages disponibles dans les habitats

semi-naturels herbacés (les habitats semi-naturels ligneux quant à eux sont fortement attractifs pour les trois groupes d'abeilles). A l'inverse, les abeilles sauvages sont clairement liées aux ressources florales sauvages, n'utilisant que très peu les cultures oléagineuses. Ces cultures apparaissent donc comme des ressources essentielles pour l'alimentation des abeilles généralistes, les bourdons et de façon encore plus nette chez les abeilles domestiques (Odoux et al., 2012b; Requier et al., 2012).

A l'aide des données recueillies durant les périodes de floraison du colza et du tournesol, il serait intéressant de tester si la présence et la quantité de ces deux cultures oléagineuses peuvent affecter la composition spatiale des communautés d'abeilles et contribuer à expliquer la présence, l'abondance et la diversité des abeilles (domestiques et sauvages) dans ces cultures et dans les habitats semi-naturels adjacents.

Le déplacement d'organismes entre habitats (« spillover ») est caractérisé comme le mouvement d'organismes d'un type d'habitat vers un autre (Tscharntke et al., 2012b). Plusieurs études ont montré pour des organismes exploitant les cultures (tels que les bourdons), l'importance des habitats (semi-)naturels comme sites de nidifications ou comme habitats refuges après une perturbation (Goulson et al., 2010; Holzschuh et al., 2010) et l'effet positif du transfert vers ces entités paysagères sur leurs populations. En revanche, le passage d'individus des habitats (semi-)naturels vers des habitats cultivés est un processus pouvant affecter significativement les populations sauvages dans les paysages fortement anthropisés et fragmentés (Blitzer et al., 2012; Hendrickx et al., 2007; Landis et al., 2000; Ricketts et al., 2008).

Dans le cas des pollinisateurs, la forte productivité des cultures fleuries, ainsi que les impulsions temporelles de leur disponibilité en ressources créent des changements majeurs dans la composition florale du paysage et peuvent les rendre très attractifs pour des organismes généralement inféodés aux habitats sauvages adjacents. Cette impulsion de ressources peut être considérée comme une perturbation singulière, dont la dynamique peut engendrer d'importantes modifications des populations présentes dans ces *patches* de ressources et dans ceux adjacents (Holt, 2008), avec des conséquences fonctionnelles au niveau de l'écosystème (Tscharntke et al., 2012b).

Thies et al. (2008) ont montré que le taux de parasitisme par des parasitoïdes spécialisés sur les Méléghèthes du colza (*Meligethes aeneus*) variait en fonction de la quantité de cultures de colza dans le paysage. Le taux de parasitisme a diminué lorsque la quantité de surface en colza avait augmenté d'au moins 5 % entre les années, alors que le taux de mortalité des ravageurs dû au parasitisme a augmenté lorsque les surfaces en colza avaient diminué d'une année à l'autre.

L'augmentation de la quantité de cultures fleuries dans le paysage peut aussi affecter la présence de certains groupes fonctionnels d'abeilles dans des *patches* de ressources adjacents. Diekötter et al. (2010) ont analysé les effets de la quantité de colza dans le paysage sur l'abondance des bourdons à langue longue dans les couverts de trèfle des prés *Trifolium pratense* (pollinisateurs « légitimes » de ces fleurs), le nectar récolté sur ces fleurs par les bourdons à langue courte (pollinisateurs « illégitimes ») et la production de graines de trèfle. Lorsque la quantité de colza augmentait, la densité de bourdons à langue longue dans le trèfle diminuait fortement alors que la part de nectar prélevé sur ces fleurs par les bourdons à langue courte augmentait, ce qui suggère une distorsion de l'interaction plante-pollinisateur entre trèfle et bourdons. Cet impact sur la flore a été confirmé par Holzschuh et al. (2011). L'augmentation des cultures de colza dans un rayon de 1 km a entraîné une diminution de la pollinisation des primevères (*Primula veris*), fleurs sauvages à corolle profonde, en diminuant l'abondance des bourdons, leurs principaux pollinisateurs, au profit des cultures de colza.

Les réponses des communautés d'abeilles à ces changements de disponibilité alimentaire peuvent être contrastées et dépendre de l'échelle spatiale considérée. Veddeler et al. (2006) ont étudié la réponse des abeilles visitant les fleurs de caféier en fonction de la disponibilité en fleurs à trois échelles spatiales : la parcelle, l'arbuste et la branche. A l'échelle de la parcelle, la densité d'abeilles a augmenté avec la diminution de la proportion d'arbustes en fleurs, alors qu'à l'échelle de l'arbuste, la densité d'abeilles augmentait avec le nombre d'inflorescences par arbustes. A l'échelle de la branche, la densité d'abeilles était proportionnelle à la densité des *patches* de fleurs disponible sur la branche.

Ces études montrent l'importance des dynamiques transitoires des ressources dans l'explication de la structure des communautés, mais également qu'il est important d'étudier l'impact d'une ressource florale à différentes échelles spatiales, car l'effet

observé à l'échelle locale n'est pas nécessairement généralisable à une plus grande échelle, et inversement.

Dans les habitats semi-naturels herbacés, à l'instar des observations faites par Holzschuh et al. (2011), on peut s'attendre à un effet de dilution des abeilles (domestiques, bourdons et certaines abeilles sauvages observées dans les cultures) avec une diminution de leur présence (fréquence d'occurrence) et/ou de leur densité dans les habitats semi-naturels lorsque la quantité de colza ou de tournesol augmente dans le paysage. Dans les cultures oléagineuses fleuries, on peut s'attendre à une diminution de l'abondance des bourdons et des abeilles domestiques avec l'augmentation de la proportion de culture de colza ou de tournesol dans le paysage. Cette observation supposerait que les quantités de colza et de tournesol en fleurs ne sont pas « limitantes » dans l'environnement, notamment pour les abeilles domestiques, et permettraient de soutenir efficacement l'activité apicole locale (pas de saturation de la ressource par les abeilles domestiques).

Ce type d'étude appuyée par des analyses complémentaires, pourrait amener des éléments de réponse quant à :

- l'organisation des compartiments fleuris dans le paysage afin d'évaluer s'il est plus favorable pour la flore et la faune pollinisatrice apiforme d'avoir un paysage avec des cultures fleuries regroupées ou, au contraire, un paysage avec une répartition plus homogène des cultures oléagineuses ;
- la détermination d'un seuil minimal des surfaces agricoles occupées par des cultures oléagineuses dans le paysage pour soutenir l'activité apicole locale.

3.2. Etude du « turnover » spatial et temporel de la diversité des abeilles dans les habitats semi-naturels herbacés

La diversité spécifique d'une communauté peut être affectée par diverses variables environnementales. Certaines peuvent être locales, comme le type d'habitat, la diversité et la qualité des ressources, d'autres telles que la fragmentation des habitats et la composition du paysage peuvent agir à une échelle plus large, comme le territoire ou la région. Pour gérer et protéger efficacement les ressources naturelles et la biodiversité qui leur sont associées, il faut au préalable acquérir une connaissance approfondie des

modèles de diversité des espèces cibles, identifier les sources de variation environnementales pouvant affecter cette diversité et déterminer les échelles spatiales et temporelles auxquelles ces facteurs agissent.

La diversité spécifique totale d'une communauté à l'échelle régionale (γ) peut être définie comme la somme de la diversité intra-groupe (diversité α) et des changements de diversité inter-groupes (diversité β), telle que $\gamma = \alpha + \beta$ (Crist et al., 2003; Lande, 1996). La diversité spécifique peut changer selon les axes temporels ou spatiaux, simplement en raison de la rotation spatio-temporelle de répartition naturelle des espèces (New, 1999; Palmer, 1995). Les changements de diversité inter-groupes peuvent donc dépendre du renouvellement spatial (β_S) et/ou temporel (β_T) des espèces dans le paysage.

Dans le chapitre II de cette étude, l'importance de ces renouvellements d'espèces dans les habitats semi-naturels herbacés a été mise en évidence. La diversité moyenne au sein d'un site d'échantillonnage (α) ne représentait que 3,2 % de la diversité totale observée dans ces habitats, alors que la part due au renouvellement spatial des espèces était de 28,8 %. La composante temporelle était majeure puisque 34,3 % et 33,7 % de la diversité était due, respectivement, aux variations saisonnières et interannuelles des espèces.

Dans le chapitre IV de cette étude, nous avons testé l'importance de variables environnementales, telle que la richesse florale et la proportion d'habitats semi-naturels à différentes échelles spatiales, sur la diversité α des abeilles dans les sites d'habitats semi-naturels herbacés. L'effet de ces variables était différent selon l'échelle spatiale considérée. À l'échelle locale (rayon de 300 m), la diversité α augmentait d'avantage avec l'augmentation de la richesse florale locale qu'avec la proportion d'habitats semi-naturels, alors que l'inverse a été observé lorsque l'on passait à une échelle paysagère (rayon de 3000 m).

Il serait maintenant nécessaire de connaître les variables environnementales majeures agissant sur le « turnover » spatiale des espèces (β_S). Ces variables sont-elles les mêmes que celles agissant sur la diversité α ? À quelle échelle spatiale faut-il les considérer afin de maximiser le gain d'espèces dans la communauté au niveau du territoire ?

Ces résultats pourraient fournir de nouvelles connaissances permettant d'améliorer les stratégies de conservation des abeilles via un meilleur aménagement des habitats semi-naturels dans le paysage. De quelle manière faut-il allouer l'effort pour agencer ces éléments dans l'espace ?

