



HAL
open science

Modélisation de l'utilisation d'informations au sein des stratégies d'approvisionnement des pollinisateurs dans différents contextes de compétition et étude de son impact sur la communauté plantes-pollinisateurs

Elise Verrier

► **To cite this version:**

Elise Verrier. Modélisation de l'utilisation d'informations au sein des stratégies d'approvisionnement des pollinisateurs dans différents contextes de compétition et étude de son impact sur la communauté plantes-pollinisateurs. Sciences agricoles. Université Paris-Saclay, 2021. Français. NNT : 2021UP-ASB073 . tel-04147733

HAL Id: tel-04147733

<https://theses.hal.science/tel-04147733>

Submitted on 1 Jul 2023

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.

Modélisation de l'utilisation d'informations au
sein des stratégies d'approvisionnement des
pollinisateurs dans différents contextes de
compétition et étude de son impact sur la
communauté plantes-pollinisateurs

*Modelling the use of information within pollinator's foraging strategies
in different competitive contexts and study of its impact on the plant-
pollinator community*

Thèse de doctorat de l'université Paris-Saclay

École doctorale n°567 Sciences du Végétal : du gène à l'écosystème (SEVE)

Spécialité de doctorat : Biologie

Unité de recherche : Université Paris-Saclay, CNRS, AgroParisTech,

Ecologie Systématique et Evolution, 91405, Orsay, France.

Référent : Faculté des sciences d'Orsay

Thèse présentée et soutenue à Paris-Saclay (Orsay), Le 17/12/2021, par

Elise VERRIER

Composition du Jury

Sophie NADOT

Professeure des Universités, Université Paris-Saclay

Présidente du Jury

Mathieu LIHOREAU

Chargé de Recherche, HDR, CNRS, Université Paul Sabatier

Rapporteur & Examineur

Alexandre ROBERT

Maître de conférences, HDR, Muséum National d'Histoire Naturelle

Rapporteur & Examineur

Isabelle DAJOZ

Professeure des Universités, Université de Paris

Examinatrice

Direction de la thèse

Carmen BESSA-GOMES

Maîtresse de conférences, AgroParisTech

Directrice de thèse

Emmanuelle BAUDRY

Professeure des Universités, Université Paris-Saclay

Co-Encadrante

Table des matières

Remerciements.....	5
Introduction.....	7
L'étude des comportements d'approvisionnement :.....	7
Quoi : L'optimisation de la proie.....	7
Où : Le choix du lieu et la sensibilité au risque.....	7
Quand : La durée d'exploitation du patch.....	7
Avec qui : L'approvisionnement social, prendre les conspécifiques en considération.....	8
La nécessité des stratégies d'approvisionnement.....	8
Le comportement d'approvisionnement des pollinisateurs.....	9
Pollinisateur, l'intérêt des scientifiques tu susciteras.....	9
Pollinisateur, les fleurs tu polliniseras.....	10
Pollinisateur, la difficulté de la récolte tu surmonteras.....	10
L'information en écologie comportementale.....	11
La marque odorante, information publique chez les pollinisateurs.....	12
La trapline, mobiliser ses informations personnelles pour gagner en efficacité.....	13
Problématique de la thèse et état de l'art.....	14
L'utilisation de la trapline et de la marque odorante, des stratégies payantes pour les pollinisateurs.....	15
Les études sur l'efficacité des stratégies approvisionnement face à la compétition encore peu nombreuses.....	15
Les études sur les impacts des stratégies d'approvisionnement sur la communauté florale sont rares.....	15
Une approche par modèle individu centré (IBM/ABM).....	16
La modélisation en écologie comportementale.....	16
Des équations différentielles vers les modèles individus centrés.....	17
Les avantages des modèles individus centrés.....	17
Chapitre I: Overview, Design concepts, Details of the model.....	19
Purpose.....	19
Entities, state variables, and scales.....	19
Environment.....	19
Flowers.....	20
Pollinators.....	21
Process overview and scheduling.....	23

Temporal scales and processes.....	23
Pollinator process scheduling.....	24
Flower process scheduling.....	26
Design concepts.....	27
Basic principles.....	27
Outputs of the model.....	27
Stochasticity.....	28
Observations.....	28
Initialization.....	29
References.....	31
L'utilisation de l'information sociale via la marque.....	32
Chapitre II: Modelling the effects of the repellent scent marks of pollinators on their foraging efficiency and the plant-pollinator community.....	34
Abstract.....	35
1. Introduction.....	36
2. Materials and methods.....	37
2.1. Model entities and variables.....	37
2.2. Process overview and scheduling.....	38
2.3. Sensitivity analyses.....	40
2.4. Simulation experiments.....	40
3. Results.....	42
3.1 Efficiency of nectar collection by pollinators.....	42
3.2 Amount of nectar in the flowers.....	44
3.3 Pollination service.....	45
4. Discussion.....	46
Acknowledgements.....	48
References.....	49
L'utilisation d'information privée via la trapline.....	52
Résultats préliminaires sur l'impact des stratégies d'approvisionnement à l'échelle de la colonie.....	53
Chapitre III: Modelling the effects of the trapline foraging strategy on the pollinator efficiency and on the pollen dispersal.....	55
Abstract.....	55
Introduction.....	56
Materials and Methods.....	57
Model entities and variables.....	58
Process overview and scheduling.....	58
Simulation experiments.....	61

Specifics outputs of the model.....	62
Results.....	63
Efficiency of nectar collection by pollinators.....	63
Impact of the foraging strategies on the pollinators' journey.....	64
Impact of the trapline foraging strategy on the pollination.....	66
Discussion.....	67
References.....	70
Discussion.....	73
L'utilisation de l'information chez les pollinisateurs mène à des stratégies d'approvisionnement efficaces notamment en contexte de compétition.....	73
L'utilisation de la marque odorante répulsive homogénéise la répartition des ressources.....	74
L'utilisation de la marque odorante répulsive permet de pallier le manque d'originalité d'une trapline.....	74
Non-alignement des intérêts dans la relation mutualiste.....	74
Limites de notre modèle.....	74
Pourquoi ne pas baser le trajet des pollinisateurs sur des données ?.....	74
Mesure de la compétition et données empiriques.....	76
Le cercle de détection et unité de déplacement identiques.....	77
Un biais en faveur du bourdon.....	78
Développement du modèle.....	79
Examiner l'effet de la variabilité individuelle.....	79
Examiner les processus d'apprentissages et mise en place des stratégies.....	80
Examiner le comportement de fourrageur centripète.....	81
Examiner l'effet de la socialité.....	81
Les stratégies des plantes.....	82
Références.....	84
Conclusion.....	90
Annexe 1 : Analyse de sensibilité du modèle marque odorante, chapitre 2.....	91
References.....	93
Annexe 2 : Figures supplémentaires, chapitre 2.....	94
Annexe 3 : Figures supplémentaires, chapitre 3.....	95
Nectar refill = 0.0025.....	95
Nectar refill = 0.001.....	96
Annexe 4 : Exploration de l'effet de l'agrégation de la ressource.....	99
Implémentation dans le modèle.....	99
Mesure de l'agrégation avec la statistique de Clark-Evans.....	100
Premiers Résultats.....	101

Impact de l'agrégation sur la quantité de nectar récoltée.....	101
Impact de l'agrégation sur le nombre de visites par fleur.....	101
Impact de l'agrégation sur la dispersion de pollen.....	103
Notes de fin.....	104
Abstract:.....	105
Résumé :.....	106

Remerciements

Lorsque j'ai commencé ma thèse, j'ai accroché un immense poster représentant le Disque-Monde de Terry Pratchett au-dessus de mon bureau. Je trouvais amusant le fait de décorer mon espace de travail – prévu pour la réalisation de cette thèse en écologie – avec une illustration d'une terre plate reposant sur le dos de quatre éléphants, eux-mêmes juchés sur le dos d'une tortue géante, la Grande A'tuin. Pendant ces trois années (et même un peu plus), elle a gardé un œil bienveillant sur mes activités de recherche, d'enseignements et sur ma consommation de thé par la même occasion. Un adepte des corrélations douteuses pourrait avancer que si ce manuscrit se trouve sous vos yeux, c'est que cette protection a porté ses fruits. Alors à mon tour de confier toutes les personnes qui ont rendu cette thèse possible à la Grande A'Tuin.

Tout d'abord Carmen Bessa-Gomes et Emmanuelle Baudry, mes deux directrices de thèse avec qui je collabore depuis presque quatre ans sur ce projet, depuis notre premier rendez-vous pour sa définition. Entre le concours de l'école doctorale, les péripéties avec le code ou le cluster, la réalisation de mon premier poster, la rédaction et la publication de mon premier article, les comités de suivi, les galères administratives, les stress de dernière minute, la rédaction de ce manuscrit, la préparation de la soutenance, sans compter ce tout petit détail qu'a été la crise sanitaire, on en aura vécu des choses ensemble ! Et j'en oublie ! Durant toute la durée de la thèse elles ont été là pour me guider, me conseiller et faire grandir la scientifique que je suis. Si j'ai autant évolué ces dernières années, c'est en très grande partie grâce à elles.

Une autre personne très importante dans l'aboutissement de cette thèse a été Estelle Renaud, ma co-thésarde. Elle a toujours été là, peu importe la situation, que ce soit pour médire sur R, pour partager un thé, pour discuter écologie, politique ou séries, pour se lever aux aurores et m'emmener à l'aéroport, pour m'aider à décrypter ADUM (même à l'autre bout de la France) ou encore pour s'extasier sur le fait qu'un bourdon, c'est définitivement trop mignon. Savoir que je pouvais compter sur elle quoi qu'il arrive, dans les rires ou les larmes, a rendu ces années bien plus douces et plus joyeuses.

Ensuite, il y a Jonathan Louison qui a réalisé un stage de 3 mois sur la partie trapline du modèle, le tout à distance à cause de la situation sanitaire. En plus d'avoir fait un excellent travail sur le code, de m'avoir filé quelques *tips* pour Python3, il a également développé l'interface graphique qui permet de visualiser les simulations. Cette interface nous a permis d'avoir un outil simple pour illustrer le modèle, difficile à appréhender autrement. Je pense que toutes les personnes qui liront cette thèse, ne pourront que saluer son travail.

Tous les membres de la méta-équipe Pepa-Biom qui m'ont beaucoup soutenue et encouragée pendant

ce projet et que j'ai principalement remerciés en les suivant avec mon petit carnet pour les inscrire aux Sémi-bières.

Les membres de mon comité de thèse : Mathilde Baude, Bruno Colas, Florence Débarre, Nicolas Delpierre et Anders Moller. Nos discussions sur mes travaux ont été d'une grande aide et m'ont permis d'appréhender différemment certains aspects de ma thèse.

J'aimerais aussi confier ceux qui ont participé d'un peu plus loin à la réalisation et/ou au bon déroulement de cette thèse. Pour commencer, Marianne Delarue, Sophie Nadot, Claire Damesin et Antonio Emidio Fortunato qui grâce à leur expérience, leur bienveillance et leur personnalité m'ont aidé à terminer ma thèse avec le sourire.

Parmi les personnes de l'ombre de cette thèse, il y a aussi tout le personnel administratif du laboratoire ESE qui par leur efficacité, leur expérience et leur persévérance m'ont permis d'y voir un peu plus clair dans le chaos des papiers et des démarches. Je pense en particulier à Nathalie Lecat, Nadia Livet et Sandrine Dessaints.

Encore d'un peu plus loin, les chercheurs qui m'ont fait confiance pendant mes années étudiantes en m'encadrant en stage et me partageant leur passion pour l'écologie comportementale. Je pense notamment à Aude Couty, Joffrey Moiroux, Lieven Therry, Sinead English, Susanne Schindler, Aurore Picot, Thibaud Monnin et Nicolas Loeuille.

Il y a aussi ma famille, mes parents, mon frère, qui n'ont pas toujours compris ce que je faisais, ni pourquoi je le faisais, mais qui m'ont toujours soutenue dans toutes mes décisions. Si je peux, je demanderais une attention toute particulière pour ma maman qui a relu des kilomètres de dissertations, dossiers, rapports en tous genres pour m'aider à traquer les coquilles dans mes écrits.

Après la famille vient les amis qui ont été là avant et pendant cette thèse : Agathe, Margot, Lidy, Julie, Thibault, Céline, Marion, Anne, Mathilde, Loïc et Camille. Je suis très chanceuse de les avoir dans ma vie et je me réjouis de savoir que cela va continuer.

Si cette protection de la Grande A'tuin existe, j'aimerais lui confier la personne la plus chère à mon cœur, mon compagnon Théo, qui partage ma vie depuis plus de 12 ans. Il m'a vue traverser toutes les émotions pendant cette thèse et a toujours répondu présent pour célébrer mes victoires, m'encourager à donner le meilleur de moi-même, m'offrir son épaule dans les moments plus rudes ou encore me débloquer quand je faisais n'importe quoi avec Git.

Et enfin, j'aimerais confier mon jury qui a accepté d'évaluer mon travail et d'assister à ma soutenance le vendredi des vacances de Noël : Mathieu Lihoreau, Alexandre Robert, Isabelle Dajoz et Sophie Nadot.

Introduction

L'étude des comportements d'approvisionnement :

Depuis le milieu des années 1960, l'écologie comportementale s'est, entre autres, attelée à décrypter les comportements d'approvisionnement des individus, comportements résultants des contraintes biologiques et écologiques propres à l'espèce, mais aussi de son histoire évolutive. Ces études ont cherché à élucider les questions fondamentales de l'approvisionnement, à savoir : quoi, où, quand et avec qui s'alimenter (ou au contraire ne pas s'alimenter).

Quoi : L'optimisation de la proie

En 1977, Krebs et ses collègues ont étudié le comportement d'approvisionnement des mésanges charbonnières (*Parus major*) et ont montré que si la proie la plus profitable est suffisamment abondante, alors les oiseaux prennent très peu en considération les ténébrions plus petits, moins profitables (Krebs et al., 1977). Dans la même veine, les travaux de Zach ont mis en évidence que si plusieurs tailles de bu-lots (*Thais lamellosa*) étaient présentées à la Corneille d'Alaska (*Corvus caurinus*), cette dernière ne choisirait que les plus grosses (Zach, 1979). Ces études témoignent de la capacité des individus à discriminer et à choisir la proie qui leur est le plus profitable.

Où : Le choix du lieu et la sensibilité au risque

Si le choix de la proie est déterminant pour les individus, le choix du lieu d'approvisionnement l'est tout autant. En 1980, Caraco et ses collègues ont mis en évidence que les Juncos à œil jaune (*Junco phaeonotus*) sélectionnaient ces lieux en fonction de leur besoins énergétiques (Caraco et al., 1980). En effet, dans les situations ordinaires, les oiseaux préféraient s'alimenter sur une mangeoire qui offrait une quantité de nourriture constante. Cependant, lorsque leurs besoins énergétiques étaient supérieurs à ce gain fixe, ils favorisaient une mangeoire qui délivrait un nombre variable de graines. Celle-ci pouvait délivrer plus de graines que la première, ce qui leur permettrait de couvrir leurs besoins énergétiques ; mais aussi potentiellement autant voire moins, ce qui ne leur amèneraient pas une issue favorable. Cette sensibilité au risque a également été démontrée chez d'autres espèces, comme les musaraignes (*Sorex araneus*) (Barnard & Brown, 1985).

Quand : La durée d'exploitation du patch

Une fois le lieu choisi, une nouvelle question se pose : à quel moment quitter le patch ? Ces analyses ont notamment été menées sur les pics mineurs (*Picoides pubescens*) par Lima en 1984 (Lima, 1984). Après avoir laissé pendant plusieurs jours les pics s'alimenter sur des patches de qualités différentes

(c'est à dire ayant des proportions variables de rondins sans proie), les expérimentateurs ont vidé l'ensemble des rondins et ont observé à partir de combien de sondages sans succès l'individu quitte le patch. Il s'est avéré que les individus ne sondaient en moyenne que 1.7 rondins sur la parcelle de grande qualité (100% des rondins pleins lors de la phase d'acclimatation) contre 6.3 sondages pour une parcelle de piètre qualité (6 rondins avec une larve sur les 24 disponibles). Cette étude a permis de mettre en évidence que les pics sont capables de déterminer et de mémoriser la qualité d'un patch, puis de mobiliser cette information lors des approvisionnements suivants pour ajuster leur temps d'exploitation.

Avec qui : L'approvisionnement social, prendre les conspécifiques en considération

Les études présentées plus haut nous ont permis de mieux comprendre le comportement d'approvisionnement des individus lorsqu'ils étaient seuls. Néanmoins, il est rare qu'un individu soit seul dans son environnement, dans la réalité il y a fort à parier qu'il doive faire face à des compétiteurs. C'est ce que l'on appelle l'approvisionnement social, qui peut se définir comme l'interdépendance des gains et des pertes entre les différents individus. En d'autres termes, cela signifie que les résultats du comportement d'approvisionnement d'un individu dépendent de ses propres actions mais aussi de celles des autres individus (Giraldeau & Caraco, 2018).

Par exemple, concernant le choix du patch, il est assez instinctif d'émettre l'hypothèse que les individus doivent se répartir entre les différents patches, en fonction de leurs profitabilités et de la compétition présente, afin de maximiser leur taux d'acquisition de la ressource (Fretwell, 1972; Sutherland, 1983). Il a été montré expérimentalement que les épinoches (*Gasterosteus aculeatus*) et les canards colverts (*Anas platyrhynchos*) suivaient cette logique (Harper, 1982; Milinski, 1979).

Cependant, les compétiteurs peuvent aussi s'avérer être de précieux alliés. En dehors du cas particulier des groupes, que nous n'aborderons pas ici, les compétiteurs peuvent être une source d'information essentielle qui peut influencer les comportements d'approvisionnement des individus. Par exemple il a été montré que le temps d'échantillonnage d'une parcelle vide diminue chez le Bec-croisé des sapins (*Loxia curvirostra*), lorsqu'il est en présence d'au moins deux compétiteurs en comparaison à une situation où l'individu est seul sur le patch (Smith et al., 1999). Les oiseaux, constatant les échecs de recherche de leurs compétiteurs ont pu estimer plus rapidement la qualité de la parcelle.

La nécessité des stratégies d'approvisionnement

L'ensemble des études citées précédemment nous prouve à quel point les comportements d'approvisionnements sont riches et complexes. Trouver et consommer une ressource n'est pas le fruit du hasard mais bien de nombreux choix intégrés dans des stratégies d'approvisionnement façonnées par l'histoire évolutive de chaque espèce mais aussi par l'expérience propre à chaque individu. Et en termes de stra-

tégie d'approvisionnement, les pollinisateurs sont un exemple particulièrement intéressant.

Le comportement d'approvisionnement des pollinisateurs

Pollinisateur, l'intérêt des scientifiques tu susciteras

Si les relations proies prédateurs ont de tout temps fait l'objet de beaucoup études en écologie comportementale, le comportement des pollinisateurs a aussi été extensivement étudié. Les pollinisateurs, la pollinisation et de manière plus globale la relation mutualiste plantes-pollinisateurs ont suscité l'intérêt des naturalistes, botanistes, entomologistes et des écologues depuis plus de deux siècles (Fig 1).

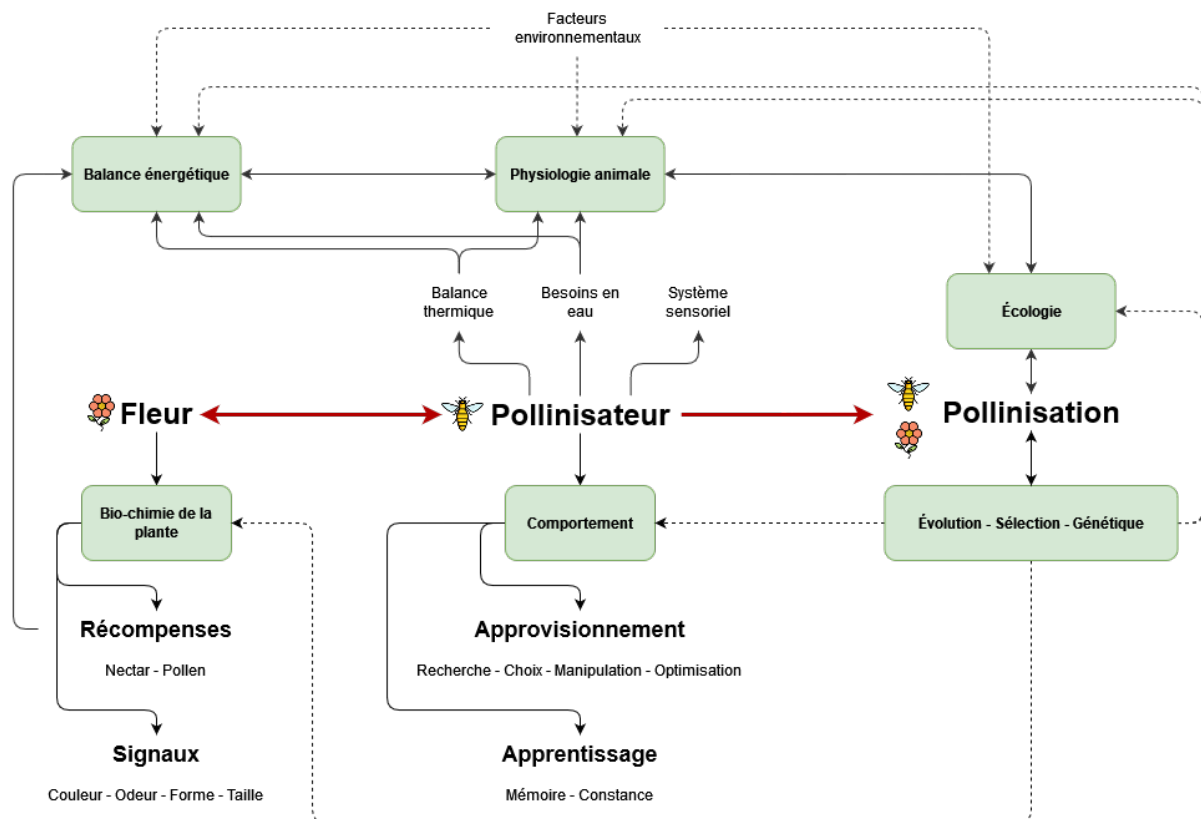


Fig 1 : Interactions clés des principaux domaines de recherche en biologie favorisant l'intérêt pour l'étude de la pollinisation. Figure extraite, adaptée et traduite à partir de (Willmer, 2011a).

D'un point de vue évolutif, la complexité et la diversité des structures florales met en lumière la coévolution qui relie les pollinisateurs et les plantes à fleurs depuis des millions d'années, ce qui fait du couple plante-pollinisateur un modèle de choix pour étudier l'adaptation et la coévolution (Willmer, 2011a). Au niveau écologique, l'étude de la pollinisation regroupe les travaux sur les réseaux d'interactions et les communautés, la compétition aussi bien entre les plantes qu'entre les pollinisateurs, les comportements d'approvisionnement des pollinisateurs et les stratégies d'attraction des plantes, la reproduction, ou encore la dynamique des populations et les flux de gènes (Willmer, 2011a).

En plus de toutes ces considérations académiques, essentielles pour comprendre le monde dans lequel nous vivons, la pollinisation et plus particulièrement les pollinisateurs se sont retrouvés malgré eux sur le devant de la scène, aussi bien en recherche que dans les médias. Victimes des activités humaines, on observe ces dernières décennies une chute drastique de leurs populations qui pourrait mettre en péril notre sécurité alimentaire (Potts et al., 2010, 2016)

Pollinisateur, les fleurs tu polliniseras



Fig 2 : *Halicta femelle* (famille des *Halictidae*) couverte de pollen. Photographie d'Estelle Renaud.

Les plantes sont à la base de la chaîne alimentaire et la majorité de nos écosystèmes à l'échelle mondiale dépend de la diversité des pollinisateurs (Willmer, 2011a). En effet la zoogamie, la pollinisation par les animaux, est à la fois la plus commune, plus de 87% des angiospermes, et la plus efficace (Dodd et al., 1999; Hilton, 2006; Ollerton et al., 2011; Owens & Rudall, 1998; Renner, 1998). D'après les estimations, on compterait entre 130 000 et 300 000 espèces potentiellement pollinisatrices, en majorité des insectes (principalement les hyménoptères, les diptères, les coléoptères, les lépidoptères ou encore les mites) mais aussi certaines espèces de chauve-souris ou d'oiseaux (Knuth, 1898) (Fig 2).

Pollinisateur, la difficulté de la récolte tu surmonteras

Si pour la plante, la visite des pollinisateurs permet la dissémination de son pollen, pour ces derniers l'objectif est de récolter des ressources alimentaires et ce n'est pas une tâche simple. En effet, la récolte de ressources florales, notamment le pollen ou le nectar, est particulièrement complexe et imprévisible, à la fois dans le temps mais aussi dans l'espace (Goulson, 1999; Willmer, 2011d).

Tout d'abord, les ressources ne sont pas toujours facilement accessibles, souvent cachées dans des structures florales complexes qui nécessitent un temps de manipulation plus ou moins important si ce n'est une morphologie spécifique (Goulson, 1999; Inouye, 1978, 1980; Pyke, 1982). Ensuite, la floraison et l'heure d'ouverture des fleurs dépendent de l'espèce mais sont aussi soumises à des variations individuelles (Real & Rathcke, 1988; Zimmerman & Pyke, 1986).

Enfin, les récompenses offertes par les fleurs peuvent être consommées par les compétiteurs et leur temps de renouvellement est variable, ce qui implique qu'une grande partie des fleurs soient vides à un moment donné (Goulson, 1999; Real & Rathcke, 1988). La sécrétion de nectar peut également être affectée par les conditions environnementales comme la température ou l'humidité (Willmer, 2011d).

Au vu de la complexité des ressources qu'ils exploitent, les pollinisateurs ne peuvent être efficaces dans leur récolte sans stratégie d'approvisionnement précise. En écho à la première partie de cette introduction, il a déjà été montré que certains pollinisateurs, comme les bourdons (*Bombus edwardsii* et *Bombus pennsylvanicus*), étaient sensibles au risque et choisissaient des patches à la récompense fluctuante lorsqu'ils avaient un plus grand besoin énergétique qu'à l'habitude (Real et al., 1982; Waddington et al., 1981), mais aussi capables d'ajuster leur comportement d'approvisionnement en fonction de la qualité du patch qu'ils visitent (Goulson, 2000) (*Bombus lapidarius*).

De notre côté nous souhaitons étudier l'impact de l'utilisation d'informations dans les stratégies d'approvisionnement des pollinisateurs sur leur efficacité de butinage mais aussi sur la communauté florale.

La place de l'information dans les stratégies d'approvisionnement des pollinisateurs

L'information en écologie comportementale

En écologie comportementale, les informations sont définies comme tout ce qui permet de réduire l'incertitude (Danchin et al., 2004). Elles peuvent être classées en quatre catégories (Fig 3) :

- L'information acquise génétiquement, qui va conduire aux actions innées des individus.
- L'information acquise par les effets parentaux. Il s'agit aussi de comportements innés, mais qui ont été modulés voire induits par les soins parentaux (Reddon, 2012). Par exemple, chez les rats bruns (*Rattus norvegicus*), le degré de toilettage donné par la mère pendant leur première semaine va influencer leur réponse comportementale à un stress aigu (N. M. Cameron et al., 2005).
- L'information personnelle, qui concerne tout ce que l'individu a acquis au cours de sa vie en interagissant avec son environnement, comme l'emplacement et la qualité des ressources qu'il exploite (Danchin et al., 2004). Il est à noter que son interaction avec l'environnement va produire de l'information privée pour lui-même mais également de l'information sociale pour ses congénères.
- L'information sociale, qui regroupe toutes les informations qu'un individu a acquis par l'intermédiaire d'autres individus (Danchin et al., 2004).

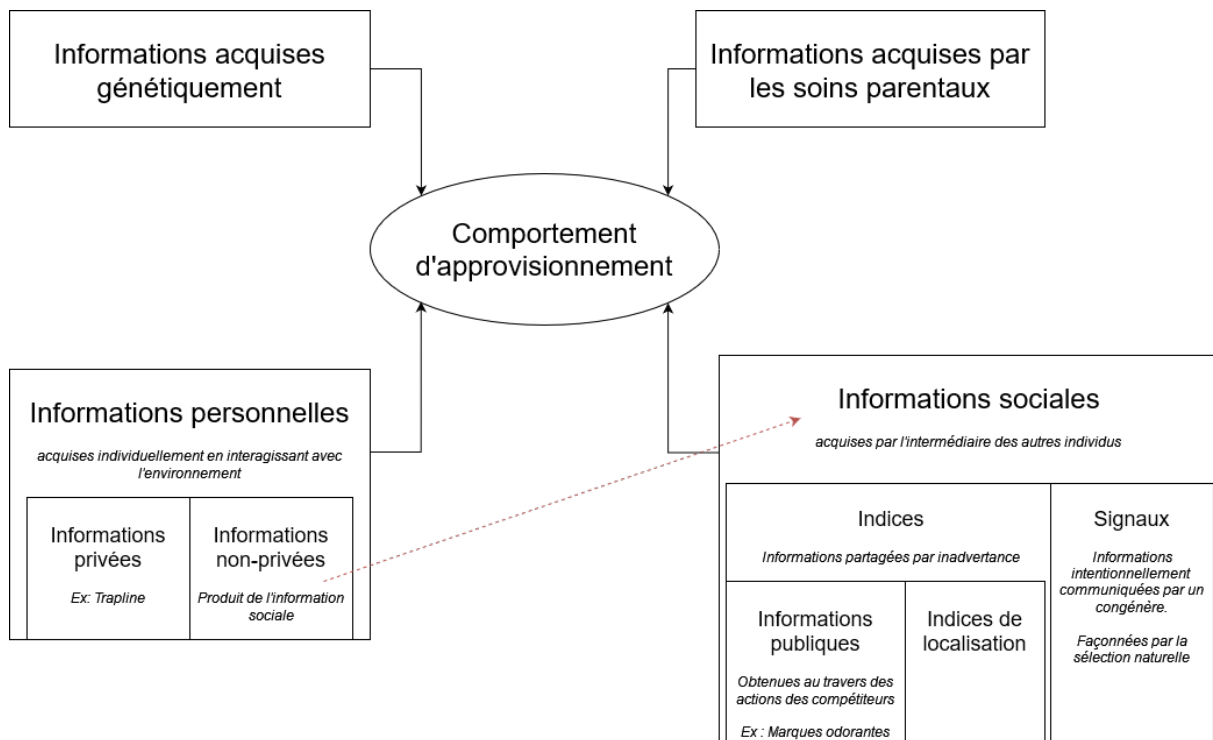


Fig 3 : Les différents types d'informations ayant un impact sur le comportement d'approvisionnement. Figure extraite, adaptée et traduite à partir de (Danchin et al., 2004)

Parmi toutes les formes d'information présentées, l'information sociale est peut-être la plus complexe à appréhender. On peut distinguer deux grandes catégories : les signaux et les indices. Les premiers ont été façonnés par la sélection naturelle et s'apparentent à de la communication. Ils sont intentionnellement produits par un individu pour être réceptionnés par ses congénères (Danchin et al., 2004). La danse des abeilles qui permet de transmettre des informations sur la direction et la distance des patchs à exploiter en est un très bon exemple de ce type de signal (Riley et al., 2005; Von Frisch, 1967).

Les indices sont quant à eux de l'information sociale partagée involontairement (*inadvertent social information* en anglais, régulièrement abrégé en *ISI*) (Danchin et al., 2004). On y retrouve, d'une part, les indices de localisation, c'est-à-dire où se trouvent les individus, une information très utile comme vu plus haut pour choisir le lieu de fourrage en contexte de compétition. D'autre part, on y retrouve les informations obtenues au travers des actions des compétiteurs, que l'on appelle information publique (Danchin et al., 2004). Un exemple typique chez les pollinisateurs est l'utilisation de marque odorante (Fig 4).

La marque odorante, information publique chez les pollinisateurs

L'historique des études concernant l'utilisation de la marque odorante est une plongée passionnante dans le fonctionnement de la recherche. Tout d'abord considérée comme un signal, les premières études en laboratoire montrent que la marque odorante déposée sur la corolle des fleurs est attractive

et permettrait de signaler aux autres pollinisateurs les bonnes ressources (S. A. Cameron, 1981; Free & Williams, 1983). Cependant, entre la fin des années 1990 début des années 2000, les études plaidant en faveur d'une marque répulsive se multiplient (Goulson et al., 1998, 2000; Stout et al., 1998). Finalement, c'est en 2006 que Saleh & Chittka apporteront une partie de la réponse en démontrant que l'interprétation de la marque odorante chez le bourdon (*Bombus terrestris*) est liée à un apprentissage par association et qu'en laboratoire, en fonction du protocole expérimental utilisé, la marque pouvait être attractive ou répulsive (Saleh & Chittka, 2006).



Fig 4 : Bombus hortorum inspectant une fleur d'Echium vulgare. Le pollinisateur plane brièvement à côté d'une fleur, ses antennes étant déployées et touchant presque la corolle, puis il se pose et tente de se nourrir, ou bien il rejette la fleur sans se poser et continue son chemin. Photographie de Ben Darvill, extraite de Goulson 2009, figure 13.1.

Peu de temps après, en 2007, deux équipes mettent en évidence que la marque odorante n'est pas un signal. C'est en réalité un mélange d'hydrocarbures olfactifs naturellement présents sur la cuticule des insectes qui se dépose sur la fleur lorsque l'individu se pose sur la fleur, même s'il ne la visite pas, et qu'on retrouve dans le nid ou des sites neutres (Saleh et al., 2007; Wilms & Eltz, 2008).

Aujourd'hui, il y a consensus scientifique concernant la marque odorante :

- 1 Il s'agit d'une information publique, c'est à dire une information partagée involontairement (Wilms & Eltz, 2008).
- 2 L'interprétation de la marque odorante n'est pas innée et se fait par un processus d'apprentissage associatif (Leadbeater & Chittka, 2011).
- 3 Dans la nature, les pollinisateurs associent cette marque à une fleur vide et donc évitent les fleurs marquées (Goulson et al., 1998).

L'utilisation de la marque odorante par les pollinisateurs est centrale dans leur stratégie d'approvisionnement, c'est pourquoi nous avons choisi d'analyser l'impact de cette stratégie sur la communauté plantes-pollinisateurs. Les résultats de cette étude seront présentés dans le deuxième chapitre de cette thèse.

La trapline, mobiliser ses informations personnelles pour gagner en efficacité

En dehors de l'utilisation d'information publique, de nombreux pollinisateurs sont capables de mobiliser leurs informations privées lors de leur approvisionnement, comme via l'utilisation de trapline. Inspiré par

la vérification des pièges par les trappeurs d'Amérique du Nord (Raine et al., 2006), en écologie comportementale la trapline désigne une série de lieux d'approvisionnement que les individus vont visiter dans un ordre précis et de façon répétée dans le temps (Janzen, 1971) (Fig 5). Ce comportement se met en place après une série d'échantillonnages par l'individu, qui va ensuite ne garder que les fleurs les plus rémunératrices pour construire sa routine. L'organisation de cette dernière va dépendre de l'agencement spatial des ressources à visiter mais aussi du moment de la visite, en particulier par rapport aux compétiteurs (Thomson et al., 1987). En effet la visite d'une fleur peut être intéressante à un moment donné, mais pas rentable quelques minutes plus tard si un compétiteur est passé.

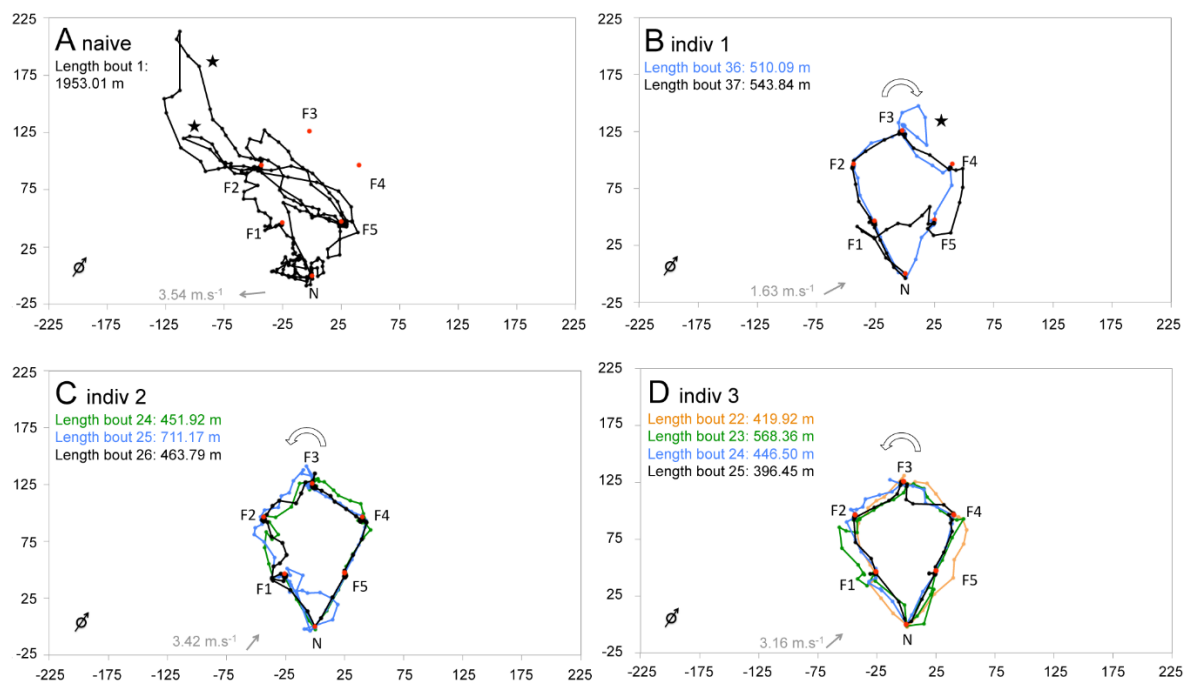


Fig 5 : Trajectoires de vol dans le réseau pentagonal initial de fleurs obtenues par suivi au radar harmonique, chaque panneau présente un unique individu. Les points noirs indiquent la position des bourdons (Bombus terrestris) à intervalles de 3s, telle qu'enregistrée par le radar. Les points rouges indiquent les emplacements des fleurs artificielles (F1-F5) et du nid (N). (A) Premier vol d'une abeille naïve (c'est-à-dire qui n'utilise pas encore une trapline). (B-D) Trajectoires de vol des abeilles expérimentées vers la fin de l'expérience, c'est-à-dire lorsque leur traplines ont été construites (les trajectoires de vol pour chaque passage sont tracées dans des couleurs différentes, avec le vol final en noir). Les flèches blanches indiquent la direction générale de la séquence de visite des fleurs (sens horaire ou antihoraire). Les flèches grises indiquent la direction du vent (degrés) et la vitesse moyenne du vent (m.s⁻¹). La flèche noire dans un cercle (en bas à gauche de chaque panneau) indique le nord. Les étoiles indiquent les boucles de recherche entre les visites immédiates aux fleurs. Les distances sont exprimées en mètres. Figure extraite et adaptée de (Lihoreau et al., 2012).

