



Abeilles sauvages et pollinisation en milieux urbanisés : approches expérimentales et méta-analytiques à grande échelle

Arthur Fauviau

► To cite this version:

Arthur Fauviau. Abeilles sauvages et pollinisation en milieux urbanisés : approches expérimentales et méta-analytiques à grande échelle. Ecologie, Environnement. Sorbonne Université, 2023. Français. NNT : 2023SORUS474 . tel-04443911

HAL Id: tel-04443911

<https://theses.hal.science/tel-04443911>

Submitted on 7 Feb 2024

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.



THÈSE

Présentée pour l'obtention du titre de

Docteur de Sorbonne Université

Spécialité Sciences écologiques et agronomiques

par

Arthur FAUVIAU

***Abeilles sauvages et pollinisation en milieux
urbanisés : approches expérimentales et méta-
analytiques à grande échelle***

Thèse soutenue publiquement le 13/11/2023, devant un jury composé de :

Mme BAUDRY Emmanuelle, Professeure Université Paris Sud

Rapporteuse

M. SCHATZ Bertrand, Directeur de recherche CNRS

Rapporteur

Mme PORCHER Emmanuelle, Professeure Muséum National d'Histoire Naturelle

Présidente du Jury

M. DEGUINES Nicolas, Maître de conférences Université de Poitiers

Examineur

M. FONTAINE Colin, Chargé de recherche Muséum National d'Histoire Naturelle

Examineur

Mme DAJOZ Isabelle, Professeure Université Paris Cité

Directrice de thèse

Membres invités :

M. HENRY Mickaël, Directeur de Recherche INRAE

Co-encadrant de thèse

M. KRAEPIEL Yvan, Maître de conférences Sorbonne Université

Membre invité

Table des matières

Table des matières	1
Remerciements	4
Introduction générale.....	5
<i>I. La pollinisation.....</i>	<i>5</i>
a. Définition de la pollinisation.....	5
b. La pollinisation, une fonction écologique essentielle	6
c. La pollinisation, un service écosystémique essentiel	6
<i>II. Les insectes, des acteurs clés de la pollinisation.....</i>	<i>7</i>
a. Les abeilles.....	7
i. Diversité et importance des abeilles	7
ii. Ecologie des abeilles	8
1. Ecologie générale – cycle de vie des abeilles	9
2. Nidification	9
3. Socialité	10
4. Spécialisations alimentaires	10
5. Parasitisme	11
b. Les syrphes	11
c. Les autres insectes : lépidoptères, coléoptères, guêpes et fourmis.	12
d. Les autres animaux assurant la pollinisation.....	12
<i>III. La pollinisation et les pollinisateurs dans la crise de la biodiversité.....</i>	<i>13</i>
a. Une crise globale et multifactorielle	13
b. Les pollinisateurs et la pollinisation dans cette crise	15
<i>IV. L'urbanisation, et ses conséquences sur la biodiversité, les pollinisateurs et la pollinisation.....</i>	<i>15</i>
a. L'urbanisation, un phénomène mondial	16
b. Historique de l'écologie urbaine	17
c. L'urbanisation, une menace pour la biodiversité ?	17
d. Urbanisation, pollinisateurs et pollinisation	18
i. Pollinisateurs et urbanisation : des tendances multiples.....	18
ii. Les villes comme filtres urbains pour les abeilles sauvages	20
iii. Mesurer la pollinisation en ville : l'approche pollinomètre.....	22
e. Enjeux de conservation des pollinisateurs et de la pollinisation en ville	23
i. Enjeux de fonctionnement des écosystèmes urbains et enjeux sociétaux	23
ii. Enjeux d'agriculture urbaine et de proximité.....	24

f. La gestion des espaces verts urbains, un enjeu essentiel dans la conservation des pollinisateurs	25
i. Ressources florales	25
ii. La tonte.....	25
iii. L'apport en sites de nidification	26
V. <i>Un manque de vision globale des processus de changements des communautés de pollinisateurs et de la pollinisation en milieux urbanisés.....</i>	26
VI. <i>Contexte et problématiques de la thèse.....</i>	27
Chapitre 1	33
Etude des variations taxonomiques et fonctionnelles à grande échelle des communautés d'abeilles sauvages le long d'un gradient d'urbanisation.....	33
Chapitre 2	51
Influence des caractéristiques des villes sur les communautés d'abeilles sauvages : focalisation sur la taille des villes et l'agencement des espaces verts urbains	51
Chapitre 3	76
Influence des milieux urbains sur la fonction de pollinisation, rôles des espaces verts et de leur agencement sur les fréquences de visites et relations succès reproducteur-fréquences de visites. 76	
Discussion générale	114
I. <i>Principaux résultats</i>	114
a. Synthèse des principaux résultats	114
b. Les villes, des milieux favorables aux insectes pollinisateurs ?.....	116
c. Liens entre diversité des communautés de pollinisateurs et fonction de pollinisation en ville ?	117
II. <i>Etudier les pollinisateurs à grande échelle</i>	118
a. L'intérêt des projets menés à grande échelle	118
b. Les sciences participatives, essentielles aux études de la biodiversité.....	120
c. Les groupements de recherches.....	121
III. <i>Diversité des acteurs impliqués dans la conservation des insectes pollinisateurs</i>	121
a. Le PNA « France, Terre de Pollinisateurs » et le Plan National Pollinisateurs.....	122
b. Les associations naturalistes, l'exemple d'Arthropologia	123
c. Préconisations de mesures de conservation en faveur des pollinisateurs.....	124
IV. <i>Perspectives et limites de la thèse.....</i>	125
a. Le protocole Pollinomètres, comment l'améliorer ?.....	125
b. Evaluation du service de pollinisation.....	126
c. Autres milieux urbains à échantillonner	127
i. Les jardins privés	127
ii. Les arbres.....	128

iii. Les toitures végétalisées.....	128
d. L'importance des pollinisateurs Diptères, Lépidoptères et Coléoptères.....	129
e. Difficultés liées aux analyses à grande échelle.....	130
i. Précision et disponibilité des données géographiques du mode d'occupation des sols	130
ii. Intégrer des données quantitatives à des études à grande échelle.....	130
iii. Comparer des entités aux caractéristiques très différentes	131
iv. Obtenir des données précises sur les pratiques de gestion des espaces urbains.....	131
Conclusion	132
Références bibliographiques.....	134
Annexes.....	145
Annexe 1. Protocole Pollinomètres	146
Annexe 2. Curriculum Vitae détaillé	162
Résumé/Abstract	165

Remerciements

J'aimerais commencer par remercier infiniment Isabelle, qui depuis le master m'a fait confiance et m'a fait découvrir le monde des pollinisateurs. Cela est toujours un plaisir de travailler avec toi de par ta bienveillance, tes encouragements et bien sûr tes conseils toujours avisés. Merci évidemment à Mickaël, qui, malgré la distance et les obligations, a toujours fait le nécessaire pour se rendre disponible et me conseiller sur mon travail. Merci à vous deux de m'avoir laissé beaucoup de libertés sur mon projet de thèse, tout en restant présent et en m'aiguillant. Je voudrais aussi remercier Yvan, qui n'est pas officiellement dans mon encadrement de thèse mais a la même légitimité. Que ce soit sur le terrain, pour les analyses ou la rédaction, tu m'as grandement aidé et tes conseils et ton pragmatisme m'ont beaucoup rassuré et aidé. Merci également à vous, jury, d'avoir accepté et de prendre le temps d'évaluer ce travail de thèse.

Merci à toutes celles et ceux qui ont participé de près ou de loin au terrain pollinomètres, que ce soit en France, Belgique ou en Suisse, cette expérimentation n'aurait pas été possible sans votre implication et votre motivation. Merci en particulier au GDR Pollinéco pour les réunions annuelles toujours enrichissantes et la facilitation des collaborations, surtout dans le cadre du protocole Pollinmètres. Du côté de Paris, merci à Éric pour ta participation régulière au terrain et ta bonne humeur, et merci à Solenn et Annabel, qui ont effectué leur stage de M1 avec moi et qui ont été indispensables à la bonne réalisation du terrain à Paris. Merci également à Patrick et Stéphanie, pour la culture et l'entretien des moutardes dans les serres.

Merci à l'Institut de la Transition Environnementale Sorbonne Université de m'avoir permis de mener à bien ce travail de thèse. Merci au laboratoire iEES Paris pour m'avoir accueilli durant ces 3 ans de thèse. En particulier, merci à l'équipe de gestion qui a toujours été disponible et ayant toujours les réponses à mes questions, toujours avec cette volonté d'arranger les choses au mieux. Merci également à l'équipe EERI pour la bonne ambiance et la cohésion de l'équipe, qui m'a fait très rapidement me sentir membre du laboratoire.

Merci à tous les jeunes chercheurs, les nouveaux comme les plus anciens, et particulièrement aux plus anciens qui ont vraiment œuvrés à ce que les nouveaux soient intégrés. Merci au bureau 218 pour cette ambiance, c'est toujours plus agréable d'aller travailler en présence d'amis et non de collègues. Ces 3 ans (ou moins pour certains) n'auraient pas été les mêmes sans vous !

Merci à tous mes amis en dehors du travail, thésards ou non. Vous avez sans le savoir été d'un grand support durant cette longue période de travail pas toujours évidente.

Enfin, merci infiniment à ma famille, Maman, Papa, Laura, Antoine, Elliot et Raphaël. Je n'aurais pas réussi sans vous, merci à vous tous d'être là, c'est vraiment super d'avoir une famille soudée comme la nôtre.

Introduction générale

I. La pollinisation

a. Définition de la pollinisation

La pollinisation est le mécanisme de la reproduction sexuée par lequel les plantes produisant du pollen (et des ovules) assurent le rapprochement des gamètes. Ces plantes font partie de la sous-division des *Spermatophytina*, et sont divisés en deux grands groupes : les Gymnospermes et les Angiospermes qui sont en grande majorité terrestres. Chez les Gymnospermes, les ovules sont à nu, non entourés d'un ovaire et se situent à l'aisselle des écailles des cônes. Ils ne présentent pas de fleurs. Pour notre travail, nous nous focaliserons sur les Angiospermes, plus couramment appelées plantes à fleurs. La pollinisation chez les Angiospermes est le transport de pollen (gamétophyte contenant les gamètes mâles) des organes mâles, les étamines, d'une fleur vers les carpelles d'une autre fleur de la même espèce. Le carpelle regroupe les parties femelles des fleurs : le stigmate, le style, les ovaires et les ovules. De la fécondation résulte un fruit contenant des graines. L'embryon protégé dans la graine deviendra ensuite une nouvelle plante.

Il existe différents modes de reproduction chez les plantes. Lorsqu'une fécondation a lieu entre deux plantes différentes, on parle de reproduction allogame. Lorsque les deux gamètes proviennent de la même plante, on parle de reproduction autogame. Certaines plantes empêchent cette autogamie par un mécanisme dit d'auto incompatibilité, qui ne permet alors pas la fécondation entre deux gamètes provenant d'une même plante (autofécondation) ou d'une autre plante trop proche génétiquement. Il existe plusieurs modes de pollinisation. Cette dernière peut en effet être anémogame, c'est donc le vent qui transporte le pollen d'une fleur à une autre, mais également hydrogame (le pollen est alors transporté par l'eau), cléistogame (les fleurs restent fermées et une plante se reproduit alors avec elle-même), ou encore zoogame. Il est estimé que près de 90% des plantes ont un mode de pollinisation zoogame (Ollerton et al. 2011), et dans ce cas, ce sont les animaux qui transportent le pollen lorsqu'ils visitent les fleurs, souvent afin de s'y nourrir en cherchant nectar et pollen. Ces animaux sont appelés pollinisateurs. Il existe plusieurs types de zoogamie, comme l'entomogamie (pollinisation par les insectes), l'ornithogamie (pollinisation par les oiseaux), ou encore la chiroptérogamie (pollinisation par les chauves-souris).

La pollinisation zoogame, nécessitant l'intervention d'animaux, résulte d'un mécanisme de coévolution complexe entre plantes et pollinisateurs. Cette interaction est dans une grande majorité de cas mutualiste car elle bénéficie aux pollinisateurs et aux plantes. Comme expliqué précédemment, les plantes apportent des ressources nutritives (pollen et nectar) aux pollinisateurs, et ces derniers permettent la reproduction des plantes grâce au transport de pollen.

b. La pollinisation, une fonction écologique essentielle

Les fonctions écologiques sont également appelées fonctions écosystémiques. L'IPBES (Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services) définit les fonctions écosystémiques comme « les flux d'énergie et de matière à travers les composants biotiques et abiotiques des écosystèmes. Il comprend de nombreux processus tels que la production de biomasse, le transfert trophique à travers les plantes et les animaux, le cycle des nutriments, la dynamique de l'eau et le transfert de chaleur. » ("Ecosystem Function | IPBES Secretariat" 2017). La pollinisation fait ainsi pleinement partie des fonctions écosystémiques. Elle est en effet indispensable à la reproduction des Angiospermes, ces plantes à fleurs étant à la base de la chaîne alimentaire dans les écosystèmes terrestres, mais fournit également les ressources alimentaires indispensables aux insectes et autres animaux pollinisateurs. Dans la mesure où il est estimé que 87.5% des plantes à fleurs dépendent des animaux pour la pollinisation (Ollerton et al. 2011), et que la majorité d'entre eux sont des insectes, l'étude des interactions entre insectes pollinisateurs et Angiospermes revêt une importance capitale.

c. La pollinisation, un service écosystémique essentiel

Les services écosystémiques sont parfois confondus avec les fonctions écosystémiques. Bien que liées, ce sont deux notions différentes. Les services écosystémiques sont en effet les produits des fonctions écosystémiques utiles aux humains (Costanza et al. 1997 ; Kremen 2005). Il n'y a pas toujours de correspondance directe entre fonction et service écosystémiques. Certains services écosystémiques peuvent par exemple être le résultat de plusieurs fonctions écosystémiques et inversement (Costanza et al. 1997).

La notion de services écosystémiques apparaît à la fin des années 1990, avec notamment l'étude de Daily, 1997 qui définit les services écosystémiques comme « *des conditions et processus grâce auxquels les écosystèmes et les espèces qui les forment soutiennent et épanouissent la vie humaine* » (traduit de Daily 1997). L'évaluation monétaire de Constanza et al (1997) a également été fondatrice dans le développement de la notion de services écosystémiques de par la dimension économique de l'étude (Gómez-Baggethun et al. 2010). Il faut cependant attendre 2003 et le Millennium Ecosystem Assessment (MEA) pour trouver la définition actuelle des services écosystémiques : les bénéfices que l'Humain obtient des écosystèmes. Depuis le MEA, le nombre de publications scientifiques en rapport avec les services écosystémiques a fortement augmenté, passant de 100 à 250 publications par an entre 2003 et 2008 (Fisher et al. 2009).

Le MEA 2003 divise les services écosystémiques en quatre catégories (M.E.A 2005) :

1. Les services d'approvisionnement, qui sont les produits obtenus des écosystèmes, incluant la nourriture, et d'autres matériaux provenant des écosystèmes (bois ou tissu par exemple) ;
2. Les services de régulations, qui sont les bénéfices liés à la régulation opérée par les écosystèmes (e.g. le stockage de carbone, la régulation de la qualité de l'air, la pollinisation...) ;
3. Les services culturels, comprenant par exemple le divertissement, l'esthétique ou encore l'héritage culturel lié à la nature ;
4. Les services de support, qui sont les services nécessaires à la production des autres services, comme par exemple le maintien de la diversité génétique ou encore les habitats des espèces.

La pollinisation est ainsi classée dans les services écosystémiques de régulation puisqu'elle permet la reproduction d'une majorité des Angiospermes. La pollinisation régule ainsi la production des écosystèmes terrestres et permet leur maintien, les ressources végétales étant à la base des chaînes alimentaires dans tous les écosystèmes.

Dans la suite de ce travail, nous étudierons la fonction et non le service écosystémique de pollinisation.

II. Les insectes, des acteurs clés de la pollinisation

Ainsi, il existe plusieurs groupes d'animaux pollinisateurs, qui sont donc, comme nous l'avons vu précédemment, des acteurs essentiels au maintien des écosystèmes terrestres. La majorité des pollinisateurs appartient cependant au groupe des insectes (arthropodes hexapodes, qui réalisent la pollinisation entomogame). Cependant, d'autres groupes tels que les oiseaux ou les mammifères (chauves-souris, marsupiaux ou rongeurs) jouent aussi le rôle de pollinisateurs (Ratto et al. 2018).

a. Les abeilles

i. Diversité et importance des abeilles

Parmi les insectes, les abeilles sont le groupe de pollinisateurs majoritaire. Les abeilles représentent donc le groupe d'insectes le plus important pour la pollinisation. Ce sont des insectes de l'ordre des Hyménoptères, faisant partie de la superfamille des Apoïdés et du clade des Antophiles (Michener 2007). Il est estimé qu'il existe 972 espèces d'abeilles en France, et plus de 20000 dans le monde (Michener 2007; Rasmont et al. 2017). Ces espèces appartiennent à 7 familles différentes : *Apidae*, *Andrenidae*, *Colletidae*, *Halictidae*, *Megachilidae*, *Mellitidae* et *Stenotritidae*. Ces familles varient par leur anatomie (taille corporelle, pilosité) et par leur comportement (alimentation, site de nidification, socialité).

L'abeille domestique, *Apis mellifera* en Europe, qui représente une seule et unique espèce, est largement domestiquée et utilisée à des fins d'apiculture pour la production de miel, de pollen ou de cire. Ces abeilles sont dites *eusociales*, c'est-à-dire qu'elles vivent en colonies, avec une division des tâches : la reine est la femelle reproductrice, et les ouvrières s'occupent de récolter les ressources

alimentaires et du soin aux œufs et aux juvéniles. Lorsqu'elles sont domestiquées, ces abeilles vivent dans des ruches.

Tout comme les guêpes, les abeilles appartiennent à la superfamille des Apoïdes, mais ces dernières se différencient des guêpes par leur régime alimentaire strictement végétarien ainsi que par la présence de poils dits *branchus*. Ces poils branchus sont ramifiés, ce qui les rend particulièrement efficaces pour accrocher et collecter le pollen, et contribue à l'efficacité des abeilles en tant que pollinisateurs. Ces poils sont présents sur tout le corps et peuvent être plus ou moins abondants selon les genres. On retrouve par exemple un amas de poils caractéristique appelé brosse ventrale dans le genre *Megachile* (Figure 1, photo de M. Wang et al. 2021).

Les abeilles sont des insectes floricoles. Cela signifie qu'elles se nourrissent du pollen et du nectar trouvés dans les fleurs. Le nectar sert d'apport en glucides, tandis que le pollen est surtout utilisé comme source de protéines afin de nourrir larves et adultes.

Les abeilles sont d'une importance capitale. Il est estimé que 5 à 8% des cultures mondiales seraient perdues sans la pollinisation assurée par les abeilles (Khalifa et al. 2021). En effet, Les abeilles sont des pollinisateurs capables de transporter en moyenne plus de pollen que d'autres groupes de pollinisateurs comme par exemple les diptères ou les coléoptères (Orford et al. 2015; Phillips et al. 2018). Par exemple, chez le radis sauvage (*Raphanus raphanistrum*), elles sont associées à un meilleur succès reproducteur comparées aux diptères et lépidoptères (Sahli and Conner 2007).

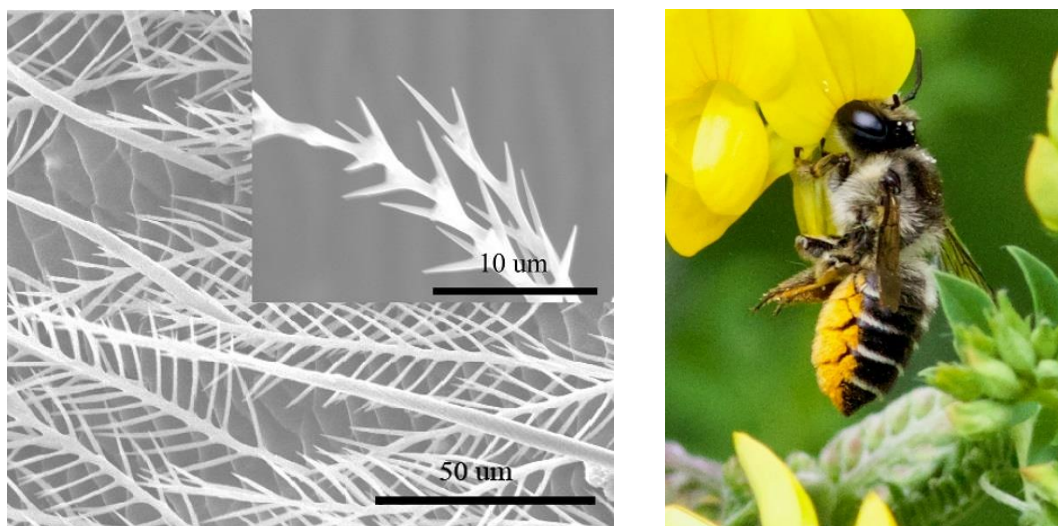


Figure 1. A gauche, poils branchus d'*Apis mellifera*, Wang et al., 2021. A droite, abeille du genre *Megachile* avec pollen accroché aux poils ventraux, photo de @glennberry, INaturalist.

ii. Ecologie des abeilles

Dans cette partie je parlerai de l'écologie des abeilles qui sont, en tant que groupe de pollinisateurs majoritaire, les organismes les mieux étudiés parmi les insectes pollinisateurs. Les connaissances de

leur diversité fonctionnelle, de leur écologie très diversifiée, et de leur taxonomie sont bien détaillées, notamment par rapport à d'autres groupes de pollinisateurs. Une grande partie de ce travail de thèse a d'ailleurs été effectué uniquement sur les abeilles sauvages, pour ces mêmes raisons. Toute cette sous-partie a été réalisée en puisant des informations dans le livre *The Bees of the World, 2nd Edition*, de Charles Michener (2007).

1. Ecologie générale – cycle de vie des abeilles

Comme beaucoup d'autres insectes, les abeilles ont un cycle de vie incluant une métamorphose complète. Les différents stades de développement des abeilles incluent les stades œufs, larve, puppe et enfin adulte. Chez les abeilles, les œufs non fécondés deviennent des mâles (haploïdes) et les œufs fécondés deviennent des femelles (diploïdes). Cela est le cas pour une grande partie des hyménoptères. Les mâles ont un plus faible rôle dans la pollinisation, ne butinant que pour leur propre alimentation. Les larves sont nourries avec du pollen et du nectar, que les femelles récoltent dans les fleurs. Les abeilles adultes ont des durées de vie variées, la plupart ne vivant que quelques semaines, juste assez de temps pour s'accoupler pour les mâles, et pour construire un nid et l'approvisionner en ressources alimentaires pour les femelles. Chez certaines espèces cependant, les individus peuvent vivre plus longtemps en survivant à l'hiver, comme par exemple chez la sous-famille des *Halictinae*.

2. Nidification

Les nids des abeilles sont les structures où sont déposés les œufs par les femelles. Les nids sont divisés en plusieurs cellules. C'est au sein de ces cellules que les œufs sont déposés, avec le pollen et le nectar comme ressources alimentaires. Les nids peuvent être approvisionnés une seule fois puis fermés, ou bien de multiples fois durant le développement des œufs en adultes.

La nidification peut avoir lieu dans différentes structures. La majorité des abeilles nichent dans le sol, et sont appelées abeilles terricoles. Ces nids peuvent être creusés par les abeilles elles-mêmes, ou bien être des cavités déjà présentes dans les sols et réutilisées par les abeilles pour nidifier. Parmi les abeilles terricoles, on retrouve par exemple les familles *Andrenidae* et *Halictidae* qui sont entièrement terricoles.

Les nids peuvent également être construits dans d'autres structures, comme du bois par les *Xylocopes* notamment, appelés ainsi abeilles charpentières, mais également dans des tiges ou même encore des cavités de béton en ville, ou dans des hôtels à insectes (Fortel et al. 2014). Ces cavités sont très généralement au-dessus du sol, contrairement aux nids d'abeilles terricoles, et sont souvent tapissées par des matériaux divers : feuilles, coton ou résine. Ces abeilles sont appelées abeilles maçonnes.

Cette diversité de sites de nidification permet de différencier fonctionnellement les abeilles, et conditionne également leur répartition. Il est par exemple difficile pour les abeilles terricoles de nidifier en ville, où les sols sont très largement imperméabilisés.

3. Socialité

Il existe une grande variabilité dans les comportements sociaux des abeilles. Celles-ci peuvent être solitaires, c'est-à-dire que chaque nid est associé à une seule femelle, qui le construit, y pond ses œufs, les nourrit, et souvent meurt avant la fin de leur développement en adultes.

Ce comportement solitaire s'oppose au comportement social de certaines abeilles, qui se décompose en plusieurs sous-catégories. Tout d'abord, certaines espèces sont totalement eusociales, comme par exemple l'abeille domestique *Apis mellifera*. Ces abeilles vivent donc toujours en colonie. Il existe également des espèces dites primitivement eusociales, comme les bourdons, certaines *Halictinae* et *Xylocopinae*. Dans ce cas, une femelle solitaire s'occupe de la construction du nid et de la collecte de nourriture afin de nourrir la première génération d'ouvrières. Ensuite, une division des tâches est également mise en place entre reine et ouvrières. D'autres socialités sont également possibles, comme des colonies dites semi-sociales. Ces espèces vivent en colonies, mais sont constituées des femelles de la même génération qui partagent également les tâches, avec absence de reine. Cette situation peut se produire lorsque la reine d'une colonie eusociale primitive meurt, et que les ouvrières perpétuent la colonie. Enfin, certaines abeilles sont dites communales (certaines *Andrènes* par exemple). Ces abeilles utilisent le même nid, mais chaque femelle va collecter des provisions indépendamment des autres afin de nourrir ses propres œufs. Il est à noter que chez les espèces communales, des individus d'autres populations peuvent avoir un mode de vie solitaire.

4. Spécialisations alimentaires

Dans les fleurs, les abeilles vont chercher deux types de nourritures : le nectar et le pollen. Le nectar est la principale source de sucre et donc d'énergie des abeilles adultes. Celui-ci est également mélangé au pollen, principale source de protéines, afin d'être donné aux larves. Le pollen est cependant aussi utilisé par les adultes, en particulier par les femelles pour la fabrication des œufs.

Les abeilles récoltent pollen et nectar grâce à une langue, appelée **proboscis**. Cette langue peut être de taille variable selon les espèces, et permet aux individus d'aller chercher le nectar des fleurs plus ou moins profondément, jouant donc sur leur spécialisation alimentaire.

Il existe différents types de spécialisation alimentaire chez les abeilles. Tout d'abord, certaines espèces sont dites généralistes, ou **polylectiques**. Ces espèces peuvent butiner beaucoup de fleurs différentes et n'ont pas de préférences alimentaires particulières. C'est le cas par exemple de l'abeille domestique *Apis mellifera*.

Contrastant avec ce mode d'alimentation, les abeilles spécialistes butinent sur un groupe très restreint d'espèces de plantes, voire une seule pour les plus spécialistes. Ces abeilles sont appelées espèces **oligolectiques**. Comme pour la socialité, différents degrés de spécialisation sont présents au sein des espèces oligolectiques. Certaines espèces vont butiner sur un nombre de plantes apparentées appartenant à une même famille, et sont appelées des abeilles **généralement oligolectiques**. D'autres ne peuvent butiner uniquement que sur un nombre beaucoup plus restreint de plantes très proches, voire une seule espèce de plante et sont appelés **étroitement oligolectiques**.

5. Parasitisme

L'écologie des abeilles dont nous avons parlé précédemment fait majoritairement référence à des abeilles non-parasites, c'est-à-dire des abeilles dont les femelles font elles-mêmes leur nid et nourrissent leurs propres larves (ou bien celles de la colonie dans le cas d'espèces sociales).

Il existe cependant des espèces d'abeilles parasites, de plusieurs types. Le vol de nid où un individu chasse un autre de son propre nid, se l'appropriant, est un premier type de parasitisme qui existe chez les abeilles, en particulier au sein d'une même espèce. Ce type de parasitisme n'est cependant pas le plus répandu et est davantage qualifié d'usurpation que de réel parasitisme. Parmi les parasites « vrais », nous trouvons deux sous-catégories : les **parasites sociaux** et les **cleptoparasites**. Les **femelles des parasites sociaux remplacent la reine d'une colonie**, les ouvrières de la colonie vont ensuite s'occuper de leurs œufs à leur place. Ces cas sont assez rares, et se trouvent notamment dans le sous-genre *Psithyrus* (genre *Bombus*), qui est entièrement parasite. Les **cleptoparasites** sont majoritaires parmi les abeilles parasites. Ces abeilles viennent **pondre dans le nid préexistant d'une autre abeille**, et les œufs vont ensuite se développer en utilisant la nourriture déposée par l'individu parasité. Ces abeilles sont communément appelées « abeilles coucous », en référence au parasitisme de ponte présent chez plusieurs espèces d'oiseaux Coucou, qui pondent leurs œufs dans le nid d'autres oiseaux. Parmi les abeilles cleptoparasites, on trouve par exemple les genres *Sphecodes* ou *Nomada*.

b. Les syrphes

Les syrphes sont des insectes pollinisateurs de la famille des *Syrphidae*, de l'ordre des Diptères (*Diptera*). Il en existe environ 6000 espèces pour environ 200 genres dans le monde, et ils sont présents sur tous les continents (Doyle et al. 2020). Il existe en tout 3 sous-familles de syrphes dont deux sont considérées comme essentielles pour la pollinisation : les *Syrphinae* et les *Eristalinae*.

Ils se distinguent des autres diptères par une coloration souvent proche de celle des abeilles. Ils peuvent avoir des formes très variées, et ressembler à de petites abeilles, à des guêpes ou à des bourdons. Contrairement aux hyménoptères, qui possèdent une langue, les syrphes possèdent une trompe afin de récolter pollen et nectar.

Bien que beaucoup moins étudiés que les abeilles, les syrphes sont également des pollinisateurs importants : ils participent pleinement à la fonction de pollinisation et, en milieux agricoles, la pollinisation assurée par les syrphes serait ainsi associée à une valeur d'environ 300 milliards de dollars par an (Doyle et al. 2020).

Parmi 105 des cultures mondiales entomogames étudiées par Rader et al., 2020, plus de 50% d'entre-elles sont visitées par des syrphes. Ainsi, le nombre de cultures visitées par les syrphes est assez proche du nombre de cultures visitées par la famille d'abeilles des *Halictidae* (Doyle et al. 2020 à partir des données de Rader et al. 2020). Les syrphes sont également d'importants pollinisateurs d'espèces sauvages (Jauker et al. 2012; Wotton et al. 2019).

Les syrphes sont également liés à d'autres services écosystémiques, notamment au stade larvaire. Ils participent en effet au contrôle des pucerons (Ramsden et al. 2017; Wotton et al. 2019) et au compostage des déchets issus des sociétés humaines (Morales and Wolff 2010). Cela en fait des insectes essentiels dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres.

c. Les autres insectes : lépidoptères, coléoptères, guêpes et fourmis.

Les abeilles et les syrphes ne sont pas les seuls insectes responsables de la pollinisation. En effet, il existe également les lépidoptères (ordre des *Lepidoptera*), les coléoptères (ordre des *Coleoptera*), les diptères non-syrphes (ordre *Diptera*), mais également certaines guêpes et fourmis (ordre des *Hymenoptera*).

Orford et al (2015) ont souligné que les hyménoptères transportaient plus de pollen que les diptères, coléoptères ou lépidoptères, les syrphes transportant également plus de pollen que les lépidoptères. Cela permet de mettre en évidence une efficacité souvent moindre des insectes pollinisateurs non-abeilles, comparés à celles-ci.

Les coléoptères peuvent tout de même s'avérer avoir une action significative pour la pollinisation (Mawdsley 2003), tout comme les lépidoptères, qui représentent le groupe le plus diversifié de pollinisateurs, avec plus de 140000 espèces, dont 90% sont estimées polliniser (Ollerton 2017). Concernant les guêpes, il existe des associations plantes-pollinisateurs incluant presque exclusivement des guêpes, comme en Afrique du Sud, avec les guêpes du genre *Hemipepsis* pollinisant une guildes d'une vingtaine d'espèces de plantes, des genres *Apocynaceae*, *Orchidaceae* et *Asparagaceae* (Johnson 2005; Shuttleworth and Johnson 2009; 2012).

d. Les autres animaux assurant la pollinisation

Les pollinisateurs non-insectes peuvent aussi être des pollinisateurs majeurs, voire exclusifs, pour certaines plantes. Parmi ces animaux, on retrouve par exemple les chauves-souris et les oiseaux, les

chauves-souris étant les pollinisateurs vertébrés les plus importants, pollinisant environ 528 espèces de plantes dans le monde (Kunz et al. 2011). Les chauves-souris sont notamment impliquées dans la pollinisation du durian (*Durio zibethinus*), dont elles sont le pollinisateur principal (Baqi et al. 2022). Les oiseaux sont aussi d'importants pollinisateurs des cultures (Rader et al., 2020), mais ils sont également indispensables dans la pollinisation de certaines plantes, comme celles du genre *Penstemon* sur le continent Américain, qui est exclusivement pollinisé par les colibris (P. Wilson et al. 2007). D'autres vertébrés comme des rongeurs ont été recensés comme pollinisateurs (Carthew and Goldingay 1997). Sans la pollinisation assurée par les vertébrés, la production de graines et de fruits des plantes pollinisées à la fois par des vertébrés et des insectes diminuerait mondialement de 63%, et cela serait notamment problématique pour les plantes pollinisées par les chauves-souris, qui montreraient alors un déclin de 83% en l'absence de ces pollinisateurs vertébrés (Ratto et al. 2018). Malgré ces chiffres, la pollinisation par les insectes reste majoritaire. Ainsi, afin de conserver la fonction de pollinisation, la conservation des insectes pollinisateurs s'avère absolument essentielle. De plus, la pollinisation par les vertébrés est anecdotique en Europe, et sa contribution à la reproduction végétale n'est significative qu'en Amérique centrale et du sud, en Australie et en Afrique. Pour ces raisons, ce travail sera axé sur les insectes pollinisateurs, qui représentent la quasi-totalité des animaux pollinisateurs en Europe.

III. La pollinisation et les pollinisateurs dans la crise de la biodiversité

a. Une crise globale et multifactorielle

Nous sommes aujourd'hui au cœur d'une crise de la biodiversité générale et mondialisée. Nous assistons à une extinction de masse d'espèces et à la réduction des tailles de populations naturelles sans précédent, si bien que certains auteurs qualifient la situation actuelle de 6^e extinction de masse. Par exemple, le déclin des vertébrés, bien documenté, met en évidence qu'une majorité de mammifères, reptiles et amphibiens sont en danger (Ceballos et al. 2017). De plus, l'indice Planète Vivante, qui mesure l'abondance relative de 31821 populations appartenant à 5230 espèces de vertébrés a diminué de 69% entre 1970 et 2018 (Figure 2, World Wildlife Fund for Nature and Zoological Society of London 2022).

Parmi les causes majoritaires du déclin de la biodiversité, Maxwell et al (2016) identifient sept « Big Killers » parmi lesquels sont mentionnés la surexploitation des espèces animales (pêches, chasses, exploitations forestières, récoltes de plantes), les activités agricoles, le développement urbain et les espèces invasives (Maxwell et al. 2016).

L'évaluation de Maxwell et al (2016) a notamment été effectuée à partir des listes rouges de l'union internationale pour la conservation de la nature (UICN). L'UICN est une organisation

intergouvernementale créée en 1948 en France. Cette institution est à l'origine des listes rouges des espèces, dont la première a été établie en 1964. Une liste rouge permet d'attribuer à chaque espèce un statut de conservation, en fonction de différents critères : *'taille de population, taux de déclin, aire de répartition géographique, degré de peuplement et fragmentation de la répartition'* (UICN 2022). L'objectif d'une liste rouge est de pouvoir mieux cibler les espèces en danger, et donc d'effectuer des mesures de conservation les plus efficaces possibles.

D'après l'UICN, parmi les 147517 espèces référencées dans les différentes listes rouges, environ 41000 (28%) sont menacées.

Les prédictions futures ne sont pas optimistes : Sala et al (2000), prévoient d'important changements de biodiversité d'ici 2100, majoritairement causés par les changements dans l'utilisation des terres (pratiques agricoles et urbanisation). Ils soulignent également que la plupart des changements n'auront pas lieu dans les écosystèmes de l'hémisphère nord, ce dernier ayant déjà traversé sa période d'urbanisation intense.

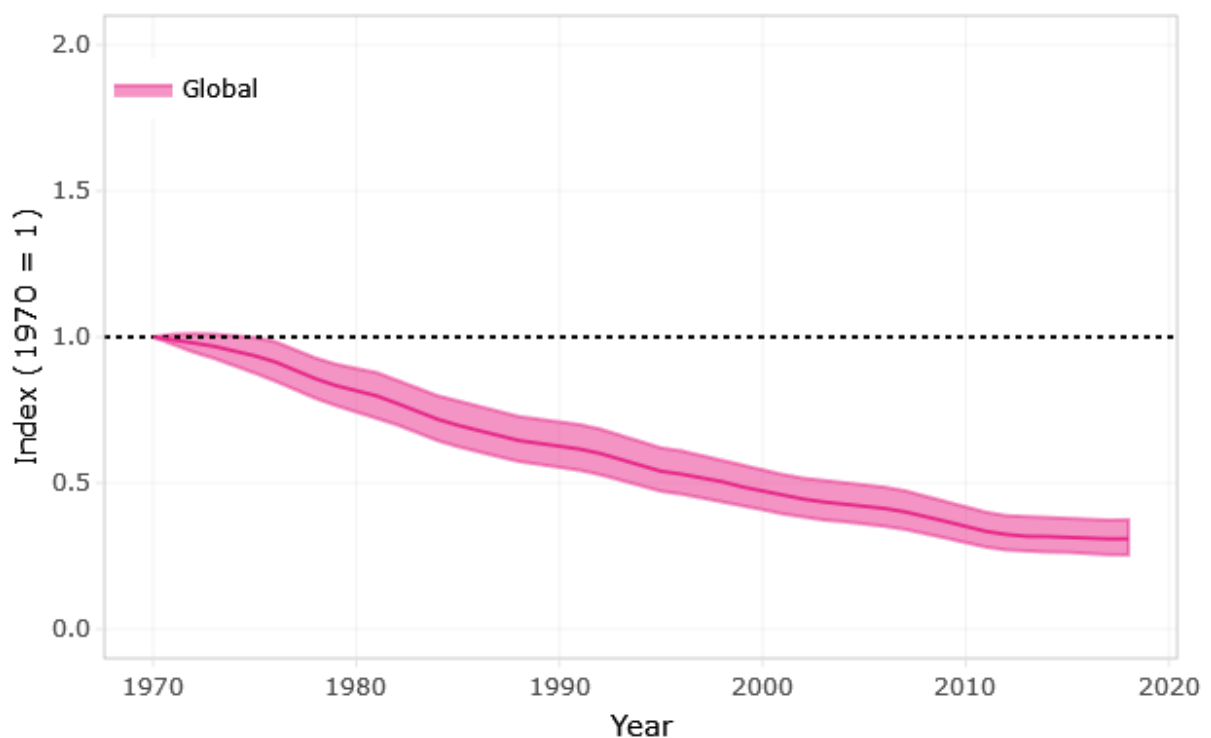


Figure 2. Evolution de l'Indice Planet Vivante en fonction de l'année, de 1970 à 2018. Pour chaque année, l'indice représente le taux de (dé)croissance des populations en comparaison avec l'année 1970, qui est l'année de référence.

b. Les pollinisateurs et la pollinisation dans cette crise

Si, comme indiqué dans la partie précédente, la plupart des études s'appuient sur les vertébrés, les insectes ne sont pas épargnés par l'actuelle crise de la biodiversité. En témoigne par exemple une étude montrant une réduction de 75% de la biomasse d'insectes dans un ensemble de réserves naturelles en Allemagne (Hallmann et al. 2017), ou encore une réduction importante de la richesse spécifique en abeilles sauvages, observée à l'échelle mondiale et qui s'est accélérée à partir des années 1990 (Zattara and Aizen 2021). Des études plus spécifiques de certaines espèces montrent également leur déclin, avec par exemple un déclin mondial des populations de bourdons (genre *Bombus*) (Cameron and Sadd 2020).

Les causes de ce déclin sont multiples : perte et fragmentation de l'habitat, utilisation de pesticides, espèces invasives, changements climatiques, pathogènes... (Potts et al. 2010; Winfree et al. 2009; Sánchez-Bayo and Wyckhuys 2019; Sponsler et al. 2019; van Klink et al. 2020) et l'effet combiné de toutes ces causes pourrait également être dévastateur.

Si le déclin des pollinisateurs est inquiétant, celui-ci n'est pas sans conséquence sur les communautés végétales entomophiles. Le déclin des pollinisateurs pourrait ainsi entraîner le déclin de certaines plantes à fleurs. Une étude en Angleterre et au Pays-Bas a en effet montré un déclin parallèle entre Angiospermes entomophiles et pollinisateurs, bien qu'il ne soit pas possible de savoir qui a décliné en premier (Biesmeijer et al. 2006). Les plantes à fleurs entomophiles participant, pour beaucoup, à la production de fruits, elles sont indispensables au fonctionnement des écosystèmes mais également à l'alimentation humaine.

IV. L'urbanisation, et ses conséquences sur la biodiversité, les pollinisateurs et la pollinisation

Les changements de l'utilisation des terres, qui font partie des causes majeures du déclin des pollinisateurs, et donc de la pollinisation, sont associés à la fois à l'agriculture et à l'urbanisation. Les objectifs de ce travail étant centrés sur l'urbanisation, c'est à ce processus que nous allons nous intéresser. Il est en effet essentiel de pouvoir étudier les communautés de pollinisateurs et la pollinisation dans le cadre de l'urbanisation actuelle et de son évolution future.

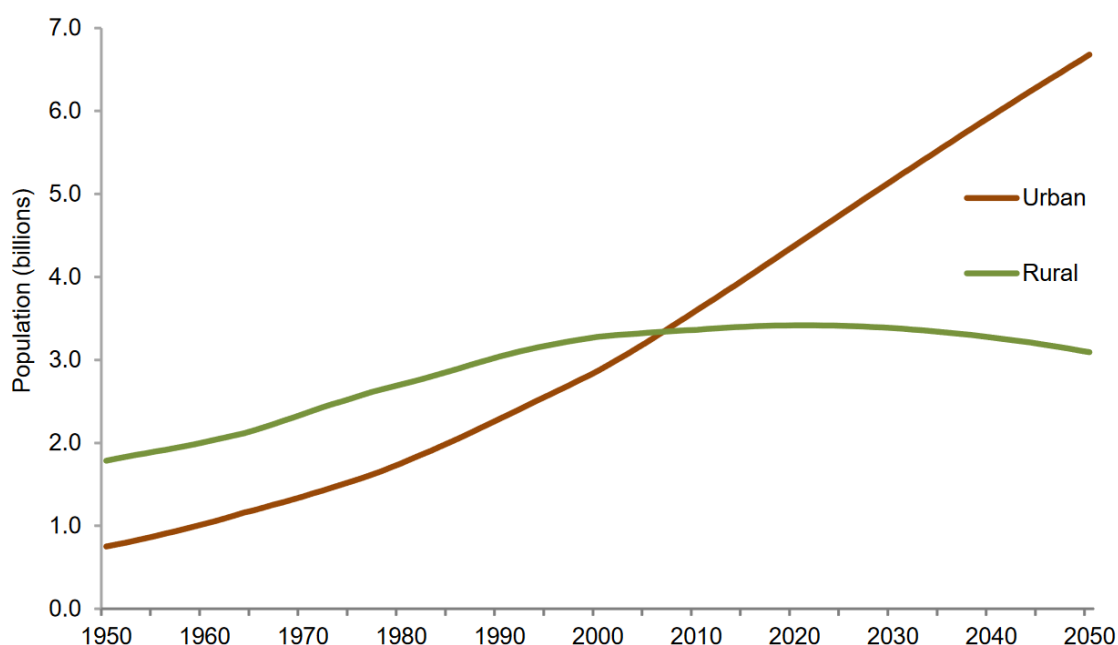
Les villes sont des milieux regroupant toutes les composantes des changements globaux. Elles sont en effet l'exemple type du changement dans l'utilisation des terres, où les habitats propices à la biodiversité sont fragmentés. C'est le cas des espaces verts urbains, des jardins privés, ou encore des jardins partagés, tous d'une grande importance pour les communautés de pollinisateurs (Baldock et al. 2019). Les villes sont également des environnements où la température est plus élevée que dans les milieux alentours (îlot de chaleur urbain), où la pollution des sols est importante, et où les espèces invasives sont abondantes (Pickett et al. 2011; Harrison and Winfree 2015).

Toutes ces caractéristiques des milieux urbains en font des laboratoires à ciel ouvert afin d'étudier les effets des changements globaux sur la biodiversité et les fonctions écologiques.

a. L'urbanisation, un phénomène mondial

Les villes sont en pleine expansion partout dans le monde. Il est en effet prévu une augmentation de la population urbaine de 5 à 7 milliards entre aujourd'hui et 2050 (Figure 3, United Nations et al. 2019). Une augmentation de la population urbaine entraînera inévitablement une augmentation de l'urbanisation, ce qui ne fera qu'accroître le problème des changements d'occupation des sols et de la fragmentation des habitats. D'ici 2030, les continents Africain et Asiatique (avec la Chine et l'Inde notamment) subiront très probablement l'expansion urbaine la plus forte (Seto et al. 2012). L'augmentation mondiale des surfaces urbanisées aura également pour conséquences la perte de hotspots de biodiversité, en Afrique (forêt Guinéenne), en Asie (Japon, Philippines, Ghats occidentaux et Sri Lanka), mais également aux Caraïbes (Seto et al. 2012).

Les pays Européens ne sont pas épargnés par la croissance urbaine. Par exemple, en France, la population urbaine a augmenté de 2.8 millions d'habitants entre 2010 et 2017 (INSEE 2020), avec cependant un fort contraste entre régions en termes de population urbaine. Par exemple en Ile-de-France (hors Seine et Marne), plus de 90% de la population vit en ville, contre moins de 40% dans les départements de la Creuse, le Cantal ou le Lot.



Data source: United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division (2018a). *World Urbanization Prospects 2018*.

Figure 3. Evolution du nombre d'habitants en milieux urbains et ruraux entre 1950 et 2050

b. Historique de l'écologie urbaine

McDonnell & Pickett (1990) ont été les premiers à mentionner l'importance de l'étude des écosystèmes urbains face à leur expansion, déjà documentée à cette époque. Ils ont également été les premiers à proposer une approche consistant à étudier un gradient urbain – rural afin d'étudier les perturbations liées aux écosystèmes urbains.

L'intérêt des scientifiques pour l'écologie urbaine a très fortement progressé ces 30 dernières années comme le montrent Rega-Brodsky et al (2022), qui dressent un état des lieux du domaine en 2022. Entre 1990 et 2017, le nombre de publications par an dans le domaine a augmenté de quelque unes à 176 par année, le nombre de publications par an ayant doublé entre 2012 et 2017 (Rega-Brodsky et al. 2022).

De plus, ces études touchent l'ensemble de la communauté scientifique, puisque nous observons la même tendance à l'augmentation dans les journaux généralistes (Figure 4, courbe noire) que dans les journaux spécialisés dans l'urbanisation (Figure 4, courbe grise).

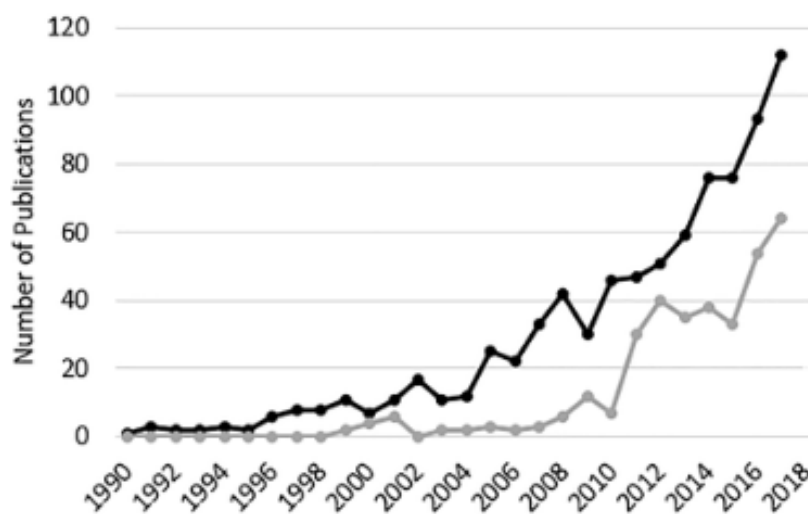


Figure 4. Evolution du nombre de publications liées à l'écologie urbaine entre 1990 et 2018. La courbe noire représente le nombre de publications par an dans des journaux généralistes, et la courbe grise dans des journaux spécialisés dans l'urbanisation (Rega-Brodsky et al., 2022)

c. L'urbanisation, une menace pour la biodiversité ?

Très tôt déjà, McKinney (2002) dépeignait les milieux urbains comme affectant négativement la biodiversité par rapport à des milieux non-urbains (McKinney 2002; 2008). Plus récemment, différentes études montrent une perte de biodiversité en ville comparé aux milieux non-urbains, que

ce soit pour les oiseaux, les plantes (Aronson et al. 2014), les chauves-souris (Russo and Ancillotto 2015) ou les abeilles sauvages (Geslin et al. 2016).

Malgré cela, les milieux urbains sont loin d'être vides de biodiversité. En effet, Ives et al (2016) considèrent les villes comme des « hotspots » pour certaines espèces en danger. A travers une méta-analyse en milieux urbains basée sur 1643 espèces protégées en Australie (1215 espèces végétales et 428 animales contenant oiseaux, mammifères et reptiles), ils ont mis en évidence que 30% de ces espèces étaient présentes en ville (Ives et al. 2016).

De plus, Callaghan et al (2019) ont analysé la richesse spécifique, l'indice de diversité de Shannon et l'abondance d'oiseaux natifs et exotiques selon différents modes d'occupation des sols, en utilisant eBird (Sullivan et al. 2009). Ils ont comparé ces indices entre les espaces verts urbains, les zones naturelles et agricoles. Concernant les espèces natives, les espaces verts urbains ont systématiquement l'abondance, la richesse spécifique, ainsi que la diversité les plus importantes comparés aux zones agricoles et semi-naturelles. Mais les zones urbaines moyennement et fortement imperméabilisées possédaient systématiquement l'abondance et la diversité en oiseaux natifs la plus faible (Callaghan et al. 2019). Cette étude met en évidence que les milieux urbains peuvent être des réservoirs de biodiversité, à condition que la nature soit présente en ville.

d. Urbanisation, pollinisateurs et pollinisation

i. Pollinisateurs et urbanisation : des tendances multiples

Les insectes pollinisateurs sont également impactés par l'urbanisation. Cependant, à l'instar des données présentées ci-dessus, les conséquences de celle-ci sur les communautés d'insectes pollinisateurs ne sont pas évidentes. Il existe en effet des résultats hétérogènes sur le rôle de l'urbanisation sur les communautés de pollinisateurs. Cependant, un consensus peut se dégager sur plusieurs caractéristiques des milieux urbains pouvant être négatives pour les insectes pollinisateurs :

- La perte et la fragmentation des habitats ont déjà été reliées à une réduction de la diversité et de l'abondance en abeilles sauvages, à travers la perte de ressources florales et de sites de nidification (Potts et al. 2010; Geslin et al. 2016; Hamblin et al. 2018).
- L'augmentation de la température en ville peut être délétère aux abeilles sauvages comme le montre l'étude de Hamblin et al (2018), qui a mis en évidence un déclin de 41% de l'abondance d'abeilles sauvages par degré Celsius de réchauffement climatique à Raleigh, USA.
- La flore des villes peut aussi être limitante pour les pollinisateurs. En effet, on trouve en abondance de la flore ornementale dans les parcs et jardins (publics ou privés). Cette flore est en moyenne loin d'être aussi attractive que la flore spontanée : plusieurs auteurs ont ainsi montré qu'il existe une grande variabilité dans l'attractivité de la flore ornementale (Garbuzov and Ratnieks 2014; Garbuzov et al. 2015; 2017; Erickson et al. 2020). Cette variabilité dans

l'attractivité est liée à la morphologie florale (par exemple les fleurs à corolles doubles rendent l'accès aux ressources difficile), ou bien à la réduction en ressources florales des flores ornementales (Corbet et al. 2001). Cette réduction en ressources peut notamment être due à un remplacement des étamines par des pièces florales stériles ou à la perte de glandes nectarifères.

- Les pollutions chimiques sont également problématiques. Les pollinisateurs en ville sont en effet exposés à des pesticides et herbicides, bien qu'en plus faible dose qu'en milieux agricoles (Hall et al. 2017). De plus, les plantes ornementales des villes présentent des traces de pesticides, toxiques pour les pollinisateurs (Baldock 2020). La pollution des sols, par des métaux lourds par exemple, pourrait avoir des effets délétères sur la survie des abeilles sauvages et, à terme, sur la diversité et l'abondance de leurs communautés (Moroń et al. 2012).

D'après une récente méta-analyse basée sur 141 études analysant les liens entre pollinisateurs et milieux urbains (Wenzel et al. 2020), une majorité de travaux montre une relation neutre entre la diversité des communautés de pollinisateurs et urbanisation (47%), suivie d'une relation positive entre ces deux variables (35%) puis d'une relation négative (18%). Il est à souligner que les études montrant une relation positive entre diversité des communautés de pollinisateurs et urbanisation sont souvent répertoriées dans des milieux avec un niveau d'urbanisation intermédiaire (Wenzel et al. 2020). Ces milieux modérément urbanisés hébergent également une plus grande diversité en abeilles sauvages par rapport à des milieux moins urbanisés ou ruraux (Fortel et al. 2014; Baldock et al. 2015).

De plus, certaines études mettent en évidence que les abeilles sauvages sont présentes en quantité et en diversité en ville, partout dans le monde. En Europe, la ville de Poznan en Pologne, abrite 118 espèces d'abeilles sauvages (Banaszak-Cibicka et al. 2018), à Berlin en Allemagne, 102 espèces ont été inventoriées (Felderhoff et al. 2022), 113 à Vienne en Autriche (Lanner et al. 2020), 145 à Paris en France (Zaninotto and Dajoz 2022) et enfin 291 à Lyon (France) et sa banlieue (Fortel et al. 2014). De l'autre côté de l'Atlantique, à Chicago (USA), 83 espèces ont également été inventoriées (Gruver and CaraDonna 2021). Ainsi certains auteurs qualifient même les villes de « refuges » par rapport aux milieux agricoles alentours (Hall et al. 2017).

Ces données expliquent que le terme de « hotspot » soit de plus en plus utilisé pour qualifier les villes comme habitats pour les pollinisateurs (Baldock et al. 2019; Theodorou et al. 2020). Baldock et al (2019) ont étudié l'apport de différents types d'espaces verts sur les communautés de pollinisateurs en milieu urbain au Royaume-Uni et ont identifié les jardins privés et communautaires comme des hotspots de biodiversité pour les pollinisateurs en ville, ces espaces en hébergeant la plus grande diversité. De plus, ces auteurs soulignent qu'une expansion de ces espaces serait extrêmement

bénéfique aux pollinisateurs. Enfin, ces auteurs soulignent que les parcs urbains, dont la surface peut être importante en ville, sont des lieux clés : une augmentation de leurs ressources florales permettrait de renforcer les communautés de pollinisateurs (Baldock et al. 2019).

Il faut noter cependant que certains auteurs s'interrogent et mettent en doute la qualification des milieux urbains d'hotspots de biodiversité pour les pollinisateurs (Banaszak-Cibicka and Żmihorski 2020)

ii. Les villes comme filtres urbains pour les abeilles sauvages

L'urbanisation, via les modifications qu'elle engendre, crée des filtres sur les communautés d'espèces (Alberti 2015), notamment sur les communautés d'insectes pollinisateurs (voir par exemple Banaszak-Cibicka et al. 2018). Comme expliqué précédemment, les abeilles sauvages sont parmi les pollinisateurs les plus étudiés, il en est donc de même pour leurs traits fonctionnels, bien établis et identifiés pour la plupart des espèces. Ainsi, nous allons nous attarder plus précisément dans la suite de cette section sur les conséquences de l'urbanisation sur les traits fonctionnels des abeilles sauvages.

Les études citées dans la suite de ce paragraphe sont réalisées sur une ville unique, ou un petit ensemble de villes, très souvent en comparant des sites urbains et ruraux. D'autres travaux comparent les communautés d'abeilles sauvages le long d'un gradient d'urbanisation. Il manque cependant aujourd'hui une vision globale concernant les effets de l'urbanisation sur la diversité taxonomique et fonctionnelle des pollinisateurs.

- Nidification

Les villes hébergent surtout des abeilles cavicoles ou plus généralement nichant au-dessus du sol. En effet, les surfaces imperméables étant très abondantes en ville, il y a peu de sites de nidification favorables aux espèces terricoles (Cane et al. 2006; Matteson et al. 2008; Fortel et al. 2014; Ayers and Rehan 2021; Zaninotto et al. 2021). La rareté des sites de nidification constitue donc un facteur limitant pour un grand nombre d'espèces d'abeilles sauvages (Potts et al. 2005).

Les abeilles terricoles peuvent cependant également s'établir en ville, notamment dans les espaces verts urbains, moins imperméabilisés, où elles trouvent des sites de nidification (Geslin et al. 2015).

- Taille du corps

La taille du corps des abeilles est déterminante dans leur capacité à disperser (Greenleaf et al. 2007) : plus l'abeille est grande, plus elle peut disperser loin, mais plus elle a besoin de ressources pour se nourrir. Ce trait est donc d'une importance particulière en milieu urbain, où les habitats et les ressources favorables aux abeilles sauvages sont souvent des îlots de verdure (espaces verts) entourés d'une matrice de sols imperméables.

Il n'y a pas de généralités claires dans la littérature concernant les effets de l'urbanisation sur la taille du corps des abeilles sauvages. Certaines études montrent que l'urbanisation favorise les petites espèces (Hamblin et al. 2018; Harrison et al. 2018; Eggenberger et al. 2019; Buchholz and Egerer 2020), d'autres ne trouvent pas d'effets concluants de l'urbanisation sur la taille du corps des abeilles sauvages (Buchholz et al. 2020; Zaninotto et al. 2021).

Les abeilles sont des *central-place foragers*, ce qui signifie qu'elles doivent retourner à leur nid une fois leur récolte de nourriture terminée (contrairement aux syrphes, par exemple). Elles sont donc particulièrement sensibles à la taille des espaces verts en ville et leur connectivité, car la distance parcourue pour butiner peut alors être importante. Ainsi, ce comportement, en plus de la relation entre taille du corps, distance de dispersion et de la quantité de ressources nécessaire pour se nourrir pourrait également expliquer les résultats contrastés dans la littérature. Les petites abeilles dispersent moins loin mais ont besoin de moins de ressources alimentaires, ce qui serait un avantage en milieux urbains où les ressources florales et de nidification peuvent parfois être rares et dispersées. Cependant, les grandes abeilles peuvent chercher des ressources florales plus loin, ce qui est un avantage compte tenu de la fragmentation des milieux urbains, mais plus de ressources leur sont nécessaires.

- Alimentation

les milieux urbains, étant souvent dominés par la flore ornementale (Threlfall et al. 2016), favorisent une présence accrue de généralistes (espèces polylectiques) aux dépens des spécialistes (espèces oligolectiques) (Cane et al. 2006; Matteson et al. 2008; Bates et al. 2011; Buchholz et al. 2020; Erickson et al. 2020; Lanner et al. 2020; Ayers and Rehan 2021; Zaninotto et al. 2021). Il est donc communément admis que les milieux urbains sont plus riches en espèces généralistes, capables de butiner une large gamme de plantes, et plus pauvres en spécialistes, dépendants d'une ou d'un nombre très restreint de plantes, généralement natives, qui sont souvent absentes des milieux urbains. Les ressources florales sont en effet un facteur limitant pour les espèces d'abeilles sauvages, au même titre que les ressources de nidification (Potts et al. 2005). Cependant, certaines études mentionnent plus d'espèces spécialistes en parcs urbains, en comparaison à un parc naturel (Banaszak-Cibicka et al. 2018).

- Socialité

Il n'y a pas de réel consensus dans la littérature concernant le lien entre la socialité et l'urbanisation (Buchholz and Egerer 2020), même si certaines études reportent plus d'espèces sociales en ville (Banaszak-Cibicka et al. 2018; Zaninotto et al. 2021).

