



Aix Marseille Université

École doctorale 251 « Sciences de l'Environnement »

Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE)  
Équipe Vulnérabilité des Écosystèmes et Conservation

# **Les communautés d'abeilles sauvages dans les habitats protégés méditerranéens : diversité, interactions et co-occurrence avec l'abeille domestique**

Par Lise Ropars

Thèse de doctorat en Écologie

Encadrée par Laurence Affre et Benoît Geslin

Présentée et soutenue publiquement le 04 septembre 2020

Devant un jury composé de :

Mme Nathalie Machon	Professeure, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (France)	Rapporteure
M. Bertrand Schatz	Directeur de recherche CNRS, CEFE, Montpellier (France)	Rapporteur
Mme Annie Ouin	Maître de Conférences, ENSAT, Toulouse (France)	Examinatrice
M. Philippe Ponel	Directeur de recherche CNRS, Aix Marseille Université, Marseille (France)	Examinateur
M. Denis Michez	Assistant Professeur, Université de Mons, Mons (Belgique)	Invité
Mme Lidwine Le Mire Pecheux	Docteure, Responsable du Pôle connaissances scientifiques du Parc national des Calanques, Marseille (France)	Invitée
Mme Laurence Affre	Maître de Conférences, Aix Marseille Université, Marseille (France)	Directrice de thèse
M. Benoît Geslin	Maître de Conférences, Aix Marseille Université, Marseille (France)	Directeur de thèse



*À ma famille, mes amis,*

*Hélie et Mielle,*



*« C'est dans le ciel clair  
Un sifflement d'ailes,  
Les roses nouvelles  
Frissonnent à l'air  
Bourdonnant d'abeilles »*

Extrait de *Printemps* de Francis Carco



## REMERCIEMENTS

**Laurence et Benoît**, je tiens à vous remercier infiniment tous les deux pour votre disponibilité pendant ces dernières années. Vos conseils, très complémentaires, m'ont été très précieux et rendent votre encadrement unique. Merci à tous les deux de m'avoir fait confiance, d'avoir été patients et de m'avoir soutenue jusqu'au bout. **Laurence**, un grand merci pour tout l'apaisement que tu m'as apporté lors de mes moments de doutes et davantage en cette fin de thèse. Merci de m'avoir initié aux associations végétales des Calanques, aux techniques d'extraction de pollen et à tous les aspects plantes et protection des espèces. **Benoît**, merci, merci de toute la disponibilité que tu m'as accordée pendant toutes ces années. Merci d'avoir toujours laissé ta porte de bureau ouverte et d'avoir répondu à toutes mes nombreuses interrogations plus ou moins express : sur le terrain, sur les protocoles, sur les statistiques, sur la rédaction et sur bien d'autres choses encore. Merci de m'avoir fait découvrir le monde des abeilles avec **Isabelle** et de m'avoir accompagnée sur cette problématique dans les Calanques après mes stages de Master 1 et 2 à Paris. Merci de ton soutien sans faille, d'avoir égayé les journées au labo avec tes blagues ©PROUT!, et pour tous les moments que l'on a partagés hors du labo aussi.

Je souhaite ensuite remercier chaleureusement **Nathalie Machon, Annie Ouin, Lidwine Le Mire Pecheux, Denis Michez, Philippe Ponel et Bertrand Schatz** pour avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse afin d'évaluer mes travaux de thèse.

Merci à **Cécile Albert, Mathilde Baude, Isabelle Dajoz, Magali Deschamps-Cottin, Agathe Leriche, Colin Fontaine, Frédéric Guiter, Mickaël Henry, Arne Saatkamp et Bertrand Schatz** d'avoir fait partie de mon comité de thèse avec tant d'autres personnes. Merci pour tous les conseils avisés que vous m'avez apportés lors de ces trois ans.

Merci à **Élisa Thébault** pour tous ses conseils concernant les analyses statistiques des réseaux d'interactions.

Merci aux **apiculteurs** du Parc national des Calanques qui ont permis que je suive les colonies d'abeilles domestiques. Je remercie en particulier **M. Bonfils** pour ses rapports détaillés et pour avoir eu l'opportunité de présenter mes travaux à Abiho Calanques.

Merci au **Parc national des Calanques** ainsi qu'à tous les propriétaires des terrains qui m'ont donné la permission de venir prélever des abeilles dans les Calanques même en période touristique.

Merci à **David Genoud, Matthieu Aubert, Eric Dufrêne** d'avoir déterminé toutes les abeilles récoltées pendant mes deux années de terrain et pour nos rencontres aux journées d'Apoidea Gallica et de l'Observatoire des Abeilles. Merci à **Gabriel Nève** d'avoir déterminé les syrphes des Calanques et avoir eu la surprise de découvrir une nouvelle espèce !

**Sophie Gachet**, merci de m'avoir expliqué toutes les subtilités de la partie enseignement d'un enseignant-chercheur, du fonctionnement des scolarités, d'ARES et j'en passe. Merci de m'avoir fait connaître ton AMAAP qui a permis que je me nourrisse sainement.

Je souhaite ensuite remercier toutes les personnes qui m'ont accompagnée sur le terrain. **Mallaury, Maxime, Alexandra, Manon, Christel et Clémentine**, merci pour tous les moments que l'on a passés ensemble sur le terrain et votre patience pour épingler les abeilles. **Charly et Nathan**, merci d'avoir patiemment mesuré toutes les abeilles collectées dans les Calanques. **Daniel**, merci d'être venu nous faire découvrir les Calanques avec Benoît, lors du choix de mes placettes. **Benjamin**, merci de m'avoir distraite quelques journées ! **Virgile, Jean-Marie**, merci de vos disponibilités pour m'avoir accompagnée sur le terrain au pied levé. **Corentin**, merci aussi à toi et particulièrement pour m'avoir aidée à changer la roue crevée du Duster, une chance d'avoir été accompagnée ce jour-là !

**Floriane et Lucie**, je ne compte pas le nombre de fois où je vous ai dérangées pour des questions stats ou vocabulaire (eh oui l'anglais me pose toujours des problèmes). Si, ce n'était pas pour ça, c'était pour vous faire partager mes morceaux du moment - mention particulière à Ed Sheeran, les artistes latinos ou les très grands succès (!!!) qui ont su retenir votre attention ! 🎵. **Floriane**, merci pour ta patience, pour avoir répondu à chacune de mes questions et pour avoir partagé avec moi des expositions photo, déco et des sessions de shopping ou danse. Un grand merci aussi pour tout le terrain que tu as réalisé avec moi en première année, sans toi les techniques pour récolter le nectar n'auraient pas été aussi faciles 🎵 | faut l'eau 🎵. **Lucie**, merci pour nos discussions techniques passionnées sur les protocoles terrain, nos délires devant les questionnaires pour les doctorants. Merci aussi pour toutes les soirées que l'on a prolongé à la rhumerie ou chez toi, pour nos délires allant de Snapchat ou plus récemment à Christophe et ses rennes. J'ai tellement hâte de vous retrouver au bureau !

**Anaïs**, première rencontre sur Marseille et pas des moindres. Merci de m'avoir fait découvrir le fonctionnement du Parc national des Calanques. Le hasard qui a fait que nous étions voisines nous a permis de passer de nombreuses soirées inoubliables à discuter de beaucoup de choses, mais aussi à partager un quotidien animé par nos soirées séries ou films romantiques. Merci de m'avoir fait découvrir le Shamrock - the place to be ! – où j'essaye, depuis, de traîner tout le monde.

**Astrid**, notre rencontre depuis le premier jour de ma thèse restera mémorable aussi. Sans toi, toutes les choses que nous avons pu initier que ce soit au labo ou en dehors n'auraient pas vu le jour. Je

pense bien sûr à l'IMBEST, nos randonnées du week-end, les concours Top Chef, l'inratable ciné du mardi soir (merci Orange et ses codes Cinéday) et les soirées séries. J'ai adoré nos voyages pendant les week-ends prolongés, je pense à Londres, Belfast et Malte. Faire nos courses ensemble comme dans *The Handmaid's Tale* et braver le confinement ont été des moments très exaltants en fin de rédaction.

**Hervé, Barhoum, Rhayane, Enrique et Maya**, merci pour tous les midis que l'on a passé ensemble au Restau U à discuter des actualités, pour avoir essayé de me convertir à l'escalade, au yoga ou à la danse orientale. **Quentin**, merci pour tous les moments hors temps que j'ai passé avec toi et pour m'avoir fait découvrir le Mexique. **Sébastien**, par la réalisation des épisodes de FUNGI avec Astrid, merci beaucoup d'avoir capturé cette période.

**Alrick**, merci d'avoir égayé les lundis et mercredis soulignant le second degré que peuvent avoir des phrases banales et puis aussi pour toutes les questions relevant de l'informatique. Merci d'avoir insisté pour que je fasse des sauvegardes régulières et surtout pour avoir développé Skype Entreprise au labo juste avant le confinement.

**Marine, Camille et Mathieu**, merci d'avoir partagé mes dernières semaines de rédaction lors de nos apéro-visio et en vrai, de m'avoir bien fait rire et danser.

**Julie**, merci de me supporter depuis ma première année de fac. Merci d'avoir répondu à tous mes appels pendant cette thèse et d'être venue me voir plus que moi je ne l'ai fait... Avec **Mélodie et Laura**, je vous remercie pour l'organisation des week-ends filles et des récentes discussions que l'on a eues ces fameux samedis. À quand le prochain Escape Game ?

Enfin, je remercie **toute ma famille** de s'être intéressée à ma thèse, aux plantes et aux petites abeilles que vous m'envoyez souvent en photos. **Maman, Papa**, merci à tous les deux de m'avoir toujours soutenue dans mes choix. **Maman**, merci de m'avoir initiée à la botanique quand j'étais petite et **Bibi**, de m'avoir accompagné à des nombreuses sorties orchidées sur les coteaux autour des boucles de la Seine. **Tonton**, je ne peux pas oublier cette journée à fabriquer un hôtel à insectes avec des vieilles planches, et de l'avoir déplacé et installé à l'aide du tracteur ! Que j'ai hâte de revenir me balader dans le Parc « La Vallée Carrière ». **Mémé**, de m'avoir donnée des recettes de cuisine. Merci **Emmanuel, Romain et Clément**, de m'avoir rappelé quelques bases mathématiques, parfois un peu trop lointaines.



## SOMMAIRE

<b>Les communautés d'abeilles sauvages dans les habitats protégés méditerranéens : diversité, interactions et co-occurrence avec l'abeille domestique .....</b>	<b>0</b>
<b>REMERCIEMENTS.....</b>	<b>1</b>
<b>SOMMAIRE.....</b>	<b>5</b>
<b>TABLE DES ILLUSTRATIONS.....</b>	<b>11</b>
<b>INTRODUCTION GÉNÉRALE .....</b>	<b>15</b>
<b>1. La fonction de pollinisation .....</b>	<b>19</b>
a. <i>La pollinisation .....</i>	<i>19</i>
b. <i>La pollinisation comme service écosystémique .....</i>	<i>21</i>
<b>2. Importance et déclin des pollinisateurs .....</b>	<b>23</b>
a. <i>Histoire évolutive des insectes pollinisateurs.....</i>	<i>23</i>
b. <i>Diversité actuelle et description des insectes pollinisateurs.....</i>	<i>23</i>
c. <i>Les réseaux d'interactions plantes pollinisateurs .....</i>	<i>26</i>
Généralisme et spécialisme au sein des réseaux plantes-pollinisateurs .....	26
Indices et métriques associés aux réseaux d'interactions .....	27
d. <i>Utilisation des réseaux comme indicateurs de stabilité .....</i>	<i>28</i>
<b>3. Les facteurs du déclin des insectes pollinisateurs .....</b>	<b>29</b>
a. <i>Les changements d'usages des sols et les pollutions.....</i>	<i>30</i>
b. <i>Les pathogènes et les espèces invasives et prédatrices.....</i>	<i>34</i>
c. <i>Les changements climatiques .....</i>	<i>36</i>
<b>4. La diversité des abeilles, pollinisatrices majoritaires .....</b>	<b>40</b>
a. <i>La diversité spatiale des abeilles solitaires.....</i>	<i>40</i>
b. <i>Cycle de vie et traits écologiques des abeilles solitaires.....</i>	<i>41</i>
c. <i>Description des familles d'abeilles solitaires françaises.....</i>	<i>43</i>
Les abeilles à langue courte.....	43
Les abeilles à langue longue.....	44
d. <i>L'abeille domestique et histoire de l'apiculture.....</i>	<i>46</i>
<b>5. Interactions entre abeille domestique et pollinisateurs sauvages .....</b>	<b>48</b>
a. <i>Compétition directe par interférence .....</i>	<i>48</i>
b. <i>Compétition apparente : partage de pathogènes.....</i>	<i>49</i>
c. <i>Compétition indirecte pour les ressources florales.....</i>	<i>49</i>

d.	<i>L'impact d'Apis mellifera sur les réseaux d'interactions</i> .....	51
e.	<i>Les seuils de densités des ruches proposés dans la littérature</i> .....	52
<b>6.</b>	<b>Les aires protégées et le Parc national des Calanques</b> .....	<b>54</b>
a.	<i>Les espaces protégés en France métropolitaine</i> .....	54
b.	<i>Enjeux et échelles de protections des espaces protégés</i> .....	54
c.	<i>Le Parc national des Calanques au sein du bassin méditerranéen</i> .....	57
	Topographie .....	60
	Géologie .....	60
	Climat.....	61
	Habitats et végétations remarquables .....	62
d.	<i>Apiculture et suivi du nombre de colonies</i> .....	63
	<b>PROBLÉMATIQUES ET OBJECTIFS</b> .....	<b>65</b>
	<b>CHAPITRE I – Diversité des pollinisateurs et leurs interactions avec la flore locale : 10 ans d'échantillonnage dans des habitats méditerranéens</b> .....	<b>69</b>
	<b>Partie 1 - Pollinator specific richness and their interactions with local plant species: ten years of sampling in Mediterranean habitats.</b> ....	<b>71</b>
	<i>Abstract</i> .....	71
	<i>Introduction</i> .....	72
	<i>Methods</i> .....	73
	Study site and pollinator surveys .....	73
	Plant-pollinator interactions .....	77
	<i>Results</i> .....	77
	Bee species diversity.....	77
	Ecological traits of bees .....	78
	Hover fly and bee fly species diversity.....	79
	Ecological traits of hover flies and bee flies.....	79
	Plant-pollinator interaction network.....	79
	<i>Discussion</i> .....	81
	Species richness of Mediterranean pollinator community .....	81
	Protection status of Mediterranean pollinator species .....	82
	Interaction network of Mediterranean plant-pollinator community .....	82
	<i>Conclusion</i> .....	84
	<i>Acknowledgments</i> .....	84
	<i>Supplementary materials</i> .....	84
	<i>References</i> .....	89

<b>Partie 2 - Révision du genre <i>Pelecocera</i> en France et description d'une nouvelle espèce (Diptera : Syrphidae) .....</b>	<b>93</b>
<b>Partie 3 - Analyse de la diversité génétique des abeilles domestiques .....</b>	<b>95</b>
<i>Contexte</i> .....	95
<i>Méthode</i> .....	96
<i>Résultats</i> .....	96
<i>Discussion</i> .....	97
<i>Références</i> .....	98
<b>CHAPITRE II – L'occupation du sol, la flore locale et la densité d'abeilles domestiques affectent les abeilles sauvages dans un point chaud de biodiversité méditerranéenne .....</b>	<b>101</b>
<b>Land cover composition, local plant community composition and honey bee colony density affect wild bee species assemblages in a Mediterranean biodiversity hot-spot .....</b>	<b>103</b>
<i>Highlights</i> .....	103
<i>Abstract</i> .....	103
<i>Introduction</i> .....	104
<i>Methods</i> .....	105
Study site .....	105
Bee sampling .....	107
Environmental drivers .....	107
Land cover composition .....	107
Local plant community composition.....	108
<i>Apis mellifera</i> density.....	108
Data analysis .....	108
Covariation with land cover composition and local vegetation.....	108
Effect of land cover composition and local vegetation on wild bee richness and abundance .....	109
<i>Results</i> .....	109
Bee species assemblages .....	109
Effect of environmental drivers on large bee species assemblage.....	110
Land cover composition .....	110
Local plant community composition.....	110
Honeybee density.....	111
Effect of environmental drivers on small bee species assemblage.....	112
Land cover composition .....	112

Local plant community composition.....	112
<i>Discussion</i> .....	114
Bee species assemblages .....	114
Land cover scale pattern.....	115
Effect of local plant community composition .....	115
Effect of land cover composition .....	116
Effect of honeybee colony density.....	117
<i>Conclusion</i> .....	118
<i>Acknowledgments</i> .....	118
<i>Supplementary materials</i> .....	119
<i>References</i> .....	124
<b>CHAPITRE III – Compétition pour les ressources florales entre abeilles domestiques et sauvages dans un habitat de garrigue méditerranéenne.....</b>	<b>131</b>
<b>Exploitative competition for floral resources between honeybees and wild bees in a Mediterranean scrubland.....</b>	<b>133</b>
<i>Abstract</i> .....	133
<i>Introduction</i> .....	133
<i>Methods</i> .....	135
Study area and sample design.....	135
Plant-bee network surveys .....	135
Statistical analyses.....	136
Potential exploitative competition.....	136
Competition between honeybees and wild bees at the session scale .....	136
Visitation shift between flowering species.....	137
<i>Results</i> .....	137
Plant-bee network surveys .....	137
Temporal variation of exploitative competition .....	140
Competition between honeybees and wild bees .....	140
Visitation shift between flowering species .....	141
<i>Discussion</i> .....	143
Competitive exclusion of large wild bees .....	143
Rewiring of wild bee visitation rates .....	144
Temporal variation of exploitative competition .....	144
Consequences for wild bees and plant communities .....	145
<i>Conclusion</i> .....	146

<i>Supplementary materials</i> .....	147
<i>References</i> .....	147
<b>CHAPITRE IV – L’importance d’évaluer la quantité de ressources florales disponibles au regard de l’installation de colonies d’abeilles domestiques dans les aires protégées. 153</b>	
<b>Importance of assessing the amount of available floral resources facing the installation of honeybee colonies in protected areas .....</b>	<b>155</b>
<i>Abstract</i> .....	155
<i>Introduction</i> .....	155
<i>Methods</i> .....	157
Study sites.....	157
Phenological floral survey .....	157
Nectar sampling and sugar content.....	158
Pollen sampling.....	158
Estimation of the amount of floral resources .....	159
Plant species occurrence and cover .....	159
Sugar and pollen quantity .....	160
<i>Results</i> .....	161
Phenology .....	161
Sugar and pollen quantity.....	162
Plant cover and estimation of floral resources .....	162
<i>Discussion</i> .....	164
<i>References</i> .....	165
<b>DISCUSSION GÉNÉRALE .....</b>	<b>169</b>
1. Quelles connaissances sur les pollinisateurs sauvages ? .....	169
2. Quelles conséquences de l’installation de colonies d’abeilles domestiques dans les habitats protégés ? .....	173
3. L’apiculture au sein des aires protégées : vers une conciliation ?.....	180
a. <i>Diversité génétique des abeilles domestiques</i> .....	181
b. <i>Estimation des ressources florales disponibles</i> .....	182
c. <i>Préconisations de gestion</i> .....	184
4. Quelles initiatives en faveur de l’abeille domestique et des pollinisateurs sauvages ?	189
a. <i>Les programmes de sensibilisation pour l’abeille domestique</i> .....	189
L’abeille noire, sous espèce indigène à préserver .....	190
Marques et labels sur les produits de la ruche .....	191

Le buzz de l'abeille en ville .....	191
Du « greenwashing » au « beewashing » .....	192
b. <i>Les aménagements en faveur des abeilles sauvages</i> .....	192
c. <i>Un consensus en bonne voie, augmenter les ressources florales</i> .....	193
5. Conclusion .....	194
<b>RÉFÉRENCES (INTRODUCTION ET DISCUSSION GÉNÉRALES) .....</b>	<b>197</b>
<b>PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS .....</b>	<b>223</b>
PUBLICATIONS INDEXÉES (7 publications) : .....	223
PUBLICATIONS NON INDEXÉES (4 publications) : .....	223
COMMUNICATIONS.....	224
<i>Posters (2 présentations)</i> .....	224
<i>Congrès internationaux (2 présentations)</i> .....	224
<i>Congrès nationaux (2 présentations)</i> .....	224
<i>Vulgarisation scientifique (8 présentations)</i> .....	224
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>227</b>
<b>RÉSUMÉ .....</b>	<b>228</b>

## TABLE DES ILLUSTRATIONS

Figure 1 : Facteurs affectant la répartition des espèces. D'après Lacoste et Salanon, 1999. ....	15
Figure 2 : Filtres environnementaux agissant sur la composition d'une communauté. D'après Lortie et al. 2004. ....	16
Figure 3 : La pollinisation entomogame et le détail des pièces reproductrices des fleurs. Extraite de maxicours.com "La pollinisation" consulté le 9 mars 2020. ....	19
Figure 4 : Hermaphrodisme, monoécie et dioécie. D'après Peycru et al. 2010. ....	20
Figure 5 : Différents modes de pollinisation des fraisiers. L'auto-pollinisation des fleurs de fraisiers permet la production de fraises de petites tailles (rangée du haut), la pollinisation anémophile (par le vent) permet de produire des fraises de taille moyenne (rangée du milieu), la pollinisation entomophile (par les insectes, ici plus particulièrement par les abeilles) permet de produire des fraises de grande taille (rangée du bas). © Nicolas Morison & Marie Harruis. Extraite de Requier et Le Féon, 2016. ....	22
Figure 6 : Apparition et disparition des lignées de pollinisateurs avant et après la période du Crétacé (radiation des Angiospermes). Extraite de Peris et al. 2017. ....	23
Figure 7 : Proportions moyennes d'espèces de plantes classées selon leurs 12 vecteurs de pollen. La pollinisation par le vent a été exclue de ce graphique (représentant 17.5%). Extraite d'Ollerton, 2017. ....	26
Figure 8 : Exemples de réseaux d'interactions bipartites : (a) réseau emboîté, (b) réseau modulaire, (c) réseau aléatoire. Extraite de Besson et al. 2018. ....	28
Figure 9 : Nombre d'espèces (points et courbe en rouge foncé, ordonnée gauche) et de spécimens (points et courbe en rouge clair, ordonnée droite) d'abeilles venant de collections préservées disponibles sur GBIF. Extraite de Zattara & Aizen, 2019. ....	30
Figure 10 : Voies de contaminations possibles des pesticides chez les pollinisateurs. Extraite du Rapport de l'IPBES, 2016. ....	32
Figure 11 : Liste des facteurs urbains agissant sur les pollinisateurs. Extraite de Wenzel et al. 2019. (Wojcik et al., 2008; Ahn, Bengtsson & Elmqvist, 2009; Pellissier et al., 2013; Soga et al., 2014; Larson, Kesheimer & Potter, 2014; Hülsmann et al., 2015; Hladun, Parker & Trumble, 2015; Somme et al., 2016; Geslin et al., 2016; Altermatt & Ebert, 2016; Banaszak-Cibicka, Ratyńska & Dylewski, 2016; Theodorou et al., 2017; Hamblin et al., 2017; Sivakoff & Gardiner, 2017; Hamblin, Youngsteadt & Frank, 2018; Stewart et al., 2018; Grubisic et al., 2018) ....	34
Figure 12 : Effets de la pluie sur les plantes et les pollinisateurs. Extraite de Lawson & Rands, 2019. ....	36
Figure 13 : Décalages des dates moyennes de vol (MDF). (a) Phylogénie des espèces étudiées (n = 2 248). Pour chacune des espèces, la grandeur de la barre est proportionnelle au décalage de la date moyenne de vol, le bleu correspond à un avancement, le rouge à un retard. (b-e) Décalage de la date moyenne de vols par taxon : (b) Coléoptères, (c) Diptères, (d) Hyménoptères, (e) Lépidoptères. Extraite de Duchenne et al. 2020. ....	37
Figure 14 : Les conséquences des changements climatiques sur les insectes pollinisateurs. Extraite de Gérard et al. 2020. ....	38

Figure 15 : Facteurs du déclin des pollinisateurs ainsi que leurs interactions impactant le service de pollinisation. Extraite du Rapport de l'IPBES, 2016.....	39
Figure 16 : Richesse spécifique des abeilles à l'échelle régionale ou nationale en fonction de la latitude. Extraite de Ollerton, 2017. ....	40
Figure 17 : Nombre d'espèces d'abeilles sauvages par pays en Europe. Extraite de "Discover Life bee species guide and world checklist", 2016. ....	41
Figure 18 : Illustrations de la diversité des abeilles sauvages selon les 6 familles présentes en France, extraite de Requier et Le Féon, 2016. <b>Halictidae</b> : (a) Sphecodes sp. ; (b) Lasioglossum sp. ; (c) Halictus quadricinctus ; (d) Halictus scabiosae ; (e) Lasioglossum sp. <b>Andrenidae</b> : (f) Melitturga clavicornis ; (g) Andrena bicolor ; (h) Andrena agilissima ; (i) Andrena florea. <b>Megachilidae</b> : (j) Coelioxys sp. ; (k) Osmia cornuta ; (l) Trachusa interrupta ; (m) Megachile ericetorum. <b>Apidae</b> : (n) Amegilla quadrifasciata ; (o) Anthophora plumipes ; (p) Bombus hypnorum ; (q) Eucera nigrecens ; (r) Xylocopa violacea ; (s) Nomada sp. <b>Melittidae</b> : (t) Macropis europaea (u) Dasypoda hirtipes. <b>Colletidae</b> : (v) Hylaeus sp. (w) Colletes sp. (x) Colletes hylaeiformis. © Géraud de Premorel et David Genoud.....	46
Figure 19 : Peinture rupestre, illustrant une récolte de miel, ornant les murs de la Cueva de Araña, près de Valence en Espagne. ....	47
Figure 20 : Carte des différents espaces et sites protégés en France. Extraite du rapport de l'UICN. ....	56
Figure 21 : Les 34 points chauds de la biodiversité. Extraite de Conservation International, 2005. ....	58
Figure 22 : Plan du Parc national des Calanques .....	59
Figure 23 : Carte du massif des Calanques. Extraite de La flore remarquable des Bouches du Rhône 2018, Pires M. & Pavon D., Biotope Editions, page 162.....	60
Figure 24 : Formation des Calanques (NM = Niveau de la Mer). A. Géologie datant de la dernière grande glaciation (-80 000 ans), l'érosion est modérée et forme les vallées. B. Vers -15 000 ans, l'érosion devient plus forte, la période de glaciation induit une forte diminution du niveau de la mer. C. Actuellement, le réchauffement a provoqué le rehaussement du niveau de la mer, noyant les vallées étroites (Calanques). Extraite d'une table d'observation. ....	61
Figure 25 : Sensibilité des communautés de grandes et petites abeilles sauvages à la communauté végétale locale, la composition du paysage à 1 km et la densité de ruche. ....	172
Figure 26 : Évolution temporelle de la compétition indirecte potentielle entre les espèces d'abeilles présentes au sein du Parc national des Calanques. ....	179
Figure 27 : Analyses des bénéfices et des risques liés à l'apiculture dans les aires protégées..	181
Figure 28 : Proposition de gestion pour réguler l'apiculture au sein des aires protégées. (a) Sans objectif de sauvegarde des abeilles sauvages. (b) Augmentation des distances entre ruchers pour relâcher la compétition dans certains espaces, dédiés à la conservation des pollinisateurs sauvages. (c) Approche plus avancée avec une aire prioritaire de conservation pour les pollinisateurs sauvages (habitats particuliers, présence d'espèces végétales ou pollinisateurs d'intérêts). Extraite de Henry & Rodet, 2020.....	186
Figure 29 : Production de pollen, de sucre et de miel en 2018 dans la partie Ouest du Parc national des Calanques. La production de miel est estimée pour 300 colonies d'abeilles domestiques.	188





## INTRODUCTION GÉNÉRALE

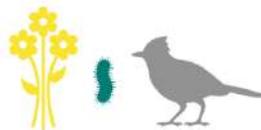
Toutes les espèces animales et végétales à la surface du globe possèdent une aire de répartition délimitée par un ensemble d'éléments **biotiques** et **abiotiques**. Cette aire de répartition dépend à la fois de facteurs d'origine intrinsèque (propres à l'espèce) comme la capacité de reproduction, de dissémination, la tolérance écologique et le potentiel d'évolution d'une espèce, mais aussi d'origine géographique (barrière infranchissable comme un océan, un fleuve, une montagne), climatique (conditions thermique ou hydrique défavorables), géologique (substrat ou sol incompatible) et biotique (interactions entre individus ou avec d'autres espèces) (Figure 1). Les interactions entre tous ces facteurs définissent la **niche écologique** d'une espèce (Grinnell, 1917; Elton, 1927; Hutchinson, 1957).

### Facteurs externes

#### Climatiques



#### Biotiques

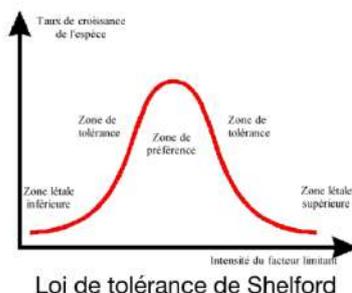


#### Géographiques



### Facteurs internes

#### Tolérance écologique



#### Capacités de propagation

- Taux de fécondité
- Période de fécondité
- Dissémination



#### Potentiel d'évolution

- Plasticité intraspécifique
- Sélection et stratégies adaptatives
- Ecotypes

Figure 1 : Facteurs affectant la répartition des espèces. D'après Lacoste et Salanon, 1999.

Au sein d'un même écosystème, plusieurs espèces vont être amenées à interagir entre elles. La description au XX<sup>e</sup> siècle de la diversité de ces interactions (**Encadré n°1 « Les interactions**

**biotiques** ») a permis d'améliorer la compréhension de la dynamique des systèmes naturels. Par exemple, les travaux de Lotka-Volterra ont permis de modéliser la dynamique proie-prédateur, tout comme Gause (1934), qui a décrit le principe d'**exclusion compétitive** (Kopf & Lotka, 1925; Volterra, 1926; Gause, 1934). L'ensemble de ces interactions dynamiques intraspécifiques et interspécifiques permettent de définir si les populations peuvent se maintenir ou non dans les écosystèmes et si des équilibres relatifs peuvent être atteints, assurant une certaine stabilité au sein d'un écosystème (De Ruiter, Neutel & Moore, 1995). La stabilité est également liée à la complexité des réseaux d'interactions, et peut être décrite comme la capacité d'un écosystème à faire face à une perturbation (introduction ou extinction d'espèces, changement dans l'abondance des espèces) (Landi et al., 2018).

De nombreux facteurs environnementaux peuvent modifier la composition et la structure des communautés au sein des écosystèmes comme les filtres géographiques, abiotiques et biotiques (Figure 2). Ainsi, par exemple, la distribution et la disponibilité des ressources jouent un rôle déterminant dans la structure des communautés (MacArthur, 1965, voir également ci-dessous). Les descripteurs, communément utilisés pour décrire ces communautés, sont la **richesse spécifique**, l'**abondance des individus** ainsi que les **indices de diversité biologique** (e. g. Shannon, 1948; Simpson, 1949). Enfin, l'analyse des **réseaux d'interactions** permet aussi d'étudier la structure des communautés au sein des écosystèmes.

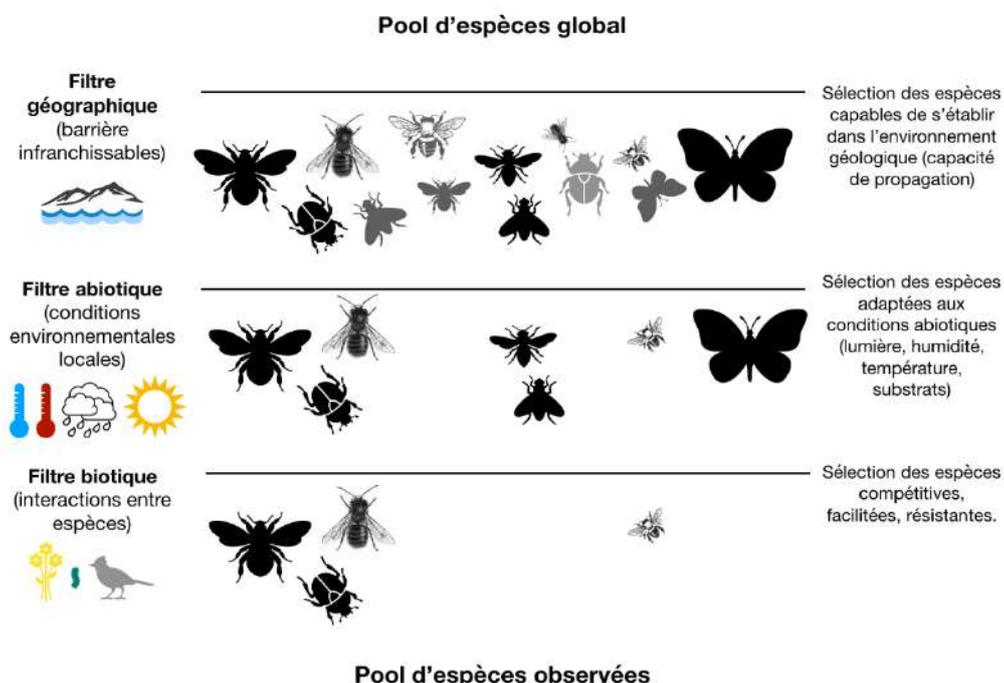


Figure 2 : Filtres environnementaux agissant sur la composition d'une communauté. D'après Lortie et al. 2004.

### ENCADRÉ N°1

## LES INTERACTIONS BIOTIQUES

L'interaction la plus évidente est celle entre un prédateur et sa proie, où le premier consomme le second. Thompson en 1982 propose une classification fonctionnelle des prédateurs, avec les vrais prédateurs (qui se nourrissent de tout ou partie de l'espèce qu'ils viennent d'attaquer), les herbivores, les parasitoïdes et des parasites (micro ou macro-parasites).

Dans le cas où deux organismes tirent chacun des bénéfices de l'interaction établie entre eux, on parle alors de mutualisme. C'est le cas des interactions plantes-pollinisateurs où la plante fournit une ressource alimentaire pour le pollinisateur et en retour les pollinisateurs dispersent le pollen permettant la reproduction des espèces végétales (Boucher, James & Keeler, 1982).

La compétition a lieu lorsque deux individus, ou populations, partagent une même ressource alimentaire ou site de nidification (Tilman, 1982). Cette compétition peut être directe (par interférence) si les compétiteurs s'affrontent pour la même ressource, indirecte (par exploitation) si un compétiteur utilise la ressource disponible en premier au détriment du second.

Le commensalisme correspond à une interaction profitable pour une espèce et neutre pour l'autre. Par exemple, les osmies rousses (*Osmia rufa*) peuvent transporter un acarien *Chaetodactylus osmiae* permettant à celui-ci de se disperser sans dommage direct - lorsqu'il est en faible quantité - sur l'abeille.

L'interaction d'amensalisme est négative pour l'une des deux espèces et neutre pour l'autre. Cette interaction existe souvent entre deux espèces de plantes. Par exemple, une espèce herbacée sera négativement affectée par l'ombre d'une espèce arborée qui ralentira sa croissance.

Interaction de prédation entre un Guêpier d'Europe, *Merops apiaster* et un pollinisateur.

Interaction mutualiste entre un pollinisateur et une plante.

Interaction de compétition entre deux pollinisateurs pour une même ressource florale.