Problématique de la thèse et état de l'art

Pour cette thèse, nous souhaitons explorer l'impact d'une partie des stratégies d'approvisionnement

des pollinisateurs, à savoir l'utilisation de la marque odorante répulsive et de la trapline, sur la communauté plantes-pollinisateurs.

L'utilisation de la trapline et de la marque odorante, des stratégies payantes pour les pollinisateurs

L'une des questions centrales de notre étude était : **Est-ce que ces stratégies d'approvisionnement augmentent l'efficacité de butinage des pollinisateurs ?**

Les résultats publiés dans la littérature tendent à montrer que ces stratégies, que ce soit l'utilisation de la trapline ou de la marque odorante, donnent un avantage aux individus et améliorent leur récolte (Schmitt & Bertsch, 1990; N. M. Williams & Thomson, 1998). Néanmoins, il s'agit d'une question de base que nous nous devons d'investir dans notre étude. Nos résultats sur ce point sont en accord avec les précédents travaux, aussi bien empiriques que théoriques ; mais ils nous ont permis de valider la cohérence de notre modèle, justifiant son utilisation pour analyser des situations plus originales.

Les études sur l'efficacité des stratégies approvisionnement face à la compétition encore peu nombreuses

Cependant, si les études avec un nombre restreint d'individus commencent à être abondantes, celles qui **questionnent l'efficacité de ces stratégies d'approvisionnement dans différents contextes de compétition**, restent peu communes.

L'une des principales raisons est purement matérielle : dans les études empiriques, le nombre de pollinisateurs dont on peut suivre le comportement butinage de façon exhaustive va être limité par les ressources humaines mais aussi la technologie. En effet, si aujourd'hui le suivi GPS des mammifères est rarement un problème, il n'existe à l'heure actuelle aucun moyen de le faire pour les pollinisateurs comme les bourdons ou les abeilles.

Nous pensons que ces stratégies ont pu être sélectionnées au cours de l'évolution notamment en réponse à la compétition. Il nous paraît donc central d'étudier ces stratégies d'approvisionnement dans des contextes de compétitions variés pour comprendre si la compétition affecte leurs efficacités.

Les études sur les impacts des stratégies d'approvisionnement sur la communauté florale sont rares

Comme nous l'avons présenté précédemment, les pollinisateurs et plantes qu'ils pollinisent ont une histoire évolutive commune si importante qu'ils sont presque indissociables l'un de l'autre. Or comme le soulignait Goulson en 1999 au sujet de la biologie de la pollinisation : *"It is one of many subject areas in which the ecology of plants and animals is intimately linked, and ideally a pollination biologist should*

have expertise in both, yet in practice this is rarely the case." (Goulson, 1999). En effet, si les comportements d'approvisionnements des pollinisateurs ont été étudiés dès les années 50 (Heinrich, 1979) les études qui analysent leurs impacts sur la communauté florale restent anecdotiques.

En 2011, Mayer et ses collègues ont réalisé un sondage auprès de 66 chercheurs spécialistes de la pollinisation pour lister les questions sans réponses qui devraient être au centre des préoccupations de l'écologie de la pollinisation ces prochaines années (Mayer et al., 2011). Parmi les 86 questions listées, 7 étaient directement en lien avec le comportement des pollinisateurs. Trois de ces questions ont particulièrement retenu notre attention :

- 1 Qu'est-ce qui influence le mouvement des pollinisateurs dans les paysages ?
- 2 Comment le comportement des pollinisateurs affecte-t-il la dispersion du pollen, le flux de gènes, la pollinisation et le succès reproductif des plantes ?
- 3 Comment la compétition pour les services des pollinisateurs influence-t-elle la dispersion des gènes ?

C'est pour avoir une approche plus globale de l'utilisation de la marque odorante et de la trapline par les pollinisateurs que nous nous sommes demandé **quel impact ces stratégies d'approvisionnement avaient sur la communauté florale**. En particulier nous nous sommes penchés sur le nombre de visites par fleur mais aussi sur la dispersion du pollen.

Une approche par modèle individu centré (IBM/ABM)

Pour répondre à ces questions, nous nous sommes tournés vers les outils de modélisation. Bien que les stratégies d'approvisionnement des pollinisateurs puissent s'étudier par une approche empirique (Raine et al., 2006), leurs conséquences sur la communauté plantes-pollinisateurs sont, à l'heure actuelle, difficilement appréhendables autrement que par la modélisation.

La modélisation en écologie comportementale

En écologie comportementale la modélisation a toujours eu une place de choix. La discipline ayant pour postulat que les organismes sont le fruit de l'évolution et de ce fait que leurs comportements ont été sélectionnés pour maximiser leur fitness, les modèles d'optimisation se prêtent tout à fait à la recherche du meilleur comportement à adopter. Dans l'étude des comportements d'approvisionnement, nous considérons que la sélection naturelle a permis de maximiser l'efficacité de fourrage des individus, *optimal foraging* en anglais. Parmi les travaux fondateurs, nous pouvons notamment citer le théorème de la valeur marginale de Charnov (1976) qui s'intéresse à l'optimisation de l'exploitation des parcelles ou encore le modèle de charpateur-producteur qui explore la confrontation de deux stratégies d'approvisionnement au sein d'une population (Barnard & Sibly, 1981).

Si par nature les modèles sont une représentation très simplifiée des systèmes biologiques, d'un point de vue historique ils ont permis de mettre en évidence la capacité décisionnelle et de discrimination des organismes, en corrélant les actions des individus avec les résultats des modèles mathématiques, qui est l'un des piliers de l'étude des comportements d'approvisionnement. Aujourd'hui, le recours à la modélisation est toujours plébiscité, car elle permet de tester et quantifier des prédictions facilement en s'appuyant sur des hypothèses et des contraintes explicites et généralisables à plusieurs espèces (Davies et al., 2012). Les résultats de ces modèles théoriques servant par la suite de point de départ pour des études expérimentales plus complexes à mettre en place, comme les travaux de Elner et Hugues (1978) sur le choix de moules par les crabes (*Carcinus maenas*) qui ont été basés sur le modèle du choix optimal des proies de MacArthur et Pianka (1966)

Des équations différentielles vers les modèles individus centrés

Les premiers modèles développés se basaient sur les équations différentielles pour répondre à des questions d'optimisation et avec une résolution que l'on pourrait qualifier de top-down : si cette valeur est l'optimale, alors voilà comment les individus devraient se comporter. L'impact de ces travaux sur nos connaissances est incontestable et leurs diversifications continuent d'enrichir notre compréhension des comportements d'approvisionnement.

Néanmoins, avec la démocratisation des outils informatiques, la modélisation par modèle individu centré, Individual Based Model en anglais (IBM), aussi appelé Agent Based Model (ABM), s'est installée durablement dans le paysage des études en écologie et évolution. En 1990 on comptait un seul article dont le titre, le résumé ou les mots clés se référaient à ce type de modélisation dans notre domaine contre environ 150 en 2004 et depuis ce chiffre n'a eu de cesse de grossir (DeAngelis & Mooij, 2005).

Les avantages des modèles individus centrés

L'essence de la modélisation individu centré est de tester nos hypothèses via une approche bottom-up : chaque individu, décrit par un ensemble de variables et d'attributs dont les valeurs lui sont propres, va interagir avec son environnement biotique et abiotique lors des simulations et faire émerger une réponse à l'échelle de la population ou de la communauté (DeAngelis & Grimm, 2014). Outre ce changement de paradigme dans l'analyse, la modélisation individu centrée permet surtout une complexité des individus, potentiellement infinie, qui inclut aussi bien leurs traits comportementaux, leurs états physiologiques, leurs positions dans l'espace ou encore leurs relations qui peuvent changer au cours du temps, ce qui n'est pas possible avec un modèle basé sur des équations différentielles (Railsback & Grimm, 2019).

C'est cette approche par modèle individu centré que nous avons choisi d'adopter, nous permettant de faire émerger les réponses de la communauté plantes-pollinisateurs face aux comportements d'approvi-

sionnement individuel des pollinisateurs tout en intégrant les interactions spatiales et temporelles propres à la pollinisation. Ce modèle sera détaillé dans le premier chapitre de cette thèse.

Chapitre I: Overview, Design concepts, Details of the model

We developed an agent-based model to examine how the use of scent marks, as repellent public information, and the use of a trapline, as private information, will affect the foraging efficiency of pollinators. The model description is based on the ODD (Overview, Design concepts, Details) protocol (Grimm et al., 2010, 2010). The model is coded in Python 3.8 (Python Software Foundation, 2019) and uses *numpy* (Harris et al., 2020), *scipy* (SciPy 1.0 Contributors et al., 2020), and *pandas* (McKinney, 2010) packages. Part of the code is based on the structure of the *Py_IBM* package (Frazao, 2018). The code and its requirements for the use of the scent mark are available on [GitLab](#). Concerning the trapline foraging strategy, the code will be available when the article will be published. The analyses were performed with R 4.0.3 (R Core Team, 2020) using the *Rmisc* (Hope, 2013) and *plyr* (Wickham, 2011) packages. The graphs were created with the *ggplot2* package (Wickham et al., 2016).

All the parameters can be modified by the user. The results were exported from the simulation.

Purpose

Our model was designed to simulate the foraging journey of pollinators in a meadow under different competitive pressures. As we have one species of pollinator in our model, this competition is design to simulate an intra-specific interference. We aim to compare the amount of nectar collected by pollinators according to their strategy (using or ignoring scent marks, following a trapline or not).

Entities, state variables, and scales

The pollinators forage in an unknown environment (i.e., the meadow) with a user-specified flower density.

Environment

The meadow is a continuous torus in 2D. Due to the random distribution and stochasticity of the model, the possibility that two individuals of the same species (i.e., flowers or pollinators) are simultaneously located in the same place is insignificant. To enforce this, multiple pollinators cannot visit the same flower at the same time. The environment is characterized by two static variables that do not change during the simulation:

- The time spent by the pollinator in the flower during the visit (cost).

- The continuous square area of a user-specified size (topology).

The environment keeps track of the discrete-time during the simulation with the dynamic variable *step*.

The values of all the parameters and variables are indicated in Table 1.

Table 1: Overview of parameters, variables, and default values for the environment/world

Parameters	Value
<i>Cost: positive integer</i>	5
Number of steps that the pollinator remains in a flower after visiting it	
<i>Topology: landscape instance (size_map)</i>	50
Continuous square area object on which agents live (size_map*size_map)	
Variable	Initialization
<i>Step: integer</i>	0
Temporal state of the simulation	

Flowers

The flowers are immobile agents characterized by four static variables (*SV*) and six dynamic variables:

- The speed of nectar refill, identical for all flowers (*coeff_nectar*) (*SV*).
- The speed of the disappearance of the scent mark left by the pollinator. In our present analysis, we chose to make this mark a reliable signal of nectar refill (*coeff_mark*) (*SV*).
- The unique agent serial number of the flower (*ID*) (*SV*).
- The position of the flower on the 2D map (*position*) (*SV*).
- The nectar quantity inside the flower at each step of the simulation (*nectar_quantity*).
- The concentration of the scent mark on the corolla at each step of the simulation (*scent_mark*).
- The variable indicating if a pollinator is above the flower; impossible for two pollinators to be present simultaneously (*pollinator_above*).
- The variable indicating if a pollinator is inside the flower; impossible for two pollinators to be present simultaneously (*pollinator_inside*).
- The time since the last visit of a pollinator, update at each step (*step_no_visit*).
- The total number of pollinator visits (*nb_visits*).

The values of all the parameters and variables are indicated in Table 2.

Table 2: Overview of parameters, variables, and default values for the flower agents

Parameters	Value
<i>Coeff_nectar: float or integer</i> Coefficient of the linear function for the nectar refill	[0.001, 0.0025, 0.005]
<i>Coeff_mark: float or integer</i> Coefficient of the linear function for the scent mark disappearance	Coeff_nectar
Variables	Initialization
<i>ID: integer</i> Agent serial number (identical throughout the simulation)	In order (by model)
<i>Position: tuple</i> (x, y) coordinate pair for the agent's current position	Randomly (by model)
<i>Nectar_quantity: positive float or null</i> Quantity of nectar in the flower; initially 1 (full)	1
<i>Scent_mark: positive float or null</i> Concentration of scent_mark on the corolla; initially 0 (no scent_mark).	0
<i>Pollinator_above: integer or none</i> If a pollinator is above the flower, the pollinator's serial number, else None	None
<i>Pollinator_inside: integer or none</i> If a pollinator is inside the flower, the pollinator's serial number, else None	None
<i>Step_no_visit: positive integer or null</i> Number of steps since the last visit	-1
<i>Nb_visits: Integer</i> Number of pollinator visits during the simulation	0

Pollinators

Pollinators are mobile agents characterized by six static variables (*SV*) and eight dynamic variables:

- The use of the scent mark (*detect_mark*). In any individual simulation, all pollinators are identical regarding this behavioral trait (using or ignoring scent marks) (*SV*).
- The use of the trapline (*is_a_trapline_ind*). In any individual simulation, all pollinators are identi-

- cal regarding this behavioral trait (following a trapline or not) (*SV*).
- The flower detection radius around the pollinator, identical for all pollinators (*view_radius*) (*SV*).
- The degree of inertia in the pollinator's movements (more details provided below in section Process overview and scheduling) (*sigma*) (*SV*).
- The unique agent serial number of the pollinator (*ID*) (*SV*).
- The list of flowers that the pollinator will follow in case it has a trapline foraging strategy (*Trapline*) (*SV*).
- The position of the pollinator on the 2D map at each step of the simulation (*position*).
- The previous position of the pollinator on the 2D map at each step of the simulation (*previous_position*).
- The total amount of nectar collected during the simulation, updated at each step (*nectar_quantity*).
- If the pollinator is in a flower, the number of *steps* since arriving (*step_in_flower*).
- The number of times the pollinator has taken nectar (*times_of_nectar_taken*).
- The variable indicating whether the pollinator is above or in a flower, and if so, which one (*on_flower*).
- The list of every flowers where the pollinator has landed given that it cannot land on the same flower twice, except when it has a trapline foraging strategy (more details provided below in section Process overview and scheduling) (*already_detected_flowers*).
- List of every flower visited by the pollinator (*List_visited_flowers*).

The values of all the parameters and variables are indicated in Table 3.

Table 3: Overview of parameters, variables, and default values for the pollinator agent

Parameters	Value
<i>Detect_mark: bool</i> Pollinator's ability to use scent marks	True or False
<i>is_trapline_ind: bool</i> True if the pollinator follows a trapline, false otherwise	True or False
<i>View_radius: positive float or integer</i> Radius of the pollinator's circle view (i.e., radius in which flowers are detected)	1
<i>Sigma_mvt: positive float</i> Standard deviation of the normal law of movement	0.1

Variables	Initialization
<i>ID: integer</i> Agent's serial number (identical throughout the simulation)	In order (by model)
<i>Trapline: list or None</i> List of flowers ID that the pollinator will follow if it uses a trapline foraging strategy, else <i>None</i>	Pseudo-Randomly (by model) or None
<i>Position: tuple</i> (x, y) coordinate pair for the agent's current position	Randomly (by model)
<i>Previous_position: tuple or none</i> (x, y) coordinate pair for the agent's last position	None
<i>Nectar_quantity: positive float or null</i> Quantity of nectar collected by the pollinator; initially null	0
<i>On_flower: integer or none</i> If the individual is on or in a flower, the flower's serial number, else None	None
<i>Step_in_flower: positive integer or null</i> Numbers of steps since the pollinator arrived in the flower	0
<i>Times_of_nectar_taken: positive integer or null</i> Numbers of times that the individual took nectar	0
<i>Already_detected_flowers: list</i> List of flower IDs where the pollinator has landed during its journey	Empty list
<i>List_visited_flowers: list</i> List of flower IDs visited during the foraging journey	Empty list

Process overview and scheduling

Temporal scales and processes

We use a discrete model. One step represents the time needed for one action to be completed by the pollinators. The entire simulation (1,000 steps) mimics the foraging journey of a pollinator. Due to the configuration of the agent-based model, the pollinators move one after the other. The order in which the pollinators take action is randomly defined at the beginning of each step.

Pollinator process scheduling

The pollinator can use a random search strategy, a scent-marks strategy, a trapline strategy or a scent-mark and trapline strategy. Nevertheless, in one simulation every pollinator has the same foraging strategy.

The graphical depiction of these processes is illustrated in Fig 6.

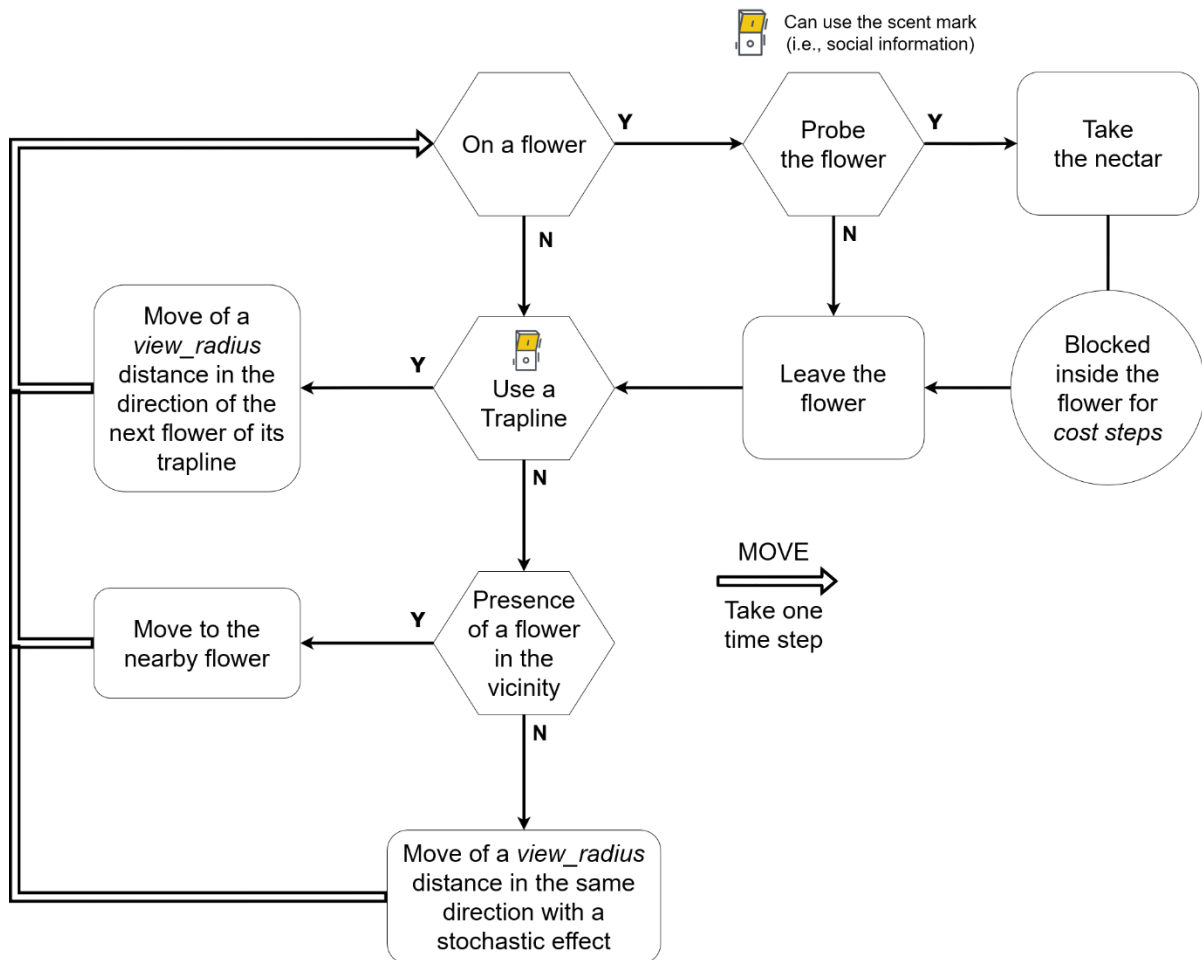


Fig 6: Scheduling of the pollinator

PROBE THE FLOWER: When the pollinator is on a flower, its behavior depends on whether it uses the scent mark or not. If the pollinator uses this source of public information (i.e., scent mark), the probability of visiting the flower is the outcome of a Bernoulli trial with the probability set to $[1 - \text{scent mark of the flower}]$. In case of success, the pollinator visits the flower and takes the nectar, otherwise it will move at the next step. If the pollinator does not use the scent mark, it will visit the flower regardless of the presence of nectar. Whether or not the flower is visited, it is added to the *already_detected_flowers* list of pollinators and the value of *pollinator_above* is set to *None*. If the pollinator visits the flower, the *pol-*

linator_inside variable is updated with the ID of the pollinator.

TAKE THE NECTAR: When a pollinator visits the flower, the *pollinator_inside* variable of the flower is updated with the ID of the pollinator and the *list_visited_flowers* of the pollinator is updated with the ID of the flower. When a pollinator enters a flower, it takes all the available nectar, and this quantity is added to the total amount of nectar collected. The nectar quantity of the flower is set to 0. The pollinator variables *step_in_flower* and *times_of_nectar_taken*, as well as the flower variable *nb_visits* are all updated by adding 1.

BLOCKED IN THE FLOWER: Until the *step_in_flower* is equal to *cost*, the pollinator is blocked in the flower. At every step, this variable increases by 1.

LEAVE THE FLOWER: When the *step_in_flower* variable is equal to the *cost* at the beginning of the turn, the pollinator moves. The values of the pollinator variables *step_in_flower* and *on_flower*, as well as the flower variables *pollinator_inside* and *step_no_visit* are set to 0 or None.

MOVE: The function *move_or_not* is used after sorting the pollinators. If the pollinator is not in a flower, it will move. Its direction will depend on its environment and its foraging strategy.

The QR codes send you to a video hosted on Dropbox. Those videos are little animations of our model to show how pollinators act depending on their foraging strategy. The red dots are the flowers, they turn into green when they are emptied of their nectar. The yellow dots represent the pollinators.



[Random Search Strategy](#)



[Scent Mark Strategy](#)



[Trapline Strategy](#)

USE A TRAPLINE: If the pollinator follows a trapline, it will move one unit of distance (i.e., *view_radius*) in the direction of the next flower of its trapline. If it was its last stop, it takes the direction of the first flower of its trapline, with the aim to visit the flower again. Only the trapline foragers can visit a flower several times. If its target flower is within its detection radius, but already taken (there is a pollinator above or inside) it will drop this flower for this turn and take the direction of the next one. The pollinator will have the opportunity to visit this flower later, when it will be back if the flower is available.

The previous and current positions are updated.

DOESN'T USE A TRAPLINE: If there is a new free flower (i.e., not in the *already_detected_flowers* list, with no pollinator above or inside) within its detection radius, the pollinator moves to it. If there is more than one flower, a random draw is made to select the flower. If there is no free flower within the detection radius, it will move in a direction that departs from the previous direction by an angle taken from a Gaussian law centered on 0, with a standard error of *sigma*. This approaches a correlated random walk (Bovet & Benhamou, 1988; Viswanathan et al., 1999) and has been used previously in foraging ABM models (Deygout et al., 2009, 2010). The pollinator moves a distance of *view_radius* in the new direction. The previous and current positions are updated.

Flower process scheduling

When all the pollinators have completed their actions, the scent mark and nectar quantity of every flower are updated (in the order of their ID). Both events are linearly dependent on the time since last visit (Stout & Goulson, 2002). The graphical description of these processes is shown in Fig 7.

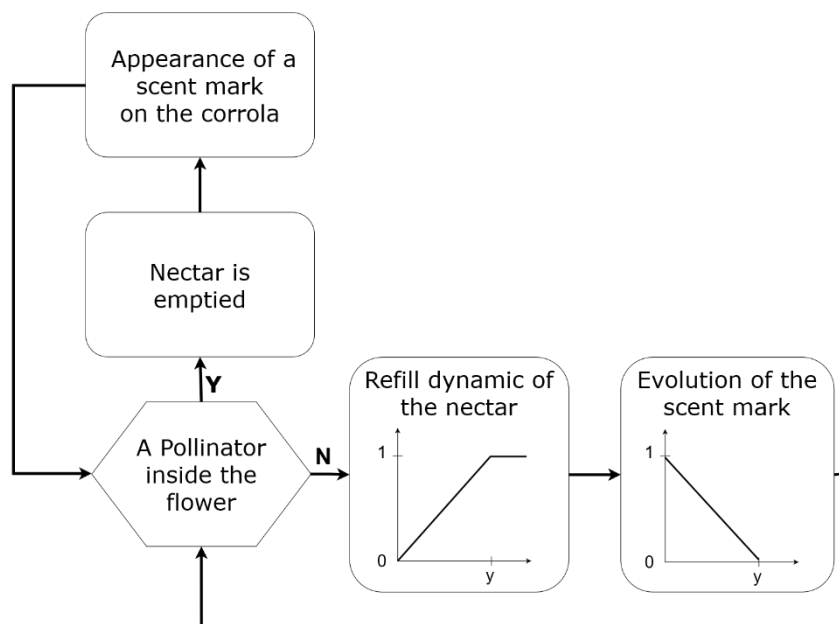


Fig 7 : Scheduling of the flower

UPDATE NECTAR QUANTITY: If there is a pollinator inside the flower, the nectar quantity will be set to 0. Otherwise, the nectar quantity is updated with the formula: $Step_no_visit * coeff_nectar$. If the result is greater than 1, the value is set to 1.

UPDATE SCENT MARK CONCENTRATION: If there is a pollinator inside the flower, the scent mark will be set to 1. Otherwise, the scent mark is updated with the formula: $1 + Step_no_visit * coeff_nectar$. If the result is less than 0, the value is set to 0.

Design concepts

Basic principles

The model follows the foraging journey of pollinators in a stable environment. The pollinator faces an unknown environment and is in competition with fellow pollinators. Its capacity to use different types of information will change its journey and relative success.

Outputs of the model

At the end of each simulation, we extract the following values:

- Mean nectar quantity collected by the pollinators during the simulation (+ coefficient of variation).
- Mean nectar quantity in the flowers at the end of the simulation (+ coefficient of variation).
- Mean number of visits per flower during the simulation (+ coefficient of variation).
- Mean number of flowers reached by the pollen of any given flower, i.e., the mean number of flowers visited by a pollinator after he leaves the focal flower.
- Mean flight duration of pollinators obtained with the formula: duration of the simulation – number of flowers visited * cost.
- Mean originality of pollinators' pathways (details below).

ORIGINALITY OF POLLINATORS' PATHWAYS: We define that a pollinators' pathway is the most original when none of the visited flower is shared with another pollinator, and its value is then 1. If all the flowers of this pathway are also visited by all the other pollinators, the value of its pathway originality is 0. To calculate the originality, we defined a pathway originality matrix for each pollinator. Each row represents one flower visited by the focal pollinator i , each column represents all other pollinators.

In this matrix, equation (1), the coefficient of the $P_j F_k$ cell is defined by:

$$\begin{matrix} & P_1 & P_2 & \cdots & P_i & \cdots & P_n \\ \begin{matrix} F_{i1} \\ F_{i2} \\ \vdots \\ F_{ik} \end{matrix} & \begin{pmatrix} 1 & 0 & \cdots & x & \cdots & 1 \\ 1 & 1 & \cdots & x & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 1 & \cdots & x & \cdots & 1 \end{pmatrix} & (1) \end{matrix}$$

- 1 if the pollinator P_j has visited the flower F_k
- 0 else.

The mean of the matrix indicates the similarity of the pathways. The originality is the difference between 1 and the mean of the matrix.

Stochasticity

Several events in our model are stochastic. The flowers and pollinators are randomly placed on the map during the initialization. At each time step, the order in which the pollinators act is chosen randomly. When they move, pollinators can diverge from the previous direction according to a Gaussian law. When multiple flowers are present in the pollinator's detection radius, the choice of the flower to visit is random. Moreover, when pollinators use the scent mark, the final decision about whether to probe the flower is a Bernoulli trial whose probability is negatively correlated to the intensity of the scent mark. Finally, if the pollinator follows a trapline, the flowers of its routine are randomly chosen.

Observations

Multiple simulations were run in parallel, and all the data were saved in a single table, with each line corresponding to one simulation. In addition to the user-specified parameters and the emergent variables mentioned above, the duration of the simulation and the number of unvisited flowers were extracted.

Initialization

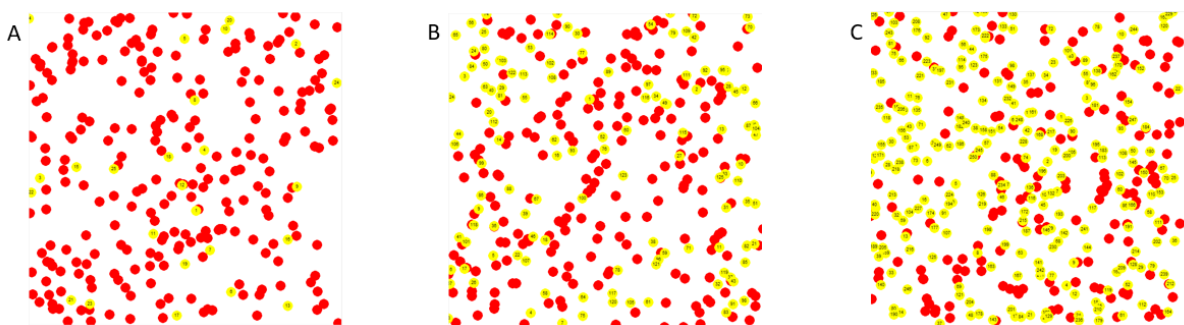


Fig 8: Illustration of the relative abundance of pollinators during our simulation. (A) represents one pollinator for ten flowers, (B) represents one pollinator for two flowers and (C) represents one pollinator for one flower. In each figure, there is 250 flowers. The red dots represent the flowers and the yellow one the pollinators.

All the parameter values used during our study are provided in Table 4. At the beginning of the simulation, the following values were created:

- world, a toroid of $size_map^2$.
- number of flowers calculated to ensure a user-defined flower density [number of flowers = $(flower_density * size_map ** 2) / 100$]. These flowers are randomly positioned.
- number of pollinators calculated to ensure a user-defined ratio of pollinators per flower [number of pollinators = $(prop_pollinator * nb_flowers) / 100$]. These pollinators are randomly placed on the map. Some examples of ratio are present in the Fig 8.

- the trapline of each pollinator, by random sampling the flower list without replacement. When the list of flowers is empty, we return to the original list and proceed sampling without replacement. This list is used for all pollinators, with this method we decrease the number of shared flowers among them. When all pollinators have their trapline, the list of flowers is arranged by the nearest neighbor method, the distance between each flower is minimized. This order will be set for the entire simulation.

At the beginning of the simulation, the flowers are full of nectar (1), and the pollinators do not have any (0).

Table 4: List of the model parameters and their variation ranges. The values exploited during sensitivity analysis appear in the "interval", while the column "value" presents values exploited in the simulation experiments and the default values for the remaining parameters.

Parameters	Value	Interval (sensitivity)
<i>Size_map: positive integer</i> One side of the square for the map	50	[30 – 100]
<i>Flowers_density: positive integer</i> Number of flowers desired on the map, depending on the area of the map (in percent)	10%	[2% – 20%]
<i>Proportion_pollinators: positive integer</i> Number of pollinators desired on the map, depending on the number of flowers (in percent)	Interest variable [10% – 200%]	[10% – 200%]
<i>Ind_info: bool</i> Define whether or not the pollinators can use the scent mark	True or False	True or False
<i>is_trapline_ind: bool</i> Define whether or not the pollinators follow a trapline	True or False	x
<i>trapline_size: positive integer</i> Number of flowers include in pollinator's trapline	[5, 10, 20, 30, 40, 50]	x
<i>View_radius: positive float or integer</i> Radius of the pollinator's view (less than half of size_map)	1	1
<i>Sigma_mvt: positive float</i> Value for the normal law to define the randomness of movement	0.1	[0.01 – 0.4]
<i>Cost: positive integer</i>	5	[1 – 10]

Number of steps during which the pollinator remains in the flower to take the nectar		
<i>Coeff_nectar: positive float or integer</i>	[0.001, 0.0025, 0.005]	[0.001 – 0.005]
Coefficient of the linear function for the nectar evolution		
<i>Coeff_mark: positive float or integer</i>	- coeff_nectar	- coeff_nectar
Coefficient of the linear function for the scent mark loss		
<i>Nb_step: positive integer</i>	1000	[700 – 1300]
Number of steps in the simulation		

References

- BOVET, P., & BENHAMOU, S. (1988). SPATIAL ANALYSIS OF ANIMALS' MOVEMENTS USING A CORRELATED RANDOM WALK MODEL. *JOURNAL OF THEORETICAL BIOLOGY*, 131(4), 419–433. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/S0022-5193\(88\)80038-9](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(88)80038-9)
- DEYGOUT, C., GAULT, A., DURIEZ, O., SARRAZIN, F., & BESSA-GOMES, C. (2010). IMPACT OF FOOD PREDICTABILITY ON SOCIAL FACILITATION BY FORAGING SCAVENGERS. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 21(6), 1131–1139. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/BEHECO/ARQ120](https://doi.org/10.1093/beheco/arq120)
- DEYGOUT, C., GAULT, A., SARRAZIN, F., & BESSA-GOMES, C. (2009). MODELING THE IMPACT OF FEEDING STATIONS ON VULTURE SCAVENGING SERVICE EFFICIENCY. *ECOLOGICAL MODELLING*, 220(15), 1826–1835. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ECOLMODEL.2009.04.030](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.04.030)
- FRAZAO, F. (2018). PY_IBM. [HTTPS://GITHUB.COM/FSFRAZAO/PY_IBM](https://github.com/FSFRAZAO/PY_IBM)
- GRIMM, V., BERGER, U., DEANGELIS, D. L., POLHILL, J. G., GISKE, J., & RAILSBACK, S. F. (2010). THE ODD PROTOCOL: A REVIEW AND FIRST UPDATE. *ECOLOGICAL MODELLING*, 221(23), 2760–2768. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ECOLMODEL.2010.08.019](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019)
- HARRIS, C. R., MILLMAN, K. J., VAN DER WALT, S. J., GOMMERS, R., VIRTANEN, P., COURNAPEAU, D., WIESER, E., TAYLOR, J., BERG, S., SMITH, N. J., KERN, R., PICUS, M., HOYER, S., VAN KERKWIJK, M. H., BRETT, M., HALDANE, A., DEL RÍO, J. F., WIEBE, M., PETERSON, P., ... OLIPHANT, T. E. (2020). ARRAY PROGRAMMING WITH NUMPY. *NATURE*, 585(7825), 357–362. [HTTPS://DOI.ORG/10.1038/S41586-020-2649-2](https://doi.org/10.1038/s41586-020-2649-2)
- HOPE, R. M. (2013). RMISC: RMISC: RYAN MISCELLANEOUS. (1.5) [COMPUTER SOFTWARE]. [HTTPS://CRAN.R-PROJECT.ORG/PACKAGE=RMISC](https://cran.r-project.org/package=RMISC)
- McKINNEY, W. (2010). DATA STRUCTURES FOR STATISTICAL COMPUTING IN PYTHON. 56–61. [HTTPS://DOI.ORG/10.25080/MAJORA-92BF1922-00A](https://doi.org/10.25080/MAJORA-92BF1922-00A)
- PYTHON SOFTWARE FOUNDATION. (2019). PYTHON LANGUAGE REFERENCE, VERSION 3.8, AVAILABLE AT [HTTP://WWW.PYTHON.ORG](http://www.python.org).
- R CORE TEAM. (2020). R: A LANGUAGE AND ENVIRONMENT FOR STATISTICAL COMPUTING [MANUAL]. [HTTPS://WWW.R-PROJECT.ORG/](https://www.r-project.org/)
- SciPy 1.0 CONTRIBUTORS, VIRTANEN, P., GOMMERS, R., OLIPHANT, T. E., HABERLAND, M., REDDY, T., COURNAPEAU, D., BUROVSKI, E., PETERSON, P., WECKESSER, W., BRIGHT, J., VAN DER WALT, S. J., BRETT, M., WILSON, J., MILLMAN, K. J., MAYOROV, N., NELSON, A. R. J., JONES, E., KERN, R., ... VAN MULBREGT, P. (2020). SciPy 1.0: FUNDAMENTAL ALGORITHMS FOR SCIENTIFIC COMPUTING IN PYTHON. *NATURE METHODS*, 17(3), 261–272. [HTTPS://DOI.ORG/10.1038/S41592-019-0686-2](https://doi.org/10.1038/s41592-019-0686-2)
- STOUT, J. C., & GOULSON, D. (2002). THE INFLUENCE OF NECTAR SECRETION RATES ON THE RESPONSES OF BUMBLEBEES (BOMBUS SPP.) TO PREVIOUSLY VISITED FLOWERS. *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 52(3), 239–246. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S00265-002-0510-2](https://doi.org/10.1007/s00265-002-0510-2)
- VISWANATHAN, G. M., BULDYREV, S. V., HAVLIN, S., DA LUZ, M. G. E., RAPOSO, E. P., & STANLEY, H. E. (1999). OPTIMIZING THE SUCCESS OF RANDOM SEARCHES. *NATURE*, 401(6756), 911–914. [HTTPS://DOI.ORG/10.1038/44831](https://doi.org/10.1038/44831)
- WICKHAM, H. (2011). THE SPLIT-APPLY-COMBINE STRATEGY FOR DATA ANALYSIS. *JOURNAL OF STATISTICAL SOFTWARE*, 40(1). [HTTPS://DOI.ORG/10.18637/JSS.V040.I01](https://doi.org/10.18637/jss.v040.i01)
- WICKHAM, H., CHANG, W., HENRY, L., PEDERSEN, T., TAKAHASHI, K., WILKE, C., WOO, K., YUTANI, H., & DUNNINGTON, D. (2016). GGLOT2: ELEGANT GRAPHICS FOR DATA ANALYSIS. SPRINGER-VERLAG NEW YORK.