- Phénologie

La phénologie est définie comme la période d'activité des abeilles sauvages tout au long de l'année. Il existe également des filtres urbains concernant ce trait, comme l'ont montré Banaszack-Cibicka et al (2012), qui ont mis en évidence que les espèces d'abeilles sauvages avec une activité tardive étaient plus présentes au centre des villes. En règle générale, les abeilles sauvages avec une activité plutôt tardive sont favorisées en milieux urbains (Harrison et al. 2018).

- Le filtre urbain et les autres pollinisateurs

Les abeilles sauvages ne sont pas les seuls insectes pollinisateurs affectés par le filtre urbain. En effet, l'étude récente de Gathof et al (2022) a également mis en évidence un filtre urbain sur les traits fonctionnels des syrphes, avec notamment un effet sur le statut migratoire des espèces et sur le mode d'alimentation des larves, avec plus d'espèces saprophages. De même, l'étude de Deguines et al (2016) visant à comparer les changements de communautés de pollinisateurs avec l'urbanisation a montré que les communautés urbaines filtrent les pollinisateurs en favorisant notamment des insectes généralistes, en plus d'une réduction de leur diversité taxonomique.

iii. Mesurer la pollinisation en ville : l'approche pollinomètre

Certaines études s'attachent à analyser les relations entre pollinisation et urbanisation. Ces approches cherchent à mesurer l'état de la fonction de pollinisation dans un contexte urbain, et certains auteurs établissent une comparaison avec la situation observée dans les milieux ruraux. Cela est d'une grande importance, en particulier dans le contexte des changements globaux actuels et des modifications des communautés d'abeilles sauvages par les milieux urbains. Des espèces végétales entomophiles dites « pollinomètres », sont utilisées afin de mesurer la fonction de pollinisation (Theodorou et al. 2017). Ces plantes doivent être auto-incompatibles. Cela est en effet essentiel car l'auto-incompatibilité permet de s'assurer que la reproduction des plantes est le résultat d'une fécondation par pollinisation inter-individus. Ces espèces de plantes sont aussi sélectionnées selon leur attractivité à différents groupes de pollinisateurs, et selon les objectifs de l'étude.

La quantification de la fonction de pollinisation à l'aide de cette approche expérimentale est récente, avec la plupart des études parues entre 2014 et aujourd'hui. Si certaines études récentes qualifient clairement l'espèce végétale qu'elles utilisent de pollinomètre (Theodorou et al. 2017; 2020; Zaninotto et al. 2020), d'autres utilisent des dispositifs expérimentaux similaires mais sans qualifier leurs plantes de pollinomètres (Verboven et al. 2014; Cohen et al. 2021).

Une grande diversité de plantes ont été utilisées comme pollinomètres : la moutarde blanche *Sinapis alba*, le lotier corniculé *Lotus corniculatus* (Zaninotto et al. 2020), le trèfle commun *Trifolium pratense* (Theodorou et al. 2020), le trèfle blanc *Trifolium repens* (Verboven et al. 2014) ou encore le piment *Capsicum annuum* (Cohen et al. 2021). Il est également possible d'utiliser plusieurs espèces de plantes

simultanément, comme par exemple dans l'étude de Theodorou et al (2017), qui expérimentent avec la moutarde blanche *Sinapis alba*, la bourrache *Borago officinalis*, et deux espèces de trèfle *Trifolium pratense* et *Trifolium repens* ou bien dans l'étude de Zaninotto et al (2020), qui utilisent la moutarde blanche et le lotier corniculé. L'intérêt d'utiliser plusieurs espèces de plantes réside dans l'obtention de résultats plus généralisables permettant de décrire des interactions plantes-pollinisateurs plus diverses, et bien sûr d'avoir une estimation plus complète de la fonction de pollinisation.

La pollinisation est généralement mesurée à travers le nombre de visites d'insectes pollinisateurs sur une période de temps donnée, et grâce au succès reproducteur des plantes. Celui-ci peut prendre plusieurs formes : le taux de fructification par plante (Zaninotto et al. 2020), le nombre de graines moyen par fruit (Zaninotto et al. 2020; Cohen et al. 2021; Theodorou et al. 2020), mais également le poids des fruits (Cohen et al. 2021).

Parmi ces études, Zaninotto et al (2020), montrent un succès reproducteur plus important pour *Sinapis alba* en milieu urbain qu'en milieu rural (Paris vs banlieue parisienne). En Allemagne, Theodorou et al (2020), en utilisant le trèfle *Trifolium pratense*, montrent un résultat similaire, avec un plus grand nombre de graines par fruit en milieux urbains comparés aux milieux ruraux. Cohen et al (2021) n'ont pas réussi à mettre en évidence une relation entre le poids des fruits de piments (*Capsicum annuum*) et des variables paysagères urbaines .

e. Enjeux de conservation des pollinisateurs et de la pollinisation en ville

Dans un monde où la population urbaine est en pleine expansion, la conservation des communautés urbaines de pollinisateurs, de la fonction de pollinisation et du service associé est cruciale. De nombreux enjeux sont en effet liés à ces nécessités de conservation de la pollinisation et des pollinisateurs en milieux urbains.

i. Enjeux de fonctionnement des écosystèmes urbains et enjeux sociétaux

Si nous avons précédemment souligné l'augmentation future des surfaces urbaines, nous avons également mis en évidence l'importance de la pollinisation dans le fonctionnement des écosystèmes et les difficultés rencontrées par les pollinisateurs en milieux urbains. Dans ce contexte, il paraît critique de conserver au mieux les pollinisateurs en ville. Ceux-ci permettent en effet la reproduction des plantes entomophiles, et donc à la nature de perdurer en ville, ce qui en fait un enjeu essentiel.

La présence de nature en ville est, de plus, importante pour les citoyens. Elle permettrait notamment de réduire le stress associé à la vie en ville (Chiesura 2004; Hartig et al. 2014; Collado et al. 2017), mais également une pratique d'activité physique plus importante, ainsi que la possibilité de contacts sociaux accrus (Hartig et al. 2014). Ainsi, cette présence de nature en ville, à travers les espaces verts, est bénéfique à de nombreuses échelles pour les sociétés humaines. Il existe donc, en plus d'enjeux de

conservation des écosystèmes, de véritables enjeux sociétaux associés à la persistance de la nature en ville.

ii. Enjeux d'agriculture urbaine et de proximité

Le développement de l'agriculture urbaine et de proximité est directement lié à la conservation des pollinisateurs et de la pollinisation en ville. L'agriculture urbaine est en plus loin d'être négligeable, car elle représenterait 5.9% de l'ensemble des cultures mondiales (Thebo et al. 2014). Il existe différentes formes d'agriculture urbaine : dans les jardins privés, jardins communautaires, mais également sur les toitures végétalisées, ou encore dans certaines fermes à l'interface entre milieux urbains et ruraux (Ferreira et al. 2018).

L'agriculture urbaine ne convainc pas tous les auteurs. Certains considèrent en effet que cette forme d'agriculture n'est pas viable, notamment à cause d'une production trop peu importante liée à un manque de terres en ville, en particulier dans les zones les plus démunies (Hubbard and Onumah 2001). Une autre contrainte majeure est la pollution des sols en ville (Cruz et al. 2014). Cette contamination des sols pourrait poser problème, via la bioaccumulation de composés toxiques par certains végétaux. En Ouganda par exemple, le chou Africain *Gynandropsis gynandra* accumule le plomb et le chrome, très toxiques pour les humains (Nabulo et al. 2012).

L'agriculture urbaine a cependant des bénéfices certains. Tout d'abord elle permet une production alimentaire importante, en particulier dans les pays en développement, comme par exemple à Madagascar (Aubry et al. 2012). Cela permet ainsi d'augmenter la sécurité alimentaire, et l'agriculture urbaine contribue également à un meilleur accès à certaines denrées alimentaires à moindre coût (Zezza and Tasciotti 2010). De plus, l'accès des citoyens à la nourriture grâce à l'agriculture urbaine permettrait de réduire les émissions de gaz à effet de serre, grâce à un circuit court et une séquestration de carbone plus importante dans les cultures que dans les parcs et forêts urbaines (Kulak et al. 2013).

Il est important de noter que la plupart des études mentionnées précédemment (Hubbard and Onumah 2001; Zezza and Tasciotti 2010; Aubry et al. 2012; Nabulo et al. 2012) se situent dans des pays en voie de développement, et mentionnent l'agriculture urbaine comme une source d'alimentation pour les personnes pauvres. Ils mettent également en évidence que dans ces pays, l'urbanisation est encore en développement, et qu'il est important d'intégrer des parcelles pour l'agriculture urbaine lors de l'élaboration et du développement des villes. C'est également dans ces pays que l'enjeu sociétal de conservation des milieux urbains est le plus fort, car l'agriculture urbaine implique entre 10 et 70% des ménages urbains (Zezza and Tasciotti 2010).

f. La gestion des espaces verts urbains, un enjeu essentiel dans la conservation des pollinisateurs

Les espaces verts sont très importants en ville, au point d'être qualifiés de refuges pour les insectes pollinisateurs dans ces milieux (Daniels et al. 2020). Leur rôle, parfois très significatif, dans la conservation de la biodiversité des insectes pollinisateurs dépend très fortement de leur gestion (Shwartz et al. 2013).

i. Ressources florales

L'artificialisation des sols, particulièrement forte en milieu urbain, diminue considérablement l'abondance d'une flore spontanée et l'accès des pollinisateurs aux ressources florales dont ils ont besoin. Les plantes à fleurs en ville sont dominées par la flore ornementale (Threlfall et al. 2016), et comme évoqué précédemment, celle-ci diffère grandement dans son attractivité pour les pollinisateurs (Garbuzov and Ratnieks 2014; Garbuzov et al. 2015; 2017; Erickson et al. 2020). Le conseil international pour les initiatives écologiques locales de la Commission Européenne (Wilk et al. 2020) insiste sur la nécessité de privilégier la flore native, mais également des plantes riches en pollen et en nectar, afin de maintenir un niveau de ressources satisfaisant aux pollinisateurs pendant toute leur saison d'activité. Mais si l'apport en flore spontanée est important, il n'est pas toujours privilégié. Il existe par exemple dans le commerce des mélanges de graines élaborés pour attirer et supporter les pollinisateurs qui ne permettent pas tous un apport nutritif suffisant (Garbuzov and Ratnieks 2014), et ils doivent donc être choisis avec attention afin d'être réellement efficaces.

La densité florale semble être un autre facteur très important pour la diversité des pollinisateurs (Scriven et al. 2013; Daniels et al. 2020). Dans leur étude, Daniels et al (2020) ont par exemple observé des différences entre leurs petites plates-bandes expérimentales et les très grandes plates-bandes déjà présentes dans les parcs urbains. Ces dernières attirent beaucoup plus d'abeilles domestiques et de bourdons comparées aux petites plates-bandes, qui sont plus visitées par les abeilles sauvages et les syrphes. Cela serait dû à une floraison plus massive des grandes plates-bandes, bénéfique aux pollinisateurs nécessitant des ressources florales abondantes (Daniels et al. 2020). Ces auteurs montrent également que les jardins partagés hébergent des communautés de pollinisateurs très similaires aux communautés rurales. En effet, les jardins partagés possèdent une quantité importante de zones peu entretenues, donc plus riches en une flore spontanée variée (Daniels et al. 2020).

ii. La tonte

Parmi les autres mesures de gestion, la tonte des espaces herbeux influe fortement sur les communautés de pollinisateurs. Elle peut perturber la nidification des abeilles sauvages, et contribue

également à une diminution de richesse et d'abondance en plantes spontanées. La tonte a ainsi un effet négatif sur les pollinisateurs. Wastian et al (2016) ont par exemple montré que la richesse spécifique et l'abondance en abeilles sauvages est moins importante dans des sites intensément tondus par rapport à des sites peu entretenus. Par ailleurs, une récente étude de Steidle et al (2022) évaluant les effets de la tonte sur la mortalité de différents ordres d'insectes a mis en évidence une perte liée à la tonte d'environ 50% d'individus pour les hyménoptères et diptères, et de 87% pour les lépidoptères. Cela n'est cependant pas une fatalité, car l'utilisation de tondeuses spécialisées, dites *arthropod-friendly* permettrait de réduire la mortalité des diptères et des hyménoptères de 15% et 25%. Les roues et les disques de ces tondeuses ont en effet moins de contact avec l'herbe, la hauteur de tonte est plus élevée, et le dessous de l'appareil est fermé, ce qui empêche l'aspiration des insectes par la tondeuse (Steidle et al. 2022).

iii. L'apport en sites de nidification

Une autre mesure de gestion importante est la fourniture de sites de nidifications, ressource limitante au même titre que les ressources florales (Potts et al. 2005; Fortel et al. 2016). Cela peut passer par différentes mesures. L'installation d'hôtels à insectes est la plus connue, mais n'est pas suffisante. Elle ne concerne pas les espèces terricoles, ni les espèces de grande taille comme les abeilles charpentières (genre *Xylocopa*). Il est donc important de laisser par exemple des surfaces de terre nue, ou des souches d'arbres en plus des hôtels à insectes (Wilk et al. 2020). Les hôtels à insectes sont cependant un bon moyen de conserver et d'inventorier les abeilles cavicoles (Von Königslöw et al. 2019; González-Zamora et al. 2021; Prendergast 2023), mais sont également largement utilisés par des guêpes (González-Zamora et al. 2021; MacIvor and Packer 2015), qui ne sont pas impliquées dans la pollinisation. Enfin, les hôtels à insectes posent également un problème de parasitisme pour les abeilles sauvages natives (MacIvor and Packer 2015; Von Königslöw et al. 2019). Cette mesure de conservation ne doit donc pas être la seule mise en place afin de conserver les abeilles sauvages en villes, mais peut être un complément.

V. Un manque de vision globale des processus de changements des communautés de pollinisateurs et de la pollinisation en milieux urbanisés

La grande majorité des études sur les abeilles sauvages est basée sur un nombre réduit de villes ou bien sur une seule ville. Or une vision globale des processus de variation des communautés de pollinisateurs et de la pollinisation en milieux urbanisés nécessiterait des approches à grande échelle couvrant des territoires diversifiés.

Ces études à grande échelle peuvent par exemple être des études de type méta-analyse ou basées sur des compilations de bases de données d'inventaires déjà réalisés. Il existe aujourd'hui une grande

quantité de données disponibles concernant les relations entre abeilles sauvages et urbanisation, mais il n'est pas aisé de les compiler et de les analyser, les obtenir et les regrouper demandant beaucoup de temps. Ce type d'analyses est pourtant essentiel afin de mieux comprendre les processus mis en jeu dans l'établissement et la persistance des communautés de pollinisateurs dans les milieux urbains. Ce type d'études commence cependant à émerger, comme par exemple la méta-analyse récente au niveau mondial de Ferrari et Polidori (2022) concernant les effets des caractéristiques urbaines sur les communautés d'abeilles sauvages.

Ce type d'étude est l'un des objectifs principaux de ce travail de thèse. Ainsi, je me suis focalisé sur les variations taxonomiques et fonctionnelles des communautés d'abeilles sauvages à l'échelle de l'Europe de l'Ouest, le long d'un gradient d'urbanisation, mais également entre différents milieux urbanisés. Mon travail s'insère dans les objectifs définis par le Groupement De Recherche (GDR) Pollinéco, regroupant une large communauté de scientifiques francophones en écologie de la pollinisation. Grâce à ce GDR, j'ai pu obtenir des données d'inventaires identifiées à l'espèce par des chercheurs dans une vingtaine de villes, de milieux péri-urbains et semi-naturels au sein de 3 pays d'Europe de l'Ouest. Ce travail a permis de constituer une base de données de plus de 65 000 individus d'abeilles sauvages, appartenant à 582 espèces échantillonnées sur environ un millier de sites en France, Suisse et Belgique. Grâce à cette base, j'ai souhaité mettre en évidence et surtout proposer une vision globale des effets de l'urbanisation sur les communautés d'abeilles sauvages, tant au niveau taxonomique que fonctionnel le long d'un gradient d'urbanisation. Cette base de données m'a également permis de comparer les communautés d'abeilles sauvages d'un point de vue taxonomique entre villes afin de mieux comprendre quelles caractéristiques du paysage urbain influent le plus sur leur composition.

De la même façon, les études à grande échelle sur la fonction de pollinisation font défaut dans la littérature. Les études pollinomètres citées précédemment ont été menées sur une seule ville, voire un très petit nombre de villes, à une échelle géographique restreinte.

Cependant, une évaluation globale de la fonction de pollinisation est nécessaire dans le contexte d'expansion des milieux urbains. Cela est le second objectif de mon travail de thèse, qui a consisté à mener une expérience répliquée dans 16 villes de France, Belgique et Suisse afin d'estimer la fonction de pollinisation dans ces milieux, et de mieux comprendre comment les caractéristiques urbaines affectent cette fonction écosystémique.

VI. Contexte et problématiques de la thèse

Ainsi, les objectifs de mon travail de thèse sont d'étudier, à une échelle européenne, les relations entre l'urbanisation et, d'une part, les communautés d'abeilles sauvages (d'un point de vue taxonomique et

fonctionnel), d'autre part la fonction de pollinisation. Au vu de la nécessité d'études globales sur ces sujets, et dans un contexte d'urbanisation mondiale croissante, mon travail permettra, je l'espère, d'éclaircir les connaissances fondamentales dont nous disposons sur les abeilles sauvages et la pollinisation en rapport avec l'urbanisation. Cela permettra de peut-être mieux aménager les futures villes, et d'améliorer la gestion des villes déjà existantes.

La présente thèse sera divisée en trois chapitres, chacun associé à un manuscrit d'article scientifique, le premier correspond à un article déjà publié (Fauvau et al. 2022), tandis que les manuscrits des chapitres 2 et 3 sont en passe d'être soumis pour publication.

La première partie sera basée sur l'étude des variations des communautés d'abeilles sauvages le long d'un gradient d'urbanisation

1. Etude à l'échelle de l'Europe de l'ouest des filtres urbains sur les communautés d'abeilles sauvages, tant d'un point de vue taxonomique que fonctionnel, à travers une approche de gradient d'urbanisation.

Quels sont les effets de l'urbanisation sur la richesse spécifique des communautés d'abeilles sauvages (diversité alpha) ? Comment l'urbanisation modifie-t-elle ces communautés d'un point de vue taxonomique (diversité beta) ? Comment les traits fonctionnels des abeilles sauvages varient-ils le long d'un gradient d'urbanisation (diversité fonctionnelle) ?

La deuxième partie sera axée sur les milieux urbains :

2. Etude des caractéristiques des villes et de l'agencement de leurs espaces verts (quantité, connectivité) sur les communautés d'abeilles sauvages, en milieux urbanisés denses et à l'échelle de l'Europe de l'ouest.

Peut-on retrouver une relation aire-espèce en milieux urbains via la surface de la ville ou via la surface d'espaces verts disponibles au sein d'une ville ? Comment les caractéristiques d'agencement des espaces verts (connectivité, nombre et proportion d'espaces verts, proportion) influent-elles sur les communautés d'abeilles sauvages (richesse spécifique, variation des communautés) ? Comment se portent les abeilles sauvages à statut de conservation en ville ?

Enfin, la troisième partie sera axée sur l'évaluation de la fonction de pollinisation en milieux urbains :

3. Etude de la fonction de pollinisation dans 16 villes d'Europe de l'ouest et ses liens avec les caractéristiques des milieux urbains. Etude des liens entre diversité des pollinisateurs, et fonction de pollinisation.

Quelles caractéristiques des villes et de leurs espaces verts influent sur l'état de la fonction de pollinisation ? Quels sont les liens entre la diversité des visites de pollinisateurs et le succès reproducteur des plantes ? Quel(s) type(s) d'insecte(s) pollinisateur(s) semblent être les plus efficaces dans la fonction de pollinisation ?

Afin de répondre à ces questions, nous utiliserons tout d'abord la base de données présentées dans la partie précédente pour la question 1. Cette base regroupe des inventaires d'abeilles réalisés dans des milieux représentant une gamme d'urbanisation et permettra l'évaluation de l'effet d'un gradient d'urbanisation sur les communautés d'abeilles sauvages. Les sites d'échantillonnage sont présentés en Figure 5. Un sous-ensemble de cette même base sera ensuite utilisé pour la question 2. Seuls les points

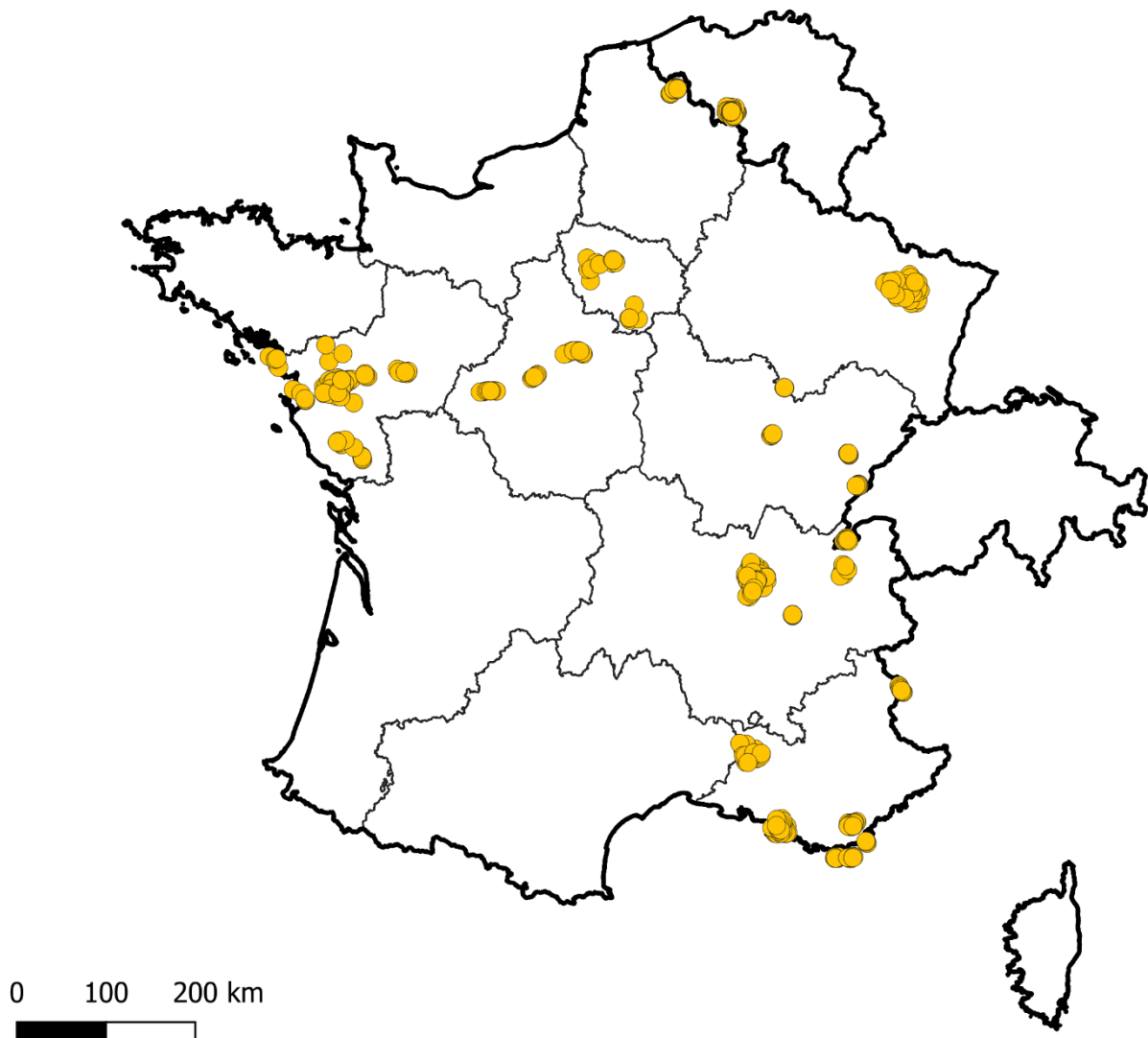


Figure 5. Carte de France, Belgique et Suisse, représentant les 532 sites (clusters des sites initiaux à 500 mètres) utilisé pour évaluer les changements taxonomiques et fonctionnels le long de d'un gradient d'urbanisation.

d'échantillonnages présents dans les milieux urbanisés seront sélectionnés, et cela nous permettra de relier communautés d'abeilles urbaines et caractéristiques des villes. Les villes sélectionnées sont présentées en Figure 6.

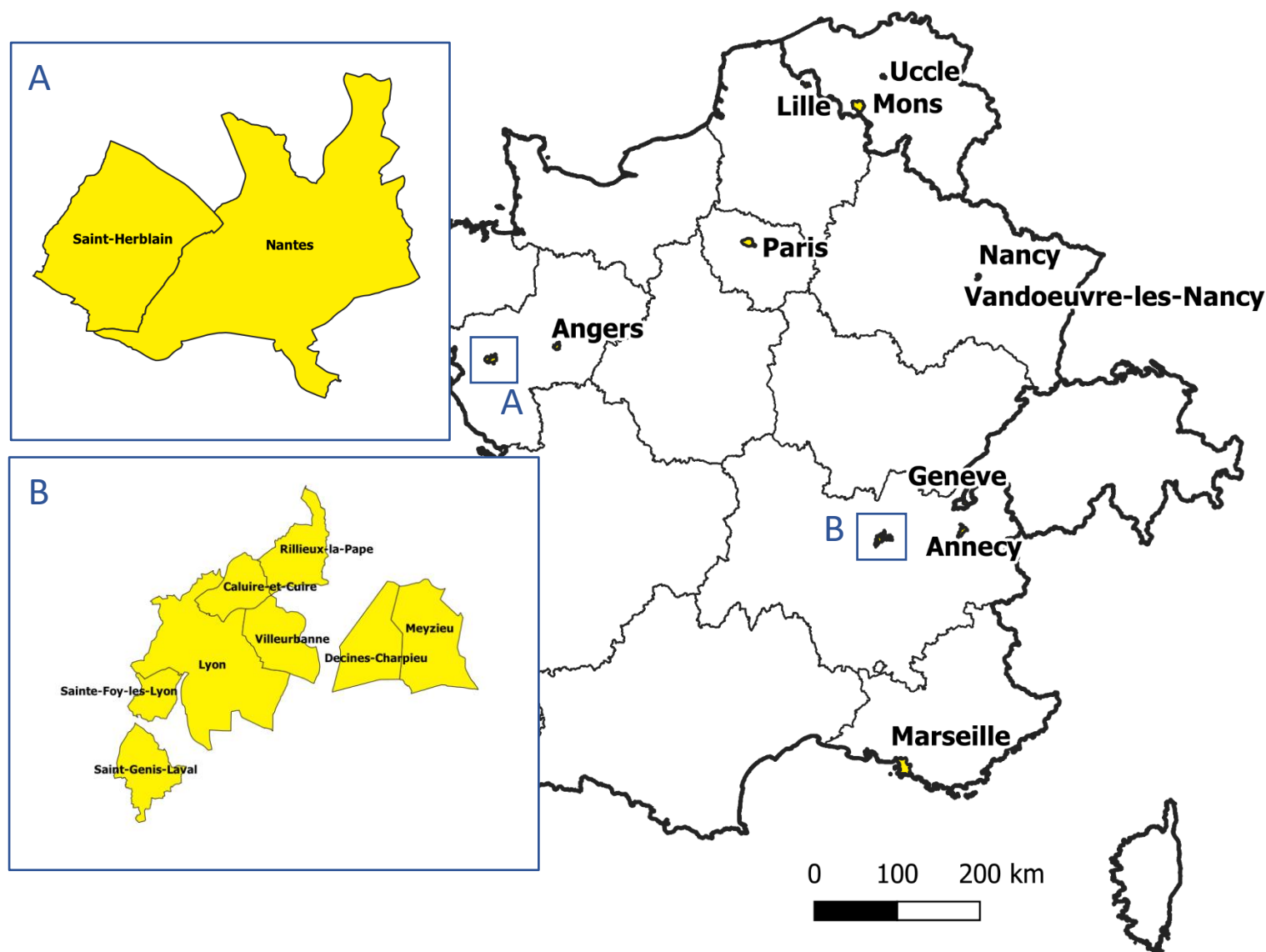


Figure 6. Carte de France, Belgique et Suisse, représentant les 20 villes sélectionnées pour les analyses de la diversité taxonomique des communautés d'abeilles sauvages urbaines.

Enfin, nous avons mis en place un protocole expérimental (voir Annexe 1) répliqué dans 16 villes de France, Belgique et Suisse, en 2021 et 2022 afin de quantifier la fonction de pollinisation en milieux urbanisés. Nous avons pour cela utilisé la plante pollinomètre *Sinapis alba*. Cette expérimentation à grande échelle nous permettra donc d'identifier les caractéristiques des espaces verts ayant un impact

sur la fonction de pollinisation en ville, mais également de mettre en évidence les relations entre diversité et taux de visites des insectes pollinisateurs et le succès reproducteur des plantes. Les villes participant au protocole Pollinomètres sont présentées Figure 7.

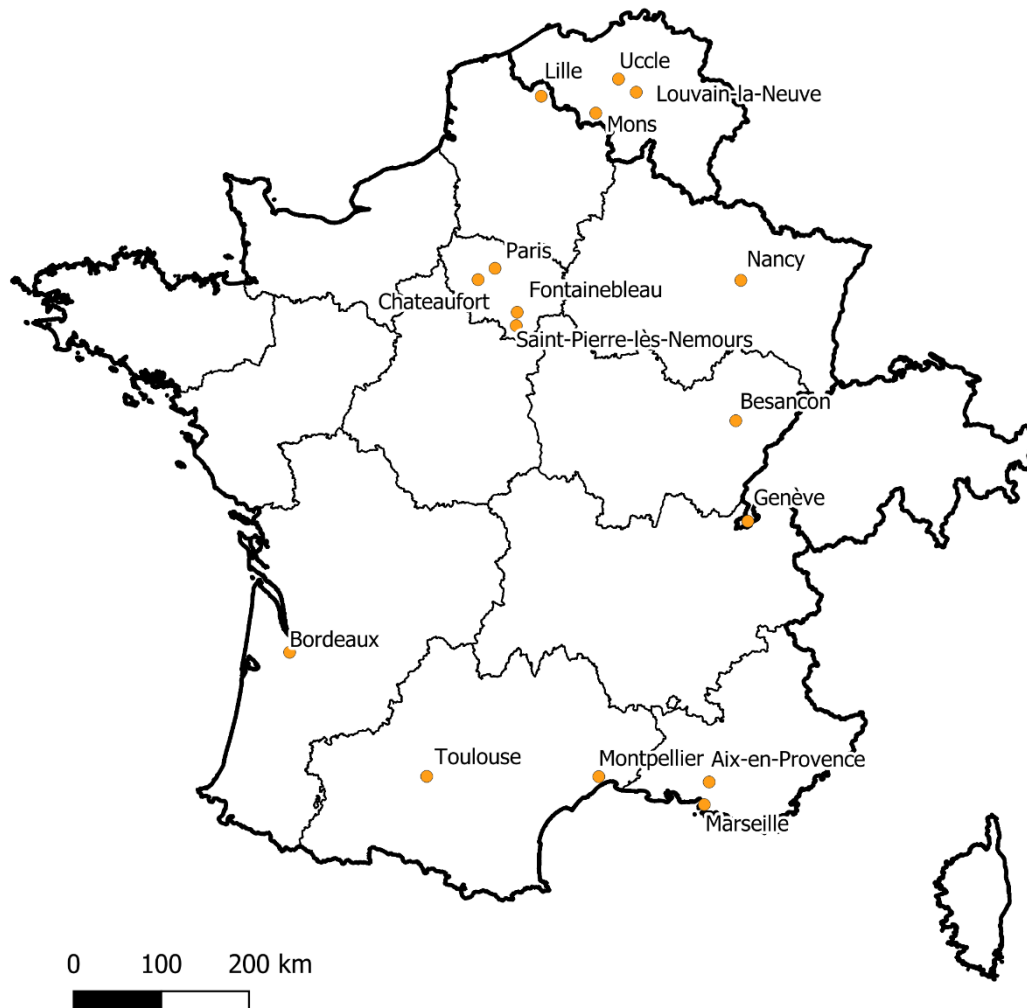


Figure 7. Carte de France, Belgique et Suisse, représentant les 16 villes qui ont participé au protocole Pollinomètres.

Les objectifs de cette thèse nécessitent d'associer des approches d'écologie des communautés et d'écologie du paysage. Les concepts et outils de ces deux disciplines de l'écologie seront ici utilisés pour conduire plusieurs méta-analyses sur des jeux de données collectées à grande échelle.

L'écologie des communautés a comme objectif d'analyser la structure et la composition d'ensemble d'espèces cohabitant au sein d'un même espace, en relation avec leur environnement. Plusieurs

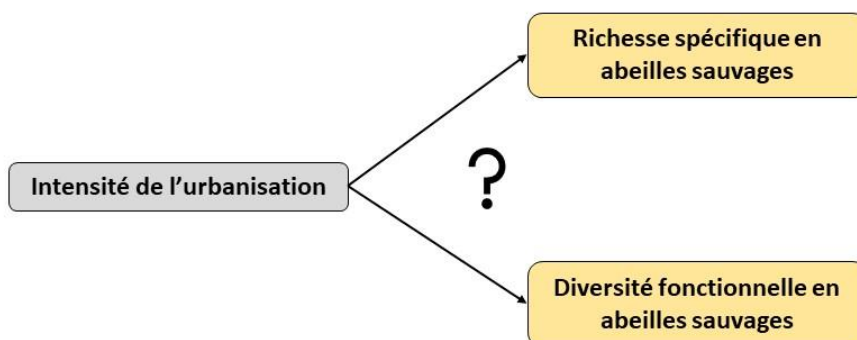
paramètres et outils sont disponibles à cette fin. Tout d'abord, il est possible de quantifier la composition des communautés grâce à des indicateurs. Ainsi, leur diversité taxonomique est scindée en trois grandes catégories : la diversité alpha, qui quantifie la diversité d'une communauté au niveau local ; la diversité beta, qui quantifie les variations de communautés entre différents sites localisés dans le même type d'environnement, et la diversité gamma, qui est le produit des précédentes et quantifie la diversité à grande échelle de la zone d'étude. Les communautés peuvent également être caractérisées d'un point de vue fonctionnel, via l'analyse de leurs traits fonctionnels. Ceux-ci sont des caractéristiques morphologiques, phénologiques ou physiologiques propres à chaque espèce. Ainsi, la diversité fonctionnelle d'une communauté est décrite via l'ensemble des traits des espèces la composant.

L'écologie du paysage s'attache à mettre en relation les communautés écologiques avec l'agencement des paysages. Elle est ainsi en relation directe avec l'écologie des communautés. Il existe de nombreux paramètres et outils permettant de décrire l'agencement du paysage. Par exemple, il est possible de qualifier et de quantifier les différents modes d'occupation des sols au sein d'un espace donné. Il est également possible de calculer différentes métriques afin de caractériser la structuration et la diversité du paysage d'une zone donnée, en mesurant par exemple la fragmentation des habitats, ainsi que leur connectivité. La fragmentation représente le morcellement d'un habitat en sous-entités de surface réduite par rapport à la superficie initiale de ce même habitat. La connectivité des parcelles représente dans sa forme la plus simple la distance entre habitats : plus les habitats sont éloignés les uns des autres, moins ils sont connectés. Il existe de nombreux moyens de mesurer la fragmentation et la connectivité des habitats (voir Wang et al. 2014).

Les approches méta-analytiques à grande échelle permettent de regrouper et de mettre en relation différents jeux de données, obtenus préliminairement à la méta-analyse, afin d'en extraire les tendances, à une échelle plus importante et avec une robustesse statistique accrue. Dans le contexte de l'anthropocène, les approches de méta-analyses sont précieuses afin de mieux comprendre comment les diverses composantes des changements globaux influent sur la structure des habitats et la composition des communautés biologiques qu'ils hébergent.

Chapitre 1

Etude des variations taxonomiques et fonctionnelles à grande échelle des communautés d'abeilles sauvages le long d'un gradient d'urbanisation



Objectifs et contexte

Dans le contexte actuel d'expansion des milieux urbains, et d'incertitude quant à leur impact sur les communautés de pollinisateurs, les études à grandes échelles le long de gradients d'urbanisation manquent. Ainsi, au cours de cette étude, nous avons analysé les changements taxonomiques et fonctionnels des communautés d'abeilles sauvages le long d'un gradient d'urbanisation. Les objectifs étaient de comprendre comment la richesse spécifique en abeilles sauvages varie le long de ce gradient, de comparer la (dis)similarité entre les communautés selon leur appartenance ou non à des milieux urbains, et enfin d'identifier de potentiels traits fonctionnels favorisés par les milieux urbains.

Matériel et Méthodes

Afin de réaliser cette analyse, nous nous sommes appuyés sur une base de données issue d'inventaires réalisés durant les 15 dernières années en France, Belgique et Suisse. Cette base de données est la même que celle présentée en introduction, mais ne contient pas les villes de Nancy et de Uccle, qui ont été ajoutées plus tard. La base de données de cet article contient donc environ 65000 individus d'abeilles sauvages, distribués sur 532 clusters de sites (à 500 mètres) différents et apparentant à 580 espèces différentes d'abeilles sauvages. Pour chaque cluster de sites, nous avons estimé son urbanisation à l'aide de deux variables complémentaires : le pourcentage de surfaces imperméables, et la densité de population humain dans un rayon de 500 mètres. Les traits fonctionnels considérés dans cette étude sont la nidification, la spécialisation dans l'alimentation, la taille du corps et la socialité.

Nous avons utilisé des modèles mixtes spatialisés afin d'analyser les relations entre gradient d'urbanisation et richesse spécifique en abeilles sauvages. Nous avons utilisé des modèles linéaires pour les analyses de dissimilarité et avons utilisés des modèles linéaires mixtes afin d'identifier de potentiels traits fonctionnels favorisés par les milieux urbanisés.

Résultats

Nous avons, sur nos 532 sites, une moyenne de 24.3 espèces d'abeilles sauvages (erreur standard ± 20), pour un total de 580 espèces.

Nous avons mis en évidence un effet négatif de la proportion de surface imperméable sur la richesse spécifique des abeilles sauvages. Nous n'avons pas trouvé d'effet significatif de l'urbanisation sur la similarité entre communautés d'abeilles sauvages : les sites les plus urbanisés ne possédaient pas de communautés d'abeilles sauvages plus similaires entre elles, comparées à celles des sites moins urbanisés. Enfin, nous avons mis en évidence des effets clairs de l'urbanisation sur les traits fonctionnels de nidification et de spécialisation dans l'alimentation : les milieux urbains semblent favoriser les espèces nichant au-dessus du sol et généralistes, contrairement à des espèces nichant en-

dessous du sol et spécialistes. Concernant la taille du corps et la socialité, les deux métriques d'urbanisation ne les impactent pas de manière identique.

Discussion et conclusion

Cette étude a permis, grâce à une analyse à grande échelle, de montrer que les milieux urbanisés, s'ils ne sont pas des déserts de biodiversité comme il est parfois suggéré, ne permettent pas l'établissement de toutes les espèces d'abeilles sauvages. La diversité en abeilles sauvages en ville, qu'elle soit taxonomique ou fonctionnelle, est réduite par rapport à des milieux non-urbains. Les milieux urbains, comme l'ont déjà montré des travaux plus anciens, fonctionnent comme un filtre sur les communautés d'abeilles sauvages s'y installant. Les villes favorisent aussi certains traits, par exemple les espèces nichant au-dessus du sol, notamment grâce à une grande quantité de bâti en ville. Ainsi, les villes peuvent tout de même être des milieux favorables à certaines espèces. Des analyses plus approfondies sur la diversité beta (le turnover spatial de la diversité) pourraient permettre de mieux caractériser les communautés urbaines, notamment en les comparant avec celles des milieux non-urbains.



OPEN

A large-scale dataset reveals taxonomic and functional specificities of wild bee communities in urban habitats of Western Europe

Arthur Fauvau^{1✉}, Mathilde Baude^{2,3}, Nicolas Bazin⁴, William Fiordaliso⁵, Alessandro Fisogni⁶, Laura Fortel⁷, Joseph Garrigue⁸, Benoît Geslin⁹, Jérémie Goulnik^{10,11}, Laurent Guilbaud⁷, Nina Hautekèete⁶, Charlene Heiniger¹², Michael Kuhlmann¹³, Olivier Lambert¹⁴, Dominique Langlois¹⁵, Violette Le Féon²⁶, Carlos Lopez Vaamonde^{16,17}, Grégory Maillet¹⁸, François Massol¹⁹, Nadia Michel¹⁰, Alice Michelot-Antalik¹⁰, Denis Michez⁵, Hugues Mouret²⁰, Yves Piquot⁶, Simon G. Potts²¹, Stuart Roberts²⁷, Lise Ropars^{22,23}, Lucie Schurr⁹, Colin Van Reeth²⁴, Irène Villalta¹⁷, Vincent Zaninotto¹, Isabelle Dajoz^{1,25} & Mickaël Henry⁷

Wild bees are declining, mainly due to the expansion of urban habitats that have led to land-use changes. Effects of urbanization on wild bee communities are still unclear, as shown by contrasting reports on their species and functional diversities in urban habitats. To address this current controversy, we built a large dataset, merging 16 surveys carried out in 3 countries of Western Europe during the past decades, and tested whether urbanization influences local wild bee taxonomic and functional community composition. These surveys encompassed a range of urbanization levels, that were quantified using two complementary metrics: the proportion of impervious surfaces and the human population density. Urban expansion, when measured as a proportion of impervious surfaces, but not as human population density, was significantly and negatively correlated with wild bee community species richness. Taxonomic dissimilarity of the bee community was independent of both urbanization metrics. However, occurrence rates of functional traits revealed significant differences between lightly and highly urbanized communities, for both urbanization metrics. With higher human population density, probabilities of occurrence of above-ground nesters, generalist and small species

¹Sorbonne Université, UPEC, Université Paris Cité, CNRS, IRD, INRAE, iEES-Paris, Paris, France. ²Université d'Orléans, Orléans, France. ³Sorbonne Université, UPEC, Université Paris Cité, CNRS, IRD, INRAE, Institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement (iEES-Paris), Paris, France. ⁴RNN des Gorges de l'Ardèche, Saint-Remèze, France. ⁵Université de Mons, Mons, Belgium. ⁶UMR 8198, Evo-Eco-Paleo, CNRS, Université de Lille, Lille, France. ⁷INRAE, Unité de Recherche Abeilles & Environnement, Avignon, France. ⁸RNN Massane, Argelès-sur-Mer, France. ⁹Aix Marseille Université, Université d'Avignon, CNRS, IRD, IMBE, Campus Étoile, Faculté des Sciences St-Jérôme, Marseille, France. ¹⁰LAE, Université de Lorraine, INRAE, Nancy, France. ¹¹Association Noé, Paris, France. ¹²HEPIA, University of Applied Sciences and Arts Western Switzerland, Geneva, Switzerland. ¹³Zoological Museum, University of Kiel, Kiel, Germany. ¹⁴Centre Vétérinaire de la Faune Sauvage et des Écosystèmes/Oniris, Nantes, France. ¹⁵Conservatoire d'espaces Naturels de Franche-Comté, Cléron, France. ¹⁶UR633, Zoologie Forestière, INRAE, Orléans, France. ¹⁷IRBI, UMR7261 CNRS, Université de Tours, Tours, France. ¹⁸RNN Tourbière du Grand Lempis, Châbons, France. ¹⁹U1019 - UMR 9017 - CIIL - Center for Infection and Immunity of Lille, Université de Lille, CNRS, Inserm, CHU Lille, Institut Pasteur de Lille, Lille, France. ²⁰ARTHROPOLOGIA, La-Tour-De-Salvagny, France. ²¹University of Reading, Berkshire, Great Britain. ²²Théma, UMR 6049 CNRS, Université Bourgogne-Franche-Comté, Besançon, France. ²³Biogéosciences, UMR 6282 CNRS, Université Bourgogne-Franche-Comté, Dijon, France. ²⁴Research Center for Alpine Ecosystems, Chamonix-Mont-Blanc, France. ²⁵Université Paris Cité, Paris, France. ²⁶Violette Le Féon is an Independent environmental scientist, France. ²⁷Stuart Roberts is an Independent environmental scientist and taxonomist, Great Britain. ✉email: arthur.fauvau@sorbonne-universite.fr

increased. With higher soil sealing, probabilities of occurrence of above-ground nesters, generalists and social bees increased as well. Overall, these results, based on a large European dataset, suggest that urbanization can have negative impacts on wild bee diversity. They further identify some traits favored in urban environments, showing that several wild bee species can thrive in cities.

Insects are declining worldwide^{1,2}, and the main drivers of this decline are habitat loss and changes in land-use^{3–6}. Pollinating insects are declining as well⁷, mostly due to agricultural intensification and urbanization^{8,9}. Given the expected expansion of cities in the near future¹⁰, it appears crucial to understand the effects of urbanization on pollinator communities.

Urban areas have long been seen as inhospitable habitats for pollinators, resulting in species-poor pollinator communities. One of the reasons is tied to the high proportion of impervious surfaces, that has often been linked to a decrease in abundance and diversity of wild bees, due to, among other reasons, floral resource depletion with increased soil sealing^{7,11,12}. Also, the urban heat island effect, in which cities exhibit warmer temperatures than surrounding environments, can have a negative effect on pollinators, as illustrated by a 41% decrease in the abundance of wild bees per 1 °C mean temperature increase in the city of Raleigh, USA¹². Likewise, pollinator abundance and diversity are negatively impacted by chemical pollution in cities^{13,14}. However, not all studies find negative relationships between pollinator communities and urbanization, as pointed out in a recent review, emphasizing the lack of a generalizable trend concerning this issue¹⁵. In this review, 24% of studies report negative effects of urbanization on pollinators, versus 37% with positive effects and 39% with no effect.

Indeed, several studies have shown that pollinator communities, and especially wild bees, are not scarce in cities. Several urban environments have actually reported hosting a substantial diversity and abundance of wild bees^{16–21}. For example, 146 wild bee species have been reported in the city of Paris, France²², and 291 in the urban and suburban areas of Lyon (France), representing around one third of the French bee fauna¹⁶. In the city of Poznan (Poland), more than 100 wild bee species have been reported, representing 25% of the Polish fauna²⁰. Some authors even consider cities as “hotspots” for pollinators²³, as urban-specific habitats, such as private gardens and allotments, support substantial pollinator diversity levels²⁴. Overall, this has led some authors to qualify cities as “refuges” for pollinators, especially when compared to surrounding agricultural landscapes, due to a lower pesticide usage and more conservation efforts in cities²⁵.

However, urban environments still act as an ecological filter on species assemblages²⁶, meaning that species occurring in urban areas are not random samples from non-urban communities, and as such can display functional traits that are better adapted to these urban environments. Indeed, an ecological filtering pattern has been described regarding some pollinator communities^{27–29}. More precisely, a recent review on wild bee traits related to urbanization suggests that cities are more likely to host below-ground, social and small wild bee species, as well as being more adapted to generalist and late-spring emerging species³⁰. However, the same review emphasizes, again, a lack of generalizable trends from the literature.

This lack of generalizable trends both in terms of taxonomic or functional diversity may be explained by the fact that most studies of urban pollinator communities are carried out either in a single large city^{12,17,19,31}, or along an urbanization gradient covering one or a few neighboring cities^{11,16,20,27,32}. Also, a single proxy of urbanization level is usually used, namely the proportion of impervious surfaces^{11,16,27}. Yet, landscapes with similar proportions of impervious surfaces may strongly differ in their ability to provide nesting and feeding resources for insect pollinators, as the proportion of impervious surfaces only provides a partial view of the complex urbanization process.

Here, we used two different metrics to describe urbanization: the proportion of impervious surfaces and the human population density. These two variables are complementary: the proportion of impervious surfaces only evaluates the level of soil sealing, while the human population density further reveals the density and complexity of human infrastructures. The latter variable might bring new insight into the assemblage rules of wild bee communities in cities and help explain the somehow contradictory results found in the literature. Indeed, areas with equally high covers of impervious surfaces might display disparate human population density values, potentially leading to different bee community diversities or functional profiles. For example, we expect that cities having a high human population density will display more buildings and man-made infrastructures, thus more concrete structures that may favor above-ground cavity-nesters.

This study is also bringing together more than 800 survey sites, where wild bee communities have been inventoried in the past fifteen years. These sites are located in various regions of France, Belgium and Switzerland, and in different habitats, ranging from highly urbanized habitats to protected natural areas. The dataset gathers a total of 580 wild bee species, with more than 65,000 individual records, and was analyzed with respect to the different sampling approaches carried out by the data providers.

Our objective is to clarify the effect of urbanization on wild bee communities, by using distinct, complementary metrics of urbanization, and by identifying possible ecological filter effects of urbanization on wild bee communities and functional trait diversities. As information is available for many wild bee species about their morphological and life cycle traits^{33,34}, we only focused on wild bee communities and their responses to urbanization. Also, we focused on functional traits liable to determine bee species sensitivity to habitat alterations, namely nesting behavior, sociality, body size, and diet specialization. These traits are broadly used in other studies³⁰ and are thus well-established ecological attributes readily comparable among studies and less prone to errors.

We will (i) assess the possible links between local wild bee species richness (i.e., a diversity) and urbanization metrics and (ii) evaluate the changes in wild bee taxonomic and functional composition with increasing urbanization, with the underlying idea that ecological filters might lead to a taxonomic homogenization of bee communities or favoring some functional traits over others in urban areas. Analyses of bee species turnover

Predictor	Coefficient $\pm$ SE	df	Chi2 test	<i>p</i> value
Human population density	−0.01 (0.04)	1	0.06	0.80
Proportion of impervious surfaces	−0.09 (0.05)	1	3.86	0.0493
Biogeographical zone		3	4.31	0.23

Table 1. Results from the species-urbanization spaMM model. *p* values in bold are significant ($\alpha = 5\%$). Coefficients for continuous variables are from the summary of the model and are given with their standard error. The *p* value and the chi square tests were evaluated using Likelihood Ratio Tests between the full model and the full model without the considered variable.

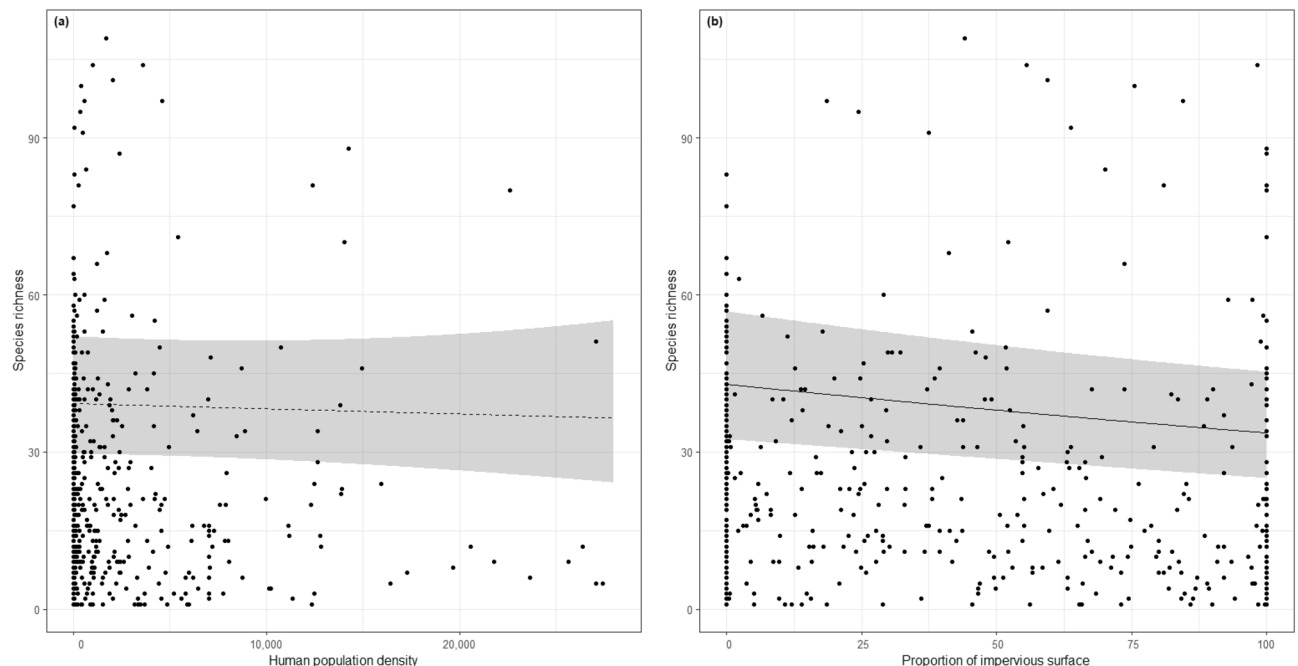


Figure 1. General patterns of wild bee species richness as a function of urbanization. (a) species richness as a function of human population density; (b) species richness as a function of the proportion of impervious surface. Lines represent model predictions (dashed if not significant, $\alpha = 5\%$), and the shaded areas stand for the 95% confidence interval of these predictions.

(i.e., β diversity) using urbanization metrics, combined with analyses of occurrence rates of wild bee functional traits, may reveal taxonomic homogenization.

Results

Description of the dataset. The dataset includes a total of 65,380 individual wild bees, belonging to 580 species (469 non-parasitic, and 111 parasitic), representing a fair part of French, Belgian and Swiss national wild bee diversity (949, 399 and 650 wild bee species, respectively³⁵). The most abundant species in the dataset are *Lasioglossum malachurum* (5203 individuals), *Bombus pascuorum* (3655 individuals), *B. gr. terrestris* (3261 individuals, including *B. terrestris* and *B. lucorum*), and *L. morio* (3179 individuals).

Human population density within a 500 m radius around each site varied from 0 in the most natural areas, to 27,076 inhabitants per km² in Lyon (France), closely followed by a site in Paris (France) with 26,408 inhabitants per km² (mean = 2200.8, sd = 4419.4).

The proportion of impervious surfaces within a 500 m radius varied from 0% in the most natural areas, to 100% in the most urbanized zones (mean = 38.9%, sd = 39.2). Other habitats found within a 500 m radius included semi-natural habitats (forests, grasslands, heathlands, mean = 22.3%, sd = 32.6), agricultural areas (mean = 28.1%, sd = 33.6) and water (mean = 6.1%, sd = 12.6).

The site with the largest sample was located in the city of Geneva (Switzerland) and comprised 2299 wild bee individuals, followed by three sites from the city of Lyon (France), with 1622, 1321 and 1303 wild bee individuals.

Variations of bee community species richness with urbanization (α diversity). There was no significant effect of the human population density on community species richness (chi2 = 0.06; *p* = 0.80, Table 1, Fig. 1a). The proportion of impervious surfaces showed a significant negative relationship with the species richness.

Predictor	Coefficient ($\pm$ SE)	t-value	p value
Model 1			
Human population density	−0.004 (0.003)	−1.38	0.18
Model 2			
Proportion of impervious surface	−0.0003 (0.0003)	−1.15	0.26

Table 2. Results (summary) of the two β -diversity models. Model 1 is the β diversity depending on the human population density, and Model 2 is the β -diversity depending on the proportion of impervious surface. Coefficients are given with their standard error.

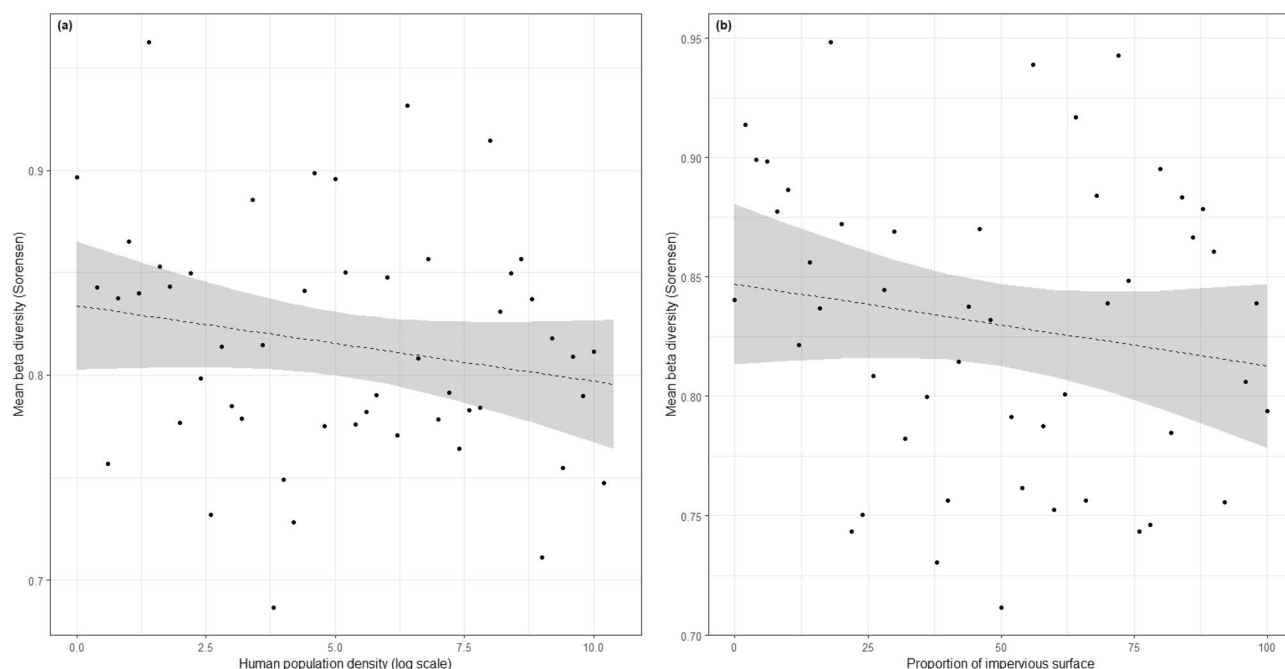


Figure 2. Graphs from the beta diversity model, representing (a) the mean pairwise beta diversity between sites having a log human population density (x-axis, log scale) of x and $x + 0.2$ and (b) the mean pairwise beta diversity between sites having a proportion of impervious surface (x-axis) of x and $x + 2$. The line represents model prediction (dashed if not significant, $\alpha = 5\%$) and the shaded areas around is the 95% confidence interval of these predictions.

ness of bee communities, though quite close to the significance level (coefficient = -0.09 ; $\chi^2 = 3.86$; $p = 0.0493$, Table 1, Fig. 1b).

Variations of bee community taxonomic dissimilarity with urbanization (β diversity). There was no significant effect of the two urbanization metrics on bee community taxonomic β diversity. For human population density we found that $t = -1.38$; $p = 0.18$, and for proportion of impervious surface in a 500 m radius, $t = -1.15$; $p = 0.26$ (Table 2, Fig. 2).

Variations of community functional traits with urbanization. Here we report on how the probability of occurrence for a wild bee species depends on its traits (nesting, diet, size and sociality) and the interaction with each of the two urbanization metrics.

We found several lines of evidence that bee communities in highly urbanized areas are not a random subset of the global species pool. Indeed, species occurrence data revealed significant interactions between both urbanization metrics and several of the functional traits considered, meaning that urbanization effects differed among functional trait modalities (Tables 3 and 4).

Human population density exerted a significant positive effect on the occurrence probability of above-ground nesting species compared to below-ground nesting species as shown by the significant “human population density $\times$ nesting trait” interaction ($z = 11.43$, $p < 0.0001$). Conversely, human density was significantly more detrimental to the occurrence of specialist bee species compared to generalist ones ($z = -4.42$; $p < 0.0001$), as well as for the occurrence of large bees compared to small ones ($z = -5.76$; $p < 0.0001$). Overall, small-bodied, as well as generalist species were more frequently found in densely populated habitats, compared to large-bodied

Predictor	Coefficient ($\pm$ SE)	z-value	p value (adj)
Human population density	− 0.04 (0.05)	− 0.83	0.41
Traits, no interaction			
Nesting: above versus below	0.02 (0.18)	0.107	0.91
Lectism: specialist versus generalist	− 0.54 (0.17)	− 3.16	0.002
Sociality: solitary versus social	− 0.96 (0.23)	− 4.09	<0.0001
Size: large versus small	− 0.17 (0.16)	− 1.04	0.30
Traits, interacting with human population density			
Nesting: above versus below	0.31 (0.03)	11.43	<0.0001
Lectism: specialist versus generalist	− 0.15 (0.03)	− 4.42	<0.0001
Sociality: solitary versus social	− 0.05 (0.03)	− 1.68	0.09
Size: large versus small	− 0.14 (0.02)	− 5.76	<0.0001
Predictor		Chisq	p value
Biogeographical zone		50.591	<0.0001

Table 3. Summary of the traits-density model. *p* values in bold are significant ($\alpha = 5\%$). The significance of the categorical variable “Biogeographical zone” was evaluated using a Likelihood Ratio Test. This model is a mixed-effect model, the random variables included are the sites ID, nested in the sampling categories, as well as the species names. Coefficients are given with their standard error. Traits in bold are the reference modalities. *p* value(adj) means that *p*-values were adjusted with the False Discovery Rate adjustment method.