Interaction de commensalisme entre une osmie et un acarien.

Interaction d'amensalisme entre une herbacée et un arbre.

Les **facteurs anthropiques** peuvent également modifier les communautés animales et végétales. L'accroissement de l'intensité des impacts des êtres humains sur la biosphère a aujourd'hui un effet majeur sur la distribution des espèces à travers le globe et donc sur la structuration des communautés. Dégradations des écosystèmes et des paysages, pollutions, introductions d'espèces envahissantes, surexploitations, et changements climatiques sont autant de menaces conduisant à l'érosion de la biodiversité. Ainsi, au cœur de la 6<sup>e</sup> crise d'extinction de masse que nous traversons actuellement, la communauté scientifique n'a de cesse de s'interroger sur les conséquences des activités humaines sur la dynamique et l'évolution des écosystèmes.

**Mes travaux de thèse portent sur l'effet des composantes abiotiques et biotiques sur les communautés de pollinisateurs et plus particulièrement sur leurs interactions mutualistes avec les plantes à fleurs et sur les relations de compétitions au sein d'une communauté de pollinisateurs.** Avant d'explorer les effets de certaines perturbations anthropiques (notamment certaines pratiques de gestion) sur les communautés de pollinisateurs et leurs réseaux d'interactions, les grandes notions relatives à l'écologie de la pollinisation, aux pollinisateurs, ainsi que leur importance dans le fonctionnement des écosystèmes, sont présentées.

## 1. La fonction de pollinisation

### a. La pollinisation

Parmi les interactions de mutualisme, la **pollinisation**, chez les Angiospermes (plantes à fleurs), correspond au transfert des grains de pollen des pièces reproductrices mâles (androcée, composé des étamines – filet et anthères), d'une fleur jusqu'aux pièces reproductrices femelles (gynécée, composé de l'ovaire, du style et des stigmates) d'une même fleur ou d'une autre fleur compatible. Une fois déposé sur le stigmate, le pollen entre en germination pour donner le tube pollinique. Ce dernier contenant deux gamètes mâles va s'accroître pour arriver jusqu'au sac embryonnaire (gamétophyte femelle). L'un des deux gamètes mâles féconde l'oosphère (gamète femelle) pour donner l'embryon. L'autre s'unit aux deux noyaux polaires pour produire l'albumen (tissus servant de réserves à l'embryon) (Figure 3) (Proctor et al., 1973).

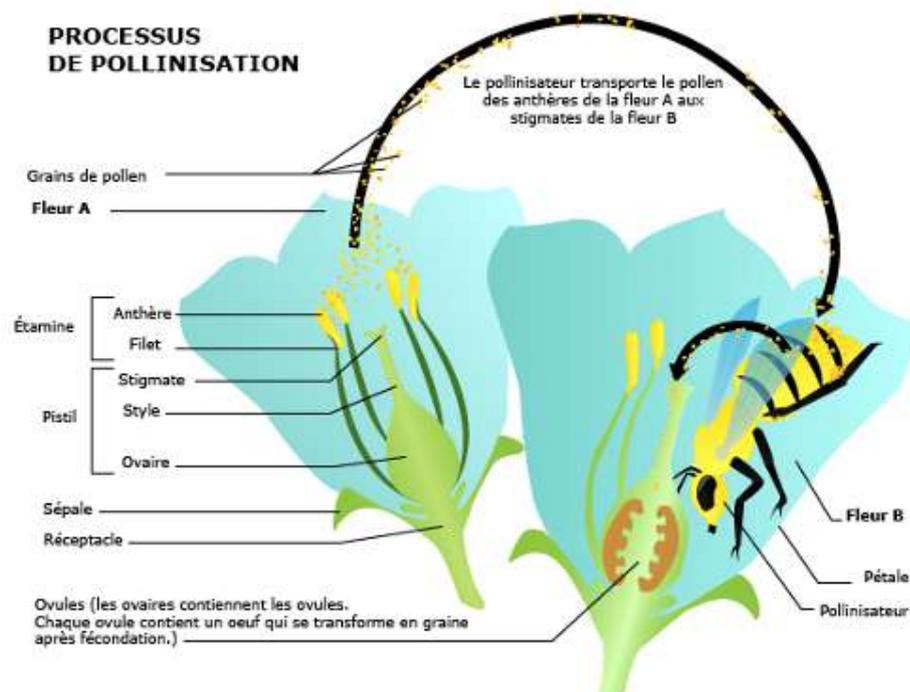


Figure 3 : La pollinisation entomogame et le détail des pièces reproductrices des fleurs. Extraite de maxicours.com "La pollinisation" consulté le 9 mars 2020.

Soixante-douze pour cent des espèces d'Angiospermes sont hermaphrodites (Chapman & Reiss, 1992), c'est-à-dire qu'elles présentent à la fois les pièces reproductrices mâles et femelles au sein de la même fleur (Figure 4). Chez les espèces hermaphrodites,

certaines sont autocompatibles tandis que d'autres au contraire possèdent des mécanismes d'auto-incompatibilité qui se traduisent par l'échec d'adhésion du grain de pollen au stigmate ou de germination sur le stigmate, ou encore, par l'échec de la pénétration du tube pollinique dans le stigmate ou de la croissance de celui-ci dans le style. De même, des adaptations morphologiques (hétéromorphie) ou temporelles (dichogamie) permettent également aux individus hermaphrodites de ne pas se reproduire avec eux-mêmes (Bateman, 1952).

*A contrario*, dépendamment de l'espèce considérée, certaines plantes possèdent des fleurs mâles et des fleurs femelles sur un même individu (espèce monoïque) ou d'autres possèdent uniquement soit des fleurs mâles ou soit des fleurs femelles par individu (espèce dioïque) (Peycru et al., 2010 - Figure 4).

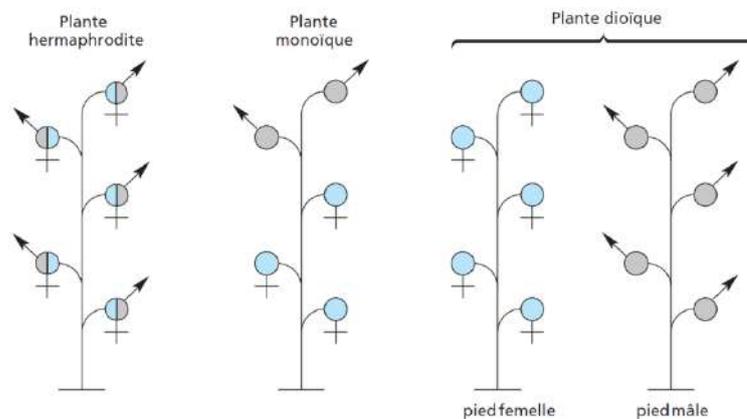


Figure 4 : Hermaphrodisme, monoécie et dioécie. D'après Peycru et al. 2010.

Afin de se reproduire, beaucoup d'espèces végétales dépendent donc d'une **pollinisation croisée** ou pollinisation allogame via le transport de pollen (Figure 3). Ce transport peut être réalisé à l'aide de vecteurs extérieurs comme le vent (pollinisation anémophile), l'eau (pollinisation hydrophile) ou encore les animaux (pollinisation zoophile – Figure 3). Ces animaux sont représentés majoritairement par les insectes, mais aussi par des oiseaux (avec plus de 1000 espèces visitant les plantes à fleurs), des mammifères (presque 350 espèces dont majoritairement des chauves-souris et des petits rongeurs), des reptiles (40 espèces de geckos, lézards). Ils viennent principalement sur les fleurs pour se nourrir de récompenses florales (pollen et/ou nectar) et vont ainsi transporter le pollen de fleurs en fleurs permettant la pollinisation, et, ainsi, la reproduction sexuée allogame des espèces végétales qu'ils visitent.

## b. La pollinisation comme service écosystémique

Les **services écosystémiques** sont définis comme les bénéfices que les êtres humains retirent du bon fonctionnement des écosystèmes. Quatre catégories de services sont distinguées : **les services d’approvisionnement, de régulation, de soutien et les services culturels** (Millenium Ecosystem Assessment, 2005).

La pollinisation est garante d’un service écosystémique correspondant principalement au service de régulation. C’est une fonction écologique majeure assurant le maintien de la diversité végétale, une alimentation saine et variée aux êtres humains ainsi qu’une amélioration des rendements agricoles.

D’une manière générale, près de 87.5% des plantes à fleurs (Angiospermes) nécessitent d’être visitées par des animaux pour se reproduire (Ollerton, Winfree & Tarrant, 2011). Ce chiffre atteint son maximum sous les tropiques avec près de 94% des plantes à fleurs qui dépendent des animaux contre 78% dans les zones tempérées. Ces espèces végétales peuvent contribuer directement à l’élaboration de médicaments, de biocarburants, de fibres, de matériaux de construction (services d’approvisionnements et de soutiens), et indirectement, à des sources d’inspirations pour l’art, l’artisanat ou des activités de loisirs (services culturels) (Potts, Imperatriz-fonseca, et al., 2016). D’autre part, elles sont également essentielles pour la survie d’autres espèces comme les mammifères, oiseaux ou autres taxons s’en nourrissant ou s’en servant comme abri ou lieu de reproduction.

Au même titre que la fonction de pollinisation est majeure pour la reproduction d’espèces végétales sauvages ainsi que le maintien de leur diversité, elle l’est également pour les rendements des plantes cultivées. À l’échelle mondiale, la pollinisation contribue à une augmentation nette des rendements représentant 5 à 8% du volume annuel produit (Potts et al., 2016b). La valeur marchande des cultures pollinisées par les animaux est estimée de 235 à 577 milliards d’euros dans le monde dont 14,7 milliards d’euros en Europe et 2,3 à 5,3 milliards en France (Leonhardt et al., 2013; EFESE, 2016; Potts et al., 2016b).

Par exemple, sur 124 espèces végétales cultivées à destination de l’alimentation humaine, 87 espèces présentent une dépendance aux pollinisateurs pour améliorer la qualité de leurs fruits (rendements et valeur nutritionnelle) ou pour produire des graines (Klein et al.,

2007). Les Cucurbitacées comme les melons et les pastèques par exemple dépendent à 90% de la pollinisation par les insectes pour produire des fruits. En comparant l'autopollinisation et l'allopollinisation par les insectes chez des fraisiers, il s'est avéré que les fraises étaient plus sucrées, mais aussi plus volumineuses dans le cas de l'allopollinisation réalisée par des insectes (Wietzke et al., 2018 - Figure 5). Selon la culture considérée, le rendement peut augmenter de 18% à 71% (Bartomeus et al., 2014). De même, une grande diversité et abondance de pollinisateurs à proximité de cultures garantit un meilleur rendement et une meilleure qualité des produits agricoles (Kremen, 2018). Même si l'abeille domestique, *Apis mellifera* L., est traditionnellement utilisée pour polliniser massivement les cultures, les pollinisateurs sauvages jouent un rôle central dans la pollinisation, contribuant souvent davantage à la fructification que les abeilles domestiques (Garibaldi et al., 2013). En effet, les abeilles domestiques peuvent déposer excessivement de grains de pollen sur le stigmate pouvant engendrer une diminution du pouvoir germinatif des grains de pollen et une compétition dans la croissance des tubes polliniques du fait de la diversité des grains de pollen (Aizen et al., 2014). De nouvelles études sont cependant nécessaires pour mieux comprendre la cause de ces différences d'efficacité entre les abeilles domestiques et les pollinisateurs sauvages.



Figure 5 : Différents modes de pollinisation des fraisiers. L'auto-pollinisation des fleurs de fraisiers permet la production de fraises de petites tailles (rangée du haut), la pollinisation anémophile (par le vent) permet de produire des fraises de taille moyenne (rangée du milieu), la pollinisation entomophile (par les insectes, ici plus particulièrement par les abeilles) permet de produire des fraises de grande taille (rangée du bas). © Nicolas Morison & Marie Harruis. Extraite de Requier et Le Féon, 2016.

## 2. Importance et déclin des pollinisateurs

### a. Histoire évolutive des insectes pollinisateurs

L'avènement des Angiospermes et l'importante radiation évolutive qui s'en est suivie ont longtemps été reliés à la pollinisation par les insectes, et à la radiation évolutive des pollinisateurs. Cependant, de récentes études ont mis en évidence l'origine de la pollinisation par les insectes : elle serait apparue bien avant le règne des Angiospermes, lors de l'avènement des Gymnospermes, durant la période du milieu du Jurassique au début du Crétacé (Ren, 1998; Peñalver et al., 2015; Peris et al., 2017; Khramov & Lukashevich, 2019; Figure 6). Les

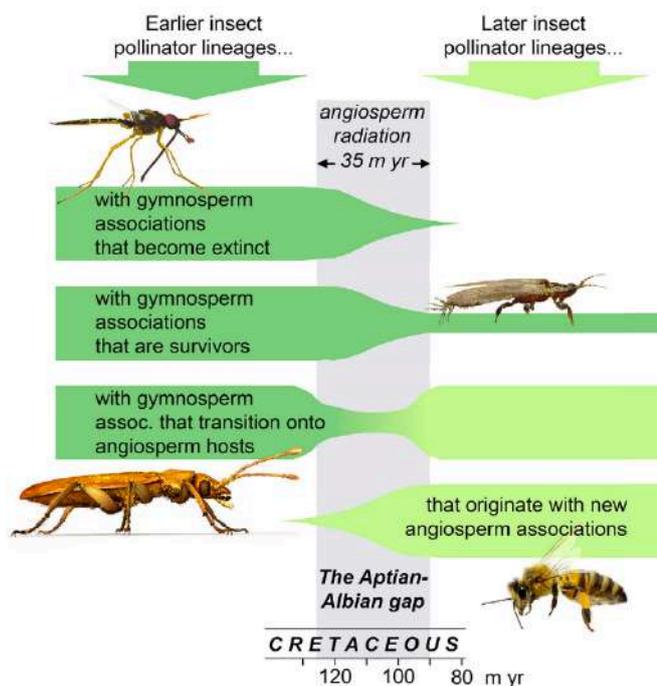


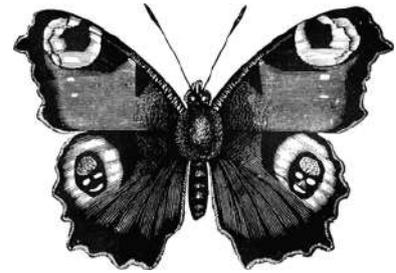
Figure 6 : Apparition et disparition des lignées de pollinisateurs avant et après la période du Crétacé (radiation des Angiospermes). Extraite de Peris et al. 2017.

insectes pollinisateurs majoritaires appartenaient alors aux ordres des Thysanoptères, des Diptères, des Neuroptères ou encore des Coléoptères.

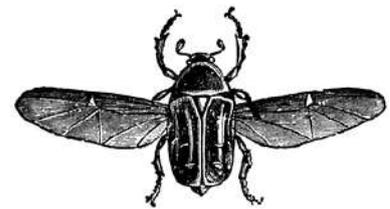
### b. Diversité actuelle et description des insectes pollinisateurs

A la suite de la radiation des Angiospermes, la diversité de ces taxons s'est accrue. La plupart des insectes pollinisateurs sont pourvus d'ailes (Ptérygotes), pouvant se replier au repos (Néoptères) et traversant une métamorphose complète du stade larvaire au stade adulte (Holométaboles). Parmi les Holométaboles, nous retrouvons les ordres des pollinisateurs majoritaires :

- les **Lépidoptères**, dont les espèces nocturnes, représentent le groupe de pollinisateurs le plus divers avec près de 140 000 espèces (Wardhaugh, 2015) susceptibles de visiter les fleurs. Ce sont des insectes possédant deux paires d'ailes couvertes d'écaillés. Tandis que leur stade larvaire (chenille) est le plus souvent phytophage (mangeuse de feuille), les adultes (papillons) quant à eux, sont généralement nectarivores. En effet, au stade adulte, ils possèdent tous une trompe enroulée au repos qui se déroule lorsqu'ils ont besoin de collecter le nectar des fleurs. Dus à la longueur de leurs pièces buccales, les papillons visitent préférentiellement les espèces végétales possédant des corolles tubulaires.

Paon du jour, *Aglais io* L.

- les **Coléoptères** représentent près de 77 300 espèces pouvant visiter des fleurs (Wardhaugh, 2015). Leurs ailes antérieures sont sclérifiées et transformées en élytres rigides qui protègent une deuxième paire d'ailes membraneuses. Au stade adulte, ils possèdent des pièces buccales broyeuses leur permettant de se nourrir des étamines ou de toute autre partie des fleurs. En se déplaçant de fleur en fleur, les Coléoptères vont donc transporter de manière passive les grains de pollen, permettant la reproduction sexuée des plantes visitées. Généralement, les Coléoptères pollinisateurs, comme les cétoines, vont préférer les fleurs à corolle ouverte afin d'avoir facilement accès aux pièces florales, telles que les étamines et le stigmate.

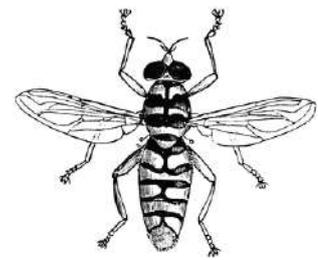
Cétoine doré, *Cetonia aurata* L.

- les **Hyménoptères** (70 000 espèces réalisant des visites sur des fleurs), apocrites et aculéates comprennent à la fois les Vespoïdés (guêpes *s.l.*), les Apoïdés (apiformes et sphéciformes) et les Chrysoïdés (chrysidés *s.l.*). Tous sont munis de deux paires d'ailes membraneuses assemblées par des *hamuli*, présentent un net étranglement entre le thorax et l'abdomen (le *propodeum*, correspondant à la taille de guêpe) et un dard

Abeille coupeuse de feuilles,  
famille des Mégachilidés.

chez les femelles uniquement. Les principales pollinisatrices sont les abeilles représentant 17 000 espèces à l'échelle mondiale, elles ont la particularité de se nourrir au stade larvaire et au stade adulte de nectar et de pollen. Contrairement aux autres taxons cités précédemment, les abeilles (apiformes) possèdent des poils branchus, des organes spécialisés pour la récolte du pollen (*scopa*) et des pièces buccales développées et pointues. Début 2020, des nids de *Cellicalichnus krausei*, espèce appartenant aux ancêtres des abeilles, datant de 100 millions d'années ont été signalés (Genise et al., 2020).

- les **Diptères** (55 000 espèces floricoles) sont les moins diversifiés de ces quatre principaux ordres d'insectes pollinisateurs. Les Diptères floricoles ne possèdent qu'une seule paire d'ailes. Les ailes postérieures se sont transformées en balanciers au cours de l'évolution. Leurs pièces buccales forment une trompe suceuse qui leur permet



Syrphidé

de se nourrir du nectar au stade adulte. Les Syrphidés (6 000 espèces) et les Bombylidés (4 500 espèces) sont les deux taxons majoritaires visitant les fleurs. Les premiers visitent préférentiellement les fleurs à corolles ouvertes tandis que les seconds préfèrent les fleurs à corolles tubulaires.

La diversité de ces groupes reste difficile à évaluer tout comme leur part relative dans la pollinisation (Rader et al., 2016; Ollerton, 2017). Une des possibilités pour estimer la contribution de ces différents groupes à la pollinisation est de se placer du point de vue des plantes et de regarder quels sont leurs vecteurs efficaces de pollen. Dans ce cadre, les deux groupes majoritaires de pollinisateurs sont les abeilles et les Diptères bien que leur diversité soit plus faible que les papillons (Figure 7). La pollinisation par les papillons de nuit n'est pas très étudiée ce qui diminue certainement la part relative des Lépidoptères comme vecteurs du pollen. Par exemple, une étude parue en mai 2020 indique l'importance des Lépidoptères nocturnes au sein des réseaux d'interaction plante pollinisatrice dans les milieux agricoles (Walton et al., 2020). Il faut noter que les abeilles dépendent uniquement des ressources florales (pollen et nectar), que ce soit à leur stade larvaire ou à leur stade adulte, ce qui n'est pas le cas pour les Diptères.

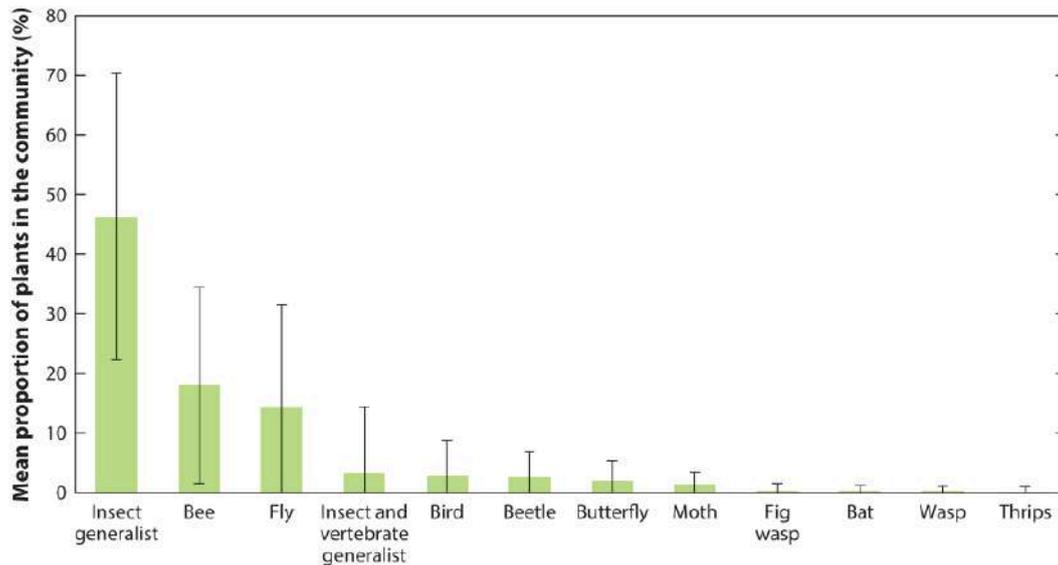


Figure 7 : Proportions moyennes d'espèces de plantes classées selon leurs 12 vecteurs de pollen. La pollinisation par le vent a été exclue de ce graphique (représentant 17.5%). Extraite d'Ollerton, 2017.

### c. Les réseaux d'interactions plantes pollinisateurs

Au sein des réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs, les espèces de plantes et de pollinisateurs sont représentées par des nœuds qui sont connectés par des liens. Chaque espèce peut être caractérisée par le nombre de liens établis avec l'autre compartiment, ce qui renseigne sur son degré de généralisme (Bascompte & Jordano, 2007). Il est observé un continuum d'espèces pollinisatrices allant des plus généralistes butinant des centaines d'espèces de plantes aux spécialistes ne visitant qu'une seule espèce (Johnson & Steiner, 2000). Ces réseaux composés de deux niveaux trophiques sont appelés des **réseaux bipartites**. Les interactions entre plantes et pollinisateurs peuvent être renseignées de manière qualitative (absence/présence du lien) ou quantitative (nombre d'interactions correspondant au nombre d'individus réalisant un lien ou de visites) (Bascompte & Jordano, 2007).

#### *Généralisme et spécialisme au sein des réseaux plantes-pollinisateurs*

Ainsi, l'apparition et le développement de traits floraux sont le résultat d'une coévolution plus ou moins étroite entre plantes et pollinisateurs. La majorité des espèces végétales pollinisées par les insectes pollinisateurs (plantes entomophiles) possèdent des traits floraux attractifs pour les insectes pollinisateurs (Dafni, 1992; Kearns & Inouye, 1993). Ces traits floraux attractifs peuvent par exemple correspondre au nombre, à la disposition (i.e.

type d'inflorescence), à la morphologie (i.e. symétrie, taille, forme), à l'odeur et à la couleur des fleurs (i.e. présence de guides nectarifères), ainsi qu'à la quantité de nectar et de pollen (Kearns & Inouye, 1993). L'amélioration de l'accessibilité pour les récompenses florales ou encore l'apparition de mécanismes spécifiques pour déposer le pollen sur le corps de l'insecte comme les étamines à pédale chez les sauges sont des exemples de cette coévolution (Minnaar et al., 2019). Ces adaptations chez les plantes entraînent, à mesure, une restriction du nombre de pollinisateurs pouvant venir s'y nourrir. C'est ce qui peut être défini comme le syndrome de pollinisation (Fenster et al., 2004). Dans des systèmes de spécialisation extrêmes, une seule espèce de pollinisateurs ne pourra butiner qu'une seule espèce de plante. C'est le cas de l'association étroite, prédit par Darwin en 1862, entre l'orchidée *Angraecum sesquipedale*, possédant un nectaire de 30 cm de long, endémique de Madagascar, décrite en 1822 et de son sphinx *Xanthopan morgani praedicta* (Sphingidae, Lépidoptère) seulement découvert en 1903 et possédant une trompe de la même longueur (Darwin, 1862). Bien que le syndrome de pollinisation tende vers une spécialisation des deux taxons en interaction, plusieurs auteurs ont émis des réserves sur une vision spécialiste un pollinisateur – une fleur des réseaux d'interactions (Ollerton et al., 2009). De fait, on peut distinguer trois catégories de pollinisateurs selon la diversité des plantes dont ils se nourrissent : les pollinisateurs monolectiques butinant sur une seule espèce de plante ; les pollinisateurs oligolectiques butinant sur quelques espèces de plantes apparentées à un genre ou une famille botanique ; et les pollinisateurs polylectiques butinant sur une large gamme d'espèces de plantes.

### ***Indices et métriques associés aux réseaux d'interactions***

À partir de l'agencement des interactions plantes-pollinisateurs, plusieurs indices ou métriques peuvent être calculés afin de décrire la **stabilité** ou la **robustesse** d'un réseau face à des perturbations, mais aussi pour renseigner les rôles fonctionnels des espèces et établir leur niche écologique (Kaiser-Bunbury & Blüthgen, 2015; Biella et al., 2017). La structure d'un réseau d'interaction peut être décrite par la diversité des liens c'est-à-dire, le nombre de liens différents entre les pollinisateurs et les plantes au sein du réseau. Ce nombre de liens divisé par le nombre d'espèces (nœuds) correspond à la **densité des liens** ; divisé par le nombre de liens potentiels (nombre d'espèces de pollinisateurs multiplié par le nombre d'espèces de

plantes), il correspond à la **connectance** (Poisot & Gravel, 2014). Ces indices sont calculés à partir des données binaires (absence/présence) et ont également des équivalents calculés à partir des données quantitatives (Tylianakis et al., 2010). Une des manières d'analyser l'agencement des liens du réseau d'interaction est de calculer l'**emboîtement** ou l'imbrication des liens (en anglais **nestedness**). Un réseau emboîté correspond à un réseau où les espèces qui interagissent avec les spécialistes sont une sous partie des espèces interagissant avec les généralistes (Mariani et al., 2019 - Figure 8a). Cela signifie que lorsque les espèces spécialistes sont perdues, les espèces généralistes interagissent toujours avec les espèces spécialistes de l'autre compartiment. L'**équitabilité** des interactions (en anglais **interaction evenness**) permet de connaître la répartition des interactions au sein d'un réseau, elle permet de renseigner si la majorité des interactions sont effectuées entre quelques nœuds simplement ou au contraire si le nombre d'interactions est équitablement réparti entre tous les nœuds du réseau (Tylianakis, Tschamtker & Lewis, 2007). Enfin, la **modularité** (ou compartimentation) d'un réseau permet d'analyser si plusieurs espèces vont davantage interagir entre elles, au sein d'un sous-réseau appelé module (Barber, 2007 - Figure 8b), comparé à un réseau aléatoire (Figure 8c).

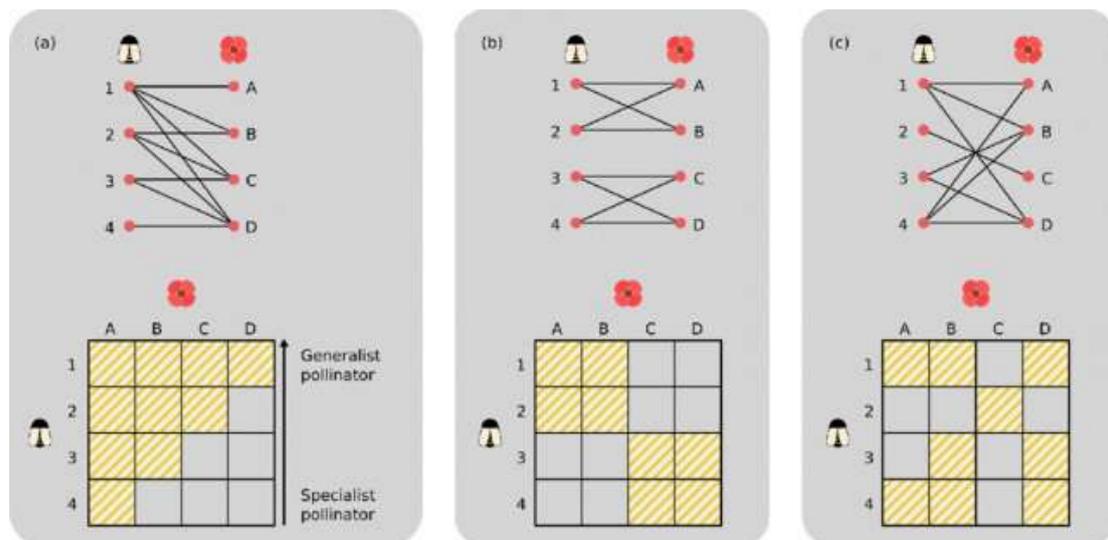


Figure 8 : Exemples de réseaux d'interactions bipartites : (a) réseau emboîté, (b) réseau modulaire, (c) réseau aléatoire. Extraite de Besson et al. 2018.

#### d. Utilisation des réseaux comme indicateurs de stabilité

Les réseaux d'interactions correspondent à un **outil dynamique** permettant d'évaluer les effets des changements environnementaux. Ils peuvent donc être utilisés comme

indicateur de qualité environnementale. Pour cela, il faut identifier précisément des indicateurs les plus sensibles aux variations environnementales. Au sein des réseaux d'interactions mutualistes, le nombre d'espèces et de liens reste un paramètre important de la stabilité du réseau d'interaction. En effet, plus un réseau est connecté plus sa capacité à faire face à une perturbation est attendue comme importante (Thebault & Fontaine, 2010). A *contrario*, un réseau faiblement connecté, faiblement emboîté ou présentant des modules isolés sera considéré comme fragile face aux perturbations (Thebault & Fontaine, 2010). Pour autant si l'emboîtement entre les espèces (ou *nestedness*) est essentiel à la stabilité d'un réseau mutualiste, il facilite également l'extinction séquentielle des espèces (Allesina & Tang, 2012).

Même s'il est parfois difficile d'appréhender comment les indices à l'échelle du réseau d'interaction varient en fonction des conditions environnementales, l'utilisation d'indices centrés sur les espèces couplée à l'identité des espèces et leur rôle dans le réseau permet de détecter plus facilement des perturbations dans l'environnement (Soares, Ferreira & Lopes, 2017), de les évaluer et de prédire leurs conséquences potentielles pour le maintien des communautés et de leur fonctionnalité.

### **3. Les facteurs du déclin des insectes pollinisateurs**

Depuis une soixantaine d'années, plusieurs études ont constaté une diminution de l'abondance et de la richesse spécifique des insectes pollinisateurs (Biesmeijer, 2006; Potts et al., 2010a). Les premières alertes ont été données suite aux fortes mortalités des colonies d'abeilles domestiques, notamment aux États-Unis, avec le syndrome d'effondrement des colonies (Potts et al., 2010b). Ces trois dernières années, plusieurs travaux ont trouvé écho dans les médias européens. Une diminution de plus de 75% de la biomasse d'insectes sur une période de 27 ans (1989-2016) dans 63 aires protégées a été observée en Allemagne (Hallmann et al., 2017). Sur la même période de 1980 à 2013 en Angleterre, un déclin des espèces rares d'abeilles et de papillons a été détecté avec jusqu'à 55% de pertes d'espèces dans certains milieux (hauts-plateaux, Powney et al., 2019). De même, il a été estimé que 40% des espèces mondiales d'insectes disparaîtraient progressivement d'ici un siècle (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019; voir cependant Thomas et al., 2019). Plus récemment, avec les données disponibles sur la plateforme du GBIF, Zattara & Aizen (2019) ont illustré un fort

déclin des abeilles à l'échelle mondiale sur les 100 dernières années (Figure 9 - Zattara & Aizen, 2019).

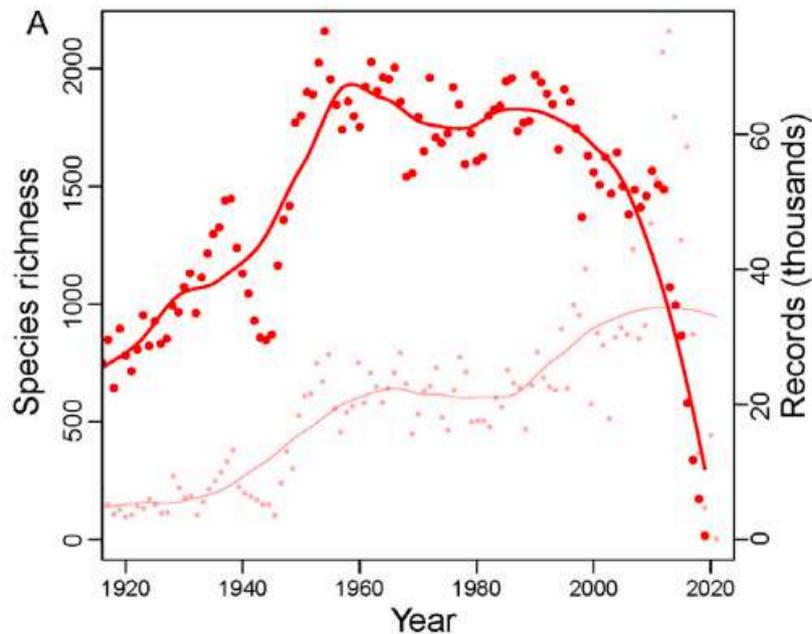


Figure 9 : Nombre d'espèces (points et courbe en rouge foncé, ordonnée gauche) et de spécimens (points et courbe en rouge clair, ordonnée droite) d'abeilles venant de collections préservées disponibles sur GBIF. Extraite de Zattara & Aizen, 2019.

Les causes de ce déclin sont multifactorielles, avec divers impacts anthropiques considérés comme étant responsables et agissant en synergie. Au début de l'année 2019, l'article de Sánchez-Bayo & Wyckhuys détaillait pour chacun des groupes de pollinisateurs, leur état de conservation et les facteurs liés à leur diminution. Ces auteurs ont listé 4 facteurs responsables de ce déclin que sont : **les changements d'habitats, les pollutions, l'introduction de pathogènes** et plus récemment **les changements climatiques**.

#### a. Les changements d'usages des sols et les pollutions

En Europe, le changement d'usages des sols est en grande partie dû à l'intensification de l'agriculture depuis le XX<sup>e</sup> siècle qui a entraîné la destruction, la fragmentation ou la transformation des habitats naturels ou semi-naturels. Dans ces milieux agricoles, la mécanisation a permis l'accroissement des rendements tout en agrandissant les parcelles cultivées, au détriment d'éléments paysagers comme les haies ou les prairies (Potts et al., 2010a, 2016a; Vanbergen et al., 2013; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). De même, l'utilisation d'intrants chimiques a renforcé l'homogénéisation des cultures. Les herbicides ont

fait disparaître les espèces végétales adventices et messicoles au sein des parcelles, entraînant une diminution des ressources florales.