L'utilisation de l'information sociale via la marque

Dans cette première étude nous nous sommes intéressées à l'utilisation de la marque odorante répulsive, comme information publique, par les pollinisateurs. L'utilisation de la marque odorante a été décrite chez de nombreux pollinisateurs sociaux, mais aussi chez des abeilles solitaires et il est probable que ce soit largement répandu parmi la communauté de pollinisateurs. Ces marques sont des odeurs déposées par inadvertance sur les pollinisateurs qui visitent les fleurs, dont la concentration sur la corolle de la fleur diminue jusqu'à disparaître au fil du temps. L'interprétation de cette marque permet aux individus d'estimer la durée depuis la dernière visite par un congénère et de la corrélérer à la quantité de ressource disponible dans la fleur. Cette stratégie d'approvisionnement basée sur l'information publique est censée améliorer l'efficacité du butinage des pollinisateurs en leur permettant d'identifier et d'éviter les fleurs épuisées.

Les questions que nous voulions élucider étaient les suivantes :

- 1 Quelle est l'efficacité d'une stratégie d'approvisionnement basée sur l'utilisation d'une information publique répulsive telle que la marque, notamment lorsque la compétition augmente ?
- 2 Est-ce que l'utilisation de la marque odorante affecte la communauté florale ? Est-ce que cette stratégie d'approvisionnement impacte la répartition des ressources entre les fleurs ? Est-ce qu'elle impacte la pollinisation ?

Dans le modèle, présenté dans le chapitre précédent, nous n'avons activé que les fonctionnalités liées à l'utilisation de la marque odorante ou au comportement de recherche aléatoire. Ainsi, les individus pouvant utiliser la marque odorante testent la fleur avant de prendre la décision de la visiter : un tirage de Bernoulli est effectué avec comme probabilité la valeur de la concentration de la marque laissée sur la corolle de la fleur. Si c'est un succès le pollinisateur visite la fleur, si c'est un échec il s'éloigne de celle-ci. Lorsque les individus ne peuvent pas utiliser la marque odorante, ils visitent toutes les fleurs qu'ils rencontrent.

Nos résultats montrent que :

- a L'utilisation de la marque odorante permet d'améliorer l'efficacité de butinage des pollinisateurs, sauf à très faible compétition.
- b L'utilisation de la marque odorante entraîne une homogénéisation de la répartition des ressources entre les fleurs et limite la surexploitation par les pollinisateurs.
- c L'utilisation de la marque odorante entraîne une chute du nombre de visites par fleurs ainsi que de la dispersion du pollen dans la communauté.

Le code pour réaliser ces simulations est disponible en accès libre sur [GitLab](#).

Chapitre II: Modelling the effects of the repellent scent marks of pollinators on their foraging efficiency and the plant-pollinator community

Short title: Effects of repellent scent marks on pollinator foraging efficiency and plant-pollinator community.

Elise Verrier^{1*}, Emmanuelle Baudry¹, Carmen Bessa-Gomes¹

¹Ecologie Systématique Evolution, UMR 8079, Univ. Paris Saclay, CNRS, AgroParisTech, 362 rue du Doyen André Guinier, 91400 Orsay, France

*Corresponding author: Elise Verrier, Université Paris-Saclay, 362 rue du Doyen André Guinier, 91400 Orsay, France. Email: elise.verrier@laposte.net

Keywords: social information, pollinators, foraging, scent mark, population, community

This chapter is directly adapted from the following publication: Verrier E, Baudry E, Bessa-Gomes C (2021) Modelling the effects of the repellent scent marks of pollinators on their foraging efficiency and the plant-pollinator community. PLoS ONE 16(9): e0256929.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0256929>

Abstract

Pollinator insects forage in complex and unpredictable resource landscapes, often using social information from congeneric individuals to acquire knowledge about their environment. It has long been recognized that this process allows them to exploit floral resources more efficiently and thus increase individual fitness. However, by creating correlations between the behaviors of pollinators within a population, this could also indirectly influence the entire plant-pollinator community. One type of social information used by pollinators is the scent mark left on the corolla of flowers by previous visitors, which can be used as a cue to avoid recently depleted resources. We developed a spatially explicit agent-based model to examine the effects, at both individual and community levels, of pollinators using these scent marks. The model simulates a population of pollinators foraging on flowers in a continuous 2D space in which we can vary the density of pollinators. We showed that the use of scent marks as a source of information significantly increased the foraging efficiency of pollinators except when competition between pollinators was very low. At the community level, this also resulted in a marked homogenization between floral resources within the landscape: in the absence of scent marks, the coefficient of variation of the remaining nectar quantity per flower strongly increased with greater pollinator competition, but it remained low at all levels of competition when scent marks were used by the pollinators. Finally, the use of scent marks markedly decreased the number of pollinator flower visits, especially at high levels of pollinator competition, which can potentially reduce the pollination service.

1. Introduction

In many species, individuals can increase their knowledge about their environment using the social information provided by congeneric individuals (Danchin et al., 2004; Galef & Laland, 2005). The social information concept was initially developed for vertebrates, and it has been evoked in a diversity of context, from selection of breeding sites in kittiwake to home range formation in wolves and coyotes (Boulinier et al., 1996; Briscoe et al., 2002). The concept has since been extended to insects, particularly pollinators foraging in complex and unpredictable environments (Leadbeater & Chittka, 2005, 2007).

For an insect pollinator, flowering plants are a rich source of easily accessible reward in the form of nectar and pollen. Nevertheless, foraging is an extremely complex task, since the small amount of resource per flower makes it necessary to visit a very large number. For this process to be efficient, the resource gain must exceed the energy cost of moving between flowers. To exploit floral resources optimally, pollinators must therefore consider a large number of factors such as the abundance and location of the flowers, their ease of handling, and the amount of reward produced by the flowers, which often changes rapidly due to the consumption by other pollinators.

To obtain information about these different factors, pollinating insects can interact directly with their environment to acquire personal information (for example the localization of flowers) but they can also interact with or observe other individuals and acquire social information (Grüter & Leadbeater, 2014; Wagner & Danchin, 2010). Social information is often divided between, on the one hand, signals shaped by natural selection to transmit information and, on the other, inadvertently provided cues consisting of elements that are inevitably produced by organisms (Wagner & Danchin, 2010). For example, the well-known waggle dance of honeybees is a signal that allows other members of the hive to acquire information about the distance and direction of flower patches with available nectar and pollen (Riley et al., 2005; Von Frisch, 1967). By contrast, bumblebees have been shown to be more effective at selecting flower types with high rewards using the inadvertent clues provided by conspecifics on these flowers (Baude et al., 2008, 2011).

Several species of pollinators use repellent scent marks left by previous visitors on the corolla of flowers. This phenomenon has been well studied in social pollinators like honeybees and bumblebees but has also been described in solitary bees and is likely to be widespread among the pollinator community (Ballantyne, 2011; Goulson et al., 2000; Saleh et al., 2007; Stout et al., 1998; Wilms & Eltz, 2008; Yokoi & Fujisaki, 2009). These scent marks consist of short-lived odors found on the cuticula of pollinators. Over time, the scent mark evaporates and fades while the nectar is replenished until the flowers are no longer avoided by pollinators. The detection of repellent scent marks is supposed to improve the foraging efficiency of pollinators by allowing them to identify and avoid depleted flowers. This ability to avoid re-

cently emptied flowers is supposed to be particularly useful when both flower handling time and pollinator competition are high (Saleh et al., 2006; Stout & Goulson, 2002; Williams, 1998). Indeed, if most flowers are full of nectar, then it is less necessary to avoid the few empty flowers, but conversely, if the pollinator density is high and the proportion of empty flowers is important, the use of scent marks helps pollinators to increase their foraging profit.

In general, the use of social information leads to correlations between the behaviors of individuals who produce the information and those who use it (Gil et al., 2018). In the case of repellent scent marks, there is a negative correlation, since the probability that a flower will be foraged at a given time by a given insect decreases if another insect foraged it shortly before. These correlations are expected to modify the distribution of nectar resources in the landscape. We propose that the negative correlation induced by repellent scent marks will homogenize the amount of nectar available from the different flowers in the landscape. Moreover, the use of scent marks will tend to reduce the number of visits to flowers by pollinators, thus potentially diminishing the efficiency of the pollination service.

We developed an agent-based model to examine at the individual level how the use of scent marks affects pollinator foraging efficiency as a function of the level of competition in the population, and at the community level, how it impacts the distribution of resources in the landscape and the efficiency of pollination services for flowers.

2. Materials and methods

We developed an agent-based model to examine how the use of repellent scent marks as public information affects both pollinator foraging efficiency and the flower community. Our model was designed to simulate pollinators foraging in a meadow with a specific density of flowers. The pollinators exploit a stable but unknown environment and compete with conspecifics. At the end of the simulation, we record the mean nectar quantity collected by pollinators during the simulation, the mean nectar quantity remaining in the flowers, the mean number of visits per flower during the simulation, and the pollen transfer (estimated as the number of flowers receiving the pollen of a focal flower), as well as the coefficient of variation of these four variables. The model is coded in Python 3.8 (Python Software Foundation, 2019) and is available on [GitLab](#). A detailed version of the model description based on the ODD (Overview, Design concepts, Details) protocol (Grimm et al., 2010, 2020) is available in the Chapter 1 along with a detailed description of the model parameters, variables, and their values (Tables 1 to 4).

2.1. Model entities and variables

The model is composed of three entities: the meadow (environment occupied by the agents) and two classes of agents, namely flowers and pollinators. The meadow is a continuous torus in 2D. The environ-

ment is characterized by its *topology*, i.e., a square with sides set by the user (*size_map*). In our model, the environment keeps track of the discrete time during the simulation with the dynamic variable *step*. The time that the pollinator spends in the flower while visiting it (*cost*) is also considered to be an environmental variable.

Flowers are immobile agents characterized by the amount of their nectar and the concentration of the scent mark left on their corolla at each step of the simulation. Both variables are a function of the time since the last pollinator visit, the speed of nectar refill, and the speed of the disappearance of the scent mark left by the pollinator. In our present analysis, we chose to consider the scent mark as a reliable signal of nectar refill. Flowers will also record the number of insects visiting them.

Pollinators are mobile agents characterized by their use or non-use of scent marks as repellent cues. Their foraging performance is examined in light of two variables: the amount of nectar collected, and the number of flowers visited. In our simulations, all pollinators within any individual simulation are identical regarding these traits.

2.2. Process overview and scheduling

In this discrete time model, one step represents the time required for one action by the pollinator. The foraging duration is 1,000 steps. At the start of the simulation, the flowers are full of nectar, and the pollinator nectar harvest is set to 0. After initializing the environment, the flowers are randomly positioned. The effect of the number of flowers was examined in the preliminary sensitivity analysis and was fixed at 250 for the simulation experiments. To model various levels of competition, our simulation experiments examined a range of values for the number of pollinators per flower. The pollinators are randomly placed on the map. Due to the random distribution and stochasticity of the model, the possibility that two agents of the same category (i.e., two flowers or pollinators) are located at the same place is insignificant. Nevertheless, we decided that multiple pollinators could not be simultaneously present on the same flowers.

2.2.1. Pollinator process scheduling

The process scheduling for the pollinator is organized in five major classes of actions (summarized in Fig 9). When the pollinator is on a flower, its behavior depends on whether it uses the scent mark. If the pollinator uses this source of public information, the probability of visiting the flower is the outcome of a Bernoulli trial with the probability set to correspond to the concentration of scent marks on the flower. In the case of success, the pollinator will visit the flower and take the nectar; otherwise, it will move at the next time step. If the pollinator does not use social information, it will always visit the flower. When

a pollinator enters the flower, it will harvest all the available nectar, and this quantity will be added to the total amount of collected nectar.

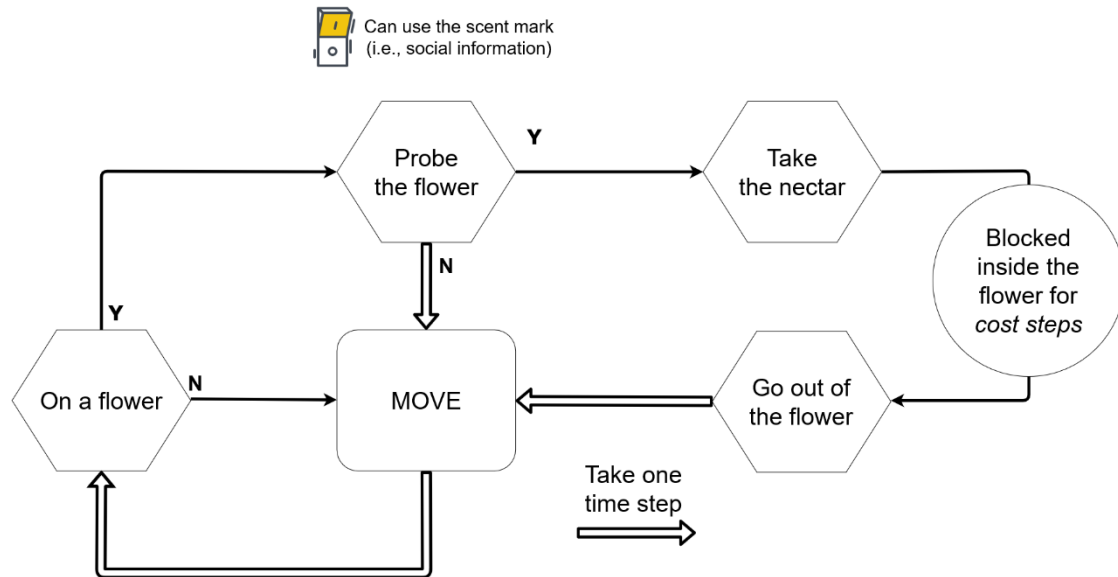


Fig 9 : Scheduling of the pollinator.

In our model, the major cost associated with exploiting a flower is the time involved, a cost likely to depend on flower complexity. The pollinator will stay in the flower for a fixed period. In our study, all flowers are homogenous, and the time steps spent on flowers are the same for all individuals on a flower.

When the pollinator is not on a flower, it will move. In the case of a novel free flower within the pollinator's detection range (a fixed detection radius) with no other pollinator above or inside it, the pollinator will move there. If there is more than one such flower, one is selected randomly. If there is no free flower, it will move in a direction that diverges from the previous direction by an angle taken from a Gaussian with expected value zero and variance depending on the degree of inertia.

2.2.2. Flower process scheduling

When all pollinators have completed their action, the scent mark and nectar quantity of every flower are updated. Both events are linearly dependent on the time since last visit (Fig 10) (Stout & Goulson, 2002). Following the pollinator's presence within the flower, the nectar quantity is set to 0, whereas the scent mark is set to 1. As the time since last visit increases, the amount of nectar accumulates, and the scent mark fades.

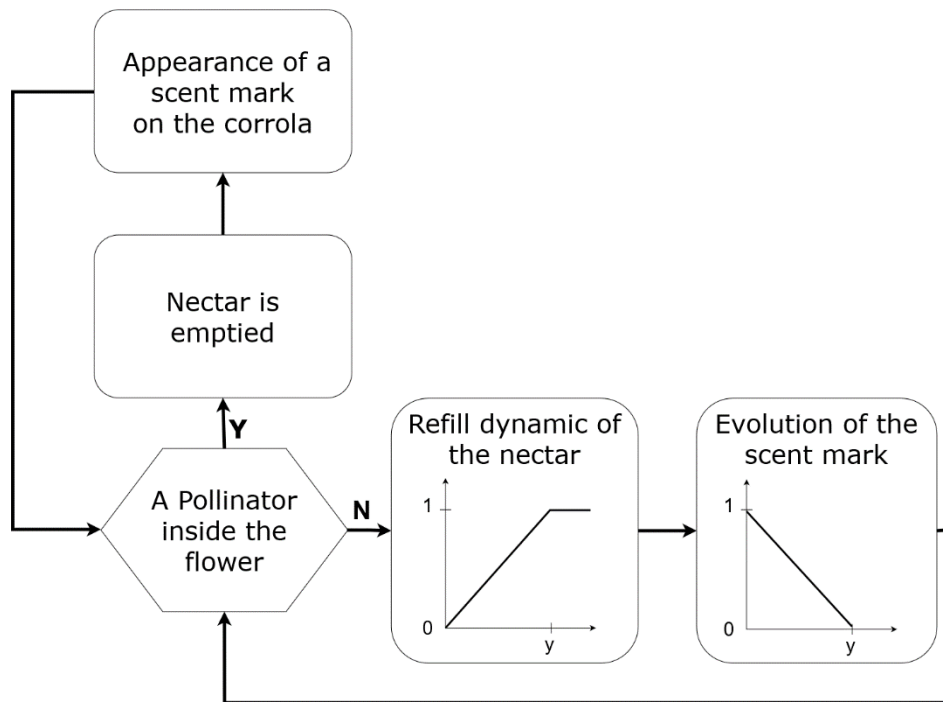


Fig 10: Scheduling of the flower

2.3. Sensitivity analyses

The impact of each parameter on the quantity of collected nectar was first assessed using sensitivity analysis by simulation that explored a range of parameters (Table 5) We ran 10,000 simulations, and for each simulation, parameters were assigned a value that was randomly taken from the variation interval. Their impact was studied by performing a random forest analysis in R version 4.0.3 (R Core Team, 2020) using the *randomForest* package (Liaw & Wiener, 2002). We built 2,000 regression trees and examined three variables at each split.

The sensitivity analysis explained more than 95% of the variance. It is presented in detail in the Annexes 1.

2.4. Simulation experiments

Sensitivity analysis informed our choice of model parameters. The amount of nectar collected increases linearly with the number of steps. As this parameter markedly influences the duration of the simulation, it was set to 1,000 steps. Because the coefficient of nectar refill has the greatest impact on the quantity of nectar collected (Annexes 1, Fig 25), we chose to examine three contrasting values (0.001, 0.0025, 0.005), corresponding to 1, 2.5, and 5 refills per simulation, respectively. The time spent probing each individual flower (cost parameter in our model) will influence the amount of nectar collected and the ad-

vantage of using repellent scent marks. We decided to set the cost to a low value (5-time steps, i.e., the pollinator remains in each flower for 0.5% of the simulation) to focus on the consequences of competition on information use.

Table 5: List of the model parameters and their variation range. The values exploited during sensitivity analysis appear in the “interval”, while the column “value” presents values exploited in simulation experiments and default values for the remaining parameters.

Type	Parameters	Interval	Value
Environment	Map size	[30 – 100]	50
	Number of steps in the simulation	[700 – 1300]	1000
Flowers	Number of flowers (as a function of meadow area)	[0.02 – 2]	0.1 (250 flowers)
	Coefficient of nectar refill	[0.001 – 0.005]	[0.001, 0.0025, 0.005]
Pollinators	Pollinators per flower	0.1 – 2	[0.1, 0.3, 0.5, 1, 2]
Foraging behavior	Use of repellent scent marks	True or False	True or False
	Time spent probing each flower	[1 – 10]	5
Flower detection and movement	Detection radius	1	1
	Degree of inertia in pollinators’ random movement	[0.01 – 0.4]	0.1

The intensity of competition experienced by pollinators depends on the ratio of pollinators to flowers, while the time spent locating the flowers depends on the relation between the number of flowers and the size of the simulated meadow. These parameters increase the mean standard error of the model by almost 50% (Annexes 1, Fig 25). We chose to fix the number of flowers in relation to the meadow size and examine the impact of varying the number of competing pollinators. We set the maximal number of pollinators to 500, with the density of flowers and the size of the map being chosen in consequence.

The analyses were performed with R 4.0.3 (R Core Team, 2020) using the *Rmisc* (Hope, 2013) and *plyr* (Wickham, 2011) packages. The graphs were created with the *ggplot2* package (Wickham et al., 2016).

3. Results

3.1 Efficiency of nectar collection by pollinators

3.1.1 Impact of the cost

We first study the influence of the amount of time necessary to exploit a flower on pollinator efficiency. This time represents an exploitation cost that affects the amount of nectar collected and can be linked to the flower complexity. Our results showed that when the cost increases, it gives an advantage to individuals using the scent mark, even in a low competition context (Fig 11).

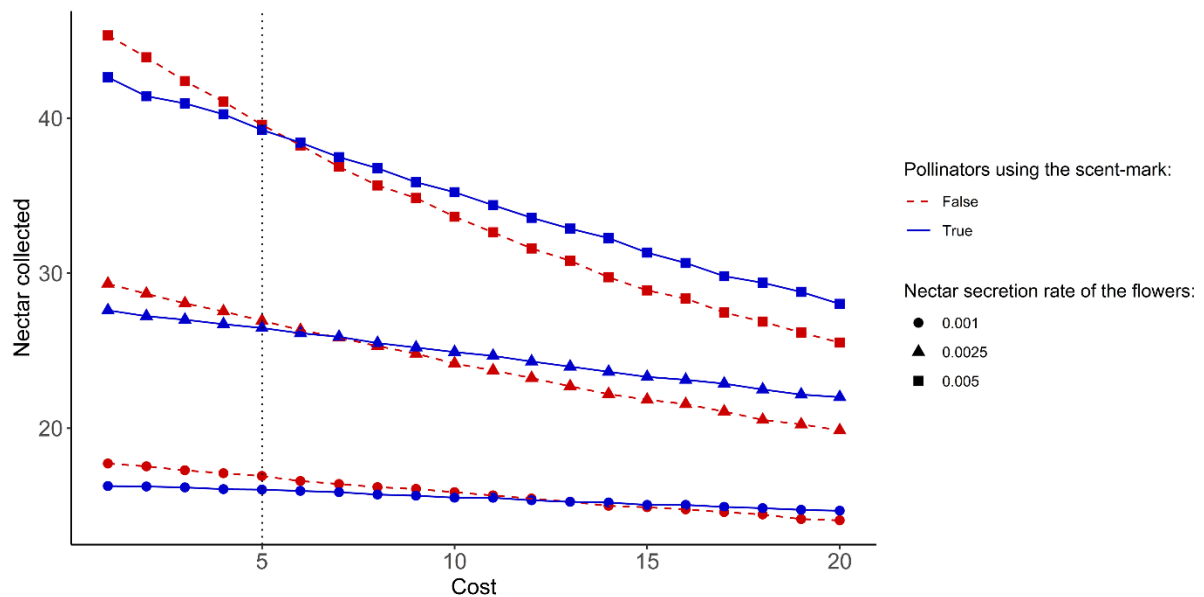


Fig 11 : Mean amount of nectar collected by pollinators during the simulation as a function of the cost. The relative number of pollinators per flower was set to 0.1 (low pollinator density). The vertical dotted line represents the default value chosen for our analyses.

To keep the focus on the consequences of the competition, we decided to set the cost to the relatively low value of 5 (0.5% of the simulation time) in the rest of this study.

3.1.2 Impact of the competition

Then, we analyzed the effect of scent mark use on the efficiency of pollinators' nectar collection for three flower nectar secretion rates and for relative abundances of pollinators compared to flowers varying from 0.1 to 2 pollinators per flower (Fig 12).

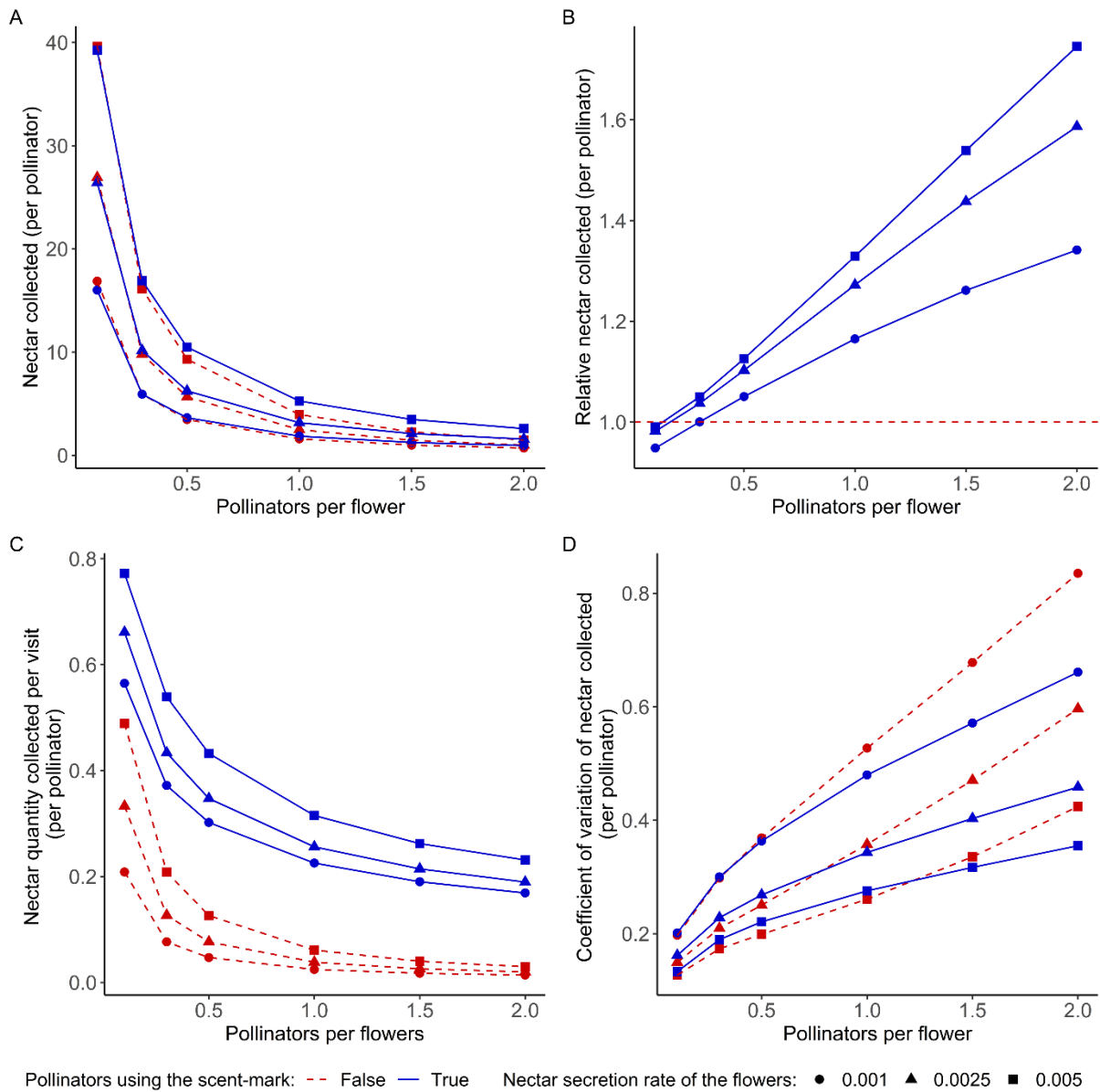


Fig 12: Pollinators foraging efficiency as a function of scent mark use and pollinators' relative abundance (here measured in relation to the number of flowers, i.e., pollinators per flower) (A) Mean amount of nectar collected by the pollinators during the simulation. (B) Ratio between the amount of nectar collected by pollinators using the scent mark in relation to that collected by pollinators not using the scent mark. The red dashed line represents the threshold where the amount of nectar collected is equal for both strategies. (C) Mean amount of nectar collected by pollinators at each flower visit. (D) Coefficient of variation of the mean amount of nectar collected by pollinators during the simulation. In each figure, the x-axis represents the relative abundance of pollinators compared to flowers.

We observed that the relative abundance of pollinators, which is directly related to the level of competition for nectar, strongly reduces the average amount of nectar harvested by pollinators, regardless of whether they use the scent mark (Fig 12A). The amount of nectar harvested increases with the level of nectar secretion. To better visualize the effect of using the scent mark for a given level of competition,

we plotted the average amount of nectar collected by pollinators using the scent mark divided by the amount collected by those not using it (Fig 12B). This figure highlights the interaction between the effect of scent mark use and competition: when pollinator abundance is low, that is, with less than one pollinator for two flowers, scent mark use decreases the average amount of nectar collected. Nevertheless, for higher values of pollinator abundance, scent mark use results in the better efficiency of nectar collection, with the difference between the two strategies increasing with the level of competition.

Another aspect of the efficiency is to maximize the nectar quantity harvested per flower and avoid losing time visiting unrewarding flowers. As expected, the mean nectar quantity collected per visit is higher when using the scent mark, regardless of competition level or nectar refill coefficient (Fig 12C).

The use of the scent mark also affects the coefficient of variation of the nectar collected (Fig 12D). On the one hand, the coefficient of variation of the amount of nectar collected increases with the level of competition, and this increase is greater in individuals that do not use the scent mark: when pollinator abundance is low, that is, with less than one pollinator per flower, using the scent mark leads to higher coefficients of variation. On the other hand, for higher values of pollinator abundance, the use of scent marks results in less variability in the amount of nectar collected, with the difference between the two strategies increasing with the level of competition.

3.2 Amount of nectar in the flowers

We also examined the distribution of nectar within the flowers. Fig 13 shows the average amount of nectar remaining in the flowers at the end of the simulation and its coefficient of variation for the same nectar secretion values and relative abundances of pollinators as described above. As expected, the amount of nectar remaining in the flowers is lower when the abundance of pollinators increases (Fig 13A). The amount of nectar remaining at the end of the simulation is higher when pollinators use the scent mark than when they do not, with the ratio between the two increasing with the abundance of pollinators (Fig 13B).

Interestingly, when pollinators do not use the scent mark, the coefficient of variation of the remaining nectar increases sharply with the level of competition. On the contrary, when pollinators use the scent mark, the coefficient of variation is much lower and very similar for every value of competition and nectar coefficient (Fig 13C). When pollinators do not use the scent mark, competition increases the heterogeneity among the flowers, but when they use scent marks, this social information leads to a homogenization of the nectar distribution among the flowers.

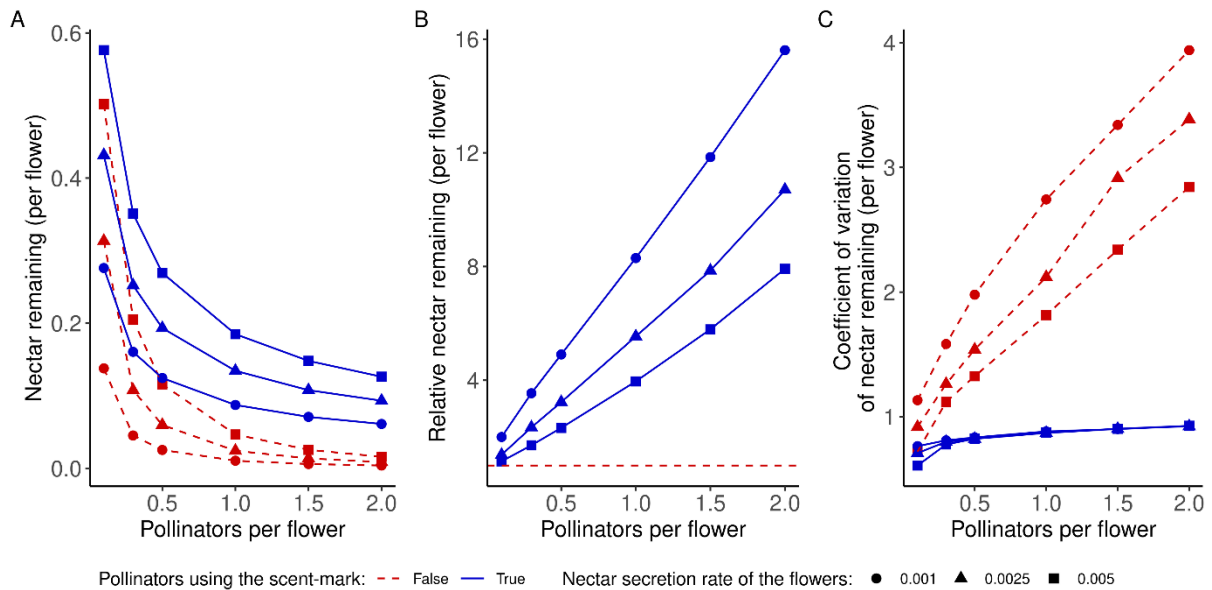


Fig 13: (A) Mean amount of nectar remaining in the flowers at the end of the simulation. (B) Ratio of the amount of nectar remaining in the flowers when pollinators do and do not use the scent mark. The red dashed line represents the threshold where the nectar quantity remaining is equal for both strategies. (C) Coefficient of variation of the nectar remaining in the flowers at the end of simulation. In each figure, the x-axis represents the relative abundance of pollinators compared to flowers.

3.3 Pollination service

The last aspect examined here was the pollination service, with an analysis of the number of visits per flower and the number of flowers potentially reached by pollen of each individual (Fig 14).

3.3.1 Number of pollinator visits per flower

Concerning the number of visits per flower, we can see that, as expected, when the abundance of pollinators increases, the number of flower visits also increases (Fig 14A). However, the number of visits is much lower when the pollinators use the scent mark. This number can be divided by 2 to 10 depending on the refill rate and the abundance of pollinators.

3.3.2 Number of flowers reached by the pollen.

To complete our study of the pollination services, we analyzed how many flowers may be reached by the pollen of any given flower. Fig 14B presents the mean number of flowers visited by a pollinator after he leaves the focal flower. In line with the previous results, the pollen is less dispersed among the flower community when the pollinators used the scent-mark.

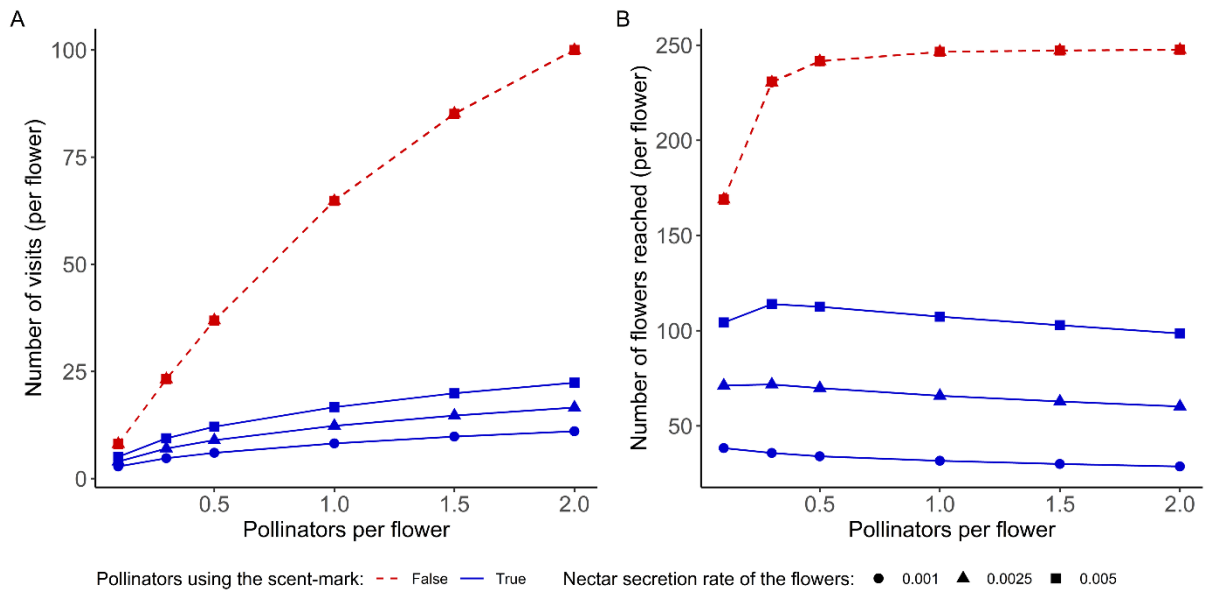


Fig 14: (A) Mean number of visits per flower during the simulation. (B) Mean number of flowers visited by a pollinator after he leaves the focal flower. In each figure, the x-axis represents the relative abundance of pollinators compared to flowers. The effect on the coefficient of variation can be found in the Annexes 2.

4. Discussion

Many insects can detect and recognize conspecifics by scent, an ability that can be found across taxonomic groups and ecological functions (Renou, 2014). This ubiquitous ability to detect the scent of other insects and exploit odorant information is likely to have evolved before the existence of flowers (Goulson, 2009). In our agent-based model, pollinators can collect inadvertently provided cues in the form of repellent scent marks. Our simulations show that pollinators foraging in competitive contexts can collect more nectar when using scent marks as repellent cues, which is in accordance with experimental and observational studies (Goulson et al., 1998; Kato, 1988; Schmitt & Bertsch, 1990; Williams, 1998). As expected, by using the scent mark to avoid recently visited flowers, pollinators no longer spend time in flowers with little or no nectar, leaving them more time to search elsewhere.

The relative advantage of using scent marks to avoid recently visited flowers depends on both the intensity of competition, which determines the average amount of nectar remaining in the flowers, and the relative cost of visiting depleted flowers. Pollinators face competition by exploitation, as their congeners deplete the floral resources. When the number of competitors is low, pollinators that do not use the scent mark may fare better than their “informed” counterparts, but as the relative abundance of competitors increases, the use of scent marks as repellent cues allows them to collect a greater amount of nectar.

In our model, the relative cost of visiting depleted flowers modulates the relationship between the intensity of competition and the advantage of using the scent mark, resulting in the relative advantage of foregoing the scent mark when the cost is low. Indeed, as the handling time of a given flower is likely to depend on its complexity, insects visiting simple flowers where nectar reward can be quickly assessed may forego the use of scent marks (Goulson, 2009). Saleh et al. (2006) tested this hypothesis in a laboratory setting using bumblebees foraging on simple or complex artificial flowers. As predicted, bumblebees are more than twice as likely to reject complex scent-marked flowers compared to simple flowers. The handling time of a given flower is also likely to depend on the characteristics of the visiting insects. The co-evolution of pollinator feeding apparatus and flower traits results in visiting costs and rewards that may vary in relation to the visiting insect. Our model focused on scent mark use in homogeneous communities, but plant-pollinator communities are heterogeneous with networks characterized by varying degrees of both insect and flower generalism (Poisot et al., 2015). It is possible that the degree of generalism will affect the benefit of using repellent scent marks. We expect that the scent mark can be useful when foraging on generalist flowers but not when visiting flowers exploited by a small fraction of pollinators.

In our study, we were also interested in the effect of using repellent scent marks on the nectar resources. As we hypothesized, the use of social information correlates the behavior of pollinators and modifies the distribution of nectar resources. When the individuals use the scent mark as an inadvertent source of social information, the repartition of resources is more homogenous. Because the social information is a repellent, the correlation between visits will be negative, and flowers will not be overexploited. Moreover, because pollinators using scent marks no longer exploit flowers with little or no nectar, flowers should have enough time to produce a high amount of nectar between two visits. Our results corroborate this hypothesis, as the mean amount of nectar collected per flower is higher when pollinators use the scent-mark. Consequently, the pollinators can detect a higher number of flowers, while the flowers are not underexploited, resulting in optimal use of nectar resources.