Predictor	Coefficient ($\pm$ SE)	z-value	p value (adj)
Proportion of impervious surfaces	− 0.20 (0.05)	− 3.89	<0.0001
Traits, no interaction			
Nesting: above versus below	0.02 (0.18)	0.09	0.92
Lectism: specialist versus generalist	− 0.54 (0.17)	− 3.16	0.002
Sociality: solitary versus social	− 0.96 (0.23)	− 4.08	<0.0001
Size: large versus small	− 0.17 (0.16)	− 1.02	0.31
Traits, interacting with proportion of impervious surfaces			
Nesting: above versus below	0.31 (0.03)	11.4	<0.0001
Lectism: specialist versus generalist	− 0.09 (0.03)	− 3.03	0.002
Sociality: solitary versus social	− 0.08 (0.03)	− 2.68	0.007
Size: large versus small	− 0.02 (0.02)	− 0.69	0.49
Predictor		Chisq	p value
Biogeographical zone		56.877	<0.0001

Table 4. Summary of the traits-impervious surfaces model. *p* values in bold are significant ($\alpha = 5\%$). The significance of the categorical variable “Biogeographical zone” was evaluated using a Likelihood Ratio Test. This model is a mixed-effect model, the random variables included are the sites ID, nested in the sampling categories, as well as the species names. Coefficients are given with their standard error. Traits in bold are the reference modalities. *p* value(adj) means that *p*-values were adjusted with the False Discovery Rate adjustment method.

and specialist species (Fig. 3b,c). There was no significant difference between the occurrence patterns of social and solitary species ($z = -1.68$; $p = 0.09$) (Table 3, Fig. 3).

Similar trends were recorded concerning the responses of nesting and diet traits to the proportion of impervious surfaces (Tables 3 and 4). Again, a significantly steeper positive effect on the occurrence of above-ground nesting species compared to below-ground nesters was detected ($z = 11.4$; $p < 0.0001$), as well as a more negative effect of the proportion of impervious surfaces on the occurrence of specialists compared to generalists ($z = -3.03$; $p = 0.002$). No significant difference between the occurrence patterns of large or small bees was detected ($z = -0.69$; $p = 0.49$), but we found a significant positive effect of soil sealing on social species compared to solitary ones ($z = -2.68$, $p = 0.007$, Table 4, Fig. 4).

Lastly, we found no link between human population density and wild bee species probability of occurrence ($z = -0.83$; $p = 0.41$, Table 3), whereas the proportion of impervious surfaces significantly lowered wild bee species probability of occurrence ($z = -3.89$; $p < 0.0001$, Table 4).

The above-ground, generalist wild bee species represented 75 (16%) of the 469 non-parasitic species, the most represented species in urban environments being from the genera *Hylaeus*, *Osmia* and *Anthidium*, with a majority of *H. communis*, *H. hyalinatus*, *O. bicornis*, *O. cornuta*, *A. manicatum*, and *A. florentinum*. *Bombus* species were found at similar rates in urban and non-urban environments, the most present in urban areas being *B.*

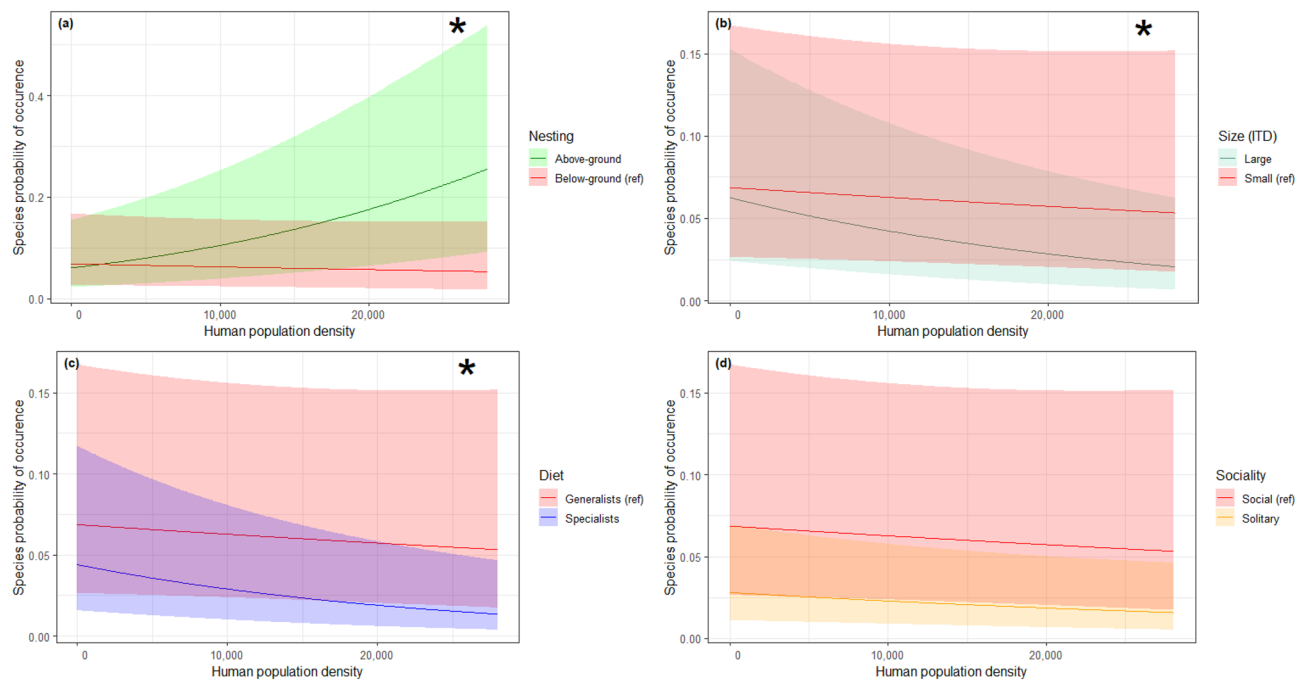


Figure 3. Bee species probability of occurrence as a function of human population density and functional trait modalities. Model predictions are plotted separately by trait modalities, so as to highlight the statistical interactions that may support an ecological filter hypothesis, i.e. different slopes between two modalities of a given trait. In each panel, the reference modality handled by the model (red curves, with a “ref” legend tag) was chosen on the basis of the most abundant species in the dataset, namely *Lasioglossum malachurum*, a small-sized species nesting below ground, with generalist diet and social habits. Shaded areas stand for the 95% confidence interval of these predictions. The plots labelled with an asterisk indicate a significant trait modality-human population density interaction.

pascuorum, *B. gr. terrestris* and *B. lapidarius* (below-ground nesters). The *Eucera* genus, a below-ground nester with the majority of species also being specialists, was mostly found in non-urban environments, with the exception of *Eucera nigrescens*, which was found in 22 urban sites.

Discussion

Here we assessed how species and functional diversity components of wild bee assemblages responded to increasing urbanization levels, using a large dataset encompassing recent surveys gathering 838 sampling sites located in natural, semi-natural and urban habitats of France, Belgium and Switzerland.

We found a weak, but significant negative effect of the proportion of impervious surfaces in a 500 m radius around each site on local species richness of bee communities. Thus, sites with high soil sealing tended to host less species than those with low soil sealing. However, this trend was not observed when using human population density as an urbanization metric: sites with denser human populations hosted on average the same number of species as less densely populated sites.

Concerning taxonomic homogenization of communities, we did not record any effects of urbanization, both in terms of impervious surfaces or human population density.

Analyses of occurrence rates of bee functional traits revealed significant differences between poorly and highly urbanized communities, for both urbanization metrics. With higher human population density, probabilities of occurrence of above-ground nesters, generalist and small species increased, and a higher probability of occurrence of above-ground nesters, generalists and social bees were recorded in areas with high soil sealing.

Therefore, we found overall consistent results linking urbanization and wild bees taxonomic as well as functional trait diversity, even though analyses stemmed from a combination of many independent studies covering a broad range of anthropized and natural areas from western Europe. This further highlights the greater generalizability of those ecological trends throughout European temperate biomes compared to other studies typically focusing on a single city and its immediate vicinity.

Two complementary metrics of urbanization intensity. To quantify urbanization, we used two variables: soil sealing^{12,16,19,36} in a 500 m radius, and the mean human population density, also in a 500 m radius, the latter variable being used only recently to assess pollinator responses to urban environments^{37,38}. These two variables return different but complementary information concerning urban environments. Indeed, if soil sealing gives an idea as to how human activities impact land use, human population density helps distinguish between very dense urban areas and very impervious areas with lower densities of buildings. High human population density areas are usually associated with high levels of soil sealing, but the contrary is not true. Similarly, areas

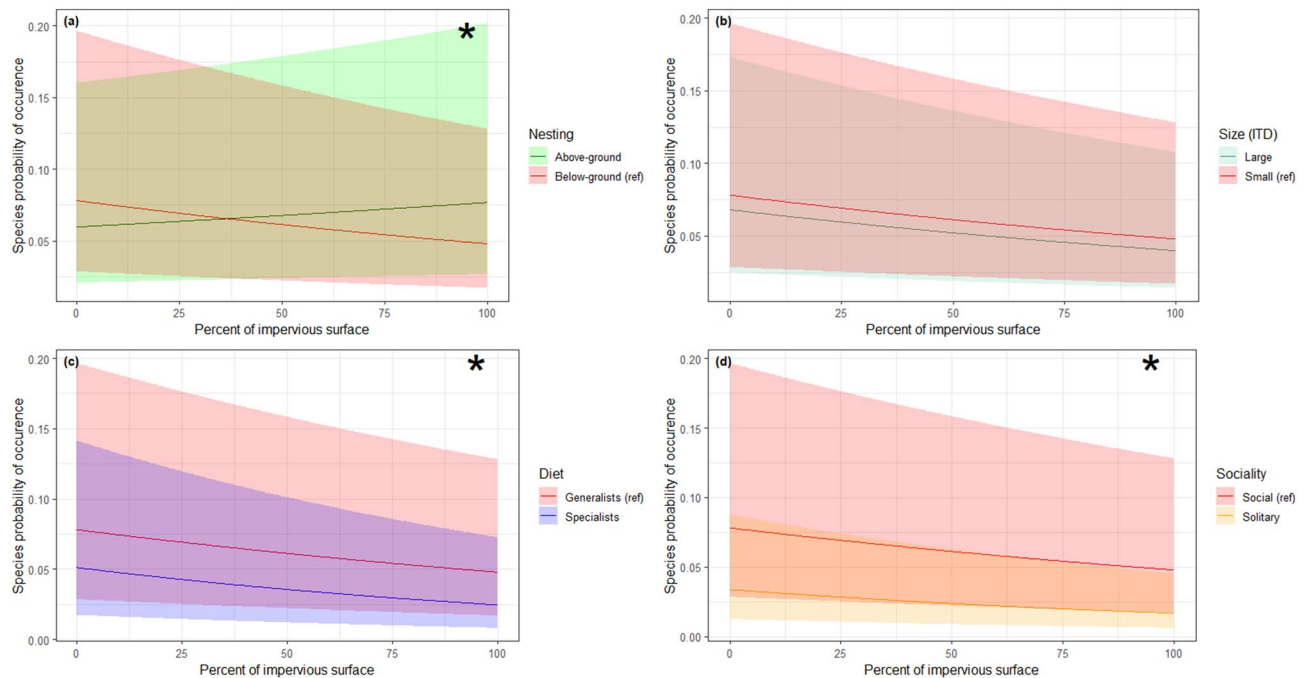


Figure 4. Bee species probability of occurrence as a function of the percent of impervious surface and functional trait modalities. Model predictions are plotted separately by trait modalities, so as to highlight the statistical interactions that may support an ecological filter hypothesis, i.e. different slopes between two modalities of a given trait. In each panel, the reference modality handled by the model (red curves, with a “ref” legend tag) was chosen on the basis of the most abundant species in the dataset, namely *Lasioglossum malachurum*, a small-sized species nesting below ground, with generalist diet and social habits. Shaded areas stand for the 95% confidence interval of these predictions. The plots labelled with an asterisk indicate a significant trait modality-percent of impervious surface interaction.

with low soil sealing are usually associated with low human population densities, but again, the opposite is not always true. Therefore, we found it informative to consider both variables when analyzing the response of wild bee assemblages to urbanization.

Note that some specific habitat types, for example business districts, are exceptions to the rule. These places are indeed very densely urbanized, but with very low population density. However, no inventories have been carried out in these places, and thus will not be a problem for our study.

Response of bee community species richness to urbanization. One of our goals was to position this study in the context of the contrasting findings on pollinator communities and urbanization. Whereas no consistent trend is reported in literature¹⁵, our large dataset reveals that high soil sealing is detrimental to wild bee species richness. This offers a unified view of a trend that has been unequally evidenced from studies focusing on a single or few cities only. High proportions of soil sealing reduce the availability of nesting sites for ground-nesting bee species. This may in turn lower the species diversity of local assemblages, by filtering out ground-nesting bees, leaving mainly cavity-nesting bees. Furthermore, high levels of soil sealing can lead to depletion of floral resources, of extreme importance for bees, especially in highly disturbed environments such as cities^{39,40}. Note that several previous studies report the opposite, with high local species richness of wild bees in urbanized habitats. However, these positive effects are often associated with intermediate levels of urbanization^{15,16}, where private gardens and other green spaces may supply abundant floral resources, in conjunction with intermediate levels of soil sealing^{16–20,24}.

On the contrary, there was no significant relationship between local species richness and human population density. Recently, two recent studies have used this metric to analyze how urbanization impacts local diversity of bee, hoverfly³⁷ or butterfly³⁸ assemblages, and both studies report negative impacts of human population density. However, high levels of human population density do not necessarily correlate with low availability of floral resources or nesting sites for pollinating insects. Several studies show that densely-populated urban environments may be adequate habitats for pollinating insects, due to alternative management practices of urban green space⁴¹ and the year-round availability of ornamental flowers^{42,43}. Here, the absence of a clear effect of human population density on local bee species richness masks a change in the species composition of the communities, as shown by the increasing proportion of cavity nesters, compared with ground nesters. Indeed, despite the lower availability of nesting resources for ground-nesters, cavity-nesters take over in high-density areas, where more concrete structures and buildings are present¹⁵, thus they may compensate for the loss of ground-nesting bee species.

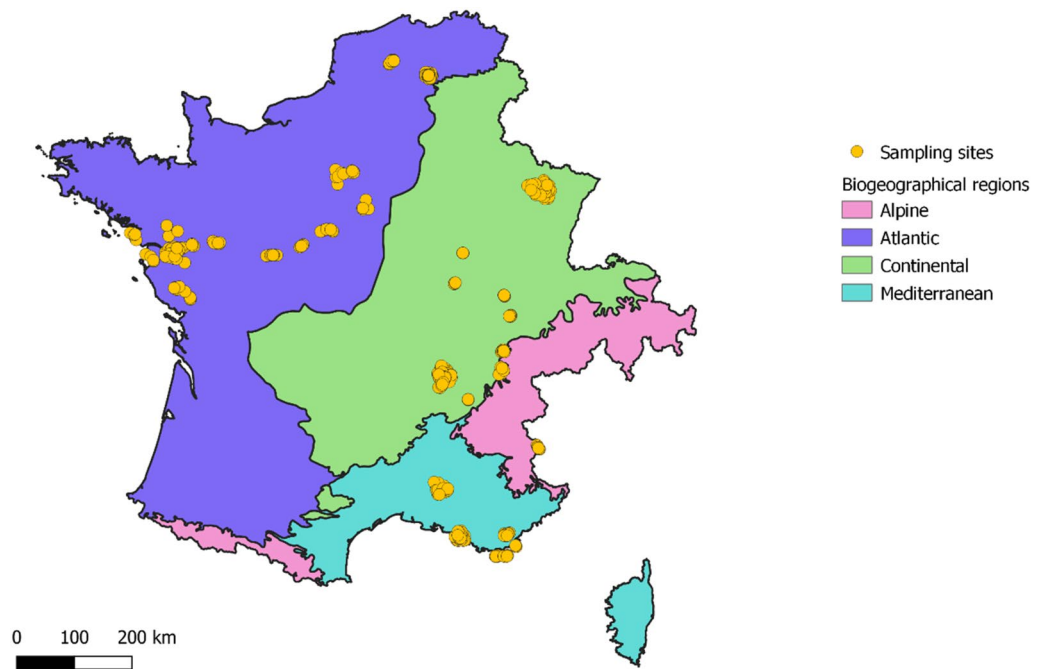


Figure 5. Grouped sampling sites ($n=532$) in France, Belgium and Switzerland, with the biogeographical regions. In total, 238 sites belong to the Continental region, 178 to the Atlantic, 106 to the Mediterranean and 10 to the Alpine. This figure was generated using QGIS software, v3.10.13 (<https://www.qgis.org/>).

Wild bee community homogenization and urbanization. We did not observe any relationship between mean pairwise β -diversity and the two metrics of urbanization. This result contrasts with those of Banaszak-Cibicka and Żmihorski (2020)⁴⁴ who found more homogeneous wild bee communities in urban environments compared to non-urban ones. Similar results have been reported for bees, with homogenization of urban pollinator communities compared to rural ones^{28,45}. Biotic homogenization in urban environments has also been reported for other taxa, for example birds⁴⁶.

In our study, when considering urbanization levels, either in terms of soil sealing or human population density, urban wild bee communities are not more or less taxonomically homogeneous than non-urban ones. It is important to note that this result does not imply that urban and non-urban wild bee communities are similar, but that the homogenization of wild bee communities is constant throughout the urbanization gradient. In other words, urban communities are as dissimilar as non-urban ones. Here, the β diversity values are quite high (ranging from 0.68 to 0.96), emphasizing that even urban areas have quite dissimilar communities when compared to each other. This high level of dissimilarity among wild bee communities in urban environments can be explained by the large range of biogeographical regions encompassed in our dataset (Fig. 5), as each of these regions harbors a specific wild bee fauna³⁴.

Local factors in cities might also explain these high levels of dissimilarity. We know for example that green space connectivity has effects on species richness, with more wild bee species and abundance in cities with more connected green spaces⁴⁷. Another local explanation might come from contrasting green space management practices among cities. Not all cities have the same policies, and urban green space management is crucial to the establishment and sustainability of diverse pollinator communities^{14,15,48}. Thus, we expect more dissimilar wild bee communities among cities with differing green space layout and management.

Functional responses of bee communities to urbanization. Several studies have already shown trends on how urban areas filter wild bee communities based on their functional traits (see³⁰ and⁴⁹ for reviews). However, as for taxonomic diversity, it is often difficult to identify clear variation patterns⁵⁰. Using our large dataset, we could identify typical wild bee functional traits that are favored in urban environments, thus informing on the average functional profiles of wild bee species that may thrive in cities. We found urban wild bees in general to be typically above-ground nesters and generalists, while different trends were established for their body size and sociality, depending on the considered urbanization metric (Fig. 6).

Nesting habits. Above-ground nesting species were more frequent with increasing urbanization than below-ground nesting ones, and this result was recorded with both urbanization metrics.

This result is consistent with what was previously reported in the literature^{16,49,51,52}. Indeed, cities, with high proportions of impervious surfaces and buildings, offer fewer nesting habitats to ground-nesting species¹⁵, nesting sites becoming a limiting factor³⁹. On the other hand, above-ground nesters can do well in cities with the presence of man-made structures, depending on their ability to use them and on their availability⁵³.

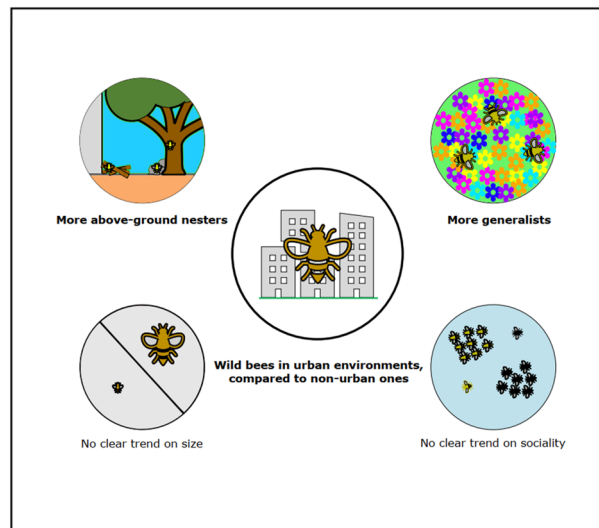


Figure 6. Summary picture of an urban bee community, compared to a non-urban one. This figure was generated using Inkscape v1.2 (<https://inkscape.org/>).

The presence of green areas in cities can help ground-nesting bee species by offering more nesting opportunities and resources¹⁷. Several studies highlight the importance of parks and gardens in supporting bee biodiversity in cities^{12,18,31,54}, which otherwise are constraining environments due to soil sealing.

Diet. Generalist species were more frequent in more urbanized sites than specialist ones, and this was recorded for both urbanization metrics.

This is in accordance with what was previously found in the literature^{32,50–52,54,55}, as specialist bee species depend on the presence of their host plants to complete their life-cycle, which are often scarce due to the rarefaction of native flowering resources. As one can find many exotic flowers in cities, especially in residential gardens and urban parks⁵⁶, we expect to detect less oligolectic bee species in densely urbanized habitats⁵⁷.

Notwithstanding, Banaszak-Cibicka et al. (2018)²⁰ found more oligolectic species in urban parks of Poznań (Poland) compared to a national park. Thus, urban areas are not always depleted of specialist species, and well-managed parks with preserved native floral resources can obviously support specialist wild bee species in cities⁵⁸.

Additionally, it is important to emphasize that the presence of an exotic plant species may concomitantly support an associated specialist bee species. In Poland, for instance, the spread of *Bryonia dioica* in urban environments also brought the *Andrena flosa* wild bee species, specialized on this plant⁵⁹.

Body size. We recorded contrasting effects of the two urbanization metrics on wild bee body size: small species were more frequent in relation to higher human population density compared to large species, but we found no difference with the proportion of impervious surfaces. Contrasting impacts of urbanization on bee body size are also reported in the literature, with some studies finding little to no effect^{32,50}, and some finding that urbanization often favors smaller bee species^{12,30,60}. Bee body size is of particular importance because it is related to the foraging range of individuals^{61,62}. In fragmented habitats, such as dense urban environments, distances between suitable nesting and feeding habitats may select for smaller species that can remain on small green spaces and rarely need to commute across several green spaces. Furthermore, small bees may be favored given that they need fewer floral resources than large bees, even though large bees can fly further⁶².

This might also explain the difference in the response of bee body size to the two urbanization metric results. In densely populated cities, it is harder to fly between suitable habitats, even for larger bees, as higher buildings and structures may act as barriers to their movement. Indeed, it has been recently shown that the 3D structure of cities impacts wild bee community composition⁶³. Thus, being able to fly further might no longer be an advantage, and larger bees, requiring more floral resources than smaller ones, might be selected against. On the contrary, very impervious areas do not always host high building density (for example, as in the case of parking lots), thus making it easier for large wild bees to fly between bare soil areas.

Densely populated areas might also exhibit warmer temperatures due to the urban heat island effect, and this could, in turn, result in the selection of smaller individuals, as we know that in cities, higher temperature results in smaller body sizes⁶⁴.

Sociality. We also recorded contrasting effects of the two urbanization metrics on sociality: social species were more frequent in relation to higher proportion of impervious surface compared to solitary ones, but no effect was recorded with human population density. This is in agreement with a recent literature review that reports on no consensus concerning the response of this trait to urbanization³⁰.

However, some urban habitats are shown to host more social species than rural habitats^{20,32}, which may be linked to better reproductive success in cities compared to rural habitats such as agricultural environments⁶⁵, an explanation that is consistent with our results on the soil sealing—sociality relationship.

Conclusion, limits & future directions. Overall, our findings suggest that urban environment filters wild bee communities based on their functional traits. Our results also underscore different impacts of urbanization metrics on local species diversity, with a significant negative impact of soil sealing. On the contrary, both soil sealing and human population densities create strong functional filtering of trait assemblages.

These results are particularly relevant since they arise from a range of independent studies, thus providing a general view on the wild bee communities in urban environments from western Europe. Since this study covers different biogeographical zones, it further underlines its applicability to other temperate countries. We therefore expect similar patterns to shape wild bee communities in urbanized areas from other temperate regions, but further confirmatory studies would be welcome.

Our study also delivers a clear message concerning wild bee communities in urban environments. Urban environments cannot compare with non-urban ones in terms of species richness and trait diversities of bee communities. However, simple management practices of urban green spaces, such as differentiated management, or simply low management⁶⁶, may help in maintaining this diversity. Indeed, not all green spaces are equally valuable in supporting wild bees, and pollinator assemblages in general⁴⁹. For example, it has been shown that pollinator richness was positively influenced by green space size, but also by management measures such as mowing⁶⁷. Increasing the quantity of floral resources and their spatio-temporal availability and diversity^{40,68} could also help conserving pollinator communities and pollination function in cities⁶⁹, as long as these resources are native or attractive to pollinators.

We can then hypothesize that changes in managing practices could help increase functional diversity of bees in cities, with specialist and ground-nesting species being found more frequently in these low-managed urban areas.

Finally, if managing urban green space is of great importance to protect biodiversity in cities, it is crucial to involve all stakeholders, especially residents⁷⁰ to achieve efficient and socially-accepted measures.

In the future, it will be important to consider intra-city landscape variation, and see how urban characteristics might influence taxonomic and trait diversity. This will surely allow us to better understand the dynamics shaping wild bee communities in urban environments.

Material and methods

Wild bee surveys and species identification. The dataset we use gathers 16 bee survey datasets obtained from a range of collaborators in France, Switzerland and Belgium. We contacted the community of bee scientists that collaborates with the *Observatoire des Abeilles*⁷¹, i.e., the recognized network of taxonomists from France and neighboring countries in charge of validating species identifications for the French *National Inventory of Natural Heritage*⁷². We asked bee scientists whether they would be willing to share survey datasets that met the following criteria: (i) survey datasets are recent (from 2006 onwards, with very few (10 out of 65,380 individuals) collected between 2002 and 2005), either already published and citable under the form of study reports or peer-reviewed articles, or provided as personal communications, (ii) they represent a general sampling of the bee fauna (no survey targeted a specific bee guild, such as bumblebees only, for example), (iii) each individual is identified to the species level with expert taxonomist validation, (iv) information on sampling methodology is available, and (v) surveys consist of a collection of standardized sampling sites whose coordinates are available. From all the collaborators, we gathered 16 bee survey datasets, including 838 sampling sites ranging from natural to urban areas. For each sampling site, all the individuals were identified to species level by a network of taxonomist experts and specimens were subsequently deposited in actively managed entomological collections.

Since the occurrence of the domesticated honey bee *Apis mellifera* is mostly constrained by local beekeeping practices rather than environmental variables alone, we excluded this species from the analyses.

Species functional traits. All of the functional traits were obtained from expert knowledge (pers. comm. Roberts and Potts, 2021). We selected the following traits for our study: (i) Nesting (above vs. below ground), (ii) Sociality (social for eusocial and primitively eusocial vs. solitary), (iii) Diet (specialist for monolectic and oligolectic vs. generalist for polylectic species), and (iv) Size (small if ITD < 2 mm vs. large if ITD > 2 mm). The Inter-Tegular Distance (ITD) is a widely used proxy to measure bee body size, and also a good estimator of bee foraging range⁶². For each of the above traits, we added a third category “no information” whenever a species trait was unknown. This third category allowed us to include all species, even those with missing information, in our multi-trait models. The trait with the largest number of missing values was the ITD (86/469; 18%), followed by diet (36/469; 7%), nesting (31/469; 6.6%) and finally sociality (29/469; 6%).

We chose those traits as they are liable to determine species sensitivity to habitat alterations and they appear to be the most-studied in functional bee ecology³⁰.

Grouping sampling sites. We first grouped neighboring datapoints ($n = 838$ sampling sites) located less than 500 m apart from each other in order to reduce possible spatial dependencies, since 500 m encompasses the majority of wild bee flight distances⁷³. To do so, we used the R function *hclust*, method *complete*. We computed the barycenter coordinates of grouped sites to be used as a new average site. The information on sampling methods and efforts was collated accordingly, and the new site was assigned the resulting species richness from all subsites combined. This reduced the dataset down to 532 virtually independent sampling sites (Fig. 5). All sites were successfully sampled, i.e. there was no null community sample.

Urbanization metrics and biogeographical zones. We chose, again, a radius of 500 m to estimate urbanization metrics, for the aforementioned reasons⁷³. We used two different metrics to describe urbanization around the 532 independent sampling sites.

First, we computed the *proportion of impervious surfaces*, a widely used variable to estimate urbanization^{11,12,16,36}. We worked with the Corine Land Cover data repository (2012), which encompasses all of Europe and is thus consistent throughout the different sites. As “impervious surfaces”, we considered the following Corine Land Cover categories: continuous and discontinuous urban fabric, industrial or commercial units and public facilities, road and rail networks and associated lands, airports, mineral extraction sites, dump sites, construction sites, and sports and leisure facilities.

Secondly, we computed the *human population density* as an alternative urbanization metric. To calculate this variable around the sampling sites, we used the geographic information from the human population density raster (100 m resolution) computed by Gallego, 2010⁷⁴. The human population density geographic layer covers Europe as a whole, and is therefore equally available for sites in France and Belgium. Concerning the eight sites in Switzerland, we used the corresponding raster data from GEOSTAT, 2018⁷⁵ to get the human population density in Geneva.

Moreover, we assigned each site to a biogeographical region because bee diversity is obviously influenced by biogeography³⁴. Our study zone encompasses four biogeographical regions: Continental, Mediterranean, Atlantic and Alpine (Fig. 5).

Statistical analyses. *Controlling for sampling heterogeneity.* One critical challenge for synthesis research, such as in the present study, is to control for heterogeneity of sampling efforts and methods across individual surveys. Some sampling sites may also combine two or more sampling methods.

As achieving consistent sampling efforts throughout sampling sites is not feasible, we favored a fuzzy-coding approach whereby sites were classified into broader categories of sampling schemes and accounting jointly for sampling methodology, effort and temporal span. To do so, we used a set of three methodological variables: the number of days of active sampling per site (capture by either net, box or a few direct observations), total duration of passive sampling per site (passive sampling including pan traps and malaise traps) and if the site had been sampled with kick nets (0/1, binary variable).

We then summarized this sampling information by clustering the sampling sites according to the three aforementioned methodological variables, in order to assign sites into broad sampling scheme categories. To achieve the most parsimonious clustering, we compared results of two widely used clustering methods: k-means clustering and hierarchical clustering, using the R function *NbClust* (*NbClust* package, v3.0⁷⁶). We found three optimal clusters for k-means and four for hierarchical clustering. The k-means method clustered the sites primarily on the basis of passive sampling effort, while differences in active sampling effort were most evident in hierarchical clustering. This resulted in somewhat different clusters for the two methods, with clusters differing in their sampling methods and sampling effort. Thus, we combined both clustering methods, and achieved a final number of five sampling categories, each site being assigned to one sampling category (Fig. A1). The sampling categories were taken to be broad sampling scheme categories, allowing for statistical control of sampling heterogeneity among survey datasets in subsequent analyses.

Dealing with imperfect species detection. Sampling species-rich communities like bees is arguably subject to imperfect species detection, i.e. false absence data leading to imperfect species sampling coverage. This may somehow affect the accuracy of species occurrence models and their ability to detect spatial patterns of diversity and functional trait occurrence. We followed three general precautions to limit this problem in diversity and functional trait analyses. First, we exclusively used species presence/absence data instead of abundance, to reduce biases arising from sampling effort variations. Second, whenever relevant, we accounted for the different sampling scheme categories as a random variable in statistical models. Indeed, sampling sites from different sampling categories may on average achieve different sampling coverage, which should be controlled for. Third, to ensure that actual species coverage levels provided an overall satisfactory overview of the diversity of bee communities, we computed species richness accumulation curves for each of the 532 sampling sites (R package *iNEXT*, v2.0.20⁷⁷). We found that samples covered an average of 62% of expected local species richness values, which we found reasonably high to perform meaningful analyses of diversity and functional trait spatial patterns.

Variations in community species richness with urbanization (α diversity). Species richness in a site is defined as the number of species inventoried in that site. To analyze this variable in relation to urbanization, we used a mixed effects model with spatial random effect, from the *spaMM* package, v3.12.0⁷⁸ because we detected strong spatial autocorrelation in the residuals of the non-spatial models (*moran.test*, from *spdep* package, v1.1.11⁷⁹). As we have overdispersed count data, with an absence of zero, we used a truncated negative binomial distribution for this model.

We considered both the human population density and proportion of impervious surfaces in the same model for community species richness analysis, plus the biogeographical region, and the sampling-scheme category as a random variable. We first checked that the urban population density and the proportion of impervious surfaces were not correlated using the Variance Inflation Factor (R function *vif* from the package *car*, v3.0.11⁸⁰; VIF = 1.57, $r = 0.62$). The VIF quantifies the variance increase caused by correlation between variables. Typically, a value below 5 between variables is not considered to be a problem. Furthermore, as shown in Fig. A1, habitats with the highest proportions of impervious surfaces encompass a wide range of human population densities: from 110 to more than 25 000 inhabitants per km².

Variation of community taxonomic diversity with urbanization (β -diversity). β -diversity measures (dis)-similarity between communities. The objective of this analysis is to compare mean pairwise β -diversity among sites along an urbanization gradient, to test whether heavily-urbanized sites have more homogenous communities than less-urbanized ones. To do so, we used the Sorensen dissimilarity index (R function *betadiver*, index “w”, package *vegan*, v2.5.7⁸¹) for presence/absence data, and computed two different models depending on the urbanization metric: (i) linking β -diversity to the human population density and (ii) linking β -diversity to the proportion of impervious surfaces.

Concerning the human population density, we applied a $\log(x + 1)$ transformation so as to reduce orders of magnitude and to achieve a more tractable scaling of the values. The resulting human population density scale ranged from 0 to 10.3 units. We then categorized our sites based on their human population density by splitting this variable into intervals of size 0.2, which was the finest resolution our dataset could afford given site numbers (for a total of 53 intervals, with an average of 10.03 ± 5.55 sites per level, a minimum of 0 and a maximum of 27). This splitting allowed us to evaluate the relationship between wild bee communities' homogeneity and urbanization. The mean within-interval β -diversity values were computed within urbanization levels, with the underlying hypothesis that taxonomic homogenization would result in ever-decreasing β -diversity as urbanization levels increased. This homogenization hypothesis was tested using a linear model (lm) and assuming a Gaussian error distribution for this model given that β -diversity residuals were normally distributed (Shapiro test, $p = 0.78$). We ensured beforehand that no confounding effect would arise from the number of sites per urbanization level, from the mean Euclidean geographical distance among those sites, by checking for possible collinearity with urbanization levels. To do so, we performed correlation tests (*cor.test*), and none of them were found significant (see Supplementary A4). Levels comprising less than two sites could not be considered in this β -diversity analysis.

The same analytical scheme was used to investigate possible links with β -diversity and the second urbanization metric, namely the proportion of impervious surfaces, which varies from 0 to 100%. We again split this variable into intervals of size 2% (for a total of 51 intervals, with an average of 10.4 ± 27.5 sites per level, minimum of 1 and maximum of 188). For this second model, we also assumed a Gaussian error distribution (Shapiro test, $p = 0.93$). Again, correlation tests were performed between the proportion of impervious surface intervals and the mean pairwise Euclidean geographical distance and the number of sites considered in the analysis. This time, the correlation was significant between the proportion of impervious surfaces and the mean pairwise Euclidean distance ($p = 0.0016$, Supplementary A4). However, since the coefficient of correlation remained weak ($r = -0.43$), we assumed no relation between these two variables.

Variation of functional trait occurrences with urbanization. In addition to the taxonomic homogenization hypothesis, we investigated the ecological filtering hypothesis, whereby some bee functional traits may be favored by urbanization. We expected that functional traits of bee species reported from highly urbanized sampling sites would not be a random subset of the global species pool covered by our study. Following Fortel et al. (2014)¹⁶, each species of the global species pool was assigned a presence-absence binary occurrence record for each sampling site. The resulting species occurrence probability values were modeled as a function of interacting terms of their functional traits with urbanization metrics, using a binomial generalized linear mixed model (glmm) framework. We built two different models, whose explanatory variables included functional traits (nesting, size, sociality and diet), urbanization metrics differing between the two models (either human population density or proportion of impervious surfaces), their two-way interactions, as well as biogeographical categories to account for possible variability arising from regional effects. A significant interaction between an urbanization metric and a given functional trait would reveal that the occurrence of species along the urbanization gradient is not randomly drawn from the global species pool, but is rather partly driven by their functional characteristics.

Additional factors were implemented as random grouping variables to account for random statistical noise or non-independence of occurrence records. First, sampling sites, nested within their corresponding methodological sampling category, were used to specify an appropriate grouping structure of occurrence data. Second, as species may be viewed as separate strata in the occurrence analysis, their identity was also specified as an additional random grouping variable.

In these trait analyses, we did not consider parasitic species, since their presence depends on their host and not solely on environmental variables, which would require further analyses. Furthermore, the specimens of this peculiar functional group have not been systematically assigned a species in the original datasets, precluding any analysis of their occurrence patterns.

In this section, the binomial glmm analysis was performed using the *glmmTMB* function from the *glmmTMB* package, v1.1.2⁸², and p values were adjusted using the *False Discovery Rate*⁸³ methods.

All general linear model residuals were evaluated using the *DHARMa* package, v0.4.3⁸⁴.

All statistical and GIS analyses were carried out in R v4.1.1⁸⁵.

Data availability

All data and R codes are available upon request to the corresponding author.

Received: 8 July 2022; Accepted: 28 September 2022

Published online: 07 November 2022

References

1. Sattler, T., Duelli, P., Obrist, M. K., Arlettaz, R. & Moretti, M. Response of arthropod species richness and functional groups to urban habitat structure and management. *Landsc. Ecol.* **25**, 941–954 (2010).
2. Zattara, E. E. & Aizen, M. A. Worldwide occurrence records suggest a global decline in bee species richness. *One Earth* **4**, 114–123 (2021).

3. Sala, O. E. *et al.* Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**, 1770–1774 (2000).
4. Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D. P., LeBuhn, G. & Aizen, M. A. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology* **90**, 2068–2076 (2009).
5. Seto, K. C., Guneralp, B. & Hutyra, L. R. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **109**, 16083–16088 (2012).
6. LeBuhn, G. & Vargas Luna, J. Pollinator decline: What do we know about the drivers of solitary bee declines?. *Curr. Opin. Insect Sci.* **46**, 106–111 (2021).
7. Potts, S. G. *et al.* Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* **25**, 345–353 (2010).
8. Sánchez-Bayo, F. & Wyckhuys, K. A. G. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biol. Conserv.* **232**, 8–27 (2019).
9. Uhler, J. *et al.* Relationship of insect biomass and richness with land use along a climate gradient. *Nat. Commun.* **12**, 5946 (2021).
10. United Nations, Department of Economic and Social Affairs, & Population Division. *World urbanization prospects: 2018 : highlights*. (2019).
11. Geslin, B. *et al.* The proportion of impervious surfaces at the landscape scale structures wild bee assemblages in a densely populated region. *Ecol. Evol.* **6**, 6599–6615 (2016).
12. Hamblin, A. L., Youngsteadt, E. & Frank, S. D. Wild bee abundance declines with urban warming, regardless of floral density. *Urban Ecosyst.* **21**, 419–428 (2018).
13. Harrison, T. & Winfree, R. Urban drivers of plant-pollinator interactions. *Funct. Ecol.* **29**, 879–888 (2015).
14. Baldock, K. C. Opportunities and threats for pollinator conservation in global towns and cities. *Curr. Opin. Insect Sci.* **38**, 63–71 (2020).
15. Wenzel, A., Grass, I., Belavadi, V. V. & Tscharntke, T. How urbanization is driving pollinator diversity and pollination – A systematic review. *Biol. Conserv.* **241**, 108321 (2020).
16. Fortel, L. *et al.* Decreasing abundance, increasing diversity and changing structure of the wild bee community (Hymenoptera: Anthophila) along an urbanization gradient. *PLoS ONE* **9**, e104679 (2014).
17. Geslin, B., Le Féon, V., Kuhlmann, M., Vaissière, B. E. & Dajoz, I. The bee fauna of large parks in downtown Paris, France. *Ann. Soc. Entomol. Fr. NS* **51**, 487–493 (2015).
18. Baldock, K. C. R. *et al.* Where is the UK's pollinator biodiversity? The importance of urban areas for flower-visiting insects. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **282**, 20142849 (2015).
19. Ropars, L., Dajoz, I. & Geslin, B. La ville un désert pour les abeilles sauvages?. *J. Bot.* **79**, 29–35 (2017).
20. Banaszak-Cibicka, W., Twerd, L., Fliszkiewicz, M., Giejdasz, K. & Langowska, A. City parks vs. natural areas - is it possible to preserve a natural level of bee richness and abundance in a city park?. *Urban Ecosyst.* **21**, 599–613 (2018).
21. Fisogni, A. *et al.* Urbanization drives an early spring for plants but not for pollinators. *Oikos* **129**, 1681–1691 (2020).
22. Zaninotto, V. & Dajoz, I. Keeping up with insect pollinators in Paris. *Animals* **12**, 923 (2022).
23. Theodorou, P. *et al.* Urban areas as hotspots for bees and pollination but not a panacea for all insects. *Nat. Commun.* **11**, 576 (2020).
24. Baldock, K. C. R. *et al.* A systems approach reveals urban pollinator hotspots and conservation opportunities. *Nat. Ecol. Evol.* **3**, 363–373 (2019).
25. Hall, D. M. *et al.* The city as a refuge for insect pollinators: Insect pollinators. *Conserv. Biol.* **31**, 24–29 (2017).
26. Alberti, M. Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet. *Trends Ecol. Evol.* **30**, 114–126 (2015).
27. Banaszak-Cibicka, W. & Żmihorski, M. Wild bees along an urban gradient: winners and losers. *J. Insect Conserv.* **16**, 331–343 (2012).
28. Deguines, N., Julliard, R., Flores, M. & Fontaine, C. Functional homogenization of flower visitor communities with urbanization. *Ecol. Evol.* **6**, 1967–1976 (2016).
29. Villalta, I., Bouget, C., Lopez-Vaamonde, C. & Baude, M. Phylogenetic, functional and taxonomic responses of wild bee communities along urbanisation gradients. *Sci. Total Environ.* **832**, 154926 (2022).
30. Buchholz, S. & Egerer, M. H. Functional ecology of wild bees in cities: Towards a better understanding of trait-urbanization relationships. *Biodivers. Conserv.* **29**, 2779–2801 (2020).
31. McFrederick, Q. S. & LeBuhn, G. Are urban parks refuges for bumble bees *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae)?. *Biol. Conserv.* **129**, 372–382 (2006).
32. Zaninotto, V. *et al.* Seasonal variations of pollinator assemblages among urban and rural habitats: A comparative approach using a standardized plant community. *Insects* **12**, 199 (2021).
33. Michener, C. D. *The Bees of the World*, 2nd edition. (2007).
34. Nieto, A. *et al.* European red list of bees. (Publications Office, 2014). at <<https://data.europa.eu> <https://doi.org/10.2779/77003>>
35. Vereecken, N. *Découvrir & protéger nos abeilles sauvages*. (Glénat, 2017).
36. Wilson, C. J. & Jamieson, M. A. The effects of urbanization on bee communities depends on floral resource availability and bee functional traits. *PLoS ONE* **14**, e0225852 (2019).
37. Persson, A. S., Ekroos, J., Olsson, P. & Smith, H. G. Wild bees and hoverflies respond differently to urbanisation, human population density and urban form. *Landsc. Urban Plan.* **204**, 103901 (2020).
38. Kuussaari, M. *et al.* Butterfly species' responses to urbanization: Differing effects of human population density and built-up area. *Urban Ecosyst.* **24**, 515–527 (2021).
39. Potts, S. G. *et al.* Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecol. Entomol.* **30**, 78–85 (2005).
40. Salisbury, A. *et al.* EDITOR'S CHOICE: Enhancing gardens as habitats for flower-visiting aerial insects (pollinators): Should we plant native or exotic species?. *J. Appl. Ecol.* **52**, 1156–1164 (2015).
41. Garbuzov, M., Fensome, K. A. & Ratnieks, F. L. W. Public approval plus more wildlife: Twin benefits of reduced mowing of amenity grass in a suburban public park in Saltdean, UK. *Insect Conserv. Divers.* **8**, 107–119 (2015).
42. Tasker, P., Reid, C., Young, A. D., Threlfall, C. G. & Latty, T. If you plant it, they will come: Quantifying attractiveness of exotic plants for winter-active flower visitors in community gardens. *Urban Ecosyst.* **23**, 345–354 (2020).
43. Staab, M., Pereira-Peixoto, M. H. & Klein, A.-M. Exotic garden plants partly substitute for native plants as resources for pollinators when native plants become seasonally scarce. *Oecologia* **194**, 465–480 (2020).
44. Banaszak-Cibicka, W. & Żmihorski, M. Are cities hotspots for bees? Local and regional diversity patterns lead to different conclusions. *Urban Ecosyst.* **23**, 713–722 (2020).
45. Harrison, T., Gibbs, J. & Winfree, R. Phylogenetic homogenization of bee communities across ecoregions. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **27**, 1457–1466 (2018).
46. Rigal, S. *et al.* Biotic homogenisation in bird communities leads to large-scale changes in species associations. *Oikos* <https://doi.org/10.1111/oik.08756> (2021).
47. Graffigna, S., González-Vaquero, R. A., Torretta, J. P. & Marrero, H. J. Importance of urban green areas connectivity for the conservation of pollinators. (In Review, 2022). doi:<https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1415794/v1>
48. Fournier, B., Frey, D. & Moretti, M. The origin of urban communities: From the regional species pool to community assemblages in city. *J. Biogeogr.* **47**, 615–629 (2020).
49. Ayers, A. C. & Rehan, S. M. Supporting bees in cities: How bees are influenced by local and landscape features. *Insects* **12**, 128 (2021).

50. Buchholz, S., Gathof, A. K., Grossmann, A. J., Kowarik, I. & Fischer, L. K. Wild bees in urban grasslands: Urbanisation, functional diversity and species traits. *Landsc. Urban Plan.* **196**, 103731 (2020).
51. Cane, J. H., Minckley, R. L., Kervin, L. J., Roulston, T. H. & Williams, N. M. Complex responses within a desert bee guild (Hymenoptera: Apiformes) to urban habitat fragmentation. *Ecol. Appl.* **16**, 632–644 (2006).
52. Matteson, K. C., Ascher, J. S. & Langellotto, G. A. Bee richness and abundance in New York City Urban gardens. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **101**, 140–150 (2008).
53. Threlfall, C. G. *et al.* The conservation value of urban green space habitats for Australian native bee communities. *Biol. Conserv.* **187**, 240–248 (2015).
54. Lanner, J. *et al.* City dwelling wild bees: How communal gardens promote species richness. *Urban Ecosyst.* **23**, 271–288 (2020).
55. Bates, A. J. *et al.* Changing bee and hoverfly pollinator assemblages along an urban-rural gradient. *PLoS ONE* **6**, e23459 (2011).
56. Threlfall, C. G. *et al.* Variation in vegetation structure and composition across urban green space types. *Front. Ecol. Evol.* **4**, 66 (2016).
57. Erickson, E. *et al.* More than meets the eye? The role of annual ornamental flowers in supporting pollinators. *Environ. Entomol.* **49**, 178–188 (2020).
58. da Rocha-Filho, L. C., Ferreira-Caliman, M. J., Garófalo, C. A. & Augusto, S. C. A specialist in an urban area: Are cities suitable to harbour populations of the Oligolectic bee *Centris (Melacentris) collaris* (Apidae: Centridini)? *Ann. Zool. Fenn.* **55**, 135–149 (2018).
59. Banaszak, J., Twerd, L., Ratyńska, H., Banaszak-Cibicka, W. & Zyś, T. *Andrena florea* Fabricius, 1793 (Hymenoptera, Apoidea, Apiformes): a rare bee species in Poland, related to the expansion of the alien plant *Bryonia dioica* Jacq. (Cucurbitaceae). *Pol. J. Entomol.* **87**(3), 199–215 (2018).
60. Eggenberger, H. *et al.* Urban bumblebees are smaller and more phenotypically diverse than their rural counterparts. *J. Anim. Ecol.* **88**, 1522–1533 (2019).
61. Gathmann, A. & Tschardt, T. Foraging ranges of solitary bees. *J. Anim. Ecol.* **71**, 757–764 (2002).
62. Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R. & Kremen, C. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* **153**, 589–596 (2007).
63. Gathof, A. K., Grossmann, A. J., Herrmann, J. & Buchholz, S. Who can pass the urban filter? A multi-taxon approach to disentangle pollinator trait–environmental relationships. *Oecologia* <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05174-z> (2022).
64. Merckx, T. *et al.* Body-size shifts in aquatic and terrestrial urban communities. *Nature* **558**, 113–116 (2018).
65. Samuelson, A. E., Gill, R. J., Brown, M. J. F. & Leadbeater, E. Lower bumblebee colony reproductive success in agricultural compared with urban environments. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **285**, 20180807 (2018).
66. Daniels, B., Jedamski, J., Ottermanns, R. & Ross-Nickoll, M. A “plan bee” for cities: Pollinator diversity and plant-pollinator interactions in urban green spaces. *PLoS ONE* **15**, e0235492 (2020).
67. Schwartz, A., Muratet, A., Simon, L. & Julliard, R. Local and management variables outweigh landscape effects in enhancing the diversity of different taxa in a big metropolis. *Biol. Conserv.* **157**, 285–292 (2013).
68. Davis, A. Y. *et al.* Enhancing pollination supply in an urban ecosystem through landscape modifications. *Landsc. Urban Plan.* **162**, 157–166 (2017).
69. Cohen, H., Philpott, S. M., Liere, H., Lin, B. B. & Jha, S. The relationship between pollinator community and pollination services is mediated by floral abundance in urban landscapes. *Urban Ecosyst.* **24**, 275–290 (2021).
70. Turo, K. J. & Gardiner, M. M. From potential to practical: conserving bees in urban public green spaces. *Front. Ecol. Environ.* **17**, 167–175 (2019).
71. Observatoire des Abeilles. *Oabeilles FR* (2022). at <<https://oabeilles.net/>>
72. INPN - Inventaire national du patrimoine naturel (INPN). *INPN* (2022). at <<https://inpn.mnhn.fr/accueil/index>>
73. Zurbuchen, A. *et al.* Maximum foraging ranges in solitary bees: Only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biol. Conserv.* **143**, 669–676 (2010).
74. Gallego, F. J. A population density grid of the European Union. *Popul. Environ.* **31**, 460–473 (2010).
75. GEOSTAT - Informations géographiques et cartes - Eurostat. *Eurostat* (2018). at <<https://ec.europa.eu/eurostat/fr/web/gisco/geodata/reference-data/population-distribution-demography/geostat>>
76. Charrad, M., Ghazzali, N., Boiteau, V. & Niknafs, A. NbClust: An R package for determining the relevant number of clusters in a data set. *J. Stat. Softw.* **61**, 1–36 (2014).
77. Hsieh, T. C. & Chao, K. H. M. and A. iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity. (2022). at <<https://CRAN.R-project.org/package=iNEXT>>
78. Rousset, F., Ferdy, J.-B., Courtiol, A. & authors (src/gsl_bessel.*), G. S. L. spaMM: Mixed-Effect Models, with or without Spatial Random Effects. (2022). at <<https://CRAN.R-project.org/package=spaMM>>
79. Bivand, R. S. & Wong, D. W. S. Comparing implementations of global and local indicators of spatial association TEST. 716–748 (2018).
80. Fox, J. *et al.* car: Companion to Applied Regression. (2022). at <<https://CRAN.R-project.org/package=car>>
81. Oksanen, J. *et al.* vegan: Community Ecology Package. (2022). at <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>
82. Brooks, M. E. *et al.* glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *R J.* **378**–400 (2017).
83. Verhoeven, K. J. F., Simonsen, K. L. & McIntyre, L. M. Implementing false discovery rate control: Increasing your power. **5** (2005).
84. Hartig, F. DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level/Mixed) Regression Models. R package version 0.4.3. (2021). at <<https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>>
85. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. *R Found. Stat. Comput.* (2021). at <<https://www.R-project.org/>>

Acknowledgements

We would like to thank the Institut de la Transition Environnementale—Sorbonne Université (SU-ITE), and the GDR CNRS Pollinéco for funding the project. We also thank all the people who participated in collecting data on the field.

Author contributions

A.F., I.D. & M.H., designed the study, A.F. wrote the first draft, and carried out the analyses, with the help of I.D., M.H. & F.M.. S.R., M.K. & S.G.P. provided the trait database and S.R. reviewed species lists and corrected for synonymies. M.B., B.G., N.H., C.H., A.M.A. & Y.P. extensively reviewed the first versions of the draft, and contributed to the dataset. N.B., W.F., A.F., L.F., J.G., J.G., L.G., O.L., D.L., V.L.F., C.L.V., G.M., N.M., D.M., H.M., L.R., L.S., C.V.R., I.V. & V.Z. contributed to the dataset. All authors read and approved this version of the manuscript.

Competing interests

The authors declare no competing interests.

Additional information

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1038/s41598-022-21512-w>.

Correspondence and requests for materials should be addressed to A.F.

Reprints and permissions information is available at www.nature.com/reprints.

Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

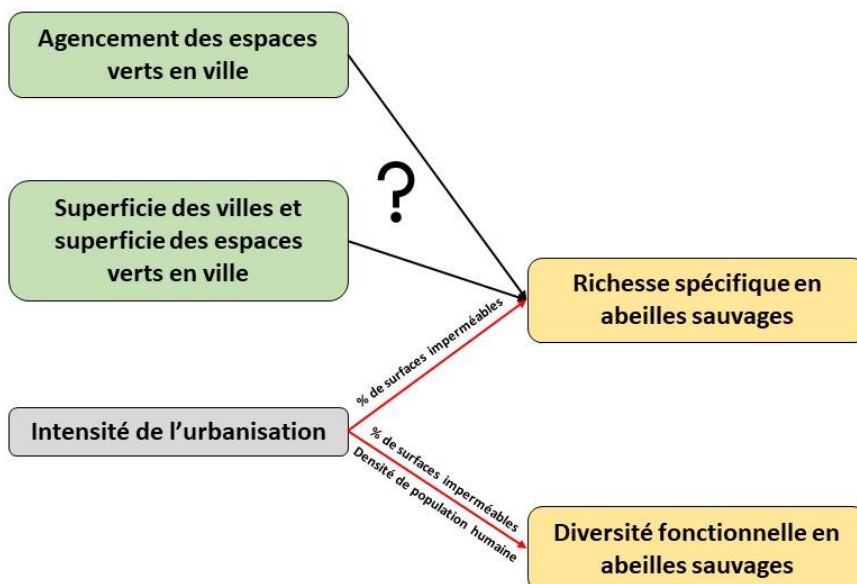


Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons licence, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons licence, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons licence and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this licence, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

© The Author(s) 2022

Chapitre 2

Influence des caractéristiques des villes sur les communautés d'abeilles sauvages : focalisation sur la taille des villes et l'agencement des espaces verts urbains



Objectifs et contexte

Dans le chapitre précédent, nous nous sommes intéressés aux communautés d'abeilles sauvages le long d'un gradient d'urbanisation. Dans ce chapitre, nous étudierons plus précisément la composition de ces communautés d'abeilles sauvages en ville. Nous nous attacherons en effet à évaluer les relations entre la taille des villes leur superficie d'espaces verts et leur richesse spécifique en abeilles sauvages. D'autre part, nous évaluerons les relations entre l'agencement des espaces verts en ville et la richesse spécifique en abeilles sauvages. Dans le but d'évaluer un éventuel rôle refuge du milieu urbain pour des espèces en danger, ces mêmes analyses seront également effectuées en ne considérant que les espèces à statut (quasi-)menacées et nous comparerons la distribution des statuts de conservation des espèces d'abeilles sauvages des milieux urbains avec celle de la liste rouge Européenne de Nieto et al (2014).

Matériel et Méthodes

Nous avons utilisé la base de données présentée en introduction et dans le chapitre 1 (en y ajoutant les données des villes de Nancy et de Uccle), et n'avons sélectionné que les points se situant dans des villes dites moyennes ou grandes, c'est-à-dire de plus de 20000 habitants. Ensuite, nous avons réalisé plusieurs modèles linéaires de type aire-espèces (relation log-log), entre la taille des villes, la surface en espaces verts, et la richesse spécifique estimée des abeilles sauvages. Nous avons répété ces analyses avec plus spécifiquement la richesse en abeilles sauvages (quasi-)menacées. Nous avons également estimé les influences additionnelles liées aux caractéristiques de l'agencement des espaces verts urbains en étudiant les variations résiduelles des courbes aire-espèces. Enfin, nous avons effectué un test de χ^2 afin de comparer les distributions des statuts de conservation entre nos données urbaines et les données de toutes les abeilles sauvages d'Europe recensées.

Résultats

La base de données contient un total de 404 espèces en ville avec une moyenne de 96 espèces par ville et une erreur standard de 48. Nous avons mis en évidence une relation significative positive entre la taille des villes et la richesse spécifique estimée en abeilles sauvages. Le modèle entre les résidus de la courbe aire-espèces des villes et l'agencement des espaces verts n'a donné aucun résultat significatif. Concernant les espèces (quasi-)menacées, celles-ci apparaissent en proportions moins nombreuses parmi les espèces urbaines, en comparaison de leur part dans l'ensemble des espèces européennes recensées. Leur richesse en ville n'a de plus pas été expliquée ni par la taille des villes, ni par la surface d'espaces verts en ville.

Discussion et conclusion

Les villes sont des milieux assez inhospitaliers pour les abeilles sauvages, mais celles-ci peuvent s'y établir, comme l'a montré la forte richesse spécifique moyenne des villes considérées dans cette étude. Cette richesse est cependant variable. L'agencement des espaces verts ne semble pas expliquer cette variabilité, qui est avant tout conditionnée par la taille de la ville, mettant en évidence une relation aire-espèce, même en milieu urbanisé. Également, l'absence de relation entre la superficie des espaces verts urbains et la richesse spécifique suggère que d'autres types d'habitats urbains (jardins privés, friches urbaines, arbres d'alignement) peuvent contribuer au maintien des communautés d'abeilles sauvages. Enfin, les villes ne semblent pas être des refuges pour les espèces rares, celles-ci étant globalement moins présentes qu'attendu en ville. Leur présence n'a été expliquée ni par la taille de la ville ni par la superficie d'espaces verts. Les villes étudiées hébergent en effet peu d'espèces rares, et la variabilité de leur effectif est également réduite.

Larger cities host more wild bee species, but are no refuge for endangered ones: empirical evidence from Western Europe.