Tous ces changements d'usages des sols ont entraîné une réduction des ressources florales disponibles pour les pollinisateurs (nectar et pollen) ainsi que des sites de nidifications (Biesmeijer, 2006; Baude et al., 2016). Même si certaines cultures réalisent des floraisons massives, correspondant à une grande quantité de ressources disponibles pour les pollinisateurs ; ce pic de ressource est limité dans le temps (Kovács-Hostyánszki, Batáry & Báldi, 2011; Kovacs-Hostyanszki et al., 2013; Stanley & Stout, 2014). En conséquence, la diminution de l'abondance et de la diversité des pollinisateurs conduit à une homogénéisation des communautés au sein des paysages agricoles. De plus, cette modification du paysage s'est accompagnée d'une protection des cultures contre les insectes ravageurs, causant, par extension, des dommages aux populations de pollinisateurs. Par exemple, les insecticides systémiques de la famille des néonicotinoïdes agissent sur le système nerveux central des insectes, provoquant directement ou indirectement leur mort (intoxication létale ou modification de comportement). Chez les abeilles domestiques notamment, la consommation de néonicotinoïdes provoque une désorientation affectant leur capacité de butiner et de retourner à la ruche (Henry et al., 2012 - Figure 10). Chez les abeilles sauvages, une étude en Angleterre a mis en évidence une diminution des populations en réponse à l'utilisation de néonicotinoïdes sur les semences de colza (Woodcock et al., 2016). En Hongrie, Angleterre et Allemagne, la reproduction du bourdon terrestre (*Bombus terrestris*) et l'osmie cornue (*Osmia bicornis*) est négativement corrélée aux résidus de néonicotinoïdes mesurés dans leurs nids (Woodcock et al., 2017).

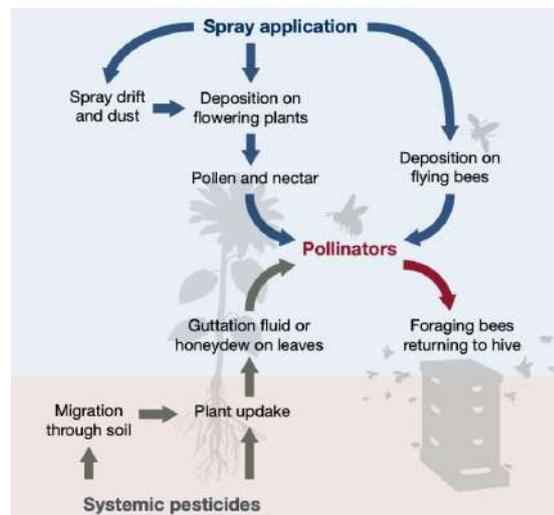


Figure 10 : Voies de contaminations possibles des pesticides chez les pollinisateurs. Extraite du Rapport de l'IPBES, 2016.

Aussi, le déplacement des êtres humains vers les villes a conduit au développement de zones urbaines. L'urbanisation se traduit par une imperméabilisation des sols et par une artificialisation des espaces verts, entraînant une fragmentation des espaces de nature urbaine. En France, à Paris, les insectes pollinisateurs sont négativement affectés par l'urbanisation et plus particulièrement les syrphes et les abeilles solitaires sauvages (Geslin et al., 2013). À Lyon, l'abondance des abeilles sauvages est également négativement corrélée à la proportion de surface imperméable, mais la richesse en espèces est maximale à une proportion intermédiaire de surface imperméable (Fortel, 2014) illustrant la théorie de la perturbation intermédiaire (Connell, 1979). Ces changements varient en fonction des taxons considérés, mais aussi du contexte paysager et notamment de la quantité et de la diversité des ressources disponibles (Hicks et al., 2016; Wilson & Jamieson, 2019).

En plus de l'imperméabilisation importante des sols causant une diminution et un isolement des patches d'habitats favorables aux pollinisateurs (Harrison & Winfree, 2015; Wenzel et al., 2019 - Figure 11), l'environnement urbain est le siège de diverses pollutions produites par les activités humaines :

- la pollution aux **métaux lourds**. En 2012, Moroń et al. ont détecté un effet sur l'abondance et la richesse des abeilles sauvages le long d'un gradient de métaux lourds en Pologne et en Angleterre. Avec l'augmentation de la concentration en métaux lourds (cadmium, plomb et zinc), l'abondance et la diversité des abeilles

solitaires diminuait. En 2013, la même équipe a mis en évidence un impact négatif du zinc sur la survie des osmies rousses (*Osmia rufa*) (Moroń et al., 2014).

- la pollution de l'air par les **émissions reliées au trafic automobile ou aux industries**. Plusieurs travaux ont démontré que les dérivés réactifs de l'oxygène (ROS – Reactive Oxygen Species, as  $O_2^-$ ,  $O_2^*$ ,  $H_2O_2$ ,  $O_3$ ) sont à l'origine d'une modification de la production des composés volatils des fleurs pour attirer les pollinisateurs (McFrederick, Kathilankal & Fuentes, 2008; Jürgens & Bischoff, 2017). En conséquence, cela pourrait drastiquement changer les réseaux plantes-pollinisateurs. Des études complémentaires seraient nécessaires pour observer le comportement des pollinisateurs.
- la pollution **lumineuse**. L'éclairage de nuit entraîne des effets négatifs directs et indirects sur les pollinisateurs. Les pollinisateurs nocturnes sont les premiers affectés par les éclairages de nuit qui induisent des modifications comportementales ou physiologiques et entraînent une modification des réseaux d'interaction plantes-pollinisateurs nocturnes. En conséquence, Knop et al. (2017) ont observé que le réseau d'interaction diurne tout comme le succès reproducteur des plantes sont indirectement et négativement impactés par la modification du réseau d'interaction nocturne soumis aux éclairages artificiels.

	Drivers	Details	References
<i>Landscape drivers</i>			
	Composition	Green and grey ratios	<a href="#">Geslin et al., 2016</a> ; <a href="#">Stewart et al., 2018</a>
	Configuration	Isolation and connectivity of habitats. Urban land sparing vs. land sharing.	<a href="#">Banaszak-Cibicka et al., 2016</a> ; <a href="#">Soga et al., 2014</a>
<i>Local drivers</i>			
	Floral resources	Plant abundance, richness and composition	<a href="#">Ahrné et al., 2009</a> ; <a href="#">Somme et al., 2016</a> ; <a href="#">Wojcik et al., 2008</a>
	Nesting resources	Abundance of cavities, bare ground cover	<a href="#">Hülsmann et al., 2015</a> ; <a href="#">Theodorou et al., 2017</a>
	Habitat size	Area size of beneficial habitats	<a href="#">Pellissier et al., 2013</a>
<i>Abiotic drivers</i>			
	Temperatures	Higher temperatures due to urban warming	<a href="#">Hamblin et al., 2017, 2018</a>
	Contaminants	Air and soil pollution through traffic, industry or pesticide use	<a href="#">Hladun et al., 2015</a> ; <a href="#">Larson et al., 2014</a> ; <a href="#">Sivakoff and Gardiner, 2017</a>
	Light pollution	Artificial light sources	<a href="#">Altermatt and Ebert, 2016</a> ; <a href="#">Grubisic et al., 2018</a>

Figure 11 : Liste des facteurs urbains agissant sur les pollinisateurs. Extraite de Wenzel et al. 2019. (Wojcik et al., 2008; Ahrné, Bengtsson & Elmqvist, 2009; Pellissier et al., 2013; Soga et al., 2014; Larson, Kesheimer & Potter, 2014; Hülsmann et al., 2015; Hladun, Parker & Trumble, 2015; Somme et al., 2016; Geslin et al., 2016; Altermatt & Ebert, 2016; Banaszak-Cibicka, Ratyńska & Dylewski, 2016; Theodorou et al., 2017; Hamblin et al., 2017; Sivakoff & Gardiner, 2017; Hamblin, Youngsteadt & Frank, 2018; Stewart et al., 2018; Grubisic et al., 2018)

## b. Les pathogènes et les espèces invasives et prédatrices

À l'heure actuelle, une **dizaine de virus** sont décrits comme affectant l'abeille domestique et provoquent des symptômes visibles comme des mortalités sur les adultes ou le couvain, une malformation des ailes ou encore des paralysies. En plus des virus, des **eucaryotes**, des **champignons pathogènes** ou encore des **bactéries** sont à l'origine de maladies infectieuses chez les abeilles domestiques (Glenny et al., 2017). Associés au **varroa** (*Varroa destructor*) introduit au milieu du XIX<sup>e</sup> siècle en Europe, la dispersion et la virulence de ces agents pathogènes se sont fortement accrues (Remnant et al., 2017). Les facteurs de stress, tout comme l'exposition aux pesticides, peuvent d'autant plus rendre vulnérables les pollinisateurs face à ces pathogènes.

Parallèlement, les **introductions de nouvelles espèces**, en dehors de leur aire de répartition, accidentelles (espèces transportées et échappées) ou volontaires (véhiculées pour les besoins humains) peuvent changer la structure des réseaux d'interactions. En Europe, une centaines d'espèces de plantes ont été introduites, principalement à des visées ornementales. Ces plantes possèdent généralement une période de floraison étendue, de grandes fleurs attractives et colorées, et produisent une quantité de ressources florales

importante (Potts et al., 2010a). Bien que cela puisse fournir une source de nourriture supplémentaire aux pollinisateurs, cela peut affecter négativement la reproduction des espèces végétales indigènes et modifier la composition du régime pollinique des pollinisateurs (Stout & Morales, 2009). Certaines espèces de plantes s'intègrent dans l'écosystème jusqu'à devenir centrales dans les réseaux plantes-pollinisateurs (Traveset & Richardson, 2006). En conséquence, les pollinisateurs indigènes peuvent modifier leur comportement de butinage et ainsi changer la structure du réseau d'interactions (Bartomeus, Vilà & Santamaría, 2008). L'ajout de ces plantes peut également et parallèlement assurer davantage de stabilité au réseau d'interaction en créant de nouveaux liens entre des modules auparavant séparés, améliorant ainsi sa robustesse face à la perte possible d'espèces (Albrecht et al., 2014). *A contrario*, il existe un risque pour les plantes indigènes (en compétition avec les plantes invasives) si leurs connexions avec les pollinisateurs s'érodent au fil du temps (Aizen, Morales & Morales, 2008). A noter que les introductions d'autres pollinisateurs peuvent également changer la composition des communautés de pollinisateurs indigènes. En Europe, seulement deux abeilles solitaires *Megachile sculpturalis* et *Megachile disjunctiformis* venant d'Asie ont été accidentellement introduites en France et en Italie respectivement (Bortolotti et al., 2018; Le Féon et al., 2018). Il a été mis en évidence que la nidification de *Megachile sculpturalis* dans des hôtels à insectes empêchait celle des espèces natives du genre *Osmia*. Cependant, leurs impacts dans les réseaux d'interactions seraient limités puisqu'elles semblent principalement utiliser des espèces de plantes venant de leur aire de répartition (comme *Sophora japonica*) (Geslin et al., 2020). Enfin, les **prédateurs** peuvent également avoir des effets directs sur les pollinisateurs. Depuis 2004, l'introduction accidentelle du frelon asiatique (*Vespa velutina*) en Europe venant de Chine, représente une menace sérieuse pour les pollinisateurs. Le frelon asiatique privilégie les colonies d'abeilles domestiques pour se nourrir (Monceau, Bonnard & Thiéry, 2014; Monceau & Thiéry, 2017; Laurino et al., 2019). Contrairement à *Apis cerana*, l'abeille domestique en Chine, *Apis mellifera* n'est pas capable de faire face à la pression de prédation des frelons ce qui cause des pertes dommageables pour les apiculteurs.

### c. Les changements climatiques

Toutes les espèces pollinisatrices et végétales possèdent une période d'activité et de reproduction qui s'échelonnent au fur et à mesure des saisons. La phénologie des espèces est soumise à différents paramètres climatiques (température, précipitations) et est de fait sensible aux changements climatiques. Le changement climatique peut se dérouler de manière progressive, mais aussi à travers d'évènements météorologiques extrêmes.

Dès lors, le changement climatique peut affecter directement les pollinisateurs sur leur métabolisme, leur écologie ou leur répartition géographique. Par exemple, pendant le cycle de vie des abeilles solitaires, une hausse des températures peut conduire à un développement accéléré des larves et à une émergence d'individus de plus petite taille (Radmacher & Strohm, 2010). Une hausse des températures peut aussi entraîner un changement des dates d'émergence des pollinisateurs (Settele, Bishop & Potts, 2016; Gérard et al., 2020). En 2019, Lawson et Rands ont également listé les effets possibles de

l'augmentation des régimes de précipitation chez les pollinisateurs tels qu'une diminution de leur activité et une augmentation des coûts énergétiques, pour leur thermorégulation ou encore, l'impact et le poids des gouttes de pluie tombant sur eux (Figure 12). En analysant la date et la durée moyenne de période de vols de près de 2 000 espèces de pollinisateurs pendant les 60 dernières années, Duchenne et al. (2020) ont observé un avancement de 6 jours de la date moyenne de vol et une réduction de 2 jours de la

période de vol (Figure 13). Même si ces décalages restent particulièrement préoccupants pour les espèces spécialistes, Bartomeus et al. (2011) ont observé que l'émergence des abeilles sauvages généralistes suit l'avancement de la phénologie des espèces végétales. Certaines espèces ont aussi la possibilité d'augmenter le nombre de générations par an si les conditions le permettent, avec une augmentation des températures et l'allongement de la durée des saisons. Pour échapper à cette hausse des températures, des observations

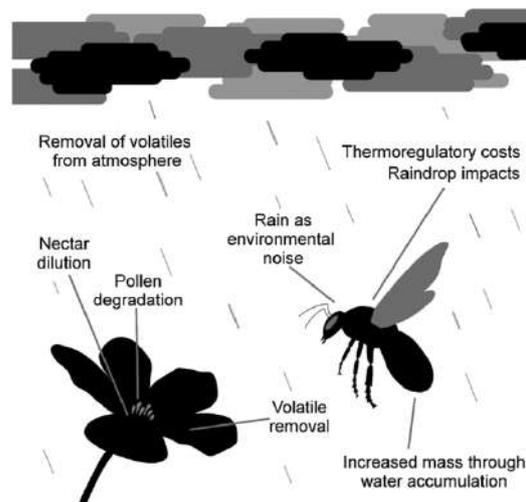


Figure 12 : Effets de la pluie sur les plantes et les pollinisateurs. Extraite de Lawson & Rands, 2019.

conduites après 1974 ont révélé que deux espèces de bourdons, *Bombus terrestris* et *Bombus lapidarius*, ont franchi le cercle arctique suggérant que leurs aires de répartition se sont étendues vers le nord de la Suède (Martinet et al., 2015). Certaines modélisations de niches écologiques prédisent un déplacement de plusieurs espèces de bourdons avec un décalage du sud vers le nord (Dellicour et al., 2017). De même, d'autres modélisations prévoient que l'augmentation de la fréquence de périodes plus chaudes pourrait entraîner des extinctions locales des populations de bourdons et ainsi accroître le risque de diminution du nombre d'espèces (Soroye, Newbold & Kerr, 2020). Cependant, même si certaines espèces généralistes semblent avoir la capacité de disperser, d'autres en seront incapables de par une faible capacité de dispersion et à des exigences écologiques trop restreintes (absence de sites de nidification favorables ou de leurs plantes hôtes).

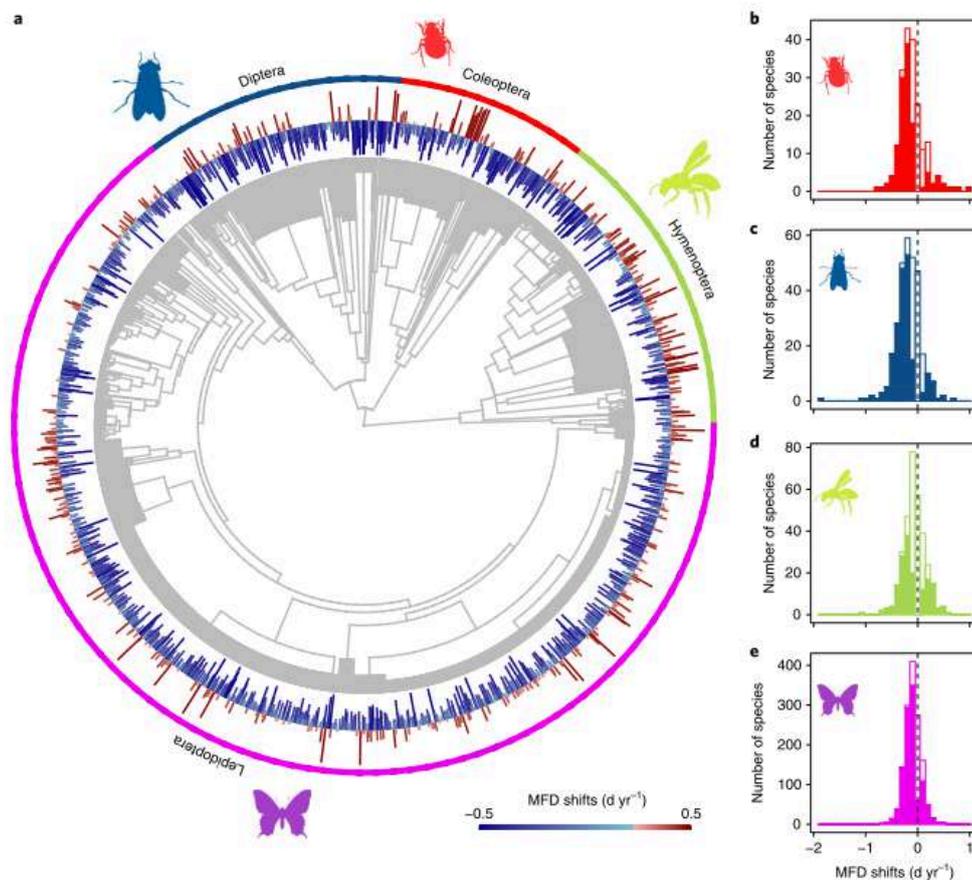


Figure 13 : Décalages des dates moyennes de vol (MDF). (a) Phylogénie des espèces étudiées ( $n = 2\,248$ ). Pour chacune des espèces, la grandeur de la barre est proportionnelle au décalage de la date moyenne de vol, le bleu correspond à un avancement, le rouge à un retard. (b-e) Décalage de la date moyenne de vols par taxon : (b) Coléoptères, (c) Diptères, (d) Hyménoptères, (e) Lépidoptères. Extraite de Duchenne et al. 2020.

Le changement climatique peut également affecter de manière indirecte les pollinisateurs notamment via la quantité de ressources florales disponibles chez les espèces végétales. Ainsi, suivant les conditions climatiques, les espèces végétales peuvent réguler leur production de fleurs, de nectar, de pollen et d'odeurs florales qui sont des paramètres importants d'attractivité pour les pollinisateurs. En Angleterre par exemple, en période de sécheresse, trois espèces communes, *Lathyrus pratensis*, *Onobrychis viciifolia* et *Prunella vulgaris* ont produit moins de fleurs et de nectar pouvant entraîner des effets négatifs pour leurs pollinisateurs. L'augmentation des régimes de précipitation peut également induire la fermeture des corolles, intensifier la dilution du nectar et la dégradation du pollen ou encore neutraliser les odeurs florales. Toutes ces variations dépendent à la fois de l'espèce considérée, mais aussi du type d'habitats étudiés (Scaven & Rafferty, 2013; Phillips et al., 2018).

En conséquence, le réchauffement climatique agissant sur les interactions plantes-pollinisateurs peut donc entraîner un décalage fonctionnel, comportemental, spatial et/ou temporel entre les insectes pollinisateurs et les espèces végétales dont ils se nourrissent (Schweiger et al., 2008; Bartomeus et al., 2011; Settele et al., 2016 - Figure 14).

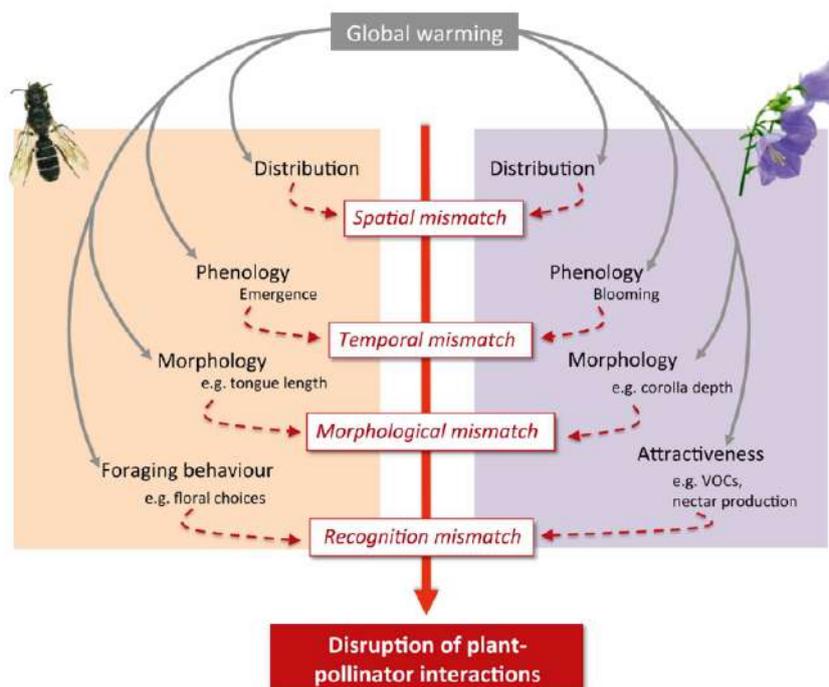


Figure 14 : Les conséquences des changements climatiques sur les insectes pollinisateurs. Extraite de Gérard et al. 2020.

L'ensemble des facteurs de déclin des insectes pollinisateurs présentés précédemment agissent en synergie sur les communautés de pollinisateurs et leur service de pollinisation (Potts, Imperatriz-Fonseca, et al., 2016 - Figure 15).

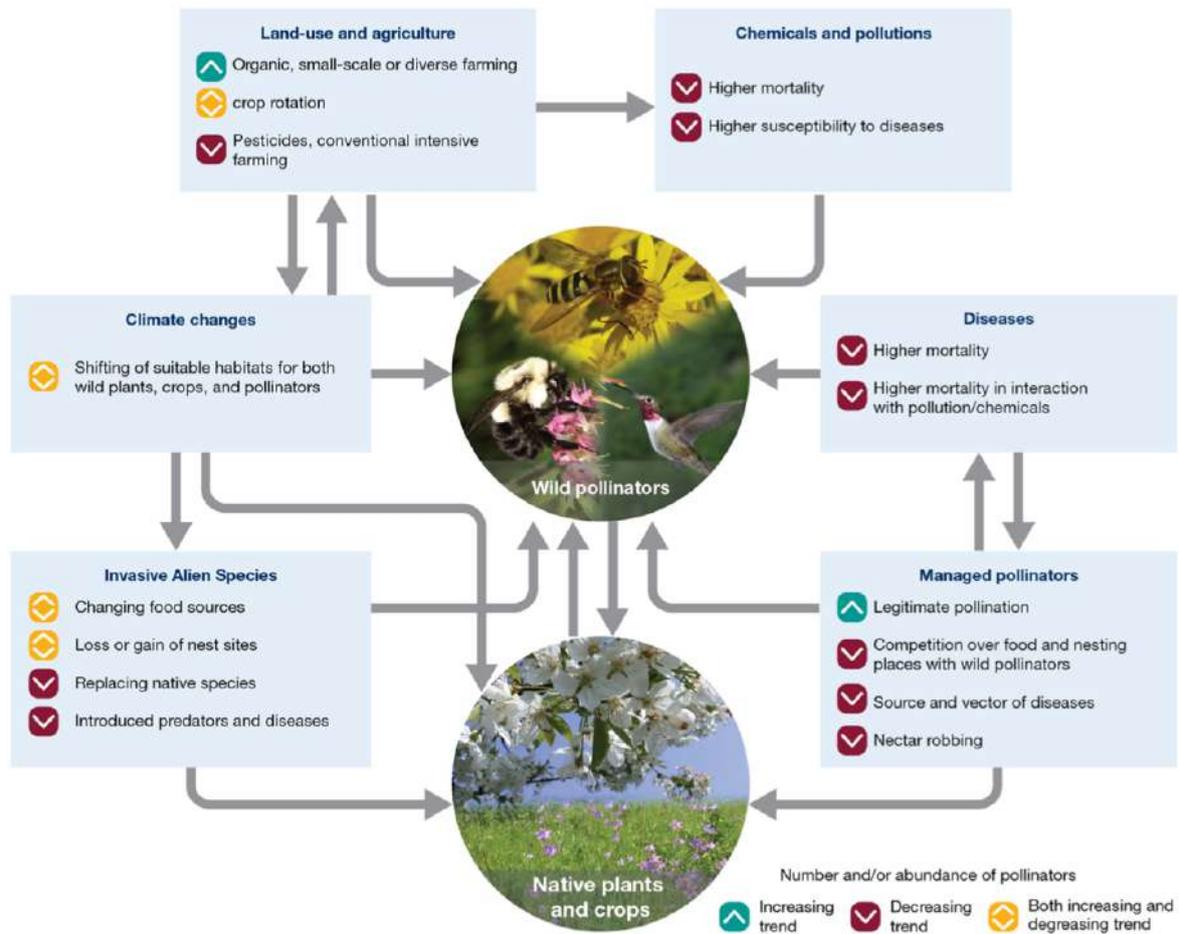


Figure 15 : Facteurs du déclin des pollinisateurs ainsi que leurs interactions impactant le service de pollinisation. Extraite du Rapport de l'IPBES, 2016.

#### 4. La diversité des abeilles, pollinisatrices majoritaires

##### a. La diversité spatiale des abeilles solitaires

En prenant en compte tous les ordres d'insectes pollinisateurs, leur diversité suit un gradient latitudinal jusqu'à un maximum d'espèces sous les tropiques, où la diversité de plantes est, elle aussi, maximale. Cependant, les abeilles, pourtant pollinisatrices majoritaires, sont, quant à elles, moins diverses sous les tropiques et atteignent un maximum d'espèces dans les milieux arides, xériques, subtropicaux ou méditerranéens (Figure 16). On décompte environ 20 000 espèces à l'échelle mondiale, avec des régions très riches comme la Californie et le Mexique.

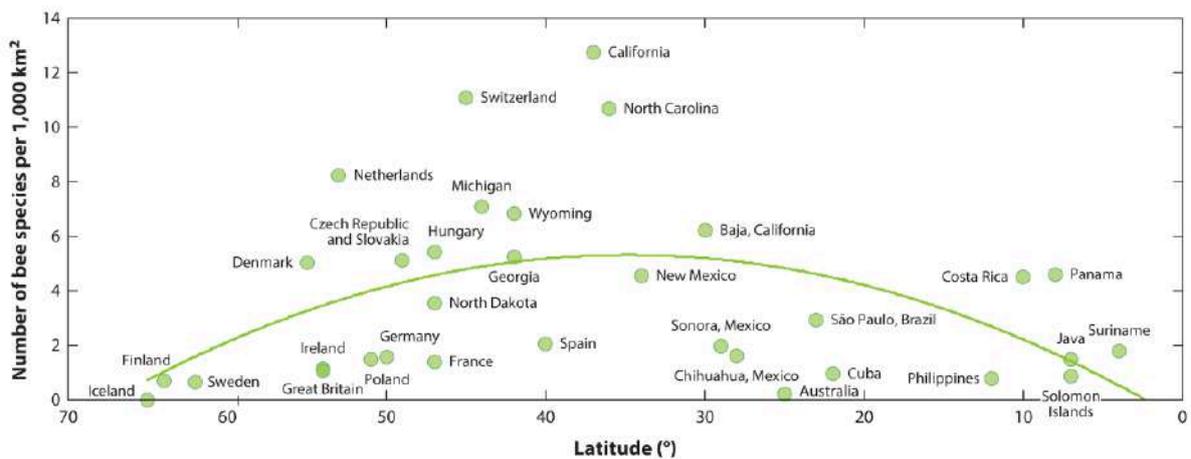


Figure 16 : Richesse spécifique des abeilles à l'échelle régionale ou nationale en fonction de la latitude. Extraite de Ollerton, 2017.

Des études plus approfondies de la diversité des abeilles dans les tropiques seraient nécessaires pour confirmer cette tendance ainsi qu'une actualisation du nombre d'espèces inventoriées et décrites par pays.

Sur le continent européen, la liste rouge européenne des abeilles dénombre près de **2051 espèces abeilles** sur le territoire (Nieto et al., 2014; Rasmont et al., 2017). Cette diversité représente près de 10% des abeilles décrites à l'échelle mondiale, pour un territoire représentant 7% des habitats terrestres. En Europe, la diversité des abeilles augmente le long du gradient nord-sud (Figure 17). En 2016, au

nord de l'Europe, on dénombre près de 536 espèces en Slovaquie, 566 en Allemagne, 949 en France, 469 en Pologne, 655 en République Tchèque, 693 en Autriche. L'Espagne décompte quant à elle près de 1043 espèces. Sur les 2051 espèces d'abeilles européennes, au moins 400 sont considérées comme endémiques de ce territoire dont une majorité est concentrée autour du bassin méditerranéen (Nieto et al., 2014). Plus de 9% des espèces présentes dans la liste rouge européenne sont considérées comme menacées et présentent des statuts quasi menacé (NT), vulnérable (VU), en danger d'extinction (EN) ou en danger critique d'extinction (CE). Pour presque la moitié des 2051 espèces d'abeilles, nous ne possédons pas assez de données pour évaluer l'état de leurs populations et celles-ci sont à l'heure actuelle classées comme données insuffisantes (DD) par l'UICN.

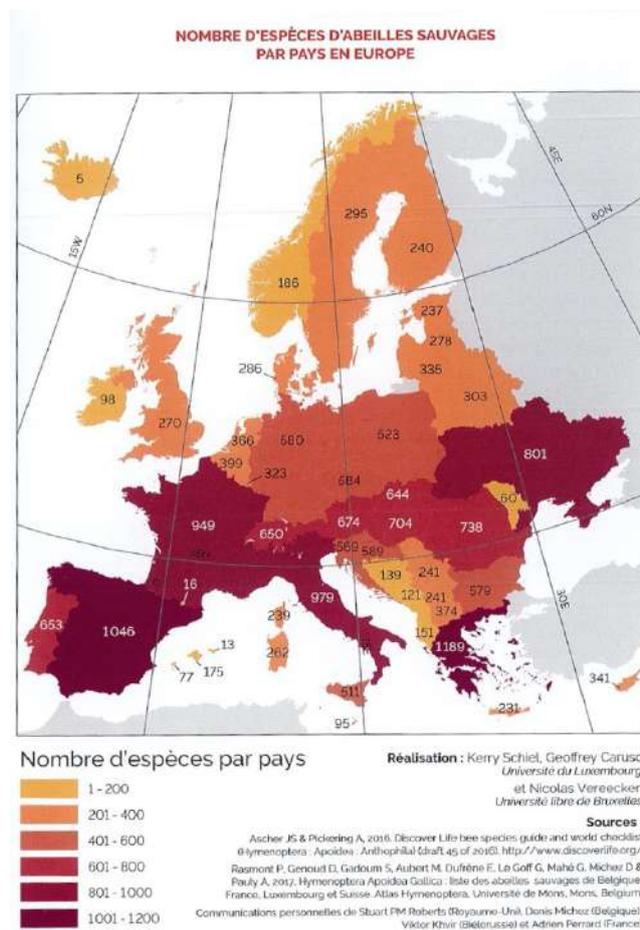


Figure 17 : Nombre d'espèces d'abeilles sauvages par pays en Europe. Extraite de "Discover Life bee species guide and world checklist", 2016.

## b. Cycle de vie et traits écologiques des abeilles solitaires

À l'exception de l'abeille domestique, les abeilles sauvages sont solitaires et ont un

cycle de vie annuel. Certaines espèces sont **univoltines** et ne produisent qu'une seule génération par an ; tandis que d'autres sont **plurivoltines** et peuvent produire plusieurs générations par an.

Les mâles sont les premiers à émerger à la belle saison. Ils restent souvent proches de l'entrée des nids, ou à proximité des espèces de plantes visitées par les femelles, afin de maximiser leur probabilité de rencontre et ainsi, leur accouplement. Après l'accouplement, l'abeille femelle va construire son nid et pond en général une dizaine d'œufs au cours de sa vie. Comme tous les Hyménoptères, les abeilles femelles pondent des œufs haploïdes pour produire des mâles et des œufs diploïdes pour produire des femelles. Le sexe-ratio de la descendance sera choisi par la mère au regard de la quantité de ressources disponibles dans l'environnement. Le développement des mâles étant plus précoce chez les abeilles, les femelles commenceront par pondre leurs œufs femelles au fond de leurs nids et termineront par les œufs mâles proches de la sortie du nid. Chaque cellule construite est constituée d'un pain de pollen (mélange de nectar et de pollen) ainsi que d'un œuf. Au bout de quelques jours, cet œuf va éclore et donner naissance à une larve, qui après plusieurs stades se construira un cocon dans lequel elle effectuera sa nymphose. Une fois cette étape passée, la nymphe se métamorphosera en imago qui émergera à la belle saison, du début du printemps à l'automne selon la phénologie de l'espèce considérée. Selon les espèces, une diapause peut avoir lieu pendant les stades nymphaux ou une fois l'imago formé.

Les caractéristiques et traits écologiques des abeilles sont très divers. Les femelles peuvent utiliser divers matériaux pour fabriquer leurs cellules comme des feuilles, des pétales, du bois, de la terre, du sable, des petits graviers, de la résine ou encore des soies. Certaines sont cavicoles (nichant dans des cavités), terricoles (nichant dans le sol), ou hélicicoles (nichant dans les coquilles d'escargots) (Michener, 2000). Par ailleurs, la taille de leur corps peut généralement déterminer leur capacité maximale de vol et donc leur distance de butinage et leur quantité de ressources florales nécessaire pour le couvain (Goulson, 2003; Müller et al., 2006; Zurbuchen et al., 2010). La distance de vol peut varier de quelques centaines de mètres à quelques milliers selon l'espèce considérée. De même, les plus grandes espèces ont besoin de collecter davantage de ressources pour la confection d'un pain de pollen que les espèces plus petites. Par exemple, la Collète du Lierre (*Colletes hederæ* - taille du corps de 10 à 14 mm) a besoin d'en moyenne 42mm<sup>3</sup> de pollen pour confectionner un pain de pollen alors

que l'Hériade des troncs (*Heriades truncorum* - taille du corps de 5 à 7mm) n'en a besoin que de 15mm<sup>3</sup>.

La répartition, l'abondance et les traits écologiques des espèces d'abeilles sauvages en France restent encore peu connus bien que des travaux soient en cours. Depuis quelques années, pour informer le grand public et collecter des données sur le territoire national, des outils ont été créés comme les sciences participatives SPI POLL ou l'Observatoire des bourdons (<https://www.spipoll.org> ; <http://www.observatoire-asterella.fr/bourdons/>). Plus récemment, afin de faciliter les premières étapes de détermination des abeilles, une clé européenne des genres, IDmyBee, est disponible en ligne (<https://www.idmybee.com>).

### c. Description des familles d'abeilles solitaires françaises

La France, de par sa particularité à bénéficier à la fois du climat océanique, continental et méditerranéen, abrite à ce jour près de 962 espèces d'abeilles sauvages (Gargominy et al., 2019). Elles se répartissent en 6 familles sur les 7 existantes à l'échelle mondiale. Les Mellitidae, Andrenidae, Halictidae et Colletidae possèdent des langues courtes tandis que les Megachilidae et Apidae possèdent généralement des langues longues (Figure 18).