The homogenization of nectar resources is likely to affect the selective value of social information. Stout and Goulson (2002) used a theoretical model to examine the consequences of nectar secretion rates on bumblebee's response to previously visited flowers. Their model predicted that the optimum frequency between visits was open to "cheating" by indiscriminate foragers that do not reject any flowers and would benefit from a homogeneous resource landscape when in low frequency. Likewise, we expect that the use of scent marks in our model is frequency-dependent and that at low frequencies, foragers foregoing the use of social information would fare better than their informed counterparts.

In addition to the homogenization of nectar resources, the use of repellent scent marks also impacts the

number of visits per flower and the subsequent pollen dispersal among the community. Indeed, even if the overall number of flowers detected increases, the number of visits per flower decreases when pollinators use repellent scent marks. The relation between visitation rate and reproductive success will depend on a myriad of factors, including flower morphology, flower phenology, and pollinator behavior (Gallagher & Campbell, 2020; King et al., 2013; Lázaro et al., 2013). Our results suggest that the use of the scent-mark can decrease the pollination by decreasing the overall visitation rate, which has been shown to be correlated to pollen receipt (Cayenne Engel & Irwin, 2003), but also by limiting the pollen transfer to other flowers.

The mismatch between pollinator foraging success and pollination does not necessarily entail a deficient pollination service, particularly when we take diversity into account. Higher pollinator abundance and diversity have been shown to increase yield in pollinator-dependent crops in several independent studies (Garibaldi et al., 2016). More diverse communities should contain species with variable degrees of generalism, life span, and mobility, thus differing in their ability to use social information, which might increase pollination services and ensure resilience. The diversity in social information use among the pollinators' community is likely to lead to the co-existence of pollinators that use the scent-mark with some that do not. This is particularly likely when we consider possibility of frequency dependent selection of the scent-mark use (Stout & Goulson, 2002) as discussed above.

To better understand how foraging strategies impact pollination services, it would be interesting to further explore the diversity of pollinators and plants and the associated foraging strategies. According to the optimal foraging theory, adaptation promotes pollinators' generalism when competition between pollinators is strong (Revilla & Křivan, 2016), which consequently facilitates plant diversity. Social foraging might further contribute to our understanding of the link between foraging strategies and diversity in plant-pollinator communities, as differential exploitation costs might maintain the diversity of pollinators.

Acknowledgements

We thank Pau Capera-Aragones and an anonymous reviewer whose suggestions greatly improved the quality of this article.

References

- BALLANTYNE, G. (2011). ANTS AS FLOWER VISITORS: FLORAL ANT-REPELLENCE AND THE IMPACT OF ANT SCENT-MARKS ON POLLINATOR BEHAVIOUR.
- BAUDE, M., DAJOZ, I., & DANCHIN, É. (2008). INADVERTENT SOCIAL INFORMATION IN FORAGING BUMBLEBEES: EFFECTS OF FLOWER DISTRIBUTION AND IMPLICATIONS FOR POLLINATION. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 76(6), 1863–1873. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ANBEHAV.2008.08.010](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.08.010)
- BAUDE, M., DANCHIN, É., MUGABO, M., & DAJOZ, I. (2011). CONSPECIFICS AS INFORMERS AND COMPETITORS: AN EXPERIMENTAL STUDY IN FORAGING BUMBLE-BEES. *PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B: BIOLOGICAL SCIENCES*, 278(1719), 2806–2813. [HTTPS://DOI.ORG/10.1098/RSPB.2010.2659](https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2659)
- BOULINIER, T., DANCHIN, E., MONNAT, J.-Y., DOUTRELANT, C., & CADIOU, B. (1996). TIMING OF PROSPECTING AND THE VALUE OF INFORMATION IN A COLONIAL BREEDING BIRD. *JOURNAL OF AVIAN BIOLOGY*, 27(3), 252. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/3677230](https://doi.org/10.2307/3677230)
- BRISCOE, B., LEWIS, M. A., & PARRISH, S. E. (2002). HOME RANGE FORMATION IN WOLVES DUE TO SCENT MARKING. *BULLETIN OF MATHEMATICAL BIOLOGY*, 64(2), 261–284. [HTTPS://DOI.ORG/10.1006/BULM.2001.0273](https://doi.org/10.1006/bulm.2001.0273)
- CAYENNE ENGEL, E., & IRWIN, R. E. (2003). LINKING POLLINATOR VISITATION RATE AND POLLEN RECEIPT. *AMERICAN JOURNAL OF BOTANY*, 90(11), 1612–1618. [HTTPS://DOI.ORG/10.3732/AJB.90.11.1612](https://doi.org/10.3732/ajb.90.11.1612)
- DANCHIN, E., GIRALDEAU, L. A., VALONE, T. J., & WAGNER, R. H. (2004). PUBLIC INFORMATION: FROM NOSY NEIGHBORS TO CULTURAL EVOLUTION. *SCIENCE*, 305(5683), 487–491. [HTTPS://DOI.ORG/10.1126/SCIENCE.1098254](https://doi.org/10.1126/science.1098254)
- GALEF, B. G., & LALAND, K. N. (2005). SOCIAL LEARNING IN ANIMALS: EMPIRICAL STUDIES AND THEORETICAL MODELS. *BIOSCIENCE*, 55(6), 489. [HTTPS://DOI.ORG/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0489:SLIAES\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0489:SLIAES]2.0.CO;2)
- GALLAGHER, M. K., & CAMPBELL, D. R. (2020). POLLINATOR VISITATION RATE AND EFFECTIVENESS VARY WITH FLOWERING PHENOLOGY. *AMERICAN JOURNAL OF BOTANY*, 107(3), 445–455. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/AJB2.1439](https://doi.org/10.1002/ajb2.1439)
- GARIBALDI, L. A., CARVALHEIRO, L. G., VAISSIERE, B. E., GEMMILL-HERREN, B., HIPOLITO, J., FREITAS, B. M., NGO, H. T., AZZU, N., SAEZ, A., ASTROM, J., AN, J., BLOCHTEIN, B., BUCHORI, D., GARCIA, F. J. C., OLIVEIRA DA SILVA, F., DEVKOTA, K., RIBEIRO, M. D. F., FREITAS, L., GAGLIANONE, M. C., ... ZHANG, H. (2016). MUTUALLY BENEFICIAL POLLINATOR DIVERSITY AND CROP YIELD OUTCOMES IN SMALL AND LARGE FARMS. *SCIENCE*, 351(6271), 388–391. [HTTPS://DOI.ORG/10.1126/SCIENCE.AAC7287](https://doi.org/10.1126/science.aac7287)
- GIL, M. A., HEIN, A. M., SPIEGEL, O., BASKETT, M. L., & SIH, A. (2018). SOCIAL INFORMATION LINKS INDIVIDUAL BEHAVIOR TO POPULATION AND COMMUNITY DYNAMICS. *TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION*, 33(7), 535–548. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.TREE.2018.04.010](https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.04.010)
- GOULSON, D. (2009). THE USE OF SCENT MARKS BY FORAGING BUMBLE BEES. IN *FOOD EXPLOITATION BY SOCIAL INSECTS: ECOLOGICAL, BEHAVIORAL, AND THEORETICAL APPROACHES* (PP. 251–260). CRC PRESS.
- GOULSON, D., HAWSON, S. A., & STOUT, J. C. (1998). FORAGING BUMBLEBEES AVOID FLOWERS ALREADY VISITED BY CONSPECIFICS OR BY OTHER BUMBLEBEE SPECIES. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 55(1), 199–206. [HTTPS://DOI.ORG/10.1006/ANBE.1997.0570](https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0570)
- GOULSON, D., STOUT, J. C., LANGLEY, J., & HUGHES, W. O. H. (2000). IDENTITY AND FUNCTION OF SCENT MARKS DEPOSITED BY FORAGING BUMBLEBEES. *JOURNAL OF CHEMICAL ECOLOGY*, 26(12), 2897–2911.
- GRIMM, V., BERGER, U., DEANGELIS, D. L., POLHILL, J. G., GISKE, J., & RAILSBACK, S. F. (2010). THE ODD PROTOCOL: A REVIEW AND FIRST UPDATE. *ECOLOGICAL MODELLING*, 221(23), 2760–2768. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ECOLMODEL.2010.08.019](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019)

- GRIMM, V., RAILSBACK, S. F., VINCENOT, C. E., BERGER, U., GALLAGHER, C., DEANGELIS, D. L., EDMONDS, B., GE, J., GISKE, J., GROENEVELD, J., JOHNSTON, A. S. A., MILLES, A., NABE-NIELSEN, J., POLHILL, J. G., RADCHUK, V., ROHWÄDER, M.-S., STILLMAN, R. A., THIELE, J. C., & AYLLÓN, D. (2020). THE ODD PROTOCOL FOR DESCRIBING AGENT-BASED AND OTHER SIMULATION MODELS: A SECOND UPDATE TO IMPROVE CLARITY, REPLICATION, AND STRUCTURAL REALISM. *JOURNAL OF ARTIFICIAL SOCIETIES AND SOCIAL SIMULATION*, 23(2), 7. [HTTPS://DOI.ORG/10.18564/JASSS.4259](https://doi.org/10.18564/jasss.4259)
- GRÜTER, C., & LEADBEATER, E. (2014). INSIGHTS FROM INSECTS ABOUT ADAPTIVE SOCIAL INFORMATION USE. *TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION*, 29(3), 177–184.
- HOPE, R. M. (2013). RMISC: RMISC: RYAN MISCELLANEOUS. (1.5) [COMPUTER SOFTWARE]. [HTTPS://CRAN.R-PROJECT.ORG/PACKAGE=RMISC](https://cran.r-project.org/package=RMISC)
- KATO, M. (1988). BUMBLEBEE VISITS TO *IMPATIENS* SPP.: PATTERN AND EFFICIENCY. *OECOLOGIA*, 76(3), 364–370. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/BF00377030](https://doi.org/10.1007/BF00377030)
- KING, C., BALLANTYNE, G., & WILLMER, P. G. (2013). WHY FLOWER VISITATION IS A POOR PROXY FOR POLLINATION: MEASURING SINGLE-VISIT POLLEN DEPOSITION, WITH IMPLICATIONS FOR POLLINATION NETWORKS AND CONSERVATION. *METHODS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 4(9), 811–818. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/2041-210X.12074](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12074)
- LÁZARO, A., JAKOBSSON, A., & TOTLAND, Ø. (2013). HOW DO POLLINATOR VISITATION RATE AND SEED SET RELATE TO SPECIES' FLORAL TRAITS AND COMMUNITY CONTEXT? *OECOLOGIA*, 173(3), 881–893. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S00442-013-2652-5](https://doi.org/10.1007/s00442-013-2652-5)
- LEADBEATER, E., & CHITTKA, L. (2005). A NEW MODE OF INFORMATION TRANSFER IN FORAGING BUMBLEBEES? *CURRENT BIOLOGY*, 15(12), R447–R448. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.CUB.2005.06.011](https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.06.011)
- LEADBEATER, E., & CHITTKA, L. (2007). SOCIAL LEARNING IN INSECTS—FROM MINIATURE BRAINS TO CONSENSUS BUILDING. *CURRENT BIOLOGY*, 17(16), R703–R713.
- LIAW, A., & WIENER, M. (2002). CLASSIFICATION AND REGRESSION BY RANDOMFOREST. *R NEWS*, 2(3), 18–22.
- POISOT, T., KÉFI, S., MORAND, S., STANKO, M., MARQUET, P. A., & HOCHBERG, M. E. (2015). A CONTINUUM OF SPECIALISTS AND GENERALISTS IN EMPIRICAL COMMUNITIES. *PLOS ONE*, 10(5), e0114674. [HTTPS://DOI.ORG/10.1371/JOURNAL.PONE.0114674](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114674)
- PYTHON SOFTWARE FOUNDATION. (2019). PYTHON LANGUAGE REFERENCE, VERSION 3.8, AVAILABLE AT [HTTP://WWW.PYTHON.ORG](http://www.python.org).
- R CORE TEAM. (2020). R: A LANGUAGE AND ENVIRONMENT FOR STATISTICAL COMPUTING [MANUAL]. [HTTPS://WWW.R-PROJECT.ORG/](https://www.r-project.org/)
- RENOU, M. (2014). PHEROMONES AND GENERAL ODOR PERCEPTION IN INSECTS. *NEUROBIOLOGY OF CHEMICAL COMMUNICATION*, 1, 23–56.
- REVILLA, T. A., & KRÍVAN, V. (2016). POLLINATOR FORAGING ADAPTATION AND COEXISTENCE OF COMPETING PLANTS. *PLOS ONE*, 11(8), e0160076. [HTTPS://DOI.ORG/10.1371/JOURNAL.PONE.0160076](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160076)
- RILEY, J. R., GREGGERS, U., SMITH, A. D., REYNOLDS, D. R., & MENZEL, R. (2005). THE FLIGHT PATHS OF HONEYBEES RECRUITED BY THE WAGGLE DANCE. *NATURE*, 435(7039), 205–207.
- SALEH, N., OHASHI, K., THOMSON, J. D., & CHITTKA, L. (2006). FACULTATIVE USE OF THE REPELLENT SCENT MARK IN FORAGING BUMBLEBEES: COMPLEX VERSUS SIMPLE FLOWERS. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 71(4), 847–854. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ANBEHAV.2005.06.014](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.06.014)
- SALEH, N., SCOTT, A. G., BRYNING, G. P., & CHITTKA, L. (2007). DISTINGUISHING SIGNALS AND CUES: BUMBLEBEES USE GENERAL FOOTPRINTS TO GENERATE ADAPTIVE BEHAVIOUR AT FLOWERS AND NEST. *ARTHROPOD-PLANT INTERACTIONS*, 1(2), 119–127. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S11829-007-9011-6](https://doi.org/10.1007/s11829-007-9011-6)
- SCHMITT, U., & BERTSCH, A. (1990). DO FORAGING BUMBLEBEES SCENT-MARK FOOD SOURCES AND DOES IT MATTER?

- OECOLOGIA, 82(1), 137–144. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/BF00318545](https://doi.org/10.1007/BF00318545)
- STOUT, J. C., & GOULSON, D. (2002). THE INFLUENCE OF NECTAR SECRETION RATES ON THE RESPONSES OF BUMBLEBEES (BOMBUS SPP.) TO PREVIOUSLY VISITED FLOWERS. BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY, 52(3), 239–246. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S00265-002-0510-2](https://doi.org/10.1007/s00265-002-0510-2)
- STOUT, J. C., GOULSON, D., & ALLEN, J. A. (1998). REPELLENT SCENT-MARKING OF FLOWERS BY A GUILD OF FORAGING BUMBLEBEES (BOMBUS SPP.). BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY, 43, 317–326.
- VON FRISCH, K. (1967). THE DANCE LANGUAGE AND ORIENTATION OF BEES. HARVARD UNIVERSITY PRESS.
- WAGNER, R. H., & DANCHIN, É. (2010). A TAXONOMY OF BIOLOGICAL INFORMATION. OIKOS, 119(2), 203–209. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1600-0706.2009.17315.X](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17315.x)
- WICKHAM, H. (2011). THE SPLIT-APPLY-COMBINE STRATEGY FOR DATA ANALYSIS. JOURNAL OF STATISTICAL SOFTWARE, 40(1). [HTTPS://DOI.ORG/10.18637/JSS.V040.I01](https://doi.org/10.18637/jss.v040.i01)
- WICKHAM, H., CHANG, W., HENRY, L., PEDERSEN, T., TAKAHASHI, K., WILKE, C., WOO, K., YUTANI, H., & DUNNINGTON, D. (2016). GGPLOT2: ELEGANT GRAPHICS FOR DATA ANALYSIS. SPRINGER-VERLAG NEW YORK.
- WILLIAMS, C. S. (1998). THE IDENTITY OF THE PREVIOUS VISITOR INFLUENCES FLOWER REJECTION BY NECTAR-COLLECTING BEES. ANIMAL BEHAVIOUR, 56(3), 673–681. [HTTPS://DOI.ORG/10.1006/ANBE.1998.0794](https://doi.org/10.1006/ANBE.1998.0794)
- WILMS, J., & ELTZ, T. (2008). FORAGING SCENT MARKS OF BUMBLEBEES: FOOTPRINT CUES RATHER THAN PHEROMONE SIGNALS. NATURWISSENSCHAFTEN, 95(2), 149–153. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S00114-007-0298-Z](https://doi.org/10.1007/s00114-007-0298-z)
- YOKOI, T., & FUJISAKI, K. (2009). RECOGNITION OF SCENT MARKS IN SOLITARY BEES TO AVOID PREVIOUSLY VISITED FLOWERS. ECOLOGICAL RESEARCH, 24(4), 803–809. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S11284-008-0551-8](https://doi.org/10.1007/s11284-008-0551-8)

L'utilisation d'information privée via la trapline

À la suite de cette étude sur l'utilisation de l'information sociale, nous avons souhaité compléter l'analyse de l'utilisation d'information dans les stratégies d'approvisionnement des pollinisateurs en y intégrant l'utilisation de la trapline, comme information privée.

La trapline désigne l'organisation de la recherche de ressources par le biais de la visite séquentielle d'une série de lieux d'approvisionnement dans un ordre précis et de façon répétée dans le temps. C'est une stratégie d'approvisionnement assez commune chez les pollinisateurs que l'on retrouve aussi bien chez les colibris que les Apidés. L'utilisation de ces traplines permettrait d'améliorer l'efficacité de butinage en offrant une meilleure répartition des ressources dans le temps et dans l'espace entre les pollinisateurs.

Les questions que nous voulions élucider étaient les suivantes :

- 1 Est-ce que l'utilisation d'une trapline permet aux pollinisateurs d'améliorer leur efficacité de butinage lorsque la compétition augmente ?
- 2 Est-ce que l'avantage qu'offre la trapline est lié à l'originalité du parcours du pollinisateur ?
- 3 Comment l'interaction de l'information sociale (par la marque odorante) et de l'information privée (par la trapline) affecte l'efficacité de butinage des pollinisateurs ?
- 4 Est-ce que l'utilisation de la trapline seule ou combinée à l'utilisation de la marque odorante affecte la communauté florale, notamment la dispersion du pollen ?

Pour cette nouvelle étude, les simulations explorent l'ensemble des fonctionnalités du modèle, à savoir l'utilisation de la trapline, le calcul de l'originalité du parcours et l'utilisation de la marque odorante. Au début de chaque simulation, si les individus suivent une trapline, une liste de fleur leur est aléatoirement attribuée, en limitant le recouvrement des fleurs à visiter. Cette liste est ensuite ordonnée par la méthode du plus proche voisin, pour minimiser la distance à parcourir entre deux fleurs. Les traplineurs s'orientent en fonction de leur liste et ne visitent que les fleurs qui leur ont été attribuées. Contrairement aux individus qui ne suivent pas de trapline, les pollinisateurs utilisant l'information privée peuvent visiter plusieurs fois les mêmes fleurs. Ainsi, lorsqu'un pollinisateur est arrivé à la fin de sa liste il retourne à la première fleur qu'il a visité et recommence le même parcours. Si en plus de la trapline, le pollinisateur construit sa stratégie d'approvisionnement en s'appuyant également sur la marque odorante répulsive, il va tester la fleur avant de prendre la décision de la visiter. Si le test de Bernoulli se conclut sur un succès le pollinisateur visitera la fleur, sinon il s'en éloignera et se dirigera vers la prochaine de sa liste.

Nos résultats montrent que :

- a L'utilisation de la trapline permet d'améliorer l'efficacité de butinage des pollinisateurs à forte compétition.
- b L'originalité du parcours a un rôle clé dans l'efficacité de la stratégie trapline, mais l'utilisation de la marque odorante permet de compenser le manque d'originalité d'un parcours et de maintenir le niveau de récolte, ce quel que soit le nombre de fleurs partagées.
- c L'utilisation de stratégies d'approvisionnements basées sur l'information privée et ou sociale chez les pollinisateurs mène à une diminution de la dispersion du pollen dans la communauté florale, mettant en évidence un non-alignement des intérêts dans la relation mutualiste plantes-pollinisateurs.

Cette étude devrait être soumise dans les mois à venir chez *Behavioural Ecology*.

Le code pour réaliser ces simulations sera mis en ligne sur GitLab une fois l'article publié.

Résultats préliminaires sur l'impact des stratégies d'approvisionnement à l'échelle de la colonie

Lors des simulations présentées dans ce chapitre 3, la quantité totale de nectar récoltée par l'ensemble des individus a également été relevée. Cela nous a permis d'examiner le succès d'approvisionnement de l'ensemble des pollinisateurs en tant que membres d'une même unité sociale.

En effet, si dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes focalisés sur l'efficacité d'approvisionnement à l'échelle de l'individu, certaines espèces de pollinisateurs sont sociales, comme les bourdons ou encore l'abeille mellifère, et les stratégies d'approvisionnement examinés vont affecter non seulement l'individu, mais aussi l'ensemble de l'unité sociale.

Nos résultats, présentés dans la Fig 15, montrent que :

- A très faible densité, la récolte globale de colonie augmente, lorsque le nombre d'individus augmente.
- L'utilisation des stratégies d'approvisionnements trapline ou marque odorante permet de garantir une meilleure récolte à la colonie.

- Lorsqu'il y a plus d'un pollinisateur pour deux fleurs (0.5), l'efficacité de butinage au niveau de la colonie peut être négativement affectée par l'augmentation du nombre de pollinisateurs suivant la stratégie d'approvisionnement adoptée. En effet, lorsque les individus de la colonie utilisent une stratégie trapline (seule), la quantité de nectar récoltée diminue avec l'augmentation du nombre d'individu alors qu'elle reste relativement stable lorsque les pollinisateurs utilisent la marque odorante (seule ou avec la trapline).

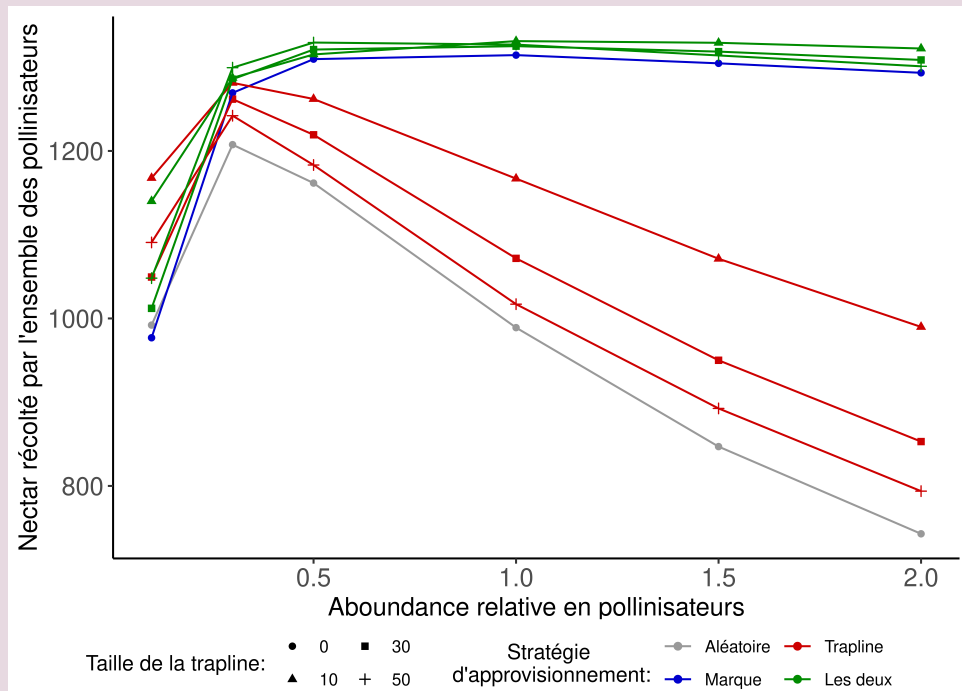


Fig 15 : Quantité de nectar moyenne récoltée par l'ensemble de la colonie lors des simulations en fonction de l'abondance relative des pollinisateurs en fonction du nombre de fleurs. Les couleurs des courbes font référence aux différentes stratégies d'approvisionnement adoptées par l'ensemble des pollinisateurs. Les formes superposées aux courbes indiquent les tailles de trapline utilisées le cas échéant, ou 0 s'il les pollinisateurs n'en n'utilisent pas.

Nos résultats présentant la quantité de nectar brute récoltée par la colonie, ils ne prennent pas en compte qu'une augmentation de la taille de la colonie, va entraîner une augmentation de ses besoins. Malgré cela, nos résultats préliminaires mettent en évidence un lien entre les stratégies d'approvisionnement et la taille optimale de la colonie. Ces résultats préliminaires montrent qu'il serait intéressant à l'avenir d'explorer les questions de socialité avec notre modèle. Ce possible développement sera abordé à la fin de cette thèse, dans la discussion générale.

Chapitre III: Modelling the effects of the trapline foraging strategy on the pollinator efficiency and on the pollen dispersal.

Elise Verrier^{1*}, Jonathan Louison¹, Emmanuelle Baudry¹, Carmen Bessa-Gomes¹

¹Ecologie Systématique Evolution, UMR 8079, Univ. Paris Saclay, CNRS, AgroParisTech, 362 rue du Doyen André Guinier, 91400 Orsay, France

*Corresponding author: Elise Verrier, Université Paris-Saclay, 362 rue du Doyen André Guinier, 91400 Orsay, France. Email: elise.verrier@laposte.net

Keywords: trapline foraging, pollinators, competition, simulation modelling, community, scent marks.

Abstract

The use of a trapline, i.e., visiting a series of foraging sites in a specific order and repeatedly over time, has been found in many pollinators, from bees to hummingbirds or lepidopterans. It has been shown, especially at the individual level in bumblebees, that this foraging strategy allows them to gain in efficiency. However, the effects of trapline use have not been studied at the scale of the plant-pollinator community, either the impact of the presence of competitors on the pollinators' foraging efficiency or the consequences of such a strategy on pollen dispersal in the floral community. We developed a spatially explicit agent-based model to examine the effects, at both individual and community levels, of pollinators using trapline foraging strategy. Trapline use could be combined with the use of the repellent scent marks left unintentionally by individuals when they visit a flower. These marks can be used to avoid visiting recently depleted resources. The model simulates a population of pollinators foraging on flowers in a continuous 2D space in which we can vary the density of pollinators. Our results show that the use of the trapline allows to improve the foraging efficiency of pollinators in contexts of strong competition and is being related to the originality of their pathway. Moreover, the complementary use of the scent mark allows to maintain a satisfactory level of harvest when this originality decreases. Finally, the use of the trapline decreases pollen dispersal within the floral community and this effect is even more important when there is a combination of both foraging strategies. (258)

Introduction

Plant-pollinator interaction has been the object of a long lasting interest from evolutionary and ecological standpoint (Willmer, 2011). This mutualistic interaction relation between plants and pollinators ensures the transport of pollen between flowers in exchange of a sugar-rich substance, the nectar, or consumption of a portion of the pollen (Boucher et al., 1982). Hence, while the flowers must attract pollinators to ensure their reproduction, the pollinators seek to feed. Each species therefore has an interest in developing strategies to achieve their objective at the lowest cost

The close association between plant and pollinators is a major selective pressure that has amounted to the coevolution of many species. Among the most iconic relationships, we can cite the pollination of yuccas by yucca moths (Pellmyr et al., 1996). Female moths lay eggs in the flowers, of which they are the unique pollinator. The larvae will feed on a portion of the seeds before emerging as adults and pollinating the yuccas in their turn. We can also present the no less popular pollination of *Angraecum sesquipedale* by hawk moths with long tongue, hypothesized by Darwin before being described by Wasserthal in 1997.

In addition to a plethora of physical adaptations, pollinators have also developed numerous behavioral strategies to improve their foraging efficiency (Thorp, 2000). Insects can, for example, use scent marks to avoid recently visited flowers (Goulson et al., 1998; Yokoi & Fujisaki, 2009), a strategy that allows insects to save time probing flowers containing a low reward but that can reduce the pollen transfer between flowers (Verrier et al., 2021).

Another strategy is to use a *trapline* (Thomson et al., 1982). According to Heinrich (1979), this term has been introduced by Janzen after his work on *Euglossine bees*, where he discovered that the female bee have a similar foraging routine each day by visiting the same flowers in the same order (Janzen, 1971). Since this publication, the trapline behavior has been observed in numerous pollinators, like butterflies (Gilbert, 1975; Young & Montgomery, 2020), honey bees (Buatois & Lihoreau, 2016), hummingbird (Gill, 1988) or bumblebees (Thomson, 1988, 1996; Thomson et al., 1982).

The use of a trapline, which requires the mobilization of private information concerning the position of the flowers (Danchin et al., 2004), is believed to increase the foraging efficiency. Traplines may boost individuals foraging success if they allow them to center their activity most rewarding resources (Deygout et al., 2009; Thomson et al., 1987). Given the renewable nature of the resources exploited by pollinators, traplines may also allow them set up optimal visitation schedules in relation to resources replenishment rates (Ohashi & Thomson, 2005; Possingham, 1989).

Traplines are also likely to increase pollinators travel speed (Ohashi et al., 2007). Indeed, pollinators

need to visit numerous scattered resources during their foraging journey, a routing problem analogous to the well-known traveling salesman problem in mathematics (finding the shortest multi-destination route while visiting each location only once), and previous research has highlighted that pollinators optimized their flight distances by rearranging flower visitation sequences (Lihoreau et al., 2010). In addition to trapline advantages in terms of foraging routine, this foraging strategy be advantageous in terms of competition for the access to resources. Because traplines require the mobilization of private information, experienced individuals may outcompete less experienced conspecifics when exploiting overlapping areas.

In this study, we hypothesis that the competition experienced by foragers may also be reduced by having an original pathway, i.e., sharing as few flowers as possible with competitors. This increase of the efficiency will be related to the competition and the quantity of information of the pollinators (i.e., the size of its trapline). We expect that when the pressure of competition will increase, a trapline foraging strategy will ensure a better distribution of the flower's resources among the pollinators' community and offer better harvest for the individuals.

Nevertheless, as a strategy develop by the pollinator community, the advantage of traplining for pollinator does not necessarily translate in improved pollination albeit the mutualistic nature. Indeed, our previous paper highlighted that the use of a foraging strategy based on the public information decrease the pollen dispersal among the floral community (Verrier et al., 2021). That why we propose to examine the impact of the trapline strategy on the pollination. As for the use of a repulsive scent mark, we think this foraging strategy would reduce pollination by decreasing the number of visits per flower and negatively affect the pollen dissemination.

To test our hypothesis, we developed an agent-based model to examine at the individual level how the use of the trapline affects pollinator foraging efficiency in relation to the number of potential competitors and to their amount of private information. We will also examine the impact on the efficiency of pollination services for flowers, measured here in terms of visitation rate and of pollen transfer.

Materials and Methods

We developed an agent-based model to examine how the personal knowledge of the environment via a trapline affects pollinators' foraging success. Our model was designed to simulate pollinators foraging in a meadow with a specific density of flowers. The pollinators exploit a stable environment and compete with conspecifics. A previous version of this model examined the effect of repulsive scent marks on pollinators foraging success (Verrier et al., 2021). We modified this model so that pollinators could use a trapline to guide their foraging journey. Because we aim to examine whether using a trapline might reduce the competition experienced by pollinators, we chose to focus on a single foraging journey. In our

model, pollinators cannot add or remove a flower depending on the reward according to their previous experience.

The current model allows us to compare the pollinator's journey, their efficiency in the nectar collection and the pollination services for three foraging strategies (use a trapline only, use a trapline associate with the use of repulsive scent marks or have a random research strategy). At the end of the simulation, we record the mean nectar quantity collected by pollinators during the simulation, the mean flight duration, the mean originality of the pathways, the mean number of visits per flower and the mean number of flowers reached by the pollen during the simulation. The model is coded in Python 3.8 (Python Software Foundation, 2019) and uses *numpy* (Harris et al., 2020), *scipy* (SciPy 1.0 Contributors et al., 2020), and *pandas* (McKinney, 2010) packages. The code is based on the structure of the Py_IBM package (Frazao, 2018). The code and its requirements are available on GitLab (online soon). A detailed version of the model description based on the ODD (Overview, Design concepts, Details) protocol (Grimm et al., 2010, 2020) is available in the Chapter 1 along with a detailed description of the model parameters, variables, and their values.

Model entities and variables

The model is composed of three entities: the meadow (a continuous torus in 2D occupied by the agents) and two classes of agents, namely flowers and pollinators.

Flowers are immobile agents characterized by the amount of their nectar at each step of the simulation. This variable is a function of time since the last pollinator visit and the speed of nectar refill.

Pollinators are mobile agents characterized by their movement rules (trapline vs random) and flower probing strategy (use of repulsive scent marks or not). In our simulations, all pollinators within any individual simulation are identical regarding these traits. Their foraging performance is examined considering three variables: the amount of nectar collected, the number of flowers visited, and the time spending flying between flowers. We also track the list of the flowers they visited; this gives us a metric to estimate the originality of their pathways, as well as the potential for pollination dispersal.

Process overview and scheduling

In this discrete time model, one step represents the time required for one action by the pollinator. The duration of the foraging journey is 1,000 steps. At the start of the simulation, the flowers are full of nectar (1), and the pollinator nectar harvest is set to 0. After initializing the toroid meadow, the flowers are randomly positioned. The effect of the number of flowers was examined in the preliminary sensitivity analysis and was fixed at 250 for the simulation experiments (Verrier et al., 2021). To model various levels of competition, our simulation experiments examined a range of values for the number of pollinators

per flower. The pollinators are randomly placed on the map. Due to the random distribution and stochasticity of the model, the possibility that two agents of the same category (i.e., two flowers or pollinators) are located at the same place is insignificant. Nevertheless, we decided that multiple pollinators could not be simultaneously present on the same flower.

The initialization of pollinators also entails the attribution of their individual traplines. We decide to attribute the flowers in each trapline using an algorithm that would favor trapline originality. At the beginning of the simulation, the trapline of each pollinator is created by random sampling the flower list without replacement. When the list of flowers is empty, we return to the original list and proceed sampling without replacement.

When all pollinators have their trapline, the list of flowers is arranged by the nearest neighbor method, the distance between each flower is minimized. This order will be set for the entire simulation. When the pollinator finishes its series, he will come back to the first flower of its trapline.

Pollinator process scheduling

The process scheduling for the pollinator depends of its foraging strategy and is summarized in Fig 16. When the pollinator is on a flower, its action depends on whether it uses the scent mark. If the pollinator uses this source of public information, the probability of visiting the flower is the outcome of a Bernoulli trial with the probability set to correspond to the concentration of scent marks on the flower. In the case of success, the pollinator will visit the flower, otherwise it will move at the next time step. If the pollinator does not use social information, it will always visit the flower. Once in the flower, it will harvest all the available nectar, and this quantity will be added to the total amount of collected nectar.

In our model, the major cost associated with exploiting a flower is the time involved, a cost likely to depend on flower complexity. The pollinator will stay in the flower for a fixed period. In our study, all flowers are homogenous, and the time steps spent on flowers are the same for all individuals on a flower.

When the pollinator is not on a flower, it will move according to its foraging strategy. If the pollinator follows a trapline, it will move in the direction of the next flower at constant speed. If the next flower is within the pollinator's detection range (a fixed detection radius), but already occupied by another pollinator above or inside it, it will skip this flower and move in the direction of the next one of its lists.

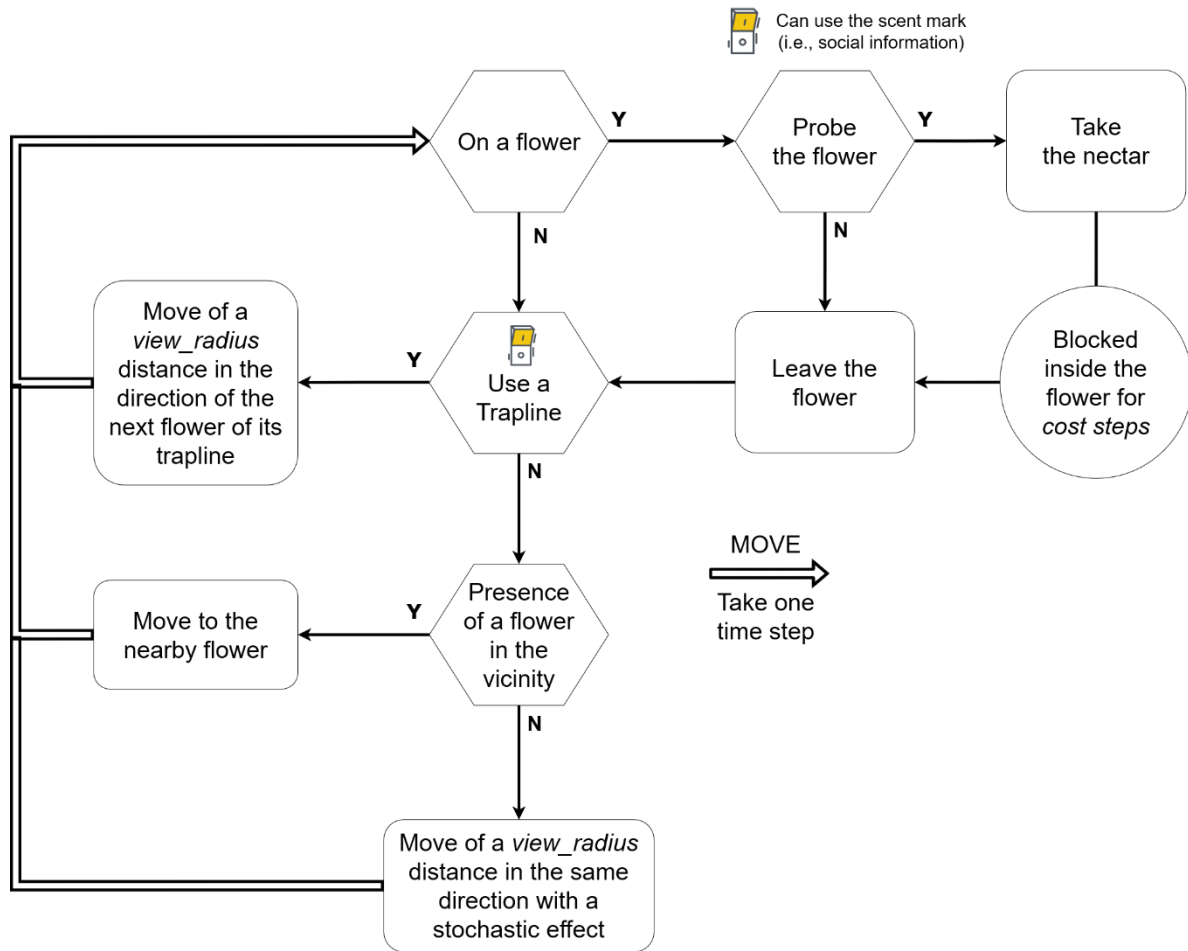


Fig 16: Scheduling of the pollinator

If the pollinator has a random research strategy, it will depend on the vicinity. If there is a flower within the pollinator's detection range, without any pollinator above or inside, the pollinator will move there. If there is more than one such flower, one is selected randomly. If there is no free flower, it will move in a direction that diverges from the previous direction by an angle taken from a Gaussian with expected value zero and variance depending on the degree of inertia.