To be submitted to Basic and Applied Ecology

Authors: Arthur FAUVIAU¹, William FIORDALISO², Alessandro FISOGNI³, Laura FORTEL⁴, Benoit GESLIN⁵, Laurent GUILBAUD⁴, Nina HAUTEKÈETE³, Charlène HEINIGER⁶, Olivier LAMBERT⁷, Violette LE FEON⁸, François MASSOL⁹, Alice MICHELOT-ANTALIK¹⁰, Denis MICHEZ², Hugues MOURET¹¹, Grégoire NOEL¹², Yves PIQUOT³, Lise ROPARS¹³, Bernard VAISSIERE⁴, Colin VAN REETH¹⁴, Vincent ZANINOTTO¹, Isabelle DAJOZ^{1,15}, Mickaël HENRY⁴

¹Institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement (UMR 7618), SU, UPEC, UPC, CNRS, INRAE, IRD, Paris, France

²Université de Mons, Mons, Belgique

³Laboratoire Evo-Eco-Paleo, (UMR 8198), Université de Lille, CNRS, France

⁴Unité de Recherche Abeilles & Environnement (UR406), INRAE, Avignon, France

⁵Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (UMR 7263), Aix Marseille Université, Université d'Avignon, CNRS, IRD, Campus Étoile, Faculté des Sciences St-Jérôme, Marseille, France

⁶HEPIA, University of Applied Sciences and Arts Western Switzerland, Geneva, Switzerland

⁷Centre Vétérinaire de la Faune Sauvage et des Ecosystèmes-Oniris, Nantes, France

⁸Independent environmental scientist, France

⁹Center for Infection and Immunity of Lille (U1019 - UMR 9017), Université de Lille, CNRS, Inserm, CHU Lille, Institut Pasteur de Lille, Lille, France

¹⁰ Laboratoire Agronomie et Environnement, Université de Lorraine, INRAE, Nancy, France

¹¹ ARTHROPOLOGIA, La-Tour-De-Salvagny, France

¹²Université de Liège, Liège, Belgique

¹³Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (UMR 7204), MNHN, CNRS, SU, Paris, France

¹⁴ Research Center for Alpine Ecosystems, Chamonix-Mont-Blanc, France

¹⁵Université Paris Cité, Paris, France

Keywords: *wild bees, city size, urban green spaces, species richness, beta diversity, endangered species, Europe*

Abstract

In the context of biodiversity and wild bee decline around the world, it is increasingly important to study the effect of land-use changes on wild bee communities at a global scale to better understand their relationship with anthropic habitat changes. To do so, we studied the effect of urbanization on

wild bee species richness and community composition, as well as on wild bee species with conservation status. This study was based on a large European dataset encompassing 20 cities from France, Belgium and Switzerland. We found wild bee species richness in cities to be quite high, but also highly variable among cities. The main factor positively influencing wild bee species richness in cities was the surface area of the city, but there was no significant effect of the surface area of urban green spaces, suggesting that other urban habitats than green spaces can also host wild bees. Species with conservation status were quite scarce in urban environments, especially when compared to the European Red List of Bees, and we could not link their presence to either city or urban green space surface area. While dissimilarities in wild bee species communities were not associated with any of the studied characteristics of cities, we found a high dissimilarity of wild bee community compositions between cities, largely driven by simple species turnover in space. These results emphasize that urban habitats can support wild bee species communities, and that these communities are highly variable among urban environments. Thus, stakeholders are encouraged to manage their cities in favor of biodiversity to better support wild bee communities, and perhaps mitigate the established effect of the urban ecological filter.

Introduction

By 2030, anthropic disturbances of habitats, such as agricultural and urban use, is scheduled to increase, especially in developing countries where agricultural intensification and urban development are still low (Zabel et al. 2019; Seto et al. 2012). Thus, given the importance of wild bees as pollinators, a better understanding of their current state in urban environments, especially by assessing the impact of urban habitat management on wild bee communities, is strongly needed, at a time in which citizens' needs for nature and biodiversity in their surroundings are growing, such as for local food production, and pollinating insects and flowering plants are at risk of parallel declines.

Urban environments can be challenging for wild bee communities for several reasons. First, these areas are heavily impervious, resulting in the loss and fragmentation of habitats that are suitable for wild bees, as well as the reduction of their floral and nesting resources (Potts et al. 2010; Geslin et al. 2016; Hamblin et al. 2018). Cities experience higher temperatures compared to the surrounding environment due to the urban heat island effect, which can be harmful to wild bees (Hamblin et al. 2018). Cities are also polluted in various ways, such as chemical pollution, which can harm pollinators, including wild bees (Harrison and Winfree 2015; Baldock 2020). Additionally, most of the floral resources found in cities are provided by ornamental flowers, in private gardens and public parks, that are often less attractive to pollinators than native plants (Garbuzov and Ratnieks 2014; Garbuzov et al. 2017; Erickson et al. 2020).

Despite these challenges, cities have been reported to host a substantial number of wild bees and other pollinators. Some authors even describe cities as “refuges” for pollinators, particularly when compared to surrounding agricultural landscapes (Hall et al. 2017). Cities can also be considered as biodiversity “hotspots” (Baldock et al. 2019; Theodorou et al. 2020), making wild bee conservation in urban environments even more important. Indeed, several studies have found a high degree of wild bee diversity in different cities spanning over a wide geographic range (Banaszak-Cibicka et al. 2018; Felderhoff et al. 2022; Zaninotto and Dajoz 2022; Fortel et al. 2014; Gruver and CaraDonna 2021). However, the complexity of the relationship between urban habitats and pollinators is highlighted by the contrasting trends recorded in a meta-analysis that gathered 141 studies of pollinator communities in urban environments (with 99 out of 141 studies based exclusively on bees). Most often, pollinator community diversity and urbanization were not correlated, less frequently they were positively correlated, and most rarely, negatively correlated (Wenzel et al. 2020).

In the light of these contrasting trends and by comparing multiple cities within a single study, our aim is to understand which characteristics of urban environments influence the diversity of wild bee communities. Wild bees are the best-studied pollinator group and thus the easiest to find information on, making it particularly appropriate for large-scale studies. Currently, most studies concentrate on a single city (Zaninotto and Dajoz 2022; Dylewski et al. 2019; Hamblin et al. 2018; Geslin et al. 2015) or on urban-rural gradients (Zaninotto et al. 2020; 2021; Geslin et al. 2016; Fortel et al. 2016; Banaszak-Cibicka et al. 2018; Banaszak-Cibicka and Żmihorski 2020; 2012; Villalta et al. 2022). Although these studies provide extensive results of the sites they examine overall, they remain of local interest and fail to yield generalizable results. More comprehensive analyses are starting to emerge, such as one conducted by Ferrari and Polidori (2022), who studied the relationships between city characteristics and wild bee community diversity from taxonomic and functional viewpoints in 55 cities worldwide (Ferrari and Polidori 2022).

Wild bee studies in urban environments also are of particular importance given that an ever-increasing number of cities seek to develop pollinator-friendly initiatives and action plans throughout their administrative districts. Pioneering cases on this topic include the city of Lyon (France), with the UrbanBees program (Fortel et al. 2014), the *Get Bristol Buzzing* in Bristol (UK), launched in 2015 (Howard 2015) and at a larger scale a European Commission guide for the design of pollinator-friendly cities (Wilk et al. 2020). Overall, local elected officials and land managers support city action plans that aim to promote the suitability of urban green spaces for pollinators, with the underlying idea to host pollinator communities as diverse as possible within their administrative boundaries. This is usually carried out through the development of alternative management practices (Daniels et al. 2020).

However, most actions are carried out at green space level with effects on the local (alpha) diversity (Zaninotto et al. 2023), making it difficult to assess the effectiveness of such actions at the overall administrative scale of the city (gamma diversity, i.e. the city species pool). Thus, land managers need more insight into global indicators to focus the goals of their city action plans. In particular, information is missing on how many bee species may be expected to occur in a focal city, and how this potential species pool may be related to the area of the city and its land-use characteristics. In this respect, species–area relationships (SARs) have proven to be a useful tool to help predict species richness variation among cities, e.g. bird species richness (Ferenc et al. 2014). Further investigation is needed on how other components of urban land use, such as urban green space (hereafter abbreviated UGS) cover and layout play a role in promoting urban pollinator species richness. Lastly, besides richness of the city species pool, several other indicators may help motivate local elected officials to promote action plans in favor of pollinators. Two candidate indicators are further evaluated herein: whether a given city’s pool of species is more or less unique compared to other cities (i.e. beta-diversity, the diversity turnover among cities) and whether cities host bee species with concerning conservation status (i.e. judged to be endangered, vulnerable, threatened or nearly so).

To answer these questions, we focus here on a large-scale dataset, encompassing wild bee species diversity across 20 cities of Western Europe (France, Belgium and Switzerland), that differ in their areas and number of UGS. We will first (i) investigate and compare the wild bee species richness in the aforementioned 20 different cities of western Europe. Then, using SAR, we will determine if, and how wild bee species richness covaries with (ii) city area and (iii) UGS area. Next, (iv) we will examine the impact of UGS layout (number of patches, size and connectivity) on wild bee species richness. Moving on, we will investigate (v) whether the species composition of wild bee communities varies among cities, and what city characteristics may be responsible for these variations. Finally, we will study (vi) how wild bee species with conservation status are faring in urban habitats.

We expect that (i) wild bee species richness should be relatively high in urban habitats, as previous studies have shown (Banaszak-Cibicka et al. 2018; Felderhoff et al. 2022; Zaninotto and Dajoz 2022; Fortel et al. 2014; Gruver and CaraDonna 2021). However, we also predict a significant variability in wild bee species richness across cities. (ii/iii) We anticipate that wild bee species richness will be positively correlated with UGS area (Steffan-Dewenter 2003), but that it may not relate to the total city area, as most of the urban habitat consists of buildings and impervious surfaces that are devoid of feeding or nesting habitats for pollinators. (iv) Based on Ferrari and Polidori (2022), we expect that UGS layout will impact wild bee communities, with positive effects of UGS size and connectivity. (v) Since the cities investigated here have many different management practices, are not equally dense, and are located across a large latitudinal gradient, we hypothesize that wild bee communities are dissimilar among cities and that these differences are driven by UGS area. Last, (vi) we predict that

cities can provide habitats for species with concerning conservation status (Grossmann et al. 2023), and that the occurrence of these species is also conditioned by city characteristics.

M&M

Study area and data collection

The study focuses on a set of 20 cities from three western European countries: France, Belgium and Switzerland. Data on bee species diversity was gathered for each city from wild bee specialists affiliated with the GDR *Pollinéco*, a group of pollination-expert scientists from France, Belgium and Switzerland. Most of these experts are part of the INPN (*Inventaire National du Patrimoine Naturel*), a scientific network that aims to evaluate biodiversity within metropolitan France.

All of the data collected were documented in terms of timing and location, and all wild bee species were identified to the species level by expert taxonomists. The original dataset (Fauvau et al. 2022) included wild bee surveys carried out over a wide range of habitats of France, Belgium and Switzerland, spanning from highly urbanized to semi-natural areas. Since this study focuses on the landscape drivers of wild bee diversity in urban habitats, only a subset of the original dataset was used, focusing on samples from cities.

City definition, sampling coverage and selection

All wild bee surveys were assigned to a city based on city administrative boundaries. We selected from the initial dataset a subset of wild bee surveys which met criteria of data robustness and ecological relevance. First, to ensure that the cities under consideration were of substantial size, we selected those with more than 20,000 inhabitants, which is the statutory population size threshold for a "medium-sized" city in France (Floch and Morel 2011). From the 40 cities in our initial dataset that met this criterion, we further narrowed down the list to 38 cities, excluding the two for which detailed land use data were not available.

Finally, we selected city surveys whose spatial sampling coverage and species sampling completeness were judged satisfactory. Spatial coverage refers to the percentage of city surface covered by wild bee samples, considering a given sample may, to some extent, include information on species occurring within up to a 1-km radius (Zurbuchen et al. 2010).

For each city, we delineated 1 km buffers around each sampling point using the R package *sf* v1.0-7 (Pebesma et al. 2023). These buffers were then merged to determine the spatial sampling coverage for a given city. For each city, we then calculated a sampling coverage value (%) by dividing the area covered by the merged sampling buffers within the administrative boundary of a city by the total city area.

We then restricted our data set to cities that were adequately sampled, which was defined as having at least a 30% sampling coverage and/or 5 sampling sites. This resulted in a final list of 20 cities: 17 in France, 2 in Belgium, and 1 in Switzerland (see Suppl. Mat. Table).

Estimated species richness

We computed the estimated bee species richness in each of the 20 cities, to account for unequal sampling effort among cities, using bootstrap analysis in the R package iNEXT v2.0.20 (Hsieh and Chao 2022), function *iNext* on abundance data at each sampling point in each city. We then computed the species richness completeness, calculated as the ratio between the observed and the estimated species richness. This ratio gives an idea of the integrity of bee species sampling completeness in each city.

We then ensured that sampling completeness of the 20 studied cities was sufficiently high; overall the mean completeness was $67.2\% \pm 16.1\%$ (sd), maximum completeness was 94.5%, and only 3 cities had a completeness below 50% (33.5%, 42.9% and 46.9%). Given those high values of sampling completeness, we decided to keep all 20 cities in our analysis.

(Near-)threatened species

To assess the conservation status of the wild bee species reported from our city surveys, we used the Red List Status of European Bees (Nieto et al. 2014). This status comprises five categories: *Least concern*, *Near-threatened*, *Vulnerable*, *Endangered* and *Data deficient* species. We combined the *Near-threatened*, *Vulnerable* and *Endangered* categories to create a *(Near-)threatened* category, as opposed to *Least Concern* species. The former category thus represents species with a concerning conservation status.

City area and land cover composition and layout

Following the objective of identifying the most appropriate Species-Area relationships (SAR) to predict wild bee species richness in cities, we focused on the size of cities and the total area of UGS within cities as area metrics. We used the Urban Atlas (Copernicus) layers to get access to the landcover characteristics. Urban Atlas is a comprehensive land use dataset for European cities (European Environment Agency 2012) that provides finely detailed information at the city level, rendering it easy to compare land-use among cities, even from different countries.

We created one vector layer for each city, that comprised two categories: UGS and non-UGS. In the UGS category, we included the following land-use categories: *Green Urban Areas*, *Permanent crops*, *Pastures*, *Forest* and *Herbaceous vegetation associations*. We excluded *Arable lands* and *Open spaces with little or no vegetation* to avoid land uses such as intensive fields, beaches or bare rocks with no

vegetation, as these are unsuitable habitats for wild bees. We also excluded *Land without current use*, because these spaces are highly variable in their use and may be used differently today since the publishing of the Urban Atlas in 2012.

Following Prastacos et al. (2017), we merged all UGS located within 20m of each other. This ensured an accurate representation of UGS city metrics.

In a final step, we extracted city metrics using the VecLI landscape index calculation software, v3.0.0 (Yao et al. 2022). For each city, we computed the city area (ha), the UGS total area (ha) within each city, the mean Euclidean nearest neighbor distance between UGS (in m, as a measure of connectivity), the number of UGS patches, the proportion of UGS (%), and the UGS average size (ha).

Statistical analyses

We used a Species-Area Relationship (SAR) framework to analyze links between city characteristics and the species richness of wild bee communities. In all of our models, we controlled for the city sampling coverage (calculated beforehand) by introducing it as a covariate in the model, to control for differences in the sampling coverage of each city. All statistical analyses were conducted using R v4.1.1 (R Core Team 2021).

We computed two different candidate SARs, using separately, city area or UGS area, given that they are highly correlated ($r = 0.95$). The first model (1) was a log-log relationship between city area (in hectares) and estimated species richness, taking into account the log of city sampling coverage, in a linear model (*lm*). The second model (2) was similar, but instead of using city area, we used the total UGS area, also in log scale (in hectares). These models allowed for testing of the effect of city area, and the role of UGS area in explaining variations in wild bee species richness among cities. We then used the AIC criterion (Anderson and Burnham 2002) to compare the models and gain insight into which variable, city area or UGS area, best explains variations in species richness.

To assess possible additional impacts of UGS layout on wild bee species richness among cities, we computed the residuals of model (1) and used them as a new response variable detrended from any city area effect. The detrended species richness has therefore positive, or negative, values whenever estimated species richness is greater, or lower, than expected given the actual city area. We then computed a model (3) to test for the effects of UGS connectivity, number of UGS patches, and the average size of UGS patches as additional city characteristics that may promote species richness.

To assess the ability of wild bee species with conservation status to establish urban environments, we first used a χ^2 test comparing the distribution of the number of (Near-)threatened species and the

number of least-concern species between the data from the 20 selected cities, and the overall data from the European Red List of Bees (Nieto et al. 2014). Then, we computed models similar to (1) and (2) to evaluate if city characteristics have an effect on the number of (Near-)threatened species reported to occur in cities. The first model (4) tested for the effect of the log of city area on the log of (Near-)threatened species, while controlling for the log of city sampling coverage. The second model (5) was similar, but instead of using city area, we used the UGS area. These models were computed using the linear model *lm* function.

To test whether wild bee community composition varies among cities, we first calculated the beta diversity of wild bee communities using the Sorensen dissimilarity index with function *nestedbetasor*, (R package *vegan* v.2.5-7, Oksanen et al. 2022). We then conducted a distance-based redundancy analysis (db-RDA) to test the influence of UGS layout on differences in the composition of wild bee species communities across cities. The db-RDA was first built using city area and sampling coverage, and then using the same variables as in model (3): namely, UGS connectivity, number of UGS patches, and average size of UGS patches. We controlled for geographic distance by adding a conditional term (*Condition* argument of the db-RDA function) containing spatial coordinates of the barycenter of the 20 studied cities. We favored the Jaccard distance index because we handled presence/absence data.

Results

Number of species per city (observed species richness)

We found a total of 404 wild bee species in our dataset, comprised of available samples from the 20 medium and large cities in Western Europe in the initial dataset (Figure 1).

The number of wild bee species in cities varied from 14 to 194 (mean of 96 species, standard deviation of 48, and a median of 92), with the maximum value for Lyon, France. Although the overall wild bee species richness found in the 20 selected cities is not negligible, it's noteworthy that there is large variation in wild bee species richness among these cities.

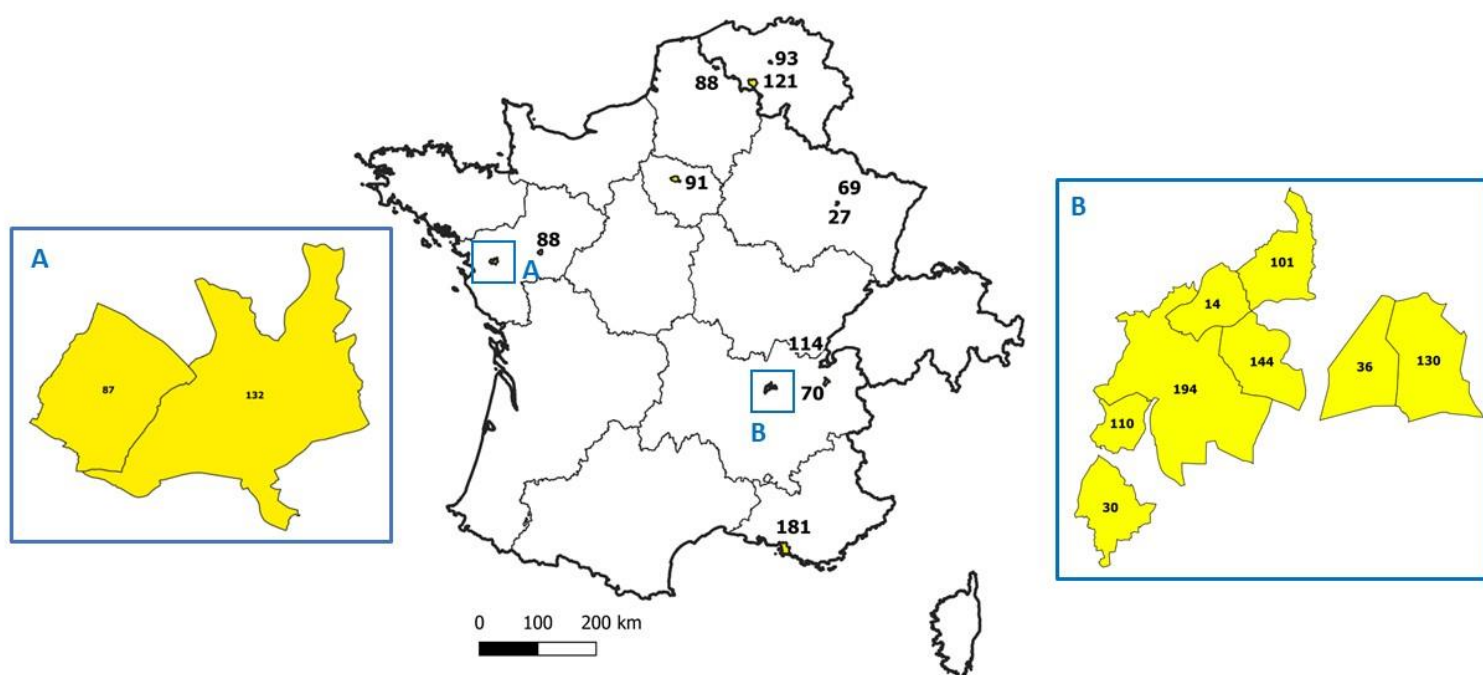


Figure 1. Map of the study area, representing the 20 selected cities. Each polygon in the main map and in panels A and B represents a sampled city. Numbers refer to observed wild bee species richness in the corresponding city.

Estimated wild bee species richness variation, city area and UGS cover

We found a significant positive relationship between total city area and estimated wild bee species richness, but no significant relationship between the UGS area and the estimated wild bee species richness (Table 1, Figure 2). However, the sampling coverage effect was not significant in both models (Table 1). Model (1) explained 25% of the variation in estimated wild bee species richness (Adjusted $R^2 = 0.249$), and model (2) explained 4.5% of the variation in estimated wild bee species richness (Adjusted $R^2 = 0.0456$).

Model (1): total species	Estimate ($\pm$ SE)	t-value	p-value
Total city area (log)	0.33 (0.12)	2.88	0.01
Sampling coverage (log)	0.25 (0.27)	0.93	0.37
Model (2): total species	Estimate ($\pm$ SE)	t-value	p-value
UGS area (log)	0.17 (0.1)	1.7	0.11
Sampling coverage (log)	0.17 (0.3)	0.57	0.58

Table 1. Summary table of the wild bee species richness -area relationship curves for models (1) and (2). P-values in bold indicate a significant relationship.

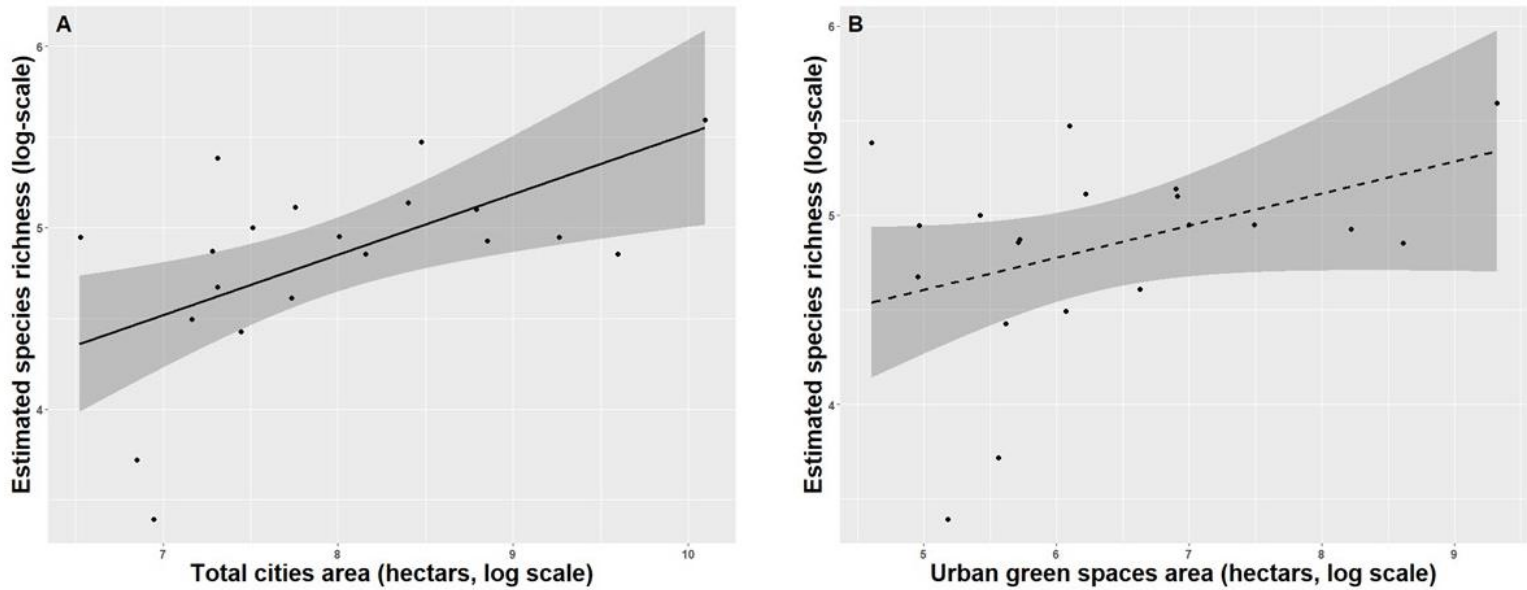


Figure 2. Representation of the significant relationships between estimated wild bee species richness and (A) total city size or (B) total urban green space area. The lines and shaded areas stand for the model prediction and its 95% confidence interval.

Estimated species richness and UGS layout

No relationships were found between the model (1) residuals and the three variables that describe the UGS layout in cities: neither for mean nearest UGS neighbor distance ($p = 0.7$); nor for number of UGS patches ($p = 0.58$), nor for mean UGS size ($p = 0.27$).

Wild bee community differences among urban environments

Calculations of the Sorensen dissimilarity index for the 20 cities showed a value of 0.87, broken down into 0.77 for turnover and 0.10 for nestedness. Turnover represents the replacement of species among sites, and nestedness measures to what extent communities are subsets of each other. The higher turnover calculation emphasizes that cities have very different wild bee communities, and that the majority of changes in wild bee species between cities are due to species replacement, with only a small contribution from the nestedness component of the beta diversity.

In the two db-RDA models, there was no significant effect of the total city area nor of the UGS area on changes in wild bee species community composition ($p = 0.17$ and $p = 0.47$ respectively). Concerning the db-RDA evaluating the effects of UGS layout on wild bee species composition among cities, none of the aforementioned variables explained the variation. In all db-RDA models, the sampling coverage was also not significant.

(Near-)threatened species in urban environments

In the 20 cities considered for the analyses, we found 23 wild bee species out of 404 (5.6%) with a (Near-)threatened status, and 262/404 (64.8%) having a Least Concern Status. In the European Red List of Bees, we found 171/1942 wild bee species (8.8%) with a (Near-)threatened status, and 663/1942 (34.1%) having a Least Concern Status, the majority having a Data Deficient status (1101/1942 = 56.7%).

These differences in the proportions of conservation status occurrences were highly significant ($\chi^2 = 22.9$, $p < 0.001$), meaning that there are overall proportionally less (Near-)threatened species compared to least-concern species in the 20 selected cities than what would be expected from the European Red List of Bees (Nieto et al. 2014). As an alternative way of illustrating the urban gap in terms of conservation status, we computed conservation status ratios and found that the sampled city overall harbors 11.4 (262/23) Least Concern species for one (Near-)threatened species, while the European Red List of Bees returns 3.9 (663/170) Least Concern species for one (Near-)threatened species.

We found no significant effect of the total city area on the (Near-)threatened wild bee species richness (Table 2). No effect was recorded either between the UGS area and the (Near-)threatened wild bee species richness (Table 2). Again, the sampling coverage had no significant effect on the (Near-)threatened wild bee species richness, which was true for both models (4) and (5).

Model (4): (N)T species	Estimate ($\pm$ SE)	t-value	p-value
<i>Total city area (log)</i>	0.30 (0.17)	1.76	0.097
<i>Sampling coverage (log)</i>	-0.10 (0.39)	-0.26	0.79
Model (5): (N)T species	Estimate ($\pm$ SE)	t-value	p-value
<i>UGS area (log)</i>	0.12 (0.14)	0.83	0.42
<i>Sampling coverage (log)</i>	-0.22 (0.43)	-0.51	0.62

Table 2. Summary table of the (Near-)threatened wild bee species-Area relationships for models (4) and (5).

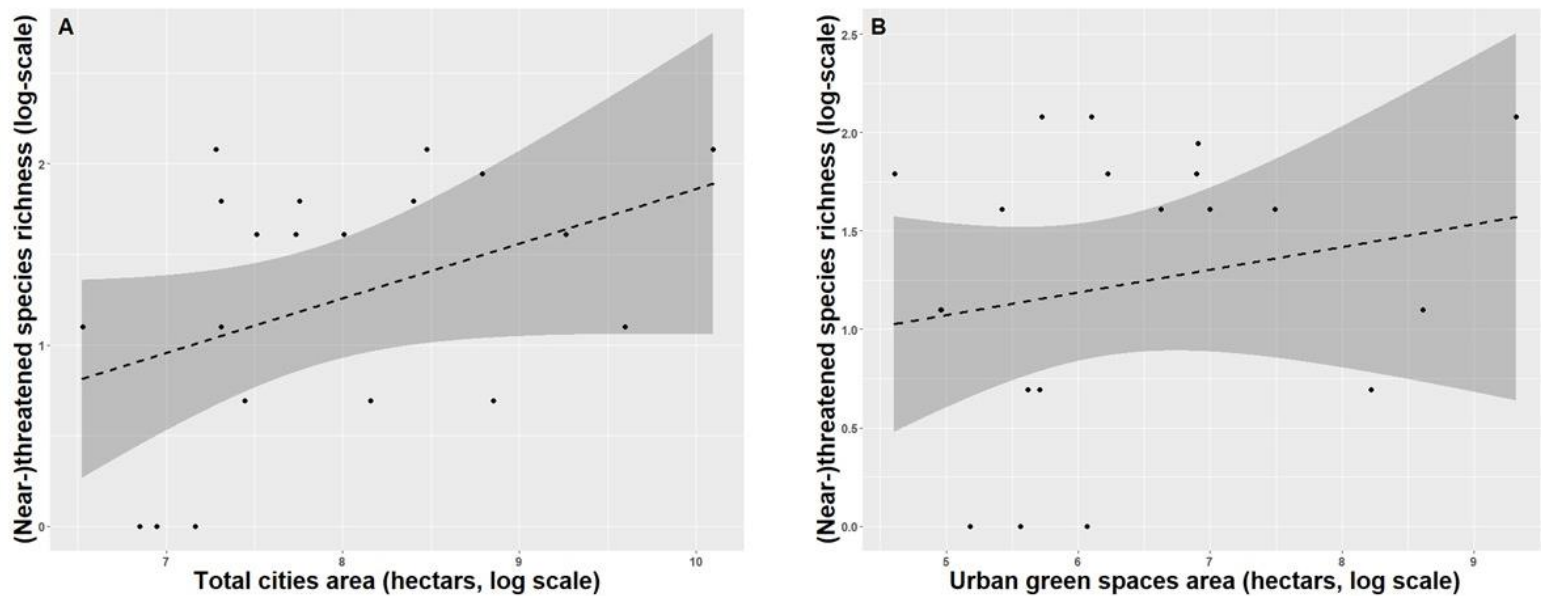


Figure 3. Representation of the significant relationships between (Near-)threatened wild bee species richness and (A) total city size or (B) total urban green space area. The dashed lines (associated to a non-significant variable) and shaded areas stand for the model prediction and its 95% confidence interval.

Discussion

Our dataset of wild bee samplings from 20 cities of Western European confirms that urban habitats can host a diverse wild bee fauna, with a total of 404 wild bee species, and that this species richness is highly variable among different cities. Here, the SAR related with UGS is not supported, contrarily to the SAR related with city area the SAR related with city area, indicating that species richness within a given administrative boundary is first and foremost dependent on total city area. We were unable to explain additional variation in species richness through other city characteristics such as UGS connectivity, number of UGS patches, or mean UGS size. Furthermore, we did not detect any significant effect of these city characteristics on dissimilarity of urban wild bee communities. However, there was a high overall beta diversity, showing that different cities host very different wild bee communities. Finally, we found that cities host on average fewer species with conservation status, compared to what was expected from the European Red List of Bees, and their presence was not explained by city area or UGS area in a city, giving little support to the increasingly held belief that cities can serve as refuges for endangered wild bee species (Ives et al. 2016).

It is worth noting that the SAR approach is not classical in this context. Indeed, in a traditional island-colonization scenario, islands initially have no species, and species diversity increases over time through successive migrations and establishments. In contrast, the urban environment is a degraded environment, where species initially existed, and were forced to move or adapt when urbanization occurred. Thus, urban wild bee communities are fragments of previously rich ancestral communities.

Wild bee species richness variation and city characteristics

Using Species-Area relationship (SAR) approaches highlighted that city area is the key factor influencing wild bee diversity in urban areas of Western Europe. Thus, in cities of Western Europe, the estimated species diversity of wild bee communities is best predicted by city area, while controlling for sampling spatial coverage. Analogous results have been reported for birds not only at the city-scale (Ferenc et al. 2014), but also at the patch scale (MacGregor-Fors et al. 2011; Murgui 2007). Concerning bees, although there is evidence for links between species numbers and habitat area, studies have not been carried out in the urban environment (Taki et al. 2018; Krauss et al. 2009; Steffan-Dewenter 2003). Furthermore, to our knowledge, SAR has never been applied to bee species richness in cities at such a large-scale, with the exception of the recent study by Ferrari and Polidori (2022), who report interesting new results on the functional characteristics of urban bee species pools, notably revealing differential occurrence of bee species depending on their life history traits. However, unlike our study, the richness of urban species pools they reviewed was independent of city surfaces, and these authors acknowledged that richness was primarily driven by unequal sampling efforts in their study, which is indeed a challenging point to deal with in large meta-analyses. Herein, for each city, we could compute species richness extrapolations using common estimates of species richness, so as to account for missing species in each urban bee survey. In our dataset, the sampling effort in each city was high, with on average 67% of the total estimated species richness actually being detected.

Interestingly, our results show that wild bee species richness increases with total city area, which seems counterintuitive, as cities can be considered as limiting environments for pollinators (Geslin et al. 2016; Hamblin et al. 2018). The urban matrix is indeed mainly composed of impervious surfaces, lacking in floral and nesting resources, that are limiting factors for wild bees (Potts et al. 2005; Fortel et al. 2016). However, we know that cities filter out numerous pollinator species, leading to biotic homogenization of pollinating insect communities among urban habitats (Deguines et al. 2016). Such is the case for urban wild bee communities, where life-history traits such as above-ground nesting and polylectic diets are favored (Buchholz and Egerer 2020; Fauvau et al. 2022). This may explain why there is a non-negligible diversity of wild bees in cities, and why larger cities are associated with a higher richness of wild bee species. Indeed, larger cities provide numerous nesting sites for above-ground nesting species, resulting in greater abundance and diversity of this category of wild bees. Additionally, the increase in generalist polylectic species in cities may mitigate the impact of the reduction of floral resources and the prevalence of ornamental flowers in cities (Threlfall et al. 2016), that are not suitable to specialist, oligolectic species (Erickson et al. 2020) and often not attractive to many pollinators (Garbuzov et al. 2017).

Total city area was a predictor of bee species richness compared to UGS area, but we did not record any significant positive effect of UGS area. Although UGS are crucial for conserving pollinators in urban habitats (Baldock et al. 2019), our results suggest that they are not the only urban habitat hosting wild bees. Indeed, UGS can serve as refuges for urban pollinators, especially below-ground nesters, thus providing a diversity of nesting sites in the urban matrix. Furthermore, even though ornamental flowers are abundant in cities, and especially in UGS, native flora is also present in cities elsewhere than in UGS (Baldock et al. 2019; Levé et al. 2019), and the presence of both types of flora seems to be essential in maintaining pollinator biodiversity (Salisbury et al. 2015). Last, the role of trees planted along streets and roads is often neglected, whereas they provide important feeding and nesting resources for wild bees (Somme et al. 2016; Requier and Leonhardt 2020)

We recorded important inter-city variation in bee species richness that may not be fully explained by city area. This led us to analyze how residuals of the correlations between bee species richness and total city area may be linked to UGS layout. However, we did not detect any additional effect of UGS connectivity, UGS mean size, or number of UGS patches on wild bee species richness, although UGS connectivity has been shown to have a positive impact on pollinator abundance and richness (Graffigna et al. 2022). Nonetheless parts of the urban matrix other than UGS can still be suitable habitats for some pollinators. For example, urban trees planted along streets may provide important food resources for wild pollinators (Somme et al. 2016). Also, tree pits along streets can host a diversity of plants and offer nesting sites for some pollinators (Lundquist et al. 2022). As suggested by our results, UGS may not be the only suitable habitat for bees in cities, and thus the layout of UGS may not be as crucial as previously thought. However, it is worth noting that we did not consider UGS management, which can have a significant impact on wild bee diversity. For example, Shwartz et al (2013) found that in the city of Paris, gardens labelled “biodiversity-friendly” hosted significantly more pollinator and bird richness compared to classical gardens, due to the use of different management measures. Other studies also highlight the importance of UGS management on biodiversity (Threlfall et al. 2015; Fortel et al. 2016; Wastian et al. 2016; Daniels et al. 2020), and that not all UGS are equally valuable to pollinators (Dylewski et al. 2019). Indeed, local scale management practices can have important impacts on diversity of urban pollinator assemblages: for example, local richness of flowering plants and floral density along urban roadsides was positively correlated with pollinator abundance in the urban habitat (Dietzel et al. 2023). Unfortunately, we did not have enough details on this information in the cities considered here, especially at the UGS level.

Wild bee community differences among urban environments

We did not find any significant effect of city area or UGS area on the variation of wild bee community composition among our 20 western European cities. However, we still observed a very high level of wild bee community dissimilarity among cities, as indicated by the high value of the Sorensen dissimilarity index. Additionally, we found that most of the differences among cities were due to species turnover and not to nestedness of beta-diversity.

This suggests that each city has its unique wild bee community, and that these communities are not subsets of one another, but rather distinct ones with different species. However, we were unable to explain these differences using the variables that describe our cities.

Banaszak-Cibicka et al. (2020) studied beta diversity in rural, urban and suburban habitats, and found higher dissimilarity in wild bee communities in rural areas, with the lowest dissimilarity between habitats being recorded in urban environments (Banaszak-Cibicka and Zmihorski 2020). However, Fournier et al. (2020) found that the majority (65%) of total bee gamma taxonomic diversity among sites within the city of Zurich was due to beta diversity. This suggests that, in addition to having high diversity turnover across cities, it might also be significant within cities. However, as of today, large scale studies on wild bees beta diversity among cities are lacking, as most of them are based on a comparison between urban and non-urban environments (Deguines et al. 2016; Gruver and CaraDonna 2021; Villalta et al. 2022). Our study tried to fill this gap by giving insights into wild bee diversity among cities, and attempting to understand if city area or UGS area could explain differences in wild bee communities between cities.

(Near-)threatened species in urban environments

Cities have been previously described as "hotspots" for threatened species compared to non-urban areas in Australia (Ives et al. 2016). However, we did not find many threatened species in our set of 20 European cities, and their proportion was significantly lower compared to expectations from the European Red List of Bees. The presence of these (Near-)threatened species was not conditioned by city variables such as city area or UGS area of each city, which is not surprising given the low number of (Near-)threatened species in the dataset, leading to limited variability in their distribution. This does not necessarily mean that endangered wild bee species are absent or unaffected by city characteristics, but rather that more sampling at a smaller scale may be needed to detect them in urban habitats. Indeed, Grossmann et al. (2023) analyzed the impacts of alternative grassland management practices within the urban matrix and showed that endangered wild bee species responded positively to the local presence of pollinator-friendly plant species. It is also worth noting that Grossmann et al. (2023) used a local red list of bees, and conservation status might differ from the European Red List of Bees (Nieto et al. 2014) that we used in this study.

Conclusion & perspectives

Our study has established a formal Species-Area Relationship between city area and wild bee species richness, and highlighted that UGS area is not the main factor in predicting wild bee species richness in urban habitats. We, unfortunately, found fewer (Near-)threatened wild bee species than expected in the sampled cities, and as a result failed to explain what could drive their presence or absence in cities. However, we emphasized that urban wild bee communities are highly dissimilar, and that this dissimilarity is mostly due to different species in cities rather than some cities being subsets of others. Thus, we ask that managers and elected officials from different cities join their efforts and collaborate through city networks aimed at promoting global bee diversity through public awareness of the taxonomic uniqueness and complementarity of their respective city species pools. This study could be viewed as a baseline reference for stakeholders to assess how wild bee species diversity at a city-scale compares to the SAR expectations established herein (Figure 2).

To help them even further, it will be crucial in future studies to consider management practices of UGS, as we previously highlighted that not all UGS are equally beneficial to wild bees and more specifically to pollinators. We recommend that examining wild bee community variation with respect to UGS characteristics and management will aid in better understanding the factors shaping wild bee communities in cities and help improve the design and management practices of urban green spaces in favor of biodiversity.

Authors contribution

A.F., I.D. and M.H. conceptualized the study; A.F. conducted the statistical analyses and wrote the manuscript; I.D. and M.H. extensively reviewed the manuscript. All other authors contributed to the manuscript by providing data, and all have read and approved the manuscript.

Bibliography

- Anderson, David R., and Kenneth P. Burnham. 2002. "Avoiding Pitfalls When Using Information-Theoretic Methods." *The Journal of Wildlife Management* 66 (3): 912. <https://doi.org/10.2307/3803155>.
- Baldock, Katherine CR. 2020. "Opportunities and Threats for Pollinator Conservation in Global Towns and Cities." *Current Opinion in Insect Science* 38 (April): 63–71. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.01.006>.
- Baldock, Katherine CR, Mark A. Goddard, Damien M. Hicks, William E. Kunin, Nadine Mitschunas, Helen Morse, Lynne M. Osgathorpe, et al. 2019. "A Systems Approach Reveals Urban Pollinator Hotspots and Conservation Opportunities." *Nature Ecology & Evolution* 3 (3): 363–73. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0769-y>.
- Baldock, Katherine CR, Mark A. Goddard, Damien M. Hicks, William E. Kunin, Nadine Mitschunas, Lynne M. Osgathorpe, Simon G. Potts, et al. 2015. "Where Is the UK's Pollinator Biodiversity? The Importance of Urban Areas for Flower-Visiting Insects." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282 (1803): 20142849. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2849>.
- Banaszak-Cibicka, Weronika, Lucyna Twerd, Monika Fliszkiewicz, Karol Giejdasz, and Aleksandra Langowska. 2018. "City Parks vs. Natural Areas - Is It Possible to Preserve a Natural Level of Bee Richness and Abundance in a City Park?" *Urban Ecosystems* 21 (4): 599–613. <https://doi.org/10.1007/s11252-018-0756-8>.
- Banaszak-Cibicka, Weronika, and Michał Żmihorski. 2012. "Wild Bees along an Urban Gradient: Winners and Losers." *Journal of Insect Conservation* 16 (3): 331–43. <https://doi.org/10.1007/s10841-011-9419-2>.
- . 2020. "Are Cities Hotspots for Bees? Local and Regional Diversity Patterns Lead to Different Conclusions." *Urban Ecosystems* 23 (4): 713–22. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-00972-w>.
- Buchholz, Sascha, and Monika H. Egerer. 2020. "Functional Ecology of Wild Bees in Cities: Towards a Better Understanding of Trait-Urbanization Relationships." *Biodiversity and Conservation* 29 (9–10): 2779–2801. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-02003-8>.
- Daniels, Benjamin, Jana Jedamski, Richard Ottermanns, and Martina Ross-Nickoll. 2020. "A 'Plan Bee' for Cities: Pollinator Diversity and Plant-Pollinator Interactions in Urban Green Spaces." Edited by Adrian G Dyer. *PLOS ONE* 15 (7): e0235492. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0235492>.
- Deguines, Nicolas, Romain Julliard, Mathieu Flores, and Colin Fontaine. 2016. "Functional Homogenization of Flower Visitor Communities with Urbanization." *Ecology and Evolution* 6 (7): 1967–76. <https://doi.org/10.1002/ece3.2009>.
- Dietzel, Simon, Sandra Rojas-Botero, Johannes Kollmann, and Christina Fischer. 2023. "Enhanced Urban Roadside Vegetation Increases Pollinator Abundance Whereas Landscape Characteristics Drive Pollination." *Ecological Indicators* 147 (March): 109980. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.109980>.
- Dylewski, Łukasz, Łukasz Maćkowiak, and Weronika Banaszak-Cibicka. 2019. "Are All Urban Green Spaces a Favourable Habitat for Pollinator Communities? Bees, Butterflies and Hoverflies in Different Urban Green Areas." *Ecological Entomology* 44 (5): 678–89. <https://doi.org/10.1111/een.12744>.
- Erickson, E, S Adam, L Russo, V Wojcik, H M Patch, and C M Grozinger. 2020. "More Than Meets the Eye? The Role of Annual Ornamental Flowers in Supporting Pollinators." Edited by Theresa Pitts-Singer. *Environmental Entomology* 49 (1): 178–88. <https://doi.org/10.1093/ee/nvz133>.
- European Environment Agency. 2012. "Urban Atlas 2012 — Copernicus Land Monitoring Service." Copernicus. 2012. <https://land.copernicus.eu/local/urban-atlas/urban-atlas-2012>.
- Fauvau, Arthur, Mathilde Baude, Nicolas Bazin, William Fiordaliso, Alessandro Fisogni, Laura Fortel, Joseph Garrigue, et al. 2022. "A Large-Scale Dataset Reveals Taxonomic and Functional Specificities of Wild Bee Communities in Urban Habitats of Western Europe." *Scientific Reports* 12 (1): 18866. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-21512-w>.

- Felderhoff, Julia, Anika K. Gathof, Sascha Buchholz, and Monika Egerer. 2022. "Vegetation Complexity and Nesting Resource Availability Predict Bee Diversity and Functional Traits in Community Gardens." *Ecological Applications*, October. <https://doi.org/10.1002/eap.2759>.
- Ferenc, Michal, Ondřej Sedláček, Roman Fuchs, Marco Dinetti, Maurizio Fraissinet, and David Storch. 2014. "Are Cities Different? Patterns of Species Richness and Beta Diversity of Urban Bird Communities and Regional Species Assemblages in E Urope." *Global Ecology and Biogeography* 23 (4): 479–89. <https://doi.org/10.1111/geb.12130>.
- Ferrari, Andrea, and Carlo Polidori. 2022. "How City Traits Affect Taxonomic and Functional Diversity of Urban Wild Bee Communities: Insights from a Worldwide Analysis." *Apidologie* 53 (4): 46. <https://doi.org/10.1007/s13592-022-00950-5>.
- Floch, Jean-Michel, and Bernard Morel. 2011. "Panorama Des Villes Moyennes - Documents de Travail - H2011/01 | Insee." INSEE. 2011. <https://www.insee.fr/fr/statistiques/1380883>.
- Fortel, Laura, Mickaël Henry, Laurent Guilbaud, Anne Laure Guirao, Michael Kuhlmann, Hugues Mouret, Orianne Rollin, and Bernard E. Vaissière. 2014. "Decreasing Abundance, Increasing Diversity and Changing Structure of the Wild Bee Community (Hymenoptera: Anthophila) along an Urbanization Gradient." Edited by M. Alex Smith. *PLoS ONE* 9 (8): e104679. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104679>.
- Fortel, Laura, Mickael Henry, Laurent Guilbaud, Hugues Mouret, and Bernard E Vaissiere. 2016. "Use of Human-Made Nesting Structures by Wild Bees in an Urban Environment." *J Insect Conserv.*
- Fournier, Bertrand, David Frey, and Marco Moretti. 2020. "The Origin of Urban Communities: From the Regional Species Pool to Community Assemblages in City." *Journal of Biogeography* 47 (3): 615–29. <https://doi.org/10.1111/jbi.13772>.
- Garbuzov, Mihail, Karin Alton, and Francis L.W. Ratnieks. 2017. "Most Ornamental Plants on Sale in Garden Centres Are Unattractive to Flower-Visiting Insects." *PeerJ* 5 (March): e3066. <https://doi.org/10.7717/peerj.3066>.
- Garbuzov, Mihail, and Francis L. W. Ratnieks. 2014. "Quantifying Variation among Garden Plants in Attractiveness to Bees and Other Flower-Visiting Insects." Edited by Ken Thompson. *Functional Ecology* 28 (2): 364–74. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12178>.
- Geslin, Benoît, Violette Le Féon, Morgane Folschweiller, Floriane Flacher, David Carmignac, Eric Motard, Samuel Perret, and Isabelle Dajoz. 2016. "The Proportion of Impervious Surfaces at the Landscape Scale Structures Wild Bee Assemblages in a Densely Populated Region." *Ecology and Evolution* 6 (18): 6599–6615. <https://doi.org/10.1002/ece3.2374>.
- Geslin, Benoît, Violette Le Féon, Michael Kuhlmann, Bernard E. Vaissière, and Isabelle Dajoz. 2015. "The Bee Fauna of Large Parks in Downtown Paris, France." *Annales de La Société Entomologique de France (N.S.)* 51 (5–6): 487–93. <https://doi.org/10.1080/00379271.2016.1146632>.
- Graffigna, Sofia, Rocío A. González-Vaquero, Juan P. Torretta, and Hugo J. Marrero. 2022. "Importance of Urban Green Areas Connectivity for the Conservation of Pollinators." Preprint. In Review. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1415794/v1>.
- Grossmann, Anita Judit, Johann Herrmann, Sascha Buchholz, and Anika Kristin Gathof. 2023. "Dry Grassland within the Urban Matrix Acts as Favourable Habitat for Different Pollinators Including Endangered Species." *Insect Conservation and Diversity* 16 (1): 97–109. <https://doi.org/10.1111/icad.12607>.
- Gruver, Andrea, and Paul CaraDonna. 2021. "Chicago Bees: Urban Areas Support Diverse Bee Communities but With More Non-Native Bee Species Compared to Suburban Areas." Edited by Juliana Rangel. *Environmental Entomology* 50 (4): 982–94. <https://doi.org/10.1093/ee/nvab048>.
- Hall, Damon M., Gerardo R. Camilo, Rebecca K. Tonietto, Jeff Ollerton, Karin Ahrné, Mike Arduser, John S. Ascher, et al. 2017. "The City as a Refuge for Insect Pollinators: Insect Pollinators." *Conservation Biology* 31 (1): 24–29. <https://doi.org/10.1111/cobi.12840>.

- Hamblin, April L., Elsa Youngsteadt, and Steven D. Frank. 2018. "Wild Bee Abundance Declines with Urban Warming, Regardless of Floral Density." *Urban Ecosystems* 21 (3): 419–28. <https://doi.org/10.1007/s11252-018-0731-4>.
- Harrison, Tina, and Rachael Winfree. 2015. "Urban Drivers of Plant-pollinator Interactions." Edited by Karl Evans. *Functional Ecology* 29 (7): 879–88. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12486>.
- Howard, Guy. 2015. "'Get Bristol Buzzing', an Initiative to Make Life Better for Pollinating Insects in Bristol, Launches Today as Part of the City's Year as European Green Capital." University of Bristol. University of Bristol. 2015. <https://www.bristol.ac.uk/cabot/news/2015/get-bristol-buzzing.html>.
- Hsieh, T. C., and K. H. Ma and Anne Chao. 2022. "INEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity." <https://CRAN.R-project.org/package=iNEXT>.
- Ives, Christopher D., Pia E. Lentini, Caragh G. Threlfall, Karen Ikin, Danielle F. Shanahan, Georgia E. Garrard, Sarah A. Bekessy, et al. 2016. "Cities Are Hotspots for Threatened Species: The Importance of Cities for Threatened Species." *Global Ecology and Biogeography* 25 (1): 117–26. <https://doi.org/10.1111/geb.12404>.
- Krauss, Jochen, Thomas Alfert, and Ingolf Steffan-Dewenter. 2009. "Habitat Area but Not Habitat Age Determines Wild Bee Richness in Limestone Quarries." *Journal of Applied Ecology* 46 (1): 194–202. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01582.x>.
- Levé, Marine, Emmanuelle Baudry, and Carmen Bessa-Gomes. 2019. "Domestic Gardens as Favorable Pollinator Habitats in Impervious Landscapes." *Science of The Total Environment* 647 (January): 420–30. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.07.310>.
- Lundquist, Matthew J., Madison R. Weisend, and Hope H. Kenmore. 2022. "Insect Biodiversity in Urban Tree Pit Habitats." *Urban Forestry & Urban Greening* 78 (December): 127788. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2022.127788>.
- MacGregor-Fors, Ian, Lorena Morales-Pérez, and Jorge E. Schondube. 2011. "Does Size Really Matter? Species-Area Relationships in Human Settlements: Species-Area Relationships in Human Settlements." *Diversity and Distributions* 17 (1): 112–21. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00714.x>.
- Murgui, Enrique. 2007. "Effects of Seasonality on the Species–Area Relationship: A Case Study with Birds in Urban Parks." *Global Ecology and Biogeography* 16 (3): 319–29. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00304.x>.
- Nieto, Anna, Stuart P. M. Roberts, James Kemp, Pierre Rasmont, Michael Kuhlmann, Mariana García Criado, Jacobus C. Biesmeijer, et al. 2014. *European Red List of Bees*. LU: Publications Office. <https://data.europa.eu/doi/10.2779/77003>.
- Oksanen, Jari, Gavin L. Simpson, F. Guillaume Blanchet, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, et al. 2022. "Vegan: Community Ecology Package." <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pebesma, Edzer, Roger Bivand, Etienne Racine, Michael Sumner, Ian Cook, Tim Keitt, Robin Lovelace, et al. 2023. "Sf: Simple Features for R." <https://cran.r-project.org/web/packages/sf/index.html>.
- Potts, Simon G., Jacobus C. Biesmeijer, Claire Kremen, Peter Neumann, Oliver Schweiger, and William E. Kunin. 2010. "Global Pollinator Declines: Trends, Impacts and Drivers." *Trends in Ecology & Evolution* 25 (6): 345–53. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>.
- Potts, Simon G., Betsy Vulliamy, Stuart Roberts, Chris O'Toole, Amots Dafni, Gidi Ne'eman, and Pat Willmer. 2005. "Role of Nesting Resources in Organising Diverse Bee Communities in a Mediterranean Landscape." *Ecological Entomology* 30 (1): 78–85. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00662.x>.
- Prastacos, Poulicos, Apostolos Lagarias, and Nektarios Chrysoulakis. 2017. "Using the Urban Atlas Dataset for Estimating Spatial Metrics. Methodology and Application in Urban Areas of Greece." *Cybergeo*, May. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.28051>.
- R Core Team. 2021. "R: A Language and Environment for Statistical Computing." *R Foundation for Statistical Computing*, 2021. <https://www.R-project.org/>.

- Requier, Fabrice, and Sara D. Leonhardt. 2020. "Beyond Flowers: Including Non-Floral Resources in Bee Conservation Schemes." *Journal of Insect Conservation* 24 (1): 5–16. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00206-1>.
- Salisbury, Andrew, James Armitage, Helen Bostock, Joe Perry, Mark Tatchell, and Ken Thompson. 2015. "EDITOR'S CHOICE: Enhancing Gardens as Habitats for Flower-Visiting Aerial Insects (Pollinators): Should We Plant Native or Exotic Species?" Edited by Sarah Diamond. *Journal of Applied Ecology* 52 (5): 1156–64. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12499>.
- Seto, K. C., B. Guneralp, and L. R. Hutyrá. 2012. "Global Forecasts of Urban Expansion to 2030 and Direct Impacts on Biodiversity and Carbon Pools." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (40): 16083–88. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211658109>.
- Shwartz, Assaf, Audrey Muratet, Laurent Simon, and Romain Julliard. 2013. "Local and Management Variables Outweigh Landscape Effects in Enhancing the Diversity of Different Taxa in a Big Metropolis." *Biological Conservation* 157 (January): 285–92. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.09.009>.
- Somme, Laurent, Laura Moquet, Muriel Quinet, Maryse Vanderplanck, Denis Michez, Georges Lognay, and Anne-Laure Jacquemart. 2016. "Food in a Row: Urban Trees Offer Valuable Floral Resources to Pollinating Insects." *Urban Ecosystems* 19 (3): 1149–61. <https://doi.org/10.1007/s11252-016-0555-z>.
- Steffan-Dewenter, Ingolf. 2003. "Importance of Habitat Area and Landscape Context for Species Richness of Bees and Wasps in Fragmented Orchard Meadows." *Conservation Biology* 17 (4): 1036–44. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01575.x>.
- Taki, Hisatomo, Ryuki Murao, Katsushi Mitai, and Yuichi Yamaura. 2018. "The Species Richness/Abundance–Area Relationship of Bees in an Early Successional Tree Plantation." *Basic and Applied Ecology* 26 (February): 64–70. <https://doi.org/10.1016/j.baee.2017.09.002>.
- Theodorou, Panagiotis, Rita Radzevičiūtė, Guillaume Lentendu, Belinda Kahnt, Martin Husemann, Christoph Bleidorn, Josef Settele, et al. 2020. "Urban Areas as Hotspots for Bees and Pollination but Not a Panacea for All Insects." *Nature Communications* 11 (1): 576. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14496-6>.
- Threlfall, Caragh G., Alessandro Ossola, Amy K. Hahs, Nicholas S. G. Williams, Lee Wilson, and Stephen J. Livesley. 2016. "Variation in Vegetation Structure and Composition across Urban Green Space Types." *Frontiers in Ecology and Evolution* 4 (June). <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00066>.
- Threlfall, Caragh G., Ken Walker, Nicholas S.G. Williams, Amy K. Hahs, Luis Mata, Nigel Stork, and Stephen J. Livesley. 2015. "The Conservation Value of Urban Green Space Habitats for Australian Native Bee Communities." *Biological Conservation* 187 (July): 240–48. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.05.003>.
- Villalta, Irene, Christophe Bouget, Carlos Lopez-Vaamonde, and Mathilde Baude. 2022. "Phylogenetic, Functional and Taxonomic Responses of Wild Bee Communities along Urbanisation Gradients." *Science of The Total Environment* 832 (August): 154926. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154926>.
- Wastian, Laura, Philipp Andreas Unterweger, and Oliver Betz. 2016. "Influence of the Reduction of Urban Lawn Mowing on Wild Bee Diversity (Hymenoptera, Apoidea)." *Journal of Hymenoptera Research* 49 (April): 51–63. <https://doi.org/10.3897/JHR.49.7929>.
- Wenzel, Arne, Ingo Grass, Vasuki V. Belavadi, and Teja Tscharntke. 2020. "How Urbanization Is Driving Pollinator Diversity and Pollination – A Systematic Review." *Biological Conservation* 241 (January): 108321. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108321>.
- Wilk, Bettina, Veronica Rebollo, and Serene Hanania. 2020. "Guide pour les villes respectueuses des pollinisateurs : Comment les aménageurs et les gestionnaires de l'occupation du sol peuvent-ils créer des environnements urbains favorables pour les pollinisateurs ?" *Recommandations préparées par ICLEI Europe pour la Commission européenne*.
- Yao, Yao, Tao Cheng, Zhenhui Sun, Linlong Li, Dongsheng Chen, Ziheng Chen, Jianglin Wei, and Qingfeng Guan. 2022. "VecLI: A Framework for Calculating Vector Landscape Indices

- Considering Landscape Fragmentation.” *Environmental Modelling & Software* 149 (March): 105325. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2022.105325>.
- Zabel, Florian, Ruth Delzeit, Julia M. Schneider, Ralf Seppelt, Wolfram Mauser, and Tomáš Václavík. 2019. “Global Impacts of Future Cropland Expansion and Intensification on Agricultural Markets and Biodiversity.” *Nature Communications* 10 (1): 2844. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10775-z>.
- Zaninotto, Vincent, and Isabelle Dajoz. 2022. “Keeping Up with Insect Pollinators in Paris.” *Animals* 12 (7): 923. <https://doi.org/10.3390/ani12070923>.
- Zaninotto, Vincent, Arthur Fauviau, and Isabelle Dajoz. 2023. “Diversity of Greenspace Design and Management Impacts Pollinator Communities in a Densely Urbanized Landscape: The City of Paris, France.” *Urban Ecosystems*, March. <https://doi.org/10.1007/s11252-023-01351-x>.
- Zaninotto, Vincent, Adrien Perrard, Olivier Babiard, Amandine Hansart, Cécile Hignard, and Isabelle Dajoz. 2021. “Seasonal Variations of Pollinator Assemblages among Urban and Rural Habitats: A Comparative Approach Using a Standardized Plant Community.” *Insects* 12 (3): 199. <https://doi.org/10.3390/insects12030199>.
- Zaninotto, Vincent, Xavier Raynaud, Emmanuel Gendreau, Yvan Kraepiel, Eric Motard, Olivier Babiard, Amandine Hansart, Cécile Hignard, and Isabelle Dajoz. 2020. “Broader Phenology of Pollinator Activity and Higher Plant Reproductive Success in an Urban Habitat Compared to a Rural One.” *Ecology and Evolution* 10 (20): 11607–21. <https://doi.org/10.1002/ece3.6794>.
- Zurbuchen, Antonia, Lisa Landert, Jeannine Klaiber, Andreas Müller, Silke Hein, and Silvia Dorn. 2010. “Maximum Foraging Ranges in Solitary Bees: Only Few Individuals Have the Capability to Cover Long Foraging Distances.” *Biological Conservation* 143 (3): 669–76. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.003>.