Références bibliographiques

- Aboucaya, A., Jauzein, P., Vinciguerra, L., Virevaire, M., 2000. Plan national d'action pour la conservation des plantes messicoles: rapport final.
- Ahrné, K., Bengtsson, J., Elmqvist, T., 2009. Bumble Bees (*Bombus* spp) along a Gradient of Increasing Urbanization. *PLoS ONE* 4, e5574.
- Alaux, C., Brunet, J.-L., Dussaubat, C., Mondet, F., Tchamitchan, S., Cousin, M., Brillard, J., Baldy, A., Belzunces, L.P., Le Conte, Y., 2010. Interactions between *Nosema* microspores and a neonicotinoid weaken honeybees (*Apis mellifera*). *Environmental Microbiology* 12, 774–782.
- Albrecht, M., Duelli, P., Müller, C., Kleijn, D., Schmid, B., 2007. The Swiss agri-environment scheme enhances pollinator diversity and plant reproductive success in nearby intensively managed farmland. *Journal of Applied Ecology* 44, 813–822.
- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Cane, J., Allen Cox, P., Feinsinger, P., Inouye, D., Jones, E., 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology* 12, 8–17.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A., Neumeyer, R., 2001. Apidae 3: *Halictus*, *Lasioglossum*, Fauna Helvetica. Centre Suisse de Cartographie de la Faune.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A., Neumeyer, R., 2004. Apidae 4. *Anthidium*, *Chelostoma*, *Coelioxys*, *Dioxys*, *Heriades*, *Lithurgus*, *Megachile*, *Osmia*, *Stelis*, Fauna Helvetica. Centre Suisse de Cartographie de la Faune.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A., Neumeyer, R., 2007. Apidae 5. *Ammobates*, *Ammobatoides*, *Anthophora*, *Biastes*, *Ceratina*, *Dasypoda*, *Epeoloides*, *Epeolus*, *Eucera*, *Macropis*, *Melecta*, *Melitta*, *Nomada*, *Pasites*, *Tetralonia*, *Thyreus*, *Xylocopa*, Fauna Helvetica. Centre Suisse de Cartographie de la Faune.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A., Neumeyer, R., 2010. Apidae 6: *Andrena*, *Melitturga*, *Panurginus*, *Panurgus*, Fauna Helvetica. Centre Suisse de Cartographie de la Faune.
- Amiet, F., Müller, A., Neumeyer, R., 1999. Apidae 2: *Colletes*, *Dufourea*, *Hylaeus*, *Nomia*, *Nomioides*, *Rhophitoides*, *Rophites*, *Sphecodes*, *Systropha*, Fauna Helvetica. Centre Suisse de Cartographie de la Faune.
- Anderson, D.R., Link, W.A., Johnson, D.H., Burnham, K.P., 2001. Suggestions for presenting the results of data analyses. *The Journal of Wildlife Management* 65, 373–378.
- Artz, D.R., Hsu, C.L., Nault, B.A., 2011. Influence of honey bee *Apis mellifera* and hives and field size on foraging activity of native bee species in pumpkin fields. *Environmental Entomology* 40, 1144–1158.
- Aufauvre, J., Biron, D.G., Vidau, C., Fontbonne, R., Roudel, M., Diogon, M., Vigùès, B., Belzunces, L.P., Delbac, F., Blot, N., 2012. Parasite-insecticide interactions: a case study of *Nosema ceranae* and fipronil synergy on honeybee. *Sci. Rep.* 2.
- Baker, H.G., Baker, I., 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. *Handbook of experimental pollination biology* 117, 141.
- Banaszak, J., 1992. Strategy for conservation of wild bees in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 40, 179–192.
- Bartoń, K., 2011. MuMIn: Multi-model inference.
- Batáry, P., Báldi, A., Kleijn, D., Tscharrntke, T., 2011. Landscape-moderated biodiversity effects of agri-environmental management: a meta-analysis. *Proc. R. Soc. B* 278, 1894–1902.

- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., 2011. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and Eigenfaces.
- 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 & 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.
- Bjornstad, O.N., 2009. ncf: Spatial nonparametric covariance functions.
- Bjornstad, O.N., Falck, W., 2001. Nonparametric spatial covariance functions: Estimation and testing. *Environmental and Ecological Statistics* 8, 53–70.
- Blitzer, E.J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Klein, A.-M., Rand, T.A., Tschardt, T., 2012. Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 146, 34–43.
- Breeze, T.D., Bailey, A.P., Balcombe, K.G., Potts, S.G., 2011. Pollination services in the UK: How important are honeybees? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 142, 137–143.
- Breeze, T.D., Roberts, S.P.M., Potts, S.G., 2012. The Decline of England's Bees : Policy review and recommendations.
- Bretagnolle, V., Villers, A., Denonfoux, L., Cornulier, T., Inchausti, P., Badenhausser, I., 2011. Rapid recovery of a depleted population of Little Bustards *Tetrax tetrax* following provision of alfalfa through an agri-environment scheme. *Ibis* 153, 4–13.
- Brian, A.D., 1957. Differences in the flowers visited by four species of bumblebees and their causes. *Journal of animal ecology* 26, 71–98.
- Brittain, C., Potts, S.G., 2011. The potential impacts of insecticides on the life-history traits of bees and the consequences for pollination. *Basic and Applied Ecology* 12, 321–331.
- Brittain, C., Williams, N., Kremen, C., Klein, A.-M., 2013. Synergistic effects of non-*Apis* bees and honey bees for pollination services. *Proc. R. Soc. B* 280.
- 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.
- Brückmann, S.V., Krauss, J., Steffan-Dewenter, I., 2010. Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology* 47, 799–809.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2001. Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildl. Res.* 28, 111–119.
- Cambecèdes, J., Largier, G., Lombard, A., 2012. Plan national d'actions en faveur des plantes messicoles. Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées – Fédération des Conservatoires botaniques nationaux – Ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie.
- Cameron, S.A., Lozier, J.D., Strange, J.P., Koch, J.B., Cordes, N., Solter, L.F., Griswold, T.L., 2011. Patterns of widespread decline in North American bumble bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 662–667.

- 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., 2008. A native ground-nesting bee (*Nomia melanderi*) sustainably managed to pollinate alfalfa across an intensively agricultural landscape. *Apidologie* 39, 315–323.
- Carré, G., 2008. Biodiversité, paysage et conservation de la communauté d'abeilles dans les agroecosystemes (Thèse de Doctorat).
- Carvalho, L.G., Seymour, C.L., Veldtman, R., Nicolson, S.W., 2010. Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas. *Journal of Applied Ecology* 47, 810–820.
- Carvell, C., 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., 2006a. Declines in forage availability for bumblebees at a national scale. *Biological Conservation* 132, 481–489.
- Carvell, C., Westrich, P., Meek, W.R., Pywell, R.F., Nowakowski, M., 2006b. Assessing the value of annual and perennial forage mixtures for bumblebees by direct observation and pollen analysis. *Apidologie* 37, 326–340.
- Chamberlain, D.E., Fuller, R.J., Bunce, R.G.H., Duckworth, J.C., Shrubbs, M., 2000. Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology* 37, 771–788.
- Chase, J.M., 2011. Ecological Niche theory, in: *The Theory of Ecology*. University of Chicago Press, p. 416.
- Clinch, P.G., Palmer-Jones, T., Forster, I.W., 1972. Effect on honey bees of nectar from the yellow kowhai (*Sophora microphylla* Ait.). *New Zealand Journal of Agricultural Research* 15, 194–201.
- Colin, M.-E., Belzunces, L.P., 1992. Evidence of synergy between prochloraz and deltamethrin in *Apis mellifera* L.: a convenient biological approach. *Pesticide Science* 36, 115–119.
- Colla, S.R., Gadallah, F., Richardson, L., Wagner, D., Gall, L., 2012. Assessing declines of North American bumble bees (*Bombus* spp.) using museum specimens. *Biodivers Conserv* 21, 3585–3595.
- Colla, S.R., Packer, L., 2008. Evidence for decline in eastern North American bumblebees (Hymenoptera: Apidae), with special focus on *Bombus affinis* Cresson. *Biodivers Conserv* 17, 1379–1391.
- Colwell, R.K., 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples.
- Corbet, S.A., Fussell, M., Ake, R., Fraser, A., Gunson, C., Savage, A., Smith, K., 1993. Temperature and the pollinating activity of social bees. *Ecological Entomology* 18, 17–30.
- Costanza, R., Darge, R., Degroot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., Oneill, R., Paruelo, J., Raskin, R., Sutton, P., Vandenbelt, M., 1997. The value of the worlds ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260.
- Crane, E., 1978. Dead bees under lime trees. Sugars poisonous to bees. *Bee World* v. 58, 59(3,1) p. 129-130, 37-38.
- Cressey, D., 2013. Europe debates risk to bees. *Nature* 496, 408.

- Cresswell, J.E., 2011. A meta-analysis of experiments testing the effects of a neonicotinoid insecticide (imidacloprid) on honey bees. *Ecotoxicology* 20, 149–157.
- Crist, T.O., Veech, J.A., 2006. Additive partitioning of rarefaction curves and species–area relationships: unifying α -, β - and γ -diversity with sample size and habitat area. *Ecol Letters* 9, 923–932.
- Crist, T.O., Veech, J.A., Jon C. Gering, Summerville, K.S., 2003. Partitioning species diversity across landscapes and regions: A hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. *The American Naturalist* 162, 734–743.
- Cronin, J.T., 2007. From population sources to sieves: the matrix alters host–parasitoid source–sink structure. *Ecology* 88, 2966–2976.
- Daily, G.C., 1997. What Are Ecosystem Services?, in: *Nature's Services: Societal Dependence On Natural Ecosystems*. Daily Gretchen.
- Decourtye, A., Alaux, C., Odoux, J.-F., Henry, M., Vaissiere, B., Le Conte, Y., 2011. Why Enhancement of Floral Resources in Agro-Ecosystems Benefit Honeybees and Beekeepers?, in: *Ecosystems Biodiversity*. InTech.
- Decourtye, A., Devillers, J., 2010. Ecotoxicity of Neonicotinoid Insecticides to Bees, in: Thany, S.H. (Ed.), *Insect Nicotinic Acetylcholine Receptors, Advances in Experimental Medicine and Biology*. Springer New York, pp. 85–95.
- Decourtye, A., Henry, M., Desneux, N., 2013. Environment: Overhaul pesticide testing on bees. *Nature* 497, 188–188.
- Decourtye, A., Mader, E., Desneux, N., 2010. Landscape enhancement of floral resources for honey bees in agro-ecosystems. *Apidologie* 41, 264–277.
- Decourtye, A., Odoux, J.F., Cluzeau-Moulay, S., 2008. Influence des aménagements floristiques sur les abeilles. *Bulletin Technique Apicole* 35, 114–123.
- Deinzer, M.L., Thomson, P.A., Burgett, D.M., Isaacson, D.L., 1977. Pyrrolizidine alkaloids: their occurrence in honey from tansy ragwort (*Senecio jacobaea* L.). *Science* 195, 497–499.
- Delaplane, K.S., Mayer, D.F., 2000. *Crop pollination by bees*. CABI.
- Dengler, J., 2009. Which function describes the species–area relationship best? A review and empirical evaluation. *Journal of Biogeography* 36, 728–744.
- Desneux, N., Decourtye, A., Delpuech, J.-M., 2007. The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annual review of entomology* 52, 81–106.
- Di Pasquale, G., Salignon, M., Le Conte, Y., Belzunces, L.P., Decourtye, A., Kretzschmar, A., Suchail, S., Brunet, J.-L., Alaux, C., 2013. Influence of Pollen Nutrition on Honey Bee Health: Do Pollen Quality and Diversity Matter? *PLoS ONE* 8, e72016.
- Dicks, L.V., Showler, D.A., Sutherland, W.J., 2010. *Bee Conservation: Evidence for the Effects of Interventions*, Exeter. ed, Synopses of conservation evidence. Pegasus Publishing.
- 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.
- Donald, P.F., Green, R.E., Heath, M.F., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268, 25–29.
- Donald, P.F., Sanderson, F.J., Burfield, I.J., Van Bommel, F.P.J., 2006. Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990–2000. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 116, 189–196.
- Dornhaus, A., Chittka, L., 2004. Why do honey bees dance? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55, 395–401.