Flower process scheduling

When all pollinators have completed their action, the scent mark and nectar quantity of every flower are updated. Both events are linearly dependent on the time since last visit (Fig 17) (Stout & Goulson, 2002). Following the pollinator's presence within the flower, the nectar quantity is set to 0, whereas the scent mark is set to 1. As the time since last visit increases, the amount of nectar accumulates, and the scent mark fades.

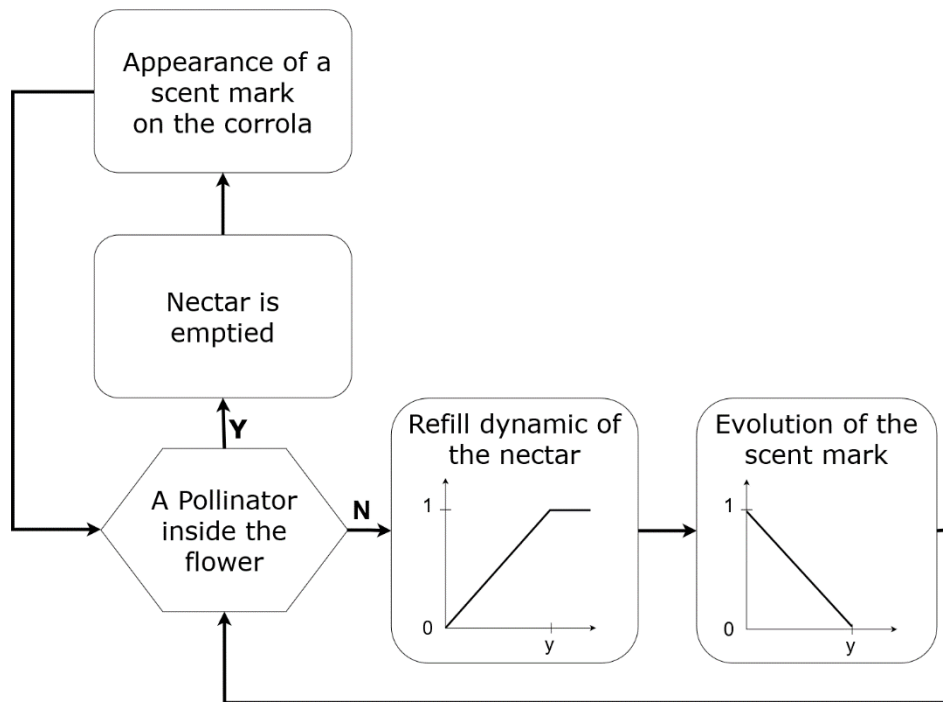


Fig 17: Scheduling of the flower

Simulation experiments

The values of each parameter are presented in the Table 6 and have been set following the results of the sensitivity analysis made in our previous study (Verrier et al., 2021).

This sensibility analysis informed our choice of model parameters. The amount of nectar collected increases linearly with the number of steps. As this parameter markedly influences the duration of the simulation, it was set to 1,000 steps. Because the coefficient of nectar refill has the greatest impact on the quantity of nectar collected, we chose to examine three contrasting values (0.001, 0.0025, 0.005), corresponding to 1, 2.5, and 5 refills per simulation, respectively. The time spent probing each individual flower (*cost* parameter in our model) will influence the amount of nectar collected and the advantage of using repellent scent marks. Further analyses showed that when the cost increases, it gives an advantage to individuals using the scent mark (Verrier et al., 2021). We decided to set the cost to a low value (5-time steps, i.e., the pollinator remains in each flower for 0.5% of the simulation) to focus on the consequences of competition on the foraging strategy.

Concerning the trapline foraging strategy, to keep the repetitive aspect of the trapline we set the maximum size of the trapline at 50. Indeed, for a simulation of 1000 steps, pollinators visited in mean 100 flowers, so they had the opportunity to do at least two times their trapline.

Table 6: List of the model parameters and their default or exploited values during the simulation experiments.

<i>Type</i>	<i>Parameters</i>	<i>Value</i>
Environment	Map size	50
	Number of steps in the simulation	1000
Flowers	Number of flowers (as a function of meadow area)	0.1 (250 flowers)
	Coefficient of nectar refill	[0.001, 0.0025, 0.005]
Pollinators	Pollinators per flower	[0.1, 0.3, 0.5, 1, 2]
Foraging behavior	Use of repellent scent marks	True or False
	Trapline size	None or [5, 10, 20, 30, 40, 50]
	Time spent probing each flower (cost)	5
Flower detection and movement	Detection radius	1
	Degree of inertia in pollinators' random movement	0.1

Specifics outputs of the model

Pathway originality

To examine the effect of trapline use on pollinator foraging success, we examined the originality of pollinators' pathways. We define that a pollinators' pathway is the most original when none of its visited flower is shared with another pollinator, and its value is 1. If all the flower of this pathway is also visited by all the other pollinators, the value of its pathway originality is 0.

To calculate the originality, we defined a pathway originality matrix for each pollinator. Each row represents one flower visited by the focal pollinator i , each column represents all other pollinators.

$$\begin{array}{cccccc}
 & P_1 & P_2 & \cdots & P_i & \cdots & P_n \\
 F_{i1} & \left(\begin{array}{cccccc}
 1 & 0 & \cdots & x & \cdots & 1 \\
 F_{i2} & 1 & 1 & \cdots & x & \cdots & 0 \\
 \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\
 F_{ik} & 0 & 1 & \cdots & x & \cdots & 1
 \end{array} \right) & (1)
 \end{array}$$

In this matrix, equation (1), the coefficient of the $P_j F_k$ cell is defined by:

- 1 if the pollinator P_j has visited the flower F_k
- 0 else.

The mean of the matrix indicates the similarity of the pathways. The originality is the difference between 1 and the mean of the matrix.

Pollen dispersal, cross_pollination value

To study the pollen dispersal, we analyze the potential number of flowers reached by the pollen of a focal one. To obtain the value of *cross_pollination* we count the mean number of flowers visited by a pollinator after he leaves the focal flower.

The analyses were performed with R 4.0.3 (R Core Team, 2020) using the *Rmisc* (Hope, 2013) and *plyr* (Wickham, 2011) packages. The graphs were created with the *ggplot2* package (Wickham et al., 2016).

Results

Efficiency of nectar collection by pollinators

We first wanted to address the consequences of the foraging strategies in terms of the amount of nectar collected (Fig 18). The mean amount of nectar harvested by pollinators depends, above all, of the relative abundance of pollinators, for all foraging strategies (Fig 18A). However, except for a tiny trapline and few competitors (one pollinator for 10 flowers with a trapline of 5 flowers), the average amount of nectar harvested by pollinators is greater when pollinators use a trapline in comparison to those using a random search strategy.

We can also note that the use of the social information complementary of the trapline increases the nectar collection when there is more than one pollinator for two flowers. Moreover, the use of the scent mark allows stabilizing the harvest when the number of flowers in the trapline increase, whereas this is negatively correlated when the pollinators rely just on their personal information.

If the trapline foraging strategy, combined or not with the use of the scents mark, improves almost every time the nectar collection, in terms of energy consumption the conclusions are different (Fig 18B).

Indeed, when the competition is low (less than one pollinator per flower in our simulations), the ratio between the nectar quantity collected and the duration of the flight is better for the pollinator with a random search strategy, and this ratio is the worst when the pollinators use the trapline and the scent mark together.

However, when the competition is greater than one pollinator per flower, the use of private information in combination or not with the social information gives a real advantage to the pollinators.

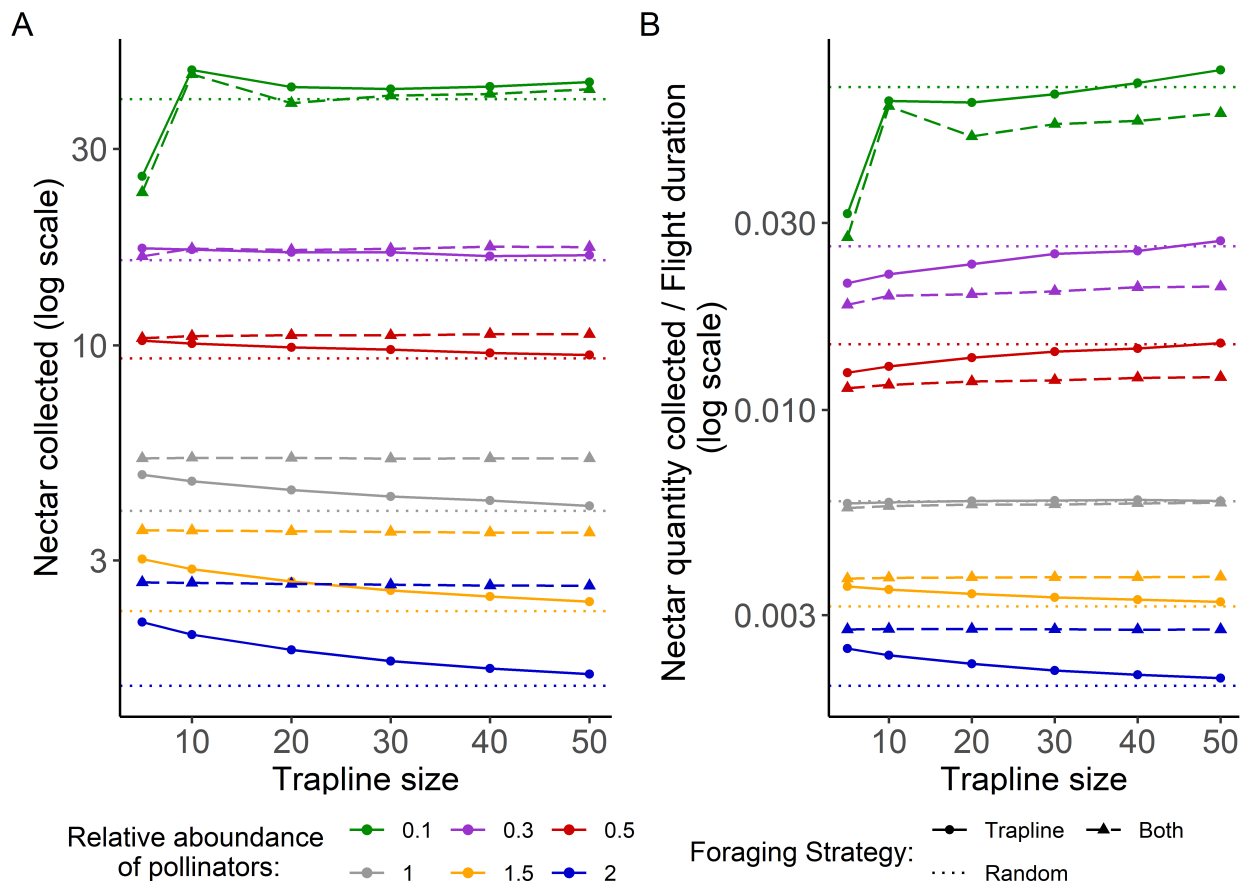


Fig 18: (A) Mean amount of nectar collected by the pollinator during the simulation. (B) The ratio of the mean amount of nectar collected by the pollinator during the simulation and the duration of its flight duration (i.e., when the pollinator is not visiting a flower). In both figures, the x-axis is the number of flowers in the pollinator's trapline; the solid lines with circles represent pollinators using a trapline foraging strategy, the dashed lines with triangles those which are using the trapline and the scent-mark, and the dotted lines for those using a random search strategy. The color refers to the relative abundance of pollinators compared to flowers. The simulations ran for three values of flower nectar secretion rates (0.001, 0.0025, 0.005). Because this does not qualitatively affect our results, we choose to present the figures with a unique nectar secretion value (i.e., 0.005). Figures with the others refill coefficients can be found in annexes 3.

Impact of the foraging strategies on the pollinators' journey

We analyzed whether the relative advantage of trapline foraging in competitive scenarios could be ex-

plained by the originality of the pollinator's pathway (Fig 19). We observed that the originality of the pathway is better when the pollinators use a trapline (Fig 19A). In other words, compared to a population with random search behavior, when pollinators use a trapline strategy, the resource is better distributed among them. It should be noted that the use of the scent mark does not change the originality of the route.

Nonetheless, this originality decreases with the size of the trapline but it is not affected by the level of competition (except for low competition, e.g., 10 flowers for 1 pollinator). This can be surprising because the originality of random seekers is positively correlated with the relative abundance of pollinators. This effect is related to the definition of originality, linked to the number of flowers visited by a pollinator. An increase in the pollinator abundance negatively affects the numbers of flowers they visit, and consequently diminishes the number of flowers shared by pollinators and increases the originality.

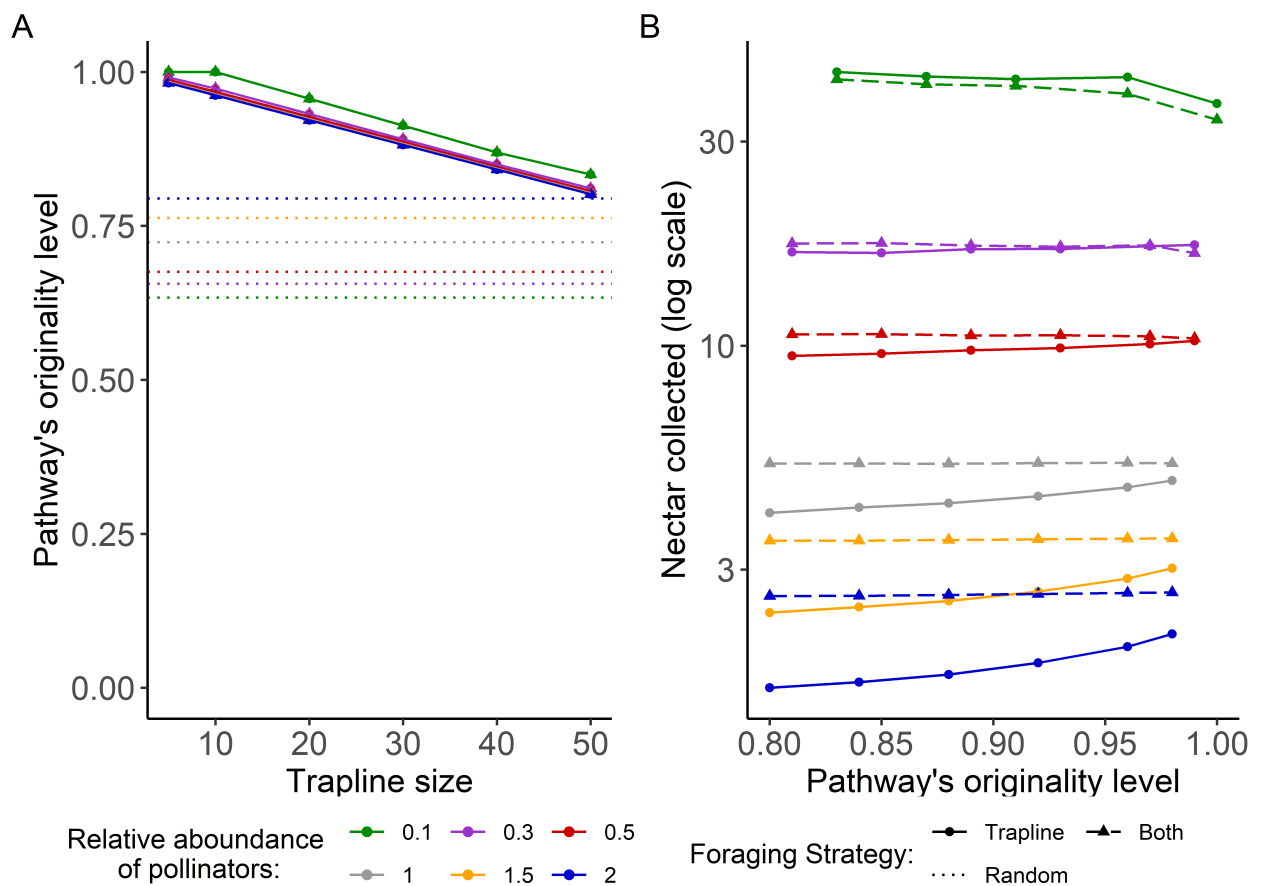


Fig 19: (A) Mean originality of pollinators' pathway in function of the number of flowers in the pollinator's trapline. (B) Mean amount of nectar collected by the pollinator during the simulation in the function of the originality level of the pathway. In both figures, the solid lines with circles represent pollinators using a trapline foraging strategy, the dashed lines with triangles that are using the trapline and the scent-mark, and the dotted lines for those using a random search strategy. The color refers to the relative abundance of pollinators compared to flowers.

Then we want to address the effect of the originality of the pathways on the amount of nectar harvest

(Fig 19B, results for traplines of different sizes are mixed). As we saw before the competition has the biggest impact on the nectar quantity collected and the use of the scent mark with the trapline is advantageous at a high competition level. But for low competition levels, the use of the trapline without the use of scent mark leads to better efficiency. This is also the case at intermediate competition levels (three pollinators for 10 flowers and one pollinator for two flowers) when the originality of pathway is very high (i.e., almost none of its flowers are shared with the others).

In other words, the use of the scent marks in addition to a trapline is advantageous when the pollinator pathway is similar to the others, because it shares a lot of flowers of its routine with conspecifics or the pressure of competition is high.

Impact of the trapline foraging strategy on the pollination

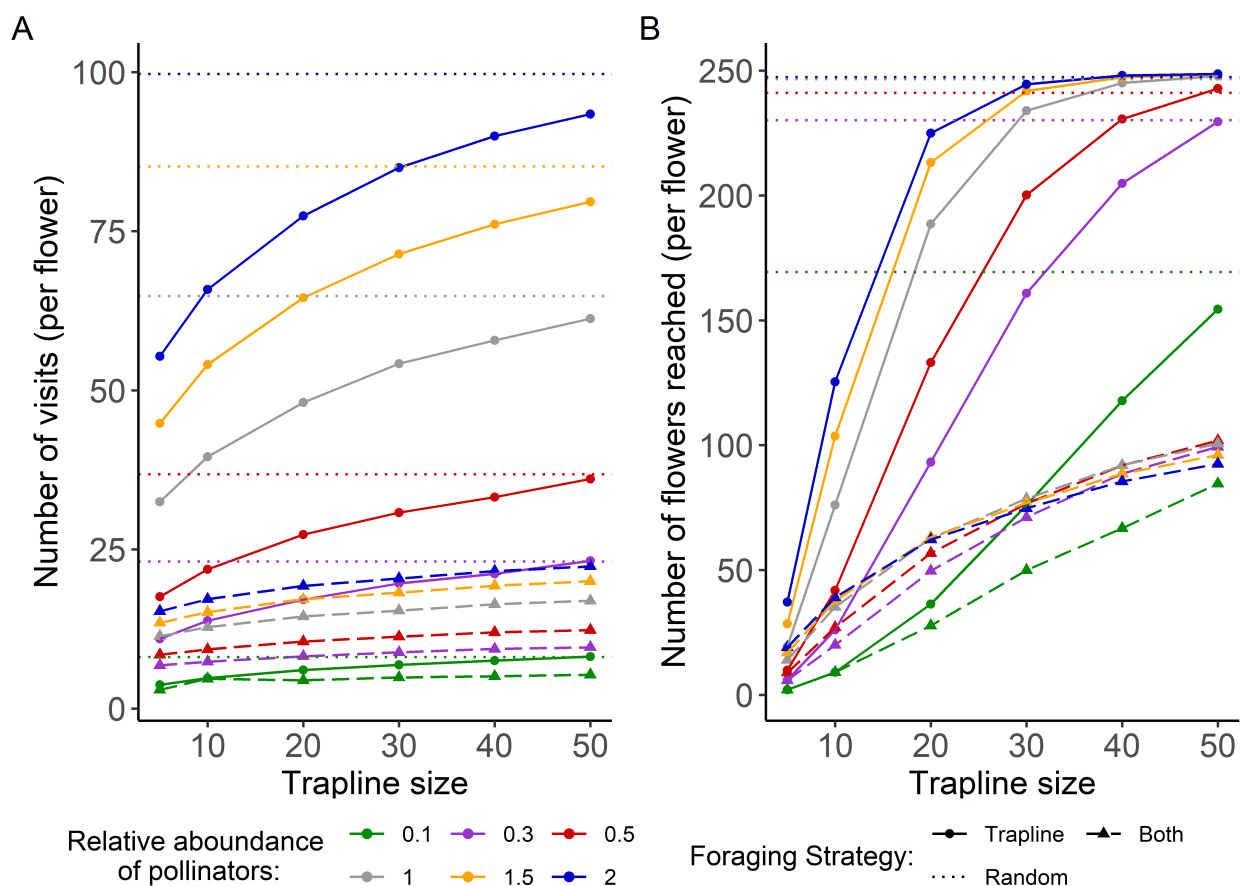


Fig 20: (A) Mean number of visits per flower during the simulation. (B) Mean number of flowers visited by all pollinators after they leave the focal flower. In both figures, the x-axis is the number of flowers in the pollinator's trapline; the solid lines with circles represent pollinators using a trapline foraging strategy, the dashed lines with triangles those which are using the trapline and the scent-mark, and the dotted lines for those using a random search strategy. The color refers to the relative abundance of pollinators compared to flowers.

Finally, we looked at the consequences of the foraging strategy on the flower community, especially on pollination. Fig 20A represents the mean number of visits per flower in different combinations of

trapline size and competition level.

We observe that the trapline foraging strategy affects the pollination service: when the pollinators use a trapline there is fewer visits per flowers. The decrease in pollination service is heightened by the combined use of the trapline and repulsive scent marks. The relative reduction in number of flowers visited due to the combined use of trapline and repulsive scent marks is more notable when the relative abundance of pollinators is high.

However, the number of visits can be a poor indicator of the pollination service. Indeed, the number of flowers that receive the pollen is more important for reproduction. Fig 20B shows the mean number of flowers reached by the pollen of a focal flower as a function of the trapline size and the relative abundance of pollinators. The results confirm that the trapline foraging strategy negatively affects the dispersion of the pollen among the flower community compared to a random search strategy. This difference is more visible for low competition situations (under 1 pollinator for one flower) and a tiny trapline.

If the pollinators also use the scent mark, the pollen dispersion falls drastically in comparison to the random search strategy, regardless of the size of the trapline or the competition level.

Discussion

When the resource is renewable like the nectar or the pollen, a revisitation foraging strategy, like the use of a trapline, can improve the efficiency of a pollinator (Possingham, 1989; Williams & Thomson, 1998). With our model we want to address if this improvement can be visible in competitive situations. Our results show that the use of a trapline allow pollinators to escape the competition pressure. This is true for the raw efficiency, the amount of nectar harvested by pollinators is higher when they use a trapline than for random foraging behavior. But it is also true when we correct this efficiency by the time of flight, whose effect is visible at higher competition. These results are in concordance with what has been found previously in theoretical and experimental studies on the bumblebee (Ohashi et al., 2008; Ohashi & Thomson, 2005, 2009).

Our results are likely to underestimate this better efficiency of the trapline strategy for two reasons. First, in our model we have chosen to consider that traveling pathways were modelled by joining the nearest neighbor's flower, which is already a shorter route than the random order (Anderson, 1983). If the optimization of the pathway is a necessity and a reality for the pollinators (Lihoreau et al., 2010; Ohashi & Thomson, 2005; Tello-Ramos et al., 2015), an approach with a salesman problem resolution can be more appropriate (Lihoreau et al., 2012). However, depending on the environmental conditions, pollinators do not always manage to develop the best pathway (Ohashi et al., 2007; Woodgate et al., 2017). In addition, from a theoretical point of view the nearest neighbor method, less complex and less

energy consuming to implement in our model, gives satisfactory results for our study (Anderson, 1983).

Then, the traplines modelled here are also likely to underestimate the efficiency as they are not optimized journeys built on previous experience. Indeed, as we wanted to compare the foraging success within a single given foraging bout, we choose to create rigid traplines. Yet, in nature pollinators do adjust their routes in term of size and geometry of their foraging area, notably as a response of competition (Lihoreau et al., 2016; Thomson et al., 1987).

One of the components that explains the success of the trapline strategy is the pathway's originality, which limits exploitative competition of flowers. In our model, the distribution of flowers in traplines limits the overlap of foraging areas between pollinators, so it is not surprising that the routes of trapline individuals are more original than those with a random searching strategy. This decision limits the effect of the rigidity of our traplines and is consistent with theoretical results on the emergence of resource segregation from simple rules (Dubois et al., 2021; Riotte-Lambert et al., 2015).

Although our measure of originality is simple by only considering the comparison of visited flowers (no geometric study of movement or time elapsed between visits by each pollinator, which are also important (Ohashi et al., 2008; Tello-Ramos et al., 2019)), it allows us to capture some interesting trends. Our results show that the larger the trapline size, the more flowers are shared and thus the less unique. This loss of originality has a negative impact on nectar harvesting, which is all the truer when competition increases. Our results are in accordance with previous findings in theoretical and experimental work (Makino & Sakai, 2004; Ohashi & Thomson, 2005).

The efficiency of the trapline strategy can be enhanced by the complementary use of the repellent scents mark, especially in a context of high competition. Even if the use of the scents mark does not affect the level of originality of the trapline, it avoids the cost of visiting empty flowers. To our knowledge, this is the first time that a theoretical model has shown that the use of repulsive scents mark can overcome low resource segregation for a trapline foraging strategy.

As expected, like our previous study (Verrier et al., 2021), our results show a non-alignment of interests in the mutualistic plant-pollinator relationship. If the trapline strategy allows a better nectar harvest, it also decreases the number of visits per flower and the pollen dispersal. This drop is even more drastic when the trapline is improved using the scent marks.

These results contrast with previous simulation models by Ohashi and Thomson (2005; 2009). When modelling the consequences of trapline foraging using a restraint floral abundance and low competition, authors observed an increased pollination, as random pollinators were more likely to revisit flowers. Although low competition leads to similar pollination service be either random or traplining pollinators, the latest will never excel the service provided by random pollinators. This is due to our modelling

assumptions: our model actively stops individuals using a random strategy from revisiting the same flower. This assumption should avoid short-term re-visiting loops by random pollinators but actively promotes out-crossing, improving the service provided by random pollinators. But unlike the previous studies by Ohashi and Thomson (2009), we have not examined the consequences of decay in pollen transfers in consecutive visits, or of genetic diversity, which may affect our estimation of the pollination service.

The advantage of out-crossing provided by traplining pollinators is also highlighted by Thomson et al. (1982). These studies showed that if indeed the number of flowers visited was lower, trapline individuals dispersed pollen in larger areas and thus allowed more interesting out-crosses for plants.

All these results are very interesting, although our model does not allow us to study the points addressed in these different studies. For a better analysis of the effect of the trapline strategy on the pollination service it would be wise to add floral diversity, some flowers' strategies, such as aggregation, and to make our measurement of pollen dispersal more complex, based for example on the work of (Radermaker et al., 1997).

References

- ANDERSON, D. J. (1983). OPTIMAL FORAGING AND THE TRAVELING SALESMAN. *THEORETICAL POPULATION BIOLOGY*, 24(2), 145–159. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/0040-5809\(83\)90038-2](https://doi.org/10.1016/0040-5809(83)90038-2)
- BOUCHER, D. H., JAMES, S., & KEELER, K. H. (1982). THE ECOLOGY OF MUTUALISM. *ANNUAL REVIEW OF ECOLOGY AND SYSTEMATICS*, 13(1), 315–347. [HTTPS://DOI.ORG/10.1146/ANNUREV.ES.13.110182.001531](https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001531)
- BUATOIS, A., & LIHOREAU, M. (2016). EVIDENCE OF TRAPLINE FORAGING IN HONEYBEES. *JOURNAL OF EXPERIMENTAL BIOLOGY*, JEB.143214. [HTTPS://DOI.ORG/10.1242/JEB.143214](https://doi.org/10.1242/jeb.143214)
- DANCHIN, E., GIRALDEAU, L. A., VALONE, T. J., & WAGNER, R. H. (2004). PUBLIC INFORMATION: FROM NOSY NEIGHBORS TO CULTURAL EVOLUTION. *SCIENCE*, 305(5683), 487–491. [HTTPS://DOI.ORG/10.1126/SCIENCE.1098254](https://doi.org/10.1126/science.1098254)
- DEYGOUT, C., GAULT, A., SARRAZIN, F., & BESSA-GOMES, C. (2009). MODELING THE IMPACT OF FEEDING STATIONS ON VULTURE SCAVENGING SERVICE EFFICIENCY. *ECOLOGICAL MODELLING*, 220(15), 1826–1835. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ECOLMODEL.2009.04.030](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.04.030)
- DUBOIS, T., PASQUARETTA, C., BARRON, A. B., GAUTRAIS, J., & LIHOREAU, M. (2021). A MODEL OF RESOURCE PARTITIONING BETWEEN FORAGING BEES BASED ON LEARNING. *PLOS COMPUTATIONAL BIOLOGY*, 17(7), e1009260. [HTTPS://DOI.ORG/10.1371/JOURNAL.PCBI.1009260](https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1009260)
- FRAZAO, F. (2018). PY_IBM. [HTTPS://GITHUB.COM/FSFRAZAO/PY_IBM](https://github.com/FSFRAZAO/PY_IBM)
- GILBERT, L. E. (1975). ECOLOGICAL CONSEQUENCES OF A COEVOLVED MUTUALISM BETWEEN BUTTERFLIES AND PLANTS. *COEVOLUTION OF ANIMALS AND PLANTS*, 210–240.
- GILL, F. B. (1988). TRAPLINE FORAGING BY HERMIT HUMMINGBIRDS: COMPETITION FOR AN UNDEFENDED, RENEWABLE RESOURCE. *ECOLOGY*, 69(6), 1933–1942. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/1941170](https://doi.org/10.2307/1941170)
- GOULSON, D., HAWSON, S. A., & STOUT, J. C. (1998). FORAGING BUMBLEBEES AVOID FLOWERS ALREADY VISITED BY CONSPECIFICS OR BY OTHER BUMBLEBEE SPECIES. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 55(1), 199–206. [HTTPS://DOI.ORG/10.1006/ANBE.1997.0570](https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0570)
- GRIMM, V., BERGER, U., DEANGELIS, D. L., POLHILL, J. G., GISKE, J., & RAILSBACK, S. F. (2010). THE ODD PROTOCOL: A REVIEW AND FIRST UPDATE. *ECOLOGICAL MODELLING*, 221(23), 2760–2768. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ECOLMODEL.2010.08.019](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019)
- GRIMM, V., RAILSBACK, S. F., VINCENOT, C. E., BERGER, U., GALLAGHER, C., DEANGELIS, D. L., EDMONDS, B., GE, J., GISKE, J., GROENEVELD, J., JOHNSTON, A. S. A., MILLES, A., NABE-NIELSEN, J., POLHILL, J. G., RADCHUK, V., ROHWÄDER, M.-S., STILLMAN, R. A., THIELE, J. C., & AYLLÓN, D. (2020). THE ODD PROTOCOL FOR DESCRIBING AGENT-BASED AND OTHER SIMULATION MODELS: A SECOND UPDATE TO IMPROVE CLARITY, REPLICATION, AND STRUCTURAL REALISM. *JOURNAL OF ARTIFICIAL SOCIETIES AND SOCIAL SIMULATION*, 23(2), 7. [HTTPS://DOI.ORG/10.18564/JASSS.4259](https://doi.org/10.18564/jasss.4259)
- HARRIS, C. R., MILLMAN, K. J., VAN DER WALT, S. J., GOMMERS, R., VIRTANEN, P., COURNAPEAU, D., WIESER, E., TAYLOR, J., BERG, S., SMITH, N. J., KERN, R., PICUS, M., HOYER, S., VAN KERKWIJK, M. H., BRETT, M., HALDANE, A., DEL RÍO, J. F., WIEBE, M., PETERSON, P., ... OLIPHANT, T. E. (2020). ARRAY PROGRAMMING WITH NUMPY. *NATURE*, 585(7825), 357–362. [HTTPS://DOI.ORG/10.1038/S41586-020-2649-2](https://doi.org/10.1038/s41586-020-2649-2)
- HEINRICH, B. (1979). *BUMBLEBEE ECONOMICS*. HARVARD UNIVERSITY PRESS.
- HOPE, R. M. (2013). RMISC: RMISC: RYAN MISCELLANEOUS. (1.5) [COMPUTER SOFTWARE]. [HTTPS://CRAN.R-PROJECT.ORG/PACKAGE=RMISC](https://cran.r-project.org/package=RMISC)
- JANZEN, D. H. (1971). EUGLOSSINE BEES AS LONG-DISTANCE POLLINATORS OF TROPICAL PLANTS. *SCIENCE*, 171(3967), 203–205. [HTTPS://DOI.ORG/10.1126/SCIENCE.171.3967.203](https://doi.org/10.1126/science.171.3967.203)
- LIHOREAU, M., CHITTKA, L., & RAINE, N. E. (2010). TRAVEL OPTIMIZATION BY FORAGING BUMBLEBEES THROUGH

- READJUSTMENTS OF TRAPLINES AFTER DISCOVERY OF NEW FEEDING LOCATIONS. *THE AMERICAN NATURALIST*, 176(6), 744–757. [HTTPS://DOI.ORG/10.1086/657042](https://doi.org/10.1086/657042)
- LIHOREAU, M., CHITTKA, L., & RAINE, N. E. (2016). MONITORING FLOWER VISITATION NETWORKS AND INTERACTIONS BETWEEN PAIRS OF BUMBLE BEES IN A LARGE OUTDOOR FLIGHT CAGE. *PLOS ONE*, 11(3), e0150844. [HTTPS://DOI.ORG/10.1371/JOURNAL.PONE.0150844](https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0150844)
- LIHOREAU, M., RAINE, N. E., REYNOLDS, A. M., STELZER, R. J., LIM, K. S., SMITH, A. D., OSBORNE, J. L., & CHITTKA, L. (2012). RADAR TRACKING AND MOTION-SENSITIVE CAMERAS ON FLOWERS REVEAL THE DEVELOPMENT OF POLLINATOR MULTI-DESTINATION ROUTES OVER LARGE SPATIAL SCALES. *PLOS BIOLOGY*, 10(9), e1001392. [HTTPS://DOI.ORG/10.1371/JOURNAL.PBIO.1001392](https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PBIO.1001392)
- MAKINO, T. T., & SAKAI, S. (2004). FINDINGS ON SPATIAL FORAGING PATTERNS OF BUMBLEBEES (*BOMBUS IGNITUS*) FROM A BEE-TRACKING EXPERIMENT IN A NET CAGE. *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 56(2), 155–163. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/s00265-004-0773-x](https://doi.org/10.1007/s00265-004-0773-x)
- McKINNEY, W. (2010). DATA STRUCTURES FOR STATISTICAL COMPUTING IN PYTHON. 56–61. [HTTPS://DOI.ORG/10.25080/MAJORA-92BF1922-00A](https://doi.org/10.25080/MAJORA-92BF1922-00A)
- OHASHI, K., LESLIE, A., & THOMSON, J. D. (2008). TRAPLINE FORAGING BY BUMBLE BEES: V. EFFECTS OF EXPERIENCE AND PRIORITY ON COMPETITIVE PERFORMANCE. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 19(5), 936–948. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/BEHECO/ARN048](https://doi.org/10.1093/BEHECO/ARN048)
- OHASHI, K., & THOMSON, J. D. (2005). EFFICIENT HARVESTING OF RENEWING RESOURCES. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 16(3), 592–605. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/BEHECO/ARI031](https://doi.org/10.1093/BEHECO/ARI031)
- OHASHI, K., & THOMSON, J. D. (2009). TRAPLINE FORAGING BY POLLINATORS: ITS ONTOGENY, ECONOMICS AND POSSIBLE CONSEQUENCES FOR PLANTS. *ANNALS OF BOTANY*, 103(9), 1365–1378. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/AOB/MCP088](https://doi.org/10.1093/AOB/MCP088)
- OHASHI, K., THOMSON, J. D., & D'SOUZA, D. (2007). TRAPLINE FORAGING BY BUMBLE BEES: IV. OPTIMIZATION OF ROUTE GEOMETRY IN THE ABSENCE OF COMPETITION. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 18(1), 1–11. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/BEHECO/ARL053](https://doi.org/10.1093/BEHECO/ARL053)
- PELLMYR, O., THOMPSON, J. N., BROWN, J. M., & HARRISON, R. G. (1996). EVOLUTION OF POLLINATION AND MUTUALISM IN THE YUCCA MOTH LINEAGE. *THE AMERICAN NATURALIST*, 148(5), 827–847. [HTTPS://DOI.ORG/10.1086/285958](https://doi.org/10.1086/285958)
- POSSINGHAM, H. P. (1989). THE DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF RESOURCES ENCOUNTERED BY A FORAGER. *THE AMERICAN NATURALIST*, 133(1), 42–60.
- PYTHON SOFTWARE FOUNDATION. (2019). PYTHON LANGUAGE REFERENCE, VERSION 3.8, AVAILABLE AT [HTTP://WWW.PYTHON.ORG](http://www.python.org).
- R CORE TEAM. (2020). R: A LANGUAGE AND ENVIRONMENT FOR STATISTICAL COMPUTING [MANUAL]. [HTTPS://WWW.R-PROJECT.ORG/](https://www.R-project.org/)
- RADEMAKER, M. C. J., DE JONG, T. J., & KLINKHAMER, P. G. L. (1997). POLLEN DYNAMICS OF BUMBLE-BEE VISITATION ON *ECHIU M VULGARE*. *FUNCTIONAL ECOLOGY*, 11(5), 554–563. [HTTPS://DOI.ORG/10.1046/J.1365-2435.1997.00124.X](https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00124.x)
- RIOTTE-LAMBERT, L., BENHAMOU, S., & CHAMAILLÉ-JAMMES, S. (2015). HOW MEMORY-BASED MOVEMENT LEADS TO NONTERRITORIAL SPATIAL SEGREGATION. *THE AMERICAN NATURALIST*, 185(4), E103–E116. [HTTPS://DOI.ORG/10.1086/680009](https://doi.org/10.1086/680009)
- SciPY 1.0 CONTRIBUTORS, VIRTANEN, P., GOMMERS, R., OLIPHANT, T. E., HABERLAND, M., REDDY, T., COURNAPEAU, D., BUROVSKI, E., PETERSON, P., WECKESSER, W., BRIGHT, J., VAN DER WALT, S. J., BRETT, M., WILSON, J., MILLMAN, K. J., MAYOROV, N., NELSON, A. R. J., JONES, E., KERN, R., ... VAN MULBREGT, P. (2020). SciPY 1.0: FUNDAMENTAL ALGORITHMS FOR SCIENTIFIC COMPUTING IN PYTHON. *NATURE METHODS*, 17(3), 261–272. [HTTPS://DOI.ORG/10.1038/s41592-019-0686-2](https://doi.org/10.1038/s41592-019-0686-2)