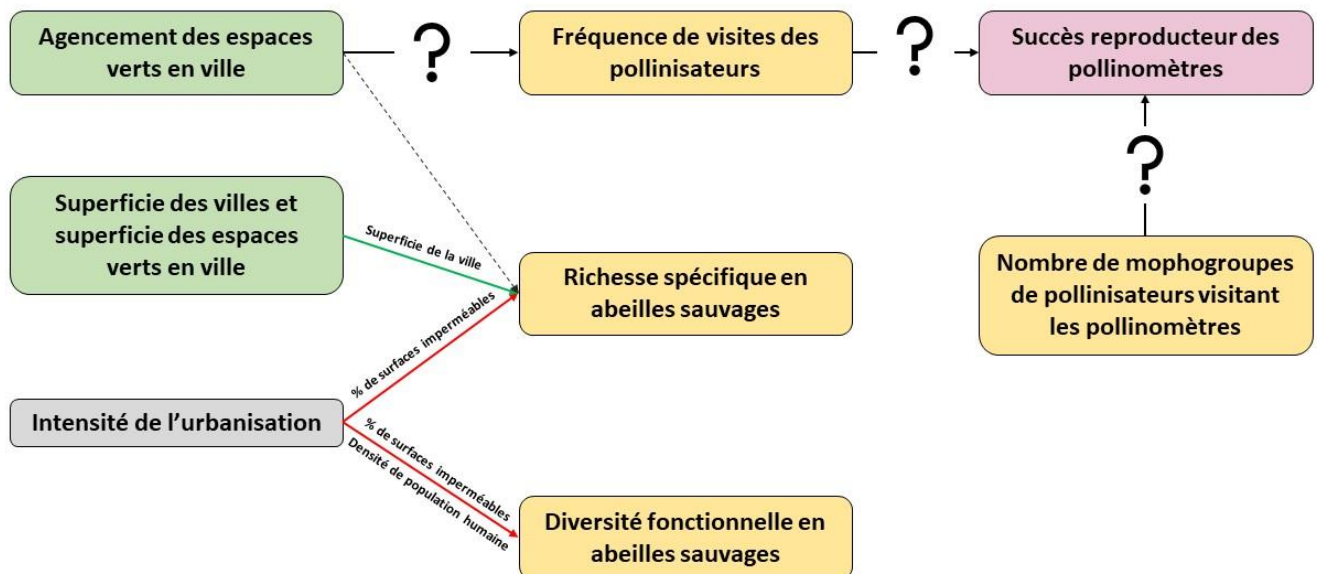
Supplementary material – chapter 2

Cities	Country	Number of inhabitants	City size	Observed species richness	Estimated species richness	Cities sampling coverage	Latitude	Longitude
Angers	France	156037	4450.09983	88	170.44	0.31382419	47.4766224	-0.55623608
Annecy	France	130175	6984.54422	70	137.871	0.58129588	45.9016566	6.11807573
Caluire-et-Cuire	France	43816	1038.48149	14	29.789	0.71891386	45.797678	4.85158015
Decines-Charpieu	France	28730	1711.04563	36	83.771	0.46638747	45.7719748	4.96170649
Geneve	Switzerland	204784	1829.33526	114	148.124	0.5831566	46.2070752	6.14374515
Lille	France	234842	3483.37959	88	128.484	0.39707451	50.6318472	3.0470112
Lyon	France	518635	4798.02685	194	238.075	0.82010919	45.7549265	4.83635756
Marseille	France	861635	24216.5609	181	268.735	0.42798668	43.2923722	5.41912451
Meyzieu	France	33725	2337.33829	130	166.193	0.4958694	45.7771566	5.0062955
Mons	Belgium	95613	14757.9127	121	128.04	0.5224692	50.4524126	3.97194851
Nancy	France	105743	1496.03115	69	107.118	0.60945082	48.6900772	6.1752858
Nantes	France	314503	6579.68753	132	164.245	0.34252693	47.2320008	-1.54819483
Paris	France	2161000	10539.1763	91	140.963	0.14964623	48.8566267	2.34288553
Rillieux-la-Pape	France	30366	1455.5523	101	130.408	0.3656776	45.8205272	4.89886952
Saint-Genis-Laval	France	21695	1290.9757	30	89.375	0.46540368	45.6943181	4.78933436
Saint-Herblain	France	46998	2999.7675	87	141.363	0.34548502	47.2248875	-1.63411485
Sainte-Foy-les-Lyon	France	22383	683.798573	110	140.588	0.85679346	45.7358889	4.79358589
Uccle	Belgium	85099	2286.8455	93	100.525	0.2401324	50.7898692	4.36136839
Vandoeuvre-les-Nancy	France	30273	944.339637	27	41.231	0.37703359	48.657587	6.16463849
Villeurbanne	France	148754	1494.94469	144	217.607	0.62415445	45.7710525	4.88899425

Table A1. Descriptive data of the 20 cities we used for our analyses.

Chapitre 3

Influence des milieux urbains sur la fonction de pollinisation, rôles des espaces verts et de leur agencement sur les fréquences de visites et relations succès reproducteur-fréquences de visites



Objectifs et contexte

Si dans les chapitres précédents, nous avons étudié les communautés d'abeilles sauvages, ce chapitre est dédié à la pollinisation. La pollinisation est en effet une fonction écologique essentielle, et l'étudier dans un contexte de changements globaux, en particulier en milieu urbain, est important. Les objectifs de ce chapitre seront d'évaluer la fonction de pollinisation en milieu urbain, puis de lier cette fonction de pollinisation aux caractéristiques des milieux urbains, en particulier la quantité et l'agencement des espaces verts en ville.

Matériel et Méthodes

Nous avons mis en place un protocole standardisé, qui a été répliqué dans 16 villes de France, Belgique et Suisse, en 2021 et 2022. Le protocole était également répliqué 3 fois dans l'année, en début, milieu et fin de saison. Afin de quantifier la fonction de pollinisation, nous avons utilisé une espèce dite pollinomètre, la moutarde blanche *Sinapis alba*. Un pollinomètre est une espèce modèle de plante entomophile servant à estimer l'intensité de la pollinisation grâce au comptage du nombre de visites de pollinisateurs sur les plantes expérimentales et grâce à l'analyse du succès reproducteur (taux de fructification, nombre de graines par fruit) qui en résulte. Les pollinisateurs ont été divisés en 9 morphogroupes différents (petite/grande abeille sauvage, abeille domestique, bourdon, syrphe, etc...) et chaque insecte visitant nos plantes a été catégorisé selon ces morphogroupes. Nous avons également mesuré l'efficacité de la pollinisation à travers le succès reproducteur des plantes pollinomètres (taux de fructification et quantité de graines par fruit). Des variables de contrôle, comme l'écran floral des plantes et la température ambiante ont également été mesurées.

Concernant les variables paysagères, nous avons calculé le nombre de patches d'espaces verts, leur connectivité et leur taille moyenne à l'échelle globale de la ville. A une échelle locale (500 mètres autour de chaque site d'échantillonnage), nous avons également calculé le nombre de patches d'espaces verts, ainsi que leur taille moyenne.

Ensuite, à l'aide de modèles linéaires mixtes, nous avons analysé les relations entre la fréquence de visites des pollinisateurs et les variables paysagères. Enfin, nous avons analysé, grâce à des modèles linéaires mixtes, les relations entre nombre de morphogroupes visitant les plantes, fréquences de visites et succès reproducteur des plantes.

Résultats

Nous avons observé une pollinisation intense tout au long de l'année, avec une saisonnalité marquée et un maximum de visites en milieu de saison. Nous avons également pu mettre en évidence une relation négative entre le nombre de patches d'espaces verts à une échelle locale et globale, et la fréquence de visites des petites abeilles sauvages. Pour tous les morphogroupes, l'écran floral des

plantes influait positivement sur leur fréquence de visites. Concernant l'efficacité de la pollinisation en milieu urbain, nous avons trouvé une relation positive entre le succès reproducteur des pollinomètres et le nombre de morphogroupes les visitant, ainsi qu'une relation positive entre succès reproducteur et fréquence de visites des petites abeilles sauvages.

Discussion

Cette étude à grande échelle de la fonction de pollinisation révèle que les caractéristiques des milieux urbains n'ont d'effet que sur la fréquence de visites des petites abeilles sauvages, avec un effet négatif de la fragmentation des habitats (nombre de patches d'espaces verts). Ces mêmes petites abeilles sauvages sont également les seuls pollinisateurs à être significativement associés au succès reproducteur de l'espèce pollinomètre, soulignant leur rôle majeur, mais suggérant peut-être également une efficacité moindre des autres morphogroupes dans la pollinisation. De plus, le nombre de morphogroupes visitant les plantes semble déterminant pour leur succès reproducteur, soulignant une fois de plus l'importance de communautés diverses pour le succès reproducteur des espèces végétales. Il faut cependant noter que ces analyses sont basées sur une seule espèce de plante, et les résultats pourraient différer avec l'utilisation d'une autre espèce pollinomètre.

A large-scale experimental approach shows that pollination function in urban environments is driven by floral display and pollinator diversity, as well as habitat fragmentation

Authors (Temporary list): Arthur FAUVIAU, Cécile ALBERT, Christophe ANDALO, Monique BURRUS, Pierre-Olivier CHEPTOU, Beatriz DECENCIERE, Renan DESTRADE, Nathalie ESCARAVAGE, Christian FAUCHER, William FIORDALISO, Floriane FLACHER, Benoit GESLIN, Amandine HANSART, Nina HAUTEKEETE, Charlène HEINIGER, Cécile HIGNARD, Anne-Laure JACQUEMART, Léna JEANNEROD, Alicia LE GUYADER, Marine LEMAIRE, Mathieu LIHOREAU, Ronja MATMANN, Gabrielle MARTIN, Nadia MICHEL, Alice MICHELOT-ANTALIK, Denis MICHEZ, Céline MONTHERAT, Eric MOTARD, Grégoire NOEL, Stéphane PAOLILLO, Magalie PICHON, Yves PIQUOT, André PORNON, Lise ROPARS, Anne VALLET, Anabelle VAYSSIE, Marie ZARKADJAN, Mickaël HENRY, Yvan KRAEPIEL, Isabelle DAJOZ

Keywords: *pollination, pollinators, pollinometer, urban environments, Sinapis alba, reproductive success, visitation rate.*

Abstract

Pollination is an essential ecosystem function, as it conditions the reproduction of a majority of flowering plants. It thus holds an important economic value, but is also at the basis of ecosystem functioning. In this context, it appears essential to evaluate the status of pollination function in urban habitats, since these are expected to expand in the future. Thanks to a 2-years replicated experiment carried out at a large scale in 16 cities of western Europe, we estimated pollination function in these urban environments, and inferred the local and landscape variables affecting it. We used the white mustard *Sinapis alba* as a pollinometer species. We recorded a marked seasonality of pollinator activity in cities. We also found the pollinometer reproductive success to be positively affected by pollinator morphogroup diversity, as well as by small wild bee visitation rates. The latter variable was negatively impacted by greenspace fragmentation at the city scale. At the local scale (i.e. greenspace scale) visitation rate of all pollinator morphogroups was positively affected by the pollinometer floral display. These results emphasize the impact of habitat fragmentation on pollination in urban environments, and on the role of pollinators functional diversity in ensuring its persistence. These results also underline the need for more studies on how local management practices of urban green spaces influence pollinator diversity and the pollination function.

Introduction

The decline of pollinating insects raises considerable concern, as they condition the reproduction of most wild and cultivated plant species (Potts et al. 2010; Powney et al. 2019). Land-cover changes are acknowledged as one of the main drivers of this decline (LeBuhn and Vargas Luna 2021). Agriculture and urbanization are the main causes of land-cover changes, and among the most important “Big Killers” of biodiversity identified by Maxwell et al (2016). As a consequence, pollinators face a decrease in the amounts of nesting sites and floral resources, both of high importance for their survival (Potts et al. 2005; Fortel et al. 2016; Cohen et al. 2021).

These land-cover changes are scheduled to strongly increase in the near future, mainly due to the expansion of urban habitats (United Nations, Department of Economic and Social Affairs, and Population Division 2019), as a three-fold increase in urban lands is expected between 2000 and 2030 (Seto, Guneralp, and Hutyrá 2012). Therefore, a better understanding of the impact of urbanization on pollinators and the ecosystem service of pollination function is urgently needed.

Since plants are the primary producers in terrestrial ecosystems, pollination forms the basis of all food web as a key limiting factor to plant reproduction. Indeed, it is estimated that 87.5% of angiosperms are pollinated by animals (Ollerton, Winfree, and Tarrant 2011), with a majority of those being insects, though we also find some pollinating vertebrates such as birds (Wilson et al. 2007) or bats (Baqi et al. 2022). The major groups of pollinating insects are bees, a majority of them being wild species, apart from the domestic bee, *Apis mellifera*, used to pollinate crops and to produce honey. Other orders of insects also contribute to pollination, such as *Diptera*, particularly hoverflies (Jauker et al. 2012; Doyle et al. 2020; Rader et al. 2020), *Coleoptera* (mainly beetles Mawdsley 2003), or *Lepidoptera* (butterflies and moths, Hahn and Brühl 2016; Rader et al. 2020).

There is growing evidence that urbanization modifies pollinator communities (Bates et al. 2011), especially at the functional level, leading to biotic homogenization of flower visitors (Deguines et al. 2016). However, a literature review shows that urbanization can have contrasted impacts on the species richness of pollinator communities (Geslin et al. 2016; Theodorou et al. 2020; Grossmann et al. 2023), and on the ability of these communities to provide the pollination function (Theodorou et al. 2020; Zaninotto et al. 2020). Thus, large-scale work on the impact of urbanization on pollinator communities and the pollination function is needed.

Indeed, given the importance of pollination and the predicted expansion of urban habitats, it appears essential to quantify pollination function, and understand its drivers in cities in order to better preserve it. In the present study, we will tackle on the response of the pollination function to urbanization, using an experimental approach replicated in 16 cities of Western Europe, and using a common plant species that will serve as a pollinometer. Several previous studies quantified pollination

function using “pollinometers”, which are plants used to measure pollination, through the insect visitation rate, and the resulting plant reproductive success. These plants usually have a low self-fertilization rate, meaning that the two gametes that produce fruits are not from the same individual. Recently, several plant species have been used as pollinometers, such as the white mustard *Sinapis alba* (Theodorou et al. 2017; Zaninotto et al. 2020), the birdsfoot trefoil *Lotus corniculatus* (Zaninotto et al. 2020), the red clover *Trifolium pratense* (Theodorou et al. 2020), *Trifolium repens* (Verboven et al. 2014), *Digitalis purpurea* (Verboven, Brys, and Hermy 2012), jalapeño *Capsicum annuum* (Cohen et al. 2021), or even plant assemblages (*Borago officinalis*, *Sinapis alba*, *Trifolium pratense* and *Trifolium repens*, Theodorou et al. 2017).

In these studies, authors inferred the impacts of urbanization on pollination function. Namely, Cohen et al. (2021) found that the number of seeds per fruit was significantly higher when the local floral resources were higher. They also found a positive relationship between pollinator richness and seed number when local floral resources were high. In studies comparing urban and rural habitats, *Sinapis alba* and *Trifolium pratense* exhibited a higher number of seeds per fruit in urban environments (Zaninotto et al. 2020; Theodorou et al. 2020) and *Sinapis alba* also exhibited a higher proportion of flowers giving fruits in urban areas (Zaninotto et al. 2020). Finally, a more important seed set in urban compared to agricultural environments has been shown on an assemblage of 4 different plant species (Theodorou et al. 2017). Because of the hotter climate in cities due to the urban heat island effect, we may hypothesize that pollinator activity and pollination last longer in urban habitats. This factor is one of the hypotheses mentioned in Zaninotto et al (2020) to explain their results.

However, if the previously mentioned studies on urban pollination tackle very important questions, these results are not generalizable and are difficult to compare. Indeed, studies have been carried out in different cities, using different plant species as pollinometers and existing data were collected in a single city, or a few cities. As a consequence, we think it is not yet possible to identify global urban drivers influencing pollination function.

In our study, we aim to provide a comprehensive analysis of urbanization impacts on the pollination function, thanks to a standardized protocol replicated in 16 cities of three European countries (France, Belgium, and Switzerland) This experimental protocol involved the same pollinometer plant species across all cities and over the course of the season (spring-summer-fall) across two consecutive years. We hypothesize that the large spatial and time scales of our study will contribute to the assessment of the pollination function in urbanized areas of western Europe. This large-scale experimental design should allow us to compare the status of the pollination function among cities, but also among sites within cities, thus giving insights into the impact of local and global landscape characteristics, and local management practices on pollination in cities.

Overall, this will help city managers and stakeholders better conserve pollination function in cities by understanding more precisely the impact of urban development and surrounding urban green spaces (UGS) on pollination. We hope it will also be useful for future city trajectories.

In the present work, we will (i). evaluate the pollination function in urban environments and its phenology, (ii). assess the impact of local and global variables on pollination intensity (e.g., insects visitation rate), (iii). try to link pollination efficiency (e.g., plant reproductive success) to pollination intensity and (iv) explore the links between pollination efficiency and morphogroups diversity of pollinator assemblages.

We expect that (i) pollination function should be maintained in urban environments and that the urban microclimate could induce a higher pollinator activity early and late in the season. This has already been documented (Zaninotto et al. 2020), and a previous study also found that patterns of bee species richness and abundance had a low variation throughout the year in urban places (Leong et al. 2016). We also hypothesize that (ii) local and global landscape variables should influence pollination intensity. At a global scale, the total surface area and connectivity of UGS should positively influence visitation rate of the pollinator species, since surface area of potential habitats area has already been shown to positively influence pollinators' abundance and diversity in other contexts (Steffan-Dewenter 2003). For the same reason, we hypothesize that at a local scale, the surface of UGS should influence positively the insect visitation rate. Finally, we expect that the fruit and seed sets should be positively influenced by the numbers of (iii) plant-insect interactions and (iv) visiting morphogroups. Indeed, plant reproductive success has already been positively linked to pollinator's diversity and species richness (Albrecht et al. 2012; Lowenstein, Matteson, and Minor 2019; Cohen et al. 2021).

Material and Methods

Experimental design

This experimental study was conducted in 16 cities in France, Belgium and Switzerland (Figure 1), and a total of 83 different sites. Cities were selected following a call for proposals in 2020, where scientific institutions and cities councils from French-speaking cities of France, Belgium and Switzerland could willingly join the project. With this call for participation, we gathered co-workers from cities that varied in size, but also in urban density. Indeed, our cities array included not only small or middle-sized cities such as Fontainebleau (France, 15000 inhabitants), but also bigger and denser cities such as Paris (France, 2.1 million inhabitants) or Marseille (France, 860000 inhabitants).

The experiment lasted two years (2021, 2022), with three fieldwork sessions per year, for a total of 6 sessions, each session spanning over 2 consecutive weeks. Each year, the first session took place during the first half of April, the second during the last week of May and the first of June, and the last during

the last two weeks of September. This allowed us to assess the pollination function over the beginning, the peak and the ending of the pollination season. We chose not to sample too early and not too late in the year since the protocol was replicated at different latitudes, and biological activity in most northern cities begins later and ends earlier than in most southern ones.

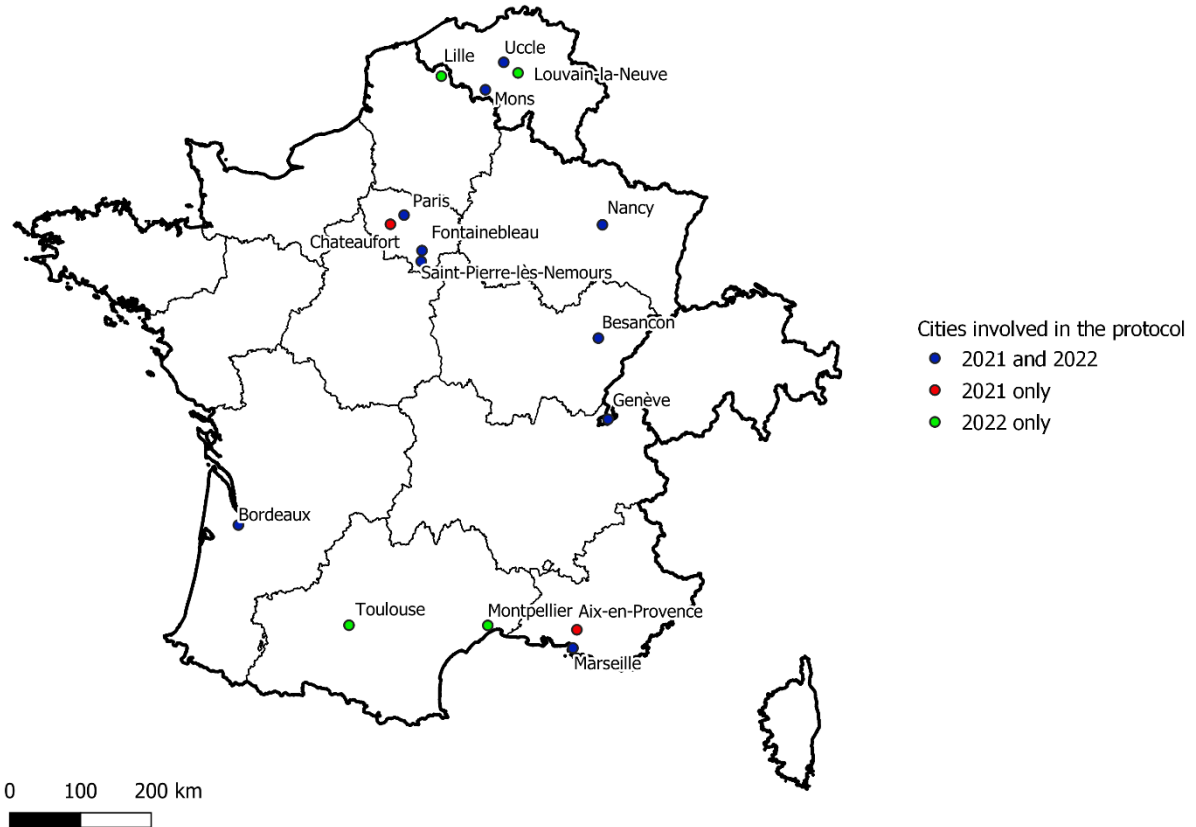


Figure 1. Map of France, Belgium and Switzerland, representing the different cities involved in the protocol. Blue dots represent cities which participated in both 2021 and 2022 years; red dots represent cities which only participated in 2021; and green dots only in 2022.

Sites selection

On average 5 experimental sites were set up per city, each distant of at least 500 meters, to avoid spatial autocorrelation between sites. This was, of course, easier to achieve for larger cities, and sometimes harder for small ones. Overall, the majority of cities had 5 sites, with a minimum of 3 (Besançon, Uccle) and a maximum of 9 (Paris). Sites were chosen to be exclusively urban green spaces (UGS), excluding private gardens. Some of them were open, other closed to public. Sites were chosen to best reflect the diversity of UGS management practices of each city.

Plant material

We used the white mustard (*Sinapis alba*, Brassicaceae) as a pollinometer plant. This species has already been used for this purpose in previous studies (Theodorou et al. 2017; Zaninotto et al. 2020)

and is particularly adapted for several reasons. It is a native species of the biogeographical zone encompassed, it is easy to grow, and it flowers during a long period. From previous studies, it is also known that a wide variety of pollinators visit *Sinapis alba* (Zaninotto et al. 2020), making it appropriate to study pollination function as a whole. Finally, this plant has a low self-fertilization rate (around 5%, Zaninotto et al. 2020), which makes it appropriate to measure its reproductive success from pollination by insects.

All the seeds used in this study were issued from the same pool (*Semences du Puy*, Le Puy-en-Velay, France) and participants in each city grew their own plants in greenhouses. Plants were grown in 2L individual pots, to facilitate their transportation in the field. Growing conditions varied sometimes, as not all participants had greenhouses with controlled temperature. However, thanks to the long flowering period of the plant, we could ensure the temporal coordination of the field work.

Experimental setting

For each site and each field session, we used 7 randomly selected plants to bring them on the field: 6 plants were to be exposed to pollinators, and one served as a control plant (hereafter *control*). For each plant, we identified a branch portion to be surveyed for plants reproductive success. The surveyed branch portions were delineated by a thread on each side, below the first and after the last open flower.

Then, for each plant, we counted the number of open flowers on the surveyed branch, as well as the number of inflorescences with at least one open flower.

Afterward, all seven plants were carried to the field, with special attention not to make contact between flowers of different plants. We paid attention to bring the control plant with the others to the field, in order to be able to measure pollination that could arise from plant handling or transportation. Field sessions were carried out on days with a minimal temperature of 10°C, little wind and no rain.

Once on the field, we placed the pots containing each of the six experimental plants in a hexagonal shape, not less than 5 meters apart from any flowerbed, to reduce the potential influence of an important nearby floral density. This location stayed the same at each site during the course of the whole experiment (i.e., 6 sessions during the two consecutive years). The seventh plant (i.e. control), was placed nearby, covered by an insect-proof net to prevent pollinators from reaching the flowers. We then recorded the time at which the first insect pollinator visited the plants.

From this moment on, we recorded every pollinator visiting the plants. A visit is defined by the active foraging of a pollinator on a flower. This behavior is easily recognizable for bees, as they push their head inside the flowers to collect nectar. As insects could not be individually marked, multiple visits could be carried out by a single individual. Each insect was also assigned to one of the 9 morphogroup

categories (Geslin et al. 2013): large wild bees (body length more than 1 cm), small wild bees (body length less than 1cm, bumblebees, domestic bees, wasps, butterflies, hoverflies, non-hoverfly *Diptera*, and other pollinators.

We stopped recording pollinators after 100 visits, or with a time threshold of 1 hour if the 100 pollinator visits had not been reached before this threshold time. In the former case, we noted the time at which we stopped recording pollinators. In all cases, the plants stayed on the field for one hour, to standardize the comparison of their reproductive success across sites, cities and years.

We also estimated the floral cover around the field experimental setup. To do so, we randomly selected 3 quadrats of 1m² in a 5 meters radius around the plants. In each quadrat, we counted the number of floral units, as defined by Baude et al. (2016). The diameter of three randomly chosen floral units was measured for each blooming species. Then, we could calculate an estimate of the floral display around our experiment (hereafter *floral index*).

Finally, we measured the ambient temperature using the mobile application *La météo agricole*, since temperatures may influence pollinator activity.

Once the hour of exposure to pollinators ended, plants were brought back to the insect-proof greenhouses where they had previously been cultivated, and left for around 3 to 4 weeks for fruits to develop.

After this time, surveyed branch portions were harvested and sent to Paris where all data on pollinometer reproductive success were gathered to exclude potential biases induced by too many experimenters

Reproductive success measurement

We estimated the reproductive success of each plant through two complementary measures. We first counted the number of fruits on the surveyed branch portion. We considered a fruit when it presented one or several clear bulges, each bulge being due to the presence of a seed. We then divided the number of fruits by the number of initial open flowers to calculate the percent of flowers giving fruits following the field sessions, for each plant. We then averaged, per site, session and year, the percentage of fruit of the 6 exposed plants.

To measure the seed set of each plant, we randomly selected 5 fruits among those on the surveyed branch portion. If we had 5 fruits or less, we took all of them. We opened the fruits, and counted the number of seeds inside. We then divided the total number of seeds by the number of fruits opened (5 or less), to have an estimate of the mean number of seeds per fruit. We once again averaged, per site, session and year, the mean number of seeds per fruit produced by the 6 exposed plants.

Using this process, we also measured the reproductive success of the control plants. Since *Sinapis alba* has a low self-fertilization rate, the percentage of fruits for controls should be relatively low. However, many control plants had fruits (Appendix A2), and this needed to be controlled for in the subsequent analyses. To do so, we averaged the percent of fruits on the controls per city and session (hereafter *control fruits*). We believe this is the best proxy to reflect the real impact of self-pollination and local plant handling conditions on plants reproductive success. Indeed, plants transportation and handling conditions are relatively similar among sites within a city during a given session, so this method avoids putting too much emphasis on a single control bearing many fruits, which may not reflect the overall reproductive success of control plants during a session.

GIS calculations

The GIS calculations were carried out using the Urban Atlas 2012 layers from Copernicus (European Environment Agency 2012) except for Saint-Pierre-lès-Nemours and Fontainebleau (France), these two cities not being included in Urban Atlas. Instead, we used the layer from the *Institut d'Aménagement et d'Urbanisme (IAU)*, from the *Institut Paris Region* (Institut Paris Region 2018), which we considered comparable to Urban Atlas. We could not use the Urban Atlas 2018 version since it is only partially validated (European Environment Agency 2018). We considered the following Urban Atlas 2012 categories to calculate the landcover of UGS within each city: *Green Urban Areas (14100)*, *Permanent crops (22000)*, *Pastures (23000)*, *Forest (31000)* and *Herbaceous vegetation associations (32000)*. We excluded *Arable lands (21000)*, *Open spaces with little or no vegetation (33000)*, and *Land without current use (13400)*. The latter was excluded as it is a dynamic category, with many expected land use changes. The following IAU categories were also included in the UGS category: *Forests (1-3)*, *semi-natural areas (4)*, *grasslands (6)*, *orchards & nursery (7)*, *vegetable gardening & horticulture (8)*, *public parks or gardens (11)*, *campsites (16)*, *UGS for entertainment (17)*, *cemeteries (18)* and *grassy areas with or without trees (19)*. Again, we did not include *vacant lands (20)* for the same reason as mentioned before with *Land without current use*.

City-scale land-use: Since the experimental sites for each city were not distributed over the entirety of the urban matrix, landscape characteristics had to be measured on a subset of each city's surface, that was determined as follows. We drew a convex polygon that encompassed all the sampling points using the *Minimum bounding geometry* tool, with the *Convex envelop* option in QGIS (v3.10). We then drew a 500 meters buffer around this polygon, since it matches the mean pollinator flight distance, particularly wild bees (Greenleaf et al. 2007) and defined the resulting polygon as our study zone. All the following calculations on urban land-use characteristics were then carried out in this study zone, this being done for each city.

Following Prastacos et al. (2017), we grouped together all UGS that were less than 20 meters apart from each other. We then used the VecLI software (Yao et al. 2022) to calculate the landscape characteristics of our cities: the number of UGS (number of patches), their mean size (ha), and their connectivity, defined by the UGS mean nearest neighbor distance to each other (meters).

Local-scale land-use: To analyze the effects of local land-use, we drew 500 meters buffers around each sampling point, and measured the number and the proportion of UGS in the areas, as well as their mean size (m²). This time, we considered all UGS individually.

If not otherwise specified in the Material and Methods section, GIS analyses were carried out using R v4.1.1.

Statistical analyses

Control variables

In a first step, we identified a set of variables that are not controlled experimentally and are liable to generate statistical noise. These variables belong to two categories: environmental variables, which are the floral index and the temperature at a site; and a plant variable, which is the number of inflorescences, averaged per site over the 6 exposed plants.

To these variables, in each of the following models, we added a nested *random effect* to reflect the temporal and spatial experimental structure. This effect was the city, nested in the sampling period (early, mid, or late), nested within the year. Here, the city effect also accounted for the experimenter effect.

Pollination intensity analysis

We first analyzed the city characteristics effects on the number of pollinator visits, an estimate of pollination intensity. Note that we used the number of visits during an hour of experiment (*visitation rate*). To do so, and when the amount of time needed to record 100 visits lasted less than an hour, we converted the number of visits during this amount of time to the number of visits in an hour. Thus, we could compare sites where the visits count lasted for one hour, and sites where it lasted less. We ran several models with the variables mentioned earlier to assess relationships between pollinator visitation rate, local and global landscape variables. These models (1 to 16) are summed up in Table 1.

Pollination efficiency analysis

Then, we assessed the effect of visitation rate on the efficiency of pollination. To do so, we built two models (13 and 14, Table 1) using the mean percent of fruits produced by plants in a session as our

dependent variable (hereafter *fruit set*). One model described the effect of the number of pollinators morphogroups (13) on fruit set, and the other analyzed relationships between particular morphogroups and the fruit set (14).

Finally, we ran two models (models 15 and 16, Table 1), to assess relationships between visitation rates and seed set.

Model ID	Dependent variable (visitation rate)	Independent variables	
1	All pollinators	<u>Global variables (at city scale)</u> - UGS connectivity - Number of UGS patches per hectare - Mean UGS size	<u>Check variables</u> - Number of inflorescences - Floral index - Temperature - Random effect
2	Small wild bees		
3	Large wild bees		
4	Bumblebees		
5	Domestic bees		
6	Hoverflies		
7	All pollinators	<u>Local variables</u> (in a 500m buffer) - Number of UGS patches - Mean UGS size	
8	Small wild bees		
9	Large wild bees		
10	Bumblebees		
11	Domestic bees		
12	Hoverflies		
13/15	Fruit set / Seed set	- Visitation rate, all morphogroups - Number of morphogroups visiting the plants - Number of inflorescences - Control fruits - Random effect	
14/16	Fruit set / Seed set	- Visitation rate of: small wild bees; large wild bees; bumblebees; domestic bees; hoverflies - Control fruits - Random effect	

Table 1. Overview of the models ran. On each line, the models are identified by their ID, then the corresponding dependent and independent variables are displayed. For example, model 5 analyses the visitation rate of domestic bees at the city scale, as a function of UGS connectivity, mean number of UGS patches per hectare, mean UGS size, and the 4 check variables.

All analyses were performed using the glmmTMB package (v1.1.2, Brooks et al. 2017). Residuals of the models were checked using the DHARMa package (v0.4.3, Hartig 2021). Collinearity was assessed for each model using the *check_collinearity()* function from the R package *performance* (v0.9.1, Lüdtke et al. 2023).

Results

Pollinators visiting the pollinometer plants

- Morphogroups

Across all sites, cities and for both years, hoverflies were the dominant morphogroup in terms of visitation rate, with a mean of 52.94 (sd = 119.54) visits per hour, closely followed by small wild bees, with a mean of 35.68 (sd = 70.34) visits per hour. We then find large wild bees (mean = 18.36, sd = 43.29), bumblebees (mean = 17.22, sd = 65.1), and domestic bees (mean = 13.56, sd = 49.11).

Overall, visitation rate per hour was slightly higher in 2022 than in 2021, with a mean of 141.53 (sd = 138.61) for the latter, and a mean of 145.41 (sd= 198.12) for the former.

- Seasonal variations

Significant differences in visitation rates were observed among the three sampling periods. Plants received more visits during the mid-season than during the two others ($p < 0.0001$ in both cases). We also recorded significant differences between the early and late season ($p = 0.04$), with more visits in the late than in the early season (Figure 2, Appendix A1).

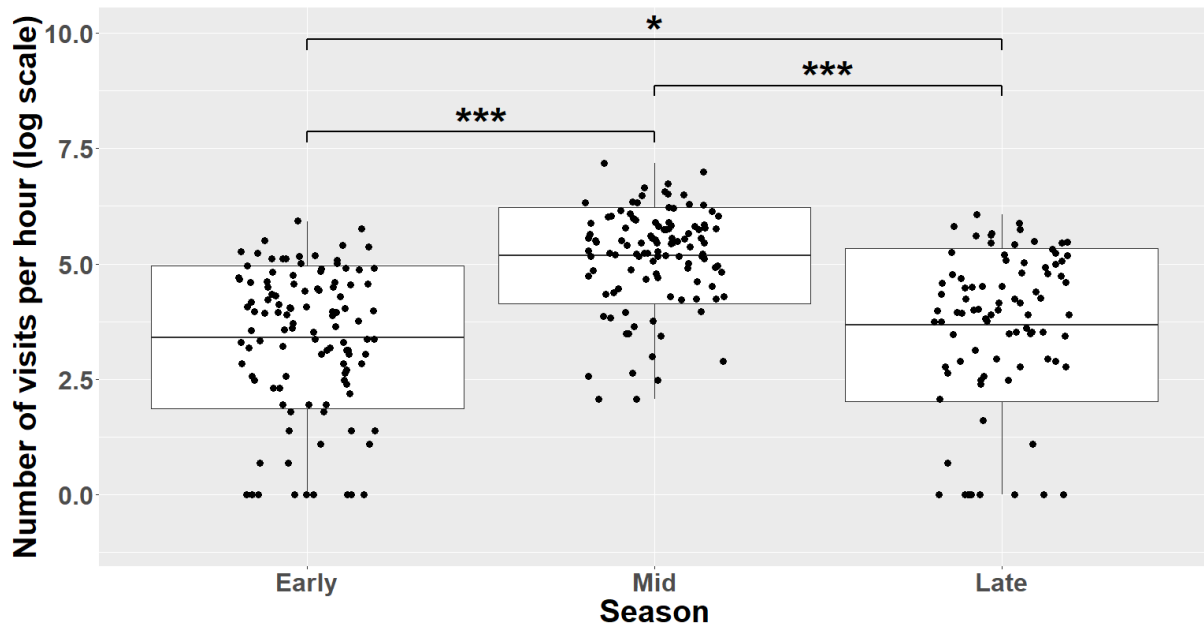


Figure 2. Number of pollinator visits per hour (log scale) depending on the season. Each point represents the number of visits per hour for all morphogroup, per site and per year. The significance thresholds above were computed using a negative binomial model comparing the number of visits in one hour as a function of the period (see Appendix 1 for more details). *** $p < 0.001$ / * $p < 0.05$ / NS $p > 0.05$.

Figures 3 and 4 show, for the two studied years, the phenology of mean visitation rates for the five most abundant morphogroups: i.e., small and large wild bees, domestic bees, bumblebees and hoverflies. We observe very similar patterns of visitation rate for small wild bees in 2021 and 2022, with much more visits in the mid-season and slightly less visits in the late season than in the early one, even though these differences were not significant in 2021. Considering large wild bees, they were more abundant in the early to mid-season, and their visitation rate was significantly lower during the late season, in both years. Visitation rates of domestic bees did not vary significantly among seasons and this was recorded in 2021 and 2022. Bumblebee visitation rate did not vary significantly among seasons in 2021, but showed significant differences in 2022, with a higher frequency in mid and late-season compared to the early-season. Finally, hoverflies showed a similar pattern in 2021 and 2022, with less visits in the early season compared to the mid and late season, but a significant decrease of visits in the late period of 2022 (Appendix A1).

Overall, the phenology of visitation rates was quite similar for the main morphogroups when comparing the two years of the experiment.

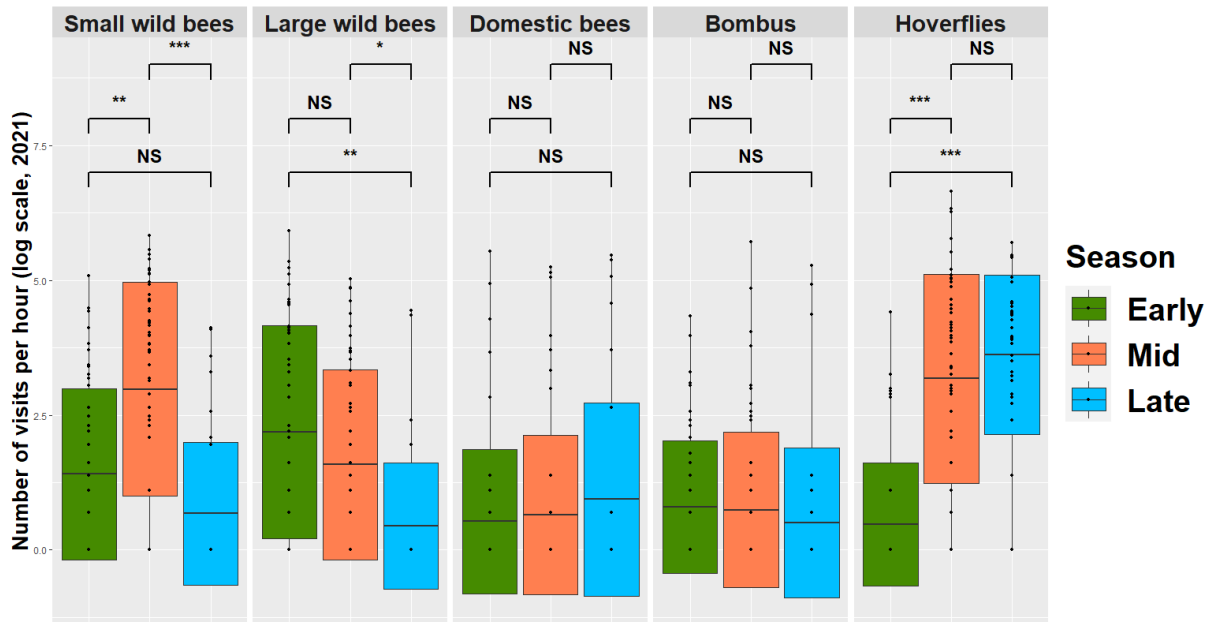


Figure 3. Number of pollinator visits per hour (log scale) depending on the season for the five most abundant morphogroups: small wild bees, large wild bees, domestic bees, *Bombus* and hoverflies, in 2021. Each boxplot represents the mean and standard deviation, and the bars are the minimum and maximum values. The significance thresholds were computed with negative binomial models comparing, for each morphogroup, the number of visits as a function of the period (see Appendix 1 for more details). *** $p < 0.001$ / ** $p < 0.01$ / * $p < 0.05$ / NS $p > 0.05$.

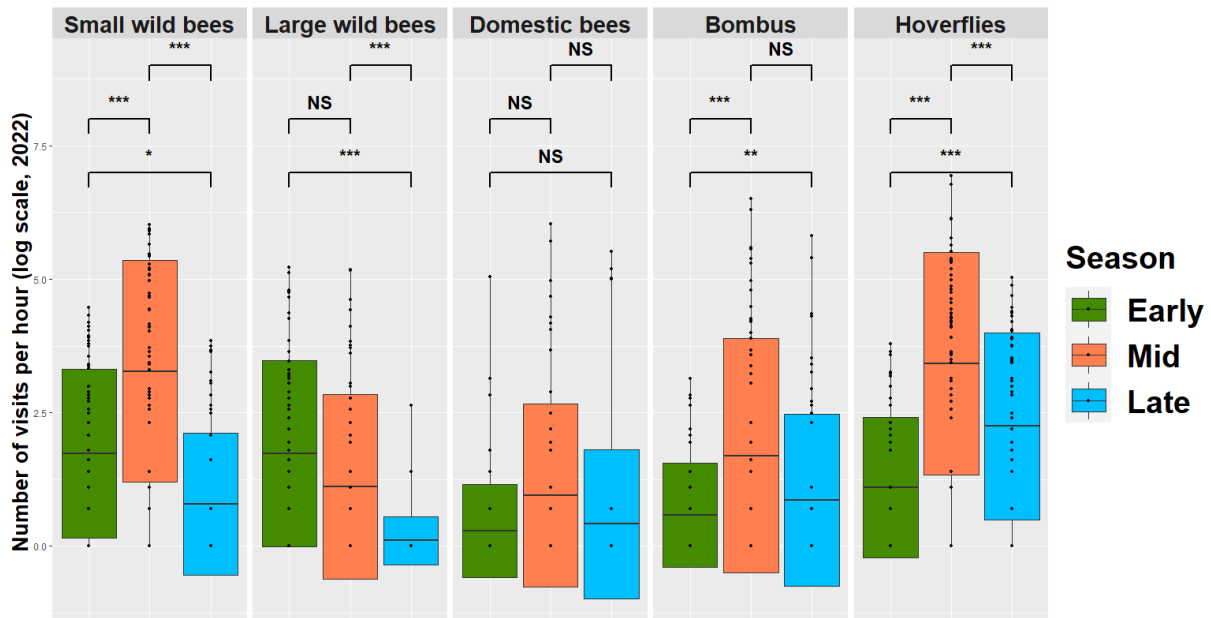


Figure 4. Number of pollinator visits per hour (log scale) depending on the season for the five most abundant morphogroups: small wild bees, large wild bees, domestic bees, *Bombus* and hoverflies, in 2022. Each boxplot represents the mean and standard deviation, and the bars are the minimum and maximum values. The significance thresholds were computed with negative binomial models comparing, for each morphogroup, the number of visits as a function of the period (see Appendix 1 for more details). *** $p < 0.001$ / ** $p < 0.01$ / * $p < 0.05$ / NS $p > 0.05$.

Cities global scale analyses of visitation rates:

Models	(1) All pollinators	(2) Small Wild bees	(3) Large Wild Bees	(4) Bumblebees	(5) Domestic bees	(6) Hoverflies
Number of UGS per hectare		**				
Connectivity						
Mean UGS size						
Number of inflorescences	***	***	**	**	*	*
Temperature	*	***				
Floral Index						

Table 2. Summary results of the models (1 to 6) linking visitation rates to land-use characteristics of cities at a global scale. Each model is one column, and each variable is one line. Boxes color depends on the variable significance: grey means the variable is not significant; green means the variable is significant, and has a positive effect on the corresponding dependent variable; red means the variable is significant, and has a negative effect on the corresponding dependent variable (*: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$). For the complete summary statistics of the models, see Appendix A3.

We recorded a significant positive effect of the number of inflorescences (representing the floral display of plants), on the visitation rate of all morphogroups combined, as well as on each individual morphogroup visitation rate (Table 2, Appendix A2).

Concerning the ambient temperature, it only had a positive effect on the visitation rate of all morphogroups combined ($p = 0.037$), and on small wild bee visitation rate ($p < 0.0001$).

Focusing on the impact of mean UGS size, connectivity, and the number of UGS patches per hectare, the former seems to have a negative effect on small wild bee visitation rate. However, Figure 5 shows that this trend is driven primarily by 3 points having extreme mean UGS size values, in the city of Châteaufort. This city is small (around 1300 inhabitants), and is located in the middle of the forest, which explains this high mean UGS size. When excluding this city from the dataset, we found no significant effect between the two variables, emphasizing that there is no significant relationship between small wild bee visitation rates and the mean UGS size ($p = 0.93$) Table 2, Figure 5).

However, we found a negative relationship between the small wild bee species visitation rate and the mean number of UGS patches per hectare ($p = 0.005$, Table 2, Figure 6a, Appendix A2).

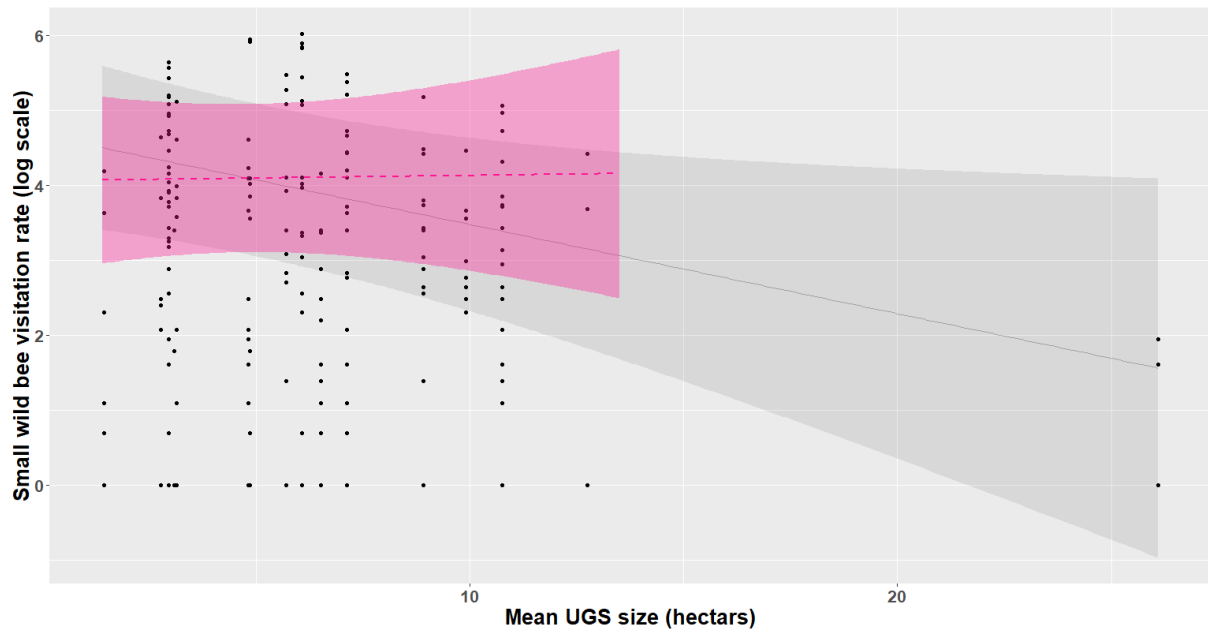


Figure 5. Number of small wild bee visits per hour (log scale) depending on the mean size of UGS at a global scale. The points represent the real data. The grey line represents the model built on all the data with its 95% confidence interval. The purple line is built with the same model, but with the 3 extreme points on the right of the graph removed.

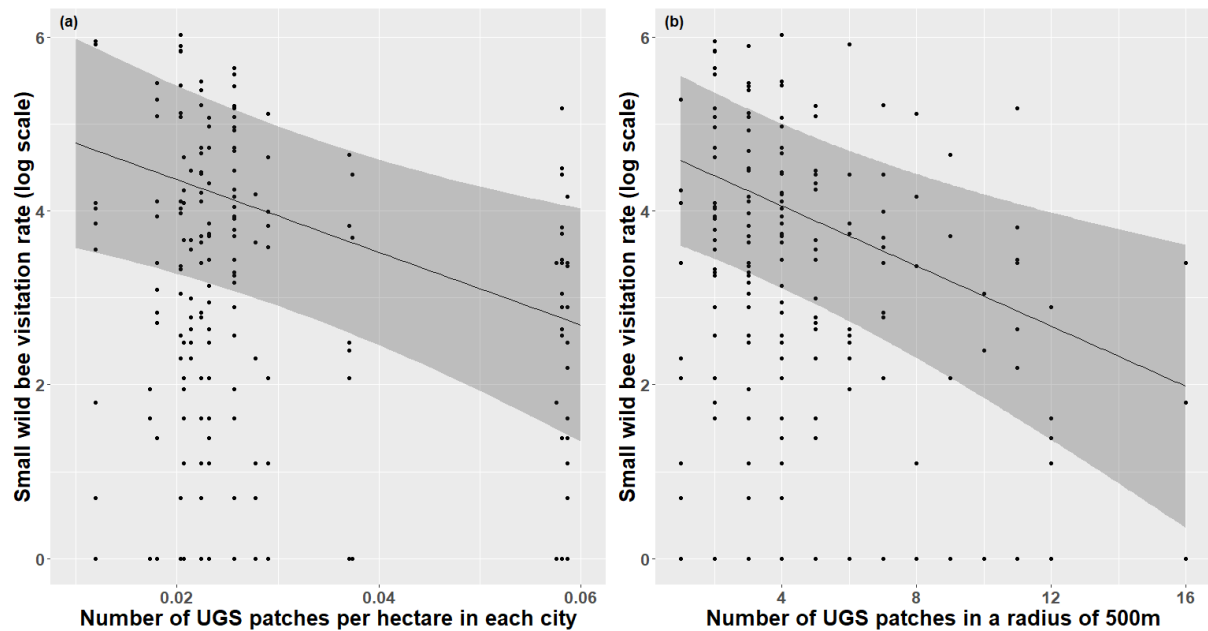


Figure 6. Graphs of the variables influencing the small wild bee visitation rate. (a) Represents the small wild bee visitation rate depending on the number of UGS patches per hectare in each city and is from model (2). (b) Represents the small wild bee visitation rate depending on the local number of UGS patches in a radius of 500m and is from model (8). For each graph, the points represent the real data and the grey line represents the associated model with its 95% confidence interval.

Impact of sites local land-use characteristics

Models	(1) All pollinators	(2) Small Wild bees	(3) Large Wild Bees	(4) Bumblebees	(5) Domestic bees	(6) Hoverflies
Number of UGS patches		*				
Mean UGS size						
Number of inflorescences	***	**	**	**	*	*
Temperature	*	***				
Floral Index			*			

Table 3. Summary results of the models (7 to 12) linking visitation rates to land-use characteristics of sites at a local scale. Each model is one column, and each variable is one line. Boxes color depends on the variable significance: grey means the variable is not significant; green means the variable is significant, and has a positive effect on the corresponding dependent variable; red means the variable is significant, and has a negative effect on the corresponding dependent variable (*: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$). For the complete summary statistics of the models, see Appendix A3.

Here again, mean plant floral display significantly positively influenced the visitation rate of all pollinators. We also recorded a significant positive effect of temperature on both the total and the small wild bee visitation rates (Table 3, Figure 6b, Appendix A2).

Similarly to the effect previously observed at a broader scale, we found that small wild bee visitation rate was negatively impacted by the local number of UGS patches in a radius of 500m around the experimental sites ($p = 0.035$).

Reproductive success

Fruit set:

Overall, the control plants had a significantly lower fruit set than the exposed plants ($p < 0.0001$, see Appendix A2 for more details) allowing further analysis.

Models	Estimate ($\pm$ SE)	z-value	p-value
(13). Effect of number of morphogroups and total visitation rate			
Number of morphogroups visiting the plants	0.02 (0.007)	2.39	0.017
Visitation rate, all morphogroups	0.0002 (0.00006)	2.35	0.019

Control fruits	0.69 (0.09)	8.13	<0.0001
Number of inflorescences	0.0005 (0.004)	0.13	0.89
(14). Effect of visits per morphogroup			
Visitation rate, small wild bees	0.0004 (0.0002)	2.52	0.011
Visitation rate, large wild bees	0.0003 (0.0002)	1.23	0.22
Visitation rate, domestic bees	0.0003 (0.0002)	1.39	0.17
Visitation rate, bumblebees	0.0002 (0.0001)	1.33	0.18
Visitation rate, hoverflies	0.00004 (0.00009)	0.53	0.60
Control fruits	0.7 (0.08)	8.57	<0.0001

Table 4. Summary statistics of the models linking mean fruit set to (13) the number of morphogroups and the visitation rate of all morphogroups; (14) each morphogroup visitation rate. Numbers refer to each model's structure (see Table 1).

In model (13), The mean fruit set was positively impacted by the number of visiting morphogroups (0.017). We also observe a positive relationship between the visitation rate of all morphogroups and the fruit set ($p = 0.019$, Table 4, Figures 7a and 7b). Going further, model (14) shows that fruit set was positively influenced by the small wild bee visitation rate ($p = 0.011$), but there was no significant impact of the visitation frequency of the other pollinator morphogroups (Table 4, Figure 7c).

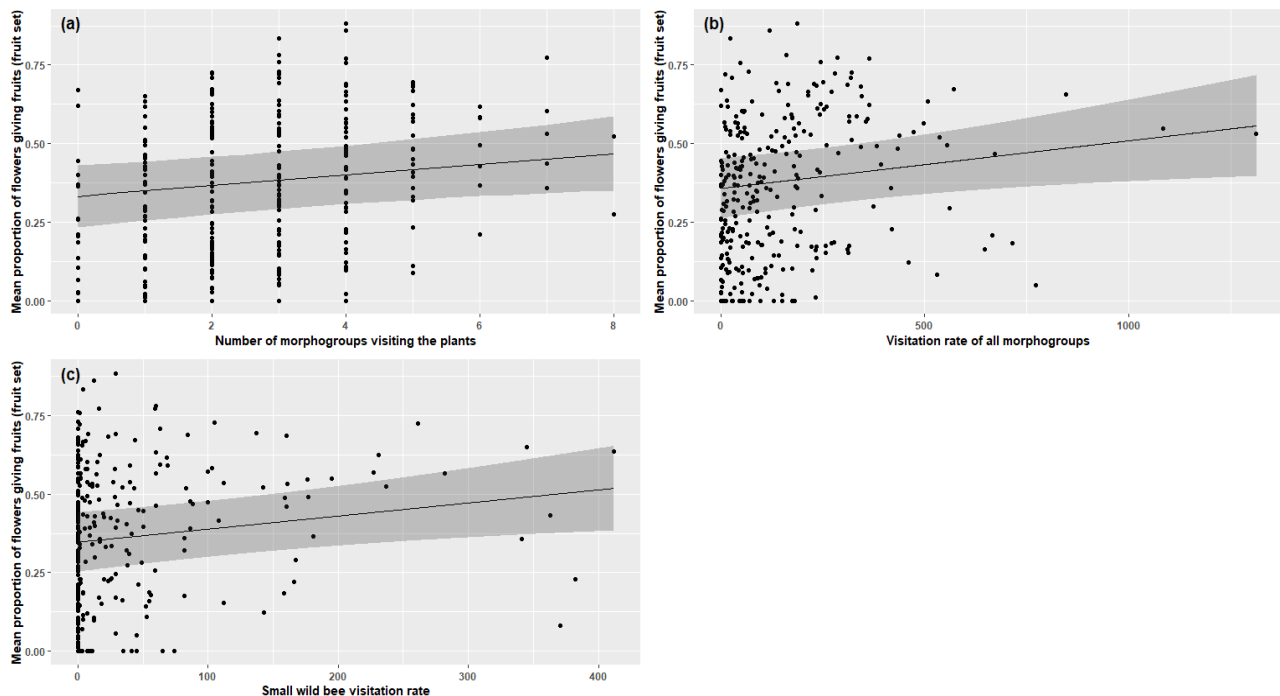


Figure 7. Graphs of the variables influencing the mean percent fruits produced by the studied plants. (a) Represents the mean proportion of flowers giving fruits (fruit set) depending on the number of morphogroups that visited the plants; (b) the mean proportion of flowers giving fruits (fruit set) depending on the visitation rate of all morphogroups. (a) and (b) are from model (13). Graph (c) represents the mean proportion of flowers giving fruits (fruit set) depending on the small wild bee visitation rate (model 14). For each graph, the points represent the real data and the grey line represents the associated model with its 95% confidence interval.

Mean number of seeds per fruits

Mean seed number per fruit model	Estimate ($\pm$ SE)	z-value	p-value
(15). Effect of number of morphogroups and total visitation rate			
Number of morphogroups visiting the plants	0.03 (0.03)	1.31	0.19
Visitation rate, all morphogroups	0.0005 (0.0002)	2.18	0.029
Control fruits	1.34 (0.39)	3.48	0.0005
Number of inflorescences	-0.02 (0.01)	-1.10	0.27
(16). Effect of visits per morphogroup			
Visitation rate, small wild bees	0.002 (0.0006)	2.92	0.0035
Visitation rate, large wild bees	-0.0002 (0.0009)	-0.27	0.79
Visitation rate, domestic bees	0.0005 (0.0007)	0.78	0.43
Visitation rate, bumblebees	0.0005 (0.0005)	0.97	0.33
Visitation rate, hoverflies	0.0001 (0.0003)	0.41	0.68
Control fruits	1.34 (0.39)	3.41	0.0006

Table 5. Summary statistics of the models linking the mean number of seeds per fruit to (15) the number of morphogroups and the visitation rate of all morphogroups; (16) to each morphogroup visitation rate. Numbers refer to each model's structure (see Table 1).

Model (15) shows a significant positive relationship between the visitation rate of all morphogroups and the mean number of seeds per fruit ($p = 0.029$, Table 5, Figure 8a). Model (16) shows a significant positive relationship between the mean number of seeds per fruit and the small wild bee visitation rate ($p = 0.0035$, Table 5, Figure 8b).

In all reproductive success models (models 13, 14, 15 and 16), we observe a positive correlation between the fruit/seed set and the control fruits. This positive association indicates that part of the plants reproductive success may be due to plants handling rather than insect pollination.