- Duelli, P., Obrist, M.K., 2003. Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. *Basic and Applied Ecology* 4, 129–138.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65, 169–175.
- Dyer, F.C., 2002. The biology of the dance language. *Annual Review of Entomology* 47, 917–949.
- FAO, 2003. World agriculture: towards 2015/2030. An FAO Perspective (Interim Report). FAO, Rome, Italy.
- Farina, A., 2006. Principles and methods in landscape ecology: toward a science of landscape. Springer, Dordrecht.
- Fitzpatrick, Ú., 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.
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M., DeClerck, F., 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12, 22–33.
- Fontaine, C., 2006. Biodiversité, structure et fonctionnement des communautés plantes-pollinisateurs (Thèse de Doctorat).
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., Loreau, M., 2006. Functional Diversity of Plant–Pollinator Interaction Webs Enhances the Persistence of Plant Communities. *PLoS Biol* 4, e1.
- Formato, G., Comini, A., Giacomelli, A., Ermenegildi, A., Zilli, R., Davis, I., 2010. Veterinary care of honey bees in the UK. *In Practice* 32, 418–425.
- Fournier, A., Rollin, O., Le Féon, V., Decourtye, A., Henry, M., 2014. Crops-emptying rate and the design of pesticide risk assessment schemes in the honey bee and wild bees (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Economic Entomology* 107, 38–46.
- Frankie, G.W., Newstrom, L., Vinson, S.B., Barthell, J.F., 1993. Nesting-habitat preferences of selected centris bee species in Costa Rican dry forest. *Biotropica* 25, 322–333.
- Fründ, J., Dormann, C.F., Tscharrntke, T., 2011. Linné’s floral clock is slow without pollinators – flower closure and plant-pollinator interaction webs. *Ecology Letters* 14, 896–904.
- 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.
- Gardinier, T., Edwards, M., Hill, J., 2008. Establishment of clover-rich field margins as a forage resource for bumblebees *Bombus* spp. on Romney Marsh, Kent, England. *Conservation Evidence* 5, 51–57.
- Garibaldi, L.A., Aizen, M.A., Klein, A.M., Cunningham, S.A., Harder, L.D., 2011. Global growth and stability of agricultural yield decrease with pollinator dependence. *PNAS* 108, 5909–5914.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Kremen, C., Carvalheiro, L.G., Harder, L.D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N.P., Dudenhöffer, J.H., Freitas, B.M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., Hipólito, J., Holzschuh, A., Howlett, B., Isaacs, R., Javorek, S.K., Kennedy, C.M., Krewenka, K.M., Krishnan, S., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Motzke, I., Munyuli, T., Nault, B.A., Otieno, M., Petersen, J., Pisanty, G., Potts, S.G., Rader, R., Ricketts, T.H., Rundlöf, M., Seymour, C.L., Schüepp, C., Szentgyörgyi, H., Taki, H., Tscharrntke, T., Vergara, C.H., Viana, B.F., Wanger, T.C., Westphal, C., Williams, N.,

- Klein, A.M., 2013. Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science* 339, 1608–1611.
- Gaston, K.J., Jackson, S.F., Cantú-Salazar, L., Cruz-Piñón, G., 2008. The Ecological Performance of Protected Areas. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39, 93–113.
- Gathmann, A., Greiler, H.-J., Tschardt, T., 1994. Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing. *Oecologia* 98, 8–14.
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tschardt, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L.W., Dennis, C., Palmer, C., Oñate, 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.
- Gelman, A., Su, Y.-S., Yajima, M., Hill, J., Grazia Pittau, M., Kerman, J., Zheng, T., 2011. *arm: Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical*.
- Gels, J.A., Held, D.W., Potter, D.A., 2002. Hazards of insecticides to the bumble bees *bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae) foraging on flowering white clover in turf. *Journal of Economic Entomology* 95, 722–728.
- Gering, J.C., Crist, T.O., Veech, J.A., 2003. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology* 17, 488–499.
- Ghazoul, J., 2005. Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 367–373.
- Gill, R.J., Ramos-Rodriguez, O., Raine, N.E., 2012. Combined pesticide exposure severely affects individual- and colony-level traits in bees. *Nature* 491, 105–108.
- Gorenflot, R., Foucault, B. de, 2005. *Biologie végétale: les cormophytes*. Dunod, Paris.
- Goulson, D., 2003. *Conserving wild bees for crop pollination*.
- Goulson, D., 2010. *Bumblebees: behaviour, ecology, and conservation*. xii + 317 pp.
- Goulson, D., Hanley, M.E., Darvill, B., Ellis, J.S., 2006. Biotope Associations and the Decline of Bumblebees (*Bombus* spp.). *J Insect Conserv* 10, 95–103.
- Goulson, D., Hughes, W., Derwent, L., Stout, J., 2002. Colony growth of the bumblebee, *Bombus terrestris*, in improved and conventional agricultural and suburban habitats. *Oecologia* 130, 267–273.
- Goulson, D., Lepais, O., O'Connor, S., Osborne, J.L., Sanderson, R.A., Cussans, J., Goffe, L., Darvill, B., 2010. Effects of land use at a landscape scale on bumblebee nest density and survival. *Journal of Applied Ecology* 47, 1207–1215.
- Goulson, D., Lye, G.C., Darvill, B., 2008. Decline and Conservation of Bumble Bees. *Annual Review of Entomology* 53, 191–208.
- Goulson, D., Sparrow, K.R., 2008. Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee worker size. *Journal of insect conservation* 13, 177–181.
- Graham, L., Jones, K.N., 1996. Resource partitioning and per-flower foraging efficiency in two bumble bee species. *American Midland Naturalist* 136, 401–406.
- Greenleaf, S.S., Kremen, C., 2006a. Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, 13890–13895.

- Greenleaf, S.S., Kremen, C., 2006b. Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biological Conservation* 133, 81–87.
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R., Kremen, C., 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153, 589–596.
- Gregory, S., Wright, I., 2005. Creation of patches of bare ground to enhance the habitat of ground-nesting bees and wasps at Shotover Hill, Oxfordshire, England. *Conservation Evidence* 2, 139–141.
- Gross, C.L., 2001. The effect of introduced honeybees on native bee visitation and fruit-set in *Dillwynia juniperina* (Fabaceae) in a fragmented ecosystem. *Biological Conservation* 102, 89–95.
- Grueber, C.E., Nakagawa, S., Laws, R.J., Jamieson, I.G., 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* 24, 699–711.
- Harder, L.D., 1985. Morphology as a predictor of flower choice by bumblebees. *Ecology* 66, 198–210.
- Hargreaves, A.L., Harder, L.D., Johnson, S.D., 2009. Consumptive emasculation: the ecological and evolutionary consequences of pollen theft. *Biological Reviews* 84, 259–276.
- Hargreaves, A.L., Harder, L.D., Johnson, S.D., 2010. Native pollen thieves reduce the reproductive success of a hermaphroditic plant, *Aloe maculata*. *Ecology* 91, 1693–1703.
- Heidsieck, H., Allier, F., 2013. Propositions pour une prise en compte des insectes pollinisateurs dans les politiques agricoles nationales et européennes.
- Heinrich, B., 1976. Resource partitioning among some eusocial insects: bumblebees. *Ecology* 57, 874–889.
- 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., Niemelä, 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 & Environment* 124, 60–71.
- Henry, M., Béguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J.-F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S., Decourtye, A., 2012a. A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science* 336, 348–350.
- Henry, M., Fröchen, M., Maillet-Mezeray, J., Breyne, E., Allier, F., Odoux, J.-F., Decourtye, A., 2012b. Spatial autocorrelation in honeybee foraging activity reveals optimal focus scale for predicting agro-environmental scheme efficiency. *Ecological Modelling* 225, 103–114.
- Herrera, C.M., 1990. Daily Patterns of Pollinator Activity, Differential Pollinating Effectiveness, and Floral Resource Availability, in a Summer-Flowering Mediterranean Shrub. *Oikos* 58, 277–288.
- 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.
- Hines, H.M., Hendrix, S.D., 2005. Bumble bee (Hymenoptera: Apidae) diversity and abundance in tallgrass prairie patches: effects of local and landscape floral resources. *Environmental Entomology* 34, 1477–1484.
- Hoehn, P., Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T., 2010. Relative contribution of agroforestry, rainforest and openland to local and regional bee diversity. *Biodiversity and Conservation* 19, 2189–2200.
- Hoehn, P., Tschardtke, T., Tylianakis, J.M., Steffan-Dewenter, I., 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proc. R. Soc. B* 275, 2283–2291.
- Holt, R.D., 2008. Theoretical Perspectives on Resource Pulses. *Ecology* 89, 671–681.
- Holzmann, C., Allier, F., Vallon, J., 2012. Cahier technique: Hivernage et pertes de colonies chez les apiculteurs professionnels français.
- Holzschuh, A., Dormann, C.F., Tschardtke, T., Steffan-Dewenter, I., 2011. Expansion of mass-flowering crops leads to transient pollinator dilution and reduced wild plant pollination. *Proc. R. Soc. B* 278, 3444–3451.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D., Tschardtke, T., 2006. 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., Tschardtke, T., 2008. Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. *Oikos* 117, 354–361.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T., 2010. How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *Journal of Animal Ecology* 79, 491–500.
- Hopwood, J.L., 2008. The contribution of roadside grassland restorations to native bee conservation. *Biological Conservation* 141, 2632–2640.
- Hubbell, S.P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press.
- Inouye, D.W., 1980. The effect of proboscis and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by bumblebees. *Oecologia* 45, 197–201.
- Inouye, D.W., Favre, N.D., Lanum, J.A., Levine, D.M., Meyers, J.B., Roberts, M.S., Tsao, F.C., Wang, Y.-Y., 1980. The Effects of Nonsugar Nectar Constituents on Estimates of Nectar Energy Content. *Ecology* 61, 992–996.
- James, R.R., Pitts-Singer, T.L., 2008. Bee pollination in agricultural ecosystems. Oxford University Press, Oxford [etc.].
- Jauzein, P., 2001. L'appauvrissement floristique des champs cultivés. Dossier de l'environnement de l'INRA.
- Johnson, R., 2011. Honey Bee Colony Collapse Disorder. DIANE Publishing.
- Josefsson, J., 2012. Biodiversity in agricultural landscapes (Report No. 17). Uppsala.
- 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.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., Waser, N.M., 1998. Endangered Mutualisms: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. *Annual Review of Ecology 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. *J Insect Conserv* 13, 655–665.