- STOUT, J. C., & GOULSON, D. (2002). THE INFLUENCE OF NECTAR SECRETION RATES ON THE RESPONSES OF BUMBLEBEES (*BOMBUS* SPP.) TO PREVIOUSLY VISITED FLOWERS. *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 52(3), 239–246. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S00265-002-0510-2](https://doi.org/10.1007/s00265-002-0510-2)
- TELLO-RAMOS, M. C., HURLY, A. T., & HEALY, S. D. (2019). FROM A SEQUENTIAL PATTERN, TEMPORAL ADJUSTMENTS EMERGE IN HUMMINGBIRD TRAPLINING. *INTEGRATIVE ZOOLOGY*, 14(2), 182–192. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/1749-4877.12370](https://doi.org/10.1111/1749-4877.12370)
- TELLO-RAMOS, M. C., HURLY, T. A., & HEALY, S. D. (2015). TRAPLINING IN HUMMINGBIRDS: FLYING SHORT-DISTANCE SEQUENCES AMONG SEVERAL LOCATIONS. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 26(3), 812–819. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/BEHECO/ARV014](https://doi.org/10.1093/beheco/arv014)
- THOMSON, J. D. (1988). EFFECTS OF VARIATION IN INFLORESCENCE SIZE AND FLORAL REWARDS ON THE VISITATION RATES OF TRAPLINING POLLINATORS OF *ARALIA HISPIDA*. *EVOLUTIONARY ECOLOGY*, 2(1), 65–76. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/BF02071589](https://doi.org/10.1007/BF02071589)
- THOMSON, J. D. (1996). TRAPLINE FORAGING BY BUMBLEBEES: I. PERSISTENCE OF FLIGHT-PATH GEOMETRY. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 7(2), 158–164. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/BEHECO/7.2.158](https://doi.org/10.1093/beheco/7.2.158)
- THOMSON, J. D., MADDISON, W. P., & PLOWRIGHT, R. C. (1982). BEHAVIOR OF BUMBLE BEE POLLINATORS OF *ARALIA HISPIDA* VENT. (*ARALIACEAE*). *OECOLOGIA*, 54(3), 326–336.
- THOMSON, J. D., PETERSON, S. C., & HARDER, L. D. (1987). RESPONSE OF TRAPLINING BUMBLE BEES TO COMPETITION EXPERIMENTS: SHIFTS IN FEEDING LOCATION AND EFFICIENCY. *OECOLOGIA*, 71(2), 295–300. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/BF00377298](https://doi.org/10.1007/BF00377298)
- THORP, R. W. (2000). THE COLLECTION OF POLLEN BY BEES. IN *POLLEN AND POLLINATION* (PP. 211–223). SPRINGER, VIENNA.
- VERRIER, E., BAUDRY, E., & BESSA-GOMES, C. (2021). MODELLING THE EFFECTS OF THE REPELLENT SCENT MARKS OF POLLINATORS ON THEIR FORAGING EFFICIENCY AND THE PLANT-POLLINATOR COMMUNITY. *PLOS ONE*, 16(9), e0256929. [HTTPS://DOI.ORG/10.1371/JOURNAL.PONE.0256929](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0256929)
- WASSERTHAL, L. T. (1997). THE POLLINATORS OF THE MALAGASY STAR ORCHIDS *ANGRAECUM SESQUIPEDALE*, *A. SORORIUM* AND *A. COMPACTUM* AND THE EVOLUTION OF EXTREMELY LONG SPURS BY POLLINATOR SHIFT. *BOTANICA ACTA*, 110(5), 343–359. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1438-8677.1997.TB00650.X](https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1997.tb00650.x)
- WICKHAM, H. (2011). THE SPLIT-APPLY-COMBINE STRATEGY FOR DATA ANALYSIS. *JOURNAL OF STATISTICAL SOFTWARE*, 40(1). [HTTPS://DOI.ORG/10.18637/JSS.V040.I01](https://doi.org/10.18637/jss.v040.i01)
- WICKHAM, H., CHANG, W., HENRY, L., PEDERSEN, T., TAKAHASHI, K., WILKE, C., WOO, K., YUTANI, H., & DUNNINGTON, D. (2016). *GGPLOT2: ELEGANT GRAPHICS FOR DATA ANALYSIS*. SPRINGER-VERLAG NEW YORK.
- WILLIAMS, N. M., & THOMSON, J. D. (1998). TRAPLINE FORAGING BY BUMBLE BEES: III. TEMPORAL PATTERNS OF VISITATION AND FORAGING SUCCESS AT SINGLE PLANTS. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 9(6), 612–621. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/BEHECO/9.6.612](https://doi.org/10.1093/beheco/9.6.612)
- WILLMER, P. G. (2011). CHAPTER 1: WHY POLLINATION IS INTERESTING. IN *POLLINATION AND FLORAL ECOLOGY* (PRINCETON UNIVERSITY PRESS, PP. 3–10). PRINCETON UNIVERSITY PRESS.
- WOODGATE, J. L., MAKINSON, J. C., LIM, K. S., REYNOLDS, A. M., & CHITTKA, L. (2017). CONTINUOUS RADAR TRACKING ILLUSTRATES THE DEVELOPMENT OF MULTI-DESTINATION ROUTES OF BUMBLEBEES. *SCIENTIFIC REPORTS*, 7(1), 17323. [HTTPS://DOI.ORG/10.1038/S41598-017-17553-1](https://doi.org/10.1038/s41598-017-17553-1)
- YOKOI, T., & FUJISAKI, K. (2009). RECOGNITION OF SCENT MARKS IN SOLITARY BEES TO AVOID PREVIOUSLY VISITED FLOWERS. *ECOLOGICAL RESEARCH*, 24(4), 803–809. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S11284-008-0551-8](https://doi.org/10.1007/s11284-008-0551-8)
- YOUNG, F. J., & MONTGOMERY, S. H. (2020). POLLEN FEEDING IN *HELICONIUS* BUTTERFLIES: THE SINGULAR EVOLUTION OF AN ADAPTIVE SUITE. *PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B: BIOLOGICAL SCIENCES*, 287(1938), 20201304. [HTTPS://DOI.ORG/10.1098/RSPB.2020.1304](https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1304)

Discussion

La récolte des ressources florales étant complexe et imprévisible, aussi bien dans le temps que dans l'espace, les pollinisateurs possèdent des stratégies d'approvisionnement élaborées qui se basent sur les différentes informations à leur disposition (Goulson, 1999; Willmer, 2011d). Notre objectif était d'examiner, à l'aide de simulations d'un modèle individu centré, l'impact de l'utilisation de la marque odorante répulsive, une information publique, et de la trapline, une information privée, sur l'efficacité de butinage de pollinisateurs mais aussi sur la dispersion du pollen.

L'utilisation de l'information chez les pollinisateurs mène à des stratégies d'approvisionnement efficaces notamment en contexte de compétition

Tout d'abord, si la densité de pollinisateur est le paramètre qui va le plus influencer la quantité de nectar récoltée (avec la vitesse de remplissage en nectar de la fleur), comme attendu, nos résultats ont montré que lorsque la compétition augmente l'utilisation de la marque odorante ou de la trapline permettait aux pollinisateurs de récolter plus de nectar qu'avec un déplacement aléatoire (voir Chapitre 2 et Chapitre 3)

Cependant, l'amélioration de cette efficacité ne s'observe pas aux mêmes niveaux de pression de compétition. En effet, dans notre modèle, l'avantage de la trapline n'est visible que pour de très fortes densités de pollinisateurs (ici, autant de pollinisateurs que de fleurs à exploiter), alors que l'usage de la marque permet de réduire l'impact négatif de la compétition dès les densités intermédiaires (à savoir trois pollinisateurs pour dix fleurs).

Notre modèle individu centré a mis en évidence que l'utilisation de l'information publique ou de l'information privée au sein des stratégies d'approvisionnement permettaient aux pollinisateurs d'échapper à la pression de compétition en améliorant leur efficacité de butinage. Ces résultats sont accords avec les résultats expérimentaux (Goulson et al., 1998; Kato, 1988; Ohashi et al., 2008; Schmitt & Bertsch, 1990; C. S. Williams, 1998).

L'utilisation de la marque odorante répulsive homogénéise la répartition des ressources

L'utilisation de l'information sociale par les pollinisateurs modifie la répartition des ressources. En effet, notre modèle a montré que lorsque les individus utilisent la marque odorante la quantité de nectar disponible est plus homogène entre les fleurs. Cela s'explique par le fait que l'information utilisée est répulsive et réduit la surexploitation des fleurs qui ont le temps de régénérer leur récompense entre deux visites (voir Chapitre 2).

L'utilisation de la marque odorante répulsive permet de pallier le manque d'originalité d'une trapline

Nos résultats ont mis évidence que l'efficacité de la stratégie trapline peut être renforcée par l'utilisation de l'information publique. Même si l'utilisation de la marque odorante répulsive n'affecte pas le niveau d'originalité du trajet, elle permet de maintenir le niveau de récolte des pollinisateurs lorsqu'ils ont une trapline plus grande et donc des ressources plus partagées. A notre connaissance, c'est la première fois qu'un modèle théorique montre que l'utilisation d'une marque odorante répulsive peut compenser une faible ségrégation des ressources pour une stratégie d'approvisionnement basée sur l'utilisation de trapline (voir Chapitre 3).

Non-alignement des intérêts dans la relation mutualiste

L'un des points qui nous tenait à cœur était d'étudier l'impact de ses stratégies sur la communauté florale. Nos résultats ont montré que lorsque les pollinisateurs utilisent la marque odorante ou la trapline le nombre de visites par fleur diminue et le pollen est moins propagé dans la population. Notre étude a mis en lumière que l'utilisation des informations dans les stratégies d'approvisionnement des pollinisateurs pouvait conduire à un non-alignement des intérêts dans la relation mutualiste plantes-pollinisateurs (voir Chapitre 2 et Chapitre 3).

Limites de notre modèle

Pourquoi ne pas baser le trajet des pollinisateurs sur des données ?

Au cours de cette étude, nous avons fait le choix de modéliser les comportements d'approvisionnement des pollinisateurs par un modèle individu centré, basé sur des simulations, qui resterait aussi générique que possible. De ce fait, même si lors de l'établissement des règles encadrant le comportement des individus nous nous sommes inspirés de ce qui existait dans la littérature, le déplacement des individus

n'a pas été paramétré pour correspondre à un jeu de données spécifique.

Au cours de cette thèse, nous avons cité quelques études qui calibrent ou confrontent leurs modèles individus centrés avec des données empiriques, cependant leurs données ne sont pas adaptées à nos questions.

Par exemple, Dubois et ses collègues ont étudié l'émergence des trappes à partir de données expérimentales de trajet de bourdons (*Bombus terrestris*) butinant sur des fleurs artificielles (Dubois et al., 2021). Pour leur modèle avec un seul individu, ils ont confronté leurs résultats avec les travaux de Lihoreau et ses collègues (2012) qui analysent le déplacement entre les fleurs de sept bourdons (*Bombus terrestris*) et de Woodgate et ses collègues (2017) qui suit le trajet six bourdons (*Bombus terrestris audeax*). Notre modèle suivant au minimum 25 pollinisateurs en même temps, ces données sont assez légères, mais le problème est ailleurs. En effet, on pourrait potentiellement extrapoler des données d'une dizaine d'individus avec des méthodes de rééchantillonnage, mais dans les faits ces données ne sont pas exploitables pour plus d'un seul individu. D'ailleurs, Dubois et ses collègues n'ont pas de données pour confronter leur modèle à deux individus.

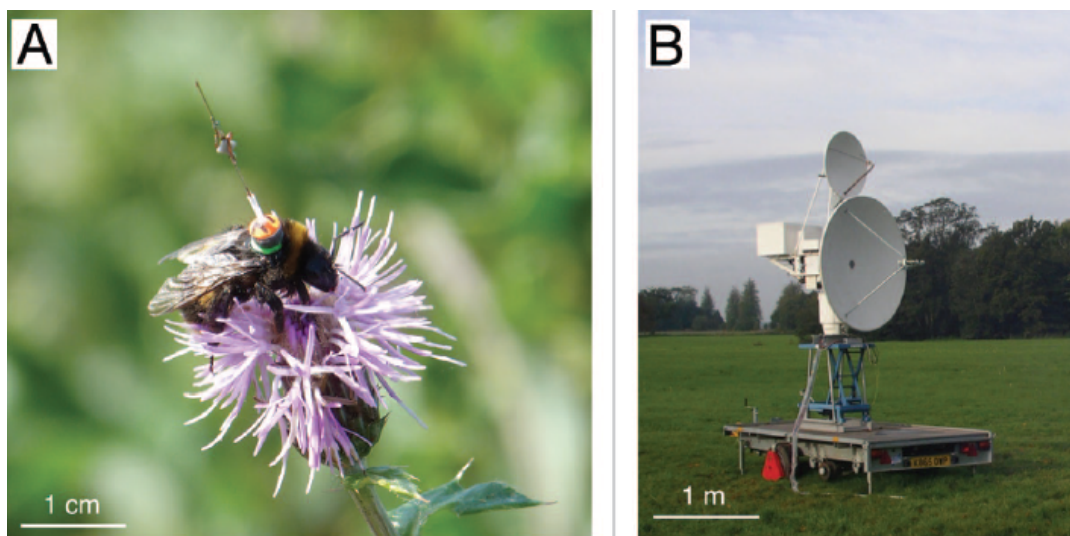


Fig 21: (A) Un bourdon (*Bombus terrestris*) avec un transpondeur radar attaché à son dos, visitant une fleur de chardon (Photographie de Stephan Wolf). (B) Radar harmonique utilisé pour suivre les trajectoires de vol des bourdons sur le terrain (Photographie d'Oscar Ramos-Rodriguez). Photographies extraites de Lihoreau et al., 2013, figure 2.

Le problème vient du matériel de suivi utilisé : le radar harmonique dans les deux cas (Fig 21). Cette technologie, adaptée à la taille des insectes, permet de suivre précisément le déplacement d'un individu marqué et donne la possibilité de retracer son chemin sur une carte comme on pourrait le faire avec un suivi GPS. Cependant, tous les radars harmoniques actuels ont cet inconvénient majeur qu'ils n'ont pas de signaux uniques pour chaque TAG et donc il n'est pas possible de savoir de quel individu il s'agit, à moins d'en suivre qu'un seul à la fois (O'Neal et al., 2004).



Fig 22 : Une abeille ouvrière équipée d'une puce RFID collée sur le thorax. Photographie de Fabrice Requier, extraite de Requier et al., 2014, figure 1.

Une autre technologie permet cette fois d'identifier chaque individu, il s'agit des puces RFID (Fig 22). C'est la technique utilisée par Cervantes-Loreto et ses collègues qui ont calibré leur modèle individu centré avec leurs données récoltées sur 16 bourdons (*Bombus impatiens*) pour analyser l'effet des interactions entre pollinisateurs sur leur comportement d'approvisionnement (Cervantes-Loreto et al., 2021). Dans cette étude, ils ont équipé chaque bourdon avec des TAG RFID et chaque fleur artificielle était équipée d'un lecteur de puce ;

ainsi ils pouvaient savoir quel individu s'était posé sur quelle fleur à quel moment sans qu'il n'y ait de confusion avec les autres bourdons. Hormis le nombre limité d'individus étudiés, la lecture des puces RFID n'est possible que lorsque les bourdons visitent la fleur, donc il n'y a aucune visibilité sur ce qui se passe en dehors des fleurs, ce qui n'est pas compatible avec notre étude de la marque et de la trajectoire.

Bien que nous ayons conscience qu'utiliser des données expérimentales pour ajuster les trajectoires des pollinisateurs dans notre modèle pourrait apporter une nouvelle dimension à nos analyses, elles restent rares et pour le moment pas adaptées à nos problématiques.

Mesure de la compétition et données empiriques

Dans la même veine que le paragraphe précédent, l'un des principaux reproches que l'on a pu faire à notre modèle est le réalisme des valeurs utilisées pour la compétition. En effet, nous avons choisi d'exprimer la compétition en abondance relative de pollinisateurs en fonction du nombre de fleurs. Cette mesure relative nous semble la plus pertinente pour les pollinisateurs qui sont surtout sujets à de la compétition par exploitation, qui dépend plus de la disponibilité en ressources que du nombre absolu de compétiteurs. Nous avons analysé nos questions dans des contextes de compétition différents, plus ou moins intense, mais il est très difficile de savoir si ces valeurs sont représentatives de la réalité.

Les scénarii proposés ne s'appuient pas sur des estimations de terrain, car la littérature existante ne nous permet pas d'avoir des données précises pour nos études de l'impact de la compétition sur les comportements d'approvisionnement des pollinisateurs.

Aujourd'hui la plupart des données concernant les densités de pollinisateurs dont nous disposons proviennent d'expériences en laboratoire ou en serre, où justement la compétition est évitée au maximum. En laboratoire, nous pouvons ainsi citer les travaux récents de Cervantes-Loreto et ses collègues (2021),

qui utilisent entre 4 et 16 bourdons pour 32 fleurs artificielles. La métrique largement utilisée dans les études agronomiques en serre pour estimer le niveau de compétition est le nombre d'individus par hectare, en général sans précision sur le nombre de fleurs. Un petit nombre d'études sont plus précises et donnent une indication du nombre de pollinisateurs et de plantes. Par exemple Vergara & Fonseca (2012) ont utilisé entre 70-90 bourdons pour 20 plants de tomates. Concernant le melon cultivé en serre, le nombre optimal d'abeilles domestiques pour 100 plantes (avec entre 15 et 60 fleurs par plante) est de 5000-6000 individus (Filip Slavkovic 2021, *communications personnelles*).

Et pour finir, notre modèle se veut générique, or la densité optimale de pollinisateurs sur une parcelle varie certes de l'espèce végétale étudiée mais aussi de l'espèce de pollinisateur. Par exemple Zhang et ses collègues (2015) avaient établi une colonie de 6000 ouvrières *apis mellifera* pour 45 pêchers contre seulement 60 bourdons pour le même nombre d'arbres.

Nous espérons que la compétition entre les pollinisateurs sur le terrain soit plus étudiée dans les années à venir et que les données récoltées permettront d'ajuster notre variable au besoin.

Le cercle de détection et unité de déplacement identiques

Un autre point qui amène à discussion est la fusion dans le modèle entre l'unité de déplacement des pollinisateurs et leur rayon de détection des fleurs, pourtant codé par deux variables différentes. C'est une discussion que nous avons également eue. Nous nous sommes mis rapidement d'accord sur le fait que les pollinisateurs se déplaceraient à vitesse constante et d'une unité arbitraire par unité de temps (chaque individu, lorsqu'il est en déplacement, peut parcourir 1/2500, soit 0.04%, de la carte par unité de temps). Cependant pour le cercle de détection, les discussions ont été plus animées.

Dans la nature, la distance de détection d'une fleur par un pollinisateur va dépendre principalement de deux types de facteurs, des capacités cognitives et sensorielles des pollinisateurs (Nityananda et al., 2014) ainsi que des caractéristiques de la fleur, à savoir sa taille (Spaethe et al., 2001), sa couleur (Dyer et al., 2008), son odeur (Dobson, 2006), sa morphologie (Dafni & Kevan, 1997) ou encore si elle est isolée ou au contraire au milieu d'un patch agrégé (Knuth, 1898).

De ce fait, la détection des fleurs par les pollinisateurs, dépend fortement de la stratégie d'attraction des plantes. Ainsi, choisir une distance de détection différente du rayon de déplacement, aurait complexifié un peu plus le modèle en ajoutant un paramètre dont la calibration aurait été difficile pour rester généraliste. Comme nous nous sommes concentrés sur les stratégies d'approvisionnement des pollinisateurs et non sur les stratégies des plantes, nous avons choisi garder le modèle plus simple en fusionnant l'unité de déplacement et l'unité de détection des fleurs. De plus, nous estimons que nos résultats auraient été sensiblement les mêmes, du fait de l'homogénéité de la communauté de pollinisateur et de la configuration spatiale des plantes (placement aléatoire sur la carte).

Un biais en faveur du bourdon

Un dernier point sur lequel il est possible de critiquer notre travail est le biais en faveur des bourdons dans les études empiriques que nous citons, alors que notre objectif était de développer un modèle généraliste. En effet, comme le montre la Fig 23, la majorité des travaux cités dans cette thèse se rapporte au genre *Bombus*.

Ce biais n'est pas spécifique à notre modèle, mais à un biais qui existe en écologie de la pollinisation. Que ce soit pour l'étude de la pollinisation comme service écosystémique (Bartholomé & Lavorel, 2019) ou bien sur les capacités cognitives des pollinisateurs (Mayer et al., 2011; Weiss, 2001), la majorité des études s'intéressent aux Apidés et négligent les autres taxons. Quant au cas spécifique des études en laboratoire, les travaux sont

principalement menés sur trois espèces : *Apis mellifera*, *Bombus impatiens* et *Bombus terrestris*, qui ont l'avantage d'être facilement maintenues en captivité et disponibles dans le commerce (Muth et al., 2018).

Bien que les quelques études sur les autres taxons de pollinisateurs tendent à montrer que ces pollinisateurs ont aussi la possibilité de faire de l'apprentissage associatif, donc hypothétiquement qu'ils soient capables d'utiliser la marque ou la trampoline, ces dernières restent peu nombreuses (Weiss, 2001). Ceci est d'autant plus vrai que des différences dans les capacités d'apprentissages ont déjà été montrées entre le bourdon et l'abeille charpentière (Dukas & Real, 1991).

Notre objectif était de développer un modèle le plus généraliste possible, cependant le manque de connaissances sur le comportement d'approvisionnement des autres taxons de pollinisateurs nous a obligé à développer un modèle inspiré en majorité par le bourdon. Nous espérons que les études sur les autres pollinisateurs se multiplieront à l'avenir et nous permettrons d'adapter le modèle pour être plus généraliste encore ou au contraire exclure des taxons dont la stratégie d'approvisionnement ne se baserait pas sur la marque odorante ou la trampoline.

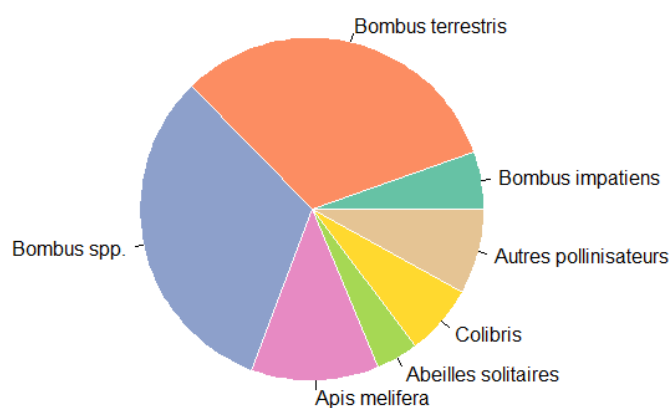


Fig 23 : Répartition des espèces de pollinisateurs étudiées dans les 75 publications empiriques se prêtant à cette analyse citées dans cette thèse

Développement du modèle

Hormis une meilleure calibration qui pourrait être apportées avec des données expérimentales, nous avons identifié quatre possibilités de développement du modèle qu'il serait intéressant d'explorer.

Examiner l'effet de la variabilité individuelle

Comme cela a été indiqué dans l'introduction, l'avantage des modèles individus centrés est qu'ils permettent une complexité potentiellement infinie des individus. Néanmoins, nous avons choisi de garder la population de pollinisateurs homogène. Certes, chaque individu a une position et une quantité de nectar qui lui ait propre, mais au sein d'une simulation tous les pollinisateurs suivent les mêmes règles de déplacement, récoltent tout le nectar disponible dans les fleurs, subissent le même coût de visite ou encore ont la même stratégie d'approvisionnement. Cette configuration nous a permis d'observer des

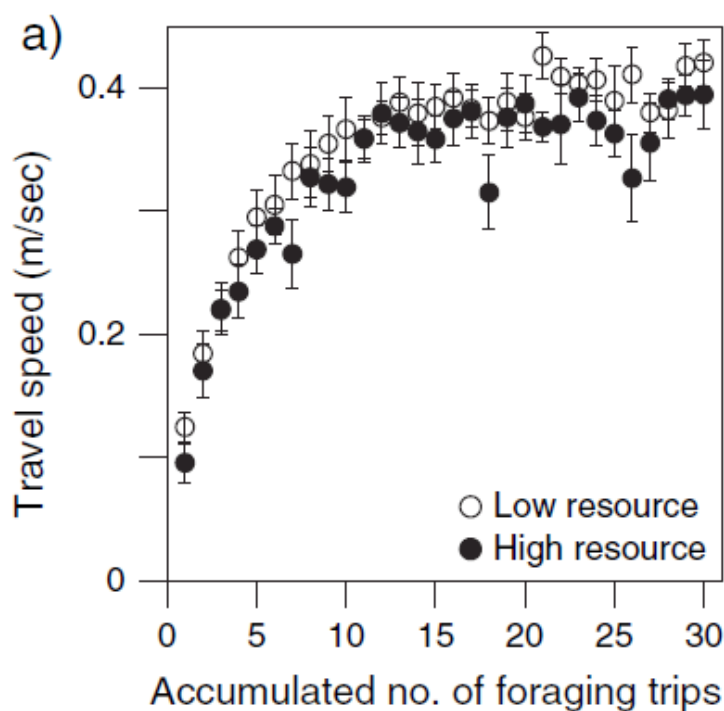


Fig 24: Changements dans la vitesse de déplacement des bourdons (*Bombus impatiens*) avec l'expérience de butinage accumulée pendant les 30 premiers voyages. Moyenne et SE ont été calculés pour chaque voyage en utilisant données sur 9 bourdons. Les cercles ouverts représentent la condition de faible ressource et les cercles fermés représentent la condition de ressources élevées. Figure extraite d'Ohashi et al., 2008, figure 4a.

conséquences des stratégie d'approvisionnement intéressantes, mais nous pensons qu'une légère variation entre les pollinisateurs pourraient amener d'autres analyses pertinentes.

Tout d'abord, nous aurions aimé tester la fréquence-dépendance de l'efficacité des stratégies en permettant d'avoir des individus avec différentes stratégies au sein d'une même simulation. En effet, le modèle développé par Stout et Goulson présente une stratégie évolutivement stable avec des individus utilisant la marque odorante et des tricheurs (Stout & Goulson, 2002). Ils ont notamment montré que si tous les individus adoptent un même temps de rejet (grâce à l'utilisation de la marque), alors un bourdon qui visite aléatoirement les fleurs lui permettait d'obtenir un meilleur

rendement. L'ajout de ces tricheurs au modèle leur a permis d'obtenir des valeurs plus en adéquation avec les observations empiriques. Il aurait été intéressant de voir si nous retrouvions ces résultats et si

nous observions la même chose pour la stratégie trapline.

Une autre caractéristique sur laquelle il aurait été intéressant d'étudier la variabilité individuelle est la vitesse de déplacement. Actuellement, tous les pollinisateurs, qu'importe leur stratégie d'approvisionnement, se déplacent à la même vitesse. Or, il a été montré que la vitesse de déplacement est variable selon le comportement d'approvisionnement et l'expérience des individus. Par exemple un individu qui est en recherche de ressource, que l'on pourrait rapprocher de nos pollinisateurs aléatoires, se déplace moins vite entre les fleurs que les individus qui suivent une trapline qui se déplacent plus rapidement et plus directement vers la prochaine fleur (Ohashi et al., 2008; Ohashi & Thomson, 2009) (Fig 24). Cette vitesse de déplacement entre les fleurs augmente aussi avec l'expérience des pollinisateurs. Cette variation de vitesse entre les individus amène plusieurs questions techniques quant à son incorporation au modèle, mais nous pensons qu'elle pourrait affecter l'efficacité de la stratégie trapline, notamment lorsque ces dernières sont de petites tailles.

Examiner les processus d'apprentissages et mise en place des stratégies

Ensuite, le point qui nous paraît essentiel est d'ajouter les processus d'apprentissage. Que ce soit pour l'étude de la trapline ou de l'utilisation de la marque, nous avons choisi de simuler des individus expérimentés : lorsqu'ils utilisaient une stratégie, les pollinisateurs appliquaient les règles associées sans jamais y déroger ou se tromper. C'est-à-dire que les pollinisateurs qui utilisent la marque font pour chaque fleur un tirage de Bernoulli pour décider de la visiter ou non ; pour la trapline, les individus suivent le parcours dessiné par la trapline sans se perdre ou faire plus d'exploration. Néanmoins, ces deux comportements découlent bien d'un processus d'apprentissage et non d'actions innées (Leadbeater & Chittka, 2011; Lihoreau et al., 2012)

Pour la marque, cet ajout de l'apprentissage permettrait d'explorer plusieurs questions intéressantes :

- 1 Est-ce que si nous ne simulons que des individus naïfs, l'utilisation de la marque se développe ? Qu'en est-il avec une proportion d'individus expérimentés ?
- 2 Si l'utilisation de la marque se développe, est-ce que celle-ci se généralise à l'ensemble de la population ? Ou bien au contraire, observe-t-on une fréquence dépendance de la marque comme suggéré par Stout et Goulson, (2002) ?
- 3 Est-ce que le seuil d'acceptation, c'est-à-dire la quantité seuil de nectar présent dans la fleur qui déclenche la visite de cette dernière par le pollinisateur, est le même pour l'ensemble de la population ou bien est-ce qu'il est propre à chaque individu ? Est-ce que ce seuil est différent suivant le contexte environnemental, notamment le niveau de compétition ?

Pour la trapline, l'ajout du processus d'apprentissage mais aussi d'une flexibilité du parcours permettrait de se rapprocher du comportement des pollinisateurs. Voici les pistes qu'il nous semble pertinent d'ex-

plorer :

- 1 Est-ce qu'il existe une taille de trapline optimale pour une population et un contexte environnemental donné ou y-a-t-il au contraire une forte variabilité inter-individuelle ?
- 2 Est-ce que la ségrégation des ressources entre les individus va amener à des patterns spatiaux spécifiques ?

Si nous avons l'opportunité de continuer à travailler sur ce modèle et la possibilité d'implémenter ces aspects d'apprentissage, nous utiliserons la technique du machine learning en collaboration avec des chercheurs spécialistes en intelligence artificielle. En effet, si en écologie l'utilisation du machine learning supervisé s'est développée ces dernières années, notamment avec la reconnaissance d'images pour analyser les vidéos de caméra trap (Tabak et al., 2019), les autres techniques, comme le machine learning sans supervision ou par renforcement, restent très obscures pour nous, et d'après la littérature pour les écologues en général (Lucas, 2020; Thessen, 2016), or c'est de ces techniques dont nous aurons besoin.

Néanmoins, il est à noter que le machine learning commence à s'installer en écologie de la pollinisation, ce qui nous donne bon espoir que ces pistes soient étudiées. En effet, Dubois et ses collègues ont obtenu des résultats très intéressants, validés par une confrontation avec des données empiriques, sur la formation des traplines grâce à du machine learning de renforcement (Dubois et al., 2021).

Examiner le comportement de fourrageur centripète

Un point qui n'a pas été exploré dans notre modèle, afin de rester le plus généraliste possible, mais qui mériterait une plus grande attention est le comportement de fourrageur centripète. En effet, bien que cela ne concerne pas tous les pollinisateurs, toutes les espèces d'apides solitaires ou sociales récoltent du pollen et du nectar qu'elles rapportent à leur nid (Goulson & Osborne, 2010). Cette nécessité de retourner au nid va entraîner des conséquences sur la quantité de ressources qu'un individu peut récolter avant de rentrer mais aussi sur la distance qu'il peut parcourir (Osborne et al., 2008; Schmid-Hempel et al., 1985).

Examiner l'effet de la socialité

Bien qu'il soit évident que nous manquons d'études sur le comportement des espèces solitaires, il est vrai que les bourdons et les abeilles domestiques sont des pollinisateurs importants qui sont caractérisés en partie par leur comportement de fourrageurs centripète et leur eusocialité (Goulson, 2010).

Étant un élément central de leur mode de vie, il est nécessaire d'analyser les stratégies d'approvisionnement des pollinisateurs sociaux aussi bien à l'échelle individuelle qu'à l'échelle de la colonie. Cependant, étudier l'efficacité des stratégies d'approvisionnement à l'échelle de la colonie c'est aussi regarder ce

qui se passe entre les individus d'une même colonie, notamment le partage d'information.

Par exemple, lorsque sa récolte a été un succès, *Bombus terrestris* informe les butineuses de la colonie d'un nouveau patch à exploiter en réalisant des courses irrégulières au sein du nid, permettant de partager l'odeur de la fleur d'intérêt (Dornhaus & Chittka, 1999, 2001). De façon encore plus précise la bien connue danse des abeilles permet aux butineuses expérimentées de transmettre au sein de la ruche la direction et la distance du patch à exploiter (Von Frisch, 1967; Riley et al., 2005). A l'extérieur du nid, on peut citer les pistes odorantes entre ce dernier et le patch d'intérêt laissées par plusieurs espèces de Meliponini (Price et al., 2021).

Même si l'ajout de la socialité complexifierait le modèle et le rendrait moins généraliste, nous pensons que l'impact du partage d'information entre les individus d'une même colonie pourrait affecter significativement l'efficacité de butinage des pollinisateurs.

Les stratégies des plantes

Bien que toutes les améliorations citées précédemment nous semblent pertinentes et essentielles à explorer, au cours de notre étude la partie la plus limitante du modèle n'était pas le comportement d'approvisionnement peu complexe des pollinisateurs, mais bien le manque de stratégie florale. Comme nous l'avons souligné en introduction, l'idéal serait qu'en écologie de la pollinisation, les chercheurs aient une expertise, voire une appétence semblable pour les pollinisateurs et pour les plantes (Goulson, 1999). Cependant, ce n'est généralement pas le cas et malheureusement nous n'échappons pas à la règle.

Nos résultats ont mis en évidence un non-alignement des intérêts entre les plantes et les pollinisateurs. Les plantes et leurs pollinisateurs ont une histoire évolutive commune et c'est un modèle typique de co-évolution ; si les comportements d'approvisionnement des pollinisateurs ont évolué pour maximiser leur récolte de ressource en limitant le nombre de fleurs visitées, il est évident que l'évolution a sélectionné chez les angiospermes des stratégies d'attraction des pollinisateurs efficaces pour que la dispersion du pollen et la reproduction soient optimisées.

Lors de cette thèse, le modèle a été pensé et développé pour étudier le comportement d'approvisionnement des pollinisateurs et bien que nous ayons pris en compte la communauté florale avec l'étude du nombre de visites par fleur, la quantité de nectar restant dans les fleurs ou bien les croisements polliniques, après plus de trois à travailler sur le sujet, force est de constater que ce n'est pas suffisant.

Avant de complexifier le comportement d'approvisionnement des pollinisateurs nous pensons qu'il serait préférable de s'intéresser plus en profondeur aux plantes. Cela pourrait passer par une analyse plus réaliste de la dispersion du pollen et des flux de gène, comme ont pu le faire Ohashi et Thomson (2009)

en se basant sur des résultats empiriques sur la pollinisation de la Vipérine commune (*Echium vulgare*) (Rademaker et al., 1997).

Une autre approche serait d'ajouter des stratégies d'attraction des pollinisateurs. La majorité des stratégies d'attraction des pollinisateurs se basent sur des caractéristiques morphologiques spécifiques à chaque espèce, telles que la couleur, la taille, la forme ou encore l'odeur (Willmer, 2011b, 2011c).

Néanmoins, une stratégie d'attraction généraliste pourrait facilement être implémentée dans notre modèle : l'agrégation des fleurs. En effet, des études récentes ont montré que si l'abondance des abeilles mellifères était plus élevée dans un environnement parcellaire, la richesse et la diversité des pollinisateurs étaient plus grandes avec des ressources florales agrégées (Plascencia & Philpott, 2017). De plus, s'il existe des différences au niveau de la communauté, Real et al. ont découvert en laboratoire que la distribution spatiale affecte le comportement de recherche de nourriture des pollinisateurs : lorsque les ressources florales sont regroupées, le pollinisateur visitera davantage de fleurs peu gratifiantes par rapport à une distribution aléatoire (Real et al., 1982). Nous avons commencé à explorer cet effet de l'agrégation dans notre modèle, la méthodologie et les quelques résultats préliminaires sont présentés en annexe 4.

Selon nous, le déplacement des pollinisateurs étant un élément clé des stratégies d'approvisionnement et du modèle, la position des ressources affecterait ces déplacements et donc impacterait la communauté plantes-pollinisateurs.