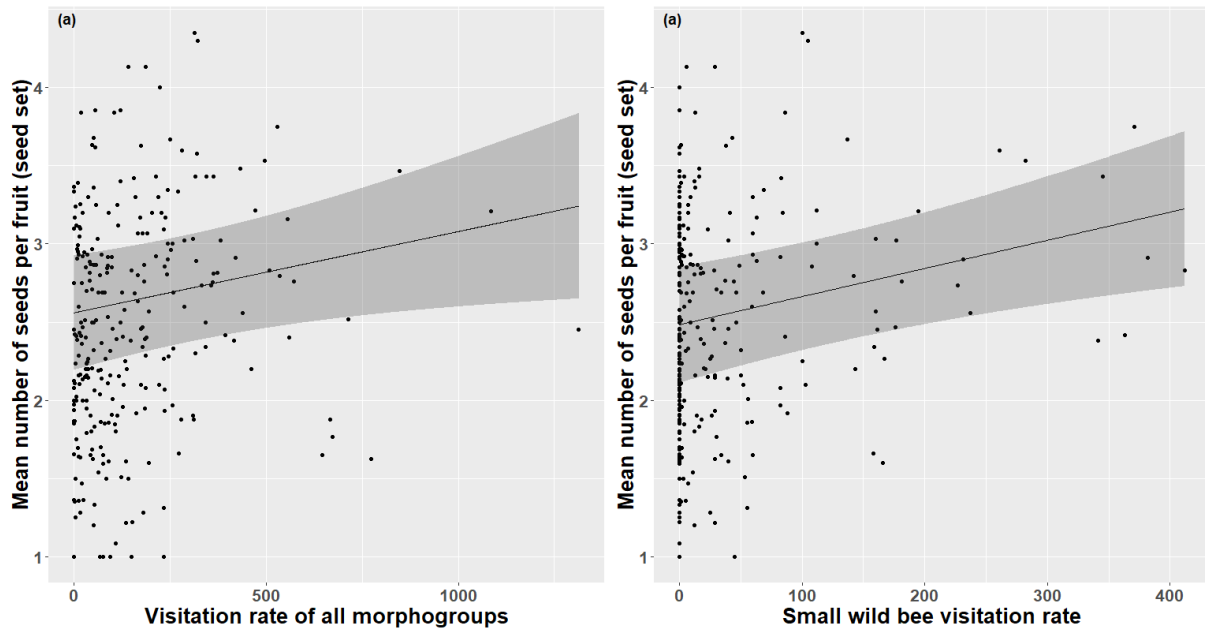


Figure 8. *Graphs of the variables influencing the mean number of seeds per fruit. (a) Represents the mean number of seeds per fruit depending on the visitation rate of all morphogroups and is from model (15). (b) Represents the mean number of seeds per fruit depending on the small wild bee visitation rate and is from model (16). For each graph, the points represent the real data and the grey line represents the associated model with its 95% confidence interval.*

Discussion

Our broad-scale, multiple-year experimental design enables us to draw general trends concerning the influence of urban landscape characteristics on pollinator communities, and their ability to provide the pollination function estimated using our pollinometer plant species:

- There is seasonality in pollinator visitation rates in urban habitats, with some morphogroups exhibiting a marked seasonality in their activity. Wild bees and hoverflies exhibited strong seasonality, while bumblebees and domestic bees did not.
- Turning to the local and global scale characteristics of urban environments that influence this visitation frequency, we found small wild bee visitation rate to be negatively impacted by habitat fragmentation. We did not find any other effect of land-use characteristics on overall pollinators visitation frequency, nor on any of the other pollinator morphogroups. We also recorded a strong effect of floral display size on each morphogroup and overall pollinator's visitation frequencies.
- The seed set was impacted by the number of morphogroups. Most importantly, visitation rates of small wild bees, that were conditioned by the local landscape fragmentation, also conditioned the reproductive success of the pollinometer species.

Phenology and among-seasons differences in urban pollinators activity

We observed very few differences in morphogroups seasonality between 2021 and 2022 (Figure 3 and 4). We only found a slight difference in hoverflies visitation rate between the late season of 2021 compared to 2022. We suppose that the drought that happened in western Europe in 2022 could be responsible of this trend. Hoverfly community composition is driven by moisture conditions, as many species require humid condition for their larval development (Keil, Dziöck, and Storch 2008).

However, overall, hoverflies seemed to be more active in mid to late-season compared to large and small wild bees who were predominantly active early to mid-season. The same trend has been recorded previously on *Sinapis alba* (Zaninotto et al. 2020). However, no effect of seasonality was found on domestic bee phenology, which is not surprising since many hives have been set up in cities resulting in high urban populations of this domesticated species (Ropars et al. 2019). Furthermore, honeybees are a generalist species, that is able to exploit early and late floral resources better than the other morphogroups, that are more dependent on spontaneous plants availability (Geslin et al. 2017; Ropars et al. 2019). Bumblebees did not show any among-seasons variations in their visitation rate in 2021, but in 2022, they were less active in the early season compared to mid and late seasons. This is not surprising as their body is usually large and covered with fur. Winter active bumblebees have already been recorded, with a second generation produced during this period (Stelzer et al. 2010), showing that they can extend their pollinating season. Bumblebees are indeed known to be able to thrive in cold environments, especially thanks to their large and furry body (Theodorou et al. 2021).

We expected to have low to no differences among seasons, but instead we found a marked seasonality of pollinator activity. We indeed recorded more visits in the middle of the season compared to the early and late-seasons. The temperature is indeed hotter and the floral availability is more important in June than in April or September, favoring pollinator visits. Also, in cities, temperature can be warmer and the floral resources are available earlier and later in the season, especially due to the abundance of ornamental flowers and the urban heat island effect. However, some cities in our study were small, thus may not have an important urban heat island effect, which may explain why we still found a marked seasonality in our study. Our results contrast with those of Zaninotto et al (2020), who emphasized on an attenuated pollination seasonality in urban environments for small wild bees, honeybees and bumblebees.

The fact that different morphogroups are present at different times of the year emphasizes on the importance of preserving UGS that provide floral resources all year long, to allow early and late season pollination to occur properly (Mach and Potter 2018; Masierowska, Stawiarz, and Rozwałka 2018; Baldock 2020; Zaninotto et al. 2020).

Pollinator visitation rates

Plant floral display was always positively associated to the pollinator visitation rate, either by morphogroup or when considering all insects together. This relationship has already been emphasized in the literature on numerous-plant species (Eckhart 1991; Thompson 2001; Grindeland, Sletvold, and Ims 2005; Keasar, Sadeh, and Shmida 2008; Zaninotto et al. 2020). When the floral display size is important, pollinators may identify floral resources more easily and thus be more attracted to dense floral displays.

The only morphogroup which showed a relationship with the global, city-scale land use variables were the small wild bees, displaying a negative correlation with the mean number of UGS patches per hectare. The same relationship was recorded at a local scale. In our urban context, the number of UGS patches is a proxy of habitat fragmentation. Habitat fragmentation has a negative impact on wild bee community diversity, either at the patch or the global level (Aizen and Feinsinger 2003), also on plant-pollinator interactions, and on pollination and plant reproductive success (Aguilar et al. 2006; Xiao et al. 2016). In these studies, fragmentation is usually studied in light of habitat connectivity, but the number of favorable habitat patches per surface unit is not taken into account as a measure of fragmentation. However, these UGS habitats provide feeding and nesting resources for pollinators. In our study, the small wild bee visitation rate was significantly negatively affected by habitat fragmentation both at the local and global scales. This could mean that with more UGS patches, habitat is more fragmented, and small wild bees are central place foragers, with limited dispersal abilities. The fragmentation only impacts this morphogroup since other ones either have more important dispersal abilities due to their larger body size (large wild bees, bumblebees and domestic bees), and thus can fly further (Greenleaf et al. 2007), or are not central place foragers. Both are true for hoverflies, which were the dominant morphogroup in our study. First of all, hoverflies were not classified depending on their size, thus large hoverflies also visited our plants, and those can fly further, maybe counteracting the fragmentation effect. Moreover, hoverflies are not central-place foragers, they do not need to go back to their nest to feed their larvae, contrary to bees (Meyer, Jauker, and Steffan-Dewenter 2009). Thus, flying longer distances without having to return to where they come from might buffer the urban landscape fragmentation effect. Indeed, it has been observed that hoverflies can carry pollen further than many species of wild bees (Rader et al. 2011).

Plants reproductive success and pollinators visits

Mean fruit set was positively correlated to the number of morphogroups visiting the pollinometers. Such results have already been emphasized in the literature, with higher taxonomic richness associated with higher fruit and seed sets (Lowenstein, Matteson, and Minor 2015). Higher functional group richness has also been associated with an increase in fruit and seed set (Albrecht et al. 2012). However,

our experimental design did not allow us to link morphogroup diversity to the seed set. Nonetheless, since the number of morphogroups visiting the plants increases the fruit set, it also increases the total number of seeds produced by a plant and thus the pollination function.

We recorded a positive relationship between mean fruit set, mean seed set and mean visitation rate of all morphogroups. Similar results were reported for *Trifolium repens* (Verboven et al. 2014; Theodorou et al. 2020), and for some *Brassicaceae* other than *Sinapis alba* (Atmowidi et al. 2007; Albrecht et al. 2012). This shows the importance of maintaining diverse and healthy pollinators communities for the maintenance of pollination function in urban environments.

Among all morphogroups, only the small wild bee visitation rate has a positive effect on mean fruit set and seed set. Even if the functional complementarity of the different morphogroups is highly favorable to the pollination function, these data highlight the major role of the single small wild bees morphogroup in *Sinapis alba* pollination (Zaninotto et al. 2020).

This result contrasts with the study from Sahli and Conner (2007), who found that larger pollinators were associated with a larger seed set than smaller ones, in the *Brassicaceae* *Raphanus raphanistrum*. On *Brassica napus*, Phillips et al., 2018 found that bumblebees, *Andrenidae* and domestic bees were the ones delivering the most pollen per visit (Phillips et al. 2018), thus being efficient pollinators. These discrepancies reveal that even in the same plant family, the most efficient pollinators can be different from one species to another. In their study, Phillips et al., 2018, also showed that hoverflies delivered a large amount of pollen on stigmas, and on average more than the small wild bee family they considered (*Halictidae*). However, the quantity of pollen is not the only thing that matters, since a recent study found that strawberries that developed from flowers visited exclusively by wild bees were heavier than those visited by domestic bees, emphasizing on the importance of diverse pollinators communities (MacInnis and Forrest 2019).

It is important to note that our study uses only one plant species as a pollinometer, and the aforementioned results may very likely differ if considering plants with different floral morphologies. We expect results to be similar in terms of morphogroups visiting the flowers if using plate-shaped corolla, but quite different results if using, for example, plants with tubular-shaped corollas (see Zaninotto et al. 2020 for example). This might, in turn, change our results on which urban characteristics impact the pollination function, since dominant morphogroups would be different. Their visitation rate could then be driven by different urban characteristics than the ones we highlighted in our study. For example, larger morphogroups may be more sensitive to patches size, since they require more floral resources to feed. Same goes for social species such as honeybees or bumblebees. Thus, it is crucial to manage cities to support a majority of pollinator diversity (both taxonomical and functional), in order to support pollination in urban places.

Conclusion

As our study was carried out at a broad geographic scale, and encompassed a large range of cities that vary in size and geographic location, we think it allows to draw some general trends concerning the status of the pollination function in urban habitats, and its sensitivity to local and global urban land-use characteristics. First, pollination phenology is maintained in cities, underlying the importance of providing floral resources throughout the year in urban habitats. Second, we emphasized the importance of the diversity of pollinator assemblages in sustaining the urban pollination function. Indeed, the reproductive success of our pollinometer species was not only dependent on overall pollinator diversity, but also on the presence of a particular morphogroup of pollinators: here the small wild bees. Third, land-use characteristics of the urban landscape played a significant role in the pollination function of the pollinometer, through the level of UGS fragmentation in the urban matrix. Since urban green spaces are essential to maintain the biodiversity of pollinators (Baldock et al. 2019) we suggest that UGS management practices should be conducted accordingly. For example, late mowing, and/or planting of nutritious flowers may provide year-long floral resources and thus support abundant and diverse local pollinator communities. This is especially important as we saw that floral display size was one of the main drivers of pollinators visitation frequency. It will also be important to be careful about the species and cultivars planted, in order to ensure that they fulfill pollinator needs, particularly through nectar collected by bees (Grindeland, Sletvold, and Ims 2005; Keasar, Sadeh, and Shmida 2008), since some ornamental flowers contain less nectars or are harder to exploit (Corbet et al. 2001)

We also emphasized the role of diverse pollinator assemblages, and especially the importance of hoverflies, as they were the most abundant morphogroup visiting the pollinometer plant. When considering pollinators, most of the attention is focused on bees, at the expense of hoverflies, that also have a major role to play. More studies on the variations of their communities in urban environments could improve our knowledge of their role in the pollination function in cities.

In general, and as it has already been emphasized in previous studies, cities must be better managed for pollinators, and biodiversity in general, to preserve both the intrinsic biodiversity values, and the benefits we get from it such as urban agriculture. Urban agriculture is indeed expanding (Wenzel et al. 2020), and it has been shown that a high level of urbanization will have negative effects on food production in urban agriculture (Bennett and Lovell 2019). Thus, the challenge of making cities friendly to pollinators and to the pollination function is still to take up.

Authors contribution

A.F., I.D. and Y.K. elaborated the protocol; A.F. conducted the analyses and wrote the manuscript; I.D. and Y.K. extensively reviewed the manuscript. All authors conducted fieldwork in their city, read the manuscript and gave their consent on its publication.

References

- Aguilar, Ramiro, Lorena Ashworth, Leonardo Galetto, and Marcelo Adrian Aizen. 2006. "Plant Reproductive Susceptibility to Habitat Fragmentation: Review and Synthesis through a Meta-Analysis." *Ecology Letters* 9 (8): 968–80. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x>.
- Aizen, M. A., and P. Feinsinger. 2003. "Bees Not to Be? Responses of Insect Pollinator Faunas and Flower Pollination to Habitat Fragmentation." In *How Landscapes Change*, edited by Gay A. Bradshaw and Pablo A. Marquet, 162:111–29. Ecological Studies. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-662-05238-9_7.
- Albrecht, Matthias, Bernhard Schmid, Yann Hautier, and Christine B. Müller. 2012. "Diverse Pollinator Communities Enhance Plant Reproductive Success." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1748): 4845–52. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1621>.
- Atmowidi, Tri, Damayanti Buchori, Sjafrida Manuwoto, Bambang Suryobroto, and Purnama Hidayat. 2007. "Diversity of Pollinator Insects in Relation to Seed Set of Mustard (Brassica Rapa L.: Cruciferae)." *HAYATI Journal of Biosciences* 14 (4): 155–61. <https://doi.org/10.4308/hjb.14.4.155>.
- Baldock, Katherine CR. 2020. "Opportunities and Threats for Pollinator Conservation in Global Towns and Cities." *Current Opinion in Insect Science* 38 (April): 63–71. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.01.006>.
- Baldock, Katherine CR, Mark A. Goddard, Damien M. Hicks, William E. Kunin, Nadine Mitschunas, Helen Morse, Lynne M. Osgathorpe, et al. 2019. "A Systems Approach Reveals Urban Pollinator Hotspots and Conservation Opportunities." *Nature Ecology & Evolution* 3 (3): 363–73. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0769-y>.
- Baqi, Aminuddin, Voon-Ching Lim, Hafiz Yazid, Faisal Ali Anwarali Khan, Chong Ju Lian, Bryan Raveen Nelson, Jaya Seelan Sathiya Seelan, Suganthi Appalasamy, Seri Intan Mokhtar, and Jayaraj Vijaya Kumaran. 2022. "A Review of Durian Plant-Bat Pollinator Interactions." *Journal of Plant Interactions* 17 (1): 105–26. <https://doi.org/10.1080/17429145.2021.2015466>.
- Baude, Mathilde, William E Kunin, Nigel D Boatman, Simon Conyers, Nancy Davies, Mark A K Gillespie, R Daniel Morton, Simon M Smart, and Jane Memmott. 2016. "Historical Nectar Assessment Reveals the Fall and Rise of Britain in Bloom," 28.
- Bennett, Ashley B., and Sarah Lovell. 2019. "Landscape and Local Site Variables Differentially Influence Pollinators and Pollination Services in Urban Agricultural Sites." Edited by RunGuo Zang. *PLOS ONE* 14 (2): e0212034. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212034>.
- Brooks, Mollie E., Kasper Kristensen, Koen J. van Benthem, Arni Magnusson, Casper W. Berg, Anders Nielsen, Hans J. Skaug, Martin Maechler, and Benjamin M. Bolker. 2017. "GlmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-Inflated Generalized Linear Mixed Modeling." *The R Journal*, 2017.
- Cohen, Hamutahl, Stacy M. Philpott, Heidi Liere, Brenda B. Lin, and Shalene Jha. 2021. "The Relationship between Pollinator Community and Pollination Services Is Mediated by Floral Abundance in Urban Landscapes." *Urban Ecosystems* 24 (2): 275–90. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-01024-z>.
- Corbet, Sarah A., Jennie Bee, Kanchon Dasmahapatra, Stephan Gale, Elizabeth Gorringer, Beverly La Ferla, Tom Moorhouse, Andrea Trevail, Yfke Van Bergen, and Maria Vorontsova. 2001. "Native or Exotic? Double or Single? Evaluating Plants for Pollinator-Friendly Gardens." *Annals of Botany* 87 (2): 219–32. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1322>.
- Doyle, Toby, Will L. S. Hawkes, Richard Massy, Gary D. Powney, Myles H. M. Menz, and Karl R. Wotton. 2020. "Pollination by Hoverflies in the Anthropocene." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287 (1927): 20200508. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0508>.

- Eckhart, Vincent M. 1991. "The Effects of Floral Display on Pollinator Visitation Vary among Populations Of *Phacelia Linearis* (Hydrophyllaceae)." *Evolutionary Ecology* 5 (4): 370–84. <https://doi.org/10.1007/BF02214154>.
- European Environment Agency. 2012. "Urban Atlas 2012 — Copernicus Land Monitoring Service." Copernicus. 2012. <https://land.copernicus.eu/local/urban-atlas/urban-atlas-2012>.
- . 2018. "Urban Atlas 2018 — Copernicus Land Monitoring Service." Copernicus. 2018. <https://land.copernicus.eu/local/urban-atlas/urban-atlas-2018>.
- Fortel, Laura, Mickael Henry, Laurent Guilbaud, Hugues Mouret, and Bernard E Vaissiere. 2016. "Use of Human-Made Nesting Structures by Wild Bees in an Urban Environment." *J Insect Conserv.*
- Geslin, Benoît, Benoît Gauzens, Mathilde Baude, Isabelle Dajoz, Colin Fontaine, Mickaël Henry, Lise Ropars, Oriane Rollin, Elisa Thébault, and Nicolas J. Vereecken. 2017. "Massively Introduced Managed Species and Their Consequences for Plant–Pollinator Interactions." In *Advances in Ecological Research*, 57:147–99. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.007>.
- Geslin, Benoît, Benoît Gauzens, Elisa Thébault, and Isabelle Dajoz. 2013. "Plant Pollinator Networks along a Gradient of Urbanisation." Edited by Jeff Ollerton. *PLoS ONE* 8 (5): e63421. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063421>.
- Geslin, Benoît, Violette Le Féon, Morgane Folschweiller, Floriane Flacher, David Carmignac, Eric Motard, Samuel Perret, and Isabelle Dajoz. 2016. "The Proportion of Impervious Surfaces at the Landscape Scale Structures Wild Bee Assemblages in a Densely Populated Region." *Ecology and Evolution* 6 (18): 6599–6615. <https://doi.org/10.1002/ece3.2374>.
- Greenleaf, Sarah S., Neal M. Williams, Rachael Winfree, and Claire Kremen. 2007. "Bee Foraging Ranges and Their Relationship to Body Size." *Oecologia* 153 (3): 589–96. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0752-9>.
- Grindeland, J. M., N. Sletvold, and R. A. Ims. 2005. "Effects of Floral Display Size and Plant Density on Pollinator Visitation Rate in a Natural Population of *Digitalis Purpurea*." *Functional Ecology* 19 (3): 383–90. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.00988.x>.
- Grossmann, Anita Judit, Johann Herrmann, Sascha Buchholz, and Anika Kristin Gathof. 2023. "Dry Grassland within the Urban Matrix Acts as Favourable Habitat for Different Pollinators Including Endangered Species." *Insect Conservation and Diversity* 16 (1): 97–109. <https://doi.org/10.1111/icad.12607>.
- Hahn, Melanie, and Carsten A. Brühl. 2016. "The Secret Pollinators: An Overview of Moth Pollination with a Focus on Europe and North America." *Arthropod-Plant Interactions* 10 (1): 21–28. <https://doi.org/10.1007/s11829-016-9414-3>.
- Hartig, Florian. 2021. "DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R Package Version 0.4.3.," 2021. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>.
- Institut Paris Region. 2018. "L'Institut Paris Region - Institut Paris Région." 2018. <https://www.institutparisregion.fr/>.
- Jauker, Frank, Birgit Bondarenko, Heiko C. Becker, and Ingolf Steffan-Dewenter. 2012. "Pollination Efficiency of Wild Bees and Hoverflies Provided to Oilseed Rape." *Agricultural and Forest Entomology* 14 (1): 81–87. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2011.00541.x>.
- Keasar, Tamar, Adi Sadeh, and Avi Shmida. 2008. "Variability in Nectar Production and Standing Crop, and Their Relation to Pollinator Visits in a Mediterranean Shrub." *Arthropod-Plant Interactions* 2 (2): 117–23. <https://doi.org/10.1007/s11829-008-9040-9>.
- Keil, Petr, Frank Dziock, and David Storch. 2008. "Geographical Patterns of Hoverfly (Diptera, Syrphidae) Functional Groups in Europe: Inconsistency in Environmental Correlates and Latitudinal Trends." *Ecological Entomology*, August. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2008.01032.x>.
- LeBuhn, Gretchen, and Joshua Vargas Luna. 2021. "Pollinator Decline: What Do We Know about the Drivers of Solitary Bee Declines?" *Current Opinion in Insect Science* 46 (August): 106–11. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.05.004>.
- Leong, Misha, Lauren C. Ponisio, Claire Kremen, Robbin W. Thorp, and George K. Roderick. 2016. "Temporal Dynamics Influenced by Global Change: Bee Community Phenology in Urban,

- Agricultural, and Natural Landscapes." *Global Change Biology* 22 (3): 1046–53. <https://doi.org/10.1111/gcb.13141>.
- Lowenstein, David M., Kevin C. Matteson, and Emily S. Minor. 2015. "Diversity of Wild Bees Supports Pollination Services in an Urbanized Landscape." *Oecologia* 179 (3): 811–21. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3389-0>.
- . 2019. "Evaluating the Dependence of Urban Pollinators on Ornamental, Non-Native, and 'Weedy' Floral Resources." *Urban Ecosystems* 22 (2): 293–302. <https://doi.org/10.1007/s11252-018-0817-z>.
- Lüdecke, Daniel, Dominique Makowski, Mattan S. Ben-Shachar, Indrajeet Patil, Philip Waggoner, Brenton M. Wiernik, Vincent Arel-Bundock, Rémi Thériault, Martin Jullum, and gjo11. 2023. "Performance: Assessment of Regression Models Performance." <https://CRAN.R-project.org/package=performance>.
- Mach, Bernadette M., and Daniel A. Potter. 2018. "Quantifying Bee Assemblages and Attractiveness of Flowering Woody Landscape Plants for Urban Pollinator Conservation." Edited by Iratxe Puebla. *PLOS ONE* 13 (12): e0208428. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208428>.
- MacInnis, Gail, and Jessica R. K. Forrest. 2019. "Pollination by Wild Bees Yields Larger Strawberries than Pollination by Honey Bees." Edited by Sarah Diamond. *Journal of Applied Ecology* 56 (4): 824–32. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13344>.
- Masierowska, Marzena, Ernest Stawiarz, and Robert Rozwałka. 2018. "Perennial Ground Cover Plants as Floral Resources for Urban Pollinators: A Case of Geranium Species." *Urban Forestry & Urban Greening* 32 (May): 185–94. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2018.03.018>.
- Mawdsley, Jonathan R. 2003. "The Importance of Species of Dasytinae (Coleoptera: Melyridae) as Pollinators in Western North America." *The Coleopterists Bulletin* 57 (2): 154–60. <https://doi.org/10.1649/541>.
- Maxwell, Sean L., Richard A. Fuller, Thomas M. Brooks, and James E. M. Watson. 2016. "Biodiversity: The Ravages of Guns, Nets and Bulldozers." *Nature* 536 (7615): 143–45. <https://doi.org/10.1038/536143a>.
- Meyer, Birgit, Frank Jauker, and Ingolf Steffan-Dewenter. 2009. "Contrasting Resource-Dependent Responses of Hoverfly Richness and Density to Landscape Structure." *Basic and Applied Ecology* 10 (2): 178–86. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2008.01.001>.
- Ollerton, Jeff, Rachael Winfree, and Sam Tarrant. 2011. "How Many Flowering Plants Are Pollinated by Animals?" *Oikos* 120 (3): 321–26. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>.
- Phillips, Benjamin B., Aidan Williams, Juliet L. Osborne, and Rosalind F. Shaw. 2018. "Shared Traits Make Flies and Bees Effective Pollinators of Oilseed Rape (*Brassica Napus* L.)." *Basic and Applied Ecology* 32 (November): 66–76. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.06.004>.
- Potts, Simon G., Jacobus C. Biesmeijer, Claire Kremen, Peter Neumann, Oliver Schweiger, and William E. Kunin. 2010. "Global Pollinator Declines: Trends, Impacts and Drivers." *Trends in Ecology & Evolution* 25 (6): 345–53. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>.
- Potts, Simon G., Betsy Vulliamy, Stuart Roberts, Chris O'Toole, Amots Dafni, Gidi Ne'eman, and Pat Willmer. 2005. "Role of Nesting Resources in Organising Diverse Bee Communities in a Mediterranean Landscape." *Ecological Entomology* 30 (1): 78–85. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00662.x>.
- Powney, Gary D., Claire Carvell, Mike Edwards, Roger K. A. Morris, Helen E. Roy, Ben A. Woodcock, and Nick J. B. Isaac. 2019. "Widespread Losses of Pollinating Insects in Britain." *Nature Communications* 10 (1): 1018. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-08974-9>.
- Prastacos, Poulicos, Apostolos Lagarias, and Nektarios Chrysoulakis. 2017. "Using the Urban Atlas Dataset for Estimating Spatial Metrics. Methodology and Application in Urban Areas of Greece." *Cybergeo*, May. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.28051>.
- Rader, Romina, S.A. Cunningham, B.G. Howlett, and D.W. Inouye. 2020. "Non-Bee Insects as Visitors and Pollinators of Crops: Biology, Ecology, and Management." *Annual Review of Entomology* 65 (1): 391–407. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025055>.

- Rader, Romina, Will Edwards, David A. Westcott, Saul A. Cunningham, and Bradley G. Howlett. 2011. "Pollen Transport Differs among Bees and Flies in a Human-Modified Landscape: Pollen Dispersal by Bee and Fly Pollinators." *Diversity and Distributions* 17 (3): 519–29. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00757.x>.
- Ropars, Lise, Isabelle Dajoz, Colin Fontaine, Audrey Muratet, and Benoît Geslin. 2019. "Wild Pollinator Activity Negatively Related to Honey Bee Colony Densities in Urban Context." Edited by Wolfgang Blenau. *PLOS ONE* 14 (9): e0222316. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222316>.
- Sahli, Heather F., and Jeffrey K. Conner. 2007. "Visitation, Effectiveness, and Efficiency of 15 Genera of Visitors to Wild Radish, *Raphanus Raphanistrum* (Brassicaceae)." *American Journal of Botany* 94 (2): 203–9. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.2.203>.
- Seto, K. C., B. Guneralp, and L. R. Hutyrá. 2012. "Global Forecasts of Urban Expansion to 2030 and Direct Impacts on Biodiversity and Carbon Pools." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (40): 16083–88. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211658109>.
- Steffan-Dewenter, Ingolf. 2003. "Importance of Habitat Area and Landscape Context for Species Richness of Bees and Wasps in Fragmented Orchard Meadows." *Conservation Biology* 17 (4): 1036–44. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01575.x>.
- Stelzer, Ralph J., Lars Chittka, Marc Carlton, and Thomas C. Ings. 2010. "Winter Active Bumblebees (*Bombus Terrestris*) Achieve High Foraging Rates in Urban Britain." Edited by Jane Catherine Stout. *PLoS ONE* 5 (3): e9559. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009559>.
- Theodorou, Panagiotis, Karoline Albig, Rita Radzevičiūtė, Josef Settele, Oliver Schweiger, Tomás E. Murray, and Robert J. Paxton. 2017. "The Structure of Flower Visitor Networks in Relation to Pollination across an Agricultural to Urban Gradient." Edited by Gaku Kudo. *Functional Ecology* 31 (4): 838–47. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12803>.
- Theodorou, Panagiotis, Lucie M. Baltz, Robert J. Paxton, and Antonella Soro. 2021. "Urbanization Is Associated with Shifts in Bumblebee Body Size, with Cascading Effects on Pollination." *Evolutionary Applications* 14 (1): 53–68. <https://doi.org/10.1111/eva.13087>.
- Theodorou, Panagiotis, Rita Radzevičiūtė, Guillaume Lentendu, Belinda Kahnt, Martin Husemann, Christoph Bleidorn, Josef Settele, et al. 2020. "Urban Areas as Hotspots for Bees and Pollination but Not a Panacea for All Insects." *Nature Communications* 11 (1): 576. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14496-6>.
- Thompson, J. D. 2001. "How Do Visitation Patterns Vary among Pollinators in Relation to Floral Display and Floral Design in a Generalist Pollination System?" *Oecologia* 126 (3): 386–94. <https://doi.org/10.1007/s004420000531>.
- United Nations, Department of Economic and Social Affairs, and Population Division. 2019. *World Urbanization Prospects: 2018 : Highlights*.
- Verboven, Hans A.F., Wim Aertsen, Rein Brys, and Martin Hermy. 2014. "Pollination and Seed Set of an Obligatory Outcrossing Plant in an Urban–Peri-Urban Gradient." *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 16 (3): 121–31. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.03.002>.
- Verboven, Hans A.F., Rein Brys, and Martin Hermy. 2012. "Sex in the City: Reproductive Success of *Digitalis Purpurea* in a Gradient from Urban to Rural Sites." *Landscape and Urban Planning* 106 (2): 158–64. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2012.02.015>.
- Wenzel, Arne, Ingo Grass, Vasuki V. Belavadi, and Teja Tscharntke. 2020. "How Urbanization Is Driving Pollinator Diversity and Pollination – A Systematic Review." *Biological Conservation* 241 (January): 108321. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108321>.
- Wilson, Paul, Andrea D. Wolfe, W. Scott Armbruster, and James D. Thomson. 2007. "Constrained Lability in Floral Evolution: Counting Convergent Origins of Hummingbird Pollination in *Penstemon* and *Keckiella*." *New Phytologist* 176 (4): 883–90. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02219.x>.

- Xiao, Yian, Xiaohong Li, Yusong Cao, and Ming Dong. 2016. "The Diverse Effects of Habitat Fragmentation on Plant–Pollinator Interactions." *Plant Ecology* 217 (7): 857–68. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0608-7>.
- Yao, Yao, Tao Cheng, Zhenhui Sun, Linlong Li, Dongsheng Chen, Ziheng Chen, Jianglin Wei, and Qingfeng Guan. 2022. "VecLI: A Framework for Calculating Vector Landscape Indices Considering Landscape Fragmentation." *Environmental Modelling & Software* 149 (March): 105325. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2022.105325>.
- Zaninotto, Vincent, Xavier Raynaud, Emmanuel Gendreau, Yvan Kraepiel, Eric Motard, Olivier Babiart, Amandine Hansart, Cécile Hignard, and Isabelle Dajoz. 2020. "Broader Phenology of Pollinator Activity and Higher Plant Reproductive Success in an Urban Habitat Compared to a Rural One." *Ecology and Evolution* 10 (20): 11607–21. <https://doi.org/10.1002/ece3.6794>.

Supplementary materials – chapter 3

Appendix A1. Stats on Figures 1, 2 and 3 and 4

	Estimate ($\pm$ SE)	t-value	p-value
Mid-Early	1.41 (0.15)	9.34	<0.0001
Late-Mid	-1.07 (0.16)	-6.67	<0.0001
Late-Early	0.34 (0.16)	2.06	0.04

Table A1-1. Pairwise statistics of the model comparing the number of visits per hour depending on the sampling season, all years and morphgroups combined. The results are pairwise comparisons, with p-values corrected thanks to the False Discovery Rate method. The first modality is the reference one. P-values in bold are significant ($\alpha = 5\%$).

Year 2021	Estimate ($\pm$ SE)	t-value	p-value
Small wild bees			
Mid-Early	1.5 (0.44)	3.38	0.0014
Late-Mid	-2.37 (0.49)	-4.82	<0.0001
Late-Early	-0.87 (0.5)	-1.73	0.085
Large wild bees			
Mid-Early	-0.74 (0.51)	-1.46	0.148
Late-Mid	-1.31 (0.57)	-2.32	0.033
Late-Early	-2.05 (0.57)	-3.58	0.0015
Domestic bees			
Mid-Early	0.16 (0.97)	0.16	0.87
Late-Mid	0.58 (1.07)	0.54	0.87
Late-Early	0.74 (1.08)	0.68	0.87
Bombus			
Mid-Early	0.79 (0.77)	1.03	0.53
Late-Mid	0.01 (0.84)	0.01	0.99
Late-Early	0.80 (0.86)	0.94	0.53
Hoverflies			
Mid-Early	3.17 (0.39)	8.21	<0.0001
Late-Mid	-0.27 (0.42)	-0.64	0.52
Late-Early	2.90 (0.43)	6.75	<0.0001

Table A1-2. Pairwise statistics of the models comparing the number of visits per hour depending on the sampling season, **in 2021**. There is a different model for each of the morphogroup presented here. The results are pairwise comparisons, with p-values corrected thanks to the False Discovery Rate method. Each time, the first modality is the reference one. P-values in bold are significant (alpha = 5%).

Year 2022	Estimate (± SE)	t-value	p-value
Small wild bees			
Mid-Early	1.8 (0.37)	4.81	<0.0001
Late-Mid	-2.8 (0.39)	-7.11	<0.0001
Late-Early	-1.0 (0.39)	-2.58	0.011
Large wild bees			
Mid-Early	-0.23 (0.53)	-0.43	0.67
Late-Mid	-3.88 (0.60)	-6.46	<0.0001
Late-Early	-4.11 (0.59)	-6.93	<0.0001
Domestic bees			
Mid-Early	1.88 (0.97)	1.94	0.16
Late-Mid	-0.45 (1.01)	-0.45	0.66
Late-Early	1.43 (0.99)	1.43	0.23
Bombus			
Mid-Early	3.13 (0.63)	4.99	<0.0001
Late-Mid	-1.15 (0.65)	-1.78	0.078
Late-Early	1.97 (0.64)	3.06	0.004
Hoverflies			
Mid-Early	2.92 (0.34)	8.49	<0.0001
Late-Mid	-1.46 (0.36)	-4.10	0.0001
Late-Early	1.46 (0.35)	4.11	0.0001

Table A1-2. Pairwise statistics of the models comparing the number of visits per hour depending on the sampling season, **in 2022**. There is a different model for each of the morphogroup presented here. The results are pairwise comparisons, with p-values corrected thanks to the False Discovery Rate method (within each model). Each time, the first modality is the reference one. P-values in bold are significant (alpha = 5%).

Appendix A2. Comparisons of exposed and controlled plants fruit set.

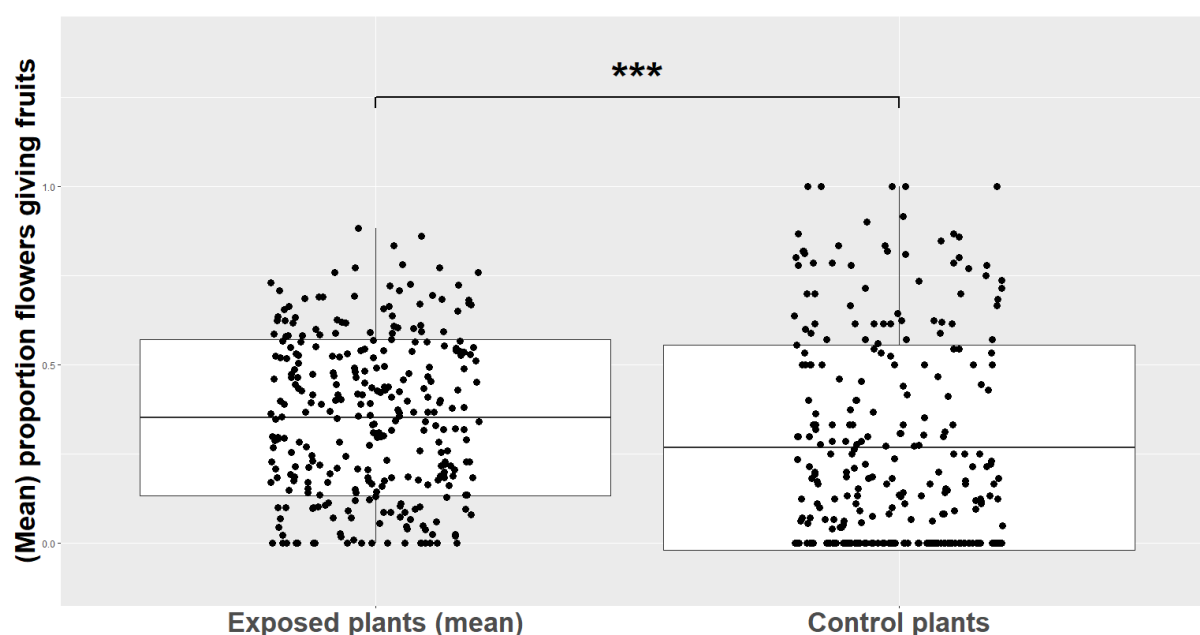


Figure Ax. Proportion of flowers giving fruits. For the 'Exposed plants' category, each point is a mean of the 6 exposed plants at a site, for the 'Control plants' category, each point is a single control plant, one for each site. Summary statistic p-value of the model comparing the proportion of flowers giving fruits as a function of the plant type (exposed/control) was $p < 0.001$.

Appendix A2. Detailed statistics of tables 2, 3, 4 and 5.

Models	Estimate ($\pm$ SE)	z-value	p-value
(1) All pollinators			
Number of UGS per hectare	-6.20 (8.83)	-0.70	0.48
Connectivity	-0.003 (0.002)	-1.20	0.23
Mean UGS size	0.02 (0.03)	0.82	0.41
Number of inflorescences	0.13 (0.03)	4.60	< 0.0001
Temperature	0.04 (0.02)	2.09	0.037
Floral Index	0.0001 (0.0002)	0.64	0.52
(2) Small wild bees			
Number of UGS per hectare	-41.80 (14.98)	-2.79	0.005
Connectivity	-0.008 (0.004)	-1.91	0.056
<i>Mean UGS size (all data)</i>	-0.12 (0.06)	-2.12	0.034
<i>Mean UGS size (extreme values removed)</i>	0.007 (0.078)	0.092	0.93
Number of inflorescences	0.19 (0.05)	3.60	0.0003

Temperature	0.16 (0.04)	3.96	<0.0001
Floral Index	-0.00007 (0.0004)	-0.18	0.86
(3) Large wild bees			
Number of UGS per hectare	-35.14 (25.73)	-1.37	0.17
Connectivity	-0.005 (0.007)	-0.72	0.47
Mean UGS size	-0.008 (0.008)	-0.1	0.92
Number of inflorescences	0.23 (0.08)	2.9	0.004
Temperature	0.03 (0.06)	0.53	0.60
Floral Index	0.001 (0.0007)	1.84	0.066
(4) Bumblebees			
Number of UGS per hectare	15.32 (27.74)	0.55	0.58
Connectivity	-0.01 (0.008)	-1.19	0.23
Mean UGS size	0.07 (0.1)	0.70	0.49
Number of inflorescences	0.3 (0.09)	3.26	0.001
Temperature	0.023 (0.07)	0.33	0.74
Floral Index	-0.00006 (0.0007)	-0.09	0.92
(5) Domestic bees			
Number of UGS per hectare	9.66 (25.95)	0.37	0.71
Connectivity	-0.001 (0.008)	-0.14	0.89
Mean UGS size	-0.04 (0.08)	-0.44	0.66
Number of inflorescences	0.27 (0.12)	2.22	0.026
Temperature	-0.10 (0.10)	-1.0	0.32
Floral Index	-0.002 (0.001)	-1.9	0.052
(6) Hoverflies			
Number of UGS per hectare	-0.72 (20.60)	-0.035	0.97
Connectivity	0.001 (0.005)	0.25	0.80
Mean UGS size	0.02 (0.07)	0.38	0.71
Number of inflorescences	0.13 (0.06)	2.26	0.024
Temperature	0.07 (0.05)	1.59	0.11
Floral Index	-0.0002 (0.0004)	-0.49	0.62

Table A3-1. Summary statistics of models 1 to 6. For model 2, analyzing visitation rates of small wild bees, we tested the effect of mean UGS size with and without including the city of Châteaufort, as this city has extreme mean UGS size values. In the table, this corresponds to the lines “Mean UGS size (all data)” and “Mean UGS size (extreme values removed)” respectively. Pvalues in bold are significant.

Models	Estimate ($\pm$ SE)	z-value	p-value
(1) All pollinators			
Number of UGS patches	-0.001 (0.03)	-0.05	0.96
Mean UGS size	1.95e-6 (1.51e-6)	1.29	0.197
Number of inflorescences	0.12 (0.03)	4.18	<0.0001
Temperature	0.05 (0.02)	2.12	0.034
Floral Index	0.0002 (0.0002)	0.72	0.47
(2) Small wild bees			
Number of UGS patches	-0.12 (0.05)	-2.11	0.035
Mean UGS size	1.14e-6 (3.27e-6)	0.35	0.73
Number of inflorescences	0.17 (0.05)	3.21	0.001
Temperature	0.17 (0.04)	4.13	<0.0001
Floral Index	0.0001 (0.0004)	0.31	0.76
(3) Large wild bees			
Number of UGS per hectare	-0.12 (0.08)	-1.60	0.11
Mean UGS size	-5.84e-6 (4.62e-6)	-1.26	0.21
Number of inflorescences	0.23 (0.08)	2.90	0.004
Temperature	0.04 (0.06)	0.71	0.48
Floral Index	0.001(0.0007)	1.99	0.046
(4) Bumblebees			
Number of UGS patches	0.02 (0.09)	-0.16	0.87
Mean UGS size	6.86e-6 (5.99e-6)	1.15	0.25
Number of inflorescences	0.29 (0.1)	3.02	0.0026
Temperature	-0.007 (0.07)	-0.09	0.92
Floral Index	-0.0002 (0.0007)	-0.28	0.78
(5) Domestic bees			
Number of UGS patches (s)	0.06 (0.30)	0.19	0.85
Mean UGS size (s)	0.03 (0.34)	0.098	0.92
Number of inflorescences	0.25 (0.12)	2.07	0.038
Temperature	-0.09 (0.09)	-0.93	0.35
Floral Index	-0.002 (0.001)	-1.90	0.058
(6) Hoverflies			
Number of UGS patches	0.05 (0.05)	1.08	0.28

Mean UGS size	3.95e-6 (3.21e-6)	1.23	0.22
Number of inflorescences	0.14 (0.06)	2.33	0.0196
Temperature	0.07 (0.05)	1.595	0.11
Floral Index	-0.0003 (0.0004)	-0.69	0.49

Table A3-2. Summary statistics of models 7 to 12. For Domestic Bees model, we scaled the first two variables to achieve convergence. Pvalues in bold are significant.

Discussion générale

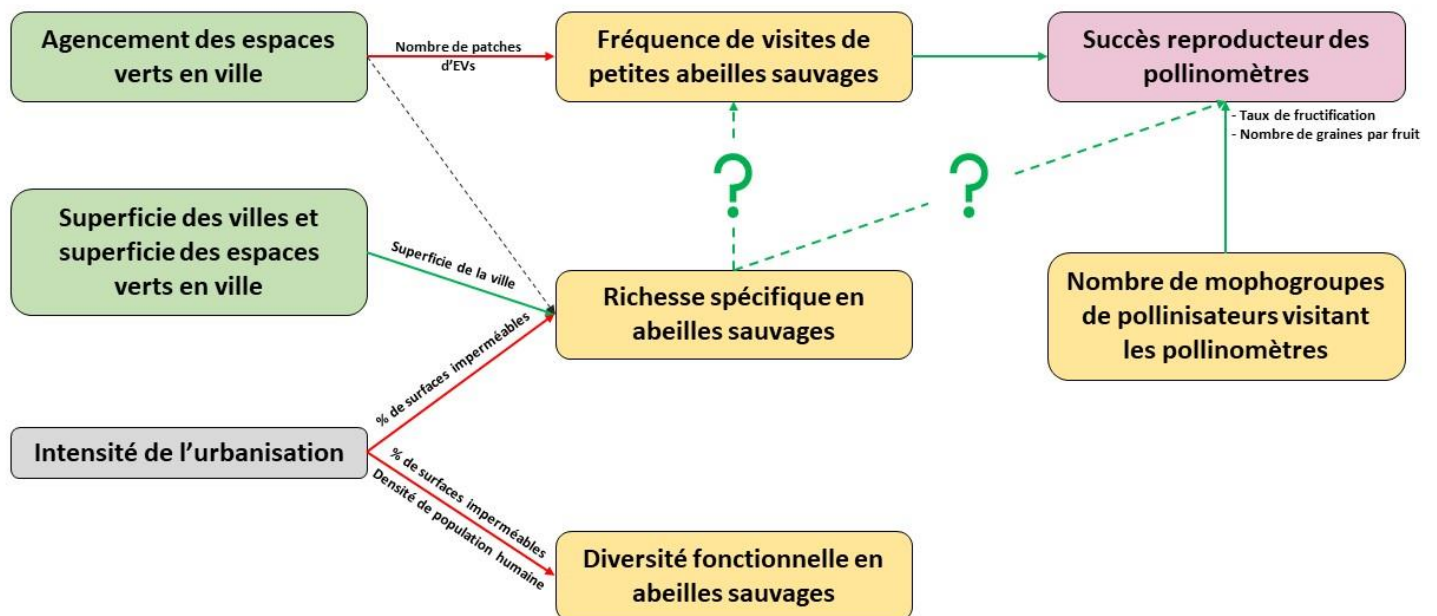


Figure 8. Figure récapitulative des principaux résultats de la thèse. Les flèches vertes indiquent des corrélations positives entre les variables, les flèches rouges des corrélations négatives. La flèche noire en pointillés indique une absence de corrélation significative. Les flèches vertes en pointillés indiquent une relation hypothétique, non testée dans nos analyses.

I. Principaux résultats

Les objectifs de cette première partie seront de rappeler les principaux résultats de la thèse, de synthétiser l'interdépendance de ces résultats et enfin de les relier au rôle que peuvent jouer les milieux urbains dans la conservation des pollinisateurs et de la pollinisation.

a. Synthèse des principaux résultats

Dans le premier chapitre, nous avons pu mettre en relation les variations des communautés d'abeilles sauvages, tant d'un point de vue taxonomique que fonctionnel, avec l'intensité de l'urbanisation (Fauvau et al. 2022, Figure 8). Pour ce faire, nous avons construit la base de données présentée en introduction. Nous avons utilisé deux métriques pour quantifier le degré d'urbanisation dans un rayon de 500 mètres autour de chaque site d'échantillonnage : la proportion de surfaces imperméables, et la densité de population humaine.

Les résultats soulignent une relation négative entre le pourcentage de surface imperméable dans un rayon de 500 mètres et la diversité alpha des communautés d'abeilles sauvages, mais pas de relation

significative entre densité de population humaine et diversité alpha des communautés. Les résultats mettent également en évidence un filtre urbain sur les communautés d'abeilles sauvages, comme montré précédemment (Deguines et al. 2016). Ainsi, les milieux urbains semblent favoriser les espèces généralistes et nichant au-dessus du sol. Nous n'avons cependant pas pu mettre en évidence d'effet de l'urbanisation sur la diversité beta, les sites les plus urbanisés n'étant pas ceux avec les communautés les plus similaires.

Le deuxième chapitre, focalisé sur la diversité spécifique des communautés d'abeilles sauvages des milieux urbains, a montré qu'il existe une relation aire-espèces à travers 20 villes de France, Suisse et Belgique. Ainsi, il existe un effet positif de la superficie des villes sur la richesse spécifique en abeilles sauvages au sein de celles-ci. Cependant, il n'a pas été mis en évidence de relation entre richesse spécifique et superficie d'espaces verts. Ce qui suggère que d'autres habitats urbains peuvent jouer un rôle important dans la préservation des abeilles sauvages (Figure 8). Nous avons enfin montré que la fréquence d'espèces d'abeilles sauvages à statut (quasi-)menacé était significativement moins importante dans ces villes, qu'attendue en Europe d'après la liste rouge des abeilles européennes. Contrairement à l'ensemble des espèces considérées, la richesse spécifique avec un statut de conservation n'était pas reliée à la taille de la ville ni à la proportion d'espaces verts en ville. Enfin, il n'y a pas de lien entre l'agencement des espaces verts en ville d'une part et d'autre part la richesse spécifique totale. C'est donc bien la superficie globale de la ville, qui conditionne la richesse spécifique en abeilles sauvages au sein des habitats urbains

Dans le troisième chapitre, nous avons étudié la fonction de pollinisation dans 16 villes de France, Suisse et Belgique. A l'aide d'un protocole expérimental répliqué pendant 2 années consécutives dans ces villes, nous avons mis en évidence une relation négative entre la fragmentation des habitats urbains (à travers le nombre de patches d'espaces verts) et la fréquence de visites des petites abeilles sauvages sur la plante pollinomètre utilisée, *Sinapis alba*. Ainsi, ce morphogroupe de pollinisateurs semble particulièrement sensible à la structure des paysages urbains. Systématiquement, l'écran floral de l'espèce pollinomètre influençait positivement la fréquence de visites des morphogroupes d'insectes pollinisateurs. Le succès reproducteur des pollinomètres, estimé via le taux de fructification ainsi que le nombre de graines par fruit, était positivement influencé par le nombre de morphogroupes de pollinisateurs visitant les plantes, mais également par la fréquence de visites des petites abeilles sauvages (Figure 8).

b. Les villes, des milieux favorables aux insectes pollinisateurs ?

Nous avons mis en évidence un effet négatif de l'urbanisation sur la diversité des communautés d'abeilles sauvages, et montré que les villes filtrent les abeilles sauvages selon leurs traits. Nous avons également mis en évidence que la taille des villes est un déterminant de la richesse des communautés des abeilles sauvages qu'elles abritent, les villes de grande taille ayant en moyenne une plus grande richesse spécifique que les villes de taille moyenne. Les villes ne semblent cependant pas être des refuges pour les espèces à statuts de conservation, puisqu'elles hébergent moins d'espèces à statuts de conservation qu'attendu globalement en Europe. Nous avons également montré dans le chapitre 2 que les villes possèdent une diversité d'abeilles variables, mais dans l'ensemble assez conséquente, ce qui rejoint les résultats de plusieurs études (Banaszak-Cibicka et al. 2018; Felderhoff et al. 2022; Zaninotto and Dajoz 2022; Fortel et al. 2014; Gruver and CaraDonna 2021). Nous n'avons pas réalisé d'analyse concernant la variabilité entre villes des traits fonctionnels des abeilles sauvages, qui ont déjà été effectuées dans l'étude de Ferrari et Polidori (2022). Ils ont notamment mis en évidence des relations intéressantes entre la taille des villes, la fragmentation des espaces verts urbains, et la proportion de surfaces imperméables en ville avec les traits de taille, alimentation et nidification des abeilles sauvages (Ferrari and Polidori 2022). Ainsi, les villes les plus grandes contiendraient plus d'espèces spécialistes, et nichant au-dessus du sol. Les villes ayant les espaces verts les plus fragmentés contiendraient moins d'espèces spécialistes, et plus de grandes abeilles sociales. Enfin, les villes ayant une quantité de surface imperméable importante hébergeraient moins d'espèces nichant dans le sol, ce qui rejoint les résultats de notre premier chapitre.

Enfin, l'analyse de la pollinisation sur notre espèce pollinomètre (*Sinapis alba*) à trois périodes de l'année montre une faune active sur une durée étendue en milieux urbains. Notamment, les syrphes et les petites abeilles sauvages constituent les premier et deuxième groupes majoritaires en termes de visites, et les petites abeilles sauvages ont été identifiées comme particulièrement importantes pour le succès reproducteur de la moutarde blanche, suggérant un rôle conséquent de ce morphogroupe dans la pollinisation en milieu urbain.

Ainsi, étant donnée l'hétérogénéité des résultats de la littérature en ce qui concerne l'impact de l'urbanisation sur les communautés d'abeilles sauvages, cette thèse réalisée à l'échelle européenne permet d'adosser ses conclusions sur des résultats particulièrement robustes. Tout d'abord, nos résultats montrent que les villes sont des milieux contraignants pour les abeilles sauvages puisqu'elles filtrent leurs traits fonctionnels et abritent une richesse spécifique en abeilles sauvages plus faible qu'en milieu semi-naturel. Les villes hébergent cependant une diversité non-négligeable mais variable d'abeilles sauvages, conditionnée par la taille des villes, mais apparemment pas par leur superficie globale en espaces verts. L'hétérogénéité des résultats dans la littérature pourrait ainsi avoir pour origine la diversité des villes étudiées en termes de taille et d'imperméabilisation des surfaces.

Dans un second temps, notre approche expérimentale de la fonction de pollinisation souligne la forte activité des communautés de pollinisateurs dans leur ensemble car elles assurent une pollinisation effective dans les milieux urbains sur une longue période de l'année. Cependant, les villes pourraient évoluer afin de faciliter l'établissement et la persistance des communautés de pollinisateurs, en particulier par une augmentation de la quantité d'espaces verts et l'adaptation de leur gestion aux besoins des pollinisateurs, comme suggéré par Baldock et al (2019). La diminution de la fréquence et de l'intensité des pratiques de gestion des espaces verts, ou leur gestion différenciée améliore en effet la qualité écologique des espaces verts. Cela permettrait en outre le retour d'une forme de naturalité en ville, le développement d'une flore spontanée et une augmentation des sites de nidification pour les pollinisateurs (Daniels et al. 2020).

Nous n'avons pas réussi, au cours de cette thèse, à établir de relation claire entre connectivité des espaces verts et biodiversité, la seule relation significative étant une réponse négative de la fréquence de visites de petites abeilles sauvages avec la fragmentation des espaces verts. Nous n'avons cependant pas pris en compte tous les types d'espaces verts en ville, comme par exemple les jardins privés ou encore les toitures végétalisées, tous deux très importants pour la conservation des pollinisateurs (Levé et al. 2019; Dusza et al. 2020; Jacobs et al. 2023).

c. Liens entre diversité des communautés de pollinisateurs et fonction de pollinisation en ville ?

Dans notre travail, nous n'avons pas pu tester certaines relations (points d'interrogations sur la Figure 8), car nous n'avons pas effectué d'inventaire d'abeilles sauvages durant les sessions de suivi des pollinomètres. Puisque nos deux premières études se basent uniquement sur ce groupe d'insectes pollinisateurs, et que les petites abeilles sauvages sont le seul morphogroupe ayant un lien direct avec le succès reproducteur de nos pollinomètres, la question de la relation entre diversité des communautés d'abeilles sauvages et nombre de visites est légitime. Cette question pourrait ensuite nous amener à explorer les liens entre la diversité des abeilles sauvages et le succès reproducteur des plantes. Dans ce contexte, Theodorou et al (2020) ont mis en évidence une relation positive entre la quantité de graines de leur pollinomètre, *Trifolium pratense*, et la richesse spécifique des hyménoptères venant le visiter. Ils n'ont cependant pas directement analysé les relations entre richesse spécifique et fréquence de visites des hyménoptères. Des résultats similaires ont également été rapportés dans l'étude de Theodorou et al (2017). Cependant, une récente méta-analyse a mis en évidence que, malgré un effet négatif de l'urbanisation sur les communautés de pollinisateurs, le service de pollinisation en ville serait renforcé du fait de la présence accrue d'insectes généralistes domestiqués, en particulier les bourdons et les abeilles domestiques (Liang et al. 2022).

L'approfondissement du lien entre la diversité des communautés de pollinisateurs et la fonction de pollinisation nécessiterait des analyses plus détaillées de la richesse spécifique ne se cantonnant pas aux seules abeilles sauvages. Albrecht et al (2012), par exemple, ont mis en évidence qu'une plus grande diversité en groupes fonctionnels de pollinisateurs augmentait le succès reproducteur de *Raphanus sativus*, soulignant l'importance de prendre en compte la totalité des pollinisateurs afin d'estimer la fonction de pollinisation. Ce type d'étude réalisé à grande échelle pourrait permettre de dégager des tendances généralisables sur les liens entre la diversité des pollinisateurs et la fonction de pollinisation. Notre étude expérimentale est une première étape vers cet objectif, et la relation positive entre le nombre de morphogroupes et la fructification des pollinomètres que nous avons mise en évidence tend à appuyer une potentielle relation entre diversité en pollinisateurs et succès reproducteur des plantes.

Bien qu'elles abritent une richesse spécifique significative, les villes présentent de nombreuses contraintes pour les insectes pollinisateurs. Ainsi, elles constituent un filtre taxonomique et fonctionnel des espèces d'abeilles sauvages, et accueillent assez peu d'espèces à statut de conservation. Au vu de l'augmentation de l'urbanisation dans le futur, la conservation de la fonction de pollinisation nécessite de penser la structuration et la gestion des milieux urbains de façon plus accueillante pour la biodiversité. Mais les préconisations pour une urbanisation plus favorable aux pollinisateurs doivent s'appuyer sur une vision globale des processus impactant leurs communautés. Il serait très judicieux de développer largement des approches globales et fédératives, afin de dégager les principaux leviers efficaces pour la conservation de la pollinisation. La présentation de ces approches globales est l'objet de la deuxième partie de cette discussion.

II. Etudier les pollinisateurs à grande échelle

Dans cette deuxième partie, nous nous attacherons tout d'abord à exposer les apports des projets centrés sur la biodiversité des pollinisateurs menés à grande échelle, tout en soulignant les limites. Nous discuterons ensuite des sciences participatives comme solution contribuant à mener à bien ces projets à grande échelle. Enfin, nous verrons quels sont les apports structurels des entités scientifiques fédératrices que sont les Groupements de Recherche. Les approches présentées dans cette partie sont des méthodologies générales, mais pleinement applicables à l'étude des relations entre urbanisation et pollinisateurs.

a. L'intérêt des projets menés à grande échelle

Comme nous l'avons déjà souligné à plusieurs reprises au cours de cette thèse, acquérir une vision globale des effets de l'urbanisation sur les communautés de pollinisateurs et la pollinisation est

aujourd'hui essentiel. Ce travail s'inscrit pleinement dans cet objectif, à travers une approche collaborative qui a réuni plusieurs dizaines de scientifiques, mairies ou collectivités afin de répondre à ces questions. Un tel projet permet de s'affranchir des limites des études basées sur une ou un très petit nombre de villes. Celles-ci sont en effet souvent dépendantes de facteurs locaux comme leurs caractéristiques environnementales et géographiques locales. Les approches à petite échelle fournissent cependant des résultats essentiels, car elles permettent une analyse plus fine des réponses des communautés écologiques à des facteurs locaux, et répondent donc à des questions de conservation ciblées. Si les résultats de ces études sont applicables localement, ils sont difficilement généralisables, puisqu'ils se réfèrent à des zones géographiques réduites. Les approches locales et globales sont cependant toutes deux indispensables, et complémentaires. Les premières aboutissent en effet à des résultats précis et applicables localement, les secondes permettent de dégager une vue d'ensemble des processus façonnant les communautés écologiques et conduisent à des résultats plus généralisables. Ces résultats généraux peuvent ensuite servir de base et de contexte à des études locales, de même que les études locales peuvent servir de base à des études globales, notamment dans le cadre de méta-analyses.

Les projets collaboratifs à grande échelle, tels que le protocole Pollinomètres réalisée au cours de cette thèse, sont souvent difficiles à mettre en place. Ils reposent sur l'engagement d'un grand nombre d'acteurs, issus de formations variées et parfois néophytes, dont le projet reste une activité annexe. Une fois le projet mis en place il est plus facile d'y associer un nombre plus important d'acteurs et ainsi d'en augmenter l'échelle et la robustesse. Il est en effet plus facile de rejoindre un groupe déjà actif, qui a potentiellement déjà atteint des résultats tangibles. Ces projets peuvent se pérenniser, ou bien servir de base à d'autres expérimentations futures. La diversité des acteurs impliqués dans ce type de projet représente une difficulté initiale mais constitue un atout important car elle permet de connecter le monde scientifique avec les collectivités et les pouvoirs publics (les mairies par exemple). Cela permet de diffuser les connaissances et de rendre accessibles à un public plus large des approches d'habitude restreintes aux sciences expérimentales non participatives. Enfin, la participation des acteurs de terrain à la diffusion des connaissances scientifiques peut aussi permettre d'intéresser à des problématiques de conservation des acteurs qui ne l'auraient pas été autrement et de les mobiliser dans une recherche de solutions adaptées.

L'écologie urbaine a par ailleurs cette particularité de faire travailler les scientifiques sur le terrain au contact du grand public. Celui-ci est souvent intéressé et curieux de nos démarches, et cela nous permet de diffuser la connaissance à un public vaste, et de le sensibiliser à des problématiques environnementales de premier plan.

Dans cette thèse, le réseau de villes ainsi formé pourra être une base pour d'autres projets à grande échelle, par exemple l'établissement de listes rouges urbaines, ou encore des inventaires à grande échelle, réalisés en suivant des protocoles standardisés.

b. Les sciences participatives, essentielles aux études de la biodiversité

Il est très essentiel aujourd'hui de faire connaître la pollinisation et les insectes pollinisateurs au plus grand nombre. En effet, beaucoup de personnes ne connaissent pas la diversité des insectes pollinisateurs et les enjeux de sa conservation (Wilson et al. 2017).