- Kelber, A., Warrant, E.J., Pfaff, M., Wallén, R., Theobald, J.C., Wcislo, W.T., Raguso, R.A., 2006. Light intensity limits foraging activity in nocturnal and crepuscular bees. *Behavioral Ecology* 17, 63–72.
- Kells, A.R., Goulson, D., 2003. Preferred nesting sites of bumblebee queens (Hymenoptera: Apidae) in agroecosystems in the UK. *Biological Conservation* 109, 165–174.
- Kirk, W.D.J., Howes, F.N., 2012. *Plants for Bees: A Guide to the Plants That Benefit the Bees of the British Isles*. International Bee Research Association.
- Kleijn, D., Baquero, R.A., Clough, Y., Díaz, M., De Esteban, J., Fernández, F., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Jöhl, R., Knop, E., Kruess, A., Marshall, E.J.P., Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, 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., Berendse, F., Smit, R., Gilissen, N., 2001. Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. *Nature* 413, 723–725.
- Kleijn, D., Kohler, F., Báldi, A., Batáry, P., Concepción, E.D., Clough, Y., Díaz, M., Gabriel, D., Holzschuh, A., Knop, E., Kovács, A., Marshall, E.J., Tschardtke, T., Verhulst, J., 2009. On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *Proc. R. Soc. B* 276, 903–909.
- Kleijn, D., Rundlöf, M., Scheper, J., Smith, H.G., Tschardtke, T., 2011. Does conservation on farmland contribute to halting the biodiversity decline? *Trends in Ecology & Evolution* 26, 474–481.
- 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.
- Klein, A.-M., Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T., 2003. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270, 955–961.
- Klein, A.-M., Vaissiere, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tschardtke, T., 2007a. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 303–313.
- Klein, A.-M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tschardtke, T., 2007b. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. B* 274, 303–313.
- Kluser, S., Peduzzi, P., 2007. Global pollinator decline: A literature review.
- 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., Knop, E., Herzog, F., Kleijn, D., 2007. Indirect effects of grassland extensification schemes on pollinators in two contrasting European countries. *Biological Conservation* 135, 302–307.
- 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., Vázquez, 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. *Ecol Letters* 10, 299–314.

- Kremen, C., Williams, N.M., Thorp, R.W., 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 16812–16816.
- Kruess, A., Tscharntke, T., 2002. Grazing intensity and the diversity of grasshoppers, butterflies, and trap-nesting bees and wasps. *Conservation Biology* 16, 1570–1580.
- Krupke, C.H., Hunt, G.J., Eitzer, B.D., Andino, G., Given, K., 2012. Multiple routes of pesticide exposure for honey bees living near agricultural fields. *PLoS ONE* 7, e29268.
- Kuhlmann et al., M., 2013. Checklist of the Western Palaearctic Bees (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila) [WWW Document]. URL <http://westpalbees.myspecies.info>
- Kwon, Y.J., Saeed, S., 2003. Effect of temperature on the foraging activity of *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae) on greenhouse hot pepper (*Capsicum annuum* L.). *Applied Entomology and Zoology* 38, 275–280.
- Lagerlöf, J., Stark, J., Svensson, B., 1992. Margins of agricultural fields as habitats for pollinating insects. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 40, 117–124.
- Lande, R., 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76, 5–13.
- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45, 175–201.
- Lautenbach, S., Seppelt, R., Liebscher, J., Dormann, C.F., 2012. Spatial and Temporal Trends of Global Pollination Benefit. *PLoS ONE* 7, e35954.
- 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.
- Levitt, A.L., Singh, R., Cox-Foster, D.L., Rajotte, E., Hoover, K., Ostiguy, N., Holmes, E.C., 2013. Cross-species transmission of honey bee viruses in associated arthropods. *Virus Research* 176, 232–240.
- Longley, M., Čilgi, T., Jepson, P.C., Sotherton, N.W., 1997. Measurements of pesticide spray drift deposition into field boundaries and hedgerows: 1. Summer applications. *Environmental Toxicology and Chemistry* 16, 165–172.
- Longley, M., Sotherton, N.W., 1997. Measurements of pesticide spray drift deposition into field boundaries and hedgerows: 2. Autumn applications. *Environmental Toxicology and Chemistry* 16, 173–178.
- Losey, J.E., Vaughan, M., 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *BioScience* 56, 311–323.
- Madel, G., 1977. Vergiftungen von Hummel, durch de Nektar der Silverlinde, *Tilia tomentosa* Moench. *Bonn Zoologische Beitr* 28, 149–154.
- Mader, E., Shepherd, M., Vaughan, M., Hoffman Black, S., LeBuhn, G., 2011. Attracting native pollinators: protecting North America’s bees and butterflies : the Xerces Society guide. Storey Pub., North Adams, MA.
- Maini, S., Medrzycki, P., Porrini, C., 2010. The puzzle of honey bee losses: a brief review. *Bulletin of Insectology* 63, 153–160.
- Marcon, E., Morneau, F., 2013. Mesures de la biodiversité.
- Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A.G., Swift, M.J., 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277, 504–509.

- Maurizio, A. (Ed.), 1975. How bees make honey, in: Honey. A comprehensive survey. Crane, E., pp. 77–105.
- McKinney, M.L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127, 247–260.
- Mesquida, J., Renard, M., Pierre, J.S., 1987. Effect of male-sterile rapeseed nectar secretion on F0 hybrid seed production (in French). *Variabilite genetique et sterilité male cytoplasmique in Pierre et al., 1999. Nectar secretion in winter oilseed rape, Brassica napus - quantitative and qualitative variability among 71 genotypes. Plant Breeding* 118, 471-476. Coll.INRA, Sainte Sabine, pp. 269–280.
- Michener, C.D., 2007. *The Bees of the World*, 2nd Revised edition. ed. Johns Hopkins University Press.
- Mommaerts, V., Reynders, S., Boulet, J., Besard, L., Sterk, G., Smagghe, G., 2010. Risk assessment for side-effects of neonicotinoids against bumblebees with and without impairing foraging behavior. *Ecotoxicology* 19, 207–215.
- Morandin, L.A., Winston, M.L., 2005. Wild bee abundance and seed production in conventional, organic, and genetically modified canola. *Ecological Applications* 15, 871–881.
- Morandin, L.A., Winston, M.L., Abbott, V.A., Franklin, M.T., 2007. Can pastureland increase wild bee abundance in agriculturally intense areas? *Basic and Applied Ecology* 8, 117–124.
- Moroń, D., Grześ, I.M., Skórka, P., Szentgyörgyi, H., Laskowski, R., Potts, S.G., Woyciechowski, M., 2012. Abundance and diversity of wild bees along gradients of heavy metal pollution. *Journal of Applied Ecology* 49, 118–125.
- Müller, J., Goßner, M.M., 2010. Three-dimensional partitioning of diversity informs state-wide strategies for the conservation of saproxylic beetles. *Biological Conservation* 143, 625–633.
- Munyuli, M.B.T., Nyeko, P., Potts, S., Atkinson, P., Pomeroy, D., Vickery, J., 2013. Patterns of bee diversity in mosaic agricultural landscapes of central Uganda: implication of pollination services conservation for food security. *J Insect Conserv* 17, 79–93.
- National Research Council, 2006. *Status of pollinators in North America*. National Academic Press, Washington DC, USA.
- New, T.R., 1999. Limits to species focusing in insect conservation. *Annals of the Entomological Society of America* 92, 853–860.
- Newton, I., 2004. The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis* 146, 579–600.
- Nielsen, A., Steffan-Dewenter, I., Westphal, C., Messinger, O., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Settele, J., Szentgyörgyi, H., Vaissière, B.E., Vaitis, M., Woyciechowski, M., Bazos, I., Biesmeijer, J.C., Bommarco, R., Kunin, W.E., Tscheulin, T., Lamborn, E., Petanidou, T., 2011. Assessing bee species richness in two Mediterranean communities: importance of habitat type and sampling techniques. *Ecological Research* 26, 969–983.
- Öckinger, E., Smith, H.G., 2007. Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 44, 50–59.
- Öckinger, E., Smith, H.G., 2008. Do corridors promote dispersal in grassland butterflies and other insects? *Landscape Ecol* 23, 27–40.
- Odoux, J.-F., Feuillet, D., Aupinel, P., Loubliey, Y., Tasei, J.-N., Mateescu, C., 2012a. Territorial biodiversity and consequences on physico-chemical characteristics of pollen collected by honey bee colonies. *Apidologie*.