Références

- BARNARD, C. J., & BROWN, C. A. J. (1985). RISK-SENSITIVE FORAGING IN COMMON SHREWS (*Sorex araneus* L.). *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 16(2), 161–164. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/BF00295150](https://doi.org/10.1007/BF00295150)
- BARNARD, C. J., & SIBLY, R. M. (1981). PRODUCERS AND SCROUNGERS: A GENERAL MODEL AND ITS APPLICATION TO CAPTIVE FLOCKS OF HOUSE SPARROWS. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 29(2), 543–550. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/S0003-3472\(81\)80117-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(81)80117-0)
- BARTHOLOMÉE, O., & LAVOREL, S. (2019). DISENTANGLING THE DIVERSITY OF DEFINITIONS FOR THE POLLINATION ECOSYSTEM SERVICE AND ASSOCIATED ESTIMATION METHODS. *ECOLOGICAL INDICATORS*, 107, 105576. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.ECOLIND.2019.105576](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105576)
- CAMERON, N. M., CHAMPAGNE, F. A., PARENT, C., FISH, E. W., OZAKI-KURODA, K., & MEANEY, M. J. (2005). THE PROGRAMMING OF INDIVIDUAL DIFFERENCES IN DEFENSIVE RESPONSES AND REPRODUCTIVE STRATEGIES IN THE RAT THROUGH VARIATIONS IN MATERNAL CARE. *NEUROSCIENCE & BIOBEHAVIORAL REVIEWS*, 29(4–5), 843–865. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.NEUBIOREV.2005.03.022](https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2005.03.022)
- CAMERON, S. A. (1981). CHEMICAL SIGNALS IN BUMBLE BEE FORAGING. *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 9(4), 257–260. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/BF00299880](https://doi.org/10.1007/BF00299880)
- CARACO, T., MARTINDALE, S., & PULLIAM, H. R. (1980). AVIAN TIME BUDGETS AND DISTANCE TO COVER. *THE AUK*, 97(4), 872–875.
- CERVANTES-LORETO, A., AYERS, C. A., DOBBS, E. K., BROSI, B. J., & STOUFFER, D. B. (2021). THE CONTEXT DEPENDENCY OF POLLINATOR INTERFERENCE: HOW ENVIRONMENTAL CONDITIONS AND CO-FORAGING SPECIES IMPACT FLORAL VISITATION. *ECOLOGY LETTERS*, 24(7), 1443–1454. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/ELE.13765](https://doi.org/10.1111/ele.13765)
- CHARNOV, E. L. (1976). OPTIMAL FORAGING, THE MARGINAL VALUE THEOREM. *THEORETICAL POPULATION BIOLOGY*, 9(2), 129–136. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/0040-5809\(76\)90040-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90040-X)
- DAFNI, A., & KEVAN, P. G. (1997). FLOWER SIZE AND SHAPE: IMPLICATIONS IN POLLINATION. *ISRAEL JOURNAL OF PLANT SCIENCES*, 45(2–3), 201–211. [HTTPS://DOI.ORG/10.1080/07929978.1997.10676684](https://doi.org/10.1080/07929978.1997.10676684)
- DANCHIN, E., GIRALDEAU, L. A., VALONE, T. J., & WAGNER, R. H. (2004). PUBLIC INFORMATION: FROM NOSY NEIGHBORS TO CULTURAL EVOLUTION. *SCIENCE*, 305(5683), 487–491. [HTTPS://DOI.ORG/10.1126/SCIENCE.1098254](https://doi.org/10.1126/science.1098254)
- DAVIES, N. B., KREBS, J. R., & WEST, S. A. (2012). *AN INTRODUCTION TO BEHAVIOURAL ECOLOGY (FOURTH EDITION)*. JOHN WILEY & SONS.
- DEANGELIS, D. L., & GRIMM, V. (2014). INDIVIDUAL-BASED MODELS IN ECOLOGY AFTER FOUR DECADES. *F1000PRIME REPORTS*, 6. [HTTPS://DOI.ORG/10.12703/P6-39](https://doi.org/10.12703/P6-39)
- DEANGELIS, D. L., & MOOIJ, W. M. (2005). INDIVIDUAL-BASED MODELING OF ECOLOGICAL AND EVOLUTIONARY PROCESSES. *ANNUAL REVIEW OF ECOLOGY, EVOLUTION, AND SYSTEMATICS*, 36(1), 147–168. [HTTPS://DOI.ORG/10.1146/ANNUREV.ECOLSYS.36.102003.152644](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152644)
- DOBSON, H. E. (2006). RELATIONSHIP BETWEEN FLORAL FRAGRANCE COMPOSITION AND TYPE OF POLLINATOR. IN *BIOLOGY OF FLORAL SCENT* (PP. 147–198). CRC PRESS.
- DODD, M. E., SILVERTOWN, J., & CHASE, M. W. (1999). PHYLOGENETIC ANALYSIS OF TRAIT EVOLUTION AND SPECIES DIVERSITY VARIATION AMONG ANGIOSPERM FAMILIES. *EVOLUTION*, 53(3), 732–744. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/J.1558-5646.1999.TB05367.X](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1999.tb05367.x)
- DORNHAUS, A., & CHITTKA, L. (1999). EVOLUTIONARY ORIGINS OF BEE DANCES. *NATURE*, 401(6748), 38–38. [HTTPS://DOI.ORG/10.1038/43372](https://doi.org/10.1038/43372)
- DORNHAUS, A., & CHITTKA, L. (2001). FOOD ALERT IN BUMBLEBEES (*Bombus terrestris*): POSSIBLE MECHANISMS AND EVOLUTIONARY IMPLICATIONS. *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 50(6), 570–576. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S00265-001-0300-0](https://doi.org/10.1007/s00265-001-0300-0)

DOI.ORG/10.1007/s002650100395

- DUBOIS, T., PASQUARETTA, C., BARRON, A. B., GAUTRAIS, J., & LIHOREAU, M. (2021). A MODEL OF RESOURCE PARTITIONING BETWEEN FORAGING BEES BASED ON LEARNING. *PLOS COMPUTATIONAL BIOLOGY*, 17(7), e1009260. [HTTPS://DOI.ORG/10.1371/JOURNAL.PCBI.1009260](https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1009260)
- DUKAS, R., & REAL, L. A. (1991). LEARNING FORAGING TASKS BY BEES: A COMPARISON BETWEEN SOCIAL AND SOLITARY SPECIES. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 42(2), 269–276. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/S0003-3472\(05\)80558-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80558-5)
- DYER, A. G., SPAETHE, J., & PRACK, S. (2008). COMPARATIVE PSYCHOPHYSICS OF BUMBLEBEE AND HONEYBEE COLOUR DISCRIMINATION AND OBJECT DETECTION. *JOURNAL OF COMPARATIVE PHYSIOLOGY A*, 194(7), 617–627. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S00359-008-0335-1](https://doi.org/10.1007/s00359-008-0335-1)
- ELNER, R. W., & HUGHES, R. N. (1978). ENERGY MAXIMIZATION IN THE DIET OF THE SHORE CRAB, *CARCINUS MAENAS*. *THE JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, 47(1), 103. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/3925](https://doi.org/10.2307/3925)
- FREE, J. B., & WILLIAMS, I. H. (1983). SCENT-MARKING OF FLOWERS BY HONEYBEES. *JOURNAL OF APICULTURAL RESEARCH*, 22(2), 86–90. [HTTPS://DOI.ORG/10.1080/00218839.1983.11100564](https://doi.org/10.1080/00218839.1983.11100564)
- FRETWELL, S. D. (1972). *POPULATIONS IN A SEASONAL ENVIRONMENT*. PRINCETON UNIVERSITY PRESS.
- GIRALDEAU, L. A., & CARACO, T. (2018). CHAPTER 1: SOCIAL FORAGING THEORY: DEFINITIONS, CONCEPTS, AND METHODS. IN *SOCIAL FORAGING THEORY* (PP. 1–32). PRINCETON UNIVERSITY PRESS.
- GOULSON, D. (1999). FORAGING STRATEGIES OF INSECTS FOR GATHERING NECTAR AND POLLEN, AND IMPLICATIONS FOR PLANT ECOLOGY AND EVOLUTION. *PERSPECTIVES IN PLANT ECOLOGY, EVOLUTION AND SYSTEMATICS*, 2(2), 185–209. [HTTPS://DOI.ORG/10.1078/1433-8319-00070](https://doi.org/10.1078/1433-8319-00070)
- GOULSON, D. (2000). WHY DO POLLINATORS VISIT PROPORTIONALLY FEWER FLOWERS IN LARGE PATCHES? *OIKOS*, 91(3), 485–492. [HTTPS://DOI.ORG/10.1034/J.1600-0706.2000.910309.X](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910309.x)
- GOULSON, D. (2010). CHAPTER 12: BUMBLEBEES AS POLLINATORS. IN *BUMBLEBEES BEHAVIOUR, ECOLOGY, AND CONSERVATION* (SECOND EDITION, PP. 161–176). OXFORD UNIVERSITY PRESS.
- GOULSON, D., HAWSON, S. A., & STOUT, J. C. (1998). FORAGING BUMBLEBEES AVOID FLOWERS ALREADY VISITED BY CONSPECIFICS OR BY OTHER BUMBLEBEE SPECIES. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 55(1), 199–206. [HTTPS://DOI.ORG/10.1006/ANBE.1997.0570](https://doi.org/10.1006/ANBE.1997.0570)
- GOULSON, D., & OSBORNE, J. L. (2010). CHAPTER 6: FORAGING ECONOMICS. IN *BUMBLEBEES BEHAVIOUR, ECOLOGY, AND CONSERVATION* (SECOND EDITION, PP. 81–99). OXFORD UNIVERSITY PRESS.
- GOULSON, D., STOUT, J. C., LANGLEY, J., & HUGHES, W. O. H. (2000). IDENTITY AND FUNCTION OF SCENT MARKS DEPOSITED BY FORAGING BUMBLEBEES. *JOURNAL OF CHEMICAL ECOLOGY*, 26(12), 2897–2911.
- HARPER, D. G. C. (1982). COMPETITIVE FORAGING IN MALLARDS: "IDEAL FREE" DUCKS. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 30(2), 575–584. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/S0003-3472\(82\)80071-7](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80071-7)
- HEINRICH, B. (1979). *BUMBLEBEE ECONOMICS*. HARVARD UNIVERSITY PRESS.
- HILTON, L. D. H. S. C. (2006). *ECOLOGY AND EVOLUTION OF FLOWERS*. OXFORD UNIVERSITY PRESS ON DEMAND.
- INOUE, D. W. (1978). RESOURCE PARTITIONING IN BUMBLEBEES: EXPERIMENTAL STUDIES OF FORAGING BEHAVIOR. *ECOLOGY*, 59(4), 672–678. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/1938769](https://doi.org/10.2307/1938769)
- INOUE, D. W. (1980). THE EFFECT OF PROBOSCIS AND COROLLA TUBE LENGTHS ON PATTERNS AND RATES OF FLOWER VISITATION BY BUMBLEBEES. *OECOLOGIA*, 45(2), 197–201. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/BF00346460](https://doi.org/10.1007/BF00346460)
- JANZEN, D. H. (1971). EUGLOSSINE BEES AS LONG-DISTANCE POLLINATORS OF TROPICAL PLANTS. *SCIENCE*, 171(3967), 203–205. [HTTPS://DOI.ORG/10.1126/SCIENCE.171.3967.203](https://doi.org/10.1126/science.171.3967.203)
- KATO, M. (1988). BUMBLEBEE VISITS TO *IMPATIENS* SPP.: PATTERN AND EFFICIENCY. *OECOLOGIA*, 76(3), 364–370. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/BF00377030](https://doi.org/10.1007/BF00377030)
- KNUTH, P. (1898). *HANDBUCH DER BLÜTENBIOLOGIE: UNTER ZUGRUNDELEGUNG VON HERMANN MÜLLERS WERK:" DIE*

BEFRUCHTUNG DER BLUMEN DURCH INSEKTEN" (VOL. 2). W. ENGELMANN.

- KREBS, J. R., ERICHSEN, J. T., WEBBER, M. I., & CHARNOV, E. L. (1977). OPTIMAL PREY SELECTION IN THE GREAT TIT (*PARUS MAJOR*). *ANIMAL BEHAVIOUR*, 25, 30–38. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/0003-3472\(77\)90064-1](https://doi.org/10.1016/0003-3472(77)90064-1)
- LEADBEATER, E., & CHITTKA, L. (2011). DO INEXPERIENCED BUMBLEBEE FORAGERS USE SCENT MARKS AS SOCIAL INFORMATION? *ANIMAL COGNITION*, 14(6), 915–919. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/s10071-011-0423-4](https://doi.org/10.1007/s10071-011-0423-4)
- LIHOREAU, M., RAINE, N. E., REYNOLDS, A. M., STELZER, R. J., LIM, K. S., SMITH, A. D., OSBORNE, J. L., & CHITTKA, L. (2012). RADAR TRACKING AND MOTION-SENSITIVE CAMERAS ON FLOWERS REVEAL THE DEVELOPMENT OF POLLINATOR MULTI-DESTINATION ROUTES OVER LARGE SPATIAL SCALES. *PLOS BIOLOGY*, 10(9), e1001392. [HTTPS://DOI.ORG/10.1371/JOURNAL.PBIO.1001392](https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PBIO.1001392)
- LIHOREAU, M., RAINE, N. E., REYNOLDS, A. M., STELZER, R. J., LIM, K. S., SMITH, A. D., OSBORNE, J. L., & CHITTKA, L. (2013). UNRAVELLING THE MECHANISMS OF TRAPLINE FORAGING IN BEES. *COMMUNICATIVE & INTEGRATIVE BIOLOGY*, 6(1), e22701. [HTTPS://DOI.ORG/10.4161/cib.22701](https://doi.org/10.4161/cib.22701)
- LIMA, S. L. (1984). DOWNY WOODPECKER FORAGING BEHAVIOR: EFFICIENT SAMPLING IN SIMPLE STOCHASTIC ENVIRONMENTS. *ECOLOGY*, 65(1), 166–174. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/1939468](https://doi.org/10.2307/1939468)
- LUCAS, T. C. D. (2020). A TRANSLUCENT BOX: INTERPRETABLE MACHINE LEARNING IN ECOLOGY. *ECOLOGICAL MONOGRAPHS*, 90(4). [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/ecm.1422](https://doi.org/10.1002/ecm.1422)
- MACARTHUR, R. H., & PIANKA, E. R. (1966). ON OPTIMAL USE OF A PATCHY ENVIRONMENT. *THE AMERICAN NATURALIST*, 100(916), 603–609. [HTTPS://DOI.ORG/10.1086/282454](https://doi.org/10.1086/282454)
- MAYER, C., ADLER, L., ARMBRUSTER, W. S., DAFNI, A., EARDLEY, C., HUANG, S.-Q., KEVAN, P. G., OLLERTON, J., PACKER, L., SSYMANK, A., STOUT, J. C., & POTTS, S. G. (2011). POLLINATION ECOLOGY IN THE 21ST CENTURY: KEY QUESTIONS FOR FUTURE RESEARCH. *JOURNAL OF POLLINATION ECOLOGY*, 8–23. [HTTPS://DOI.ORG/10.26786/1920-7603\(2011\)1](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2011)1)
- MILINSKI, M. (1979). CAN AN EXPERIENCED PREDATOR OVERCOME THE CONFUSION OF SWARMING PREY MORE EASILY? *ANIMAL BEHAVIOUR*, 27, 1122–1126. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/0003-3472\(79\)90060-5](https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90060-5)
- MUTH, F., COOPER, T. R., BONILLA, R. F., & LEONARD, A. S. (2018). A NOVEL PROTOCOL FOR STUDYING BEE COGNITION IN THE WILD. *METHODS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 9(1), 78–87. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/2041-210X.12852](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12852)
- NITYANANDA, V., CHITTKA, L., & SKORUPSKI, P. (2014). CAN BEES SEE AT A GLANCE? *JOURNAL OF EXPERIMENTAL BIOLOGY*, JEB.101394. [HTTPS://DOI.ORG/10.1242/JEB.101394](https://doi.org/10.1242/JEB.101394)
- OHASHI, K., LESLIE, A., & THOMSON, J. D. (2008). TRAPLINE FORAGING BY BUMBLE BEES: V. EFFECTS OF EXPERIENCE AND PRIORITY ON COMPETITIVE PERFORMANCE. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 19(5), 936–948. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/BEHECO/ARN048](https://doi.org/10.1093/BEHECO/ARN048)
- OHASHI, K., & THOMSON, J. D. (2009). TRAPLINE FORAGING BY POLLINATORS: ITS ONTOGENY, ECONOMICS AND POSSIBLE CONSEQUENCES FOR PLANTS. *ANNALS OF BOTANY*, 103(9), 1365–1378. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/AOB/MCP088](https://doi.org/10.1093/AOB/MCP088)
- OLLERTON, J., WINFREE, R., & TARRANT, S. (2011). HOW MANY FLOWERING PLANTS ARE POLLINATED BY ANIMALS? *OIKOS*, 120(3), 321–326. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x)
- O'NEAL, M. E., LANDIS, D. A., ROTHWELL, E., KEMPEL, L., & REINHARD, D. (2004). TRACKING INSECTS WITH HARMONIC RADAR: A CASE STUDY. *AMERICAN ENTOMOLOGIST*, 50(4), 212–218. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/AE/50.4.212](https://doi.org/10.1093/AE/50.4.212)
- OSBORNE, J. L., MARTIN, A. P., CARRECK, N. L., SWAIN, J. L., KNIGHT, M. E., GOULSON, D., HALE, R. J., & SANDERSON, R. A. (2008). BUMBLEBEE FLIGHT DISTANCES IN RELATION TO THE FORAGE LANDSCAPE. *JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, 77(2), 406–415. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/j.1365-2656.2007.01333.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01333.x)
- OWENS, S. J., & RUDALL, P. (1998). REPRODUCTIVE BIOLOGY IN SYSTEMATICS, CONSERVATION AND ECONOMIC

BOTANY. ROYAL BOTANIC GARDENS, KEW.

- PLASCENCIA, M., & PHILPOTT, S. M. (2017). FLORAL ABUNDANCE, RICHNESS, AND SPATIAL DISTRIBUTION DRIVE URBAN GARDEN BEE COMMUNITIES. *BULLETIN OF ENTOMOLOGICAL RESEARCH*, 107(5), 658–667. [HTTPS://DOI.ORG/10.1017/S0007485317000153](https://doi.org/10.1017/S0007485317000153)
- POTTS, S. G., BIESMEIJER, J. C., KREMEN, C., NEUMANN, P., SCHWEIGER, O., & KUNIN, W. E. (2010). GLOBAL POLLINATOR DECLINES: TRENDS, IMPACTS AND DRIVERS. *TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION*, 25(6), 345–353. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/J.TREE.2010.01.007](https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007)
- POTTS, S. G., IMPERATRIZ-FONSECA, V., NGO, H. T., BIESMEIJER, J. C., BREEZE, T. D., DICKS, L. V., GARIBALDI, L. A., HILL, R., SETTELE, J., & VANBERGEN, A. J. (2016). THE ASSESSMENT REPORT ON POLLINATORS, POLLINATION AND FOOD PRODUCTION: SUMMARY FOR POLICYMAKERS. SECRETARIAT OF THE INTERGOVERNMENTAL SCIENCE-POLICY PLATFORM ON BIODIVERSITY
- PRICE, R. I., SEGERS, F., BERGER, A., NASCIMENTO, F. S., & GRÜTER, C. (2021). AN EXPLORATION OF THE RELATIONSHIP BETWEEN RECRUITMENT COMMUNICATION AND FORAGING IN STINGLESS BEES. *CURRENT ZOOLOGY*, 67(5), 551–560. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/CZ/ZOAB043](https://doi.org/10.1093/cz/zoab043)
- PYKE, G. H. (1982). LOCAL GEOGRAPHIC DISTRIBUTIONS OF BUMBLEBEES NEAR CRESTED BUTTE, COLORADO: COMPETITION AND COMMUNITY STRUCTURE. *ECOLOGY*, 63(2), 555–573. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/1938970](https://doi.org/10.2307/1938970)
- RADEMAKER, M. C. J., DE JONG, T. J., & KLINKHAMER, P. G. L. (1997). POLLEN DYNAMICS OF BUMBLE-BEE VISITATION ON *ECHIMUM VULGARE*. *FUNCTIONAL ECOLOGY*, 11(5), 554–563. [HTTPS://DOI.ORG/10.1046/J.1365-2435.1997.00124.X](https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00124.x)
- RAILSBACK, S. F., & GRIMM, V. (2019). CHAPTER 1: MODELS, AGENT-BASED MODELS, AND THE MODELING CYCLE. IN *AGENT-BASED AND INDIVIDUAL-BASED MODELING: A PRACTICAL INTRODUCTION* (2ND EDITION, PP. 3–13). PRINCETON UNIVERSITY PRESS.
- RAINE, N. E., INGS, T. C., DORNHAUS, A., SALEH, N., & CHITTKA, L. (2006). ADAPTATION, GENETIC DRIFT, PLEIOTROPY, AND HISTORY IN THE EVOLUTION OF BEE FORAGING BEHAVIOR. IN *ADVANCES IN THE STUDY OF BEHAVIOR* (VOL. 36, PP. 305–354). ELSEVIER. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/S0065-3454\(06\)36007-X](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(06)36007-X)
- REAL, L., OTT, J., & SILVERFINE, E. (1982). ON THE TRADEOFF BETWEEN THE MEAN AND THE VARIANCE IN FORAGING: EFFECT OF SPATIAL DISTRIBUTION AND COLOR PREFERENCE. *ECOLOGY*, 63(6), 1617. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/1940101](https://doi.org/10.2307/1940101)
- REAL, L., & RATHCKE, B. J. (1988). PATTERNS OF INDIVIDUAL VARIABILITY IN FLORAL RESOURCES. *ECOLOGY*, 69(3), 728–735. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/1941021](https://doi.org/10.2307/1941021)
- REDDON, A. R. (2012). PARENTAL EFFECTS ON ANIMAL PERSONALITY. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 23(2), 242–245. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/BEHECO/ARR210](https://doi.org/10.1093/beheco/arr210)
- RENNER, S. (1998). FRAGMENTATION ON PLANT POLLINATOR INTERACTIONS IN THE TROPICS. 339.
- RILEY, J. R., GREGGERS, U., SMITH, A. D., REYNOLDS, D. R., & MENZEL, R. (2005). THE FLIGHT PATHS OF HONEYBEES RECRUITED BY THE WAGGLE DANCE. *NATURE*, 435(7039), 205–207.
- SALEH, N., & CHITTKA, L. (2006). THE IMPORTANCE OF EXPERIENCE IN THE INTERPRETATION OF CONSPECIFIC CHEMICAL SIGNALS. *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 61(2), 215–220. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S00265-006-0252-7](https://doi.org/10.1007/s00265-006-0252-7)
- SALEH, N., SCOTT, A. G., BRYNING, G. P., & CHITTKA, L. (2007). DISTINGUISHING SIGNALS AND CUES: BUMBLEBEES USE GENERAL FOOTPRINTS TO GENERATE ADAPTIVE BEHAVIOUR AT FLOWERS AND NEST. *ARTHROPOD-PLANT INTERACTIONS*, 1(2), 119–127. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S11829-007-9011-6](https://doi.org/10.1007/s11829-007-9011-6)
- SCHMID-HEMPEL, P., KACELNIK, A., & HOUSTON, A. I. (1985). HONEYBEES MAXIMIZE EFFICIENCY BY NOT FILLING THEIR CROP. *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 17(1), 61–66. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/BF00299430](https://doi.org/10.1007/BF00299430)

- SCHMITT, U., & BERTSCH, A. (1990). DO FORAGING BUMBLEBEES SCENT-MARK FOOD SOURCES AND DOES IT MATTER? *OECOLOGIA*, 82(1), 137–144. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/BF00318545](https://doi.org/10.1007/BF00318545)
- SMITH, J. W., BENKMAN, C. W., & COFFEY, K. (1999). THE USE AND MISUSE OF PUBLIC INFORMATION BY FORAGING RED CROSSBILLS. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 10(1), 54–62. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/BEHECO/10.1.54](https://doi.org/10.1093/BEHECO/10.1.54)
- SPAETHE, J., TAUTZ, J., & CHITTKA, L. (2001). VISUAL CONSTRAINTS IN FORAGING BUMBLEBEES: FLOWER SIZE AND COLOR AFFECT SEARCH TIME AND FLIGHT BEHAVIOR. *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES*, 98(7), 3898–3903. [HTTPS://DOI.ORG/10.1073/PNAS.071053098](https://doi.org/10.1073/PNAS.071053098)
- STOUT, J. C., & GOULSON, D. (2002). THE INFLUENCE OF NECTAR SECRETION RATES ON THE RESPONSES OF BUMBLEBEES (*BOMBUS* SPP.) TO PREVIOUSLY VISITED FLOWERS. *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 52(3), 239–246. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/s00265-002-0510-2](https://doi.org/10.1007/s00265-002-0510-2)
- STOUT, J. C., GOULSON, D., & ALLEN, J. A. (1998). REPELLENT SCENT-MARKING OF FLOWERS BY A GUILD OF FORAGING BUMBLEBEES (*BOMBUS* SPP.). *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY*, 43, 317–326.
- SUTHERLAND, W. J. (1983). AGGREGATION AND THE IDEAL FREE' DISTRIBUTION. *THE JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, 52(3), 821. [HTTPS://DOI.ORG/10.2307/4456](https://doi.org/10.2307/4456)
- TABAK, M. A., NOROUZZADEH, M. S., WOLFSON, D. W., SWEENEY, S. J., VERCAUTEREN, K. C., SNOW, N. P., HALSETH, J. M., DI SALVO, P. A., LEWIS, J. S., WHITE, M. D., TETON, B., BEASLEY, J. C., SCHLICHTING, P. E., BOUGHTON, R. K., WIGHT, B., NEWKIRK, E. S., IVAN, J. S., ODELL, E. A., BROOK, R. K., ... MILLER, R. S. (2019). MACHINE LEARNING TO CLASSIFY ANIMAL SPECIES IN CAMERA TRAP IMAGES: APPLICATIONS IN ECOLOGY. *METHODS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 10(4), 585–590. [HTTPS://DOI.ORG/10.1111/2041-210X.13120](https://doi.org/10.1111/2041-210X.13120)
- THESSSEN, A. (2016). ADOPTION OF MACHINE LEARNING TECHNIQUES IN ECOLOGY AND EARTH SCIENCE. *ONE ECOSYSTEM*, 1, e8621. [HTTPS://DOI.ORG/10.3897/ONEECO.1.e8621](https://doi.org/10.3897/ONEECO.1.e8621)
- THOMSON, J. D., PETERSON, S. C., & HARDER, L. D. (1987). RESPONSE OF TRAPLINING BUMBLE BEES TO COMPETITION EXPERIMENTS: SHIFTS IN FEEDING LOCATION AND EFFICIENCY. *OECOLOGIA*, 71(2), 295–300. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/BF00377298](https://doi.org/10.1007/BF00377298)
- VERGARA, C. H., & FONSECA-BUENDÍA, P. (2012). POLLINATION OF GREENHOUSE TOMATOES BY THE MEXICAN BUMBLEBEE *BOMBUS EPHIPPIATUS* (HYMENOPTERA: APIDAE). *JOURNAL OF POLLINATION ECOLOGY*, 7, 27–30. [HTTPS://DOI.ORG/10.26786/1920-7603\(2012\)1](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2012)1)
- VON FRISCH, K. (1967). THE DANCE LANGUAGE AND ORIENTATION OF BEES. HARVARD UNIVERSITY PRESS.
- WADDINGTON, K. D., ALLEN, T., & HEINRICH, B. (1981). FLORAL PREFERENCES OF BUMBLEBEES (*BOMBUS EDWARDSII*) IN RELATION TO INTERMITTENT VERSUS CONTINUOUS REWARDS. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 29(3), 779–784. [HTTPS://DOI.ORG/10.1016/S0003-3472\(81\)80011-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(81)80011-5)
- WEISS, M. R. (2001). VISION AND LEARNING IN SOME NEGLECTED POLLINATORS: BEETLES, FLIES, MOTHS, AND BUTTERFLIES. IN *COGNITIVE ECOLOGY OF POLLINATION*. (PP. 179–190). CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS.
- WILLIAMS, C. S. (1998). THE IDENTITY OF THE PREVIOUS VISITOR INFLUENCES FLOWER REJECTION BY NECTAR-COLLECTING BEES. *ANIMAL BEHAVIOUR*, 56(3), 673–681. [HTTPS://DOI.ORG/10.1006/ANBE.1998.0794](https://doi.org/10.1006/ANBE.1998.0794)
- WILLIAMS, N. M., & THOMSON, J. D. (1998). TRAPLINE FORAGING BY BUMBLE BEES: III. TEMPORAL PATTERNS OF VISITATION AND FORAGING SUCCESS AT SINGLE PLANTS. *BEHAVIORAL ECOLOGY*, 9(6), 612–621. [HTTPS://DOI.ORG/10.1093/BEHECO/9.6.612](https://doi.org/10.1093/BEHECO/9.6.612)
- WILLMER, P. G. (2011A). CHAPTER 1: WHY POLLINATION IS INTERESTING. IN *POLLINATION AND FLORAL ECOLOGY* (PRINCETON UNIVERSITY PRESS, PP. 3–10). PRINCETON UNIVERSITY PRESS.
- WILLMER, P. G. (2011B). CHAPTER 5: ADVERTISEMENTS 1: VISUAL SIGNALS AND FLORAL COLOR. IN *POLLINATION AND FLORAL ECOLOGY* (PRINCETON UNIVERSITY PRESS, PP. 105–133). PRINCETON UNIVERSITY PRESS.
- WILLMER, P. G. (2011C). CHAPTER 6: ADVERTISEMENTS 2: OLFATORY SIGNALS. IN *POLLINATION AND FLORAL*

- ECOLOGY (PRINCETON UNIVERSITY PRESS, PP. 134–153). PRINCETON UNIVERSITY PRESS.
- WILLMER, P. G. (2011D). CHAPTER 8: REWARDS 2: THE BIOLOGY OF NECTAR. IN POLLINATION AND FLORAL ECOLOGY (PRINCETON UNIVERSITY PRESS, PP. 190–220). PRINCETON UNIVERSITY PRESS.
- WILMS, J., & ELTZ, T. (2008). FORAGING SCENT MARKS OF BUMBLEBEES: FOOTPRINT CUES RATHER THAN PHEROMONE SIGNALS. *NATURWISSENSCHAFTEN*, 95(2), 149–153. [HTTPS://DOI.ORG/10.1007/S00114-007-0298-Z](https://doi.org/10.1007/s00114-007-0298-z)
- WOODGATE, J. L., MAKINSON, J. C., LIM, K. S., REYNOLDS, A. M., & CHITTKA, L. (2017). CONTINUOUS RADAR TRACKING ILLUSTRATES THE DEVELOPMENT OF MULTI-DESTINATION ROUTES OF BUMBLEBEES. *SCIENTIFIC REPORTS*, 7(1), 17323. [HTTPS://DOI.ORG/10.1038/S41598-017-17553-1](https://doi.org/10.1038/s41598-017-17553-1)
- ZACH, R. (1979). SHELL DROPPING: DECISION-MAKING AND OPTIMAL FORAGING IN NORTHWESTERN CROWS. *BEHAVIOUR*, 68(1/2), 106–117.
- ZHANG, H., HUANG, J., WILLIAMS, P. H., VAISSIÈRE, B. E., ZHOU, Z., GAI, Q., DONG, J., & AN, J. (2015). MANAGED BUMBLEBEES OUTPERFORM HONEYBEES IN INCREASING PEACH FRUIT SET IN CHINA: DIFFERENT LIMITING PROCESSES WITH DIFFERENT POLLINATORS. *PLOS ONE*, 10(3), e0121143. [HTTPS://DOI.ORG/10.1371/JOURNAL.PONE.0121143](https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0121143)
- ZIMMERMAN, M., & PYKE, G. H. (1986). REPRODUCTION IN POLEMONIUM: PATTERNS AND IMPLICATIONS OF FLORAL NECTAR PRODUCTION AND STANDING CROPS. *AMERICAN JOURNAL OF BOTANY*, 73(10), 1405–1415. [HTTPS://DOI.ORG/10.1002/J.1537-2197.1986.TB10886.X](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1986.tb10886.x)

Conclusion

Le travail présenté dans cette thèse met en évidence l'efficacité de l'utilisation de l'information dans les stratégies d'approvisionnement des pollinisateurs. Que ce soit l'utilisation de l'information publique, à savoir la marque odorante répulsive, ou bien l'information privée, la trapline, ces stratégies permettent aux pollinisateurs d'avoir une plus grande efficacité de butinage notamment dans des contextes de compétition. De plus, l'utilisation de la marque répulsive en complément d'une trapline donne l'opportunité de maintenir un niveau de récolte satisfaisant pour les individus quand la compétition par exploitation augmente et que par conséquent le partage des ressources augmente. Cependant, l'utilisation de ces stratégies ne semble pas favorable pour la communauté florale qui voit la dispersion de son pollen dans la population négativement affectée, mettant en évidence un non-alignement des intérêts au sein de la communauté plantes-pollinisateurs. Nous espérons que notre modèle et ses résultats serviront de base à de futures recherches théoriques ou expérimentales pour approfondir l'impact des stratégies d'approvisionnement des pollinisateurs sur la communauté plantes-pollinisateurs.

Annexe 1 : Analyse de sensibilité du modèle marque odorante, chapitre 2

The impact of the model parameters on the quantity of nectar collected by pollinators was examined in the simulation analysis for a range of parameters (Table 7). We ran 10,000 simulations, and for each simulation, a random value in the interval was assigned to the parameter. Their impact was studied with a random forest analysis in R version 4.0.3 (R Core Team, 2020) and the *randomForest* package (Liaw & Wiener, 2002). We built 2,000 regression trees, and three variables were tried at each split.

Table 7: List of model parameters assessed during the sensitivity analysis and the variation range examined.

Parameters	Interval (sensitivity)
Map size	[30 – 100]
Number of steps in the simulation	[700 – 1300]
Detection radius	1
Inertia in pollinators' random movement	[0.01 – 0.4]
Number of flowers (as function of meadow area)	[0.02 – 2]
Coefficient of nectar refill	[0.001 – 0.005]
Use of repellent scent mark	True or False
Time spent probing each flower	[1 – 10]
Coefficient of scent mark disappearance	- coeff_nectar
Pollinators per flower	[0.1 – 2]

Our analysis explained over 95% of the variance, and the relative importance of the parameters is highly variable (Fig 25). Our results suggest that the coefficient of nectar refill is the parameter that most influences the amount of nectar collected. Consequently, we decided to examine three values in our study: 0.001, 0.0025, and 0.005, meaning that the flower can refill at most one, two, or five times during the simulation. The second parameter with a high impact on the amount of nectar collected is the number of pollinators per flower, which is a major determinant of the intensity of competition and one of the most important aspects of this study.

The random search movement depended on the *sigma* parameter, a modelling choice that result, in

very rare occasion, on a change of travel angles superior to 2π radians. Nevertheless, this parameter was the one with the lower sensitivity, having little impact on our response variables.

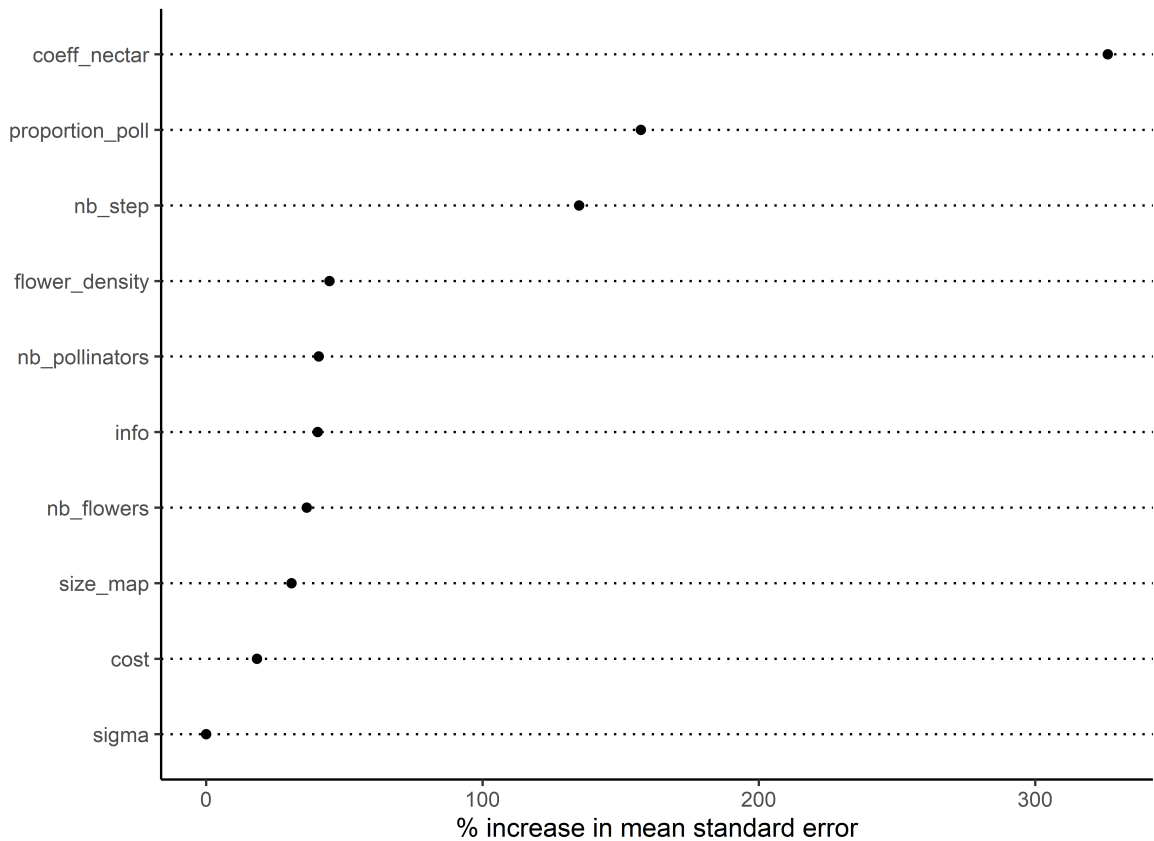


Fig 25: Importance of parameters on the variation of the mean nectar quantity collected by pollinators, defined by a random forest analysis.

The number of steps has a large impact on the amount of nectar collected, because it gives the pollinators more or less time to collect. This variable influences the duration of the simulation, and to keep a reasonable simulation duration, the parameters were set to 1,000 steps. The flower density, the number of flowers and pollinators, and the size of the map increase the mean standard error of the model by almost 50%. All these parameters are linked to the intensity of competition. Nonetheless, the number of pollinators influences the duration of the simulation (see Fig 26). To keep a reasonable simulation duration, we decided to set the maximal number of pollinators to 500, the density of flowers and the size of the map were set in consequence. The choice to use public information will also affect the amount of nectar collected, which is interesting for our problem.