#### ***Les abeilles à langue courte***

En France, les Melittidae au sens large sont représentées par 3 genres distincts, la plupart des 13 espèces sont rares et spécialistes (Figure 18t-u). On distingue tout d'abord les *Dasygaster* ou « Abeilles à culotte » qui possèdent une 3<sup>ème</sup> paire de pattes à pilosité dense et longue. Le genre *Macropis* possède aussi une 3<sup>ème</sup> paire de pattes à pilosité dense et courte. Les *Macropis* sont spécialisés sur les Lysimaques, *Lysimachia* sp. (Primulacées) puisque les femelles récoltent notamment le pollen et l'huile produite à la base des fleurs. Enfin, les *Melitta* représentent le dernier genre de cette famille et nécessitent un œil expert pour les déterminer. La plupart des *Melitta* sont également spécialisées sur un seul genre voire une seule espèce de plante.

Les Andrenidae représentent environ 160 espèces en France, réparties en 4 genres que sont *Andrena*, *Panurgus*, *Panurginus* et *Melliturga* (Figure 18f-i). Les femelles des *Andrena* possèdent des brosses à la base du fémur de la 3<sup>ème</sup> paire de pattes, appelées *flocculus* ainsi

que des fovéas, dépression caractéristique à pilosité très courte placée à l'intérieur, le long de leurs deux yeux composés.

Les Halictidae représentent également environ 160 espèces en France réparties en 4 sous-familles (Figure 18a-e). Les deux genres principaux sont les *Lasioglossum* et *Halictus* (sous-famille des Halictinae), où les femelles sont reconnaissables par un sillon longitudinal glabre au centre de leur dernier tergite. Certaines de ces espèces sont semi-sociales (une seule femelle dans un nid communal va pondre et dominer les autres - Michener, 2000) à eusociales tandis que d'autres sont cleptoparasites comme les *Sphcodes*. On retrouve également dans cette famille, le genre *Systropha* (sous-famille Rophitinae) qui possède un appareil de récolte de pollen sur le dessus de l'abdomen, permettant de récolter le pollen des Convolvulacées dont ils sont spécialisés. Enfin, les deux sous-familles restantes sont les Nomiinae et les Nomoioidinae qui sont relativement rares. Les premières possèdent des tegulae très développées tandis que les secondes ne mesurent que jusqu'à 5 mm.

Les Colletidae sont représentées par deux genres majoritaires les *Colletes* et les *Hylaeus* correspondant à environ 70 espèces en France (Figure 18v-x). Les *Colletes* sont des abeilles à pilosité dense, équipées d'une brosse sur la 3<sup>ème</sup> paire de pattes et ayant une nervation alaire caractéristique (seconde nervure récurrente en forme de S). Les *Hylaeus* sont des abeilles de petite taille, glabres et récoltant le pollen et le nectar grâce à un jabot.

### ***Les abeilles à langue longue***

Les Apidae se répartissent selon 3 sous-familles et presque 260 espèces (Figure 18n-s). Les Apinae comprennent les espèces emblématiques comme l'abeille domestique et les bourdons. Les genres *Apis* et *Bombus* sont caractérisés par leur eusocialité (colonies composées de castes, avec division du travail et chevauchement des générations - Michener, 2000) et par leur appareil de récolte appelée corbeille et située sur leur 3<sup>ème</sup> paire de pattes. La corbeille est une structure incurvée et glabre et sert à la formation de pelotes de pollen. Au sein des Apinae, on distingue également les tribus des Eucerini et des Anthophorini. Les mâles *Eucera* sont reconnaissables par leurs longues antennes ; les *Anthophora* se reconnaissent davantage à leur vol rapide et saccadé de fleur en fleur. Les Xylocopinae sont représentées par les *Xylocopa* et les *Ceratina*. Les *Xylocopa* sont les plus grandes abeilles en France mesurant près de 3 cm. Enfin, la sous-famille des Nomadinae contient uniquement

des espèces cleptoparasites qui sont souvent mimétiques des guêpes et ne possèdent pas d'appareil de récolte de pollen.

Enfin, les Megachilidae représentent environ 200 espèces en France (Figure 18j-m). Cette famille se découpe en 5 tribus qui sont : les Anthidiini, les Dioxyini, les Lithurgini, les Osmiini et les Megachilini. Les femelles sont aisément reconnaissables par leur brosse ventrale (excepté pour les espèces cleptoparasites). Les Lithurgini ne comprennent que 3 espèces du genre *Lithurgus* et les femelles possèdent un plateau proéminent à la base du clypeus. Les Anthidiini sont souvent reconnaissables par leur coloration rayée jaune, ou rouge, et noire et utilisent essentiellement du coton ou de la résine pour construire leur nid. Les Dioxyini comprennent exclusivement des espèces cleptoparasites. Les Megachilini sont caractérisées par l'absence d'arolia entre leurs griffes. Excepté chez les *Coelioxys* (cleptoparasites), les Megachilini utilisent souvent des feuilles découpées ou de la boue pour construire leurs cellules. Enfin des Osminii possèdent un arolia entre leurs griffes et sont connues sous le nom d'abeille maçon. Ce sont ces dernières qui utilisent beaucoup les hôtels à insectes.

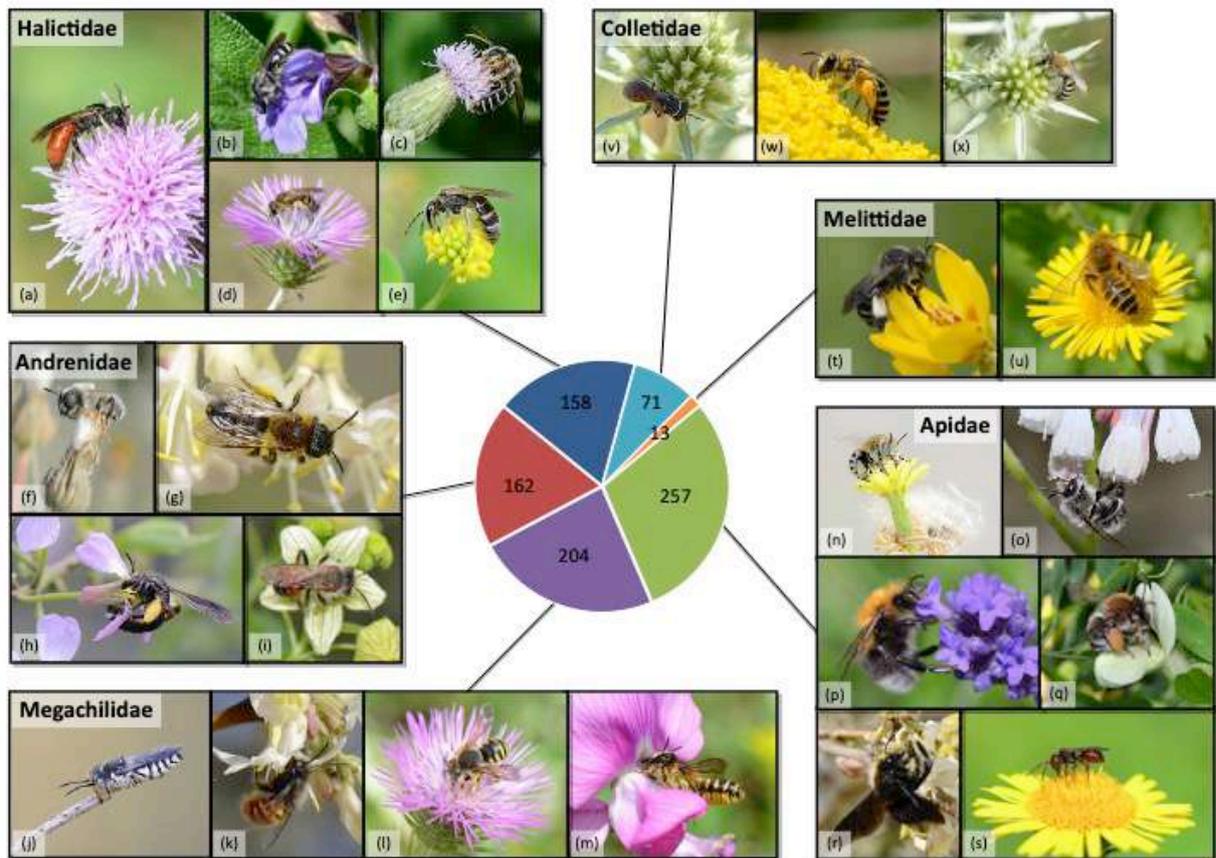


Figure 18 : Illustrations de la diversité des abeilles sauvages selon les 6 familles présentes en France, extraite de Requier et Le Féon, 2016. **Halictidae** : (a) *Sphecodes* sp. ; (b) *Lasioglossum* sp. ; (c) *Halictus quadricinctus* ; (d) *Halictus scabiosae* ; (e) *Lasioglossum* sp. **Andrenidae** : (f) *Melitturga clavicornis* ; (g) *Andrena bicolor* ; (h) *Andrena agilissima* ; (i) *Andrena florea*. **Megachilidae** : (j) *Coelioxys* sp. ; (k) *Osmia cornuta* ; (l) *Trachusa interrupta* ; (m) *Megachile ericetorum*. **Apidae** : (n) *Amegilla quadrifasciata* ; (o) *Anthophora plumipes* ; (p) *Bombus hypnorum* ; (q) *Eucera nigrecens* ; (r) *Xylocopa violacea* ; (s) *Nomada* sp. **Melittidae** : (t) *Macropis europaea* (u) *Dasypoda hirtipes*. **Colletidae** : (v) *Hylaeus* sp. (w) *Colletes* sp. (x) *Colletes hylaeiformis*. © Géraud de Premorel et David Genoud.

#### d. L'abeille domestique et histoire de l'apiculture

L'abeille domestique, *Apis mellifera*, est une des seules espèces au sein de la faune française, à être eusociale et à former des colonies qui comptent plusieurs dizaines de milliers d'individus (en moyenne 50 000). C'est une espèce généraliste (polylectique), c'est-à-dire qui butine une large gamme d'espèces de plantes. En effet, en France, l'abeille domestique interagit avec au moins 1032 espèces végétales (Gombault et al., 2019). Elle présente une distance d'approvisionnement importante d'environ 3km autour de sa ruche (Steffan-Dewenter et al., 2002). Cette distance dépend à la fois du type de ressources florales prélevées (nectar ou pollen) et du mois considéré (Couvillon et al., 2015). L'abeille

domestique, en plus de former des colonies de plusieurs milliers d'individus, a la capacité de communiquer la localisation des ressources florales, d'ajuster son aire de butinage et ses choix floraux pour optimiser et maximiser la récolte de pollen et de nectar (Menzel et al., 1997; Couvillon, Schürch & Ratnieks, 2014; Couvillon et al., 2015). Ainsi, pour nourrir une colonie et stocker du miel, les besoins alimentaires s'estiment à plusieurs millions de fleurs visitées (entre 80 et 200 millions). D'après Cane & Tepedino, (2016), les besoins en ressources florales d'une colonie durant les 3 mois d'été correspondent aux besoins de 110 000 individus d'abeilles sauvages couvrant la même période. De même, l'abeille domestique est moins assujettie aux variations journalières de températures, ce qui rend sa période d'activité plus longue par rapport aux autres pollinisateurs (Martins, 2004; Fortel et al., 2014).

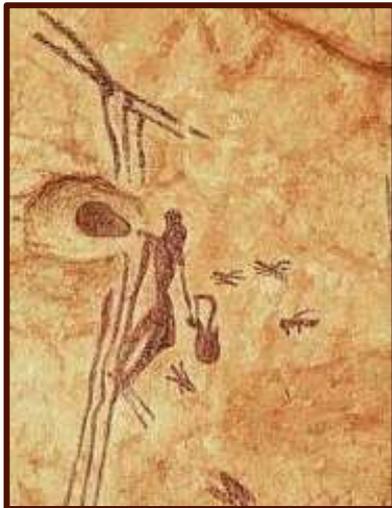


Figure 19 : Peinture rupestre, illustrant une récolte de miel, ornant les murs de la Cueva de Araña, près de Valence en Espagne.

Les premières récoltes de miel par les êtres humains auraient été effectuées dès la préhistoire, autour de 7000 ans av. J.-C. (Roffet-Salque et al., 2015). Une peinture rupestre représentant un homme collectant du miel sur un essaim en Espagne est datée de 4000 à 4500 ans av. J.-C. (Figure 19). En France, jusqu'au XIX<sup>e</sup> siècle, les récoltes se font en détruisant tout ou partie de la colonie. Ce n'est qu'en 1942, après la création de divers types de ruches, qu'est pris un arrêté obligeant l'interdiction de l'étouffage des essaims pour récolter le miel. C'est à partir de cette date que la filière apicole s'intensifie, notamment avec l'utilisation de ruches *Dadant*. Être apiculteur devient alors un métier et les récoltes sont très abondantes jusque dans les années 1980.

Traditionnellement, en Europe, les colonies sont utilisées pour récolter et transformer les produits de la ruche (Chauzat et al., 2013), mais aussi pour polliniser les cultures. L'avènement des pratiques agricoles intensives (changement d'usages des sols, utilisation de pesticides) rend moins favorable l'installation de colonies d'abeilles domestiques dans les paysages agricoles (Decourtye et al., 2011; Otto et al., 2016). Aujourd'hui, les apiculteurs semblent se tourner vers les espaces naturels, forestiers ou urbains pour permettre la survie de leurs colonies et pour assurer la production d'un miel de qualité.

De nos jours, l'apiculture convoie une image positive, elle est souvent associée au maintien de la biodiversité via la pollinisation des plantes dans les communautés végétales (<http://www.abeillesentinelles.net/programme-abeille.html> - Smith et al., 2016). Par exemple, dans le cadre du développement des mesures agroenvironnementales, plusieurs pays européens favorisent l'introduction de colonies d'abeilles domestiques dans des territoires à forte biodiversité tels que les Parcs Nationaux (Torné-Noguera et al., 2016; Geldmann & González-Varo, 2018). L'État français apporte lui une aide de 21 euros par colonie pour les apiculteurs qui installent au moins 72 colonies par tranche de 24 colonies pendant 3 semaines au moins dans « une zone intéressante au titre de la biodiversité » comme les zones NATURA2000 ([Chambre d'Agriculture Provence-Alpes-Côte d'Azur](#), 2020). Ainsi, l'abeille domestique, dite "sentinelle de l'environnement", est devenue pour le grand public un symbole de la biodiversité (Smith et al., 2016; Colla & MacIvor, 2017). Ainsi, de plus en plus de citoyens et d'entreprises, intéressés par les problématiques environnementales, développent un engouement pour l'apiculture ce qui entraîne le renforcement des populations d'abeilles domestiques dans de nombreux milieux.

## 5. Interactions entre abeille domestique et pollinisateurs sauvages

La diminution des ressources florales ainsi que l'utilisation d'intrants chimiques au sein des paysages agricoles peuvent donc indirectement conduire à une augmentation importante de l'installation de colonies d'abeilles domestiques en milieux urbains ou naturels. Dans le cas où les ressources sont limitantes, ceci peut entraîner des interactions de compétition entre les pollinisateurs sauvages et l'abeille domestique.

### a. Compétition directe par interférence

Une compétition directe par interférence se traduit par des comportements agressifs entre deux espèces ou deux individus. À ce jour, peu d'observations ont été rapportées entre l'abeille domestique et les abeilles sauvages. Cinq études font état de contacts agressifs réalisés par l'abeille domestique sur des abeilles sauvages (*Megachile* et *Bombus*), afin de voler du pollen principalement, aux États-Unis et au Mexique (Cairns et al., 2005; Jean, 2005). Ces observations restent tout de même des cas rares, puisque d'autres études n'ont pas reporté ce comportement agressif (Roubik, 1978; Frankie et al., 2005). De fait, il est peu

probable que ces interactions directes entraînent des effets dommageables sur les populations d'abeilles sauvages (Geslin et al., 2017).

b. Compétition apparente : partage de pathogènes

Les virus et pathogènes atteignant l'abeille domestique peuvent se transmettre aux abeilles sauvages et, plus largement, aux pollinisateurs sauvages (Moritz, Härtel & Neumann, 2005; Singh et al., 2010; Fürst et al., 2014; Manley, Boots & Wilfert, 2015). Cela pourrait être une des causes majeures du déclin des abeilles sauvages (Graystock, Goulson & Hughes, 2014). Cette transmission de l'abeille domestique aux pollinisateurs sauvages aurait lieu notamment via les visites successives des différents pollinisateurs sur les fleurs (Alger, Burnham & Brody, 2019). Par exemple, des transferts du virus des ailes déformées ont été reportés chez les bourdons ou des syrphes (Bailes et al., 2016; Alger et al., 2019). De même, chez les osmies cornues (*Osmia bicornis*), l'exposition au champignon *Nosema ceranae* peut entraîner une mortalité et un retardement de leur nymphose par rapport aux individus non exposés (Bramke et al., 2019).

c. Compétition indirecte pour les ressources florales

La compétition pour les ressources florales intervient lorsque les ressources disponibles deviennent limitantes pour les espèces ou individus qui les consomment (Stout & Morales, 2009). Lorsque l'introduction de colonies d'abeilles domestiques est trop importante dans un milieu, il peut y avoir des conséquences dommageables pour les pollinisateurs sauvages (**Encadré n°2 « Conséquences d'une apiculture urbaine massive »**). De par ses caractéristiques et traits écologiques propres, l'abeille domestique constitue une forte compétitrice pour les ressources et peut réduire la disponibilité des ressources florales nécessaires aux autres pollinisateurs (Aizen et al., 2014; Mallinger, Gaines-Day & Gratton, 2017).

L'épuisement des ressources causé par l'abeille domestique entraîne une diminution de la fréquence des visites des pollinisateurs sauvages sur les plantes qu'ils exploitent pour se nourrir ou approvisionner leurs larves (Goulson & Sparrow, 2009 en Angleterre; Shavit, Dafni & Ne'eman, 2009 et Torné-Noguera et al., 2016 dans des parcs naturels méditerranéens respectivement en Israël et Espagne).

Lorsque les ressources sont limitantes, les abeilles sauvages, pouvant évaluer la quantité de ressources disponibles à proximité de leurs nids, vont produire plus de mâles (Peterson & Roitberg, 2016). Ce sexe-ratio biaisé en faveur des mâles peut entraîner un retard de la croissance de la population. De même, les abeilles sauvages vont réaliser des pains de pollen plus petits, ce qui va conduire à une diminution de la taille de ces descendants, pouvant les rendre plus vulnérables (Bosch, 2008). Aussi, elles vont devoir consacrer plus de temps à la recherche de nourriture sur de plus grandes distances. En plus d'entraîner un ralentissement de la fabrication des pains de pollen nécessaires aux larves, l'absence des abeilles sauvages solitaires mères augmente le risque de parasitisme ou de prédation sur leur descendance (Goodell, 2003; Cane & Tepedino, 2016).

Toutes ces études suggèrent que la quantité de ressources alimentaires offertes à la faune pollinisatrice va déterminer l'existence de relations de compétition entre les pollinisateurs sauvages et l'abeille domestique (Carvalho et al., 2014; Baude et al., 2016). En effet, la phénologie des plantes peut également occasionner des disettes dans la saison, notamment après les pics de floraison (Rollin et al., 2013). Ces situations de disette pour les pollinisateurs ont été observées dans les milieux agricoles intensifs, suite à la fin de la période de floraison de cultures à floraison massive, telles que le colza ou le tournesol (Timberlake, Vaughan & Memmott, 2019) mais elles pourraient également s'observer à la suite de la floraison du romarin ou de la lavande en milieu semi-naturel.

## ENCADRÉ N°2

### CONSÉQUENCES D'UNE APICULTURE URBAINE MASSIVE

Face aux milieux agricoles devenus inhospitaliers, les villes semblent être des refuges pour les pollinisateurs et, plus particulièrement pour les abeilles (Theodorou et al., 2020). En effet, l'interdiction d'utiliser des produits phytosanitaires sur les voies publiques, l'îlot de chaleur urbain, la diversité des espèces végétales sont autant de facteurs attractifs pour les pollinisateurs (Matteson, Grace & Minor, 2013). De nombreux apiculteurs ont alors installé des ruches en ville et l'apiculture urbaine s'est développée. En conséquence, plus de 3200 ruches sont par exemple comptabilisées à Londres, soit 10 ruches/km<sup>2</sup> (Alton & Ratnieks, 2016). La ville de Paris s'est placée dans la même dynamique avec 300 ruches en 2013 et 653 en 2015 soit 6.21 ruches/km<sup>2</sup>. Or, cette augmentation rapide et récente, a questionné la capacité du milieu urbain à supporter ces installations, au regard de la disponibilité des ressources florales et de la compétition que cela peut engendrer avec les pollinisateurs sauvages. Mes recherches précédentes ont mis en évidence l'effet négatif que pouvait avoir une densité locale d'abeilles domestiques sur les taux de visites des pollinisateurs sauvages (Ropars et al., 2019). Les grandes abeilles (taille corps > 1cm) et coléoptères réalisent moins de visites lorsque la densité de colonies augmente dans les 500m tandis que les bourdons réalisent moins de visites lorsque la densité de colonies augmente dans les 1000m. En 2020, McCune et al. ont également exploré les effets de la densité de ruches à Montréal, au Canada (respectivement 0.32 et 0.48 ruches/km<sup>2</sup> en 2012 et 2013), et n'ont observé aucun effet négatif sur les abeilles sauvages suggérant qu'à faible densité, l'apiculture urbaine n'a pas ou peu d'impact sur les pollinisateurs sauvages. Ces observations demandent à être approfondies et confirmées au regard de la densité de ruches installées et de la quantité de ressources disponibles dans chaque ville.

#### d. L'impact d'*Apis mellifera* sur les réseaux d'interactions

Le maintien des communautés végétales natives repose principalement sur le fonctionnement et le maintien de réseaux d'interactions complexes incluant une grande diversité d'abeilles sauvages et d'autres pollinisateurs (Dohzono & Yokoyama, 2010; Geslin et al., 2017 - ANNEXE I). Sur 80 réseaux plantes pollinisateurs, l'abeille domestique est l'espèce la plus fréquente dans les milieux naturels (Hung et al., 2018). Sa fréquence de visites augmente plus rapidement que celles des abeilles sauvages à mesure que l'abondance des fleurs augmente. Ainsi, l'abeille domestique pourrait avoir un impact disproportionné sur les espèces végétales à floraison massive et par conséquent sur toutes les espèces d'abeilles qui les visitent (Hung et al., 2019).

Depuis quelques années, le nombre de colonies d'abeilles domestiques a augmenté à l'échelle mondiale (Potts et al., 2016b). L'abeille domestique est très utilisée pour polliniser les cultures à floraisons massives. Cependant, une fois ces floraisons terminées, elle se rabat généralement sur les habitats naturels adjacents. En conséquence, Magrach et al. (2017) ont noté des changements dans la structure du réseau de plantes-pollinisateurs du fait de la présence de l'abeille domestique, se traduisant par un effet négatif sur le succès reproducteur de deux espèces sauvages de cistes (*Cistus crispus* et *Cistus salviifolius*). Sur les îles des Canaries, Valido et al. en 2019 ont observé que l'abeille domestique en plus de réduire la diversité des pollinisateurs sauvages, réduisait également le nombre d'interactions principalement effectuées par les pollinisateurs généralistes dans le réseau de pollinisation. Là aussi, ces pertes d'interactions entraînaient une diminution du succès reproducteur des plantes davantage visitées par l'abeille domestique.

Par sa dominance dans le réseau, l'abeille domestique peut déséquilibrer l'équitabilité des interactions (Ropars et al., 2019). Un réseau dominé par des interactions rares ou très fréquentes témoigne d'un réseau dégradé ou envahi (Tylianakis, Tschamntke & Lewis, 2007; Kaiser-Bunbury et al., 2011). Par la présence de l'abeille domestique, les abeilles sauvages peuvent être amenées à changer leurs préférences alimentaires. Alors que les espèces généralistes (polylectiques) d'abeilles sauvages peuvent s'adapter et aller visiter d'autres plantes, les espèces spécialistes qui ont besoin de récolter des ressources sur une ou quelques espèces de plantes, ne peuvent pas changer de régime alimentaire et seraient donc plus vulnérables (Roulston & Goodell, 2011).

Par ailleurs, il a été observé que l'abeille domestique visite davantage les plantes introduites cultivées que les plantes natives et spontanées (Goulson, 2003; Garbuzov & Ratnieks, 2014; Ropars et al., 2019). Un trop grand nombre de colonies d'abeilles domestiques pourraient alors favoriser les plantes introduites ou ornementales au détriment de la flore native.

#### e. Les seuils de densités des ruches proposés dans la littérature

Une des premières études recensant la compétition pour les ressources a été conduite dans des prairies calcicoles en Allemagne. Ces auteurs n'ont pas relevé d'impacts négatifs de la densité de ruches sur l'abondance, la richesse et la nidification d'abeilles sauvages

polylectiques (Steffan-dewenter & Tschardt, 2000). N'ayant pas observé un effet négatif de la compétition en deçà de **3.1 colonies/km<sup>2</sup>**, densité moyenne européenne, ils suggèrent de ne pas dépasser ce seuil dans les espaces dédiés à la conservation des espèces. En 2015, Vereecken, Dufrêne et Aubert reprennent les différents risques pour les populations d'abeilles sauvages induits par l'abeille domestique. Ils recommandent de sélectionner des sites moins sensibles pour l'apiculture, d'écarter les ruchers de 6 km et de mettre en place une surveillance sanitaire. Plus globalement, en 2016, Vaissière préconise une densité de **5 colonies/km<sup>2</sup>** avec des ruchers éloignés de 2.5 km (Lemoine, 2016). La même année, Cane & Tepedino (2016), ayant répertorié les conséquences négatives de la compétition pour les ressources florales, proposent, sans donner de seuil, de diminuer le nombre de ruches par rucher, et de répartir l'ensemble des ruchers à une densité faible afin de limiter la compétition. En garrigue Méditerranéenne, Torné-Noguera et al. 2016 étudient la consommation de nectar de romarin et de thym présent dans la garrigue du Parc naturel de Garraf en Espagne. Ils observent que les abeilles domestiques et plus marginalement les bourdons sont les consommateurs principaux ayant un impact sur les autres pollinisateurs via la concurrence pour les ressources florales. Leur recommandation s'élève à **3,5 colonies/km<sup>2</sup>**. Enfin, Goras et al., 2016 n'ont pas relevé de compétition en deçà de **8 colonies/km<sup>2</sup>** en Grèce dans une garrigue à *Cistus creticus*.

Définir une densité de ruches pour concilier pratiques apicoles et préservation des pollinisateurs devient un enjeu majeur. Pour autant, il est inenvisageable que ce seuil soit universel puisque la quantité de ressources disponibles ainsi que l'abondance et la richesse des espèces de pollinisateurs sont très hétérogènes entre différents habitats. En réponse à ces interrogations, certains pays ont choisi d'encadrer la pratique de l'apiculture sur leur territoire. En Australie, dans les aires protégées de la région du Queensland, les réserves ont défini des emplacements pour installer les colonies. En outremer, le Parc national de la Guadeloupe a totalement interdit l'apiculture en cœur de Parc pour éviter notamment la perturbation des abeilles mélipones. En Belgique, au sein des réserves wallonnes, le Conseil Supérieur Wallon de la Conservation de la Nature (CSWCN) a émis un avis en juin 2016 où il déclare être « fermement opposé à l'installation de ruches dans et à proximité des réserves naturelles », du fait de la concurrence possible, des risques sanitaires et de la taille restreinte des réserves.

## 6. Les aires protégées et le Parc national des Calanques

### a. Les espaces protégés en France métropolitaine

La France, par sa position géographique, est composée de 4 régions biogéographiques différentes (atlantique, méditerranéenne, montagnarde et continentale) ce qui lui permet d'abriter une large diversité d'espèces et d'écosystèmes. La première intervention de l'État pour préserver les paysages intervient avec les lois de 1906 et 1930 sur la protection des monuments naturels et des sites. Après les deux guerres mondiales, le développement d'outils réglementaires a permis de définir ce que sont les réserves naturelles (1957), les parcs nationaux (1960), les parcs naturels régionaux (1967) et a également créé le Conservatoire du Littoral (1975), tous intégrés dans la loi du 10 juillet 1976. Par la suite, le pays suit une politique de protection de la biodiversité à grande échelle avec le développement du réseau européen Natura 2000 à la suite de la Convention de Rio de 1992. Un des objectifs du Grenelle de l'Environnement est d'atteindre une forte protection de la biodiversité sur 2% du territoire terrestre métropolitain.

### b. Enjeux et échelles de protections des espaces protégés

Les cinq principaux enjeux liés à la protection de la biodiversité dans les espaces protégés et listés dans le rapport de l'UICN « Les Espaces Naturels protégés en France », 2013 sont :

- Renforcer les outils de connaissances du patrimoine naturel
- Étendre la couverture du réseau d'aires protégées en veillant à la représentativité écologique
- Améliorer l'efficacité de la gestion des aires protégées
- Intégrer les aires protégées dans les politiques d'aménagement du territoire
- Favoriser l'implication des acteurs locaux.

Sur le territoire français, la création d'une aire protégée peut relever d'autorités administratives à différentes échelles : internationales, européennes, nationales, régionales, départementales ou communales. Sur le territoire terrestre métropolitain (Figure 20), la France bénéficie de :

- Deux biens naturels ou mixtes du Patrimoine mondial de l'UNESCO (Golfe de Porto en Corse et Pyrénées – Mont Perdu situé à la frontière avec l'Espagne).
- 12 réserves de biosphères (Réserves de Biosphères de Camargue, de la Vallée du Fango, des Cévennes, des îles et de la mer d'Iroise, du Mont Ventoux, du Luberon-Lure, de Fontainebleau et du Gâtinais, des Vosges du Nord-Pfälzerwald, du bassin de la Dordogne, du Mont Viso, du Marais audomarois, des gorges du Gardon)
- 8 parcs nationaux (la Vanoise, Port-Cros, les Pyrénées, les Cévennes, les Écrins, le Mercantour, les Calanques et le parc national de forêts)
- 149 Réserves Naturelles Nationales (RNN), 175 Réserves Naturelles Régionales (RNR) et 7 Réserves Naturelles de Corse (RNC)
- 25 Conservatoires d'Espaces Naturels
- 52 Parcs Naturels Régionaux
- et environ 200 réserves biologiques, 7000 sites classés, 3000 espaces naturels sensibles et 700 arrêtés de protection biotope (y compris en outremer).



Figure 20 : Carte des différents espaces et sites protégés en France. Extraite du rapport de l'UICN.

Pour protéger le patrimoine naturel, culturel et paysager au sein de chaque espace protégé, des outils réglementaires définissent les usages au sein de ces territoires. L'objectif principal est de concilier les pratiques et usages anthropiques avec la préservation des espèces et des populations.

L'apiculture, relative aux activités agricoles et pastorales fait partie des usages

autorisés au sein des espaces protégés. Cependant, suite aux différents travaux faisant état d'une compétition pour les ressources florales entre abeille domestique et pollinisateurs sauvages (Geslin et al., 2017; Mallinger, Gaines-Day & Gratton, 2017) et l'engouement récent envers l'apiculture, les gestionnaires d'espaces naturels s'interrogent à propos des conséquences de l'installation de colonies sur leur territoire.

Ainsi, une réflexion sur la question de la concurrence pour l'accès aux ressources entre pollinisateurs sauvages et abeilles domestiques a commencé à émerger en France et des études comme celle réalisée par M. Henry et G. Rodet sur la côte bleue ont débuté en 2016. Le Parc national des Calanques a décidé d'intégrer la problématique de concurrence entre abeille domestique et abeilles sauvages dans ses démarches prioritaires afin de concilier la pratique de l'apiculture en aire protégée et la préservation des abeilles sauvages. Ce questionnement se retrouve à l'échelle de la stratégie scientifique 2015-2025 de l'ensemble des parcs nationaux et plus largement fait l'objet de l'action n°6 « Soutenir et développer des études scientifiques sur les insectes pollinisateurs sauvages », et n°20, « Intégrer la préservation des pollinisateurs sauvages dans la gestion des espaces naturels protégés, des domaines de l'état et des collectivités territoriales » du Plan National d'Action « France, Terre de pollinisateurs ».

### c. Le Parc national des Calanques au sein du bassin méditerranéen

Le Parc national des Calanques, créé en 2012, se situe au sein du bassin méditerranéen à proximité directe de la métropole d'Aix-Marseille. Par sa localisation au sein d'un point chaud de biodiversité (**Encadré n°3 « Les points chauds de biodiversité »**), c'est un territoire qui subit de multiples pressions anthropiques comme l'urbanisation, l'industrialisation ou encore la surfréquentation humaine.

## ENCADRÉ N°3

## LES POINTS CHAUDS DE BIODIVERSITÉ

La notion de « points chauds de biodiversité » a émergé en 1988 grâce à une équipe de scientifiques britanniques dirigée par Norman Myers, spécialiste des rapports entre écologie et économie. Cette notion, importante pour les politiques de conservation, repose sur l'établissement de zones concentrant à la fois une forte biodiversité et un nombre important d'espèce endémique. Un point chaud de biodiversité est défini comme une région comportant au moins 1 500 espèces végétales endémiques, et dont plus de 70% de l'habitat d'origine a disparu. Il existe 34 points chauds de biodiversité à l'échelle mondiale dont 5 se trouvent au moins en partie sur le territoire français : le bassin méditerranéen, Madagascar et les îles de l'océan Indien, la Nouvelle-Calédonie, la Polynésie-Micronésie et les îles Caraïbes (Figure 20, Myers et al., 2000).

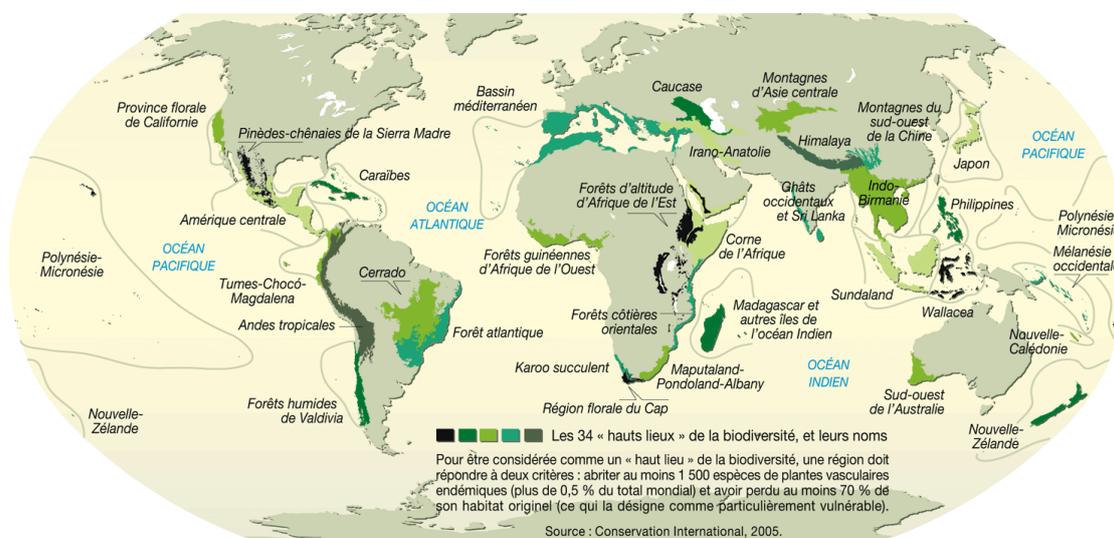


Figure 21 : Les 34 points chauds de la biodiversité. Extraite de Conservation International, 2005.