Dans ce cadre, les sciences participatives sont d'une grande importance, notamment pour les suivis de la biodiversité en général. Les suivis d'espèces demandant des moyens humains conséquents, faire appel au grand public afin d'obtenir des données sur de vastes échelles spatiales peut être une approche efficace. Cela permet la formation de grandes bases de données afin de pouvoir effectuer des analyses à de plus vastes échelles qu'avec des approches d'échantillonnage mieux standardisées. Parmi les plus grands programmes de sciences participatives en France, on trouve par exemple Vigie Nature, porté par le MNHN et l'OFB. Il comprend une importante diversité d'approches, parmi lesquelles le Suivi Photographique des Insectes Pollinisateurs (SPIPOLL), mais également des programmes autres que sur les pollinisateurs tels que le Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC), Sauvages de ma rue ou encore Vigie-Flore. Ces programmes ont d'ailleurs permis des publications scientifiques internationales (par exemple Deguines et al. 2016; Clauzel et al. 2018; García-Navas and Thuiller 2020). Cette diversité d'organismes ciblés est essentielle pour les raisons évoquées précédemment : sensibiliser le grand public et faire avancer la recherche scientifique. Il faut noter que ces approches ne permettent pas toujours d'identifier de manière précise les espèces, et que la fiabilité des données doit être assurée. Le manque de fiabilité de certaines données peut être contrebalancé par une forte puissance statistique grâce à une grande quantité de données, mais une validation de celles-ci peut toutefois être nécessaire (Bonter and Cooper 2012). Une autre manière d'assurer des données fiables est d'associer experts et volontaires, comme le montre l'étude de Le Féon et al (2016). Dans cette étude, les auteurs ont mis en place un programme de sciences participatives assistées par des experts, afin de permettre à la fois une large collecte de données d'inventaires d'abeilles sauvages en milieux agricoles, tout en permettant une identification à l'espèce de celles-ci par des experts taxonomistes. Ces auteurs soulignent l'importance de prendre en compte la diversité taxonomique dans les études visant à étudier les variations des communautés d'abeilles sauvages en fonction de l'environnement (Le Féon et al. 2016). De telles études n'existent pas en milieux urbains, mais pourraient être une continuité intéressante aux travaux présentés dans cette thèse.

D'autres approches globales de sciences participatives existent, comme par exemple les outils d'identifications sur internet tel que IDmyBee ou iNaturalist. Ces outils permettent à des amateurs

d'identifier facilement des insectes qu'ils peuvent trouver, par exemple dans leur jardin. Dans le futur, nous pourrions imaginer une utilisation de ces outils par les collaborateurs aux sciences participatives afin de réunir des données naturalistes identifiées plus précisément, et plus fiables. Cela permettrait de profiter du bénéfice des sciences participatives : une grande quantité de données, tout en s'affranchissant de ses limites : des données parfois peu fiables et nécessitant une validation.

Dans notre cas, le protocole Pollinomètres se rapproche des sciences participatives car il fait intervenir un grand nombre d'acteurs, mais il s'en différencie également car une grande majorité d'entre eux sont des chercheurs, donc des professionnels de l'approche expérimentale. Nous avons ainsi pu en retirer une grande quantité de données, permettant d'accroître de façon substantielle la puissance (statistique) de l'expérience.

c. Les groupements de recherches

Les Groupements De Recherches (GDR) du CNRS ont aujourd'hui une place centrale dans la collaboration entre scientifiques, permettant de fédérer des communautés de scientifiques d'un même domaine. Dans le cadre de ma thèse, que ce soit pour la constitution de la base de données qui a servi aux chapitres 1 et 2 ou bien le protocole Pollinomètres, le GDR Pollinéco (GDR francophone sur la pollinisation) a joué un rôle central. En effet, il a permis la mise en place et la cohésion de mes projets, notamment à travers ma mise en relation avec le monde francophone travaillant sur la pollinisation. Celui-ci a également permis la structuration et l'évolution de mes projets grâce aux réunions annuelles au cours desquelles j'ai pu présenter l'avancement de mes travaux, les discuter et les améliorer avec les membres du GDR impliqués. Ainsi, dans l'objectif de réaliser des études à grande échelle, si les sciences participatives sont une solution, la collaboration entre scientifiques est également essentielle, et les GDR la facilitent grandement.

III. Diversité des acteurs impliqués dans la conservation des insectes pollinisateurs

Si le développement d'approches globales et des sciences participatives peuvent aider à la compréhension des facteurs façonnant les communautés de pollinisateurs, leur conservation indispensable est dépendante d'un certain nombre d'acteurs. Parmi ceux-ci, nous aborderons le rôle des acteurs politiques, à travers le Plan National d'Actions (PNA) « France, Terre de Pollinisateurs », et le Plan National Pollinisateurs, mais nous discuterons également de l'implication des associations naturalistes. Si ces acteurs participent à la conservation des pollinisateurs en général, la conservation de la fonction de pollinisation en ville fait partie de leurs objectifs. Enfin, nous finirons par quelques préconisations de gestion des pollinisateurs basées sur nos résultats et la littérature scientifique, en particulier dans les milieux urbanisés, qui ont été le cadre d'étude de cette thèse.

a. Le PNA « France, Terre de Pollinisateurs » et le Plan National Pollinisateurs

Conscient du rôle des pouvoirs politiques dans la protection de la biodiversité, le ministère de la transition écologique travaille sur la question de la conservation des pollinisateurs. C'est dans ce contexte qu'il a initié le PNA « France, terre de pollinisateurs » en 2016. Les PNA sont des outils ministériels dont l'objectif est la conservation d'une espèce d'intérêt prioritaire. Le PNA « France, terre de pollinisateurs » est donc une exception puisqu'il ne se base pas sur une seule espèce, mais sur un ensemble d'insectes, constituant le groupe fonctionnel des pollinisateurs.

Ce PNA a été mis en place en 2016 pour une durée de 4 ans, jusqu'en 2020, et un bilan en a été réalisé par la commission Espèces et Communautés Biologiques du Conservatoire National du Patrimoine Naturel du 25 mars 2021. Ce premier plan a été décliné régionalement en impliquant les associations naturalistes et les collectivités dans les questions de conservation des pollinisateurs. Ceci a initié la mise en place de nouveaux outils afin de mieux connaître et préserver les pollinisateurs, comme les listes rouges pollinisateurs pour les abeilles sauvages et les syrphes. Des outils internet permettant d'identifier les pollinisateurs sont également mis en place (IDmyBee, <https://www.idmybee.com/> pour les abeilles, Syrph the Net pour les syrphes (Claude and Vanappelghem 2015). Tous ces outils sont d'une importance capitale afin de diffuser la connaissance sur nos pollinisateurs sauvages, de les identifier et de les conserver. Cependant, le premier PNA n'a pas entraîné la réduction de l'usage de biocides, l'une des principales causes du déclin des pollinisateurs (Whitehorn et al. 2012; Goulson 2013; Goulson et al. 2015; Baldock 2020). L'absence du ministère de l'agriculture et des différents acteurs du secteur agricole dans le 1^{er} PNA a d'ailleurs été pointée du doigt comme responsable de cet échec.

Le PNA a été renouvelé en 2021 jusqu'en 2026 en tant que « Plan national pollinisateurs ». Ce dernier est décliné en 6 axes thématiques ayant pour but l'amélioration des connaissances scientifiques sur les pollinisateurs et leur conservation, à travers l'accompagnement de secteurs d'activités liés au foncier ou aux aménagements urbains, des apiculteurs, des agriculteurs et des forestiers. Il est également décliné régionalement, permettant une adaptation plus fine aux situations locales. Le ministère de l'agriculture est cette fois-ci impliqué, ce qui pourra peut-être permettre de réduire l'utilisation des présentant un risque pour les pollinisateurs.

Ce plan permettra également de construire de nouvelles listes rouges UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) des pollinisateurs sauvages en France, afin de pouvoir mieux cibler les espèces à enjeux de conservation. Plus précisément, la France n'a actuellement pas de liste rouge nationale des abeilles sauvages contrairement à de nombreux autres pays européens (Schatz et al. 2021), et le PNA, ainsi que le Plan National pollinisateurs ont pour objectif de combler cette lacune. Il

est également prévu d'établir un partenariat avec le conseil national des villes et villages fleuris. Nous avons déjà discuté longuement durant cette thèse de l'importance des ressources florales pour les pollinisateurs, et ce partenariat pourrait permettre d'améliorer la gestion de la flore ornementale en ville et donc de favoriser la conservation des pollinisateurs dans ces milieux perturbés.

Une grande partie du Plan National pollinisateur est également consacrée aux abeilles domestiques, dont la présence a été analysée statistiquement dans le chapitre 3 uniquement. C'est également une partie essentielle, car elles participent de façon majeure à la fonction de pollinisation (Phillips et al. 2018), et les gérer correctement est capital, pour leur survie et la durabilité des exploitations apicoles, mais également pour réguler les risques de compétition entre elles et les abeilles sauvages (Henry and Rodet 2018; Ropars et al. 2019). Il est cependant nécessaire de ne pas axer toutes les recherches et les subventions du Plan National dans ce domaine au détriment de la conservation des abeilles sauvages. Ces pollinisateurs sont en effet primordiaux, et une diversité de pollinisateurs est essentielle pour la pollinisation (Albrecht et al. 2012; Garibaldi et al. 2014, chapitre 3 de ce manuscrit).

Enfin, le Plan National pollinisateur a pour objectif de conserver les pollinisateurs face aux produits phytosanitaires. Nous avons mentionné les biocides au cours de ce travail comme néfastes pour les pollinisateurs (Sponsler et al. 2019), mais n'avons pas axé ce travail de thèse sur le sujet. En effet, en France, la loi Labbé (2017) interdit, en milieu urbain, les pesticides dans les espaces verts publics, ainsi que dans les propriétés privées depuis juillet 2022. Par conséquent, les pollinisateurs y sont théoriquement moins exposés qu'en milieux agricoles par exemple (Hall et al. 2017).

b. Les associations naturalistes, l'exemple d'Arthropologia

Les associations naturalistes sont également des acteurs très importants dans la conservation de la biodiversité, et des insectes pollinisateurs. L'association Arthropologia (La Tour-de-Salvagny) en France est l'une des plus grandes associations naturalistes de France, et axe ses actions de conservation majoritairement sur les insectes, avec un volet sur les pollinisateurs non-négligeable. Arthropologia est notamment impliquée dans le GDR Pollinéco, et a joué un rôle majeur dans l'initiation de mon travail de thèse, en particulier grâce à l'organisation de la journée « Pollinisateurs en milieux urbanisés ». Cette journée a notamment permis de fédérer des communes ne faisant pas partie du GDR Pollinéco au protocole Pollinomètres du Chapitre 3. Arthropologia est également organisatrice des Assises Nationales des insectes pollinisateurs, qui ont pour but de rassembler des acteurs de tous horizons (des gestionnaires d'espaces verts aux chercheurs) afin d'échanger sur de potentielles solutions en réponse au déclin des pollinisateurs, que ce soit en milieux urbanisés, naturels ou agricoles.

En plus de collaborer avec le monde scientifique, Arthropologia axe également ses activités sur l'expertise (études naturalistes par exemple) et sur la sensibilisation du public aux problématiques

écologiques. Nous avons déjà évoqué plus haut l'importance d'une prise de conscience sociétale des problèmes écologiques actuels, et il est essentiel de sensibiliser le plus grand nombre aux enjeux associés à la conservation des pollinisateurs. Dans le cadre d'Arthropologia, cette sensibilisation est déclinée de différentes façons en fonction des publics (scolaires, entreprises, grand public ou collectivités) avec des thématiques adaptées à chacun. Grâce à ses actions de collaboration avec les scientifiques et de sensibilisation, Arthropologia, comme d'autres associations naturalistes, participe grandement à la préservation des pollinisateurs, et de la biodiversité en général.

c. Préconisations de mesures de conservation en faveur des pollinisateurs

L'objectif de ma thèse n'était pas de donner des préconisations de gestion des milieux urbains en faveur des pollinisateurs. Cependant, quelques préconisations de gestion peuvent émerger des résultats obtenus. Tout d'abord, le chapitre 1 montre l'effet négatif de l'imperméabilisation des sols sur la diversité spécifique et fonctionnelle des communautés d'abeilles sauvages. Le chapitre 2 met en évidence un rôle important de la superficie de la ville sur la diversité spécifique d'abeilles sauvages, sans pour autant favoriser les espèces avec un statut de conservation. Le chapitre 3 montre un effet négatif de la fragmentation des habitats sur la fréquence de visites des petites abeilles sauvages, ainsi qu'un rôle primordial de la richesse en morphogroupes des assemblages de pollinisateurs sur le succès reproducteur des pollinomètres. Ces résultats permettent de suggérer des évolutions des aménagements urbains visant à réduire l'imperméabilisation des sols ou la fragmentation des espaces verts.

Malheureusement, nos résultats ne nous permettent pas d'analyser précisément l'impact des pratiques de gestion des espaces verts urbains. Or, les espaces verts publics sont un refuge pour la biodiversité des pollinisateurs (Baldock et al. 2019), dont les mesures de gestion influent largement sur la qualité écologique de ces habitats, plus que dans le cas des jardins privés, par exemple.

- La tonte dans les espaces verts devrait être réduite, afin de faciliter l'établissement et la persistance d'espèces de plantes spontanées, ainsi que d'abeilles sauvages (Wastian et al. 2016).
- La flore spontanée locale doit être privilégiée au détriment de la flore ornementale, qui varie beaucoup dans son attractivité (Garbuzov and Ratnieks 2014; Garbuzov et al. 2015; 2017; Erickson et al. 2020), et dont les ressources nutritives sont parfois réduites, voire absentes et difficiles à exploiter pour les pollinisateurs (Corbet et al. 2001)
- La préservation des sites de nidification est essentielle pour les abeilles. Cela est en particulier vrai pour les abeilles terricoles, qui ne sont pas favorisées en ville, comme nous l'avons montré dans le chapitre 1 (Fauviau et al. 2022). Prévoir des buttes de terre nue ou bien conserver les

souches des arbres morts (ou coupés) permettrait par exemple de favoriser la nidification d'un large panel d'insectes pollinisateurs et de supporter des communautés plus diverses en ville (Wilk et al. 2020).

L'idée d'une diminution de la fréquence des interventions humaines dans la gestion des espaces verts urbains peut rencontrer des détracteurs parmi leurs utilisateurs. Mais il est possible d'organiser une gestion différenciée des espaces verts publics, afin de favoriser la biodiversité dans une partie du parc et les activités du public dans une autre. Il est également important de mentionner que les préconisations de gestion discutées précédemment sont aussi applicables dans le cadre de jardins privés. Toutes ces mesures de gestion ont pour but de supporter des communautés de pollinisateurs diversifiées en ville, qui pourront, à leur tour, fournir une fonction et un service de pollinisation conséquents dans ces milieux (chapitre 3, Albrecht et al. 2012).

IV. Perspectives et limites de la thèse

Je m'attacherai dans cette partie à discuter des limites de mon étude, ainsi que de diverses perspectives afin d'améliorer le travail réalisé au cours de cette thèse.

a. Le protocole Pollinomètres, comment l'améliorer ?

Au cours de ce travail, nous avons évalué la fonction de pollinisation grâce à une expérience répliquée dans 16 villes d'Europe de l'ouest. Il est cependant important de noter que l'évaluation de cette fonction est basée sur l'analyse du succès reproducteur chez une seule espèce : la moutarde blanche. Or, le cortège de pollinisateurs visitant les plantes est susceptible de varier selon la morphologie de l'espèce pollinomètre. Dans notre cas, la moutarde blanche attirait en majorité des syrphes et des petites abeilles sauvages, qui sont des espèces à langue courte. Ainsi, d'autres pollinomètres pourraient attirer un autre cortège fonctionnel de pollinisateurs. Par exemple *Trifolium pratense* utilisé par Theodorou et al (2020) a attiré une majorité de *Bombus*, à langue longue. L'idéal pour de futures études serait de s'inspirer de l'étude de Theodorou et al (2017), en considérant en parallèle plusieurs espèces avec des morphologies florales contrastées, tout en gardant la dimension spatiale importante que nous avons développée durant cette étude.

Il existe cependant un compromis entre d'une part le nombre et la couverture géographique et temporelle des sites expérimentaux, et d'autre part la précision des mesures qu'il est possible de réaliser. Ainsi, bien souvent, des études réalisées à petite échelle permettent des mesures plus longues et plus nombreuses sur chaque site. Dans le cas des pollinomètres, par exemple, les plantes peuvent être exposées en plus grand nombre et plus longtemps sur le terrain, ou bien dans un plus grand nombre de sites au sein de chaque ville. Nous avons très vite été confrontés aux contraintes matérielles lors de la mise en place du protocole Pollinomètres et avons géré ce type de compromis en privilégiant

une étude à grande échelle géographique avec une exposition d'un nombre restreint de plantes d'une seule espèce pendant un temps limité sur le terrain. Malgré cela, nous avons tenu à être le plus précis possible dans les mesures et le choix des sites d'échantillonnage, afin que les données obtenues reflètent le mieux possible la réalité.

Laisser les pollinomètres plus longtemps sur le terrain aurait cependant plusieurs avantages : diminuer les impacts des manipulations sur le succès reproducteur des plantes, et donner une vision plus représentative de la pollinisation dans la réalité, celle-ci n'étant pas effectuée sur une heure seulement en conditions naturelles. Un temps d'exposition trop long pourrait cependant conduire à une saturation en pollen des pollinomètres, puisque nous utilisons un nombre de fleurs limité afin de mesurer leur succès reproducteur. Afin d'obtenir une estimation plus précise des variations de l'efficacité de la pollinisation tout au long de la période d'activité des pollinisateurs, il serait nécessaire d'effectuer plus de sessions d'observation, mais cela ne nous a pas été possible au vu de la logistique de la culture des plantes.

Le choix des plantes doit également répondre aux contraintes expérimentales. Nous avons choisi la moutarde blanche pour sa facilité de culture, son autofécondation très limitée, et sa longue période de floraison. Cependant, il ne s'agit que d'une seule espèce de plante, qui ne reflète donc pas la totalité de la fonction de pollinisation puisque chaque espèce possède un cortège de pollinisateurs différent. Les cortèges de pollinisateurs visitant une plante dépendent notamment de la morphologie florale de celle-ci, comme ont pu l'observer Zaninotto et al (2020) avec la moutarde blanche et le lotier corniculé. Ainsi, utiliser en parallèle plusieurs espèces de plantes comme pollinomètres pourrait permettre de donner une vision plus complète de la fonction de pollinisation et des cortèges d'insectes pollinisateurs actifs en milieux urbains.

Enfin, nous nous sommes heurtés à la difficulté de former de façon optimale les nombreux participants d'origines diverses au protocole. Si le document papier (Annexe 1) a été réalisé pour être le plus clair et le plus précis possible, une formation concrète à toutes les étapes du protocole aurait été la bienvenue. Cela aurait néanmoins demandé du temps et une disponibilité supplémentaire des participants, ce qui n'est pas toujours réalisable et aurait pu décourager certains participants potentiels. Pour des études futures de ce type, cependant, nous recommandons cet investissement pédagogique plus important de façon à homogénéiser les pratiques et améliorer la fiabilité des données récoltées.

b. Evaluation du service de pollinisation

Dans la mesure où la moutarde blanche n'est pas une plante utilisée en agriculture urbaine, les objectifs du troisième volet de ce travail étaient d'établir les liens entre la fonction écologique de pollinisation et les caractéristiques des milieux urbains plutôt que de s'intéresser à l'évaluation d'une

valeur monétaire de la pollinisation. Mais cette dernière est essentielle, surtout dans un cadre où l'agriculture urbaine prend de plus en plus d'ampleur (Wenzel et al. 2020). L'évaluation du service écosystémique de pollinisation dans les milieux urbains mériterait d'être approfondie et pourrait permettre d'estimer l'importance de ces milieux dans les bénéfices associés à la pollinisation. Cette approche économique pourrait permettre, peut-être, de mobiliser plus d'acteurs pour un aménagement plus écologique des villes. L'étude de la fonction de pollinisation en milieux urbains est une première étape avant une évaluation plus précise du service de pollinisation dans ces milieux. Cependant, il est important de noter que si l'agriculture urbaine est relativement bien implantée dans l'hémisphère nord, elle semble être présente majoritairement dans les pays du sud en développement (Orsini et al. 2013; Duží et al. 2017), qui n'ont souvent pas le même climat ou les mêmes communautés de pollinisateurs. Ainsi, les conclusions tirées des études réalisées dans les zones tempérées de l'hémisphère nord ne sont pas toujours applicables à la réalité d'autres régions du globe.

L'évaluation du service écosystémique de pollinisation en ville est cependant une thématique actuelle, comme le témoigne la thèse d'Elsa Blareau, commencée en 2022 sous la direction d'Isabelle Dajoz et Fabrice Requier. L'objectif sera, à travers une expérimentation de terrain en ville et en milieu rural de comparer le service de pollinisation entre milieux urbains, semi-naturels et agricoles intensifs. Ces expériences sont conduites avec des fraisiers et des framboisiers, qui sont des plantes potagères dont l'exploitation de proximité est intéressante, notamment du fait de la difficulté du transport de ces fruits fragiles et du peu d'espace nécessaire à leur culture. Ces espèces sont donc plus adaptées que la moutarde blanche à l'évaluation du service écosystémique de pollinisation, leurs fruits étant comestibles. Cette approche, réalisée plus localement (Ile de France) que nos expérimentations, permettra une analyse plus fine de la pollinisation, et des liens entre communautés de pollinisateurs, succès reproducteur des plantes et service de pollinisation.

Dans le futur, et afin d'évaluer précisément l'apport des villes dans le service de pollinisation, l'utilisation d'un grand nombre d'espèces cultivées en agriculture urbaine serait nécessaire dans des études à grande échelle. Nous pourrions ainsi imaginer une estimation nationale du service écosystémique de pollinisation en ville, qui pourrait ensuite se transformer en estimation européenne, voire globale (Martin et al. 2019).

c. Autres milieux urbains à échantillonner

i. Les jardins privés

Dans notre étude, nous n'avons pas considéré les jardins privés, pourtant également source de biodiversité (Baldock et al. 2019). Il est en effet très compliqué, voire impossible, de réaliser des inventaires ou des expériences sur des propriétés privées telles que des jardins de particuliers. C'est pour cela que la grande majorité des études sur la biodiversité ou la pollinisation en ville sont faites

dans des espaces verts publics, et c'est également pour cela que nous avons effectué nos observations dans ce type d'habitats. Une manière d'échantillonner les jardins privés est d'impliquer le grand public via les sciences participatives. Cependant, comme discuté précédemment, ces approches sont souvent imprécises par nature, et nécessitent l'implication d'experts afin de répondre réellement à des questions de diversité dans les milieux urbains.

Tant que nous n'aurons pas d'idée précise de la diversité dans ces milieux privés, nous n'aurons pas une vue d'ensemble complète de la diversité en ville, ces milieux représentant une grande partie des espaces verts urbains (Levé et al. 2019; Baldock 2020).

ii. Les arbres

De façon générale, il est très difficile de réaliser des inventaires de pollinisateurs dans les arbres dont les houppiers sont peu accessibles aux observateurs. Ainsi, nous sommes également en manque de données concernant la faune pollinisatrice des arbres en milieu urbain. Or cette faune peu échantillonnée pourrait représenter une biodiversité de pollinisateurs très importante. Par exemple Hausmann et al (2016) ont échantillonné les abeilles sauvages sur l'érable plane (*Acer platanoides*), le marronnier commun (*Aesculus hippocastanum*), le robinier faux-acacia (*Robinia pseudoacacia*) et le tilleul à petites feuilles (*Tilia cordata*) à Berlin et ont trouvé 57 espèces d'abeilles sauvages (soit 19% des espèces connues à Berlin) butinant sur ces arbres. Cela rejoint les résultats d'une autre étude comparant la quantité et la qualité du nectar de 9 arbres communs en villes, qui a montré que ces arbres fournissent une quantité substantielle de nectar aux pollinisateurs, et pourraient donc représenter un levier important pour l'amélioration de la fonction de pollinisation recherchée dans de futurs plans de développement urbains (Somme et al. 2016).

Ces deux études montrent la nécessité de prendre en compte la faune présente au niveau des arbres dans l'inventaire de la diversité des pollinisateurs. Malgré les difficultés liées aux normes de sécurité, aux équipements spécifiques, comme des nacelles, et à la formation d'un personnel disponible pour ce genre d'échantillonnage, de plus larges campagnes d'échantillonnages dans les arbres sont nécessaires, au même titre que dans les jardins privés, afin d'obtenir une vision complète de la diversité des pollinisateurs en ville.

iii. Les toitures végétalisées

Les toitures végétalisées sont un autre type d'espace vert qu'il est nécessaire de prendre en compte, notamment dans les analyses de connectivité entre espaces verts urbains. Les toitures végétalisées pourraient en effet être des habitats appropriés pour les abeilles sauvages, notamment pour les abeilles terricoles (Jacobs et al. 2023), et contribuer significativement à la biodiversité en ville, bien plus que des toits classiques (Benedito Durà et al. 2023). Tout comme les espaces verts publics au sol,

les communautés de pollinisateurs sur les toitures végétalisées bénéficieraient de mesures de gestion appropriées, comme par exemple la combinaison de plusieurs morphologies florales et d'espèces de phénologie variée (Dusza et al. 2020).

Ainsi, la prise en compte de ces toitures végétalisées dans les analyses de connectivité pourrait s'avérer particulièrement importante pour représenter réellement la trame verte reliant les habitats en milieu urbain.

d. L'importance des pollinisateurs Diptères, Lépidoptères et Coléoptères

Si les diptères ont été considérés dans le protocole Pollinomètres, ils n'ont pas du tout été pris en compte dans les deux premiers chapitres. Ce choix s'explique par différentes considérations. Tout d'abord, les différents inventaires disponibles constituant la base de données ne comprenaient pas tous des inventaires de diptères. Ensuite, et comme déjà mentionné précédemment, les abeilles constituent le groupe de pollinisateurs le plus étudié, ce qui facilite la recherche d'informations les concernant et la mise en perspective de notre étude avec les données de la littérature. Comme toujours lorsqu'un modèle d'étude émerge, l'accumulation de données pour ce modèle s'accélère au détriment d'autres systèmes pourtant d'importance majeure. Il serait donc important d'améliorer nos connaissances sur des groupes plus méconnus, tels que les diptères, acteurs majeurs dans la fonction de pollinisation, mais les données disponibles sur les abeilles sauvages nous permettaient de réaliser de façon très complète cette étude à grande échelle.

Au sein même des diptères, tous les taxons de cet ordre ne sont pas étudiés de façon identique. En effet, les diptères syrphes sont bien plus étudiés que les diptères non-syrphes (Doyle et al. 2020; Graffigna et al. 2022). Ces derniers sont cependant également d'une importance capitale pour la pollinisation (Orford et al. 2015; Rader et al. 2020). La méta-analyse d'Orford et al (2015) estime que les diptères non-syrphes sont responsables de 84% du pollen transporté par l'ensemble des diptères en milieu agricole. Parmi ces diptères non-syrphes, Orford et al (2015) mentionnent que les *Bombyliidae*, *Muscidae*, *Scatophagidae* et les *Acroceridae* ont des poils susceptibles d'accrocher et de transporter le pollen. Dans leur étude, Rader et al (2020) mettent d'ailleurs en évidence que les diptères non-syrphes visitant une partie importante des cultures mondiales appartiennent aux familles des *Calliphoridae* et des *Muscidae*. La connaissance de leur écologie et de leurs réponses aux perturbations environnementales telles que les changements dans l'utilisation des terres et l'urbanisation devient donc de plus en plus nécessaire. L'étude de leur diversité en lien avec la pollinisation se heurte cependant à un manque certain de naturalistes capables de les identifier précisément.

Malgré un faible taux de visites en milieu urbain d'après nos résultats, d'autres groupes d'insectes que les diptères et hyménoptères participent de façon significative à la pollinisation, comme les

lépidoptères et les coléoptères. Rader et al (2020) mettent en effet en évidence que les lépidoptères des familles des *Nymphalidae* et des *Pieridae* et les Coléoptères des familles des *Coccinellidae* et des *Chrysomelidae* sont des pollinisateurs majeurs de cultures. Les milieux urbains pourraient donc constituer un filtre très sélectif sur ces groupes de pollinisateurs, où la moutarde blanche pourrait ne pas être adaptée à l'étude de leur contribution à la pollinisation en ville. Ces deux hypothèses ne sont pas exclusives et des études complémentaires sont nécessaires afin de pouvoir les tester.

e. Difficultés liées aux analyses à grande échelle

i. Précision et disponibilité des données géographiques du mode d'occupation des sols

Au cours des analyses sur l'usage des sols réalisées durant la thèse, j'ai utilisé des données SIG permettant de décrire précisément les Mode d'Occupation des Sols (MOS). Cependant, il y a un manque de données de MOS universelles et précises. En effet, s'il est possible de trouver une cartographie d'usage des sols précise au niveau national en France, cela devient très complexe dès que le territoire d'étude dépasse les frontières nationales sans utiliser Corine Land Cover, qui est assez imprécise.

Ainsi, et à l'heure où les analyses à grande échelle et les méta-analyses de développent de plus en plus, il paraît indispensable de développer des données de MOS universelles. D'autant que les analyses de biodiversité en relation avec l'environnement, et l'occupation des sols, occupent une part importante des questions actuelles en écologie de la conservation, que ce soit pour les pollinisateurs ou d'autres groupes d'êtres vivants. Un MOS universel et comparable entre régions du monde pourrait permettre de lever un biais dans les études globales.

ii. Intégrer des données quantitatives à des études à grande échelle

Toujours dans un souci d'utilisation et de précision des données globales, les études naturalistes à grande échelle souffrent également d'une difficulté à intégrer des données d'abondance des espèces échantillonnées. Nous avons d'ailleurs été confrontés à ce problème pour l'analyse de la diversité des abeilles sauvages dans les deux premiers chapitres de ce travail. Nous avons dû utiliser des données de présence/absence dans nos analyses afin de diminuer le plus possible les biais liés aux efforts et aux protocoles d'échantillonnage différents associés aux nombreux inventaires mis à notre disposition. Cependant, des études globales à grande échelle utilisant l'abondance permettraient d'obtenir des résultats bien plus précis.

L'hétérogénéité dans l'acquisition des données d'inventaires pollinisateurs existantes aussi bien en termes de précision que de mode d'acquisition, rendent leurs comparaisons difficiles et freine l'établissement de listes rouges fiables et complètes à l'échelle nationale ou européenne, voire mondiale. Les sciences participatives, dont nous avons déjà évoqué l'intérêt et la puissance statistique

associée peuvent être une solution, même si le grand public ne peut être aussi qualifié que des naturalistes professionnels pour l'identification des espèces. Ainsi, dans l'optique d'améliorer la qualité des données utilisables pour des études à grande échelle, de vastes collaborations entre chercheurs avec des protocoles standardisés pourraient être envisagées, ou bien des études de sciences participatives assistées par des experts telle que celle de Le Féon et al (2016) pourraient s'avérer particulièrement efficaces.

Dans ce contexte, la question de la collection de masse d'insectes pose problème. Si des méthodes sont en cours de développement afin de réduire l'impact des études scientifiques sur les communautés d'insectes (identifications par photos ou par la fréquence de battements d'ailes par exemple, Van Klink et al. 2022; Crochard 2023), celles-ci ne sont pas encore totalement fiables. Elles auraient cependant le double avantage d'être automatisées et de ne pas être destructrices pour les populations d'insectes pollinisateurs étudiées. Ainsi, ces nouvelles méthodes semblent être prometteuses et seraient nécessaires à la mise en place d'études globales, au même titre qu'un MOS global évoqué précédemment.

iii. Comparer des entités aux caractéristiques très différentes

Si les zones géographiques échantillonnées ont des caractéristiques trop différentes, cela peut poser des problèmes de comparaison. Cela a été notre cas pour la petite ville de Châteaufort dans notre 3^e chapitre, dont la très grande taille moyenne des espaces verts avait une très forte influence dans l'un des résultats. En effet, cette ville de petite taille est isolée au milieu d'un massif forestier de grande superficie. Son inclusion dans l'un de nos modèles a fortement amplifié certaines tendances, au point de devoir réitérer l'analyse en l'ayant retirée du jeu de données. Il faut donc rester vigilant lors de ces approches en cas de valeurs extrêmes de caractéristiques de certaines zones géographiques. L'idéal dans ce type d'approches serait de couvrir un gradient complet pour les variables environnementales à étudier, mais cela n'est malheureusement pas toujours possible.

iv. Obtenir des données précises sur les pratiques de gestion des espaces urbains

Nous n'avons que très peu abordé, au cours de ce travail, l'influence de la gestion des espaces verts en ville sur les communautés d'abeilles sauvages et la fonction écologique de la pollinisation. Celle-ci est pourtant essentielle, car elle est l'un des principaux facteurs conditionnant la diversité d'insectes pollinisateurs des milieux urbains (Shwartz et al. 2013; Daniels et al. 2020).

La principale difficulté de la prise en compte de ce facteur réside dans l'obtention de données précises sur la gestion des espaces verts en ville, en particulier pour des études à grande échelle regroupant des villes de tailles et de trajectoires écologiques très différentes. Afin d'obtenir ces informations, il

serait nécessaire de collaborer directement avec les mairies, voire les gestionnaires des espaces verts, ce qui demanderait une grande coordination et l'accord de tous les partenaires.

Ce dialogue permettrait d'établir des critères non ambigus pour définir les pratiques de gestion de chaque espace vert et d'étudier leurs effets sur la biodiversité locale en intégrant les données obtenues dans de nombreux sites urbains, situés dans différentes villes. Cela représenterait un projet à part entière, combinant inventaires naturalistes et collectes d'informations de gestion.

Dans le protocole Pollinomètres, nous avons essayé de récolter des données de gestion des espaces verts utilisés pour l'étude, telles que la fréquence de tonte, la présence de plates-bandes, l'imperméabilisation de l'espace vert ou encore sa fréquentation. Nous n'avons cependant trouvé aucun résultat significatif entre les pratiques de gestion et la fonction de pollinisation. Cela peut être dû à plusieurs raisons. Tout d'abord, les informations demandées n'ont pas été récoltées auprès des mairies ou des gestionnaires d'espaces verts, mais ont été laissées à l'appréciation des participants. Les catégories de gestion des espaces verts ont été définies pour être rapidement identifiables par les participants, mais cela n'était sûrement pas le meilleur moyen d'avoir des informations fiables. Les informations demandées étaient par nature assez imprécises, car qualitatives et non quantitatives. De plus, nous avons essayé de mettre ces informations en lien avec une fréquence de visites, et non une diversité spécifique de pollinisateurs. Or, c'est sur la composition des communautés de pollinisateurs que la gestion des espaces verts influe particulièrement (Threlfall et al. 2015; Wastian et al. 2016; Lerman et al. 2018; Dylewski et al. 2019; Daniels et al. 2020).

Conclusion

Les milieux urbanisés sont aujourd'hui au centre des préoccupations écologiques à cause de leur expansion actuelle et future. Ces milieux peuvent cependant accueillir des communautés diverses d'insectes pollinisateurs, mais participent également à une réduction des diversités taxonomique et fonctionnelle de ces communautés. Les espaces verts sont des éléments essentiels aux milieux urbains, car ils représentent des habitats favorables aux insectes pollinisateurs dans des zones géographiques globalement inhospitalières. Leur gestion plus favorable à l'établissement et au maintien de communautés de pollinisateurs est donc d'une importance capitale.

La fonction de pollinisation en ville est assurée par des communautés d'insectes pollinisateurs diverses et actives sur une longue période de l'année. Cette constatation présente un caractère rassurant, d'autant que l'agriculture urbaine prendra certainement de plus en plus de place dans le futur.

Afin de conserver au mieux la faune pollinisatrice et la fonction de pollinisation en ville, la poursuite d'études fédératives à grande échelle est indispensable. Celles-ci permettront en effet une vision plus

globale des processus influençant la composition des communautés de pollinisateurs et la pollinisation. Ce type d'étude est cependant difficile à mettre en place et présente de nombreux défis. Notre travail a pourtant montré que cela n'est pas impossible, et qu'il est tout à fait envisageable de fédérer un grand nombre d'acteurs d'horizons différents afin de travailler ensemble sur des problématiques communes. Le réseau d'acteurs constitué durant cette thèse ne doit pas disparaître, et des projets futurs pourraient être élaborés afin de poursuivre ce travail par de nouvelles analyses, ou bien d'approfondir celles réalisées ici.

Références bibliographiques

- Alberti, Marina. 2015. "Eco-Evolutionary Dynamics in an Urbanizing Planet." *Trends in Ecology & Evolution* 30 (2): 114–26. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.007>.
- Albrecht, Matthias, Bernhard Schmid, Yann Hautier, and Christine B. Müller. 2012. "Diverse Pollinator Communities Enhance Plant Reproductive Success." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1748): 4845–52. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1621>.
- Aronson, Myla F. J., Frank A. La Sorte, Charles H. Nilon, Madhusudan Katti, Mark A. Goddard, Christopher A. Lepczyk, Paige S. Warren, et al. 2014. "A Global Analysis of the Impacts of Urbanization on Bird and Plant Diversity Reveals Key Anthropogenic Drivers." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281 (1780): 20133330. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3330>.
- Aubry, C., J. Ramamonjisoa, M.-H. Dabat, J. Rakotoarisoa, J. Rakotondraibe, and L. Rabeharisoa. 2012. "Urban Agriculture and Land Use in Cities: An Approach with the Multi-Functionality and Sustainability Concepts in the Case of Antananarivo (Madagascar)." *Land Use Policy* 29 (2): 429–39. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2011.08.009>.
- Ayers, Anthony C., and Sandra M. Rehan. 2021. "Supporting Bees in Cities: How Bees Are Influenced by Local and Landscape Features." *Insects* 12 (2): 128. <https://doi.org/10.3390/insects12020128>.
- Baldock, Katherine CR. 2020. "Opportunities and Threats for Pollinator Conservation in Global Towns and Cities." *Current Opinion in Insect Science* 38 (April): 63–71. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.01.006>.
- Baldock, Katherine CR, Mark A. Goddard, Damien M. Hicks, William E. Kunin, Nadine Mitschunas, Helen Morse, Lynne M. Osgathorpe, et al. 2019. "A Systems Approach Reveals Urban Pollinator Hotspots and Conservation Opportunities." *Nature Ecology & Evolution* 3 (3): 363–73. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0769-y>.
- Baldock, Katherine CR, Mark A. Goddard, Damien M. Hicks, William E. Kunin, Nadine Mitschunas, Lynne M. Osgathorpe, Simon G. Potts, et al. 2015. "Where Is the UK's Pollinator Biodiversity? The Importance of Urban Areas for Flower-Visiting Insects." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282 (1803): 20142849. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2849>.
- Banaszak-Cibicka, Weronika, Lucyna Twerd, Monika Fliszkiewicz, Karol Giejdasz, and Aleksandra Langowska. 2018. "City Parks vs. Natural Areas - Is It Possible to Preserve a Natural Level of Bee Richness and Abundance in a City Park?" *Urban Ecosystems* 21 (4): 599–613. <https://doi.org/10.1007/s11252-018-0756-8>.
- Banaszak-Cibicka, Weronika, and Michał Żmihorski. 2012. "Wild Bees along an Urban Gradient: Winners and Losers." *Journal of Insect Conservation* 16 (3): 331–43. <https://doi.org/10.1007/s10841-011-9419-2>.
- . 2020. "Are Cities Hotspots for Bees? Local and Regional Diversity Patterns Lead to Different Conclusions." *Urban Ecosystems* 23 (4): 713–22. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-00972-w>.
- Baqi, Aminuddin, Voon-Ching Lim, Hafiz Yazid, Faisal Ali Anwarali Khan, Chong Ju Lian, Bryan Raveen Nelson, Jaya Seelan Sathiya Seelan, Suganthi Appalasamy, Seri Intan Mokhtar, and Jayaraj Vijaya Kumaran. 2022. "A Review of Durian Plant-Bat Pollinator Interactions." *Journal of Plant Interactions* 17 (1): 105–26. <https://doi.org/10.1080/17429145.2021.2015466>.
- Bates, Adam J., Jon P. Sadler, Alison J. Fairbrass, Steven J. Falk, James D. Hale, and Tom J. Matthews. 2011. "Changing Bee and Hoverfly Pollinator Assemblages along an Urban-Rural Gradient." Edited by Jane Catherine Stout. *PLoS ONE* 6 (8): e23459. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023459>.
- Benedito Durà, Vicent, Enric Meseguer, Carmen Hernández Crespo, Miguel Martín Monerris, Ignacio Andrés Doménech, and M. Eugenia Rodrigo Santamalia. 2023. "Contribution of Green Roofs

- to Urban Arthropod Biodiversity in a Mediterranean Climate: A Case Study in València, Spain." *Building and Environment* 228 (January): 109865. <https://doi.org/10.1016/j.buildenv.2022.109865>.
- Biesmeijer, J. C., S. P. M. Roberts, M. Reemer, R. Ohlemüller, M. Edwards, T. Peeters, A. P. Schaffers, et al. 2006. "Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands." *Science* 313 (5785): 351–54. <https://doi.org/10.1126/science.1127863>.
- Bonter, David N, and Caren B Cooper. 2012. "Data Validation in Citizen Science: A Case Study from Project FeederWatch." *Frontiers in Ecology and the Environment* 10 (6): 305–7. <https://doi.org/10.1890/110273>.
- Buchholz, Sascha, and Monika H. Egerer. 2020. "Functional Ecology of Wild Bees in Cities: Towards a Better Understanding of Trait-Urbanization Relationships." *Biodiversity and Conservation* 29 (9–10): 2779–2801. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-02003-8>.
- Buchholz, Sascha, Anika K. Gathof, Anita J. Grossmann, Ingo Kowarik, and Leonie K. Fischer. 2020. "Wild Bees in Urban Grasslands: Urbanisation, Functional Diversity and Species Traits." *Landscape and Urban Planning* 196 (April): 103731. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2019.103731>.
- Callaghan, Corey T., Gilad Bino, Richard E. Major, John M. Martin, Mitchell B. Lyons, and Richard T. Kingsford. 2019. "Heterogeneous Urban Green Areas Are Bird Diversity Hotspots: Insights Using Continental-Scale Citizen Science Data." *Landscape Ecology* 34 (6): 1231–46. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00851-6>.
- Cameron, Sydney A., and Ben M. Sadd. 2020. "Global Trends in Bumble Bee Health." *Annual Review of Entomology* 65 (1): 209–32. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011118-111847>.
- Cane, James H., Robert L. Minckley, Linda J. Kervin, T'ai H. Roulston, and Neal M. Williams. 2006. "Complex Responses Within A Desert Bee Guild (Hymenoptera: Apiformes) To Urban Habitat Fragmentation." *Ecological Applications* 16 (2): 632–44. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[0632:CRWADB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[0632:CRWADB]2.0.CO;2).
- Carthew, S.M., and R.L. Goldingay. 1997. "Non-Flying Mammals as Pollinators." *Trends in Ecology & Evolution* 12 (3): 104–8. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(96\)10067-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(96)10067-7).
- Ceballos, Gerardo, Paul R. Ehrlich, and Rodolfo Dirzo. 2017. "Biological Annihilation via the Ongoing Sixth Mass Extinction Signaled by Vertebrate Population Losses and Declines." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114 (30). <https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114>.
- Chiesura, Anna. 2004. "The Role of Urban Parks for the Sustainable City." *Landscape and Urban Planning* 68 (1): 129–38. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2003.08.003>.
- Claude, Jocelyn, and Cédric Vanappelghem. 2015. "Syrph the Net :uneqméthode d'évaluation mesurant l'impact de la gestion d'espaces naturels testée par un réseau de questionnaires."
- Clauzel, Céline, Alienor Jeliakov, and Anne Mimet. 2018. "Coupling a Landscape-Based Approach and Graph Theory to Maximize Multispecific Connectivity in Bird Communities." *Landscape and Urban Planning* 179 (November): 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2018.07.002>.
- Cohen, Hamutahl, Stacy M. Philpott, Heidi Liere, Brenda B. Lin, and Shalene Jha. 2021. "The Relationship between Pollinator Community and Pollination Services Is Mediated by Floral Abundance in Urban Landscapes." *Urban Ecosystems* 24 (2): 275–90. <https://doi.org/10.1007/s11252-020-01024-z>.
- Collado, Silvia, Henk Staats, José Antonio Corraliza, and Terry Hartig. 2017. "Restorative Environments and Health." In *Handbook of Environmental Psychology and Quality of Life Research*, edited by Ghazlane Fleury-Bahi, Enric Pol, and Oscar Navarro, 127–48. International Handbooks of Quality-of-Life. Cham: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-31416-7_7.
- Corbet, Sarah A., Jennie Bee, Kanchon Dasmahapatra, Stephan Gale, Elizabeth Gorringer, Beverly La Ferla, Tom Moorhouse, Andrea Treveil, Yfke Van Bergen, and Maria Vorontsova. 2001. "Native or Exotic? Double or Single? Evaluating Plants for Pollinator-Friendly Gardens." *Annals of Botany* 87 (2): 219–32. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1322>.

- Costanza, Robert, Karin Limburg, Shahid Naeem, Robert V O'Neill, Jose Paruelo, Robert G Raskin, and Paul Sutton. 1997. "The Value of the World's Ecosystem Services and Natural Capital." *Nature* 387: 253–60.
- Crochard, Ludovic. 2023. "Du suivi des pollinisateurs et de leurs interactions au service de pollinisation en milieu agricole : influence des champs cultivés." MNHN.
- Cruz, N., S.M. Rodrigues, C. Coelho, L. Carvalho, A.C. Duarte, E. Pereira, and P.F.A.M. Römken. 2014. "Urban Agriculture in Portugal: Availability of Potentially Toxic Elements for Plant Uptake." *Applied Geochemistry* 44 (May): 27–37. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2013.07.003>.
- Daily, Gretchen C. 1997. "Introduction: What Are Ecosystem Services?" In *Daily, G.C., Ed., Nature's Services: Societal Dependence On Natural Ecosystems*, 1–10. Island Press, Washington, DC.
- Daniels, Benjamin, Jana Jedamski, Richard Ottermanns, and Martina Ross-Nickoll. 2020. "A 'Plan Bee' for Cities: Pollinator Diversity and Plant-Pollinator Interactions in Urban Green Spaces." Edited by Adrian G Dyer. *PLOS ONE* 15 (7): e0235492. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0235492>.
- Deguines, Nicolas, Romain Julliard, Mathieu Flores, and Colin Fontaine. 2016. "Functional Homogenization of Flower Visitor Communities with Urbanization." *Ecology and Evolution* 6 (7): 1967–76. <https://doi.org/10.1002/ece3.2009>.
- Doyle, Toby, Will L. S. Hawkes, Richard Massy, Gary D. Powney, Myles H. M. Menz, and Karl R. Wotton. 2020. "Pollination by Hoverflies in the Anthropocene." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287 (1927): 20200508. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0508>.
- Dusza, Yann, Yvan Kraepiel, Luc Abbadie, Sébastien Barot, David Carmignac, Isabelle Dajoz, Emmanuel Gendreau, et al. 2020. "Plant-Pollinator Interactions on Green Roofs Are Mediated by Substrate Characteristics and Plant Community Composition." *Acta Oecologica* 105 (May): 103559. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103559>.
- Duží, Barbora, Bohumil Frantál, and Marian Simon Rojo. 2017. "The Geography of Urban Agriculture: New Trends and Challenges." *Moravian Geographical Reports* 25 (3): 130–38. <https://doi.org/10.1515/mgr-2017-0012>.
- Dylewski, Łukasz, Łukasz Maćkowiak, and Weronika Banaszak-Cibicka. 2019. "Are All Urban Green Spaces a Favourable Habitat for Pollinator Communities? Bees, Butterflies and Hoverflies in Different Urban Green Areas." *Ecological Entomology* 44 (5): 678–89. <https://doi.org/10.1111/een.12744>.
- "Ecosystem Function | IPBES Secretariat." 2017. December 8, 2017. <https://www.ipbes.net/glossary/ecosystem-function>.
- Eggenberger, Helen, David Frey, Loïc Pellissier, Jaboury Ghazoul, Simone Fontana, and Marco Moretti. 2019. "Urban Bumblebees Are Smaller and More Phenotypically Diverse than Their Rural Counterparts." Edited by Jean-Philippe Lessard. *Journal of Animal Ecology* 88 (10): 1522–33. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13051>.
- Erickson, E, S Adam, L Russo, V Wojcik, H M Patch, and C M Grozinger. 2020. "More Than Meets the Eye? The Role of Annual Ornamental Flowers in Supporting Pollinators." Edited by Theresa Pitts-Singer. *Environmental Entomology* 49 (1): 178–88. <https://doi.org/10.1093/ee/nvz133>.
- Fauvau, Arthur, Mathilde Baude, Nicolas Bazin, William Fiordaliso, Alessandro Fisogni, Laura Fortel, Joseph Garrigue, et al. 2022. "A Large-Scale Dataset Reveals Taxonomic and Functional Specificities of Wild Bee Communities in Urban Habitats of Western Europe." *Scientific Reports* 12 (1): 18866. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-21512-w>.
- Felderhoff, Julia, Anika K. Gathof, Sascha Buchholz, and Monika Egerer. 2022. "Vegetation Complexity and Nesting Resource Availability Predict Bee Diversity and Functional Traits in Community Gardens." *Ecological Applications*, October. <https://doi.org/10.1002/eap.2759>.
- Ferrari, Andrea, and Carlo Polidori. 2022. "How City Traits Affect Taxonomic and Functional Diversity of Urban Wild Bee Communities: Insights from a Worldwide Analysis." *Apidologie* 53 (4): 46. <https://doi.org/10.1007/s13592-022-00950-5>.
- Ferreira, António José Dinis, Rosa Isabel Marques Mendes Guilherme, Carla Sofia Santos Ferreira, and Maria de Fátima Martins Lorena de Oliveira. 2018. "Urban Agriculture, a Tool towards More

- Resilient Urban Communities?" *Current Opinion in Environmental Science & Health* 5 (October): 93–97. <https://doi.org/10.1016/j.coesh.2018.06.004>.
- Fisher, Brendan, R. Kerry Turner, and Paul Morling. 2009. "Defining and Classifying Ecosystem Services for Decision Making." *Ecological Economics* 68 (3): 643–53. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.09.014>.
- Fortel, Laura, Mickaël Henry, Laurent Guilbaud, Anne Laure Guirao, Michael Kuhlmann, Hugues Mouret, Orianne Rollin, and Bernard E. Vaissière. 2014. "Decreasing Abundance, Increasing Diversity and Changing Structure of the Wild Bee Community (Hymenoptera: Anthophila) along an Urbanization Gradient." Edited by M. Alex Smith. *PLoS ONE* 9 (8): e104679. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104679>.
- Fortel, Laura, Mickael Henry, Laurent Guilbaud, Hugues Mouret, and Bernard E Vaissiere. 2016. "Use of Human-Made Nesting Structures by Wild Bees in an Urban Environment." *J Insect Conserv.*
- Garbuzov, Mihail, Karin Alton, and Francis L.W. Ratnieks. 2017. "Most Ornamental Plants on Sale in Garden Centres Are Unattractive to Flower-Visiting Insects." *PeerJ* 5 (March): e3066. <https://doi.org/10.7717/peerj.3066>.
- Garbuzov, Mihail, and Francis L. W. Ratnieks. 2014. "Quantifying Variation among Garden Plants in Attractiveness to Bees and Other Flower-Visiting Insects." Edited by Ken Thompson. *Functional Ecology* 28 (2): 364–74. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12178>.
- Garbuzov, Mihail, Elizabeth E. W. Samuelson, and Francis L. W. Ratnieks. 2015. "Survey of Insect Visitation of Ornamental Flowers in Southover Grange Garden, Lewes, UK: Insect Visitation of Flowers in a Public Garden." *Insect Science* 22 (5): 700–705. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12162>.
- García-Navas, Vicente, and Wilfried Thuiller. 2020. "Farmland Bird Assemblages Exhibit Higher Functional and Phylogenetic Diversity than Forest Assemblages in France." *Journal of Biogeography* 47 (11): 2392–2404. <https://doi.org/10.1111/jbi.13950>.
- Garibaldi, Lucas A, Luísa G Carvalheiro, Sara D Leonhardt, Marcelo A Aizen, Brett R Blaauw, Rufus Isaacs, Michael Kuhlmann, et al. 2014. "From Research to Action: Enhancing Crop Yield through Wild Pollinators." *Frontiers in Ecology and the Environment* 12 (8): 439–47. <https://doi.org/10.1890/130330>.
- Gathof, Anika Kristin, Anita Judit Grossmann, Johann Herrmann, and Sascha Buchholz. 2022. "Who Can Pass the Urban Filter? A Multi-Taxon Approach to Disentangle Pollinator Trait–Environmental Relationships." *Oecologia*, May. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05174-z>.
- Geslin, Benoît, Violette Le Féon, Morgane Folschweiller, Floriane Flacher, David Carmignac, Eric Motard, Samuel Perret, and Isabelle Dajoz. 2016. "The Proportion of Impervious Surfaces at the Landscape Scale Structures Wild Bee Assemblages in a Densely Populated Region." *Ecology and Evolution* 6 (18): 6599–6615. <https://doi.org/10.1002/ece3.2374>.
- Geslin, Benoît, Violette Le Féon, Michael Kuhlmann, Bernard E. Vaissière, and Isabelle Dajoz. 2015. "The Bee Fauna of Large Parks in Downtown Paris, France." *Annales de La Société Entomologique de France (N.S.)* 51 (5–6): 487–93. <https://doi.org/10.1080/00379271.2016.1146632>.
- Gómez-Baggethun, Erik, Rudolf de Groot, Pedro L. Lomas, and Carlos Montes. 2010. "The History of Ecosystem Services in Economic Theory and Practice: From Early Notions to Markets and Payment Schemes." *Ecological Economics* 69 (6): 1209–18. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2009.11.007>.
- González-Zamora, José Enrique, José A. Hidalgo-Matas, and Mireia Corell-González. 2021. "Wild Solitary Bees and Their Use of Bee Hotels in Southwest Spain." *Journal of Apicultural Research* 60 (5): 862–70. <https://doi.org/10.1080/00218839.2021.1892416>.
- Goulson, Dave. 2013. "An Overview of the Environmental Risks Posed by Neonicotinoid Insecticides." Edited by David Kleijn. *Journal of Applied Ecology* 50 (4): 977–87. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12111>.

- Goulson, Dave, Elizabeth Nicholls, Cristina Botías, and Ellen L. Rotheray. 2015. "Bee Declines Driven by Combined Stress from Parasites, Pesticides, and Lack of Flowers." *Science* 347 (6229): 1255957. <https://doi.org/10.1126/science.1255957>.
- Graffigna, Sofia, Rocío A. González-Vaquero, Juan P. Torretta, and Hugo J. Marrero. 2022. "Importance of Urban Green Areas Connectivity for the Conservation of Pollinators." Preprint. In Review. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1415794/v1>.
- Greenleaf, Sarah S., Neal M. Williams, Rachael Winfree, and Claire Kremen. 2007. "Bee Foraging Ranges and Their Relationship to Body Size." *Oecologia* 153 (3): 589–96. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0752-9>.
- Gruver, Andrea, and Paul CaraDonna. 2021. "Chicago Bees: Urban Areas Support Diverse Bee Communities but With More Non-Native Bee Species Compared to Suburban Areas." Edited by Juliana Rangel. *Environmental Entomology* 50 (4): 982–94. <https://doi.org/10.1093/ee/nvab048>.
- Hall, Damon M., Gerardo R. Camilo, Rebecca K. Tonietto, Jeff Ollerton, Karin Ahrné, Mike Arduser, John S. Ascher, et al. 2017. "The City as a Refuge for Insect Pollinators: Insect Pollinators." *Conservation Biology* 31 (1): 24–29. <https://doi.org/10.1111/cobi.12840>.
- Hallmann, Caspar A., Martin Sorg, Eelke Jongejans, Henk Siepel, Nick Hofland, Heinz Schwan, Werner Stenmans, et al. 2017. "More than 75 Percent Decline over 27 Years in Total Flying Insect Biomass in Protected Areas." Edited by Eric Gordon Lamb. *PLOS ONE* 12 (10): e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>.
- Hamblin, April L., Elsa Youngsteadt, and Steven D. Frank. 2018. "Wild Bee Abundance Declines with Urban Warming, Regardless of Floral Density." *Urban Ecosystems* 21 (3): 419–28. <https://doi.org/10.1007/s11252-018-0731-4>.
- Harrison, Tina, Jason Gibbs, and Rachael Winfree. 2018. "Forest Bees Are Replaced in Agricultural and Urban Landscapes by Native Species with Different Phenologies and Life-History Traits." *Global Change Biology* 24 (1): 287–96. <https://doi.org/10.1111/gcb.13921>.
- Harrison, Tina, and Rachael Winfree. 2015. "Urban Drivers of Plant-pollinator Interactions." Edited by Karl Evans. *Functional Ecology* 29 (7): 879–88. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12486>.
- Hartig, Terry, Richard Mitchell, Sjerp De Vries, and Howard Frumkin. 2014. "Nature and Health." *Annual Review of Public Health* 35 (1): 207–28. <https://doi.org/10.1146/annurev-publhealth-032013-182443>.
- Hausmann, Sebastian L., Jana S. Petermann, and Jens Rolff. 2016. "Wild Bees as Pollinators of City Trees." Edited by Simon R. Leather and Matt Heard. *Insect Conservation and Diversity* 9 (2): 97–107. <https://doi.org/10.1111/icad.12145>.
- Henry, Mickaël, and Guy Rodet. 2018. "Controlling the Impact of the Managed Honeybee on Wild Bees in Protected Areas." *Scientific Reports* 8 (1): 9308. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27591-y>.
- Hubbard, Michael, and Gideon Onumah. 2001. "Improving Urban Food Supply and Distribution in Developing Countries: The Role of City Authorities." *Habitat International* 25 (3): 431–46. [https://doi.org/10.1016/S0197-3975\(01\)00019-4](https://doi.org/10.1016/S0197-3975(01)00019-4).
- INSEE. 2020. "Toujours plus d'habitants Dans Les Unités Urbaines - Insee Focus - 210." October 21, 2020. <https://www.insee.fr/fr/statistiques/4806684#consulter>.
- Ives, Christopher D., Pia E. Lentini, Caragh G. Threlfall, Karen Ikin, Danielle F. Shanahan, Georgia E. Garrard, Sarah A. Bekessy, et al. 2016. "Cities Are Hotspots for Threatened Species: The Importance of Cities for Threatened Species." *Global Ecology and Biogeography* 25 (1): 117–26. <https://doi.org/10.1111/geb.12404>.
- Jacobs, Jeffrey, Natalie Beenaerts, and Tom Artois. 2023. "Green Roofs and Pollinators, Useful Green Spots for Some Wild Bee Species (Hymenoptera: Anthophila), but Not so Much for Hoverflies (Diptera: Syrphidae)." *Scientific Reports* 13 (1): 1449. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-28698-7>.