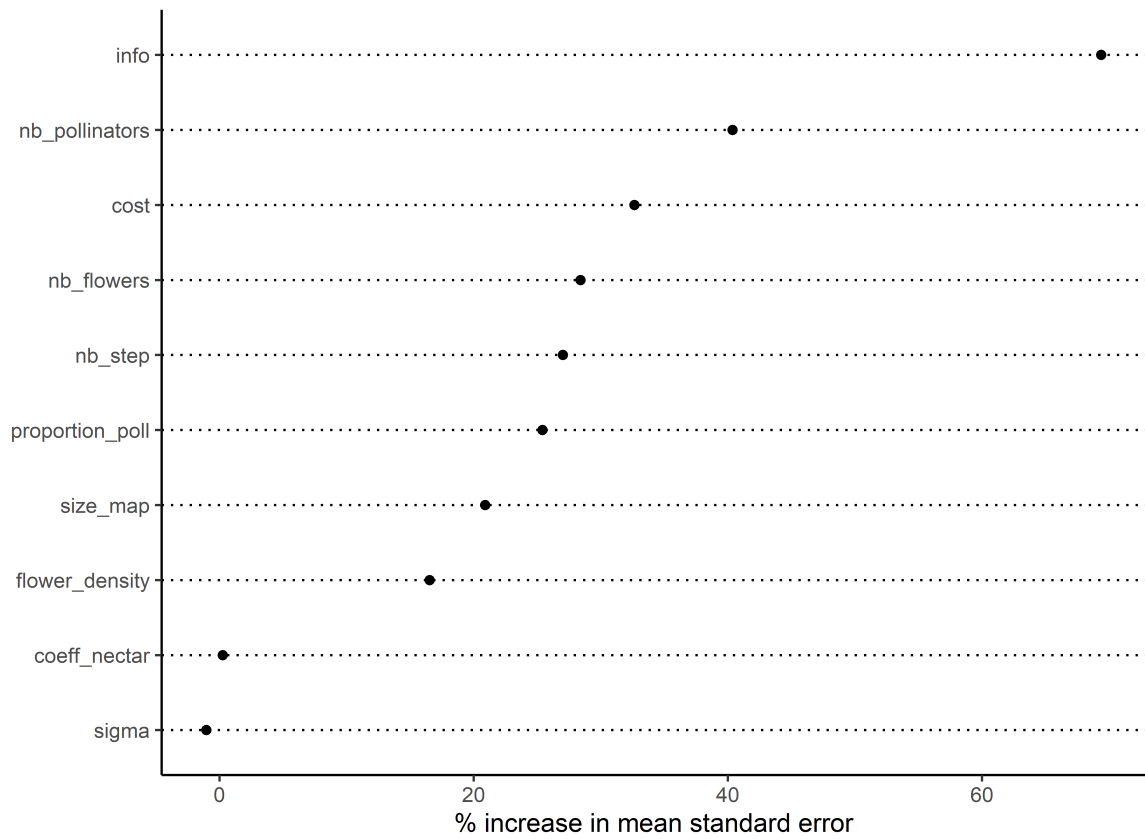


Fig 26: Importance of parameters on the variation of the simulation's duration defined by a random forest analysis.

References

LIAW, A., & WIENER, M. (2002). CLASSIFICATION AND REGRESSION BY RANDOMFOREST. R NEWS, 2(3), 18–22.

R CORE TEAM. (2020). R: A LANGUAGE AND ENVIRONMENT FOR STATISTICAL COMPUTING [MANUAL]. [HTTPS://WWW.R-PROJECT.ORG/](https://www.R-project.org/)

Annexe 2 : Figures supplémentaires, chapitre 2

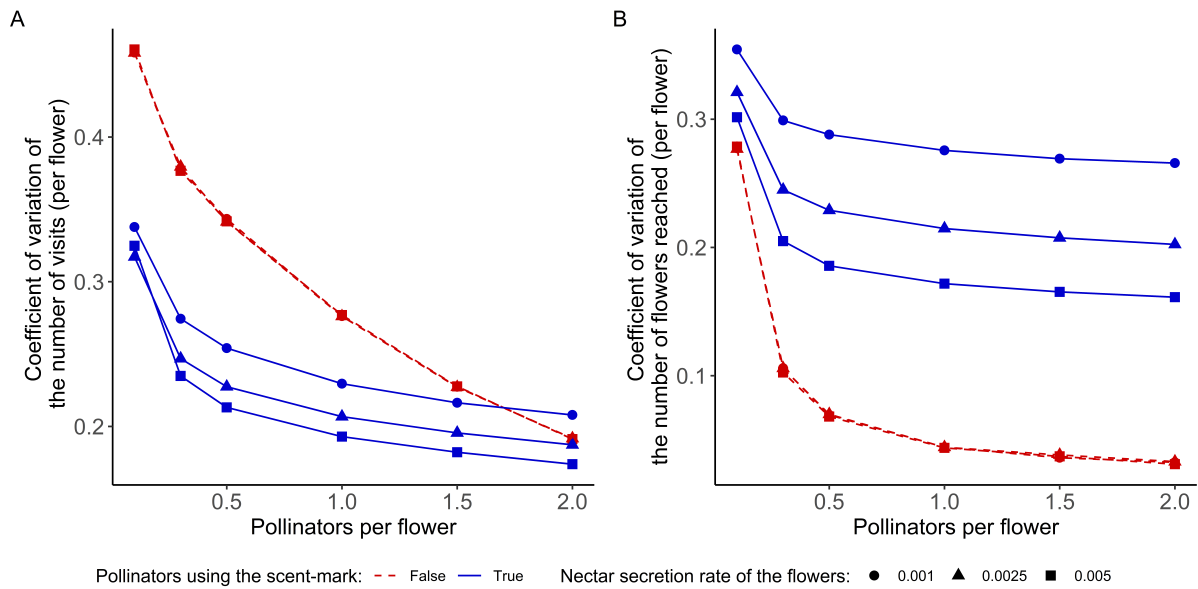


Fig 27: (A) Coefficient of variation of the number of visits per flower during the simulation. (B) Coefficient of variation of the number of flowers which receive a visit of a pollinator after he leaves the focal one. In each figure, the x-axis represents the relative abundance of pollinators compared to flowers.

On the Fig 27A, we can see that the number of visits per flower is less variable when the abundance of pollinators increases and when they use the scent mark.

The Fig 27B, shows that when the pollinators do not use the scent-mark, the pollen is more equally disperse among the flower community.

Annexe 3 : Figures supplémentaires, chapitre 3

Nectar refill = 0.0025

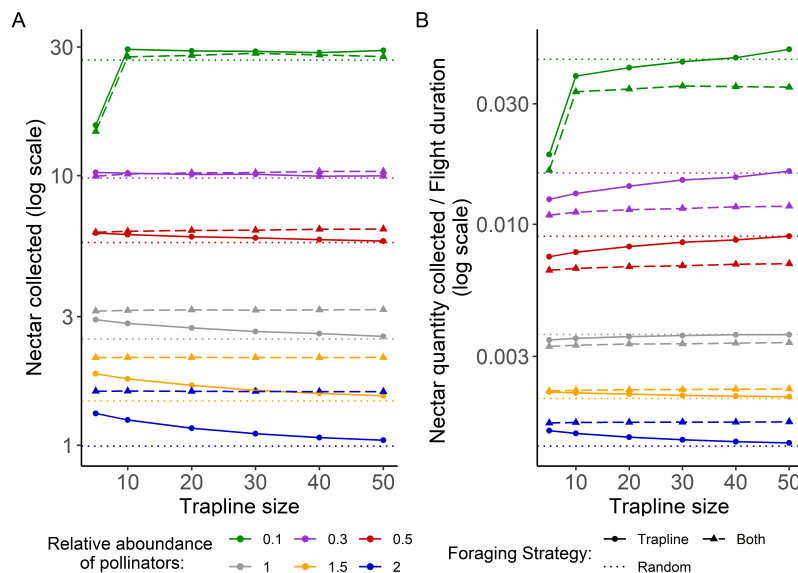


Fig 28 : (A) Mean amount of nectar collected by the pollinator during the simulation. (B) The ratio of the mean amount of nectar collected by the pollinator during the simulation and the duration of its flight duration (i.e., when the pollinator is not visiting a flower). In both figures, the x-axis is the number of flowers in the pollinator's trapline; the solid lines with circles represent pollinators using a trapline foraging strategy, the dashed lines with triangles those which are using the trapline and the scent-mark, and the dotted lines for those using a random search strategy. The color refers to the relative abundance of pollinators compared to flowers.

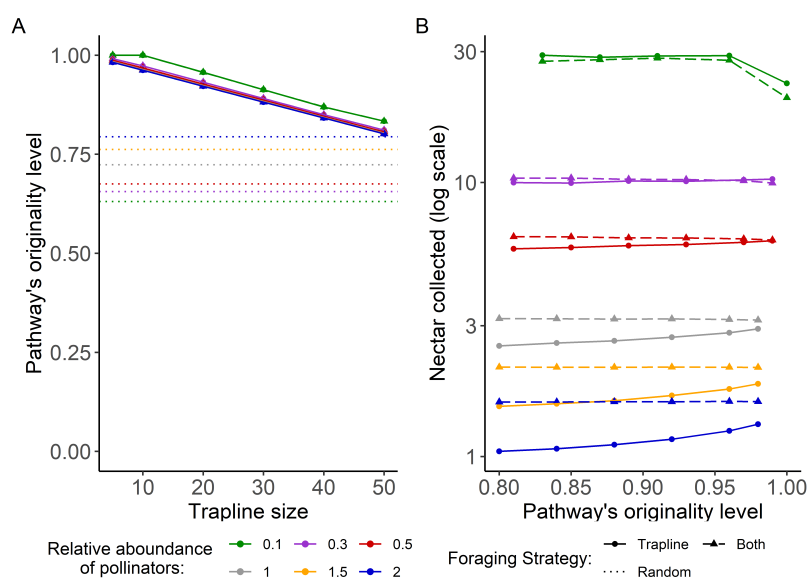


Fig 29: (A) Mean originality of pollinators' pathway in function of the number of flowers in the pollinator's trapline. (B) Mean amount of nectar collected by the pollinator during the simulation in the function of the originality level

of the pathway. In both figures, the solid lines with circles represent pollinators using a trapline foraging strategy, the dashed lines with triangles that are using the trapline and the scent-mark, and the dotted lines for those using a random search strategy. The color refers to the relative abundance of pollinators compared to flowers.

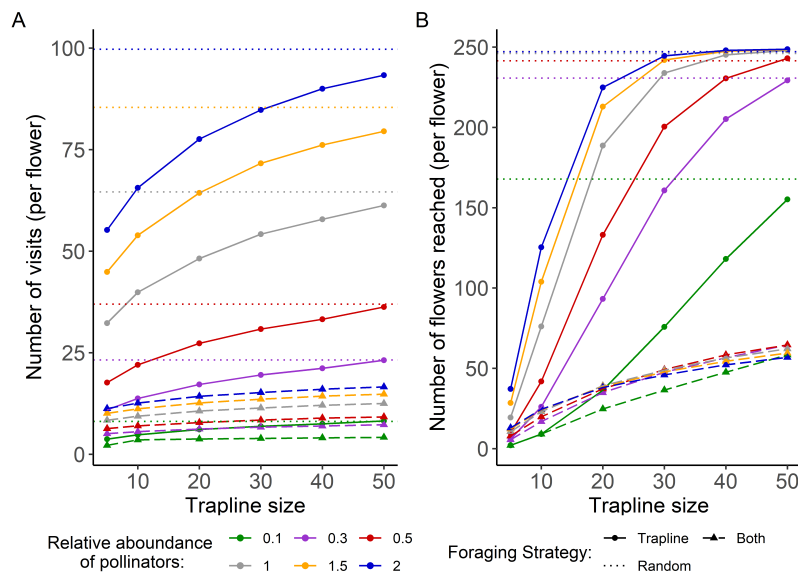


Fig 30: (A) Mean number of visits per flower during the simulation. (B) Mean number of flowers visited by all pollinators after they leave the focal flower. In both figures, the x-axis is the number of flowers in the pollinator's trapline; the solid lines with circles represent pollinators using a trapline foraging strategy, the dashed lines with triangles those which are using the trapline and the scent-mark, and the dotted lines for those using a random search strategy. The color refers to the relative abundance of pollinators compared to flowers.

Nectar refill = 0.001

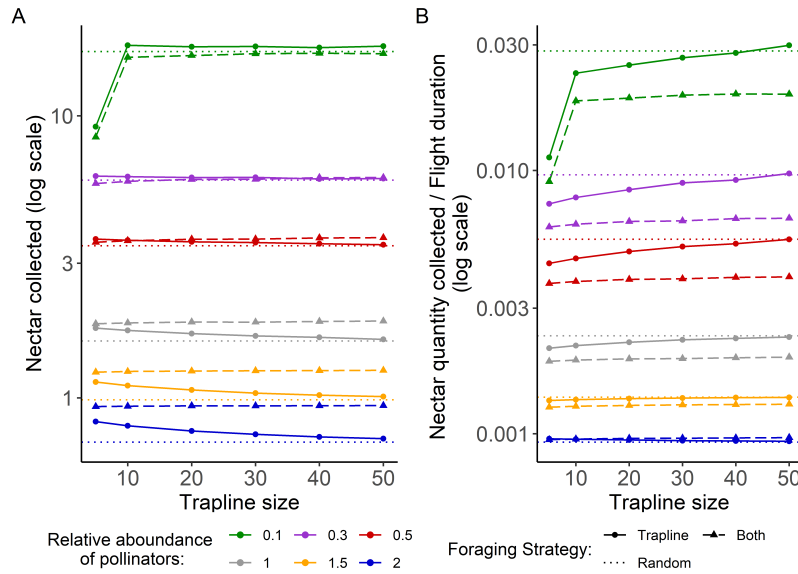


Fig 31: (A) Mean amount of nectar collected by the pollinator during the simulation. (B) The ratio of the mean amount of nectar collected by the pollinator during the simulation and the duration of its flight duration (i.e., when the pollinator is not visiting a flower). In both figures, the x-axis is the number of flowers in the pollinator's trapline; the solid lines with circles represent pollinators using a trapline foraging strategy, the dashed lines with triangles those which are using the trapline and the scent-mark, and the dotted lines for those using a random search strategy. The color refers to the relative abundance of pollinators compared to flowers.

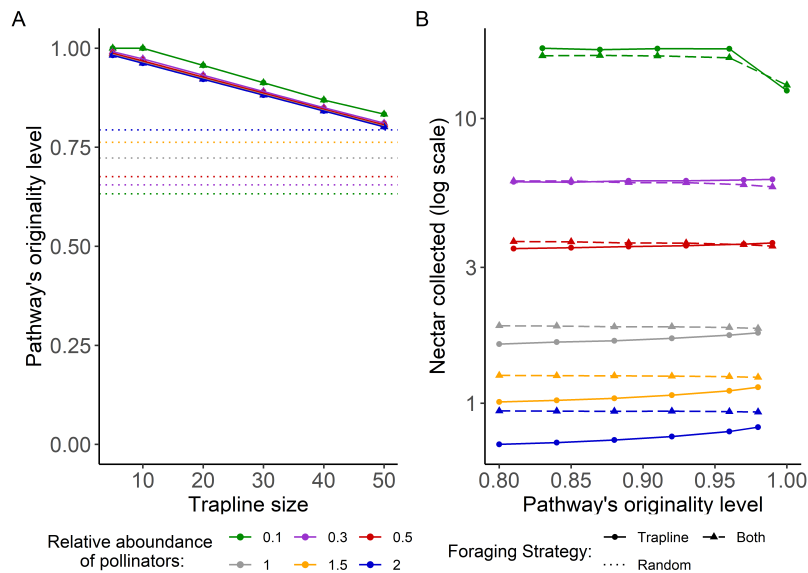


Fig 32: (A) Mean originality of pollinators' pathway in function of the number of flowers in the pollinator's trapline. (B) Mean amount of nectar collected by the pollinator during the simulation in the function of the originality level of the pathway. In both figures, the solid lines with circles represent pollinators using a trapline foraging strategy, the dashed lines with triangles that are using the trapline and the scent-mark, and the dotted lines for those using a random search strategy. The color refers to the relative abundance of pollinators compared to flowers.

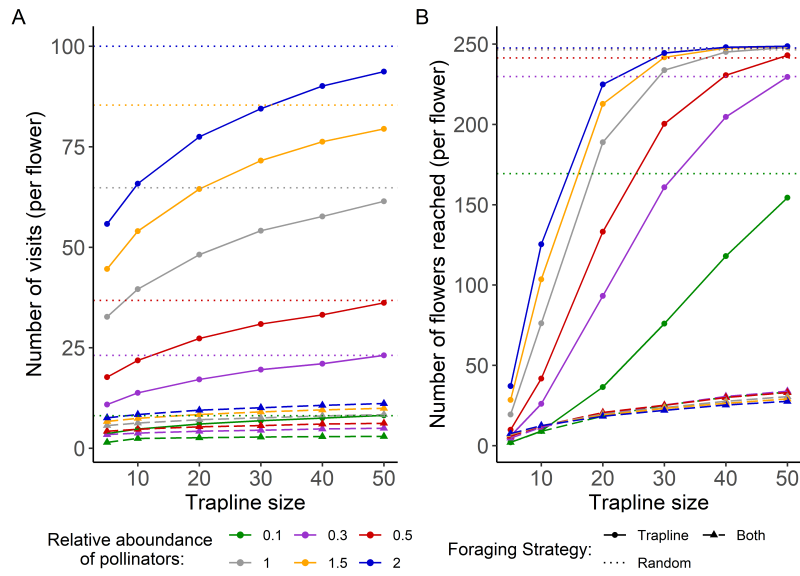


Fig 33: (A) Mean number of visits per flower during the simulation. (B) Mean number of flowers visited by all pollinators after they leave the focal flower. In both figures, the x-axis is the number of flowers in the pollinator's trapline; the solid lines with circles represent pollinators using a trapline foraging strategy, the dashed lines with triangles those which are using the trapline and the scent-mark, and the dotted lines for those using a random search strategy. The color refers to the relative abundance of pollinators compared to flowers.

Annexe 4 : Exploration de l'effet de l'agrégation de la ressource

Par cette annexe, nous souhaitons présenter la méthode que nous avons développée pour faire varier la répartition spatiale des fleurs dans notre modèle. Si pour des raisons de simplicité pour les premières analyses nous avons choisi une distribution aléatoire dans le paysage des fleurs, les études montrent que les plantes sont plus souvent agrégées (Herben et al., 2000). Cette agrégation pouvant être vue comme une conséquence des contraintes biochimique de l'environnement ou bien comme une stratégie d'attraction des pollinisateurs à part entière. En effet, il a été montré en laboratoire que lorsque les fleurs sont agrégées les bourdons (*Bombus terrestris*) visitent plus souvent des plantes non rémunératrices (Kearse, 2000).

Dans cette annexe nous vous présentons quelques résultats préliminaires sur l'impact de la répartition spatiale des fleurs sur les stratégies d'approvisionnement des pollinisateurs. Nous nous sommes interrogées sur l'impact de l'agrégation sur la récolte en nectar, mais aussi sur ses conséquences, et potentiels avantages, sur la pollinisation.

Implémentation dans le modèle

Pour faire varier la répartition spatiale des plantes dans le modèle deux nouveaux paramètres ont été créés :

- La proportion de *points parents* (entre 5 et 30) : pourcentage du nombre de fleurs qui sera utilisé pour créer des centres d'agrégation des fleurs. (*prop_parent*)
- Le rayon de répartition des fleurs autour d'un *point parent* (entre 1 et la taille de la carte (50) divisée par la proportion de points parents). (*radius_clustering*)

Au début de la simulation, le nombre de *point parents* est calculé et ils sont placés aléatoirement sur la carte. Chaque point parent se voit attribuer un nombre de fleurs, tiré dans une loi de poisson de paramètre *nombre total de fleurs / nombre de points parents*. A noter que le tirage dans la loi de poisson engendre une petite variabilité dans le nombre de fleurs final (Fig 34).

Ensuite les fleurs attribuées au point parent sont créées sur la carte dans le cercle de rayon *radius_clustering* et de centre son *point parent*. Une fois toutes les fleurs placées, les points parents sont effacés.

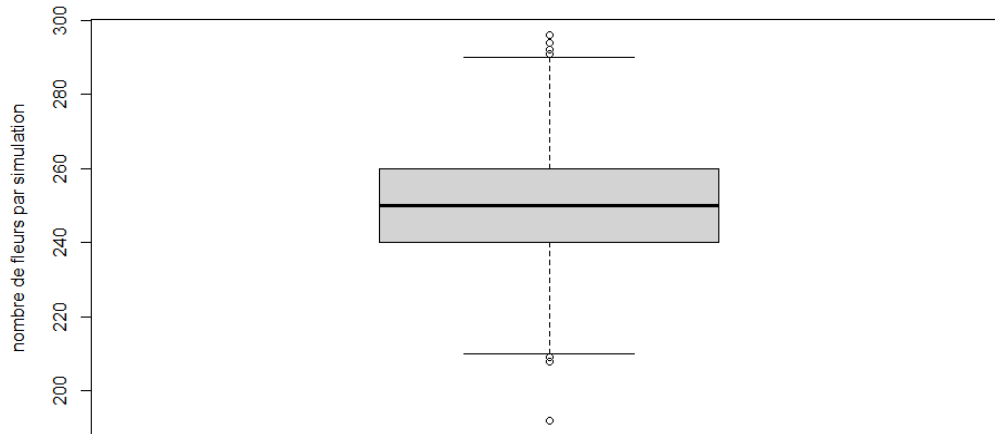


Fig 34 : Boxplot représentant la répartition du nombre de fleurs effectivement générées au sein de nos différentes simulations lorsque l'utilisateur définit le paramètre nombre total de fleurs comme égal à 250 ($n=1900$).

Mesure de l'agrégation avec la statistique de Clark-Evans

Au début de la simulation, lorsque les fleurs ont été placées sur la carte, la valeur du critère de Clark-Evans (avec une correction de Donnelly) est calculée. Cette valeur nous donne une approximation de l'agrégation des fleurs dans l'espace. Si le critère est égal à 1, il s'agit d'une distribution aléatoire, s'il est inférieur à 1 les fleurs sont groupées, s'il est supérieur à 1 la distribution est dispersée (Clark & Evans, 1954). Pour plus de clarté, les résultats ci-dessous présente l'agrégation sous la forme [1 – valeur du critère de Clark-Evans], ainsi une augmentation sur l'axe des abscisses se traduit par une augmentation du niveau d'agrégation

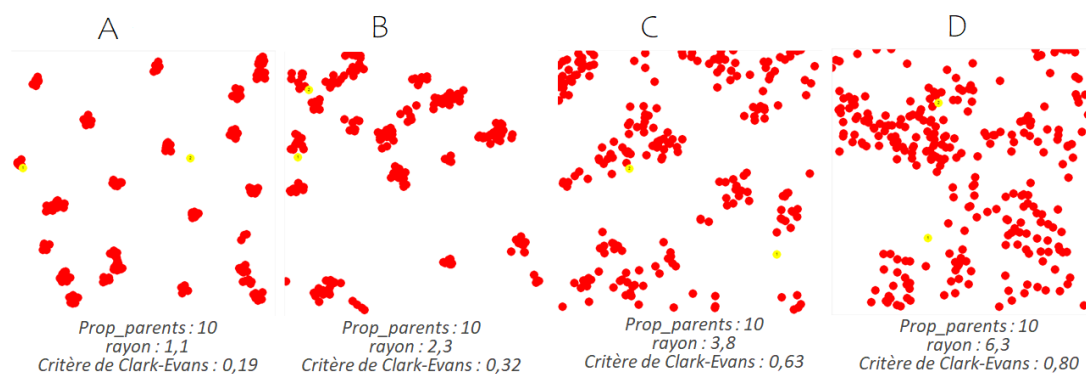


Fig 35: Illustrations de différentes répartition spatiales des fleurs, aboutissant à des niveaux d'agréations variables. Les points rouges représentent les fleurs et les jaunes des pollinisateurs. La valeur du critère de Clark-Evans associé à chaque répartition est indiqué sous chaque figure. Sur chaque figure, 25 points parents ont été créés.

Pour calculer la valeur, nous avons utilisé le package rpy2 (<https://rpy2.github.io/index.html>) pour permettre à python d'ouvrir R. Une fois dans R nous calculons le critère de Clark-Evans avec le package spatstat (Baddeley et al., 2015).

au nombre de visite par fleur lorsque les pollinisateurs ont un comportement de recherche aléatoire (Fig 37).

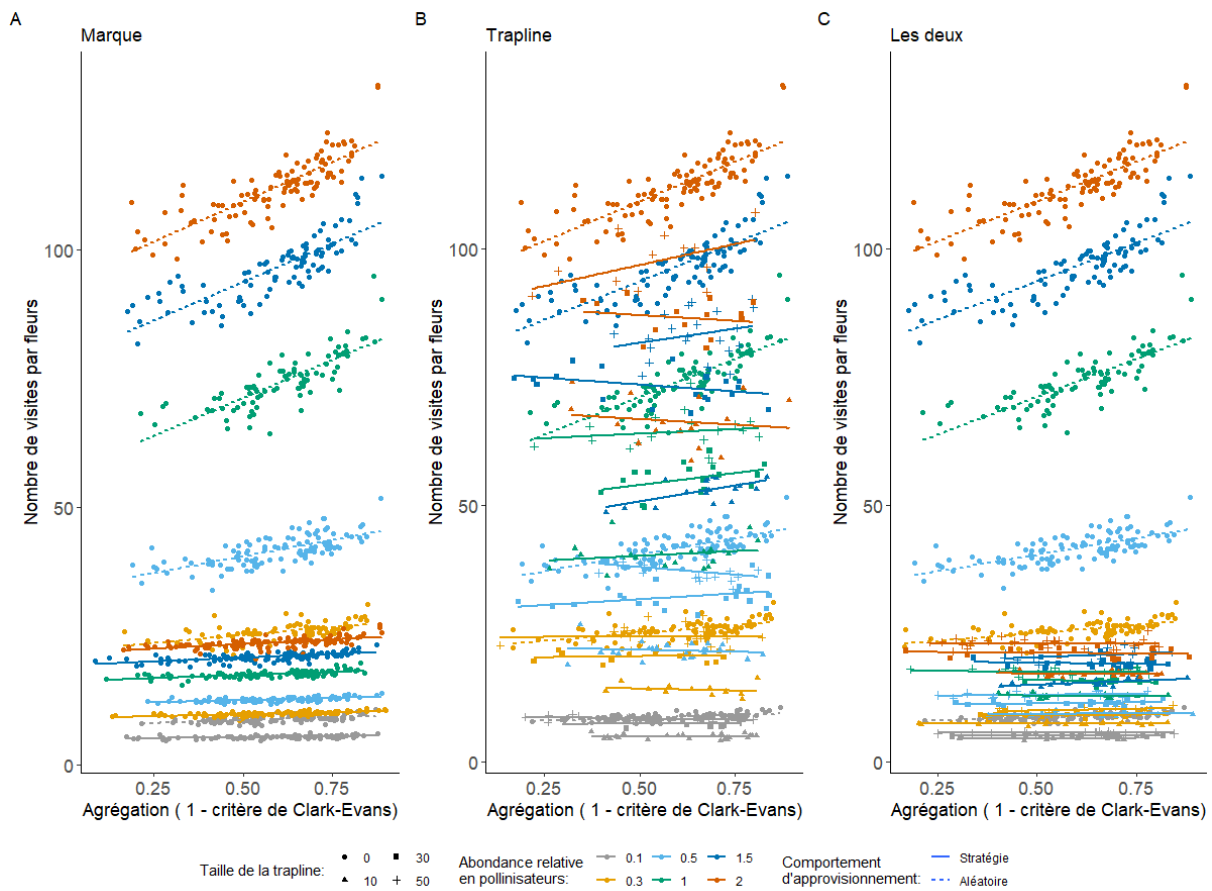


Fig 37: Nombre de visites par fleurs lors des simulations. Sur chaque figure, la ligne en pointillé représente un comportement de recherche aléatoire et la ligne pleine une stratégie d’approvisionnement plus spécifique, à savoir l’utilisation de la marque odorante (A), d’une trapline (B) ou des deux (C). Les couleurs font référence au niveau de compétition et les formes à la taille de la trapline le cas échéant.

Cependant lorsque les pollinisateurs utilisent la marque odorante (avec ou sans la trapline), le nombre de visites par fleur reste stable quand l’agrégation augmente. Concernant l’utilisation de la trapline seule, les résultats sont plus complexes à analyser. A faible compétition (moins d’un pollinisateur par fleur, l’agrégation ne semble pas jouer sur le nombre de visites par fleurs. A forte compétition, on observe que pour les grandes tailles de trapline (50 fleurs par trapline), le nombre de visites par fleur augmente avec l’agrégation. Pour des trapline de taille moyenne (30) et à forte compétition, l’agrégation affecte négativement le nombre de visites par fleur. Pour de petites tailles de trapline (10), on observe un effet positif de l’agrégation sur le nombre de visites pour 1.5 pollinisateurs par fleur et un effet négatif pour deux pollinisateurs pour une fleur. Néanmoins, il y a beaucoup de bruits sur les résultats, il nous paraît difficile de conclure sereinement sur ces données.

Impact de l'agrégation sur la dispersion de pollen

Enfin nous nous sommes intéressés la dispersion du pollen entre les fleurs. Tout d'abord, on observe sur la Fig 38 que lorsque les pollinisateurs ont un comportement de recherche aléatoire, la dispersion du pollen n'est pas affectée par l'agrégation, sauf à très faible compétition. On peut expliquer ce dernier point par une augmentation du nombre de fleurs visitées par le pollinisateur suite à une diminution de la distance entre deux fleurs.

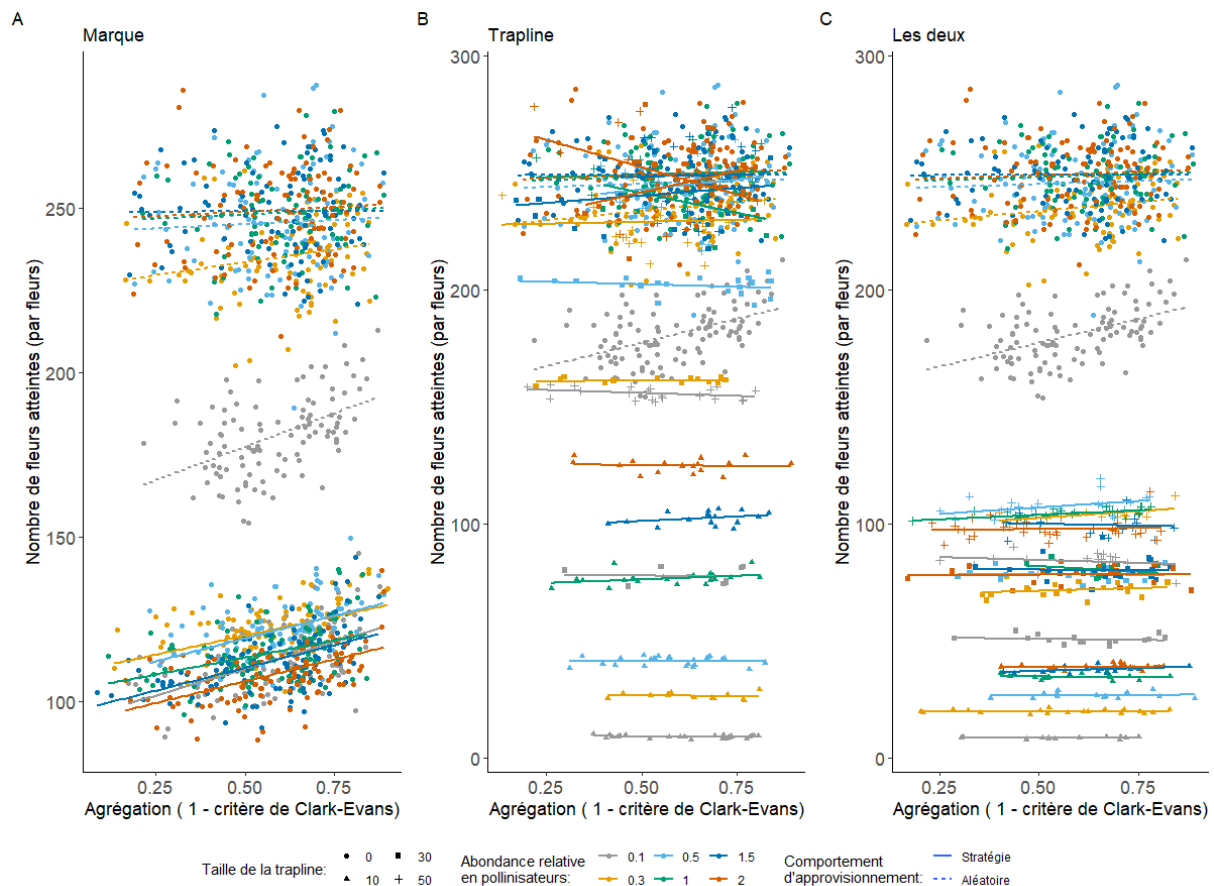


Fig 38: Nombre de fleurs moyen visités par les pollinisateurs après avoir quitté la fleur focale. Sur chaque figure, la ligne en pointillé représente un comportement de recherche aléatoire et la ligne pleine une stratégie d'approvisionnement plus spécifique, à savoir l'utilisation de la marque odorante (A), d'une trapline (B) ou des deux (C). Les couleurs font référence au niveau de compétition et les formes à la taille de la trapline le cas échéant.

Lorsque le pollinisateur utilise une trapline (seule ou avec la marque) il n'y a pas d'effet de l'agrégation sur la dispersion du pollen. Ce résultat est cohérent avec la construction du modèle, en effet les pollinisateurs ne quittent jamais leur trapline, donc peu importe la répartition spatiale de la ressource, il ne visitera pas plus de fleur, au mieux il fera plus de tour de sa trapline si la distance entre ses fleurs est plus courte.

Concernant l'utilisation de la marque odorante, nous observons qu'une augmentation de l'agrégation

favorise la dispersion du pollen dans la communauté de florale.

Notes de fin

Les résultats préliminaires présentés ici permettent de discuter de la sensibilité de notre modèle à la distribution aléatoire des ressources florales. Ainsi, en considérant nos hypothèses concernant le comportement de prospection, l'efficacité des butineurs n'est pas fortement impactée par l'agrégation des ressources floraux. Cependant, et malgré nos hypothèses concernant la capacité de détection des ressources par les butineurs, l'agrégation des fleurs pourrait influencer le service de pollinisation, autant en termes de nombre de visites qu'en termes de transfert de pollen. Il serait ainsi très intéressant d'approfondir cette étude à l'avenir.

Title: Modelling the use of information within pollinator's foraging strategies in different competitive contexts and study of its impact on the plant-pollinator community

Keywords: Individual-based modeling, plant-pollinator interaction, pollinator foraging strategies, social foraging, scent mark, trapline

Abstract:

The study of foraging behavior has shown that finding and consuming a resource is the result of multiple choices that together characterize an individual's foraging strategy. This strategy is shaped by the evolutionary history of the species but also by the experience of each individual. Among the elements that influence foraging strategies are information, i.e., everything that reduces uncertainty. Information that is not acquired genetically or through parental effects can be divided into two categories: private information (acquired by the individual during its life by interacting with its environment) and social information (acquired through another individual).

Harvesting floral resources is particularly complex and unpredictable, both in time and space, and pollinators foraging strategies use multiple available information. This includes the use of social information, via the exploitation of a repulsive scent mark left involuntarily by conspecifics on the corolla of the flower during their visit, but also the use of private information, via the use of a flower visit routine created from the pollinator's experience called trapline.

In this thesis, we explored the impact of the use of the scent mark and the trapline on pollinators foraging efficiency in different contexts of competition. We also examined the consequences of these foraging strategies on the floral community via pollen dispersal.

To answer these questions, we developed a spatially explicit individual-based model that allows community-level responses to emerge from the behavior of individuals. Our model simulates a pollinator population foraging in a flowering meadow where we can vary pollinator densities and their foraging strategies.

Our results highlighted that the use of scent mark and trapline improve pollinator foraging efficiency, especially in a competitive context. Moreover, the use of the scent mark alone leads to a homogenization of the distribution of resources in the landscape. Finally, the combination of the use of private and social information makes it possible to compensate for the lack of originality of the pathway and to maintain a satisfactory level of harvest.

Concerning the floral community, our analyses show a non-alignment of interests in the plant-pollinator mutualistic relationship with a decrease in the number of visits per flower and in the pollen dispersal when pollinators use the trapline and/or the scent mark.

We hope that our model and its results will serve as a basis for future theoretical or experimental research to further investigate the impact of pollinator foraging strategies on the plant-pollinator community. The need to further develop our knowledge in this direction is developed in the general discussion.

Titre : Modélisation de l'utilisation d'informations au sein des stratégies d'approvisionnement des pollinisateurs dans différents contextes de compétition et étude de son impact sur la communauté plantes-pollinisateurs.

Mots clés : modélisation individu-centré, interaction plante-pollinisateurs, stratégies d'approvisionnement des pollinisateurs, approvisionnement social, marque odorante, trapline

Résumé :

L'étude des comportements d'approvisionnement a permis de mettre en évidence que trouver et consommer une ressource est le fruit de nombreux choix, guidés par d'une stratégie d'approvisionnement. Cette dernière est façonnée à la fois par l'histoire évolutive de l'espèce, mais aussi par l'expérience propre à chaque individu. Parmi les éléments qui influencent les stratégies d'approvisionnement on retrouve les informations, c'est-à-dire tout ce qui permet de réduire l'incertitude. Les informations non acquises génétiquement ou par des effets parentaux se distinguent en deux catégories : l'information privée (acquise par l'individu au cours de sa vie en interagissant avec son environnement) et l'information sociale (acquise par l'intermédiaire d'un autre individu).

La récolte des ressources florales étant complexe et imprévisible, aussi bien dans le temps que dans l'espace, les pollinisateurs possèdent des stratégies d'approvisionnement élaborées qui se basent sur les différentes informations à leur disposition. On y retrouve notamment l'utilisation d'information sociale, via l'exploitation d'une marque odorante répulsive, laissée involontairement par les congénères sur la corolle de la fleur lors de leur visite, mais aussi l'utilisation d'information privée, via l'utilisation d'une routine de visite de fleurs créée à partir de l'expérience du pollinisateur appelée trapline.

Dans cette thèse, nous avons voulu explorer l'impact de l'utilisation de la marque odorante et de la trapline sur l'efficacité de butinage des pollinisateurs, notamment en contexte de forte compétition pour l'accès aux ressources. Nous avons également examiné les conséquences de ces stratégies d'approvisionnement sur la communauté florale via la dispersion du pollen.

Pour répondre à ces questions, nous avons développé un modèle individu centré spatialement explicite qui donne l'opportunité de faire émerger des réponses à l'échelle de la communauté à partir des comportements de chaque individu. Notre modèle simule une population de pollinisateurs qui s'approvisionne dans une prairie fleurie où nous pouvons faire varier les densités de pollinisateurs et leurs stratégies d'approvisionnement.

Nos résultats ont mis en évidence que l'utilisation de la marque odorante et de la trapline améliorent l'efficacité de butinage des pollinisateurs, notamment en contexte de compétition. De plus, l'utilisation de la marque odorante seule engendre une homogénéisation de la répartition des ressources dans le paysage. Enfin, la combinaison de l'utilisation de l'information privée et sociale permet de pallier le manque d'originalité du parcours et conserver un niveau de récolte satisfaisant.

Concernant la communauté florale, nos analyses montrent un non-alignement des intérêts dans la relation mutualiste plantes-pollinisateurs avec une diminution du nombre de visites par fleur et de la dispersion du pollen quand les pollinisateurs utilisent la trapline et/ou la marque odorante.

Nous espérons que notre modèle et ses résultats serviront de base à de futures recherches théoriques ou expérimentales pour approfondir l'impact des stratégies d'approvisionnement des pollinisateurs sur la communauté plantes-pollinisateurs. La nécessité de continuer à enrichir nos connaissances dans ce sens est développé dans la discussion générale.