À la fois terrestre, marin et périurbain, le Parc national des Calanques est le premier Parc national métropolitain d'Europe. Son cœur terrestre couvre 8 500 hectares sur les 3 communes de Marseille, Cassis et La Ciotat. Ce territoire bénéficie d'une protection renforcée soumise à une réglementation particulière. Autour, permettant d'encadrer certaines pratiques de gestion et le cœur de Parc, l'aire d'adhésion recouvre près de 2 600 hectares et s'étend sur les communes de Marseille, Cassis et La Penne-sur-Huveaune. Le Parc national des Calanques possède un cœur marin très développé couvrant 90% de la superficie du cœur total soit 43 500 hectares de cœur marin et 97 800 hectares d'aire maritime adjacente (Figure 22).



## Topographie

Le Parc national des Calanques abrite 4 zones topologiques différentes (Figure 23). Au nord de la route de la Gineste (D559), le territoire est composé de formations dolomitiques locales et de calcaires urgoniens. Au sud de la route de la Gineste (D559), le massif des calanques s'étend de Marseille à Cassis et est composé de deux sous-ensembles : le massif de Marseilleveyre culminant à 433m et le massif du Mont Puget culminant à 563m. À l'Est du Parc national, les falaises Soubeyranes comptent parmi les plus hautes falaises d'Europe culminant à 394m d'altitude au-dessus de la mer. Elles sont composées de calcaires durs, de grès roux et de poudingues. A l'extrême sud de ces falaises se trouve le Bec de l'Aigle (155m) uniquement constitué de poudingue (conglomérat siliceux) (Pires & Pavon, 2018).

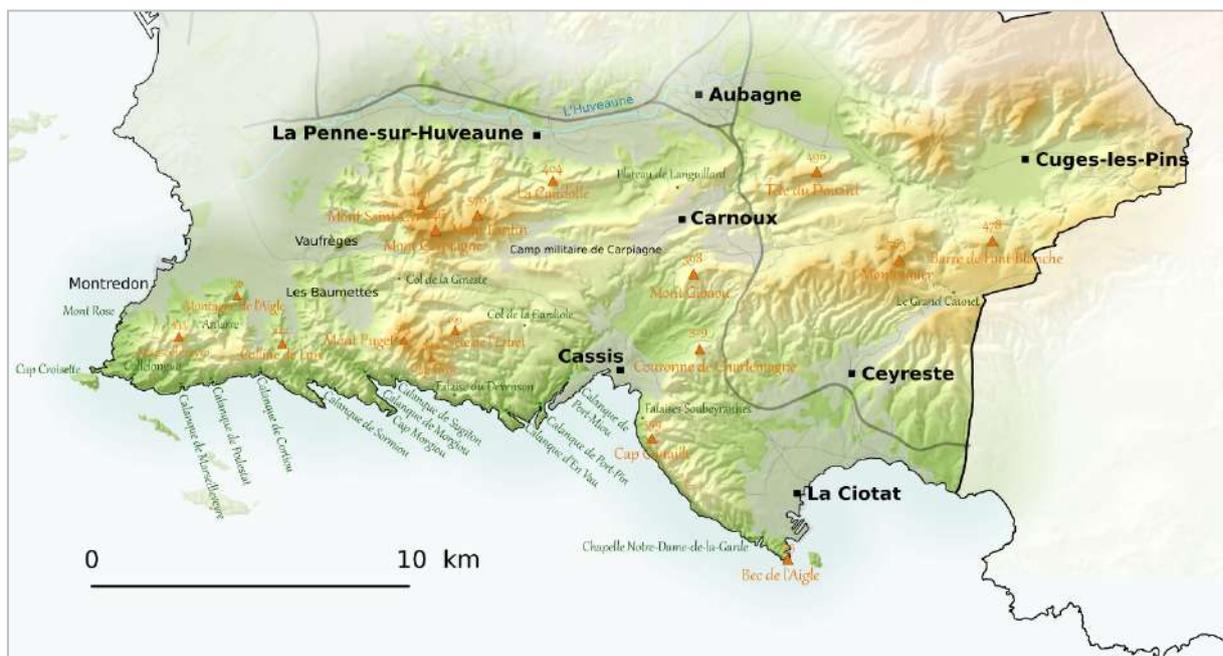


Figure 23 : Carte du massif des Calanques. Extraite de *La flore remarquable des Bouches du Rhône* 2018, Pires M. & Pavon D., Biotope Editions, page 162.

## Géologie

Les Calanques sont composées de plusieurs types de substrats correspondant à différents types de phénomènes géologiques. La partie entre Marseille et Cassis correspond à des calcaires urgoniens datant de l'ère secondaire. Ces roches ont été formées par l'accumulation de particules minérales et organiques sous les mers du Jurassique et du Crétacé. Elles ont ensuite été modelées par des mouvements tectoniques. Leurs creusements résultent de l'existence d'une fracturation préexistante, l'action des eaux souterraines et des

variations du niveau de la mer (Figure 24). Les calcaires dolomitiques, d'âge équivalent aux calcaires urgoniens comportent une quantité importante de carbonate et de magnésium formant des poches sableuses avec l'action des eaux de pluie. Le Cap Canaille composé des falaises Soubeyranes, est constitué de grès roux formé au Crétacé. Enfin, le massif du bec de l'Aigle est composé de poudingues ou de conglomérats siliceux datant du Crétacé (Augier, 2013; Pires & Pavon, 2018).

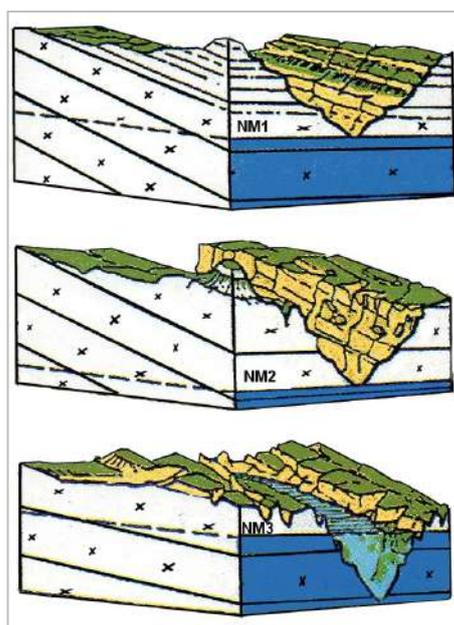


Figure 24 : Formation des Calanques (NM = Niveau de la Mer). A. Géologie datant de la dernière grande glaciation (-80 000 ans), l'érosion est modérée et forme les vallées. B. Vers -15 000 ans, l'érosion devient plus forte, la période de glaciation induit une forte diminution du niveau de la mer. C. Actuellement, le réchauffement a provoqué le rehaussement du niveau de la mer, noyant les vallées étroites (Calanques). Extraite d'une table d'observation.

## Climat

Les Calanques sont soumises au climat méditerranéen, caractérisé par une forte aridité. L'humidité est principalement apportée par les entrées maritimes et les pluies d'automne et d'hiver. Pendant la période estivale, les risques d'incendie sont accrus et les départs de feux d'origine anthropique peuvent s'avérer fréquents. En septembre 2016, près de 350 ha ont été ravagés par les flammes sur le territoire du Parc national des Calanques nous conduisant à exclure cette zone pour l'emplacement de nos sites.

Les deux années durant lesquelles les observations ont été conduites sont très contrastées au regard de la quantité des précipitations. Pour replacer ces années dans un contexte météorologique plus large, les données de cumuls de précipitations ont été extraites de la station météorologique de Météo-France de Marignane sur la période de 1981

à 2010. Pour les années plus récentes, les données ont été extraites à partir de 2 stations météorologiques proches du Parc national des Calanques appartenant à des particuliers et faisant partie du réseau Info-Climat. Ces deux stations se situent à Saména – 13008 Marseille et à Carnoux-en-Provence. L'année 2017 correspond à une année sèche avec un cumul de précipitation total sur l'année de 282.6 mm à Saména et 306.6 mm à Carnoux-en-Provence, tandis que l'année 2018 correspond à une année humide avec près de 816.6 mm à Saména et 846 mm à Carnoux-en-Provence (Tableau 1; [Données Météo-France 1981-2010](#) ; [Station météorologique de Saména - Marseille](#) et [Carnoux-en-Provence](#)).

Tableau 1 : Cumuls mensuels des précipitations des stations de Marignane pour la période de 1981 et 2010 puis des stations de Carnoux-en-Provence (2011 à 2018) et Saména (2015 à 2018).

Précipitations	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre	Total
<b>Moyennes 1981-2010</b>	48.0	31.4	30.4	54.0	41.1	24.5	9.2	31.0	77.1	67.2	55.7	45.8	515.4
<b>2011 - Carnoux</b>	32.6	29.4	87.0	31.0	3.0	41.0	30.6	11.4	7.0	104.2	170.8	42.2	590.2
<b>2012 - Carnoux</b>	20.8	4.6	13.0	74.4	166.8	4.8	10.2	11.4	50.4	156.2	161.8	32.2	706.6
<b>2013 - Carnoux</b>	68.4	15.8	98.6	75.0	85.4	4.8	29.8	2.0	24.6	74.8	69.6	134.4	683.2
<b>2014 - Carnoux</b>	185.6	145.4	41.4	8.6	19.8	16.8	1.4	75.0	70.8	21.2	233.4	78.6	898.0
<b>2015 - Carnoux</b>	90.8	51.2	41.0	43.2	0.8	49.2	NA	5.2	50.4	75.8	38.4	15.2	461.2
<b>2015 - Saména</b>	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.2	7.0	57.6	19.0	30.4	4.6	NA
<b>2016 - Carnoux</b>	15.0	85.6	22.4	18.8	47.2	2.2	29.8	12.8	29.4	85.0	108.2	15.0	471.4
<b>2016 - Saména</b>	15.0	64.2	25.0	15.6	29.0	2.8	3.6	3.6	24.8	50.8	80.4	10.4	325.2
<b>2017 - Carnoux</b>	30.0	25.2	63.0	54.6	17.8	2.4	1.0	2.2	32.8	1.8	30.6	45.2	306.6
<b>2017 - Saména</b>	17.6	19.8	99.6	57.2	11.6	1.6	0.6	2.2	13.6	2.2	29.4	27.2	282.6
<b>2018 - Carnoux</b>	55.2	31.2	61.4	108.2	81.6	29.6	22.0	35.6	2.4	253.0	134.4	32.0	846.6
<b>2018 - Saména</b>	57.8	39.2	70.0	87.6	57.0	16.4	53.6	48.6	1.0	229.2	136.4	19.8	816.6
<b>2019 - Carnoux</b>	11.8	13.2	0.4	95.8	10.2	3.8	4.2	1.2	56.5	145.8	214.8	72.6	630.4
<b>2019 - Saména</b>	14.4	20.0	0.2	78.8	8.8	2.4	2.8	0.6	57.2	132.8	135.0	45.6	498.6
<b>Moyenne 2011-2019</b>	47.3	41.9	47.9	57.6	41.4	13.7	14.6	15.6	34.2	96.5	110.5	42.7	555.9

### *Habitats et végétations remarquables*

Du fait de sa géologie particulière, des différents degrés d'usages du territoire passés et présents, et de la proximité littorale, le Parc national des Calanques abrite une richesse spécifique végétale importante avec près de 1936 espèces, sous-espèces et variétés.

Une quinzaine d'habitats remarquables sont présents au sein de ce territoire : les rochers et falaises littorales, les phryganes littorales, les sablières internes, les garrigues littorales primaires, les pieds de falaises sablonneux, les formations à genévriers, les rocailles et éboulis calcaires, les garrigues et pinèdes, les pelouses sèches et rocailles dolomitiques, les pelouses steppiques, les falaises exposées au sud, les crêtes et sommets, les falaises ombragées, les ubacs et fonds de vallons ombragés, les terrasses de cultures.

De par la typicité de ces habitats, 83 espèces végétales sont protégées nationalement ou régionalement ou encore inscrites sur la liste des espèces menacées.

#### d. Apiculture et suivi du nombre de colonies

A la création du Parc national des Calanques, les activités apicoles régulières et déjà présentes sur le territoire ont été régularisées et acceptées au sein du Coeur terrestre au travers de l'Article 12 et du décret n°2012-507 du 18 avril 2012. Dans la Charte du Parc national des Calanques, on retrouve le **MARCoeur 21** qui définit que « *Les activités agricoles et pastorales sont conduites dans le respect des principes suivant :*

*1°la garantie de la pérennité de la ressource ;*

*2°la réduction des impacts*

*3°la prévention ou réduction des risques sanitaires pour la faune sauvage. »*

En mai 2014, la liste des établissements apicoles en cœur de parc a été établie avec 13 apiculteurs autorisés à mener leurs activités et dont les colonies étaient déjà installées (au moins 230 colonies installées). Cette liste a progressivement été mise à jour depuis 2016. Un nouvel acte reconnaissant actualisé a donc été publié début 2019 autorisant 8 apiculteurs supplémentaires sur le cœur de Parc et précisant le nombre de ruches autorisées par rucher et leur localisation. Ainsi, en 2019, il y a au total 19 apiculteurs qui bénéficient d'une autorisation d'exercer en cœur de Parc. Les ruchers répertoriés dans le cœur terrestre comptent au total 615 ruches autorisées. Cependant, tous les apiculteurs ne mettant pas leur ruche au même moment, le nombre de ruches observé même au plus fort de l'année est moindre avec environ 450 ruches installées.



## PROBLÉMATIQUES ET OBJECTIFS

Dans ce contexte, mes travaux de thèse consistent à **étudier les communautés d'abeilles sauvages dans les habitats protégés méditerranéens, leur diversité, leurs interactions et leur co-occurrence avec l'abeille domestique**. Ces travaux s'appuient sur des suivis de la faune pollinisatrice et des ressources nectarifères et pollinifères réalisés lors des **printemps 2017 et 2018** au sein d'une garrigue méditerranéenne. L'objectif est de produire des préconisations afin de concilier les pratiques apicoles et la préservation des abeilles sauvages au sein du Parc national des Calanques.

Au regard de l'absence de données sur les pollinisateurs au sein de ce territoire protégé, nous nous sommes tout d'abord demandé **(i) Quelle est la faune pollinisatrice au sein du Parc national des Calanques ? (Chapitre I)**. A la suite de plusieurs inventaires que j'ai réalisés depuis 2016, ce **premier chapitre** compile donc toutes les données acquises sur le territoire du Parc national des Calanques sur une période de 10 ans afin de lister les espèces d'abeilles sauvages, syrphes et bombyles présents. Les traits morphologiques et écologiques de ces espèces ont également été étudiés. Enfin, en capturant ces espèces sur des plantes fleuries, nous avons pu établir un réseau d'interaction qualitatif, nous renseignant sur les espèces centrales et généralistes d'une part et sur les espèces spécialistes d'autre part.

Par la suite, nous avons cherché à comprendre **(ii) Quels sont les facteurs paysagers influençant la richesse et l'abondance des communautés d'abeilles sauvages ? (Chapitre II)**. La quantité de ressources florales et la présence de sites de nidification sont deux paramètres essentiels à l'établissement des populations abeilles. Ces besoins sont dépendant de la taille corporelle des espèces (Greenleaf et al., 2007; Zurbuchen et al., 2010). Cependant, les facteurs influençant la composition des communautés d'abeilles sauvages sont encore peu connus d'autant plus dans les aires protégées méditerranéennes. Sur la base des captures effectuées au filet sur deux années de terrain en 2017 et 2018, nous avons exploré les questions suivantes : les assemblages d'abeilles sauvages grandes (taille du corps >1.1cm) et petites (taille du corps <1.1cm) sont-ils structurés par a) la composition du paysage (forêt

méditerranéenne ; roche ; végétation basse et zone anthropique), b) la composition de la communauté végétale locale et/ou c) la densité de colonies d'abeilles domestiques ?

Plusieurs articles ont fait état d'une compétition en garrigue méditerranéenne pour l'accès aux ressources entre les abeilles sauvages et l'abeille domestique (Shavit, Dafni & Ne'eman, 2009; Torné-Noguera et al., 2016; Henry & Rodet, 2018). Or, au sein du Parc national des Calanques, l'activité apicole est autorisée et des pratiques de transhumance ont lieu chaque année commençant à l'automne ou à la fin de l'hiver jusqu'au début de l'été pour suivre les miellées de bruyère (*Erica multiflora*) et de plantes de garrigue (*Rosmarinus officinalis*, *Thymus vulgaris*). En étudiant la fréquences de visites des abeilles, nous nous sommes demandé (iii) **Quelle était la variation d'intensité de compétition pour les ressources florales entre l'abeille domestique et les abeilles sauvages au cours de la saison et par quels mécanismes fins se traduisait-elle ? (Chapitre III)**. Le troisième chapitre explore donc l'existence d'une compétition entre l'abeille domestique et les abeilles sauvages. Nous avons plus particulièrement cherché à comprendre si la présence de l'abeille domestique influençait le régime alimentaire des abeilles sauvages.

Enfin, l'existence et l'influence de cette compétition nous a conduit à nous interroger sur (iv) **quelle est la quantité de ressources disponibles au sein du Parc national des Calanques au regard du nombre de colonies d'abeilles domestiques installées par les apiculteurs ? (Chapitre IV)**. L'objectif du quatrième chapitre est d'estimer la capacité du milieu de garrigue méditerranéenne à supporter un certain nombre de colonies d'abeilles domestiques. Avec les prélèvements de nectar et de pollen réalisés sur les espèces dominantes de la garrigue méditerranéenne (**romarin**, *Rosmarinus officinalis* ; **thym**, *Thymus vulgaris* et **ciste blanc**, *Cistus albidus*), une première estimation de la quantité de ressource disponible sur le territoire du Parc national des Calanques pour les abeilles a été réalisée. Cette dernière problématique émergente est essentielle pour déterminer des seuils de densités de ruches, et fournir des outils novateurs aux gestionnaires d'espaces protégés pour préserver la maintien des populations de pollinisateurs sauvages au sein de leurs aires protégées.





## CHAPITRE I – Diversité des pollinisateurs et leurs interactions avec la flore locale : 10 ans d'échantillonnage dans des habitats méditerranéens.

Dans un contexte de déclin mondial de la faune pollinisatrice, nous connaissons peu de choses sur le statut de protection et l'écologie de nombreuses espèces. Ce manque de connaissances est particulièrement important pour les aires protégées méditerranéennes qui abritent diverses communautés de pollinisateurs. La liste rouge européenne des abeilles estime pourtant qu'environ 730 espèces pourraient se trouver sur le pourtour méditerranéen français (Nieto et al., 2014). Or, les aires protégées sont soumises à des pressions anthropiques diverses et importantes : fragmentation des habitats, urbanisation croissante, pollution urbaine ou due aux activités industrielles passées, pastoralisme, changement climatique et départs de feu accidentels ou intentionnels. Le Parc national des Calanques, situé près de Marseille est dominé par des habitats méditerranéens à végétation basse, tels que la phrygane et la garrigue.

Peu d'inventaires ont été réalisés jusqu'en 2016, recensant seulement une trentaine d'espèces sur photographies prises sur l'archipel du Frioul en 2012 et lors d'inventaires ponctuels initiés par plusieurs experts. En mai 2016, une formation à destination de doctorants et post-doctorants, d'une durée de 3 jours, a permis de déterminer près de 103 espèces (Geslin et al., 2018). Des captures au filet en 2017 et 2018 et des captures par coupelles en 2018 ont été effectuées pour pallier le manque de connaissances et recenser la faune pollinisatrice au sein du Parc national. Les mêmes années, d'autres projets d'études sur les pollinisateurs ont également été conduits sur le littoral et à proximité de zones incendiées (Schurr et al., 2019). Dans le but de faire un état des connaissances sur cette faune pollinisatrice, nous avons regroupé tous les inventaires ponctuels et saisonniers réalisés au sein du Parc national des Calanques sur une période de dix ans. Grâce à 10 campagnes d'études, nous avons répertorié le nombre d'espèces d'abeilles, de syrphes et de bombyles ainsi que leurs interactions avec la flore locale (**Partie 1**). Au total, 2770 spécimens ont été capturés pendant ces inventaires correspondant à 250 espèces de pollinisateurs, dont 192 abeilles, 38 syrphes et 20 bombyles. Selon la liste rouge européenne de l'UICN, sept espèces d'abeilles sont menacées dont six sont quasi-menacées et une en voie de disparition. Parmi les espèces d'abeilles, 47,9% sont des espèces nicheuses souterraines et 54,7% sont des espèces généralistes. Pour la première fois en France, la présence de *Nomada rubricoxa* a été détectée ce qui permet d'ajouter une espèce à la faune d'abeille nationale. Des spécimens d'une nouvelle espèce de syrphes, du genre *Pelecocera*, ont également été capturés et font l'objet d'une description en cours de préparation (**Partie 2**).

L'analyse du réseau de pollinisation a permis d'observer que les pollinisateurs généralistes et spécialistes ne partagent pas les mêmes ressources florales. Les Cistacées semblent être un nœud central dans le réseau plante-pollinisateur, interagissant avec 52 espèces différentes de pollinisateurs, ce qui montre l'importance des fleurs généralistes butinées par les pollinisateurs à langue courte et à langue longue dans les habitats méditerranéens. L'abeille domestique est l'espèce pollinisatrice qui visite la plus grande diversité de plantes dans le réseau d'interactions (14 liens). En complément de l'inventaire réalisé et pour accompagner le Parc national des Calanques dans l'édition d'un critère facultatif de la Marque « Esprit Parc », nous avons évalué la diversité génétique des abeilles domestiques présentes sur le territoire (**Partie 3**).

Le recensement d'espèces de pollinisateurs et leurs caractéristiques écologiques contribuent à renforcer les informations disponibles pour améliorer la prise en compte des pollinisateurs dans les mesures de conservation ainsi que de préciser les statuts de conservation déterminés par la Liste Rouge de l'UICN européenne. Cela pourra également contribuer à l'édition des listes rouges nationale et régionale.



Prospections terrains dans les Calanques © M. Berenger



*Pelecocera* sp. © G. Nève

## **Partie 1 - Pollinator specific richness and their interactions with local plant species: ten years of sampling in Mediterranean habitats.**

*Published in Environmental Entomology*

<http://doi.org/10.1093/ee/nvaa061>

Lise Ropars<sup>1</sup>, Laurence Affre<sup>1</sup>, Matthieu Aubert<sup>2</sup>, Catherine Fernandez<sup>1</sup>, Floriane Flacher<sup>1</sup>, David Genoud<sup>2</sup>, Frédéric Guiter<sup>1</sup>, Coline Jaworski<sup>1,3</sup>, Xavier Lair<sup>4</sup>, Clémentine Mutillod<sup>1</sup>, Gabriel Nève<sup>1</sup>, Lucie Schurr<sup>1</sup> and Benoît Geslin<sup>1</sup>

<sup>1</sup> IMBE, Aix Marseille Univ, Avignon Université, CNRS, IRD, Marseille, France.

<sup>2</sup> Observatoire des Abeilles, 68 rue du Onze Novembre, 59148 Flines-lez-Raches, France.

<sup>3</sup> Department of Zoology, University of Oxford, Oxford, UK.

<sup>4</sup> 3 Quartier du Pujol, 66730 Sournia, France.

### Abstract

In the context of global pollinator decline, little is known about the protection status and ecology of many species. This lack of knowledge is particularly important for Mediterranean protected areas that harbour diverse pollinator communities and are subject to considerable anthropogenic pressures. Calanques National Park (85 km<sup>2</sup>), which is located near Marseille (France), is dominated by Mediterranean low-vegetation habitats, such as phrygana and scrublands. These habitats offer favourable conditions for pollinator species due to the important amount of floral resources. Within a ten-year period, we recorded bee, hover fly, and bee fly species and their interactions with the local flora through 10 field campaigns. We caught 250 pollinator species, including 192 bees, 38 hover flies and 20 bee flies, for a total of 2,770 specimens. We recorded seven threatened bees (six near threatened and one endangered). Among the bee species, 47.9% were below-ground nesting species, and 54.7% were generalist species. Analysis of the pollination network showed that generalist and specialist pollinators do not share the same floral resources. The Cistaceae plant family acted as a central node in the plant-pollinator network, interacting with 52 different pollinator species, which shows the importance of large open flowers that could be easily visited by both short and long-tongued pollinators in Mediterranean habitats. The occurrence of pollinator species and their ecological traits should strongly contribute to reinforcing the available information to provide or ameliorate the conservation statuses determined by IUCN Red List.

## Introduction

Insect pollinators are essential for the reproduction of wild plants and crops (Ollerton, Winfree & Tarrant, 2011). In Europe, the species richness of insect pollinators increases along a north-south gradient, with a maximum reached around the Mediterranean basin (Nieto et al., 2014). The Mediterranean basin is considered a biodiversity hotspot (Medail & Quezel, 1997) and hosts a large diversity of plant species, which can benefit a wide richness of pollinator species (Dafni & O'Toole, 1994). This hotspot, however, suffers from many types of anthropogenic pressure, such as land use change (fragmentation, increasing urbanization), pollution (nearby cities, past industrial activity), agricultural practices (grazing), climate change (Giorgi & Lionello, 2008) and intentional or accidental wildfires (Petanidou & Ellis, 1997). To address the conservation of species within Mediterranean ecosystems, large areas have been included in protected national parks. However, there are still knowledge gaps related to the pollinating fauna in Mediterranean protected ecosystems. As an example, the IUCN European Red List of bees indicates that, for at least 38% of the wild bee species of French Mediterranean ecosystems, there is not enough data to state their conservation status (Nieto et al., 2014; Rasmont et al., 2017). Considering the current biodiversity loss and the crucial importance of pollinators in the functioning of ecosystems, it is urgent to develop a better understanding of the community composition of pollinating fauna in addition to their distributions, ecological traits and interactions with plant species.

In European and Mediterranean ecosystems, bees and flies are the most dominant pollinators responsible for the reproduction of many flowering plants (Ollerton, 2017). Bees are key pollinators because they rely on nectar and pollen at both adult and larval stages. Each bee family is characterized by specific functional traits related to the way they collect pollen and nectar, such as their tongue length and specific pollen collection structures (e.g., pollen baskets on honey bees and bumble bee species, flocculus on *Andrena* species, and abdominal scopa on Megachilidae). In France, the INPN national taxonomic database referenced 962 wild bee species in 2019 (Gargominy et al., 2019). The IUCN European Red List estimated the occurrence of approximately 720 species in southern France, most of which are endemic to the Mediterranean basin (Nieto et al., 2014). Furthermore, as well as harbouring a large diversity of plants, Mediterranean habitats offer many nesting resources for wild bee species due to the dry climate, which limits vegetation cover and thus results in more available bare soil (Nielsen et al., 2011). Consequently, the composition of wild bee species and their ecology and interactions with the local floral might be very specific but are still poorly known.

Regarding non-bee species such as hover flies, the 540 known species in the French territory also strongly contribute to pollination (Rader et al., 2016). Hover flies are considered bio-indicators of natural habitats because of their various ecological niches, mainly during their larval stage, role as pollinators, and sensitivity to pesticides and landscape composition (Sommaggio, 1999). As larvae, hover fly species have various diets, including saprophagous,

insectivorous, phytophagous or mycophagous diets, and may then occupy many ecological niches. As adults, most hover fly species seek floral resources (pollen and nectar). Among non-bee species, bee flies also contribute to pollination services. Their larvae parasitize the brood of wild hymenopteran species (Merritt, Courtney & Keiper, 2009), whereas adults collect and feed on nectar and pollen. According to the INPN national taxonomic database, 150 bee fly species have been recorded in France (Gargominy et al., 2019), but only two recent works on their distribution or ecology have been published (Zaitzev, 2007, 2008).

Generalist species are of particular importance as they occupy a central position in plant pollinator networks. They are usually considered as key species because they have an important role to support the coexistence of both plants and pollinators (Pocock, Johnson & Wasiuk, 2011; Bartomeus, 2013). Indeed, considering their floral diet, some pollinator species are generalists and collect floral resources from a wide range of plant species, whereas specialist pollinator species rely on few plant species. The arrangement, diversity and strength of links between plant and pollinator species are indicators of the stability of pollination networks and may be linked with the sustainability of ecosystems (Memmott, Waser & Price, 2004). In plant-pollinator networks, generalist plant and pollinator species could contribute to increasing the stability of the network, especially by multiplying the number of links with the other levels, including specialist plant species (Martín González, Dalsgaard & Olesen, 2010). In contrast, pollinator species that forage on only one plant species and plant species visited by only one pollinator species are the most vulnerable (Weiner et al., 2014). Each change in these interactions could affect the structure of the whole network and therefore plant and pollinator populations. However, in Mediterranean ecosystems, despite that few plant-pollinator networks have been described, these generalist species are poorly known.

In this study, we intend to improve the knowledge on pollinator communities by focusing on bee, hover fly and bee fly species and their relationships with plant species in Mediterranean low-vegetation habitats. Through a ten-year sampling effort (from 2009 to 2018) in a protected area (Calanques National Park), we explored the following questions: (i) What is the species richness of bees, hover flies and bee flies in low-vegetation Mediterranean habitats and what is their protection status? (ii) What are the dominant ecological and functional traits of these pollinating species? (iii) What floral resources are included in their diets, and what is structure of the whole pollination network?

## Methods

### ***Study site and pollinator surveys***

All observations and captures were conducted in Calanques National Park (near Marseille, France – 43°13'N, 5°28'E). This area is characterized by typical Mediterranean low-vegetation habitats (western Mediterranean phrygana, *Astragalo-Plantaginetum subulatae*, and

shrubland) and by Mediterranean forests and rocky habitats. The western Mediterranean phrygana corresponds to the sclerophyll cushion associations typical of Mediterranean coastal areas (Molinier, 1934). This protected biodiversity hotspot of 85 km<sup>2</sup> hosts more than 900 plant species (Pires & Pavon, 2018), and the dominant entomophilous species are *Rosmarinus officinalis*, *Cistus albidus* and *Thymus vulgaris* in shrubland (Flo et al., 2018). The Mediterranean climate is characterized by hot and dry summers, rainy autumns and mild winters. The main flowering season stretches from February to June.

Over a period of ten years (2009-2018), ten sampling campaigns were carried out within this protected area (Table 1). These sampling campaigns were all conducted when meteorological conditions were favourable for pollinator activity (i.e., only on sunny days with wind < 20 km/h and temperature > 15°C). Pollinators were caught either through entomological nets or pan traps or both (Table 1). The net collection of insects consisted of catching insects in densely flowered patches for 5 to 10 minutes and repeating the action at least two times for each sampling site (Fig. 1). The pan trap collection was carried out by laying three coloured pan traps for a 24 h period following the method of Westphal et al. (2008). Plastic bowls of 500 mL were painted with blue, white, or yellow paint that reflected UV light to mimic flowers and passively attract flower visitors. Each pan trap was filled with soapy water and placed on the ground; the pans were placed one metre apart from each other in a triangle arrangement. Pan trap collection underestimates the occurrence of large pollinators because they are better able to escape the trap than smaller species. Net collection underestimates the presence of small pollinators due to the reduced ability of humans to detect them (Wilson, Griswold & Messinger, 2008; Popic, Davila & Wardle, 2013). These two methods are thus complementary and can be combined for a better estimation of pollinator diversity (Westphal et al., 2008). All ecological traits, such as nesting habits and lectism of wild bee species, are reported in Supplementary Table 1 according to the expertise of D. Genoud and M. Aubert (Carré, 2008; Lugassy, 2016; Genoud, 2017; Geslin et al., 2018; Ropars, Dajoz & Geslin, 2018).

The first four sampling campaigns were conducted by X. Lair and M. Aubert between 2009 and 2011. They consisted of one-time bee surveys (Samplings 1 to 4). In May 2016, a collective three-day sampling campaign was completed as part of a training course on wild bees (Sampling 5) (Geslin et al., 2018). Between 2017 and 2018 (Samplings 6 to 9), more intensive surveys were carried out every week for 2 to 5 months (Schurr et al., 2019; Ropars et al., 2020b). Finally, D. Genoud performed a one-time bee species survey in May 2018 (Sampling 10). The pan traps were only used in Sampling 9 in 2018 in addition to the net surveys. Details of each sampling campaign are provided in Table 1.

The total species richness was estimated with the Chao and jackknife methods and included all captures (Gotelli & Colwell, 2011). The Chao1 index estimates the potential maximum species number in an area based on the species that are observed only once or twice. The jackknife index is a resampling technique that decreases the estimator bias by deleting some

of the observations. We calculated these indexes using the function `ChaoSpecies()` within the `Spade-R` package in R version 3.6 software (Chao et al., 2016; R Core Team, 2019).

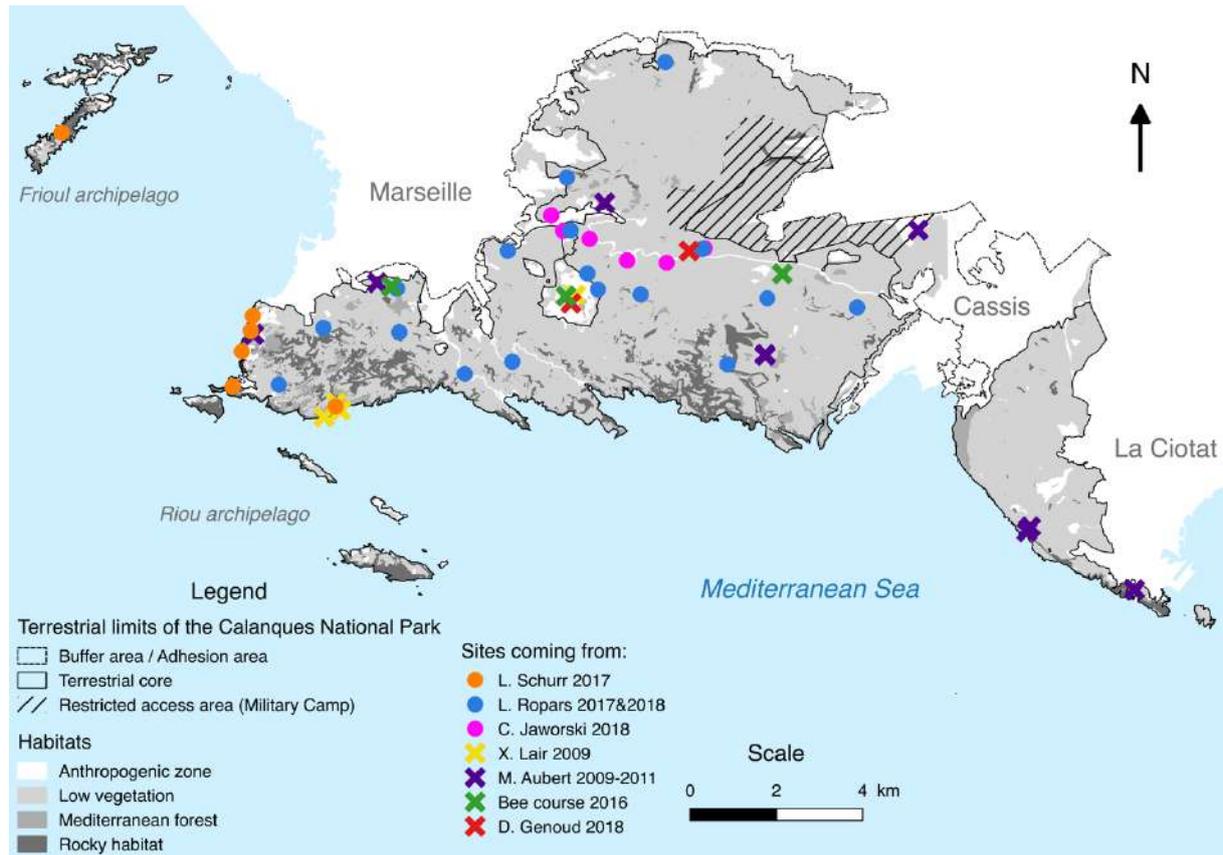


Fig. 1: Terrestrial limits and habitats of Calanques National Park. Crosses and dots correspond to each sampling plot. Crosses correspond to one-time inventories (only one session performed), whereas dots correspond to regular inventories (at least 2 sessions per year).