- Odoux, J.-F., Feuillet, D., Aupinel, P., Loublier, Y., Tasei, J.-N., Mateescu, C., 2012b. Territorial biodiversity and consequences on physico-chemical characteristics of pollen collected by honey bee colonies. *Apidologie* 43, 561–575.
- Oertli, S., Mueller, A., Dorn, S., 2005. Ecological and seasonal patterns in the diversity of a species-rich bee assemblage (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes). *European Journal of Entomology* 102, 53–63.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2011. *vegan: Community Ecology Package*.
- Oldroyd, B.P., 2007. What's killing american honey bees? *PLoS Biol* 5, e168.
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S., 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120, 321–326.
- Ouin, A., Aviron, S., Dover, J., Burel, F., 2004. Complementation/supplementation of resources for butterflies in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 103, 473–479.
- Paini, D.R., 2004. Impact of the introduced honey bee (*Apis mellifera*) (Hymenoptera: Apidae) on native bees: A review. *Austral Ecology* 29, 399–407.
- Palmer, M.W., 1995. How should one count species? *Natural Areas Journal* 15, 124–135.
- Pearson, J.F.W., 1933. *Studies on the Ecological Relations of Bees in the Chicago Region*. *Ecological Monographs* 3, 373–441.
- 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.
- Plateaux-Quénu, C., 1972. *La biologie des abeilles primitives*. Masson.
- Plowright, R.C., Rodd, F.H., 1980. The effect of aerial insecticide spraying on Hymenopterous pollinators in New Brunswick. *The Canadian Entomologist* 259–269.
- Potts, S., Roberts, S., Dean, R., Marris, G., Brown, M., Jones, R., Neumann, P., Settele, J., 2010a. Declines of managed honey bees and beekeepers in Europe. *Journal of Apicultural Research* 49, 15.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E., 2010b. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 345–353.
- Potts, S.G., Petanidou, T., Roberts, S., O'Toole, C., Hulbert, A., Willmer, P., 2006. Plant-pollinator biodiversity and pollination services in a complex Mediterranean landscape. *Biological Conservation* 129, 519–529.
- 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.
- Potts, S.G., Woodcock, B.A., Roberts, S.P.M., Tscheulin, T., Pilgrim, E.S., Brown, V.K., Tallwin, J.R., 2009. Enhancing pollinator biodiversity in intensive grasslands. *Journal of Applied Ecology* 46, 369–379.
- Pouvreau, A., 2004. *Les insectes pollinisateurs*. Delachaux et Niestlé, Paris.
- Power, A.G., 2010. Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Phil. Trans. R. Soc. B* 365, 2959–2971.

- Pywell, R.F., Warman, E.A., Carvell, C., Sparks, T.H., Dicks, L.V., Bennett, D., Wright, A., Critchley, C.N.R., Sherwood, A., 2005. Providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. *Biological Conservation* 121, 479–494.
- Pywell, R.F., Warman, E.A., Hulmes, L., Hulmes, S., Nuttall, P., Sparks, T.H., Critchley, C.N.R., Sherwood, A., 2006. Effectiveness of new agri-environment schemes in providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. *Biological Conservation* 129, 192–206.
- R Development Core Team, 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL.
- Ranta, E., Lundberg, H., 1980. Resource partitioning in bumblebees: the significance of differences in proboscis length. *Oikos* 35, 298–302.
- Rasmont, P., Ebmer, P., Banaszak, J., Smith, G., 1995. Hymenoptera Apoidea Gallica. Liste taxonomique des abeilles de France, de Belgique, de Suisse et du Grand-Duché de Luxembourg. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 100(hors série), 1–98.
- Rasmont, P., Pauly, A., Terzo, M., Patiny, S., Michez, D., Iserbyt, S., Barbier, Y., Haubryge, E., 2006. The survey of wild bees (Hymenoptera, Apoidea) in Belgium and France. Presented at the Food and Agriculture Organisation of the United Nations, Rome, Italy, p. 18.
- Requier, F., Odoux, J.F., Tamic, T., Feuillet, D., Henry, M., Aupinel, P., Decourtye, A., Bretagnolle, V., 2012. Dynamique temporelle de la sélection alimentaire chez l'abeille domestiques (*Apis mellifera* L.) en paysage agricole, in: Abeilles et systèmes agricoles de grandes cultures: Polinov étudie les interactions pour concevoir des systèmes de cultures innovants. Presented at the Colloque de restitution du projet Polinov, ACTA, Poitiers (86), France, p. 36.
- Rhoades, D.F., Bergdahl, J.C., 1981. Adaptive Significance of Toxic Nectar. *The American Naturalist* 117, 798–803.
- Rhodes, J.R., McAlpine, C.A., Zuur, A.F., Smith, G.M., Ieno, E.N., 2009. GLMM Applied on the Spatial Distribution of Koalas in a Fragmented Landscape, in: *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R, Statistics for Biology and Health*. Springer New York, pp. 469–492.
- 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., 1889. Flowers and Insects. I. *Botanical Gazette* 14, 120–126.
- Robinson, R.A., Sutherland, W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39, 157–176.
- Robinson, W.S., Nowogrodzki, R., Morse, R.A., 1989. The value of honey-bees as pollinators of U.S. crops. *American bee journal* 411–2423; 477–486.
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Decourtye, A., Aptel, J., Michel, N., Vaissière, B.E., Henry, M., 2013. Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 179, 78–86.
- Roubik, D.W., 1978. Competitive interactions between neotropical pollinators and Africanized honey bees. *Science* 201, 1030–1032.
- Roubik, D.W., 1980. Foraging behavior of competing Africanized honey bees and stingless bees. *Ecology* 61, 836–845.

- Roubik, D.W., 1992. Loose niches in tropical communities: why are there so few bees and so many trees?, in: *Effects of Resource Distribution on Animal Plant Interactions*. Elsevier Science, pp. 327–354.
- Roubik, D.W., 2001. Ups and downs in pollinator populations: When is there a decline? *Conservation Ecology* 5, [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol5/iss1/art2/>.
- Roubik, D.W., Buchmann, S.L., 1984. Nectar selection by *Melipona* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and the ecology of nectar intake by bee colonies in a tropical forest. *Oecologia* 61, 1–10.
- Roubik, D.W., Villanueva-Gutiérrez, R., 2009. Invasive Africanized honey bee impact on native solitary bees: a pollen resource and trap nest analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 98, 152–160.
- Roubik, D.W., Wolda, H., 2001. Do competing honey bees matter? Dynamics and abundance of native bees before and after honey bee invasion. *Population Ecology* 43, 53–62.
- Sanderson, F.J., Kucharz, M., Jobda, M., Donald, P.F., 2013. Impacts of agricultural intensification and abandonment on farmland birds in Poland following EU accession. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 168, 16–24.
- Saveliev, A.A., Cronin, M., Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Smith, G.M., 2009. Incorporating Temporal Correlation in Seal Abundance Data with MCMC, in: *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*, Statistics for Biology and Health. Springer New York, pp. 503–529.
- Scheiner, S.M., 2003. Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography* 12, 441–447.
- Scheper, J., Holzschuh, A., Kuussaari, M., Potts, S.G., Rundlöf, M., Smith, H.G., Kleijn, D., 2013. Environmental factors driving the effectiveness of European agri-environmental measures in mitigating pollinator loss – a meta-analysis. *Ecology Letters* 16, 912–920.
- Schneider, C.W., Tautz, J., Grünewald, B., Fuchs, S., 2012. RFID tracking of sublethal effects of two neonicotinoid insecticides on the foraging behavior of *Apis mellifera*. *PLoS ONE* 7, e30023.
- Shavit, O., Dafni, A., Ne'eman, G., 2009. Competition between honeybees (*Apis mellifera*) and native solitary bees in the Mediterranean region of Israel-Implications for conservation. *Isr. J. Plant Sci.* 57, 171–183.
- Shuler, R.E., Roulston, T.H., Farris, G.E., 2005. Farming practices influence wild pollinator populations on squash and pumpkin. *Journal of Economic Entomology* 98, 790–795.
- Sotherton, N.W., 1998. Land use changes and the decline of farmland wildlife: An appraisal of the set-aside approach. *Biological Conservation* 83, 259–268.
- Spleen, A.M., Lengerich, E.J., Rennich, K., Caron, D., Rose, R., Pettis, J.S., Henson, M., Wilkes, J.T., Wilson, M., Stitzinger, J., Lee, K., Andree, M., Snyder, R., vanEngelsdorp, D., Partnership, B.I., 2013. A national survey of managed honey bee 2011-12 winter colony losses in the United States: results from the Bee Informed Partnership.
- 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., Kuhn, A., 2003. Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270, 569–575.
- Steffan-Dewenter, I., Packer, L., Potts, S.G., 2005. Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends in ecology and evolution* 20, 651–652.
- 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.
- Stevens, S.M., Jenkins, P.T., 2013. Pesticide impacts on bumblebee decline: a missing piece. *Conservation Letters* 6, 213–214.
- Stubbs, C.S., Drummond, F.A., Allard, S.L., 1997. Bee Conservation and Increasing *Osmia* spp. in Maine Lowbush Blueberry Fields. *Northeastern Naturalist* 4, 133.
- Summerville, K.S., Crist, T.O., 2005. Temporal patterns of species accumulation in a survey of Lepidoptera in a beech-maple forest. *Biodivers Conserv* 14, 3393–3406.
- Tarpy, D.R., vanEngelsdorp, D., Pettis, J.S., 2013. Genetic diversity affects colony survivorship in commercial honey bee colonies. *Naturwissenschaften* 100, 723–728.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K., Merriam, G., 1993. Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos* 68, 571–573.
- Tepedino, V.J., Parker, F.D., 1982. Interspecific differences in the relative importance of pollen and nectar to bee species foraging on sunflowers. *Environmental Entomology* 11, 246–250.
- 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.
- Tewksbury, J.J., Levey, D.J., Haddad, N.M., Sargent, S., Orrock, J.L., Weldon, A., Danielson, B.J., Brinkerhoff, J., Damschen, E.I., Townsend, P., 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *PNAS* 99, 12923–12926.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., 2008. Interannual landscape changes influence plant–herbivore–parasitoid interactions. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 125, 266–268.
- 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., 2004. Competitive interactions between the invasive European honey bee and native bumble bees. *Ecology* 85, 458–470.
- Thomson, D.M., 2006. Detecting the effects of introduced species: a case study of competition between *Apis* and *Bombus*. *Oikos* 114, 407–418.
- Thorp, R.W., 1979. Structural, behavioral and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66, 788–812.
- Townsend, P.A., Levey, D.J., 2005. An experimental test of whether habitat corridors affect pollen transfer. *Ecology* 86, 466–475.
- Tscharntke, T., Batáry, P., Clough, Y., Kleijn, D., Scherber, C., Thies, C., Wanger, T.C., Westphal, C., 2012a. Combining biodiversity conservation with agricultural intensification, in: *Land Use Intensification: Effects on Agriculture, Biodiversity and Ecological Processes*. Csiro Publishing.