- Jauker, Frank, Birgit Bondarenko, Heiko C. Becker, and Ingolf Steffan-Dewenter. 2012. "Pollination Efficiency of Wild Bees and Hoverflies Provided to Oilseed Rape." *Agricultural and Forest Entomology* 14 (1): 81–87. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2011.00541.x>.
- Johnson, S. D. 2005. "Specialized Pollination by Spider-Hunting Wasps in the African Orchid *Disa Sankeyi*." *Plant Systematics and Evolution* 251 (2–4): 153–60. <https://doi.org/10.1007/s00606-004-0234-z>.
- Khalifa, Shaden A. M., Esraa H. Elshafiey, Aya A. Shetaia, Aida A. Abd El-Wahed, Ahmed F. Algethami, Syed G. Musharraf, Mohamed F. AlAjmi, et al. 2021. "Overview of Bee Pollination and Its Economic Value for Crop Production." *Insects* 12 (8): 688. <https://doi.org/10.3390/insects12080688>.
- Klink, Roel van, Diana E. Bowler, Konstantin B. Gongalsky, Ann B. Swengel, Alessandro Gentile, and Jonathan M. Chase. 2020. "Meta-Analysis Reveals Declines in Terrestrial but Increases in Freshwater Insect Abundances." *Science* 368 (6489): 417–20. <https://doi.org/10.1126/science.aax9931>.
- Kremen, Claire. 2005. "Managing Ecosystem Services: What Do We Need to Know about Their Ecology?: Ecology of Ecosystem Services." *Ecology Letters* 8 (5): 468–79. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00751.x>.
- Kulak, Michal, Anil Graves, and Julia Chatterton. 2013. "Reducing Greenhouse Gas Emissions with Urban Agriculture: A Life Cycle Assessment Perspective." *Landscape and Urban Planning* 111 (March): 68–78. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2012.11.007>.
- Kunz, Thomas H., Elizabeth Braun De Torrez, Dana Bauer, Tatyana Lobova, and Theodore H. Fleming. 2011. "Ecosystem Services Provided by Bats: Ecosystem Services Provided by Bats." *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223 (1): 1–38. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>.
- Lanner, Julia, Sophie Kratschmer, Božana Petrović, Felix Gaulhofer, Harald Meimberg, and Bärbel Pachinger. 2020. "City Dwelling Wild Bees: How Communal Gardens Promote Species Richness." *Urban Ecosystems* 23 (2): 271–88. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00902-5>.
- Le Féon, Violette, Mickaël Henry, Laurent Guilbaud, Clémentine Coiffait-Gombault, Eric Dufrêne, Emilie Kolodziejczyk, Michael Kuhlmann, Fabrice Requier, and Bernard E. Vaissière. 2016. "An Expert-Assisted Citizen Science Program Involving Agricultural High Schools Provides National Patterns on Bee Species Assemblages." *Journal of Insect Conservation* 20 (5): 905–18. <https://doi.org/10.1007/s10841-016-9927-1>.
- Lerman, Susannah B., Alexandra R. Contosta, Joan Milam, and Christofer Bang. 2018. "To Mow or to Mow Less: Lawn Mowing Frequency Affects Bee Abundance and Diversity in Suburban Yards." *Biological Conservation* 221 (May): 160–74. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.01.025>.
- Levé, Marine, Emmanuelle Baudry, and Carmen Bessa-Gomes. 2019. "Domestic Gardens as Favorable Pollinator Habitats in Impervious Landscapes." *Science of The Total Environment* 647 (January): 420–30. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.07.310>.
- Liang, Huan, Yong-Deng He, Panagiotis Theodorou, and Chun-Feng Yang. 2022. "The Effects of Urbanisation on Pollinators and Pollination: A Meta-Analysis." Preprint. Preprints. <https://doi.org/10.22541/au.167119765.56128056/v1>.
- MacIvor, J. Scott, and Laurence Packer. 2015. "'Bee Hotels' as Tools for Native Pollinator Conservation: A Premature Verdict?" Edited by Fabio S. Nascimento. *PLOS ONE* 10 (3): e0122126. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122126>.
- Martin, Gabrielle, Colin Fontaine, Francesco Accatino, and Emmanuelle Porcher. 2019. "New Indices for Rapid Assessment of Pollination Services Based on Crop Yield Data: France as a Case Study." *Ecological Indicators* 101 (June): 355–63. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.01.022>.
- Matteson, Kevin C., John S. Ascher, and Gail A. Langellotto. 2008. "Bee Richness and Abundance in New York City Urban Gardens." *Annals of the Entomological Society of America* 101 (1): 140–50. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2008\)101\[140:BRAIN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2008)101[140:BRAIN]2.0.CO;2).

- Mawdsley, Jonathan R. 2003. "The Importance of Species of Dasytinae (Coleoptera: Melyridae) as Pollinators in Western North America." *The Coleopterists Bulletin* 57 (2): 154–60. <https://doi.org/10.1649/541>.
- Maxwell, Sean L., Richard A. Fuller, Thomas M. Brooks, and James E. M. Watson. 2016. "Biodiversity: The Ravages of Guns, Nets and Bulldozers." *Nature* 536 (7615): 143–45. <https://doi.org/10.1038/536143a>.
- McDonnell, M. J., and S. T. A. Pickett. 1990. "Ecosystem Structure and Function along Urban-Rural Gradients: An Unexploited Opportunity for Ecology." *Ecology* 71 (4): 1232–37. <https://doi.org/10.2307/1938259>.
- McKinney, Michael L. 2002. "Urbanization, Biodiversity, and Conservation." *BioScience* 52 (10): 883. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0883:UBAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0883:UBAC]2.0.CO;2).
- . 2008. "Effects of Urbanization on Species Richness: A Review of Plants and Animals." *Urban Ecosystems* 11 (2): 161–76. <https://doi.org/10.1007/s11252-007-0045-4>.
- M.E.A. 2005. "Ecosystems and Human Well-Being: A Framework for Assessment." *Island Press, Washington DC*.
- Michener, Charles D. 2007. *The Bees of the World, 2nd Edition*. John Hopkins University Press, Baltimore. Johns Hopkins university press.
- Morales, Gladis Estela, and Marta Wolff. 2010. "Insects Associated with the Composting Process of Solid Urban Waste Separated at the Source." *Revista Brasileira de Entomologia* 54 (4): 645–53. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262010000400017>.
- Moroń, Dawid, Irena M. Grześ, Piotr Skórka, Hajnalka Szentgyörgyi, Ryszard Laskowski, Simon G. Potts, and Michał Woyciechowski. 2012. "Abundance and Diversity of Wild Bees along Gradients of Heavy Metal Pollution: *Effects of Heavy Metals on Wild Bees*." *Journal of Applied Ecology* 49 (1): 118–25. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02079.x>.
- Nabulo, G., C.R. Black, J. Craigon, and S.D. Young. 2012. "Does Consumption of Leafy Vegetables Grown in Peri-Urban Agriculture Pose a Risk to Human Health?" *Environmental Pollution* 162 (March): 389–98. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2011.11.040>.
- Nieto, Anna, Stuart P. M. Roberts, James Kemp, Pierre Rasmont, Michael Kuhlmann, Mariana García Criado, Jacobus C. Biesmeijer, et al. 2014. *European Red List of Bees*. LU: Publications Office. <https://data.europa.eu/doi/10.2779/77003>.
- Ollerton, Jeff. 2017. "Pollinator Diversity: Distribution, Ecological Function, and Conservation." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48 (1): 353–76. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022919>.
- Ollerton, Jeff, Rachael Winfree, and Sam Tarrant. 2011. "How Many Flowering Plants Are Pollinated by Animals?" *Oikos* 120 (3): 321–26. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>.
- Orford, Katherine A., Ian P. Vaughan, and Jane Memmott. 2015. "The Forgotten Flies: The Importance of Non-Syrphid Diptera as Pollinators." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282 (1805): 20142934. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2934>.
- Orsini, Francesco, Remi Kahane, Remi Nono-Womdim, and Giorgio Gianquinto. 2013. "Urban Agriculture in the Developing World: A Review." *Agronomy for Sustainable Development* 33 (4): 695–720. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0143-z>.
- Phillips, Benjamin B., Aidan Williams, Juliet L. Osborne, and Rosalind F. Shaw. 2018. "Shared Traits Make Flies and Bees Effective Pollinators of Oilseed Rape (*Brassica Napus* L.)." *Basic and Applied Ecology* 32 (November): 66–76. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.06.004>.
- Pickett, S.T.A., M.L. Cadenasso, J.M. Grove, Christopher G. Boone, Peter M. Groffman, Elena Irwin, Sujay S. Kaushal, et al. 2011. "Urban Ecological Systems: Scientific Foundations and a Decade of Progress." *Journal of Environmental Management* 92 (3): 331–62. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2010.08.022>.
- Potts, Simon G., Jacobus C. Biesmeijer, Claire Kremen, Peter Neumann, Oliver Schweiger, and William E. Kunin. 2010. "Global Pollinator Declines: Trends, Impacts and Drivers." *Trends in Ecology & Evolution* 25 (6): 345–53. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>.

- Potts, Simon G., Betsy Vulliamy, Stuart Roberts, Chris O'Toole, Amots Dafni, Gidi Ne'eman, and Pat Willmer. 2005. "Role of Nesting Resources in Organising Diverse Bee Communities in a Mediterranean Landscape." *Ecological Entomology* 30 (1): 78–85. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00662.x>.
- Prendergast, Kit S. 2023. "Checking in at Bee Hotels: Trap-Nesting Occupancy and Fitness of Cavity-Nesting Bees in an Urbanised Biodiversity Hotspot." *Urban Ecosystems*, June. <https://doi.org/10.1007/s11252-023-01381-5>.
- Rader, Romina, S.A. Cunningham, B.G. Howlett, and D.W. Inouye. 2020. "Non-Bee Insects as Visitors and Pollinators of Crops: Biology, Ecology, and Management." *Annual Review of Entomology* 65 (1): 391–407. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025055>.
- Ramsden, Mark, Rosa Menendez, Simon Leather, and Felix Wäckers. 2017. "Do Natural Enemies Really Make a Difference? Field Scale Impacts of Parasitoid Wasps and Hoverfly Larvae on Cereal Aphid Populations: Do Natural Enemies Really Make a Difference." *Agricultural and Forest Entomology* 19 (2): 139–45. <https://doi.org/10.1111/afe.12191>.
- Rasmont, Pierre, Jelle Devalez, Alain Pauly, Denis Michez, and Vladimir G. Radchenko. 2017. "Addition to the Checklist of IUCN European Wild Bees (Hymenoptera: Apoidea)." *Annales de La Société Entomologique de France (N.S.)* 53 (1): 17–32. <https://doi.org/10.1080/00379271.2017.1307696>.
- Ratto, Fabrizia, Benno I Simmons, Rebecca Spake, Veronica Zamora-Gutierrez, Michael A MacDonald, Jennifer C Merriman, Constance J Tremlett, Guy M Poppy, Kelvin S-H Peh, and Lynn V Dicks. 2018. "Global Importance of Vertebrate Pollinators for Plant Reproductive Success: A Meta-Analysis." *Frontiers in Ecology and the Environment* 16 (2): 82–90. <https://doi.org/10.1002/fee.1763>.
- Rega-Brodsky, Christine C., Myla F. J. Aronson, Max R. Piana, Ela-Sita Carpenter, Amy K. Hahs, Adriana Herrera-Montes, Sonja Knapp, et al. 2022. "Urban Biodiversity: State of the Science and Future Directions." *Urban Ecosystems* 25 (4): 1083–96. <https://doi.org/10.1007/s11252-022-01207-w>.
- Ropars, Lise, Isabelle Dajoz, Colin Fontaine, Audrey Muratet, and Benoît Geslin. 2019. "Wild Pollinator Activity Negatively Related to Honey Bee Colony Densities in Urban Context." Edited by Wolfgang Blenau. *PLOS ONE* 14 (9): e0222316. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222316>.
- Russo, Danilo, and Leonardo Ancillotto. 2015. "Sensitivity of Bats to Urbanization: A Review." *Mammalian Biology* 80 (3): 205–12. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2014.10.003>.
- Sahli, Heather F., and Jeffrey K. Conner. 2007. "Visitation, Effectiveness, and Efficiency of 15 Genera of Visitors to Wild Radish, *Raphanus Raphanistrum* (Brassicaceae)." *American Journal of Botany* 94 (2): 203–9. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.2.203>.
- Sala, Osvaldo E., F. Stuart Chapin, Juan J. Armesto, Eric Berlow, Janine Bloomfield, Rodolfo Dirzo, Elisabeth Huber-Sanwald, et al. 2000. "Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100." *Science* 287 (5459): 1770–74. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>.
- Sánchez-Bayo, Francisco, and Kris A.G. Wyckhuys. 2019. "Worldwide Decline of the Entomofauna: A Review of Its Drivers." *Biological Conservation* 232 (April): 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>.
- Schatz, Bertrand, Drossart Maxime, Henry Mickael, Geslin Benoît, Allier Fabrice, Savajol Colette, Gérard Maxence, and Michez Denis. 2021. "Pollinator Conservation in the Context of Global Changes with a Focus on France and Belgium." *Acta Oecologica* 112 (October): 103765. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103765>.
- Scriven, L. A., M. J. Sweet, and G. R. Port. 2013. "Flower Density Is More Important Than Habitat Type for Increasing Flower Visiting Insect Diversity." *International Journal of Ecology* 2013: 1–12. <https://doi.org/10.1155/2013/237457>.
- Seto, K. C., B. Guneralp, and L. R. Hutyrá. 2012. "Global Forecasts of Urban Expansion to 2030 and Direct Impacts on Biodiversity and Carbon Pools." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (40): 16083–88. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211658109>.

- Shuttleworth, Adam, and Steven D. Johnson. 2009. "The Importance of Scent and Nectar Filters in a Specialized Wasp-Pollination System." *Functional Ecology* 23 (5): 931–40. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01573.x>.
- . 2012. "The Hemipepsis Wasp-Pollination System in South Africa: A Comparative Analysis of Trait Convergence in a Highly Specialized Plant Guild: THE HEMIPEPSIS WASP-POLLINATION GUILD." *Botanical Journal of the Linnean Society* 168 (3): 278–99. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01216.x>.
- Shwartz, Assaf, Audrey Muratet, Laurent Simon, and Romain Julliard. 2013. "Local and Management Variables Outweigh Landscape Effects in Enhancing the Diversity of Different Taxa in a Big Metropolis." *Biological Conservation* 157 (January): 285–92. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.09.009>.
- Somme, Laurent, Laura Moquet, Muriel Quinet, Maryse Vanderplanck, Denis Michez, Georges Lognay, and Anne-Laure Jacquemart. 2016. "Food in a Row: Urban Trees Offer Valuable Floral Resources to Pollinating Insects." *Urban Ecosystems* 19 (3): 1149–61. <https://doi.org/10.1007/s11252-016-0555-z>.
- Sponsler, Douglas B., Christina M. Grozinger, Claudia Hitaj, Maj Rundlöf, Cristina Botías, Aimee Code, Eric V. Lonsdorf, et al. 2019. "Pesticides and Pollinators: A Socioecological Synthesis." *Science of The Total Environment* 662 (April): 1012–27. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.016>.
- Steidle, Johannes L. M., Thomas Kimmich, Michael Csader, and Oliver Betz. 2022. "Negative Impact of Roadside Mowing on Arthropod Fauna and Its Reduction with 'Arthropod-friendly' Mowing Technique." *Journal of Applied Entomology* 146 (5): 465–72. <https://doi.org/10.1111/jen.12976>.
- Sullivan, Brian L., Christopher L. Wood, Marshall J. Iliff, Rick E. Bonney, Daniel Fink, and Steve Kelling. 2009. "eBird: A Citizen-Based Bird Observation Network in the Biological Sciences." *Biological Conservation* 142 (10): 2282–92. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.05.006>.
- Thebo, A L, P Drechsel, and E F Lambin. 2014. "Global Assessment of Urban and Peri-Urban Agriculture: Irrigated and Rainfed Croplands." *Environmental Research Letters* 9 (11): 114002. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/11/114002>.
- Theodorou, Panagiotis, Karoline Albig, Rita Radzevičiūtė, Josef Settele, Oliver Schweiger, Tomás E. Murray, and Robert J. Paxton. 2017. "The Structure of Flower Visitor Networks in Relation to Pollination across an Agricultural to Urban Gradient." Edited by Gaku Kudo. *Functional Ecology* 31 (4): 838–47. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12803>.
- Theodorou, Panagiotis, Rita Radzevičiūtė, Guillaume Lentendu, Belinda Kahnt, Martin Husemann, Christoph Bleidorn, Josef Settele, et al. 2020. "Urban Areas as Hotspots for Bees and Pollination but Not a Panacea for All Insects." *Nature Communications* 11 (1): 576. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14496-6>.
- Threlfall, Caragh G., Alessandro Ossola, Amy K. Hahs, Nicholas S. G. Williams, Lee Wilson, and Stephen J. Livesley. 2016. "Variation in Vegetation Structure and Composition across Urban Green Space Types." *Frontiers in Ecology and Evolution* 4 (June). <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00066>.
- Threlfall, Caragh G., Ken Walker, Nicholas S.G. Williams, Amy K. Hahs, Luis Mata, Nigel Stork, and Stephen J. Livesley. 2015. "The Conservation Value of Urban Green Space Habitats for Australian Native Bee Communities." *Biological Conservation* 187 (July): 240–48. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.05.003>.
- UICN. 2022. "La Liste rouge mondiale des espèces menacées." *UICN France* (blog). 2022. <https://uicn.fr/liste-rouge-mondiale/>.
- United Nations, Department of Economic and Social Affairs, and Population Division. 2019. *World Urbanization Prospects: 2018 : Highlights*.
- Van Klink, Roel, Tom August, Yves Bas, Paul Bodesheim, Aletta Bonn, Frode Fossøy, Toke T. Høye, et al. 2022. "Emerging Technologies Revolutionise Insect Ecology and Monitoring." *Trends in Ecology & Evolution* 37 (10): 872–85. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.06.001>.

- Verboven, Hans A.F., Wim Aertsen, Rein Brys, and Martin Hermy. 2014. "Pollination and Seed Set of an Obligatory Outcrossing Plant in an Urban–Peri-Urban Gradient." *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 16 (3): 121–31. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.03.002>.
- Von Königsłow, Vivien, Alexandra-Maria Klein, Michael Staab, and Gesine Pufal. 2019. "Benchmarking Nesting Aids for Cavity-Nesting Bees and Wasps." *Biodiversity and Conservation* 28 (14): 3831–49. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01853-1>.
- Wang, Mingyue, Weihua Chen, Jieliang Zhao, Li Yu, and Shaoze Yan. 2021. "Hairy-Layer Friction Reduction Mechanism in the Honeybee Abdomen." *ACS Applied Materials & Interfaces* 13 (21): 24524–31. <https://doi.org/10.1021/acsami.1c05500>.
- Wang, Xianli, F. Guillaume Blanchet, and Nicola Koper. 2014. "Measuring Habitat Fragmentation: An Evaluation of Landscape Pattern Metrics." Edited by Andrew Tatem. *Methods in Ecology and Evolution* 5 (7): 634–46. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12198>.
- Wastian, Laura, Philipp Andreas Unterweger, and Oliver Betz. 2016. "Influence of the Reduction of Urban Lawn Mowing on Wild Bee Diversity (Hymenoptera, Apoidea)." *Journal of Hymenoptera Research* 49 (April): 51–63. <https://doi.org/10.3897/JHR.49.7929>.
- Wenzel, Arne, Ingo Grass, Vasuki V. Belavadi, and Teja Tscharntke. 2020. "How Urbanization Is Driving Pollinator Diversity and Pollination – A Systematic Review." *Biological Conservation* 241 (January): 108321. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108321>.
- Whitehorn, Penelope R., Stephanie O'Connor, Felix L. Wackers, and Dave Goulson. 2012. "Neonicotinoid Pesticide Reduces Bumble Bee Colony Growth and Queen Production." *Science* 336 (6079): 351–52. <https://doi.org/10.1126/science.1215025>.
- Wilk, Bettina, Veronica Rebollo, and Serene Hanania. 2020. "Guide pour les villes respectueuses des pollinisateurs : Comment les aménageurs et les gestionnaires de l'occupation du sol peuvent-ils créer des environnements urbains favorables pour les pollinisateurs ?" *Recommandations préparées par ICLEI Europe pour la Commission européenne*.
- Wilson, Joseph S, Matthew L Forister, and Olivia Messinger Carril. 2017. "Interest Exceeds Understanding in Public Support of Bee Conservation." *Frontiers in Ecology and the Environment* 15 (8): 460–66. <https://doi.org/10.1002/fee.1531>.
- Wilson, Paul, Andrea D. Wolfe, W. Scott Armbruster, and James D. Thomson. 2007. "Constrained Lability in Floral Evolution: Counting Convergent Origins of Hummingbird Pollination in *Penstemon* and *Keckiella*." *New Phytologist* 176 (4): 883–90. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02219.x>.
- Winfree, Rachael, Ramiro Aguilar, Diego P. Vázquez, Gretchen LeBuhn, and Marcelo A. Aizen. 2009. "A Meta-Analysis of Bees' Responses to Anthropogenic Disturbance." *Ecology* 90 (8): 2068–76. <https://doi.org/10.1890/08-1245.1>.
- World Wildlife Fund for Nature, and Zoological Society of London. 2022. "Living Planet Index." 2022. https://www.livingplanetindex.org/latest_results.
- Wotton, Karl R., Boya Gao, Myles H.M. Menz, Roger K.A. Morris, Stuart G. Ball, Ka S. Lim, Don R. Reynolds, Gao Hu, and Jason W. Chapman. 2019. "Mass Seasonal Migrations of Hoverflies Provide Extensive Pollination and Crop Protection Services." *Current Biology* 29 (13): 2167–2173.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.05.036>.
- Zaninotto, Vincent, and Isabelle Dajoz. 2022. "Keeping Up with Insect Pollinators in Paris." *Animals* 12 (7): 923. <https://doi.org/10.3390/ani12070923>.
- Zaninotto, Vincent, Adrien Perrard, Olivier Babiard, Amandine Hansart, Cécile Hignard, and Isabelle Dajoz. 2021. "Seasonal Variations of Pollinator Assemblages among Urban and Rural Habitats: A Comparative Approach Using a Standardized Plant Community." *Insects* 12 (3): 199. <https://doi.org/10.3390/insects12030199>.
- Zaninotto, Vincent, Xavier Raynaud, Emmanuel Gendreau, Yvan Kraepiel, Eric Motard, Olivier Babiard, Amandine Hansart, Cécile Hignard, and Isabelle Dajoz. 2020. "Broader Phenology of Pollinator Activity and Higher Plant Reproductive Success in an Urban Habitat Compared to a Rural One." *Ecology and Evolution* 10 (20): 11607–21. <https://doi.org/10.1002/ece3.6794>.

- Zattara, Eduardo E., and Marcelo A. Aizen. 2021. "Worldwide Occurrence Records Suggest a Global Decline in Bee Species Richness." *One Earth* 4 (1): 114–23. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.12.005>.
- Zezza, Alberto, and Luca Tasciotti. 2010. "Urban Agriculture, Poverty, and Food Security: Empirical Evidence from a Sample of Developing Countries." *Food Policy* 35 (4): 265–73. <https://doi.org/10.1016/j.foodpol.2010.04.007>.

Annexes

Annexe 1. Protocole Pollinomètres

Cette annexe reproduit le protocole élaboré au début de ma thèse qui a été envoyé à tous les participants et participantes afin de standardiser l'utilisation expérimentale des pollinomètres. Ce document comprend le protocole expérimental, ainsi qu'un petit guide d'identification au niveau du morphogroupe des insectes pollinisateurs.

Protocole pollinomètres

quantification de la fonction de pollinisation en
milieux urbains

Objectifs et présentation du projet

Aujourd'hui, une biodiversité non-négligeable d'insectes pollinisateurs est présente en ville. La pollinisation constitue **un service écosystémique primordial** : elle conditionne la reproduction de nombreux végétaux, bases des chaînes trophiques. Avec **l'expansion des milieux urbains** à venir, une évaluation de la fonction de pollinisation au sein de ceux-ci est nécessaire.

Ce protocole, élaboré en collaboration avec des chercheurs d'Europe, a pour objectifs **d'évaluer l'intensité ainsi que l'efficacité de la fonction de pollinisation en milieux urbains européens** (France, Belgique et Suisse). Ce projet, unique de par l'échelle considérée, permettra également **d'identifier les caractéristiques les plus importantes des villes affectant cette fonction de pollinisation**.

Des **plantes pollinomètres** (mesurant la pollinisation), toutes de l'espèce ***Sinapis alba***, la moutarde blanche, seront utilisées. Elles permettront de mesurer, dans votre ville, la **diversité et la fréquence de visites d'insectes pollinisateurs** les butinant, ainsi que leur **succès reproducteur** (formation de fruits et de graines) en résultant.

Ce document comprend :

- **l'explication et le guide de l'expérience** (p.2-5)
- **un calendrier annuel** (2022) de celle-ci (p.5)
- **Un guide de culture** de *Sinapis alba* (p.6)
- **un récapitulatif matériel** (p.7)
- **une fiche d'explications** pour identifier le morphotype des insectes pollinisateurs (p.8-15).

Cette expérience a déjà eu lieu en **2021 et est réitérée en 2022**. Elle sera de nouveau répétée **3 fois** dans l'année.

Merci de l'intérêt porté au projet et de votre contribution,
Arthur Fauviau, doctorant SU-ITE

Si vous avez des questions/remarques, n'hésitez pas à me contacter à l'adresse suivante : arthur.fauviau@sorbonne-universite.fr.

Ce projet, porté par l'Institut de la Transition environnementale de Sorbonne Université est en partenariat avec l'institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement de Paris, l'INRAE d'Avignon, le GDR Pollinéco et l'association Arthropologia.





Guide de l'expérience

Avant l'expérience

❖ Culture des plantes pollinomètres, espèce *Sinapis alba*

Cultiver 10 plantes par site, idéalement **n = 5 sites** par ville (cf. page suivante pour le choix des sites).

Pousse et stockage dans une serre imperméable aux insectes (environ 6 plantes par m²). **Si votre serre n'est pas imperméable aux insectes**, mettre des tuteurs dans les pots et disposez un grand filet anti-insectes (fourni) par-dessus, à la manière d'une bâche, afin de recouvrir les plantes.

5 semaines minimum de culture*.

Choisir n x 6 plantes, +n plantes témoins, en fleurs parmi les cultivées.

Les diviser en n groupes de 7 plantes (par site, 6 plantes + 1 témoin).

❖ Préparation des plantes

1. **Etiquetage** de chacune des plantes destinées au terrain (numéros 1 à 6 par groupe/site), avec les témoins (1 par site, T1...Tn). Noter **la date et la période de terrain (matin/AM)**, le **nom du site et de la ville** sur l'étiquette

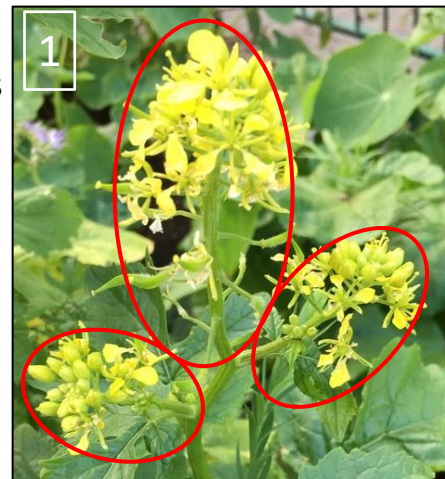
2. **Quantifier les ressources florales totales** sur chacune des plantes, et noter :

- 0 : 0-25% des boutons sont en fleurs
- 1 : 25-50% des boutons sont en fleurs
- 2 : 50-100% des boutons sont en fleurs

Noter de plus la **taille de la plante**, ainsi que le **nombre de ramifications florales (en rouge sur la photo 1) ****

3. **Marquage d'une de ces ramifications florales**, sur chacune des plantes grâce à de la ficelle : nouer un fil à la base des fleurs épanouies, en compter une dizaine en remontant vers l'apex et nouer un deuxième fil juste après les fleurs (photo 2)

4. **Noter le nombre de fleurs** recensées à l'étape 3.



3 ramifications florales (en rouge) de *Sinapis alba*
©Frank

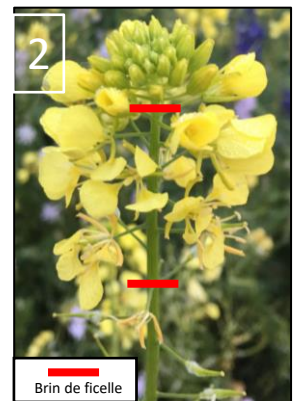
❖ Acheminement vers le site des 7 plantes

Véhicule assez grand, les plantes ne doivent pas se toucher.

Deux personnes sur le terrain lors de chaque session d'observation.

Choisir des jours **sans pluie, faiblement venteux**, avec une température de **minimum 10°C** pour le terrain.

Noter **l'heure d'arrivée sur le terrain**.



Ramification florale de *Sinapis alba* ©Uriah Resheff

*Cette durée peut varier selon la période de l'année et le type de serre dans laquelle les plantes sont cultivées. Voir le guide de culture de *Sinapis alba* (p.6).

** Une ramification florale est une agglomération de fleurs sur une tige florale.



Guide de l'expérience

Pendant l'expérience

- ❖ Disposition des plantes et choix des sites
 - Minimum **5 sites, conservés durant toute l'expérience**
 - Espaces verts, par exemple des parcs publics, jardins publics... Ces sites doivent refléter autant que possible la diversité de gestion des espaces verts de votre ville/métropole et être **distants d'au moins 500m** les uns des autres
 - **7 plantes par site** : 6 d'entre elles disposées en hexagone (pensez à marquer le centre de l'hexagone), avec 25cm de distance entre chaque plante afin d'éviter les frottements entre celles-ci. La 7^{ème} (le témoin), sera placée à proximité et sous filet imperméable aux insectes
 - Placement des 7 plantes en strate herbacée (idéalement pelouse ou prairie) sans ombre portée, **emplacements identiques durant toute l'expérience**
 - 5m minimum de distance avec tous massifs floraux (cf figure page suivante).
- ❖ Déroulé de l'expérience une fois les plantes disposées, pour chaque site
 1. **Comptage du nombre de visites***, de suite après placement des plantes
 - Noter les heures de début de comptage et de 1^{ère} visite
 - **Identifier** chaque individu selon son morphotype (voir p.8-15 pour plus de détails)
 - S'arrêter de compter après 100 visites, avec une exposition de 1h maximum
 - Une fois le comptage fini, noter l'heure
 - **Laisser les plantes exposées durant 1h** même si vous avez atteint 100 visites en moins d'1h, et les remettre dans la voiture après 1h
 2. **Quantification de l'écran floral** (ignorer les Poaceae) autour du dispositif
 - Placer 3 quadrats de 1m² aléatoirement dans un carré de 10m de côté centré sur l'hexagone formé par les moutardes (voir le schéma représentatif du dispositif p.4)
 - Mesurer la taille de 3 unités florales (en diamètre si elles sont rondes, sous forme longueur x largeur si elles sont rectangulaires) par espèce fleurie au sein de chaque quadrat, en faire la moyenne et la noter
 - Pour chaque espèce fleurie mesurée, en compter le nombre d'unités florales et le noter.

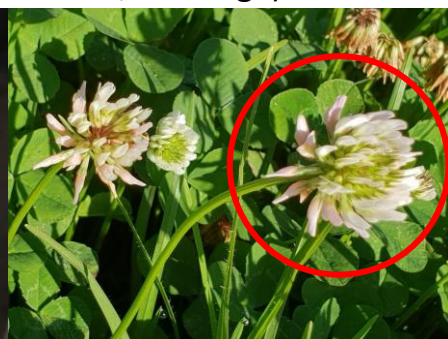
Une unité florale est définie comme une ou plusieurs fleurs qu'un insecte peut visiter sans avoir à voler (quelques exemples d'UF ci-dessous, en rouge)**.



Bellis perennis ©thv



Daucus carota ©myworldincolor



Trifolium repens ©Rouxne Botha

*Une visite est définie comme un insecte insérant ses pièces buccales dans une fleur.

**Ici, la manière de caractériser une unité florale a peu d'importance, car la taille de chacune est reportée (ex *Daucus carota*, on peut soit avoir beaucoup de petites fleurs ou peu de grandes ombellules).



Guide de l'expérience

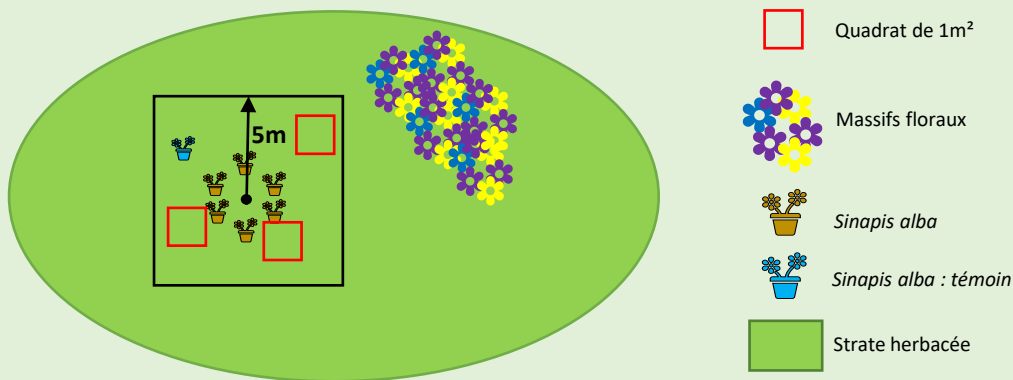
Pendant l'expérience

Suite de la partie « Déroulé de l'expérience une fois les plantes disposées, pour chaque site »

- ❖ Déroulé de l'expérience une fois les plantes disposées, pour chaque site [...]
 3. **Quantification d'autres individus de *Sinapis alba*** dans un rayon de 100 mètres autour du dispositif
 4. Noter la distance du centre du dispositif à la plus proche plate-bande
 5. Noter la date, les coordonnées GPS du site, et mesurer la température, la couverture nuageuse, la luminosité, ainsi que la vitesse du vent*
 6. Noter le mode de gestion du site (différenciée, pas ou peu de gestion, très géré, ...)
 7. Noter le type de milieu dans lequel sont disposées les plantes (pelouse tondue ou non, prairie, friche...). **

Chaque site doit être visité en alternance le matin et l'après-midi lors des trois périodes d'échantillonnage de l'année aux environs de 10h30 et 14h respectivement. Cet ordre sera également inversé pour l'échantillonnage de 2022 afin d'avoir 3 échantillonnages le matin et 3 l'après-midi.

Représentation schématique du dispositif expérimental



*Utiliser le site <https://www.lameteoagricole.net/> pour les variables environnementales.

** Un modèle de bordereau de prise de données vous sera communiqué.



Guide de l'expérience

Après l'expérience

❖ **Transport des plantes** depuis le site vers la serre

Attention à ne pas frotter les plantes entre elles lors du transport.

Enlever le filet anti-insectes du témoin pendant le transport.

Une fois dans la serre, remettre les plantes sous le grand filet anti-insectes si votre serre n'est pas imperméable aux insectes.

❖ **Récolter les fruits** (à faire sur les témoins également)

La fructification a lieu entre **3 et 4 semaines après la pollinisation**.

Attendre 3 à 4 semaines afin d'être sûr que les fruits soient arrivés à maturité, puis :

1. **Compter et noter** sur le bordereau le nombre de fruits sur la partie de branche précédemment marquée (entre les deux fils)

2. **Couper la partie de hampe florale marquée avant le premier fil et après le deuxième** (cf photo).

3. Mettre la hampe marquée découpée en 2. sous sachets **bien fermés** (fournis, 1 sachet par plante) et les étiqueter : ville, site, numéro de la plante, nombre de fruits, date et période (matin/AM) d'exposition sur le terrain et date de récolte des fruits.



Hampe florale avec fruit, *Sinapis alba*

4. **Envoi des fruits le plus vite possible** à l'iEEs à l'adresse suivante

Arthur Fauvieu - 4 Place Jussieu Sorbonne Université - Faculté des Sciences - Campus Pierre et Marie Curie Barre 44-45, 2e étage, case postale 237, 75005 Paris.

❖ **Envoi des données**, sous forme du tableau Excel qui vous sera communiqué, rempli, à mon adresse mail :

arthur.fauvieu@sorbonne-universite.com

❖ M'envoyer également les bordereaux papiers de données originaux, à la même adresse que pour les fruits (4.).

Calendrier 2022

01 - 04 février : premiers semis

01 - 15 avril : première campagne de terrain

14 - 20 avril: deuxièmes semis

30 mai - 10 juin : deuxième campagne de terrain

01 - 05 août : troisièmes semis

19 - 30 septembre : troisième campagne de terrain



Guide de culture de *Sinapis alba*

1. Se munir de pots d'un volume de 2L, troués par le dessous. Les remplir d'un terreau classique d'horticulture. L'humidifier légèrement par au-dessus, et le placer dans une soucoupe contenant de l'eau.



2. Disposer trois graines à la surface, et les recouvrir de terre. Les graines doivent être très proches de la surface et ne doivent pas être trop enfoncées.



3. Une fois que les deux cotylédons (feuilles en forme de cœur, en rouge sur les photos) et les premières feuilles sont apparus : ne garder qu'une seule plante sur les trois (ou les deux selon la germination), la plus « belle ». Si une seule plante a poussé, la garder. Le taux de germination des graines qui vous seront fournies est d'environ 50%.



4. Veiller ensuite à ce que les plantes ne manquent pas d'eau. Le terreau doit être toujours humide. L'arrosage peut alors se faire par le dessous (remettre régulièrement de l'eau dans les soucoupes selon l'humidité de la terre) ou directement par le dessus (dans ce cas, pas besoin de laisser les soucoupes).

5. Pour les personnes disposant de serres avec éclairage et chauffage, la température doit être idéalement comprise entre 20 et 25°C, et la photopériode est de 16h.

6. Pour les périodes de semis, compter 6 à 8 semaines avant le terrain. En effet, si *Sinapis alba* peut atteindre sa maturité en 5 semaines, cette durée peut varier selon la saison, mais également selon le type de serre dans laquelle les plantes sont cultivées (*Sinapis alba* poussera plus lentement en février si la serre n'est pas chauffée/éclairée, par exemple). Il est dans tous les cas mieux de compter plus de 5 semaines pour être sûr d'avoir des fleurs pour le terrain.



Récapitulatif matériel

Non-fourni :

- ❖ Des pots (volume = 2L) et du terreau afin de réaliser les semis de *Sinapis alba*. Des pots en terre cuite sont plus stables, notamment sur le terrain s'il y a un peu de vent, mais des pots en plastique feront l'affaire
- ❖ Des soucoupes ou des plateaux pour y disposer les pots, afin d'arroser les plantes
- ❖ Des étiquettes afin de numéroté les plantes, du fil afin de marquer les branches
- ❖ Une serre, de préférence imperméable aux insectes, pour cultiver et stocker les plantes
- ❖ Un véhicule assez spacieux afin de transporter les plantes sans qu'elles ne se touchent
- ❖ Trois quadrats d'1m²
- ❖ Un mètre, de minimum 10m
- ❖ Des tuteurs.

Fourni :

- ❖ Des filets imperméables aux insectes afin de recouvrir les plantes
- ❖ Des graines de *Sinapis alba*.



Guide reconnaissance pollinisateurs

Abeilles et guêpes

Les abeilles et les guêpes font partie des hyménoptères apocrites. Ce groupe comprend notamment les Vespoïdes (guêpes et frelons) et les Apoïdes (abeilles, bourdons et certaines guêpes comme les ammophiles). Abeilles et guêpes sont caractérisées par la « taille de guêpe », qui est un rétrécissement de la partie entre le thorax et l'abdomen. Elles possèdent également de grandes antennes, ainsi que deux paires d'ailes.

Lien utile : <https://www.idmybee.com/>



Abeille du genre *Andrena*
©Dr. Guido Bohne



Bourdon (*Bombus*) ©bythepark



Guêpe : *Vespa vulgaris*
©James Bailey



Abeille domestique (*Apis mellifera*)
©Valerie Dalton

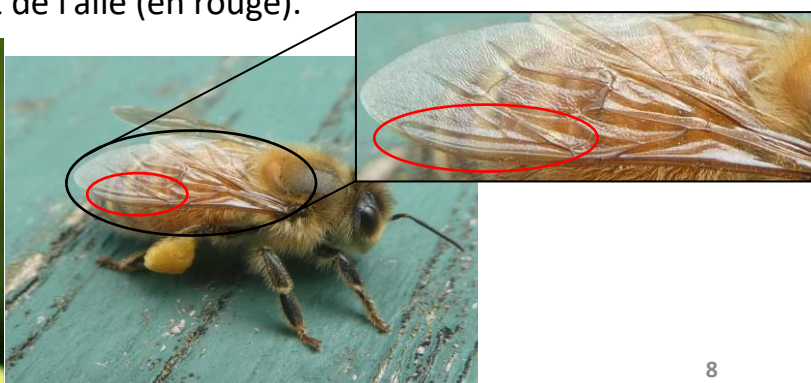
Parmi les abeilles et les guêpes, on trouve :

❖ Les abeilles domestiques (*Apis mellifera*)

Vivent en colonie de plusieurs dizaines de milliers d'individus. Les ouvrières butinent. Leur taille varie entre 11 et 13mm. Elles présentent souvent une coloration orange en haut de l'abdomen, ainsi qu'un thorax recouvert de poils roux. Les corbeilles à pollen sont parfois remplies et donc facilement visibles sur les pattes arrière. Un critère déterminant est la forme allongée de la cellule marginale au bout de l'aile (en rouge).



Apis mellifera ©Roberto González



Apis mellifera avec corbeilles à pollen remplies
©Doug Miller



Guide reconnaissance pollinisateurs

Abeilles et guêpes

❖ Les abeilles sauvages

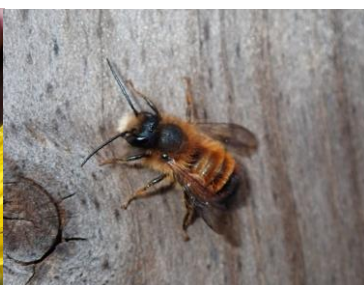
Il en existe une grande diversité (environ 1000 espèces en France, 2000 en Europe).

Elles ont une taille assez variable, de quelques mm pour certaines *Lasioglossum* ou *Andrena*, par exemple, à environ 3cm pour les *Xylocopa*.

Quelques exemples :



Abeille du genre *Lasioglossum*
(*Dialictus*, 3-8mm) ©Billiken



Osmia bicornis (10 à 12mm)
©Anita Sprungk



Xylocopa violacea (jusqu'à 3cm)
©katunchik

Dans le cadre de ce protocole, toutes les abeilles sauvages dont la taille est **supérieure ou égale à 1cm** seront considérées comme des « grandes » abeilles sauvages, celles dont la taille est **clairement inférieure à 1cm** comme des « petites » abeilles sauvages.

❖ Les bourdons

Comme les abeilles domestiques, ils vivent en colonie (plusieurs centaines d'individus). Leur taille dépend de l'espèce mais est souvent > 1cm. Ils sont souvent colorés de jaune, de noir, de blanc et parfois orangés (voir photos ci-dessous). Ils sont très poilus et trapus, et la distinction thorax/abdomen n'est pas clairement visible. Également, on peut parfois observer des corbeilles à pollen sur les pattes arrière.



Bombus terrestris ©Bill
Lucas



Bombus pratorum
©andrewmilton



Bombus pascuorum
©Cédric Mondy



Bombus lapidarius
©Bill Lucas

❖ Les guêpes

Elles sont parfois reconnaissables des abeilles de part la taille de guêpe très marquée. La plupart du temps, elles n'ont pas de poils.

Leur taille est souvent > 1cm, mais il existe également des petites guêpes.



Vespa vulgaris ©Renko



Ammophila sabulosa ©Zdeňka Nováková



Guide reconnaissance pollinisateurs

Abeilles et guêpes : quelques cas ambigus

Les abeilles ressemblant à des guêpes ou dénuées de poils

➤ Les Anthidies : **petites et grandes abeilles**

Abeilles du genre *Anthidium*, elles présentent peu de poils sur la face dorsale, mais ceux-ci sont visibles sur les faces latérale et ventrale. Ce sont des abeilles trapues, qui peuvent avoir un vol stationnaire. Leur taille est variable.



Anthidium manicatum (11-17 mm) ©Bernie Paquette

Anthidium punctatum ©Felix Riegel

➤ Les Hylaeus : **petites abeilles**

C'est un genre de petites **abeilles** sauvages (3-7mm en général), et la majorité est dépourvue de poils. Ces abeilles possèdent souvent un « masque » jaune ou blanc sur la tête. Ce masque se compose de deux points à côté des yeux chez les femelles. Pour les mâles, le masque est plus étalé.



Abeilles du genre *Hylaeus* ©Grahame et ©Denis Doucet (resp.)

➤ Les Sphecodes : **petites et grandes abeilles**

Les **abeilles** du genre *Sphecodes* sont cleptoparasites et n'ont pas de poils. La plupart sont noires avec un abdomen taché de rouge. Cela leur vaut le nom de « blood bees » en Anglais. Leur taille varie de quelques mm à environ 1cm.



Abeille du genre *Sphecodes* ©Jürgen Mangelsdorf



Sphecodes albilabris ©Zdeňka Nováková



Guide reconnaissance pollinisateurs

Abeilles et guêpes : quelques cas ambigus

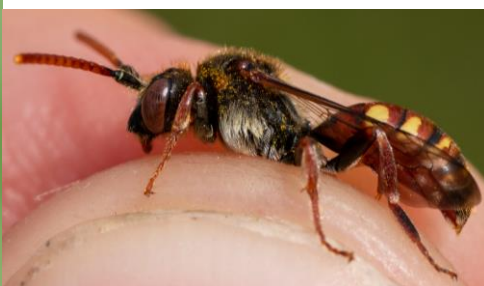
Les abeilles ressemblant à des guêpes ou dénuées de poils (suite)

➤ Les *Nomada* : petites et grandes abeilles

Tout comme les *Sphecodes*, c'est un genre d'**abeilles** cleptoparasites (« abeille coucou »). Beaucoup ne possèdent pas de poils. Leur taille est variable (de quelques millimètres à un peu plus d'1cm). Si vous ne parvenez pas à différencier ces abeilles de certaines guêpes, cela est normal car elles sont très similaires. Souvent, seule une observation sous une loupe binoculaire permet de savoir si l'on a une guêpe ou une *Nomada*. Si vous êtes incertains, essayez au mieux de faire la distinction et notez votre incertitude sur le bordereau de données.



Nomada nobilis ©Roman



Nomada armata ©Sean Birk Bek Craig



Nomada flava (11-14mm)
©Gilles San Martin

Les guêpes pouvant être confondues avec des abeilles

➤ Les Scolies : grandes guêpes

C'est une famille de **guêpes** (*Scoliidae*) solitaires. Elles sont poilues et peuvent être très grandes (jusqu'à 5cm). Elles ont souvent les ailes avec des reflets métalliques.



Scolia bicincta ©Ray G. Cama



Scolia hirta ©Alain C.



Guide reconnaissance pollinisateurs

Les mouches : syrphes, bombyles et autres mouches

Les mouches sont regroupées sous l'ordre des diptères. Ils sont caractérisés par des yeux globuleux, de courtes antennes et seulement une paire d'ailes. Ils butinent grâce à une trompe.

❖ Les syrphes

Ils ressemblent à des abeilles, voire à des guêpes et leur taille est variable selon l'espèce, en général 8-15mm. Ils peuvent être poilus, ou non. Pour les différencier des hyménoptères Apocrites, regarder :

- les yeux : les syrphes possèdent de gros yeux globuleux, pas les Apocrites
- les antennes : petites chez les syrphes, grandes chez les Apocrites
- l'abdomen : il est plat chez les syrphes
- le vol : les syrphes ont un vol stationnaire, contrairement aux Apocrites



Eristalis indicata ©Bernd Bäumlér



Helophilus pendulus
©Philip Mark Osso



Orthonevra splendens ©jerry2018

❖ Les Bombyles

Je parle ici du genre *Bombylius*. Ils sont souvent reconnaissables à leur corps couvert de fourrure et à leur longue trompe qu'ils utilisent pour butiner. Tout comme les syrphes, ils font également du vol stationnaire.



Bombylius major butinant en vol ©almni



Bombylius venosus ©Gilles San Martin

❖ Les autres diptères

Le principal critère de différenciation entre diptères-syrphes et non-syrphes repose sur la présence d'un sillon sur les ailes, donc indiscernable à l'œil nu. Contrairement aux syrphes, ils n'ont pas le corps plat, ni de vol stationnaire.



Lucilia sericata ©knuttutgut



Scatophaga stercoraria ©Liam O'Brien



Guide reconnaissance pollinisateurs

Les coléoptères

Ils possèdent des élytres : une paire d'ailes non-utilisée durant le vol et recouvrant la deuxième paire d'ailes, utilisée durant le vol. Ils est aisé de les reconnaître grâce à ces élytres, qui forment une sorte de « carapace ».



Cetonia aurata ©katunchik



Oedemera nobilis ©Babette Köhler

Il est probable que vous rencontriez des coléoptères méléghètes (genre *Meligethes*). Ce sont de petits coléoptères noirs et trapus ne dépassant pas 2-3mm et souvent présents en grand nombre dans les fleurs. **Ceux-ci ne seront pas à compter dans le cadre de l'expérience.**



Coléoptère du genre *Meligethes* ©Felix Riegel

Les papillons

Ils font partie de l'ordre des lépidoptères. Ils sont globalement très faciles à reconnaître grâce à leurs deux grandes paires d'ailes colorées.



Lépidoptère du genre *Pieris* ©Eran Finkle



Polyommatus icarus « Argus bleu »
©Sofia Giakoumi



Polygonia c-album « Robert-le-Diable »
©Paul Cools



Photos d'aides pour le terrain

Afin de faciliter un maximum la différenciation entre petites et grandes abeilles sauvages, il est possible de se baser sur la taille de l'insecte par rapport à la taille des pétales de *Sinapis alba*. Ceux-ci mesurent en général entre 7mm et 1cm. Ainsi, si l'insecte est clairement plus grand qu'un pétale, alors il est considéré comme « grand », sinon, comme « petit ».

Par exemple, sur les photos suivantes (toutes prises sur *Sinapis alba*), les insectes n°1, 3, 4 et 6 sont clairement plus grands que les pétales et sont donc de « grands » insectes. Pour les photos n°2 et 5, ils sont à peu près de la taille des pétales, voire plus petits, ils sont donc de « petits » insectes sauvages.



Syrphidae *Helophilus* ©CVD



Syrphidae *Sphaerophoria* ©CVD



Syrphidae *Eristalis* ©CVD



Apis Mellifera ©Barbara Mai



Abeille Halictidae ©Astrounette



Abeille Andrenidae ©Astrounette

Attention, les photos n°1, 2 et 3 sont des Syrphes et ne sont ici que pour illustrer mon propos. Aucune distinction de taille n'est à prendre en compte pour cette catégorie de pollinisateurs.



Récapitulatif de classification

Au total, 11 catégories d'insectes pollinisateurs sont à distinguer :

- ❖ Hyménoptères (5 catégories)
 - Abeilles domestiques
 - Bourdons
 - Grandes abeilles sauvages
 - Petites abeilles sauvages
 - Guêpes
- ❖ Diptères (3 catégories)
 - Syrphes
 - Bombyles
 - Autres diptères
- ❖ Coléoptères (1 catégorie)
- ❖ Lépidoptères (1 catégorie)
- ❖ Autres insectes pollinisateurs (1 catégorie)

Annexe 2. Curriculum Vitae détaillé

Arthur FAUVIAU

Doctorant en écologie de la pollinisation SU-ITE

121 avenue d'Italie
75013 Paris
(+33) 6 09 83 68 50
arthur.fauviau@sorbonne-universite.fr
arthur.fauviau@gmail.com
Permis B
27 Juillet 1997, 25 ans

Formation

2020 - 2023 Thèse de doctorat – à partir du 01/11/2020 (en cours)

iEES Paris, équipe Écologie Évolutive des Réseaux d'Interactions,
Sous la direction d'Isabelle DAJOZ (Université Paris Cité) et de Mickaël HENRY (INRAE Avignon)

« Résilience du service de pollinisation en milieu urbain »

- **Expérimentations de terrain** coordonnées dans 15 villes de France, Suisse et Belgique avec conception du protocole expérimental
- **Méta-analyse** à partir d'inventaires d'insectes pollinisateurs de France, Suisse et Belgique
- Analyses SIG du mode d'occupation des sols (Corine Land Cover, Urban Atlas)
- **Chargé de mission d'enseignement** à l'Université Paris Cité, L2, pour l'UE Biologie Évolutive (64h de TP/TD), en 2022 et 2023. Enseignement de génétique des populations (TP informatiques et TD), et de biologie évolutive du développement (TP d'observation). Correction de contrôles continus de génétique des populations et de comptes-rendus de TP.
- **Encadrement de stagiaires** de M1 pendant 2 mois, en 2021 et 2022.

2018-2020 Masters 1 et 2 Biodiversité Écologie Évolution, spécialité sciences de la Conservation

Sorbonne Université. **Mention Très Bien**

- **Écologie et évolution** : dynamique de populations, biologie évolutive, génétique des populations, conservation ex- et in-situ, droit de l'environnement, épistémologie
- **Statistiques (sous R)** : analyses multivariées, régressions linéaires, modèles linéaires généralisés (poisson, quasipoisson, binomial négatif, binomial), modèles linéaires mixtes, statistiques spatiales (Mantel, Moran), ACP, représentations graphiques (ggplot2)
- **SIG** : bases théoriques et pratiques sous R (package *sf*, base avec *sp*), QGIS et ArcGIS.

2017-2018 Licence 3 de Biologie, California State University, Monterey Bay

Échange dans le cadre de la licence Biologie et Mathématiques. **Mention Très Bien**

Année composée en majorité d'écologie (écologie générale terrestre et marine, évolution), avec également une partie de statistiques, sous R (modèles linéaires généraux et généralisés, ACP, introduction aux modèles mixtes).

2015-2017 Licences 1 et 2 de Biologie et Mathématiques, Station Biologique de Roscoff

Sorbonne Université

2015 Baccalauréat Scientifique (SVT), Lycée Saint Aspais, Melun, France

Option Mathématiques, **Mention Très Bien**

Expériences professionnelles

Juin-Octobre 2021 Organisation et participation à la Fête de la Science pour iEES Paris – Sorbonne Université

Diffusion et organisation des ateliers proposés par iEES Paris auprès de Sorbonne Université. Vulgarisation de la recherche à travers l'organisation et la participation à un atelier Pollinisateurs sur le Village des Sciences (3 jours en octobre).

Mars-Août 2020 Stage de master 2, équipe Écologie Évolutive des Réseaux d'Interactions, iEES Paris (6 mois, temps plein)

Étude de l'apport de la flore ornementale sur les communautés de pollinisateurs au sein de la ville de Paris. **Échantillonnage sur le terrain, identification des insectes pollinisateurs,**

analyses statistiques des données (modèles linéaires généralisés mixtes, analyse de la redondance basée sur les distances (db-RDA), ACP, régression sur les composantes principales). Sous la direction de Mme DAJOZ Isabelle, Mr KRAEPIEL Yvan et Mr ZANINOTTO Vincent.

Juillet-Août 2019 **Emploi saisonnier en tant qu'approvisionneur magasin chez BUT Vannes, Vannes (5 semaines, temps plein)**

Rangement en dépôt et vérification des produits reçus, mise en rayon, préparation de commandes clients, montage/démontage de mobilier.

Mars-Avril 2019 **Stage au sein de l'UMR 7204 (CESCO), équipe Écologie, aménagement et biodiversité en milieu urbain, Paris MNHN (deux mois, temps plein)**

Étude de la relation entre métissage génétique et fitness chez *Arenaria grandiflora* en forêt de Fontainebleau (77). Statistiques utilisées : modèles linéaire généralisés en loi binomiale négative, ACP, sélection de variables avec AIC. Sous la direction de Mme MACHON Nathalie.

Publications, communications orales et reviews

Publications

Fauvieu, A., Baude, M., Bazin, N. *et al.* A large-scale dataset reveals taxonomic and functional specificities of wild bee communities in urban habitats of Western Europe. *Sci Rep* **12**, 18866 (2022). <https://doi.org/10.1038/s41598-022-21512-w>

Zaninotto, V., Fauvieu, A., Dajoz, I. Diversity of greenspace design and management impacts pollinator communities in a densely urbanized landscape: the city of Paris, France. *Urban Ecosystems*. Accepted (2023)

Communications orales

Fauvieu A., 2022. *Diversity of wild bee species assemblages in urban habitats: insights from a large dataset in three western European countries*. Communication Orale. Présentée au colloque international joint SFE²-GFÖ-EEF « Ecology and Evolution: new perspectives and societal challenges » à Metz

Fauvieu A., 2022. *Groupe de travail « pollinomètres »*. Animation d'un groupe de travail avec communication orale. Présentée au colloque annuel du GDR « Pollinéco » à Paris, France

Fauvieu A., 2021. *Pollinometers experiment: first results and prospects*. Communication Orale. Présentée au colloque annuel du GDR "Pollinéco" à Toulouse, France

Fauvieu A., 2019. *Effet du métissage sur la viabilité des populations réintroduites d'Arenaria grandiflora en forêt de Fontainebleau*. Communication Orale. Présentée au colloque « Le Petit Poids Dérivé » à Gif-sur-Yvette, France

Reviews

- Review pour la revue *Osmia*, Janvier 2023.

- Review pour la revue *Oecologia*. Novembre 2021.

- « Joint review » avec Isabelle DAJOZ pour le *Journal of Applied Ecology*. Juin 2021.

Langues et informatique

Anglais scientifique et courant : lu, parlé, écrit (TOEFL iBt, Août 2016, score de 100/120)

Espagnol : niveau Baccalauréat

Word, Excel, PowerPoint, R, Python, QGIS, Fragstats, VecLI, ULM, bases de **UNIX** et **SQL**.

Résumé/Abstract

Aujourd'hui, la biodiversité est menacée, et les pollinisateurs ne font pas exception. Les changements d'utilisation des terres font partie des principales causes du déclin des pollinisateurs, en particulier à cause de l'urbanisation croissante. Il est donc très important de comprendre l'effet de l'urbanisation sur les insectes pollinisateurs et la fonction de pollinisation. Cependant, la majorité des études sur la pollinisation en milieux urbains sont focalisées sur une ou quelques villes, ce qui empêche d'avoir une vision globale des processus en jeu. Au cours de cette thèse, nous avons étudié, à l'échelle de l'ouest de l'Europe, la relation entre l'urbanisation et les communautés d'abeilles sauvages, ainsi que l'état de la fonction de pollinisation en ville. Nous avons constaté que la diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés d'abeilles sauvages était affectée négativement par l'urbanisation. En effet, nous avons mis en évidence une réduction de la richesse spécifique et un filtre urbain des traits fonctionnels chez les abeilles sauvages, notamment en ce qui concerne le comportement de nidification et la spécialisation alimentaire. Nous avons également constaté que la richesse spécifique des abeilles sauvages dans les villes peut être élevée, mais qu'elle est très variable d'une ville à l'autre. Nous avons montré que cette variation était largement influencée par la taille de la ville mais pas par celle des espaces verts urbains. Nous avons également mis en évidence que les villes ne semblent pas être des refuges pour les espèces à statut de conservation. Enfin, nous avons analysé l'état de la fonction de pollinisation dans 16 villes ouest-Européennes, via une espèce pollinomètre (*Sinapis alba*). Cette fonction elle était assurée tout au long de la saison, avec un pic début juin. Les syrphes et les petites abeilles sauvages étaient les principaux pollinisateurs de *Sinapis alba*, les petites abeilles sauvages ayant de plus un effet direct sur le succès reproducteur des plantes. La fragmentation de l'habitat urbain impactait négativement le taux de visite des petites abeilles sauvages et le succès reproducteur des plantes pollinomètres était directement relié au nombre de morphogroupes de pollinisateurs venant les visiter. L'ensemble de ces résultats fournit une vision générale des liens entre pollinisateurs, pollinisation et urbanisation. Ainsi, les villes hébergent une diversité spécifique et fonctionnelle réduite de pollinisateurs, et de nouvelles pratiques de gestion devront être mises en place pour préserver les pollinisateurs et la pollinisation en ville.

Today, biodiversity is declining globally and pollinating insects are not spared. Land use changes are among the main cause of pollinator loss, especially through urbanization, which is expected to increase in the future. In this context, it is particularly important to understand the effects of urbanization on pollinating insects and the pollination function they provide. However, most studies on the links between urbanization and pollinators are based on either one or a small number of cities, making difficult to draw generalizable trends. In this work, we studied, at the western European scale, the relationship between urbanization and wild bee communities, as well as links between urbanization and pollination. We found that wild bee communities taxonomic and functional diversity was negatively affected by urbanization, through a reduction in species richness and an urban trait filtering, especially on nesting behavior and diet specialization. We also found that wild bee species richness in cities can be high, but is highly variable among cities. Wild bee species richness variation was largely driven by city size but not by urban green spaces area. We also show that cities may not be refuges for species with conservation status. Finally, we assessed pollination function in a range of 16 European cities, using a pollinometer species (*Sinapis alba*), and found it to be covered throughout the season, with a peak in early June. Hoverflies and small wild bees were important pollinators of *Sinapis alba*, with small wild bees having a direct effect on its reproductive success. Habitat fragmentation negatively affected small wild bee visitation rate, and a high morphogroup diversity of insects visiting the pollinometer plants enhanced their reproductive success. Overall, these results provide an overview of the relationships between pollinators, pollination and urbanization. They show that cities support a restricted range of pollinator species and traits, thus advocating for new management practices to safeguard urban pollinators and the pollination function they provide.