Table 1: Details of each sampling effort conducted from 2009 to 2018 within Calanques National Park

Sampling campaign	Taxa caught	Capture method	Number of capture sessions	Date	Number of sites	Collector	Pollen & <i>A. mellifera</i> analyses	Networks data
1	Bees & hoverflies	Net	One-time	April 2009	4	X. Lair		
2	Bees	Net	One-time	May & June 2009	3	M. Aubert		
3	Bees	Net	One-time	May & July 2010	2	M. Aubert		
4	Bees	Net	One-time	February & April 2011	3	M. Aubert		
5	Bees	Net	One-time	May 2016	3	Bee course attendants (Geslin et al., 2018)		
6	Bees & hoverflies	Net	Weekly	March-April 2017	6	L. Schurr		X
7	Bees, hoverflies & bee flies	Net	Weekly	February-June 2017	17	L. Ropars	X	X
8	Bees, hoverflies & bee flies	Net	Weekly	March-June 2018	6	C. Jaworski		X
9	Bees, hoverflies & bee flies	Net & Pan traps	Weekly	February-June 2018	17	L. Ropars	X	X
10	Bees	Net	One-time	May 2018	2	D. Genoud		

### ***Plant-pollinator interactions***

The plant-pollinator network was built using two successive methods: (i) direct observations and individual insect captures on plant species and (ii) reconstruction of the *a posteriori* network through an analysis of pollen grains carried by pollinator species. For part (i), we based our global qualitative plant-pollinator network on net samplings on plant species (Samplings 6 to 9 only). Collectors also conducted sessions in which they observed insect visits on plant species without catching them to assess the floral diet of pollinators. For part (ii), pollen grains carried by the sampled bees during Samplings 7 and 9 were collected on their pollen collecting structures. Pollen grains were then acetolysed following the protocol of Faegri and Iversen (1975) to reveal their ornamentation for identification. They were mixed with glycerol and mounted on slides to be identified to the family and, if possible, to the genus and species using a reference atlas (Reille, 1999). The pollen analysis was conclusive for only 72 bee individuals, and few links completed the whole pollination network which was not sufficient to compare both pollen and capture networks. The overall plant-pollinator interaction network for the bee, hover fly and bee fly species, including all the interactions from (i) and (ii), was built with the bipartite package (Dormann, Fruend & Gruber, 2009) available on the R software (R Core Team, 2019). For the remaining samplings, pollinators not linked with a plant species (e.g., caught by pan trap or while flying) were not considered.

Using the obtained network, we calculated its modularity, nestedness, number of compartments and connectance as main descriptors using the `computeModules()` and `networklevel()` functions from the bipartite package (Dormann, Fruend & Gruber, 2009; R Core Team, 2019). The modularity highlights the groups of species that interact preferentially together, and its value ranged between 0 (random links between species) and 1 (strong community structure) (Barber, 2007). Nestedness is indicated when a specialist species interacts with a subset of the species used by generalists species (Mariani et al., 2019). It is expressed as a percentage where the maximum value corresponds to a perfect nested structure. Finally, the connectance corresponds to the proportion of observed interactions relative to the maximum number of potential interactions in the network and ranges between 0 and 1 (Poisot & Gravel, 2014).

## **Results**

### ***Bee species diversity***

From 2009 to 2018, 192 bee species were caught in Calanques National Park via both net and pan trap collections. They belonged to six families and 38 genera. Megachilidae was the most species-rich family, followed by Apidae and Halictidae, with 53, 44 and 43 species, respectively. *Andrena* was the richest genus, with 33 species, whereas eight genera were represented by only one species (*Stelis*, *Protosmia*, *Pseudoanthidium*, *Coelioxys*, *Chelostoma*,

*Anthidiellum*, *Amegilla*, *Panurgus*; Supplementary Table 1). Using the jackknife 1 and 2 indexes, the total bee species richness was estimated to be between  $240.98 \pm 9.89$  and  $268.96 \pm 17.13$ . The observed richness thus represented 71.3% to 79.6% of the estimated bee richness (Table 2). The Chao1 method estimated the observed richness to be 76.8% of the potential maximum richness (Table 2). The most abundant species was *Apis mellifera* (276 individuals), followed by *Rhodanthidium septemdentatum*, *Rh. sticticum* (174 and 168 individuals, respectively) and *Lasioglossum transitorium* (113 individuals). Finally, 50 species (26%) were represented by only one individual (singletons).

**Table 2: Richness estimations of hover fly, bee fly and bee species**

Groups	Hoverflies and bee flies		Bees	
Variables	Values	95% Confidence interval	Values	95% Confidence interval
Abundance	219	-	2 551	-
Number of species	58	-	192	-
Chao1	86	[69 ; 134]	250	[220 ; 310]
Jackknife1	83	[72 ; 101]	241	[225 ; 264]
Jackknife2	97	[79; 129]	269	[242; 310]

### *Ecological traits of bees*

Regarding the ecological traits of nesting preferences, we identified 59 solitary bee species nesting above ground, 92 solitary bee species nesting below ground and 23 cleptoparasitic species, corresponding to 30.7%, 47.9% and 12.0% of the total bee species richness, respectively. We detected 4 social species (bumble bees and honey bees - 2.1%). Finally, the nesting preferences of 14 species remain unknown (7.3% - Supplementary Table 1). Regarding the floral diet of bee species, we found that 105 species (54.7%) foraged on a wide range of plant species (*i.e.*, generalist species, polylectic) and 51 species (26.5%) foraged on one plant family or one/few plant species (*i.e.*, specialist species, oligolectic). For the remaining 36 bee species (18.8%), the floral diet was not known (*e.g.*, for cleptoparasitic species). However, most generalist species showed a preference for one or a few plant families (Supplementary Table 1). For the 49 singletons, 14 bee species (28%) were specialists, and 9 bee species (18%) were cleptoparasitic (Supplementary Table 1).

An IUCN status was available for 178 species (excluding the species complexes and unidentified species). Among those, 47 species were classified as data deficient (DD – 26.4%), 124 species were least concerned (LC – 69.6%), six species were near threatened (NT – 3.4%;

*Andrena ovatula*, *Colletes albomaculatus*, *Dasypoda argentata*, *Halictus quadricinctus*, *Lasioglossum prasinum* and *L. pygmaeum*), and one species was considered endangered (EN – 0.6%; *L. soror* - Supplementary Table 1). Three oligolectic species were among the seven threatened bee species. *A. ovatula* and *C. albomaculatus* are specialists on Fabaceae, *D. argentata* is a specialist on Caprifoliaceae.

### ***Hover fly and bee fly species diversity***

From 2009 to 2018, 38 species of hover flies were caught in Calanques National Park. They belonged to 24 genera (Supplementary Table 2). The most abundant genera were *Paragus* (33 individuals), *Meliscaeva* (14 individuals) and *Sphaerophoria* (13 individuals), whereas 20 species (53%) were represented by only one individual (Supplementary Table 2). The bee flies were represented by 20 species, including five singletons (25%) (Supplementary Table 3). The estimation of total species richness of hover flies and bee flies was between 83 and 97 species using the jackknife 1 and 2 indexes, respectively. Consequently, the observed richness represented 59.8% to 69.9% of the estimated hover fly and bee fly richness (Table 2).

### ***Ecological traits of hover flies and bee flies***

Bee fly species correspond to parasitic species of Hymenoptera species including wild bees, but their hosts and their ecology are not well known. Regarding the captured hover flies, their larvae were mostly zoophagous (23 species), only two species were phytophagous, and three species were both phytophagous and zoophagous. Hover fly larvae of 24 species (63%) were non-tolerant to inundations. At the adult stage, 27 species of hover flies preferentially foraged on pollen and nectar flowers (corresponding to 73% of the whole inventory) (Supplementary Table 2).

### ***Plant-pollinator interaction network***

The complete network included 133 pollinator species in interaction with 62 plant species, representing 314 different links (Fig. 2). The network had six compartments: five blocks with one plant species linked to one or two pollinator species and one block with the remaining plant and pollinator species. The modularity, nestedness and connectance of the network were estimated at 0.50, 12.96 and 0.04 respectively.

The highly generalist pollinator species were *A. mellifera*, *Rh. septemdentatum*, *Rh. sticticum*, *L. transitorium*, *P. tibialis*, and *L. bimaculatum*, which foraged on 14, 12, 11, 11, 10 and 10 plant species, respectively (Fig. 2). On the other hand, the plant species visited by a high diversity of pollinators were *C. albidus* and *Ro. officinalis*, with 37 and 35 pollinator species, respectively (Fig. 2). Twenty plant species were visited by only one pollinator species, and the mean shared pollinator species per plant was 5.06 species.

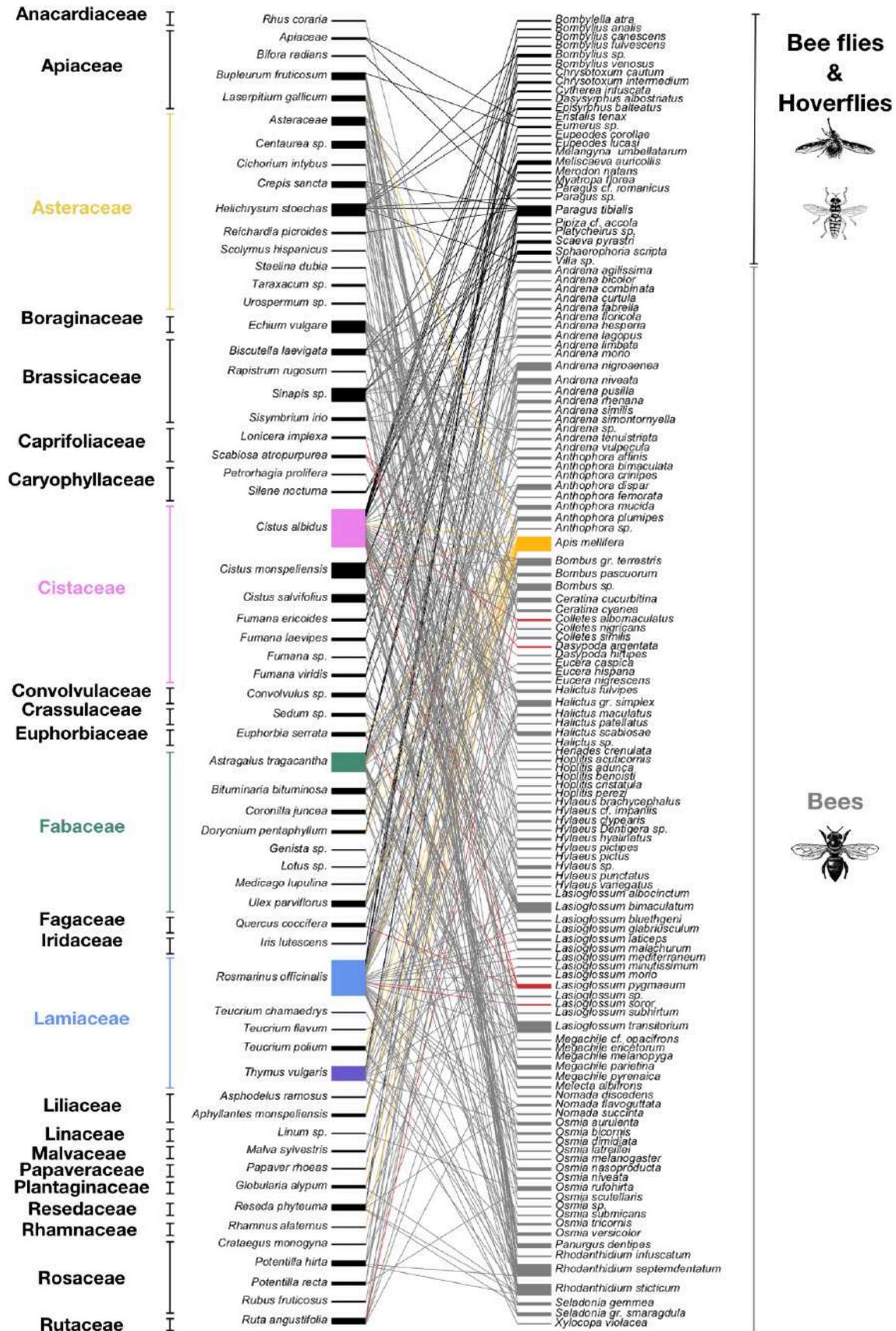


Fig 2: Interaction network between plant species (left part) and bee species (right part) within Calanques National Park. Threatened pollinator species and their links are highlighted in red, while threatened plant species are highlighted in green. *Cistus albidus*, *Rosmarinus officinalis* and *Thymus vulgaris*, which correspond to the dominant flowering plant species, are coloured in pink, blue, and purple, respectively. The most generalist and dominant bee species, *Apis mellifera* is highlighted in yellow, as are its links.

## Discussion

### *Species richness of Mediterranean pollinator community*

For this study to the best of our knowledge, we compiled all available surveys of pollinators within Calanques National Park from 2009 to 2018. We found 250 pollinator species, including 192 bee, 38 hover fly and 20 bee fly species. This corresponded to 20%, 7% and 13% of the bee, hover fly and bee fly species, respectively, that have been described in France. The highest abundance and diversity of pollinators was sampled when both weekly net and pan trapping were used to catch pollinators in the Mediterranean low-vegetation habitats (Nielsen et al., 2011).

The species richness found in this study indicates that Mediterranean low-vegetation habitats can support a high richness of pollinators. In another protected area located at 70 km east of Calanques National Park (Port-Cros National Park), Coiffait-Gombault et al. (2018) found a similar species richness of 162 bee species and 26 hover fly species (Gombault et al., 2018). In Greece, from four years of net and Malaise samplings within Mediterranean low-vegetation habitats, 262 bee species, 59 hover fly species and 47 bee fly species were documented (Petanidou & Ellis, 1993; Petanidou, Vujić & Ellis, 2011). This richness of pollinator assemblages is, therefore, close to the scores given by the Chao and jackknife indexes for bees (Chao1 = 250 species; Jackknife2 = 269 species), hover flies and bee flies (Chao1 = 85 species; Jackknife2 = 96 species). Given the high spatio-temporal variability of the composition of the pollinator community, our species list might be incomplete, but the Chao and jackknife indexes indicated that we caught a high proportion of the species richness of these Mediterranean low-vegetation habitats. Nevertheless, a thorough understanding of the pollinator species on Calanques National Park might also include other sampling methods, such as the use of Malaise traps, which is particularly efficient for Diptera (Campbell & Hanula, 2007), and field work should also be intensified during periods of the year that are rarely sampled, such as autumn. Likewise, due to the difference in sampling effort across years, we cannot explore long-term population trends.

With the Mediterranean dry climate, bee nesting sites seem to be very diverse, with good opportunities for both belowground-nesting and cavity-nesting bee species (Potts et al., 2005). Indeed, the large available areas of bare soil cover in these areas offers advantageous

nesting sites for belowground-nesting species. Cavity-nesting species can build their nests with available dry stems or dead branches (Petanidou & Ellis, 1993). Hover fly species were also characteristic of dry Mediterranean low-vegetation habitats, as the larvae of most of the recorded species (63%) are intolerant of very wet soils.

### ***Protection status of Mediterranean pollinator species***

According to the IUCN European Red List (Nieto et al., 2014), seven (3%) threatened bee species were recorded in our surveys. This number is similar to that found in Port-Cros National Park (Gombault et al., 2018). Among those seven species, three have been found in both protected areas (*A. ovatula*, *L. pygmaeum* and *H. quadricinctus*). We also sampled 47 bee species (24%) that are considered data deficient by the IUCN Red List, and no conservation statuses are currently attributed to hover fly or bee fly species. This still demonstrates the need for pollinator surveys to provide population trends and conservation statuses. Indeed, these data are essential for IUCN European Red List updates as well as National Red List establishment, especially because little is known about pollinator species presence in southern France. As few examples, in Calanques National Park, we provided the first national record of *Nomada rubricoxa* in May 2016 (Geslin et al., 2018), and specimens of a new *Pelecocera* species were collected in 2017 and 2018. The description of this new *Pelecocera* species is underway and a publication is in preparation (see Lair et al. 2019).

### ***Interaction network of Mediterranean plant-pollinator community***

A plant-pollinator network was built based on two types of data from captures and visitations on plant species and from analyses of the pollen carried by the bees. Pollen analysis may give an important added value to networks. However, in our study, an insufficient number of individuals were analysed to compare pollen and capture networks.

We found that the Cistaceae species in Calanques National Park acted as a central node in the network and were especially represented by three species of *Cistus*: *C. albidus*, *C. monspeliensis* and, to a lesser extent, *C. salviifolius*. These species are known to provide both pollen and nectar resources for both bees and hover flies (Bosch, 1992), and in the present network, they support 52 pollinator species. *Cistus* species produce large open flowers and can be easily visited by short and long-tongued pollinators, which makes them generalist species. Our results show that these species are of great importance for a high richness of pollinators in Mediterranean habitats. The Lamiaceae family is also known to be attractive for many pollinator species within Mediterranean habitats, especially because tubular flowers provide high amounts of nectar (Petanidou & Vokou, 1993; Petanidou, Goethals & Smets, 2000). Among Fabaceae, *Astragalus tragacantha* was the species visited by the highest richness of pollinator species because the field campaign focused on it. This endangered metal-tolerant species is the target of a LIFE Habitats Calanques conservation programme to reinforce *in situ* populations (Salducci et al., 2019). Additionally, the morphology of the *A. tragacantha* flower is not adapted to small pollinators, which have difficulty opening its keel

and collecting pollen and nectar. Therefore, larger wild bee species are more able to forage on this species. A deeper knowledge of the pollinator guild has been indicated to be essential to provide management advice to build an efficient conservation programme (Schurr et al., 2019). We also found 20 plant species that interacted with only one pollinator species. This can be explained by the low abundance of ruderal plant species, such as *Papaver rhoeas*, *Rubus fruticosus*, *Medicago lupulina* or *Crataegus monogyna*, within the sampled area of Calanques National Park or by the low sampling effort on the non-dominant plant species, such as *Teucrium chamaedrys*, *T. flavum*, *Iris lutescens*, and *Asphodelus ramosus* in the Mediterranean low-vegetation habitats within our sampling sites. As a complement, we found weak nestedness in the network, which indicates that the interactions performed by specialist species were not entirely included as a subset of the interactions realized by generalist species. This shows the importance of specialist species in our network (Almeida-Neto et al., 2008; Ulrich, Almeida-Neto & Gotelli, 2009), as they represent 26.5% of the samplings, including three of the seven threatened bee species. As an example, within the network, we observed *D. argentata* foraging on *Scabiosa* species. The other six threatened bee species were generalists or were not linked with a particular plant species in these present surveys. The network indexes, such as modularity and connectance, were consistent with the average metrics of a mutualistic network composed of 195 species (Thebault & Fontaine, 2010). Within the mutualistic networks, several studies indicated that the average value of connectance was low to moderate (approximately 0.11 or 0.18), and according to Jordano 1987, the connectance values decreased with species richness (Jordano, 1987; Landi et al., 2018). The connectance value obtained (0.04) remains difficult to interpret regarding its impact on the stability of the plant-pollinator network. For Thébault and Fontaine (2010), highly connected mutualistic networks are related to high resilience and persistence of the network (Thebault & Fontaine, 2010), whereas Allesina and Tang (2012) indicated that connectance destabilizes mutualistic networks (May, 1973; Allesina & Tang, 2012).

The presence of numerous singletons is very common in ecological surveys, including insect pollinator surveys (Lim, Balke & Meier, 2012). Here, specialist and cleptoparasitic bee species represented half of the bee singletons. Indeed, specialized bee species must feed on their preferred plant species, which decreases the frequency of their captures, especially because some surveys focused on certain plant species in Mediterranean low-vegetation habitats. Cleptoparasitic bees are more difficult to catch because they only visit flowers to gather nectar and fly rapidly close to the ground to find their host's nests (Oertli, Müller & Dorn, 2005). However, whereas only 0.5% of cleptoparasitic bee species were found during the 3-day sampling in 2016 (Geslin et al., 2018), we increased this figure to 12% with the present compilation of surveys. Several studies recorded approximately 17% of the parasitic bee species in urban or grassland habitats (Oertli, Müller & Dorn, 2005; Fortel et al., 2014). The high richness of cleptoparasitic species may indicate that populations of wild bees and their diversity are large enough to support the presence of cleptoparasitic species in this area (Sheffield et al., 2013). Furthermore, no wild bee species were drastically dominant in our

survey (Supplementary Table 1), which might suggest a well-structured community (Sheffield et al. 2013, Geslin et al. 2015).

### Conclusion

This survey was an attempt to provide a comprehensive overview of bee, hover fly and bee fly species richness in a protected area typical of Mediterranean habitats across a ten-year period (Medail & Quezel, 1999). In addition to these surveys, we believe that some supplementary data coming from museums or private collections could be used to improve this list. In the global context of pollinator decline (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019), surveys such as ours are especially important, as these taxa represent the main pollinator species in Mediterranean habitats such as phrygana and shrublands (Herrera, 1988, 1990). The occurrence and ecological traits of pollinator species should strongly contribute to reinforcing information about species to provide, for example, a conservation status for species still considered as data deficient by the IUCN Red List. We built the plant-pollinator network associated with these habitats to document pollinator diet and their dependency upon floral resources. To further refine this biodiversity inventory, future studies in this area should focus on habitats of community interest, such as *Brachypodium* grasslands or grassland on dolomites, which could be strategic habitats for less abundant or rare pollinator species in our surveys. Preserved or hard-to-reach habitats, such as the small islands (the Maïre, Riou, Plane and Jarre islands) or the military camps, within the park should also be inventoried. Diversifying the season or the time slot of surveys (e.g., autumnal, nocturnal surveys), as well as the capture methods (e.g., Malaise traps), should lead to more inventoried species. Finally, the networks built from the pollen carried by bees have still been insufficiently explored and could greatly improve and supplement our knowledge of bee floral diets.

### Acknowledgments

We are thankful to Calanques National Park, the Observatoire Hommes-Milieux Littoral méditerranéen (OHM-Littmed) and the AXA postdoctoral fellowship for the financial support. We also thank Calanques National Park and its territory owners for the access permission. We are grateful to E. Dufrière for the cleptoparasitic bee identifications. We are thankful to C. Lauriaut, B. Tissot and T. Toth and for hover fly and bee fly identifications. We thank M. Berenger, A. Bideau, P. Caillault, V. Calvert, M. Hamon, A. Maléchaux, J.-Y. Meunier, B. Oursel, M. Panchot, C. Scagliola, A. Syx, and M. Zakardjian, who participated in bee samplings in the field. We are thankful to B. Gauzens for his help in the description of the network. We thank the two anonymous reviewers who made helpful comments on the previous version of the manuscript.

### Supplementary materials



<i>Xylocopa</i>	<i>violacea</i>	Linnaeus 1758	LC	Generalist	Solitary	A	net	11	2	5	18
<b>Colletidae</b>											
<i>Colletes</i>	<i>albomaculatus</i>	(Lucas, 1849)	NT	Specialist on Fabaceae	Solitary	B	net	0	0	0	0
<i>Colletes</i>	<i>nigricans</i>	Gistel, 1857	LC	Generalist	Solitary	B	net	7		5	3
<i>Colletes</i>	<i>similis</i>	Schenck, 1853	LC	Specialist on Asteraceae	Solitary	B	net		2		1
<i>Hylaeus</i>	<i>brachycephalus</i>	(Morawitz, 1866)	DD	Generalist (preferences for Rutaceae, Reseda)	Solitary	A	net	1	1		2
<i>Hylaeus</i>	<i>clypeatus</i>	(Schenck, 1853)	LC	Generalist	Solitary	A	net	2	3	3	2
<i>Hylaeus</i>	<i>Dentigera</i> sp.	-	-	-	-	-	net		1		1
<i>Hylaeus</i>	<i>euryscapus</i>	Färster, 1871	DD	Generalist	Solitary	A	net	2			2
<i>Hylaeus</i>	<i>hyalinatus</i>	Smith, 1842	LC	Generalist	Solitary	A	net	14	2		2
<i>Hylaeus</i>	<i>cf. imparilis</i>	Färster, 1871	LC	Generalist	Solitary	A	net	13	2	2	17
<i>Hylaeus</i>	<i>lineolatus</i>	(Schenck, 1861)	LC	Generalist	Solitary	A	net	3			3
<i>Hylaeus</i>	<i>pictipes</i>	Nylander, 1852	LC	Generalist	Solitary	A	net	12	2		3
<i>Hylaeus</i>	<i>pictus</i>	(Smith, 1853)	DD	Generalist	Solitary	A	net & pan trap	3		1	4
<i>Hylaeus</i>	<i>punctatus</i>	(Brullé, 1832)	LC	Generalist	Solitary	A	net	5			3
<i>Hylaeus</i>	<i>signatus</i>	(Panzer, 1798)	LC	Specialist on Reseda	Solitary	A	net	2			2
<i>Hylaeus</i>	sp.	-	-	-	-	-	net & pan trap		4		3
<i>Hylaeus</i>	<i>variegatus</i>	(Fabricius, 1798)	LC	Generalist	Solitary	A	net	3		1	4
<b>Dasypoididae</b>											
<i>Dasypoda</i>	<i>argentata</i>	Panzer, 1809	NT	Specialist on Dipsacaceae	Solitary	B	net	1			1
<i>Dasypoda</i>	<i>cingulata</i>	Erichson, 1835	LC	Specialist on Cistaceae, Malvaceae	Solitary	B	net	1			1
<i>Dasypoda</i>	sp.	-	-	-	-	-	net	1			2
<b>Halictidae</b>											
<i>Halictus</i>	<i>brunnescens</i>	(Eversmann, 1852)	DD	Generalist	Solitary	B	net		1		1
<i>Halictus</i>	<i>fulvipes</i>	(Klug, 1817)	LC	Generalist (preferences for Asteraceae)	Solitary	B	net	4	2		2
<i>Halictus</i>	<i>gr. simplex</i>	Blüthgen, 1923	LC	Generalist (preferences for Asteraceae)	Solitary	B	net & pan trap	1			1
<i>Halictus</i>	<i>gruenwaldti</i>	Ember, 1975	DD	Generalist	Solitary	B	net		1		1
<i>Halictus</i>	<i>maculatus</i>	Smith, 1848	LC	Generalist	Social	B	net				3
<i>Halictus</i>	<i>patellatus</i>	Morawitz, 1873	LC	Generalist	Solitary	B	net	1		2	2
<i>Halictus</i>	<i>quadricinctus</i>	(Fabricius, 1776)	NT	Generalist (preferences for Asteraceae)	Solitary, nest aggregation	B	net	1			1
<i>Halictus</i>	<i>scabiosae</i>	(Ross, 1790)	LC	Generalist (preferences for Asteraceae)	Social, nest aggregation	B	net & pan trap	2		1	6
<i>Halictus</i>	sp.	-	-	-	-	-	net				1
<i>Lasioglossum</i>	<i>albocinctum</i>	(Lucas, 1846)	LC	Generalist	Solitary	B	net & pan trap	8	4		4
<i>Lasioglossum</i>	<i>bimaculatum</i>	(Dours, 1872)	LC	Specialist on Cistaceae	Solitary	B	net & pan trap	1	1		2
<i>Lasioglossum</i>	<i>blüthgeni</i>	Ember, 1971	LC	Generalist	Solitary	B	net	26	16	10	18
<i>Lasioglossum</i>	<i>corvinum</i>	(Morawitz, 1877)	LC	Generalist (preferences for Dipsacaceae, Asteraceae)	Solitary, nest aggregation	B	net		2		2
<i>Lasioglossum</i>	<i>glabriusculum</i>	(Morawitz, 1872)	LC	Generalist	Social	B	net & pan trap	1		3	3
<i>Lasioglossum</i>	<i>grisaeolum</i>	(Morawitz, 1872)	LC	Generalist	Social	B	net	1			1
<i>Lasioglossum</i>	<i>cf. ibenicum</i>	Ember, 1975	DD	Generalist	Solitary	B	net		1		1
<i>Lasioglossum</i>	<i>interruptum</i>	(Panzer, 1798)	LC	Generalist	Social	B	net	7			7
<i>Lasioglossum</i>	<i>laticeps</i>	(Schenck, 1868)	LC	Generalist	Social	B	net	3	1		3
<i>Lasioglossum</i>	<i>leucopus</i>	(Kirby, 1802)	LC	Generalist	Solitary	B	pan trap				3
<i>Lasioglossum</i>	<i>leucozonium</i>	(Schrank, 1781)	LC	Generalist (preferences for Asteraceae)	Solitary	B	net & pan trap	2			1
<i>Lasioglossum</i>	<i>limbellum</i>	(Morawitz, 1876)	DD	Generalist	Solitary	B	pan trap				1
<i>Lasioglossum</i>	<i>malachurum</i>	(Kirby, 1802)	LC	Generalist	Social	B	net & pan trap	3	15	7	25
<i>Lasioglossum</i>	<i>meditaneum</i>	(Blüthgen, 1926)	LC	Generalist	Social	B	net & pan trap	4		2	8
<i>Lasioglossum</i>	<i>minutissimum</i>	(Kirby, 1802)	LC	Generalist	Solitary	B	net		1		1
<i>Lasioglossum</i>	<i>mona</i>	(Fabricius, 1793)	LC	Generalist	Social	B	net & pan trap	2		3	3
<i>Lasioglossum</i>	<i>nigripes</i>	(Lepeletier, 1841)	LC	Specialist on Asteraceae	Social	B	net	3			3
<i>Lasioglossum</i>	<i>nitidulum</i>	(Fabricius, 1804)	LC	Generalist	Social	B	pan trap				16
<i>Lasioglossum</i>	<i>pauperatum</i>	(Brullé, 1832)	LC	Generalist	Solitary	B	net	1			9
<i>Lasioglossum</i>	<i>paxillum</i>	(Schenck, 1853)	LC	Generalist	Social	B	net	4			4
<i>Lasioglossum</i>	<i>politum</i>	(Schenck, 1853)	LC	Generalist	Social	B	net & pan trap	6			3
<i>Lasioglossum</i>	<i>prasinum</i>	(Smith, 1848)	NT	Generalist mesolectic (preferences for Cistaceae, Ericaceae)	Solitary	B	pan trap				4
<i>Lasioglossum</i>	<i>punctatissimum</i>	(Schenck, 1853)	LC	Generalist	Solitary	B	net		1		1
<i>Lasioglossum</i>	<i>pygmaeum</i>	(Schenck, 1853)	NT	Generalist	Solitary	B	net & pan trap	1	1		6
<i>Lasioglossum</i>	<i>roror</i>	(Saunders, 1801)	EN	Generalist	Solitary	B	net & pan trap	1			20
<i>Lasioglossum</i>	sp.	-	-	-	-	-	net & pan trap				9
<i>Lasioglossum</i>	<i>subhirtum</i>	(Lepeletier, 1841)	LC	Generalist	Social, nest aggregation	B	net & pan trap	1		3	3
<i>Lasioglossum</i>	<i>transitorium</i>	(Schenck, 1868)	LC	Generalist	Solitary	B	net & pan trap	7		2	10
<i>Lasioglossum</i>	<i>villosulum</i>	(Kirby, 1802)	LC	Specialist on Asteraceae	Solitary	B	net	8		7	87
<i>Salix</i>	<i>gemmae</i>	Dours, 1872	LC	Generalist	Solitary	B	net	8			8
<i>Salix</i>	<i>smaragdula</i> s. lat.	Vachal, 1895	LC	Generalist	Solitary	B	net & pan trap	4		1	4
<i>Sphex</i>	<i>minutus</i>	Hagens 1882	LC	NA	Solitary	B	net & pan trap	2	2	1	3
<i>Sphex</i>	<i>pellucidus</i>	Smith 1845	LC	NA	Solitary	B	net	1			1
<i>Sphex</i>	<i>ruficornis</i>	Erichson 1835	LC	NA	Solitary	B	net	1			1
<b>Megachilidae</b>											
<i>Anthidium</i>	<i>strigatum</i>	Panzer 1805	LC	Generalist	Solitary	A	net	12	8	4	0
<i>Anthidium</i>	<i>diadema</i>	Latreille 1809	DD	Generalist (preferences for Asteraceae, Fabaceae, Boraginaceae)	Solitary	A	net	213	51	4	214
<i>Anthidium</i>	<i>florentinum</i>	Fabricius 1775	LC	Generalist	Solitary	A	net				1
<i>Anthidium</i>	<i>manicatum</i>	Linnaeus 1758	LC	Generalist	Solitary	A	net	1			1
<i>Chelostoma</i>	sp.	-	-	Specialist	Solitary	A	net & pan trap	2			3
<i>Coelioxys</i>	<i>afra</i>	Lepeletier 1841	LC	NA	Solitary	A	pan trap				1
<i>Helictes</i>	<i>crenulatus</i>	Nylander 1856	LC	Specialist on Asteraceae	Solitary	A	net	1			1
<i>Helictes</i>	<i>truncorum</i>	Linnaeus 1758	LC	Specialist on Asteraceae	Solitary	A	net		1		1
<i>Hoplitis</i>	<i>acuticornis</i>	Dufour and Perris 1840	LC	Generalist (preferences for Fabaceae)	Solitary	A	net				1
<i>Hoplitis</i>	<i>adunca</i>	Panzer 1798	LC	Specialist on Echium spp.	Solitary	A	net	20	3		1
<i>Hoplitis</i>	<i>anthocopaoides</i>	Schenck 1853	LC	Specialist on Echium spp.	Solitary	A	net	6	1		1
<i>Hoplitis</i>	<i>antigae</i>	Pérez 1896	DD	Generalist	Solitary	A	net	2			2