- Tscharntke, T., Brandl, R., 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annu. Rev. Entomol.* 49, 405–430.
- 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.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., Van der Putten, W.H., Westphal, C., 2012b. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews* 87, 661–685.
- Tylianakis, J.M., Klein, A.-M., Tscharntke, T., 2005. Spatiotemporal variation in the diversity of Hymenoptera across a tropical habitat gradient. *Ecology* 86, 3296–3302.
- Vaissière, B.E., Vinson, S.B., 1994. Pollen morphology and its effect on pollen collection by honey bees, *Apis Mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), with special Reference to Upland Cotton, *Gossypium Hirsutum* L. (Malvaceae). *Grana* 33, 128–138.
- Vanbergen, A.J., Initiative, the I.P., 2013. Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11, 251–259.
- vanEngelsdorp, D., Caron, D., Hayes, J., Underwood, R., Henson, M., Rennich, K., Spleen, A., Andree, M., Snyder, R., Lee, K., Roccacaccia, K., Wilson, M., Wilkes, J., Lengerich, E., Pettis, J., 2012. A national survey of managed honey bee 2010-11 winter colony losses in the USA: results from the Bee Informed Partnership. *Journal of Apicultural Research* 51, 115–124.
- VanEngelsdorp, D., Hayes, J., Underwood, R.M., Pettis, J., 2008. A survey of honey bee colony losses in the U.S., fall 2007 to spring 2008. *PLoS ONE* 3, e4071.
- vanEngelsdorp, 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, Supplement, S80–S95.
- Veddeler, D., Klein, A.-M., Tscharntke, T., 2006. Contrasting responses of bee communities to coffee flowering at different spatial scales. *Oikos* 112, 594–601.
- Velthuis, H.H.W., Doorn, A. van, 2006. A century of advances in bumblebee domestication and the economic and environmental aspects of its commercialization for pollination. *Apidologie* 37, 31.
- Wagenmakers, E.-J., Farrell, S., 2004. AIC model selection using Akaike weights. *Psychonomic Bulletin & Review* 11, 192–196.
- Walther, B.A., Morand, S., 1998. Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology* 116, 395–405.
- Wcislo, W.T., Cane, J.H., 1996. Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology* 41, 257–286.
- Westphal, C., Bommarco, R., Carré, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Vaissière, B.E., Woyciechowski, M., Biesmeijer, J.C., Kunin, W.E., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., 2008. Measuring bee diversity in different European habitats and biogeographical regions. *Ecological Monographs* 78, 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, Steffan-Dewenter, I., Tschardt, T., 2009. Mass flowering oilseed rape improves early colony growth but not sexual reproduction of bumblebees. *Journal of Applied Ecology* 46, 187–193.
- Westrich, P., 1989. *Die Wildbienen Baden-Württemburgs: Spezieller Teil - Die Gattungen und Arten*. Eugen Ulmer, Germany.
- Whitehorn, P.R., O'Connor, S., Wackers, F.L., Goulson, D., 2012. Neonicotinoid pesticide reduces bumble bee colony growth and queen production. *Science* 336, 351–352.
- Williams, I.H., 1994. The dependence of crop production within the European Union on pollination by honey bees. *Agricultural Zoology reviews*. 6, 229.
- Williams, N.M., Crone, E.E., Roulston, T.H., Minckley, R.L., Packer, L., Potts, S.G., 2010. Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biological Conservation* 143, 2280–2291.
- Williams, N.M., Kremen, C., 2007. Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. *Ecol Appl* 17, 910–921.
- Williams, N.M., Minckley, R.L., Silveira, F.A., 2001. Variation in native bee faunas and its implications for detecting community changes. *Conservation Ecology* 5, [online] URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art7/>.
- Williams, N.M., Regetz, J., Kremen, C., 2012. Landscape-scale resources promote colony growth but not reproductive performance of bumble bees. *Ecology* 93, 1049–1058.
- Williams, P.H., Osborne, J.L., 2009. Bumblebee vulnerability and conservation worldwide. *Apidologie* 40, 367–387.
- Wilms, W., Imperatriz-Fonseca, V.L., Engels, W., 1996. Resource partitioning between highly eusocial bees and possible impact of the introduced africanized honey bee on native stingless bees in the Brazilian atlantic rainforest. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 31, 137–151.
- Wilson, J.D., Morris, A.J., Arroyo, B.E., Clark, S.C., Bradbury, R.B., 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 75, 13–30.
- 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., Kremen, C., 2009. Are ecosystem services stabilized by differences among species? A test using crop pollination. *Proc. R. Soc. B* 276, 229–237.
- Wratten, S.D., Gillespie, M., Decourtye, A., Mader, E., Desneux, N., 2012. Pollinator habitat enhancement: Benefits to other ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 159, 112–122.
- 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.
- Zurbuchen, A., Cheesman, S., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., Dorn, S., 2010a. Long foraging distances impose high costs on offspring production in solitary bees. *Journal of Animal Ecology* 79, 674–681.
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., Dorn, S., 2010b. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation* 143, 669–676.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed Effects Modelling for Nested Data*, in: *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*, Statistics for Biology and Health. Springer New York, pp. 101–142.

Annexe I

Fréquentation des adventices par les abeilles : cas du Bleuet (*Centaurea cyanus*)

Ces analyses préliminaires ont été réalisées à partir de captures d'abeilles faits sur des patches d'adventices, réalisés au cours de la saison de terrain de l'année 2011. La Zone Atelier a été quadrillée en 50 carrés de surfaces équivalentes de 10 km² (3,33 km x 3,33 km), selon l'hypothèse que le rayon moyen d'approvisionnement des abeilles domestiques est de 1,5 km (Steffan-Dewenter and Kuhn, 2003). Les 10 secteurs ont été prospectés selon un échantillonnage spatialement extensif dans les habitats semi-naturels et les cultures de colza (tout patch ou bordure de champ échantillonné correspondant à un site).

Les prélèvements ont été réalisés le long de transects de 50m x 2m. Les abeilles ont été capturées par la méthode du filet. Toutes étaient en action de butinage (plus de 2 secondes sur la fleur).

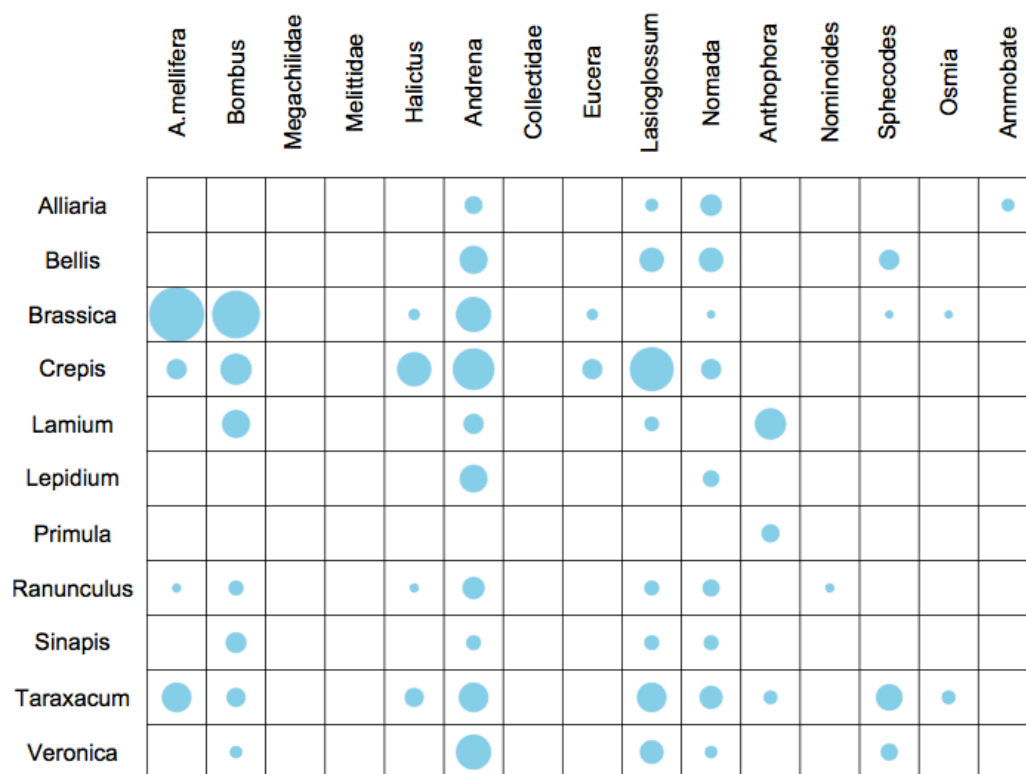


Figure 1 : Taux de présence des différents genres d'abeilles et d'*Apis mellifera* (abscisses) en fonction des principaux genres de plantes (ordonnées); la surface des disques est proportionnelle au taux de présence des abeilles sur le groupe végétal.

Dans le cas du bleuet, les prélèvements ont été effectués dans toute la zone atelier, indépendamment de la sélection aléatoire de secteur au sein du maillage général de la zone d'étude, le nombre de points étant trop faible lorsqu'on se limite aux secteurs sélectionnés. Les patches échantillonnés étaient de taille et de forme variables. La densité de fleurs de bleuet était notée, ainsi que les dimensions du patch. La densité florale des patches de bleuet avait un effet positif significatif sur l'abondance des abeilles domestiques *Apis mellifera* ($F=7,92$; $N=24$; $p<0.001$), des bourdons (*Bombus sp.*) ($F=4,49$; $N=24$; $p=0.049$), des abeilles sauvages du genre *Lasioglossum* et *Halictus* ($F=18.7$; $N=24$; $p<0.001$) et des autres genres d'abeilles sauvages ($S=761,66$; $N=24$; $p<0.001$).