<i>Hoplitis</i>	<i>benoisti</i>	Alfken 1935	LC	Specialist on <i>Echium</i> spp.	Solitary	A	net			14			1	15				
<i>Hoplitis</i>	<i>bisulca</i>	Gerstacker 1869	LC	Specialist on Dipsacaceae	Solitary	B	net	1		1				2				
<i>Hoplitis</i>	<i>cristatula</i>	van der Zanden 1990	LC	Specialist on Malvaceae	Solitary	A	net			3	1		1	5				
<i>Hoplitis</i>	<i>macsaryi</i>	Friese 1895	LC	Specialist on <i>Linum</i> spp.	Solitary	B	pan trap						1	1				
<i>Hoplitis</i>	<i>perazi</i>	Ferton 1895	LC	Specialist on Convolvulaceae	Solitary	B	net					1		1				
<i>Hoplitis</i>	<i>sp.</i>	-	-	-	Solitary	-	net							1				
<i>Hoplitis</i>	<i>tanulispina</i>	Alfken 1937	DD	Generalist mesolectic (preferences for Lamiaceae, Antirrhineae)	Solitary	?	net				1			1				
<i>Megachile</i>	<i>apicalis</i>	Spinola 1808	LC	Generalist	Solitary	A	net & pan trap	1		1			1	3				
<i>Megachile</i>	<i>cf. opacifrons</i>	Pez 1897	DD	?	Solitary	?	net				1		1	2				
<i>Megachile</i>	<i>enicatorum</i>	Lepeletier 1841	LC	Specialist on Fabaceae	Solitary	A	net				1			1				
<i>Megachile</i>	<i>flabellipes</i>	Pez 1895	DD	Specialist on Asteraceae	Solitary	A	net						1	1				
<i>Megachile</i>	<i>giraudi</i>	Gerstacker 1869	DD	Specialist on Fabaceae	Solitary	B	net						1	1				
<i>Megachile</i>	<i>leachella</i>	Curtis 1828	LC	Generalist	Solitary	A	net					1		1				
<i>Megachile</i>	<i>melanopyga</i>	Costa 1863	LC	Generalist	Solitary	B	net	1		4			1	7				
<i>Megachile</i>	<i>parietina</i>	Geoffroy 1785	LC	Generalist	Solitary	A	net			9	1	3		13				
<i>Megachile</i>	<i>plidans</i>	Alfken 1924	LC	Generalist	Solitary	A	net & pan trap			1				4				
<i>Megachile</i>	<i>pyrenaica</i>	Lepeletier 1841	DD	Generalist (preferences for Fabaceae)	Solitary	A	net			1	1	2	1	5				
<i>Megachile</i>	<i>willughbiella</i>	Kirby 1802	LC	Generalist	Solitary	A	net			1				1				
<i>Osmia</i>	<i>aurulenta</i>	Panzer 1799	LC	Generalist	Solitary	A	net & pan trap			5	5	6	1	20				
<i>Osmia</i>	<i>bicomis</i>	Linnaeus 1758	LC	Generalist	Solitary	A	net & pan trap				10	2	2	15				
<i>Osmia</i>	<i>brivicomis</i>	Fabricius 1798	LC	Specialist on Brassicaceae	Solitary	A	net			4				4				
<i>Osmia</i>	<i>caerulescens</i>	Linnaeus 1758	LC	Generalist (preferences for Fabaceae, Lamiaceae)	Solitary	A	net					1		1				
<i>Osmia</i>	<i>dimidiata</i>	Morawitz 1870	LC	Specialist on Asteraceae, especially Carduoidea	Solitary	A	net	2					1	3				
<i>Osmia</i>	<i>latrailei</i>	Spinola 1806	LC	Specialist on Asteraceae	Solitary	A	net	2		4		2	1	9				
<i>Osmia</i>	<i>ligurica</i>	Morawitz 1868	LC	Specialist on Asteraceae	Solitary	A	net			2				2				
<i>Osmia</i>	<i>cf. melanogaster</i>	Spinola 1808	LC	Specialist on Asteraceae, Carduoidea	Solitary	A	net & pan trap			16			6	23				
<i>Osmia</i>	<i>nasoproducta</i>	Ferton 1909	DD	Generalist mesolectic on Cistaceae and Asteraceae	Solitary	?	net				2	1	4	7				
<i>Osmia</i>	<i>nivata</i>	Fabricius 1804	LC	Specialist on Asteraceae	Solitary	A	net	2		13		2		17				
<i>Osmia</i>	<i>rufohirta</i>	Latreille 1811	LC	Generalist (Pref. Fabaceae)	Solitary	A	net				8		11	19				
<i>Osmia</i>	<i>scutellaris</i>	Morawitz 1868	LC	Specialist on Asteraceae	Solitary	A	net			6		1		7				
<i>Osmia</i>	<i>signata</i>	Erichson 1835	LC	Specialist on Asteraceae	Solitary	A	net	1		2				3				
<i>Osmia</i>	<i>sp.</i>	-	-	-	Solitary	-	net & pan trap						3	3				
<i>Osmia</i>	<i>submicans</i>	Morawitz 1870	LC	Generalist (preferences for Fabaceae)	Solitary	A	net		1	2		7	1	11				
<i>Osmia</i>	<i>tricomis</i>	Latreille 1811	LC	Generalist	Solitary	A	net & pan trap	1		3		11		35				
<i>Osmia</i>	<i>versicolor</i>	Latreille 1811	LC	Generalist	Solitary	A	net	3	1	1	1	2	1	12				
<i>Protosmia</i>	<i>minutula</i>	Pez 1896	DD	Generalist (preferences for Lamiaceae)	Solitary	A	net & pan trap						1	3				
<i>Pseudoanthidium</i>	<i>gr. scapulare</i>	Wasmcke (1980)	-	Specialist on Asteraceae	Solitary	A	net					1		1				
<i>Rhodanthidium</i>	<i>infuscatum</i>	Erichson 1835	DD	Generalist	Solitary	A	net & pan trap						4	5				
<i>Rhodanthidium</i>	<i>septemdentatum</i>	Latreille 1809	DD	Generalist	Solitary	A	net & pan trap			55		25	5	88				
<i>Rhodanthidium</i>	<i>sticticum</i>	Fabricius 1787	DD	Generalist	Solitary	A	net & pan trap	4	1	36	33	34	13	45				
<i>Stelis</i>	<i>signata</i>	Latreille 1809	LC	NA	Solitary	A	net			1				1				
<b>Total</b>								<b>69</b>	<b>19</b>	<b>6</b>	<b>9</b>	<b>586</b>	<b>242</b>	<b>412</b>	<b>207</b>	<b>924</b>	<b>77</b>	<b>2551</b>

Supplementary Table 1: List of bee species and their ecological traits.

Family	Species	2009	2017a	2017b	2018a	2018b	All years	Food type larvae	Duration of development	Overwintering phase	Inundation tolerance of larva	Number of generations per year	Nectar and pollen flowers	Pollen-only flowers	Capture method
<b>Syrphidae</b>															
	<i>Chelisia brunneipennis</i> (Becker, 1894)	2					2	Living plants	7-12 months	pupaform	Non-tolerant	1	Y	-	net
	<i>Chelisia soror</i> (Zetterstedt, 1843)					1	1	Living plants	2-12 months	pupaform	Non-tolerant	1	Y	-	pan trap
	<i>Chrysotoxum cautum</i> (Harris, 1776)			1			1	Living animals	7-12 months	larva	Non-tolerant	1	Y	Y	net
	<i>Chrysotoxum inermidulum</i> (Meigen, 1822)			1		1	2	?	?	?	?	?	?	?	net
	<i>Chrysotoxum</i> sp.	1					1	-	-	-	-	-	-	-	net
	<i>Dasytyphus albostrigatus</i> (Fallén, 1817)			1			1	Living animals	2-12 months	larva	Non-tolerant	2	Y	Y	net
	<i>Epistrophe elegans</i> (Harris, 1780)			2		1	3	Living animals	7-12 months	larva	Non-tolerant	1	Y	-	net & pan trap
	<i>Episyrphus balteatus</i> (De Geer, 1776)			2		1	3	Living animals	< 2-6 months	adult	Non-tolerant	> 2	Y	Y	net
	<i>Eristalis arbustorum</i> (Linnaeus, 1758)					1	1	Micro-organisms	< 2-6 months	larva	Long-tolerance	> 2	Y	Y	net
	<i>Eristalis tenax</i> (Linnaeus, 1758)				4		6	Micro-organisms	< 2-6 months	adult	Long-tolerance	> 2	Y	-	net
	<i>Eumerus grandis</i> Meigen, 1822			1			1	Micro-organisms & living plants	7-12 months	larva	Non-tolerant	1	Y	-	net
	<i>Eumerus</i> sp.				1	6	7	-	-	-	-	-	-	-	net & pan trap
	<i>Eupeodes corollae</i> (Fabricius, 1794)	1	1	4		1	7	Living animals	< 2-6 months	pupaform	Non-tolerant	> 2	Y	-	net
	<i>Eupeodes lucasi</i> (García & Láska, 1983)		1				1	Living animals	< 2-12 months	?	Non-tolerant	> 2	Y	-	net
	<i>Eupeodes luniger</i> (Meigen, 1822)						2	Living animals	< 2-6 months	pupaform	Non-tolerant	> 2	Y	Y	net & pan trap
	<i>Eupeodes nielsenii</i> (Dušek & Láska, 1976)			1			1	Living animals	7-12 months	larva	Non-tolerant	1	Y	-	net
	<i>Ferdinandea fumipectus</i> Kassebeer, 1999			1			1	Micro-organisms	2-12 months	pupaform	Medium-tolerance	> 2	Y	-	net
	<i>Melangyna umbellatarum</i> (Fabricius, 1794)			2			2	Living animals	2-6 months	larva	Non-tolerant	1	Y	-	net
	<i>Melanostoma melinum</i> (Linnaeus, 1758)	1					1	Living plants & animals	< 2-12 months	larva	Non-tolerant	> 2	Y	Y	net
	<i>Meliscaeva auricollis</i> (Meigen, 1822)		1	7	2	3	13	Living animals	< 2-12 months	larva	Non-tolerant	1	Y	-	net & pan trap
	<i>Meliscaeva</i> sp.					1	1	-	-	-	-	-	-	-	pan trap
	<i>Merodon natans</i> (Fabricius, 1794)			1			1	Micro-organisms & living plants	7-12 months	larva	Non-tolerant	1	Y	-	net
	<i>Merodon</i> sp.			4			6	-	-	-	-	-	-	-	net & pan trap
	<i>Myatropa florea</i> (Linnaeus, 1758)					1	1	Micro-organisms	< 2-12 months	larva	Long-tolerance	> 2	Y	Y	net
	<i>Paragus quadrfasciatus</i> (Meigen, 1822)			1			2	Living animals	2-12 months	larva	Non-tolerant	> 2	Y	-	net
	<i>Paragus cf. romanicus</i> Staneescu, 1992	2					4	Living animals	7-12 months	larva	Non-tolerant	1	?	?	net
	<i>Paragus</i> sp.					1	1	-	-	-	-	-	-	-	net
	<i>Paragus tibialis</i> (Fallén, 1817)	1		5	18	2	26	Living animals	< 2-12 months	larva	Non-tolerant	> 2	Y	-	net
	<i>Pelecocera</i> sp.F1			2			4	-	-	-	-	-	-	-	net
	<i>Pipiza cf. accola</i> Viobvltsh, 1985				1		1	Living animals	7-12 months	larva	Non-tolerant	1	Y	Y	net
	<i>Pipiza festiva</i> Meigen, 1822					1	1	Living animals	2-12 months	larva	Non-tolerant	2	Y	-	net
	<i>Pipizella</i> sp.					1	1	-	-	-	-	-	-	-	pan trap
	<i>Platycheilus</i> sp.			1			1	-	-	-	-	-	-	-	net
	<i>Scaeva pyrastris</i> (Linnaeus, 1758)	1		1	4	1	7	Living animals	< 2-6 months	pupaform-adult	Non-tolerant	> 2	Y	Y	net
	<i>Sphaerophoria scripta</i> (Linnaeus, 1758)			1	7	5	13	Living animals	< 2-12 months	larva-pupaform	Non-tolerant	> 2	Y	Y	net & pan trap
	<i>Syrphus ribesii</i> (Linnaeus, 1758)	1					1	Living animals	< 2-12 months	larva	Non-tolerant	> 2	Y	Y	net
	<i>Trichopsomyia luctia</i> (Meigen, 1822)					3	3	Living animals	< 2-12 months	larva	?	2	Y	-	net
	<i>Xanthandrus comtus</i> (Harris, 1780)					1	1	Living animals	2-12 months	larva	Non-tolerant	> 2	Y	Y	pan trap
<b>Total</b>		<b>10</b>	<b>3</b>	<b>43</b>	<b>33</b>	<b>43</b>	<b>132</b>								

Supplementary Table 2: List of hover fly species and their ecological traits.

Family	Species	2017b	2018a	2018b	All years	Capture method
<b>Bombyliidae</b>						
	<i>Bombyliella atra</i> (Scopoli 1763)	3	1	2	6	net & pan trap
	<i>Bombylius analis</i> Olivier 1789	1	8		9	net
	<i>Bombylius canescens</i> Mikán 1796	1		1	2	net
	<i>Bombylius discolor</i> Mikán 1796	1		1	2	net
	<i>Bombylius fimbriatus</i> Meigen 1820	2	1	2	5	net
	<i>Bombylius fulvescens</i> Wiedemann in Meigen, 1820	2	1	1	4	net
	<i>Bombylius trichurus</i> Pallas 1818			1	1	net
	<i>Bombylius venosus</i> Mikán 1796	1	2	7	10	net
	<i>Bombylius cruciatus</i> Fabricius 1798	8		5	13	net
	<i>Bombylius</i> sp.	9		5	14	net
	<i>Cytherea intuscata</i> (Meigen 1820)		1	1	2	net & pan trap
	<i>Cytherea</i> sp.	1		1	2	net & pan trap
	<i>Exoprosopa</i> sp.			1	1	pan trap
	<i>Hemipenthes morio</i> (Linnaeus 1758)	1		1	2	net
	<i>Hemipenthes velutina</i> (Meigen 1820)	1			1	net
	<i>Lomatia cf. bolzebul</i> (Fabricius, 1794)	4		2	6	net & pan trap
	<i>Petrorossia</i> sp.			3	3	net & pan trap
	<i>Systoechus longirostris</i> Becker, 1916	1			1	net
	<i>Systoechus</i> sp.			1	1	net
	<i>Villa</i> sp.	1	1		2	net & pan trap
<b>Total</b>		<b>37</b>	<b>15</b>	<b>35</b>	<b>87</b>	

Supplementary Table 3: List of bee fly species.

## References

- Allesina, S., and S. Tang. 2012.** Stability criteria for complex ecosystems. *Nature*. 483: 205–208.
- Almeida-Neto, M., P. Guimarães, P. R. J. Guimarães, R. D. Loyola, and W. Ulrich. 2008.** A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*. 117: 1227–1239.
- Barber, M. J. 2007.** Modularity and community detection in bipartite networks. *Phys. Rev. E - Stat. Nonlinear, Soft Matter Phys.* 76: 1–9.
- Bartomeus, I. 2013.** Understanding linkage rules in plant-pollinator networks by using hierarchical models that incorporate pollinator detectability and plant traits. *PLoS One*. 8: e69200.
- Bosch, J. 1992.** Floral biology and pollinators of three co-occurring *Cistus* species (Cistaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 109: 39–55.
- Campbell, J. W., and J. L. Hanula. 2007.** Efficiency of Malaise traps and colored pan traps for collecting flower visiting insects from three forested ecosystems. *J. Insect Conserv.* 11: 399–408.
- Carré, G. 2008.** Biodiversité, paysages et conservation de la communauté d'abeilles dans les agrosystèmes. Avignon, France.
- Chao, A., K. H. Ma, T. C. Hsieh, and C.-H. Chiu. 2016.** SpadeR (Species-richness Prediction And Diversity Estimation in R): an R package in CRAN.
- Dafni, A., and C. O'Toole. 1994.** Pollination syndromes in the Mediterranean: generalizations and peculiarities, pp. 125–135. In Arianoutsou, M., Groves, R.H. (eds.), *Plant-Animal Interact. Mediterr. Ecosyst.* Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Dormann, C. F., J. Freund, and B. Gruber. 2009.** Visualising bipartite networks and calculating some (ecological) indices. *Bipartite Ref. Man.*
- Faegri, K., P. E. Kaland, and K. Krzywinski. 1989.** Textbook of pollen analysis. John Wiley and Sons, Chichester.
- Flo, V., J. Bosch, X. Arnan, C. Primante, A. M. Martín González, H. Barril-Graells, and A. Rodrigo. 2018.** Yearly fluctuations of flower landscape in a Mediterranean scrubland: Consequences for floral resource availability. *PLoS One*. 13: e0191268.

- Fortel, L., M. Henry, L. Guilbaud, A. L. Guirao, M. Kuhlmann, H. Mouret, O. Rollin, and B. E. Vaissière. 2014.** Decreasing abundance, increasing diversity and changing structure of the wild bee community (Hymenoptera: Anthophila) along an urbanization gradient. *PLoS One*. 9: e104679.
- Gargominy, O., S. Tercerie, C. Régnier, T. Ramage, P. Dupont, P. Daszkiewicz, and L. Poncet. 2019.** TAXREF v13, référentiel taxonomique pour la France: méthodologie, mise en œuvre et diffusion., Rapport Pa. ed. Paris.
- Genoud, D. 2017.** Synthèse des connaissances sur les hyménoptères apoïdes - Prélèvement 2002-2009 et étude 2014. *Trav. la Massane*. 108.
- Geslin, B., N. J. Vereecken, S. P. M. Roberts, A. M. Aytekin, D. Genoud, and M. Aubert. 2018.** Compte rendu des captures réalisées lors de la formation Européenne à la détermination des abeilles (COST Super-B Project) dans le Parc national des Calanques. *Osmia*. 7: 20–25.
- Giorgi, F., and P. Lionello. 2008.** Climate change projections for the Mediterranean region. *Glob. Planet. Change*. 63: 90–104.
- Gombault, C., L. Guilbaud, N. Morison, and B. Vaissière. 2018.** Inventaires des abeilles sauvages sur les sites de Port-Cros, Bagaud et du cap Lardier. Avignon, France.
- Gotelli, N. J., and R. K. Colwell. 2011.** Estimating species richness. *Biol. Divers. Front. Meas. Assess.* 12: 39–54.
- Herrera, C. M. 1990.** Daily patterns of pollinator activity, differential pollinating effectiveness, and floral resource availability, in a summer-flowering mediterranean shrub. *Oikos*. 58: 277–288.
- Herrera, J. 1988.** Pollination relationships in southern spanish mediterranean shrublands. *J. Ecol.* 76: 274–287.
- Jordano, P. 1987.** Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Am. Nat.* 129: 657–677.
- Lair, X., L. Ropars, B. Geslin, E. Minssieux, and G. Nève. 2019.** Revision of *Pelecocera* from France, and description of a new species (Diptera: Syrphidae), p. Poster. *In Int. Symp. Syrphidae. Greece*.
- Landi, P., H. O. Minoarivelo, Å. Brännström, C. Hui, and U. Dieckmann. 2018.** Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Popul. Ecol.* 60: 319–345.
- Lim, G. S., M. Balke, and R. Meier. 2012.** Determining species boundaries in a world full of rarity: Singletons, species delimitation methods. *Syst. Biol.* 61: 165–169.
- Lugassy, L. 2016.** Systèmes de pollinisation et perturbations anthropiques : de l'échelle paysagère à l'échelle macroécologique. Paris.
- Mariani, M. S., Z. M. Ren, J. Bascompte, and C. J. Tessone. 2019.** Nestedness in complex networks: Observation, emergence, and implications. *Phys. Rep.* 813: 1–90.
- Martín González, A. M., B. Dalsgaard, and J. M. Olesen. 2010.** Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecol. Complex.* 7: 36–43.
- May, R. M. 1973.** Stability and complexity in model ecosystems. Princeton.
- Medail, F., and P. Quezel. 1999.** Biodiversity hotspots in the Mediterranean basin: setting global conservation priorities. *Conserv. Biol.* 13: 1510–1513.
- Médail, F., and P. Quézel. 1997.** Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean basin. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 84: 112–127.
- Memmott, J., N. M. Waser, and M. V. Price. 2004.** Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 271: 2605–2611.
- Merritt, R. W., G. W. Courtney, and J. B. Keiper. 2009.** Diptera, pp. 284–297. *In Encycl. Insects.* Elsevier.
- Molinier, R. 1934.** Etudes phytosociologiques et écologiques en Provence Occidentale, Ann. Du Musée d'Histoire Nat. Marseille. France.
- Nielsen, A., I. Steffan-Dewenter, C. Westphal, O. Messinger, S. G. Potts, S. P. M. Roberts, J. Settele, H. Szentgyörgyi, B. E. Vaissière, M. Vaitis, M. Woyciechowski, I. Bazos, J. C. Biesmeijer, R. Bommarco, W. E. Kunin, T. Tscheulin, E. Lamborn, and T. Petanidou. 2011.** Assessing bee species richness in two Mediterranean communities: Importance of habitat type and sampling techniques. *Ecol. Res.* 26: 969–983.
- Nieto, A., S. P. M. Roberts, J. Kemp, P. Rasmont, M. Kuhlmann, M. G. Criado, J. C. Biesmeijer, P. Bogusch, H. H. Dathe, P. De Rúa, T. De Meulemeester, M. Dehon, A. Dewulf, F. J. Ortiz-sánchez, P. Lhomme, A. Pauly, S. G. Potts, C. Praz, M. Quaranta, V. G. Radchenko, E. Scheuchl, J. Smit, J. Straka, M. Terzo, and B. Tomozii. 2014.** European Red List of Bees. Publication Office of the European Union, Luxembourg.
- Oertli, S., A. Müller, and S. Dorn. 2005.** Ecological and seasonal patterns in the diversity of a species-rich bee assemblage (Hymenoptera:

- Apoidea: Apiformes). *Eur. J. Entomol.* 102: 53–63.
- Ollerton, J.** 2017. Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 48: 353–376.
- Ollerton, J., R. Winfree, and S. Tarrant.** 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*. 120: 321–326.
- Petanidou, T., and W. N. Ellis.** 1993. Pollinating fauna of a phryganic ecosystem: composition and diversity. *Biodivers. Lett.* 1: 9–22.
- Petanidou, T., and W. N. Ellis.** 1997. Interdependence of native bee faunas and floras in changing Mediterranean communities. *Conserv. bees*.
- Petanidou, T., V. Goethals, and E. Smets.** 2000. Nectary structure of Labiatae in relation to their nectar secretion and characteristics in a Mediterranean shrub community? Does flowering time matter? *Plant Syst. Evol.* 225: 103–118.
- Petanidou, T., and D. Vokou.** 1993. Pollination ecology of Labiatae in a phryganic (East Mediterranean) ecosystem. *Am. J. Bot.* 80: 892–899.
- Petanidou, T., A. Vujić, and W. N. Ellis.** 2011. Hoverfly diversity (Diptera: Syrphidae) in a mediterranean scrub community near Athens, Greece. *Ann. la Soc. Entomol. Fr.* 47: 168–175.
- Pires, M., and D. Pavon.** 2018. La flore remarquable des Bouches-du-Rhône. *Plantes, milieux naturels et paysages, Biotope.* ed. Mèze.
- Pocock, M. J. O., O. Johnson, and D. Wasiuk.** 2011. Succinctly assessing the topological importance of species in flower-pollinator networks. *Ecol. Complex.* 8: 265–272.
- Poisot, T., and D. Gravel.** 2014. When is an ecological network complex? Connectance drives degree distribution and emerging network properties. *PeerJ.* 2: e251.
- Popic, T. J., Y. C. Davila, and G. M. Wardle.** 2013. Evaluation of common methods for sampling invertebrate pollinator assemblages: net sampling out-perform pan traps. *PLoS One.* 8: e66665.
- Potts, S. G., B. Vulliamy, S. Roberts, C. O’Toole, A. Dafni, G. Ne’eman, and P. Willmer.** 2005. Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecol. Entomol.* 30: 78–85.
- R Core Team.** 2019. R: A language and environment for statistical computing.
- Rader, R., I. Bartomeus, L. A. Garibaldi, M. P. D. Garratt, B. G. Howlett, and R. Winfree.** 2016. Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113: 146–151.
- Rasmont, P., J. Devalez, A. Pauly, D. Michez, and V. G. Radchenko.** 2017. Addition to the checklist of IUCN European wild bees (Hymenoptera: Apoidea). *Ann. la Société Entomol. Fr.* 53: 17–32.
- Reille, M.** 1999. Pollen et spores d’Europe et d’Afrique du nord. Marseille, France.
- Ropars, L., L. Affre, L. Schurr, F. Flacher, D. Genoud, C. Mutillod, and B. Geslin.** 2020. Land cover composition, local plant community composition and honey bee colony density affect wild bee species assemblages in a Mediterranean biodiversity hot-spot. *Acta Oecologica.* 104: 103546.
- Ropars, L., I. Dajoz, and B. Geslin.** 2018. La diversité des abeilles parisiennes. *Osmia.* 7: 14–19.
- Salducci, M. D., H. Folzer, J. Issartel, J. Rabier, V. Masotti, P. Prudent, L. Affre, L. Hardion, T. Tatoni, and I. Laffont-Schwob.** 2019. How can a rare protected plant cope with the metal and metalloïd soil pollution resulting from past industrial activities? Phytometabolites, antioxidant activities and root symbiosis involved in the metal tolerance of *Astragalus tragacantha*. *Chemosphere.* 217: 887–896.
- Sánchez-Bayo, F., and K. A. G. Wyckhuys.** 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biol. Conserv.* 232: 8–27.
- Schurr, L., L. Affre, F. Flacher, T. Tatoni, L. Le Mire Pecheux, and B. Geslin.** 2019. Pollination insights for the conservation of a rare threatened plant species, *Astragalus tragacantha* (Fabaceae). *Biodivers. Conserv.* 28: 1389–1409.
- Sheffield, C. S., A. Pindar, L. Packer, and P. G. Kevan.** 2013. The potential of cleptoparasitic bees as indicator taxa for assessing bee communities. *Apidologie.* 44: 501–510.
- Sommaggio, D.** 1999. Syrphidae: Can they be used as environmental bioindicators? *Agric. Ecosyst. Environ.* 74: 343–356.
- Thebault, E., and C. Fontaine.** 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* (80). 329: 853–856.
- Ulrich, W., M. Almeida-Neto, and N. J. Gotelli.** 2009. A consumer’s guide to nestedness analysis. *Oikos.* 118: 3–17.
- Weiner, C. N., M. Werner, K. E. Linsenmair, and N. Blüthgen.** 2014. Land-use impacts on plant-pollinator networks: Interaction strength and specialization predict pollinator declines. *Ecology.* 95: 466–474.

- Westphal, C., R. Bommarco, G. Carré, E. Lamborn, N. Morison, T. Petanidou, S. G. Potts, S. P. M. Roberts, H. Szentgyörgyi, T. Tscheulin, B. E. Vaissière, M. Woyciechowski, J. C. Biesmeijer, W. E. Kunin, J. Settele, and I. Steffan-Dewenter. 2008.** Measuring bee diversity in different european habitats and biogeographical regions. *Ecol. Monogr.* 78: 653–671.
- Wilson, J. S., T. Griswold, and O. J. Messinger. 2008.** Sampling bee communities (Hymenoptera: Apiformes) in a desert landscape: are pan traps sufficient? *J. Kansas Entomol. Soc.* 81: 288–300.
- Zaitzev, V. F. 2007.** Contributions to the Palaearctic fauna of the dipteran families Bombyliidae and Mythicomyiidae (Diptera): I. *Entomol. Rev.* 87: 159–173.
- Zaitzev, V. F. 2008.** Contributions to the Palaearctic fauna of the dipteran families bombyliidae and mythicomyiidae (Diptera): II. *Entomol. Rev.* 88: 186–198.

## Partie 2 - Révision du genre *Pelecocera* en France et description d'une nouvelle espèce (Diptera : Syrphidae)

Article en préparation pour *Zootaxa*



10<sup>th</sup> International Symposium on Syrphidae, 8<sup>th</sup> – 12<sup>th</sup> September 2019, Mytilene, Greece



### Revision of *Pelecocera* from France, and description of a new species (Diptera : Syrphidae)

Xavier Lair<sup>(1)</sup>, Lise Ropars<sup>(2)</sup>, Benoît Geslin<sup>(2)</sup>, Elise Minssieux<sup>(3)</sup> & Gabriel Nève<sup>(2)</sup>

(1) 3 Quartier du Pujol, 66730 Sourmia, France. ✉ : x.lair@laposte.net

(2) Aix-Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, IMBE UMR 7263, 13331 Marseille cedex 3, France.

✉ : lise.ropars@imbe.fr, benoit.geslin@imbe.fr, gabriel.neve@imbe.fr

(3) 1 Carrer del Trot, 66500 Mosset, France. ✉ : elise.minssieux@gmail.com

#### Introduction

Recent field work in France led to the discovery of *Pelecocera* (*Chamaesyphus*) specimens which could not be assigned to any known species.

Extensive revision of French material showed that these specimens belong to a hitherto undescribed species, which we name here species F1, pending a formal description elsewhere.

Some of the numerous specimens we checked were reidentified, and we present here a brief description of the distribution of the French *Pelecocera* species.

#### *Chamaesyphus* or *Pelecocera*?

Phylogeny work by Ståhlis et al. (2004) and Vujčić et al. (2019) question the monophilies of the subgenera *Pelecocera* and *Chamaesyphus*. Pending clarification of this question, we opted for the conservative name *Pelecocera* for the whole genus.

#### Key

A new key has been prepared for French *Pelecocera*. Feel free to take a copy. Please amend it and return your comments to the authors! Thank you!

The shape of the swollen frons is a key identification character



#### *Pelecocera tricincta* Meigen, 1822

##### Distribution and habitat



This is the most widely distributed species in France. We could not trace all individual data used for the recent atlas (Speight et al. 2018). Our data are shown in black dots.

This species is found in open ground and conifer forests, in June and September, plus April and May in southern Europe (Speight 2018).

#### *Pelecocera scaevoides* (Fallen, 1817)

##### Distribution and habitat



This species is found exclusively in mountain habitats, except one locality in Meuse (NE France). Specimens previously ascribed to this species from lowland localities in Aude were found to be *P. pruinosomaculata*. The old data from Hyères (Abeille de Perrin leg., quoted in Ségué 1961), being the only one from low altitude in Mediterranean climate, probably also refer to another species.

#### Species F1

##### Specific characters

The face protrudes forward.



The abdomen is very dark, with or without two yellow spots on tergite 5 in females.



The head shows a slightly swollen frons which ends ahead of the fore ocellus, at a distance ca. twice the diameter of an ocellus.

Black shiny face stripe; strongly pollinose face sides, appearing light grey.

Wide zygomae along the eyes, reminiscent of *Cheliosia*.

On the specimens we have collected so far, one female has the abdomen entirely black, another has 2 large orange spots on the tergite 5, and the 3rd female has 3 large pairs of brown spots on the tergites 3, 4 and 5, without any pollinosity.

##### Distribution and habitat



Species F1 was found between 3 April and 3 May on calcareous Mediterranean scrubland dominated by *Thymus* and *Cistus* bushes, in the French départements of Pyrénées Orientales and Bouches-du-Rhône. These two localities are 360 km apart. It is probable that **Species F1** is more widely distributed.

#### *Pelecocera lusitanica* Mik, 1898

##### [=*Pelecocera lugubris* Perris, 1839]

##### Distribution and habitat



This species is known only from three departments in France, with very few recent data.

Our revision invalidated data from Pyrénées Orientales and Hérault, and questioned the old unverifiable data from Hyères, Var (Abeille de Perrin leg., quoted by Ségué 1961).

*P. lusitanica* is found on coastal dunes, and heathlands on sand, not far from the coast. In one locality the imagines are found from March to November, elsewhere they are found either in early Spring (March-April) or late Autumn (October). Whether these reflect two activity period around estivation as imagines or two distinct generations is not known.

##### Taxonomical note

Perris (1839) described this species under the name *Pelecocera lugubris*. This species is mainly known nowadays as *P. lusitanica* Mik, 1898. The type material could not be traced. Perris's original description fits the French material of *P. lusitanica* we have checked. Given the present main name usage, we do not wish to change the name of this taxon back to *P. lusitanica* Perris, 1839.

#### *Pelecocera caledonica* Collin, 1940

##### [=*Chamaesyphus escorialensis* (Strobl, 1909)?]

##### Distribution and habitat



Four localities are currently known in France. *P. caledonica* was found in September near the coast in Manche département in a heathland habitat, in areas not unlike its known habitats in Scotland and Fennoscandia. At 1500 m altitude in Pyrénées orientales it was found in September, then in October on cool north-facing slopes with *Pinus* and *Calluna* at low altitudes, and in Var it was found in November in open *Quercus suber* forests.

##### Taxonomical note

According to Pape & Evenhuis (2019), *Chamaesyphus escorialensis* (Strobl, 1909) should be the valid name for *Chamaesyphus caledonicus* Collin, 1940. This is followed by Krpac et al. (2011), but not by Speight (2017) nor by Stubbs & Falk (2002). For the sake of continuity, we have chosen to follow the most common usage, and we refer to *P. caledonica*, pending information regarding this synonymy.

#### *Pelecocera pruinosomaculata* (Strobl, 1906)

##### Distribution and habitat



This species seems more eurytopic than the other *Pelecocera* species, as it has been found on Mediterranean sand dunes, scrublands with *Buxus* and *Thymus* on limestone or metamorphic schist at 500 m altitude, calcareous grasslands with *Juniperus* at 700-800 m altitudes, heathlands with *Erica arborea* or *Pinus* and *Cistus laurifolius*, heathlands at 600 m altitudes. Depending on the location the species is found in Spring (April-May) or in the Autumn (September – October). Autumn populations may be numerous and are polymorphic, while Spring data are usually of single individuals.

##### References

- Kypac V. et al. 2011. New data on hover-flies (Diptera : Syrphidae) in Macedonia. *Entomol Oud* 2011, 45 : 185-200.
- Pape T & Evenhuis N. 2019. *Chamaesyphus caledonicus*, record # 48564. *Systema Dipteroi*, Version 2.4. <http://tdr.zoobank.org/ItemIdentifier/Deba8a7687>, accessed on 31 Aug. 2019.
- Perris E. 1839. Notices sur quelques dipteres nouveaux. *Annls Soc entomol France*, 1838, 47-53.
- Ségué E. 1961. Dipteres Syrphides en Europe occidentale. *Mém Mus Nat Hist Nat N S, A Zoologie*, 23: 248 p.
- Speight M.G.D. 2017. Species accounts of European Syrphidae. 2017. *Syrphid the Net* 97, 294 pp. Syrphid the Net publications, Dublin.
- Ståhlis G., et al. 2004. Phylogenetic relationships of the genus *Cheliosia* and the tribe Rhingini (Diptera, Syrphidae) based on morphological and molecular characters. *Cladistics* 20, 105-122.
- Stubbs A. E. & Falk S. 2002. British hoverflies. *British Entomol & Nat Hist Soc*.
- Vujčić A. et al. 2019. Hidden European Diversity: A New Monotypic Hoverfly Genus (Diptera, Syrphidae: Entellinae: Rhingini). *Zool J Linn Soc* 185: 1188-1211.

##### Acknowledgements

Thanks to J. Claude, S. Bot, R. Desvats, R. Coukemb, C. Dussal, D. Guichet, A. Haardt, D. Laurent, T. Lehard, A. Livry, T. Mellecour, X. Mengual, J.-P. Serreau, B. Tissot, M.G.D. Speight, R. C. Thompson, E. Tissot, A. Vialat and A. von Eck for help in various aspects of the project.



### Partie 3 - Analyse de la diversité génétique des abeilles domestiques

#### Contexte

Les habitats méditerranéens riches en ressources florales sont intéressants pour les apiculteurs qui peuvent y installer de nombreuses colonies d'abeilles domestiques (Geldmann & González-Varo, 2018). Ces abeilles domestiques, sont sélectionnées par les apiculteurs afin d'améliorer la production du miel, de privilégier des caractéristiques comportementales telles que la non-agressivité lors de l'ouverture de la ruche, l'efficacité dans la recherche de nourriture, la résistance aux grandes variations de température ou aux agents pathogènes (Neumann & Blacquière, 2017). À l'heure actuelle, de nombreuses abeilles domestiques sont issues de croisements entre plusieurs sous-espèces d'*Apis mellifera*. En France, l'abeille noire, *Apis mellifera mellifera* est la sous-espèce indigène (De la Rúa et al., 2009). Celle-ci peut s'hybrider avec d'autres sous-espèces non indigènes (provenant de lignées africaines, nord-méditerranéennes ou orientales). Dans le but de conserver la sous-espèce indigène, *Apis mellifera mellifera* est la cible de plusieurs programmes de conservation (De la Rúa et al., 2009; Alburaki et al., 2011; Parcs Nationaux de France, 2016). Ainsi, plusieurs conservatoires de l'abeille noire ont été créés en France avec comme objectif principal de maintenir la diversité génétique de cette sous-espèce (*Apis mellifera mellifera*).