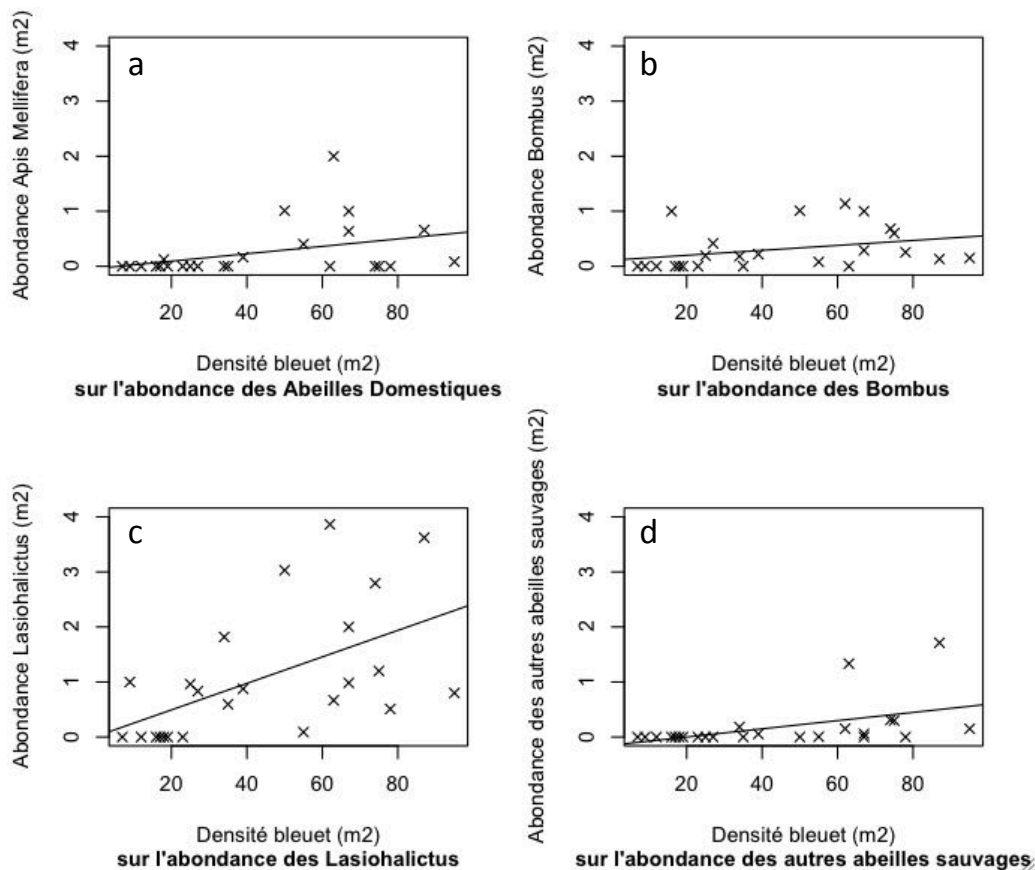


Figure 2 : Influence de la densité florale des patches de bleuets sur les abeilles domestiques *Apis mellifera* (a), les abeilles sauvages des genres *Bombus* (b), *Lasioglossum* et *Halictus* (c) et autres genres (d)

Annexe II

Communications dans le cadre de la thèse

Articles dans des revues internationales à comité de lecture

Henry, M., Béguin, M., Requier, F., **Rollin, O.**, Odoux, J.-F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S., Decourtye, A., 2012a. A Common Pesticide Decreases Foraging Success and Survival in Honey Bees. *Science* 336, 348–350.

Henry, M., Béguin, M., Requier, F., **Rollin, O.**, Odoux, J.-F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S., Decourtye, A., 2012b. Response to Comment on “A Common Pesticide Decreases Foraging Success and Survival in Honey Bees”. *Science* 337, 1453–1453.

Rollin O., Bretagnolle V., Decourtye A., Aptel J., Michel N., Vaissière B.E., Henry M., 2013. Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 179, 78-86.

Fournier, A., **Rollin, O.**, Le Féon, V., Decourtye, A., Henry, M., 2013. Crops-emptying rate and the design of pesticide risk assessment schemes in the honey bee and wild bees (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Economic Entomology* 106.

Articles dans des revues sans comité de lecture

Lévêque, O., **Rollin, O.**, 2013. Pollinisateurs en grandes cultures : des butineurs très variés. *Cultivar Leaders*, (37) 48-49.

Decourtye A., Gayrard M., Chabert A., Requier F., **Rollin O.**, Odoux J.-F., Henry M., Allier F., Cerrutti N., Chaigne G., Petrequin P., Plantureux S., Gaujour E., Emonet E., Bockstaller C., Aupinel P., Michel NI, Bretagnolle V., 2013. Projet Polinov, épisode 1 : Pour des systèmes de cultures favorables aux abeilles – Mieux comprendre les interactions entre abeilles et zones agricoles céréalières avant de proposer de nouveaux systèmes de cultures. *PHYTOMA*, (666) 41-46.

Decourtye A., **Rollin O.**, Requier F., Odoux J.-F., Henry M., Gayrard M., Chabert A., Allier F., Cerrutti N., Chaigne G., Petrequin P., Plantureux S., Gaujour E., Emonet E., Bockstaller C., Aupinel P., Michel N., Bretagnolle V., 2013. Projet Polinov, épisode 2 : Pour des systèmes de cultures favorables aux abeilles - Concevoir des innovations favorables aux abeilles. *PHYTOMA*, sous presse.

Communications dans un congrès international

Rollin O., Bretagnolle V., Decourtye A., Michel N., Vaissière B.E., Henry M., 2011. Evidence of ecological segregation between honey bees and wild bees in an intensive cereal farming system. 12th European Ecological Federation Congress. Avila, Spain (Poster)

Rollin O., Bretagnolle V., Decourtye A., Michel N., Vaissière B.E., Henry M., 2012. Segregation in habitat utilization between honey bees and wild bees in an intensive cereal farming system. SERL – 8th Meeting Ecology and Behaviour. CEBC-CNRS, Chizé, France (Oral)

Henry, M., Béguin, M., Requier, F., **Rollin, O.**, Odoux, J. F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S. & Decourtye, A., 2012. Honey bees and sublethal effects of pesticides: homing failure identified as a new danger. The Royal Entomological Society Conference. Cambridge, UK (Oral)

Henry, M., Béguin, M., Requier, F., **Rollin, O.**, Odoux, J. F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S. & Decourtye, A., 2012. Visible cause, hidden effects: a common pesticide kills more bees than previously thought. EurBee5 – 5th European Conference of Apidology. Halle an der Saale, Germany (Poster)

Rollin O., Bretagnolle V., Decourtye A., Michel N., Vaissière B.E., Henry M., 2012. Differences of floral resource preferences of honey bees and wild bees in an intensive cereal farming system. EurBee5 – 5th European Conference of Apidology. Halle an der Saale, Germany (Poster)

Communications dans un congrès national

Decourtye, A., **Rollin, O.**, Requier, F., Odoux, J. F., Henry, M., Gaujour, E., Chabert, A., Plantureux, S., Bockstaller, C., Allier, F., Gattef, S., Chaigne, G., Lande, N., Emonet, E., Aupinel, P. & Bretagnolle, V., 2011. Conception et évaluation de systèmes de culture innovants conciliant les enjeux de protection des abeilles et de durabilité de l'agriculture. AFPP-9^o Conférence internationale sur les ravageurs en agriculture - 26 et 27 octobre 2011. Montpellier, France (Oral avec édition des actes).

Henry, M., Béguin, M., Requier, F., **Rollin, O.**, Odoux, J. F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S. & Decourtye, A., 2012. Une faible dose d'un insecticide provoque la disparition des butineuses. 1er congrès Européen de l'apiculture. Agen, France. (Poster)

Rollin O., Henry M., 2013. Grandes cultures fleuries et effet de dilution sur la diversité et l'abondance des pollinisateurs apiformes en paysage agricole intensif. 6^{ème} journées françaises de l'Ecologie du Paysage. Rennes, France (Oral)

Communications dans un workshop

Henry, M., Odoux, J. F., Requier, F., **Rollin, O.**, Tamic, T., Toullet, C., Le Mogne, C., Peyra, E., Decourtye, A., Aupinel, P. & Bretagnolle, V., 2011. Abeilles domestiques dans une plaine

céréalière intensive: la composition du paysage influence la dynamique des colonies. Workshop Abeilles et Paysage. Toulouse, France (Oral avec édition des actes: ed QUAE).

Rollin O., Bretagnolle V., Decourtye A., Aptel J., Michel N., Vaissière B.E., Henry M., 2012. Utilisation des différents compartiments fleuris par les abeilles. Colloque de restitution du projet CasDAR Polinov. Poitiers, France (Oral avec édition des actes: ed Prodinra).

Decourtye A., **Rollin O.**, Requier, F., Odoux, J. F., Henry, M., Chabert, A., Plantureux, S., Allier, F., Bockstaller, C., Michel, N., Chaigne, G., Petrequin, P., Cerrutti, N., Emonet, E., Aupinel, P. & Bretagnolle, V., 2012. POLINOV : la recherche de systèmes de culture performants pour l'agriculteur, pour l'apiculteur et pour les abeilles. Colloque de restitution du projet CasDAR Polinov. Poitiers, France (Oral avec édition des actes: ed Prodinra).

Communications dans des journées techniques ou des conférences grand public

Rollin O., Henry M., 2011. Ecologie des communautés d'abeilles en paysage agricole intensif. Rencontre annuelle du Groupe Apoidea Gallica. 22 janvier, Orsay, France (Oral)

Decourtye A., **Rollin O.**, Requier F., Gayrard M., Chabert A., Odoux J-F., Henry M., Allier F., Cerrutti N., Chaigne G., Petrequin P., Plantureux S., Gaujour E., Emonet E., Bockstaller C., Aupinel P., Michel N., Bretagnolle V., 2011. Abeilles et agriculture : Quelles relations ? Quelles mesures pour protéger et favoriser l'abeille ? Conférence grand public organisée par l'ADAPIC. 1^{er} février, Varennes sur Fouzon, France (oral)

Decourtye A., **Rollin O.**, Requier F., Gayrard M., Chabert A., Odoux J-F., Henry M., Allier F., Cerrutti N., Chaigne G., Petrequin P., Plantureux S., Gaujour E., Emonet E., Bockstaller C., Aupinel P., Michel N., Bretagnolle V., 2011. Les abeilles et l'agriculture : Mieux connaître les abeilles pour mieux les protéger. Conférence grand public organisée par le CRDA du Perche. 2 février, Miermaigne, France (oral)

Decourtye A., **Rollin O.**, Requier F., Gayrard M., Chabert A., Odoux J-F., Henry M., Allier F., Cerrutti N., Chaigne G., Petrequin P., Plantureux S., Gaujour E., Emonet E., Bockstaller C., Aupinel P., Michel N., Bretagnolle V., 2011. Abeilles et agriculture : des compromis possibles. Conférence grand public organisée par le GDA Ligueil-Descartes. 4 février, France (oral)

Decourtye A., **Rollin O.**, Requier F., Gayrard M., Chabert A., Odoux J-F., Henry M., Allier F., Cerrutti N., Chaigne G., Petrequin P., Plantureux S., Gaujour E., Emonet E., Bockstaller C., Aupinel P., Michel N., Bretagnolle V., 2011. Abeilles et agriculture : des compromis possibles. Conférence grand public organisée par le GDA Beauce Chartraine. 17 juin, Brou, France (oral)

Decourtye A., **Rollin O.**, Requier F., Gayrard M., Chabert A., Odoux J-F., Henry M., Allier F., Cerrutti N., Chaigne G., Petrequin P., Plantureux S., Gaujour E., Emonet E., Bockstaller C.,

Aupinel P., Michel N., Bretagnolle V., 2011. Abeilles et aménagements floristiques. Réunion de lancement du Groupe Technique National Agrifaune - Linéaires Enherbés et Pieds de haies. 30 novembre, St Benoit, France (oral)

Decourtye A., Rollin O., Requier F., Gayrard M., Chabert A., Odoux J-F., Henry M., Allier F., Cerrutti N., Chaigne G., Petrequin P., Plantureux S., Gaujour E., Emonet E., Bockstaller C., Aupinel P., Michel N., Bretagnolle V., 2012. Abeilles et pratiques agricoles - Quelles interactions ? Quelles solutions ? Journée technique d'information et de discussion du Grand Parc. 2 février, Miribel Jonage, France (oral)

Decourtye A., Rollin O., Requier F., Gayrard M., Chabert A., Odoux J-F., Henry M., Allier F., Cerrutti N., Chaigne G., Petrequin P., Plantureux S., Gaujour E., Emonet E., Bockstaller C., Aupinel P., Michel N., Bretagnolle V., 2012. Les abeilles et l'agriculture : Mieux connaître les abeilles pour mieux les protéger. Conférence grand public organisée par le GDA-AB. 8 février, Orléans, France (oral)

Decourtye A., Rollin O., Requier F., Gayrard M., Chabert A., Odoux J-F., Henry M., Allier F., Cerrutti N., Chaigne G., Petrequin P., Plantureux S., Gaujour E., Emonet E., Bockstaller C., Aupinel P., Michel N., Bretagnolle V., 2012. POLINOV ou la recherche des systèmes de culture performants pour l'agriculteur, pour l'apiculteur et pour les abeilles. Salon OléoPro. 12 avril, Surches, France (poster)

Rollin O., 2012. Les abeilles : un monde de diversité. Université populaire Sud Deux-Sèvres. 6 juin, Marigny, France (Oral)

Decourtye A., Rollin O., Requier F., Gayrard M., Chabert A., Odoux J-F., Henry M., Allier F., Cerrutti N., Chaigne G., Petrequin P., Plantureux S., Gaujour E., Emonet E., Bockstaller C., Aupinel P., Michel N., Bretagnolle V., 2012. Conception et évaluation de systèmes de culture innovants conciliant les enjeux de protection des abeilles et de durabilité de l'agriculture (POLINOV). Réunion du Groupe métier Apiculture de l'APCA. 17 septembre, Paris, France (oral)

Rollin O., Bretagnolle V., Decourtye A., Henry M., 2012. Sélection des ressources fleuries par les abeilles en paysage agricole. Journées doctorales UAPV. 29 octobre, Avignon, France (Oral)

Decourtye A., Odoux J-F., Rollin O., Requier F., Gayrard M., Chabert A., Henry M., Allier F., Cerrutti N., Chaigne G., Petrequin P., Plantureux S., Gaujour E., Emonet E., Bockstaller C., Aupinel P., Michel N., Bretagnolle V., 2013. Abeilles et pratiques agricoles : de la description à l'évaluation des mesures innovantes. Groupe de travail Mesures Agro-Environnementales Pollinisateurs et Messicoles. 21 février, Paris, France (oral)

Requier, F., **Rollin, O.**, Cerrutti, N., Allier, F. & Decourtye, A., 2013. Rôle des cultures oléagineuses dans l'alimentation des abeilles. Salon des Culturelles. 5-6 juin, Boutervilliers, France (Poster)

Animations scientifiques

Atelier scientifique et Technique. « Nos amis les insectes ». 3^{ème} rencontres de la biodiversité. Zoodyssée. 3-4 juin 2011. Villiers-en-Bois (79). France

Atelier scientifique et Technique. « Les insectes : quels rôles dans les champs ? ». 4^{ème} rencontres de la biodiversité. Zoodyssée. 1-2 juin 2012. Villiers-en-Bois (79). France

Animation scientifique en école primaire (3 x 2h). « Les insectes : quels rôles pour la nature et l'homme ». 19 juin 2012. Ecole primaire de Fors (79). France

Salon de l'agriculture 2013. Animation du stand Abeilles. 25-27 février 2013. Parc des Expositions. Paris (75). France

Les Culturelles 2013. Animation du stand Abeilles. 5-6 juin 2013. Boutervilliers (91). France

Summary:

Bees are essential pollinators for crops and wild plants, but the intensification of agricultural practices have contributed to a significant decline in their abundance and diversity. To effectively protect and promote the bee fauna in agroecosystems, a better knowledge of their diversity patterns is required. The over-arching objective of this thesis was to determine the spatial and temporal patterns of bee diversity and floral resource use in an intensive agricultural system in western France. A spatially extensive survey of foraging wild bees and honey bees returned 45,040 individual records at the territorial scale (29,314 honey bees and 15,726 wild bees), representing 192 species, i.e. nearly 20% of the species richness reported at the national scale. The bee community was characterised by a large proportion of uncommon species (28.8 %) and by significant temporal and spatial variations of the diversity, especially at local scales up to 10-20 km². The importance of semi-natural habitats for sustaining wild bee populations was highlighted in this study. During oleaginous crop flowering periods, wild bees were tightly associated with semi-natural habitats while honey bees have shown a clear preference for mass-flowering crops. The diversity of foraging wild bees was 3-4 times greater in semi-natural habitats than in oilseed rape or sunflower fields. The importance of some keystone ecological correlates of bee diversity, such as the local floral richness and the amount of semi-natural habitats in the vicinity, has been confirmed and quantified. It was also evidenced that their effect varies among seasons and focus spatial scales. These results highlight the ecological processes underlying bee diversity patterns at different spatial scales, and further help optimise the efficiency of conservation measures intended to promote bee diversity in intensive agrosystems.

Keywords: *bees, mass-flowering crop, semi-natural habitat, agrosystem, landscape composition, species richness, alpha diversity, beta diversity, spatio-temporal turnover, species accumulation curve, species-area relationship, additive diversity partitioning, multimodel inference.*

Résumé :

Les abeilles sont des pollinisateurs essentiels pour les cultures et les plantes sauvages, mais l'intensification des pratiques agricoles a engendré une baisse importante de leur abondance et diversité. Afin de protéger efficacement les abeilles dans les paysages agricoles, il est nécessaire d'avoir une meilleure connaissance de leurs patrons de diversité. L'objectif général de cette thèse était de déterminer les patrons spatio-temporels de la diversité des abeilles et l'utilisation des ressources fleuries dans un système agricole intensif. L'échantillonnage spatialement extensif de l'activité de butinage des abeilles sauvages et domestiques nous a permis de recenser 45040 individus (29314 abeilles domestiques et 15726 sauvages), appartenant à 192 espèces recensées à l'échelle territoriale. Cette diversité représente près de 20% de la richesse des espèces apiformes connues à l'échelle nationale. Cette communauté est caractérisée par une forte proportion d'espèces rares (28,8%) et de fortes variations temporelles et spatiales, en particulier de l'échelle locale jusqu'à 10-20 km². L'importance des habitats semi-naturels pour soutenir les populations d'abeilles sauvages a été confirmée dans cette étude. Durant les périodes de floraison des cultures oléagineuses, les abeilles sauvages étaient étroitement associées aux habitats semi-naturels alors que les abeilles domestiques ont montré une nette préférence pour les cultures à floraison massive. La diversité des abeilles sauvages dans les habitats semi-naturels était 3-4 fois supérieure à celle observée dans le colza ou le tournesol. L'importance de certains facteurs écologiques clés pour la diversité des abeilles, comme la richesse floristique locale et la quantité d'habitats semi-naturels dans le paysage, a été confirmée et quantifiée. Il a également été démontré que ces effets varient en fonction de la saison et de l'échelle spatiale. Ces résultats mettent en évidence les processus écologiques responsables des patrons de diversité des abeilles à différentes échelles spatiales, et peuvent contribuer à optimiser la conception des mesures de conservation visant à promouvoir la diversité des abeilles dans les agrosystèmes intensifs.

Mots clés : *abeilles, cultures entomophiles, habitats semi-naturels, agrosystème, composition du paysage, richesse spécifique, diversité alpha, diversité beta, variations spatio-temporelles, courbe d'accumulation d'espèces, relation aire-espèce, partitionnement additif de la diversité, inférence multi-modèle.*