Au sein du Parc national des Calanques, *Apis mellifera* est responsable de la plus grande diversité d'interactions se nourrissant sur 14 espèces végétales (Partie 1, Fig. 2, page 81, Ropars, Affre, Aubert, et al., 2020). Son abondance élevée est due à l'installation de 450 colonies par les apiculteurs au printemps pour produire du miel de garrigue dominé par *Rosmarinus officinalis* et *Thymus vulgaris*. Cependant, la diversité des sous-espèces d'abeilles mellifères utilisées est mal connue. Pourtant, l'utilisation de l'abeille noire, *Apis mellifera mellifera*, fait l'objet du critère facultatif n°7 du Règlement d'Usage Catégoriel « Miel et autres produits de la ruche » pour obtenir la marque Esprit Parc sur des produits de la ruche comme le miel. Connaître cette diversité pourrait donc être un outil important pour adapter le règlement national aux spécificités territoriales (Parc Nationaux de France, 2016).

## Méthode

L'analyse des sous-espèces d'abeilles mellifères a été effectuée sur les individus capturés lors des campagnes terrain de 2017 et 2018 (Campagnes 7 et 9 dans le Tableau 1 de l'article présenté en Partie 1 de ce chapitre). Le site web Apiclass (<http://apiclass.mnhn.fr>) a été utilisé pour identifier les sous-espèces des individus d'*A. mellifera* collectés (Baylac et al., 2008). Ce logiciel utilise les caractéristiques morphométriques des ailes pour attribuer l'appartenance génétique à une sous-espèce (Nawrocka et al., 2018). Pour chaque individu, des photos des ailes antérieures droites ont été prises avec une loupe binoculaire équipée d'une caméra (TOUPCAM™ 5.1MP). La photographie a ensuite été transférée sur le site web Apiclass, et le logiciel place automatiquement 19 points correspondant aux intersections des nervures principales de l'aile antérieure. Le logiciel compare l'emplacement des points à une base de données et affiche un pourcentage d'affiliation pour chaque sous-espèce avec un seuil de confirmation du résultat (le résultat est valide lorsque  $\rho < 0,05$ ). Nous avons considéré qu'un individu appartenait strictement à une sous-espèce lorsque le pourcentage d'affiliation pour cette sous-espèce était de 90% ou plus (Lehébel-Péron, 2017). Le cas échéant, les individus étaient considérés comme des hybrides entre plusieurs sous-espèces. Pour chaque hybride, nous avons également enregistré son appartenance à une lignée (M - lignée Ouest-Méditerranéenne, A - lignée Africaine, C - lignée Nord-Méditerranéenne et O - lignée Orientale).

## Résultats

Lors des deux années d'inventaires, 172 individus d'*Apis mellifera* ont été collectés. Trente individus n'ont pas atteint le seuil de validation d'appartenance à une sous-espèce, requis par Apiclass pour être analysé correctement ( $\rho > 0,05$ ) et ont donc été exclus du processus d'identification des sous-espèces. Parmi les 142 individus restants, 11 individus ont été affectés à la sous-espèce *mellifera* (8,8%), deux individus à la sous-espèce *anatoliaca* (1,4%), deux individus à la sous-espèce *caucasica* (1,4%), un individu a été affecté à la sous-espèce *intermissa* (0,7%), un individu a été attribué à la sous-espèce *carnica* (0,7%) et les 125 autres individus ont été considérés comme étant des hybrides (88,0%) principalement entre *Apis mellifera mellifera* et *Apis mellifera intermissa*. Selon Apiclass, 78 individus appartenaient à la lignée A (lignée africaine - 54,9%), 46 à la lignée M (lignée Ouest-Méditerranéenne -

32,4%), 10 à la lignée C (lignée Nord-Méditerranéenne - 7,0%) et 8 à l'O (lignée Orientale - 5,7%).

### Discussion

Au sein du Parc national des Calanques, seuls 11 individus de la sous-espèce *Apis mellifera mellifera* ont été trouvés. *A contrario*, nous avons constaté que le nombre d'hybrides était très élevé (88%) par rapport au Parc national des Cévennes (30,8%) (Lehébel-Péron 2017). Le faible pourcentage d'hybride au sein du Parc national des Cévennes peut s'expliquer par la présence encore importante de certaines pratiques apicoles traditionnelles comme l'utilisation de ruchers troncs. Au vu de la forte présence d'hybride sur le territoire du Parc national des Calanques, nous nous interrogeons donc sur la pertinence d'utiliser ce critère facultatif de l'abeille noire, *Apis mellifera mellifera*. En effet, peu d'apiculteurs ont connaissance de la lignée ou sous-espèce des abeilles domestiques qu'ils utilisent. Un questionnaire distribué à l'automne 2017, en collaboration avec le Parc national des Calanques, nous indiquait que la plupart des apiculteurs pensaient utiliser l'abeille noire. Cependant, la lignée Africaine, comprenant la sous espèce *A. m. intermissa*, s'avère dominante sur le Parc national des Calanques (78 individus). Cette lignée semble être plus adaptée aux climats arides méditerranéens, ce qui pourrait expliquer son utilisation par les apiculteurs présents sur le territoire.

De plus, même si ce critère facultatif est mis en place, il sera difficile, au regard de nos résultats, pour les apiculteurs d'empêcher leurs colonies de s'hybrider potentiellement entre elles, ou avec des colonies férales. De même, les essaims d'abeilles peuvent se disperser sur une distance assez longue et il n'y a aucun moyen de contrôler leur installation dans le parc (Schmidt 1995). Enfin, les mâles à la recherche de partenaires pourraient également voler sur de très grandes distances et se reproduire avec des populations locales (X. Lair, comm. Pers.) favorisant encore l'hybridation entre deux sous-espèces.

Pour confirmer ces résultats, avec l'accord des apiculteurs, il faudrait également analyser les abeilles domestiques directement à la ruche pour identifier la diversité génétique au sein de chaque rucher. Finalement, puisque le seuil de validation d'appartenance à une sous-espèce n'a pas été atteint pour certains individus collectés, la méthode morphométrique d'Apiclass pourrait être complétée par des études génétiques.

## Références

- Alburaki, M., S. Moulin, H. Legout, A. Alburaki, and L. Garnery. 2011.** Mitochondrial structure of eastern honeybee populations from Syria, Lebanon and Iraq. *Apidologie*. 42: 628–641.
- Baylac, M., L. Garnery, D. Tharavy, J. Pedraza-Acosta, A. Rortais, and G. Arnold. 2008.** ApiClass, an automatic online wing morphometric expert system for honeybee worker identification. (<http://apiclass.mnhn.fr>).
- Geldmann, J., and J. P. González-Varo. 2018.** Conserving honey bees does not help wildlife. *Science* (80). 359: 392–393.
- De la Rúa, P., R. Jaffé, R. Dall’Olio, I. Muñoz, and J. Serrano. 2009.** Biodiversity, conservation and current threats to European honeybees. *Apidologie*. 40: 263–284.
- Lehébel-Péron, A. 2017.** L’abeille noire et la ruche-tronc, approche pluridisciplinaire de l’apiculture traditionnelle cévenole : histoire, diversité et enjeux conservatoires. *Sciences des productions animales*, Université Montpellier II.
- Nawrocka, A., I. Kandemir, S. Fuchs, and A. Tofilski. 2018.** Computer software for identification of honey bee subspecies and evolutionary lineages. *Apidologie*. 49: 172–184.
- Neumann, P., and T. Blacquièrre. 2017.** The Darwin cure for apiculture? Natural selection and managed honeybee health. *Evol. Appl.* 10: 226–230.
- Parc Nationaux de France. 2016.** Esprit Parc National. (<https://www.espritparcnational.com/la-marque-esprit-parc-national/beneficier-de-la-marque/boite-outils>).
- Requier, F., L. Garnery, P. L. Kohl, H. K. Njovu, C. W. W. Pirk, R. M. Crewe, and I. Steffan-Dewenter. 2019.** The conservation of native honey bees is crucial. *Trends Ecol. Evol.* 34: 789–798.
- Ropars, L., L. Affre, M. Aubert, C. Fernandez, F. Flacher, D. Genoud, F. Guiter, C. Jaworski, X. Lair, G. Nève, L. Schurr, and B. Geslin. 2020.** Pollinator specific richness and their interactions with local plant species: ten years of sampling in Mediterranean habitats. *Environ. Entomol.*
- Schmidt, J. O. 1995.** Dispersal Distance and Direction of Reproductive European Honey Bee Swarms (Hymenoptera: Apidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 68: 320–325



*Apis mellifera* sur *Rosmarinus officinalis* © C. Jaworski





## **CHAPITRE II – L'occupation du sol, la flore locale et la densité d'abeilles domestiques affectent les abeilles sauvages dans un point chaud de biodiversité méditerranéenne**

Identifier les facteurs environnementaux qui structurent les assemblages d'espèces d'abeilles sauvages est essentiel dans un contexte de déclin mondial des pollinisateurs. Nos objectifs sont d'explorer l'effet de : a) l'occupation du sol (zone anthropique, garrigue, forêt et roche), b) la composition de la communauté végétale locale et c) la densité de colonies d'abeilles domestiques sur les assemblages d'espèces d'abeilles sauvages.

Nous avons constaté que les grandes espèces d'abeilles sauvages (taille du corps  $> 1.2\text{cm}$ ) étaient influencées par l'occupation du sol dans un rayon de 1000 m. Plus précisément, nous avons observé qu'une hétérogénéité d'occupations du sol au sein d'un rayon de 1000m était liée à une plus grande richesse d'abeilles sauvages de grande taille, tandis que l'abondance et la richesse des abeilles de grande taille étaient négativement affectées par la densité de colonies d'abeilles domestiques. D'autre part, les petites espèces d'abeilles sauvages (taille du corps  $\leq 1.2\text{cm}$ ) étaient influencées par la composition de la communauté végétale locale au sein des parcelles de  $100\text{m}^2$  et également par l'occupation du sol dans un rayon de 1000m. Leur présence est liée à la composition locale d'espèces végétales caractéristiques des sols profonds des garrigues.

Le Parc national des Calanques, seul parc européen situé à l'interface avec une grande ville et donc soumis à des pressions anthropiques fortes, englobe plusieurs types d'habitats bénéfiques pour supporter une importante diversité d'abeilles sauvages. Cependant, les activités apicoles autorisées sur le territoire de cette aire protégée pourraient compromettre le maintien des populations des grandes abeilles solitaires.



Vue panoramique du Redon, Marseille, 9<sup>e</sup> arrondissement. © L. Ropars



**Land cover composition, local plant community composition and honey bee colony density affect wild bee species assemblages in a Mediterranean biodiversity hot-spot**

*Published in Acta Oecologica*

<https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103546>

Lise Ropars<sup>1</sup>, Laurence Affre<sup>1</sup>, Lucie Schurr<sup>1</sup>, Floriane Flacher<sup>1</sup>, David Genoud<sup>2</sup>, Clémentine Mutillod<sup>1</sup>, Benoît Geslin<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Aix Marseille Université, Avignon Université, CNRS, IRD, IMBE, Marseille, France.

<sup>2</sup> Domaine Bellevue 2, 11290 Arzens, France.

### Highlights

- 87 wild bee species collected on a two year survey within a protected area.
- Diversity of land cover composition favors wild bee species richness.
- Small bees related to the local plant community composition within 100m<sup>2</sup> plots.
- Large bee abundance and richness decrease with increasing honey bee colony density.

### Abstract

Identifying environmental drivers which structure wild bee species assemblages appears essential in a context of worldwide pollinator decline. During a two-year survey, we studied wild bee species assemblages in an 85km<sup>2</sup> protected area dominated by Mediterranean scrubland, the Calanques National Park, located in southern France. Our objectives were (i) to assess the composition of the wild bee species assemblages, and (ii) to explore the effect of a) land cover composition (anthropogenic zone, low scrubland, forest and rocky land cover), b) local plant community composition, and c) honey bee colony density on wild bee species assemblages. On 17 circular 100m<sup>2</sup> plots, we collected 541 specimens belonging to 87 wild bee species. We found that large bee species were significantly influenced by land cover composition within a 1000m radius. More specifically, we observed that the presence of a diversified land cover composition within a 1000m radius maximized large wild bee species richness, whereas large bee abundance and richness were negatively affected by honey bee colony density. Small wild bee species were structured by the local plant community composition within 100m<sup>2</sup> plots and by land cover composition within a 1000m radius. Their occurrence were related to the local composition of plants growing on deep soils in scrublands. The Calanques National Park, which is the only European park located at the interface with a large city and consequently suffers from anthropic pressure, encompasses several types of land cover which are beneficial for a wide diversity of bees. However, we

would like to raise awareness among park managers regarding beekeeping activities within this territory which includes diverse types of land cover favorable for wild bee species.

**Keywords:** wild bee species assemblages; scrublands; plant community; floral resource competition; honey bee density.

## Introduction

Over the past decades, several studies have reported major losses of insects mostly due to habitat changes, pollution (fertilizers, pesticides, urban and industrial pollutants), invasive species and climate change (Burkle et al., 2013; Hallmann et al., 2017; Potts et al., 2010; Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019). Among all insects, pollinators are essential for the maintenance of the pollination function, to support the productivity of agricultural systems and the reproduction of wild plant species (Ollerton et al., 2011; Potts et al., 2016). Their decline has been linked to the decrease in natural habitats and floral resources as a consequence of land cover changes (Potts et al., 2010). For example, in Britain, over the last thirty years, Powney et al. (2019) observed a decline of 33% of hoverflies and wild bee abundance due to habitat loss, climate change, and pesticide use. The European Red List of bees estimated that at least 9.2% of the 1965 wild bees occurring in Europe are threatened (near threatened status - NT) or endangered (vulnerable, endangered and critically endangered status - VU, EN, CR) (Niето et al., 2014). However, for up to 55.6% of wild bee species, there is still not enough data to determine their protection status. Given this reported loss of insects and pollinators, we still need to survey wild bee species and determine what are the main environmental drivers that structure their species assemblages. In France, 961 wild bee species have been described according to the latest version of the French Taxonomic Referential (Gargominy et al., 2018). The European Red List of bees estimates that species richness ranges from 556 to 730 in southern France, most being endemic to the Mediterranean basin (Gargominy et al., 2018; Niето et al., 2014). This region is one of the world's biodiversity hotspots where plant-pollinator communities are the most diverse (Medail and Quezel, 1999; Petanidou and Lamborn, 2005). But to date, few studies have attempted to understand what are the local and landscape drivers that structure wild bee species assemblages in these habitats.

At the local scale, abundance and species richness of wild bees can be influenced by their resource needs such as floral rewards (e.g. pollen and nectar) or nesting sites (clay, sand, gravel, wood, pre-existing cavities, soft-pith stems or snail shells) (Cane et al., 2007; Steffan-Dewenter et al., 2002; Torné-Noguera et al., 2014; Westrich, 1996; Xie et al., 2013). Wild bee richness and abundance can be also linked to land cover composition. For example, the increase in impervious surfaces at the landscape scale due to urbanization could negatively affect wild bee species assemblages (Fortel et al., 2014; Geslin et al., 2013; Hall et al., 2017; but see Hamblin et al., 2018; Theodorou et al., 2020) while the proximity and the amount of

natural habitats can increase bee abundance and richness (Le Féon et al., 2010). As a general trend, the response of wild bee species assemblages to environmental conditions strongly depends on their body size (Bennett and Lovell, 2019; Bommarco et al., 2010). Larger bees (i.e., total body length > 11.5 mm) are generally more sensitive to land cover modifications within a radius ranging from 750 to 1250m whereas smaller bees (i.e., total body length  $\leq$  11.5 mm) are more affected by local environments (Hopfenmüller et al., 2014; Tscheulin et al., 2011).

Finally, wild bee communities can also be influenced by beekeeping activities. For example, a high density of honey bee colonies can lead to indirect competition for floral resources between wild and domesticated pollinators (Cane and Tepedino, 2016; Geldmann and González-Varo, 2018; Geslin et al., 2017; Henry and Rodet, 2018; Mallinger et al., 2017; Ropars et al., 2019; Valido et al., 2019). Recently, at least two studies in Mediterranean ecosystems have highlighted that high honey bee colony density can reduce the availability of pollen and nectar for wild bees (Henry and Rodet, 2018; Torné-Noguera et al., 2016). Torné-Noguera et al. (2016) showed that visitation rates of wild bees decreased as the distance to the nearest apiary decreased in the El Garraf Natural Park in Spain, and Henry and Rodet (2018) showed that the foraging success of wild bees decreased closer to the apiaries in scrubland land cover in southern France.

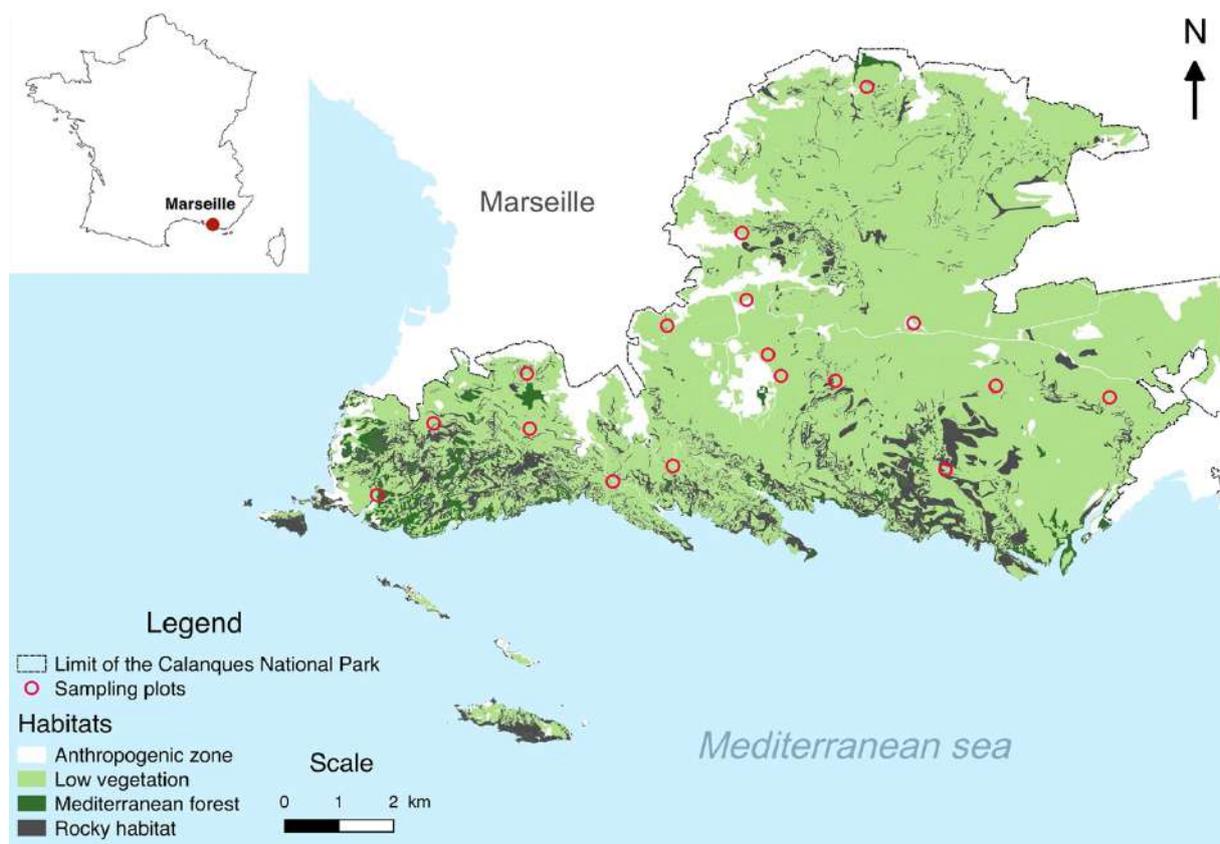
Here, we studied the effects of local and landscape drivers including honey bee colony density on wild bee species assemblages in a protected national park (Calanques National Park) in the vicinity of Marseille (France). Our goals were to identify the main drivers of bee species assemblages in order to provide tools to land managers to achieve more efficient managing practices. On the basis of a two-year census, we explored the following questions: (i) What is the wild bee richness in the Calanques National Park, located in a Mediterranean biodiversity hotspot? (ii) Are large and small wild bee species assemblages structured by a) land cover composition, b) local plant community composition and c) honey bee colony density? We expected large wild bee species assemblages to respond to environmental drivers at a larger scale (i.e. land cover) than small bee species assemblages which should rather be structured by local drivers (i.e. local plant community composition). We also expected honey bee colony density to negatively affect the richness and the abundance of large wild bee species due to their similar qualitative and quantitative feeding requirements.

## Methods

### ***Study site***

The study was conducted in 2017 and 2018 in the Calanques National Park (43°13'27.55" N, 5°28'2.92"E, near Marseille, France) (Fig. 1). This National Park is part of the Mediterranean basin and covers 85km<sup>2</sup>. The climate is Mediterranean, characterized by hot and dry summers. Precipitation mostly occurs in autumn with an annual mean of 515.4mm (see Supplementary

material Table 1). The year 2017 was very dry with a total precipitation of 282.6mm, while 2018 was wetter with 816.6mm. The geological substrate is dominated by dolomitic or Urgonian limestone and puddingstone (Pires and Pavon, 2018). The studied area, dominated by Mediterranean scrubland, presents 1936 plant species, subspecies and varieties, with 83 plant species protected at regional or national level (SILENE Database available on <http://flore.silene.eu>; com. pers. Calanques National Park). Within the western part of this National Park, we selected 17 circular 100m<sup>2</sup> plots within a homogeneous Mediterranean low scrubland cover dominated by *Rosmarinus officinalis*, *Thymus vulgaris*, *Cistus albidus* and *Cistus monspeliensis* as main floral resources. Each plot included at least 3 individuals of *Rosmarinus officinalis* and 3 individuals of *Cistus albidus*. Only one plot, in the eastern part of the park, did not present any *Cistus albidus* individuals but individuals of a closely related species, *Cistus monspeliensis*. The nearest distance between two plots ranged from 460m to 3536m. Plot ranged in altitude from 19m to 274m and their distance to the coast from 309m to 7647m (Fig. 1). The number of honey bee colonies around each plot was taken into account to characterize plots near to and far from apiaries.



**Figure 1:** Boundaries and limits of the western part of Calanques National Park. Red circles correspond to each sampling plot. Geographical data were obtained from the Calanques National Park.

## ***Bee sampling***

Sampling sessions were conducted in 2017 (N = 10) and 2018 (N = 5), from February to June, which is the main flowering period of the plant community. Very few flowers were observed in July and August due to severe droughts. When weather conditions were favorable (no rainy or windy days), we sampled wild bees on the 17 plots, through sweep netting, according to two sampling protocols. Following the definition of Nielsen et al. (2011), the first method, 'observation quadrats', consisted in sampling each bee visiting a flower on three well-bloomed one-square meter quadrats for 5 min in 2017 and 10 min in 2018, which equates a total of 50 min per plot for each year. The second method, 'variable transect walks', consisted in sampling all wild bees (foraging on flowers or not) on the entire 100m<sup>2</sup> plot for 20 min in order to actively capture a maximum of bee individuals. Bees were then kept in jars filled with cork fragments soaked with ethyl acetate. To account for temperature variations within a day, we alternatively visited each plot in the morning or in the afternoon.

All captured specimens were pinned and dried prior to identification by professional taxonomists (E. Dufrière for cuckoo bee species, D. Genoud for Andrenidae, Anthophorini, *Colletes* sp. and Halictidae and M. Aubert for Megachilidae, Ceratini and *Hylaeus* sp.). For statistical analyses, we classified bee species according to their total body length following the identification keys of Amiet (Amiet, 2010, 1996; Amiet et al., 2014, 2007, 2001, 1999), with larger body bees > 12 mm which corresponds to the mean body length of *A. mellifera* worker size and smaller body bees ≤ 12 mm (Albrecht et al., 2007; Bosch et al., 1997; Henry and Rodet, 2018).

We estimated the total bee species richness with Chao1, Jackknife1 and Jackknife2 indexes excluding honey bee species (Gotelli and Colwell, 2011). We used the function `ChaoSpecies()` within the Spade-R package on the R version 3.6 software (Chao et al., 2016; R Core Team 2019). The species accumulation curve was obtained with the `specaccum()` function from the vegan package and is provided in Supplementary Materials (Oksanen et al., 2015).

## ***Environmental drivers***

### Land cover composition

We computed land cover composition within a 500m and 1000m radius around each of our plots using Quantum-GIS (QGIS Development Team, 2019). Radius sizes were chosen based on the literature regarding wild bee mean flight distances (Zurbuchen et al., 2010) to encompass foraging or dispersal ranges of small and large wild bees (Greenleaf et al., 2007; Steffan-Dewenter et al., 2002). We used the French CORINE Land Cover 2012 data provided by the Calanques National Park to classify land cover. For each scale (500m and 1000m radius), we computed the area of four different land covers from the polygon layer of CORINE Land Cover 2012: anthropogenic zone (agricultural and artificial land cover), low vegetation (heathland, scrublands, lawns and meadows), forest and rocky land cover (rocks, screes and

sand, rocky coasts and sea cliffs). The land cover composition was expressed in our statistical analyses as their proportions within each radius. However, as we did not find any response linking land cover composition within a 500m radius and the assemblages of both small and large bee species, we only present hereafter analyses relative to land cover composition within the 1000m radius; this absence of results is nevertheless discussed in the Discussion section.

#### Local plant community composition

We performed an exhaustive floristic survey on each circular 100m<sup>2</sup> plot to characterize the plant community. Each plant individual growing in the plot was noted and carefully identified to the species level. For each plant species, we specified a slightly modified Braun-Blanquet index which showed the relative area covered by the species within each 100m<sup>2</sup> circular plot (0: absence of the species; +: scarce individuals; 1: 1–10% of the area covered by species; 2: 10–25% of the area covered by species; 3: 25–50% of the area covered by species; 4: 50–75% of the area covered by species; 5: 75–100% of the area covered by species) (Maabel, 1979; Van Der Maarel, 1975).

#### *Apis mellifera* density

Twice a year, we listed apiaries in the park and counted the number of colonies. These surveys were supplemented by information provided by the landowners of the Calanques National Park, the French government's veterinary service, the beekeepers and beekeeping associations. Then, we quantified honey bee density using a spatially explicit density score (SEDs hereafter) inspired by the work of Henry et al. (2012). Several authors report that the average foraging distance achieved by a honey bee is about 1000m and up to 10000m (Couvillon et al., 2015; Steffan-dewenter, 2003). To take this information into account, the number of colonies located outside the 1000m radius around each plot was weighted by 1/D<sup>2</sup> where D is the distance expressed in kilometers between the apiary considered and a plot. This spatially explicit density score is a distance weighted sum of colony numbers in all apiaries located in the Calanques National Park and this score was calculated for each plot. The complete formula is:

$$SEDs_x = \sum_{i=1}^N \frac{Colonynumber_i}{D_{xi}^2}$$

With X, a considered plot; i, a considered apiary and N the number of apiaries.

An increase in the number of colonies near the plot will lead to an increase in the SED score. This score allowed us to include both the distance to apiaries and the number of colonies in each apiary.

#### **Data analysis**

##### Covariation with land cover composition and local vegetation

We conducted multivariate analyses to assess the impact of the land cover composition on small and large bee species assemblages. First, we conducted correspondence analyses (CA)

on the bee species assemblages per plot (16 plots for small bees – one plot had no small bee individuals – and 17 plots for large bees). To accurately build the CA analysis, each bee species present in a single plot only was removed from the analysis. Secondly, we built principal component analyses (PCA) relative to land cover composition at 500m and 1000m. Finally, with these two previous analyses, we performed co-inertia analyses between bee data and environmental data. Co-inertia analysis is used to study species-environment relationships and highlights species community composition (Dolédec and Chessel, 1994; Le Féon et al., 2010). Co-inertia significance was obtained using Monte Carlo random permutation tests with 999 repetitions. All these analyses and tests were performed with the *ade4* package of the R Cran software (Dray and Dufour, 2007; R Core Team 2019). Following the same method, multivariate analyses with the local plant community composition within the 100m<sup>2</sup> plots were performed. As previously stated, a CA was performed on small and large bee species assemblages. Then, we built PCAs relative to the local plant community composition for each plot. In order to prevent distortion, each plant species present in only one plot was removed from the PCA (Sydenham et al., 2015). Finally, we performed co-inertia analyses between bee and plant data, and significance was also obtained by Monte Carlo random permutation tests with 999 repetitions.

#### Effect of land cover composition and local vegetation on wild bee richness and abundance

We analyzed richness and abundance of small and large wild bee species (data were pooled on a yearly basis in each plot). To assess the impact of each land cover on small and large wild bee species, we conducted generalized linear models following a Poisson distribution to deal with count data. No random effect was included in these models because the land cover did not vary between the two years. Then, to explore the effect of local plant community composition, we recorded plant richness per plot and used the same generalized linear models following a Poisson distribution. Finally, to assess the effect of honey bee colony density on wild bee species assemblages, we used generalized linear mixed models. We added the year as a random effect since honey bee colony density varied between 2017 and 2018. We used *lme4* package to build these models (Green and Ben, 2019). For all models built, the best models were selected with the lowest AIC criterion, with a  $\Delta AIC \geq 2$  against the null model.

## Results

### ***Bee species assemblages***

During the two-year survey, we collected 269 and 272 bee specimens in 2017 and 2018 respectively. Net samples over the two years returned 87 wild bee species belonging to five families (Andrenidae – 18 species; Apidae – 21 species; Colletidae – 10 species; Halictidae – 20 species and Megachilidae - 18 species). The three most captured species were *Apis mellifera* (21.4%) followed by *Rhodanthidium sticticum* (7.4%) and *Anthophora dispar* (6.9%) (see Supplementary Materials, Table 2). Three sampled species were considered near

threatened and one endangered (respectively *Andrena ovatula*, *Colletes albomaculatus*, *Lasioglossum pygmaeum* and *Lasioglossum soror*) according to the European Red List of bees. Finally, 19 of the captured species (21.8%) were considered as 'data deficient' in the European Red List of bees.

Excluding honey bee species, the total estimated bee species richness reached  $113 \pm 12$  species with Chao1 index, and between  $121 \pm 8$  and  $133 \pm 14$  species with Jackknife1 and 2 indexes respectively. The collected bee species richness thus accounted for 65%–77% of the estimated richness obtained by Jackknife2 and Chao1 indexes respectively (72% for Jackknife1). We plotted a species accumulation curve which is provided in the Supplementary Material Fig. 1.

### ***Effect of environmental drivers on large bee species assemblage***

#### Land cover composition

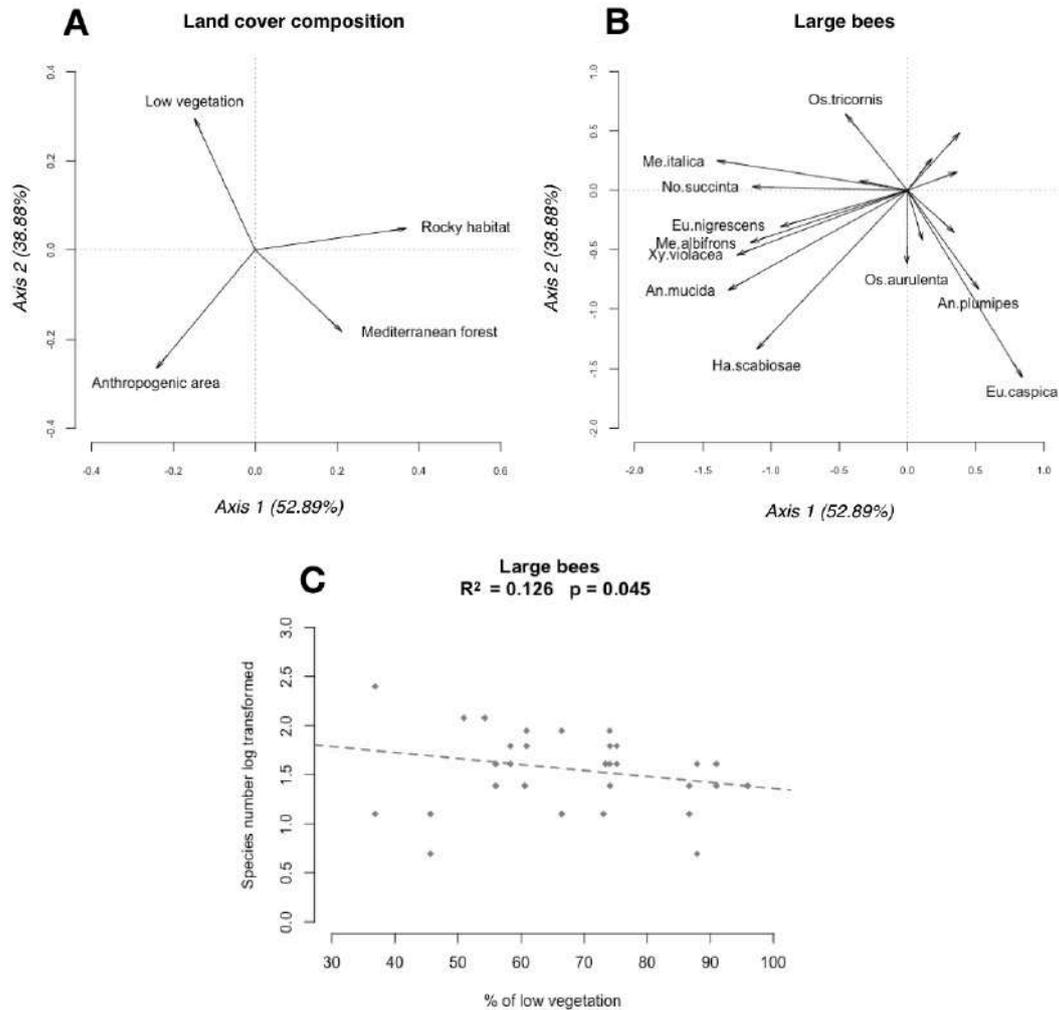
The co-inertia analysis linking the land cover composition within a 1000m radius and the large bee species assemblages on the 17 plots (Fig. 2, Supplementary Material Fig. 2) revealed that land cover composition (Principal Component Analysis – the first two axes representing 88% of the total inertia) were significantly associated (RV coefficient = 0.38; Monte Carlo permutation test  $p = 0.032$ ) with the large bee species assemblages (Correspondence Analysis – the first two axes representing 51% of the total inertia). The first axis of the co-inertia plane accounted for 52.89% of the total inertia, whereas the second axis accounted for 38.88%. For the first co-inertia axis, the anthropogenic land cover was opposed to rocky land cover which represents an increasing distance between the plots and the urban land cover. *Melecta italica*, *Anthophora mucida*, *Xylocopa violacea*, *Melecta albifrons*, *Nomada succinta*, *Halictus scabiosae* and *Eucera nigrecens* contributed the most to the construction of the first axis (Fig. 2A). Among those species, *Halictus scabiosae* was related to anthropogenic land cover, conversely *Nomada succinta* and *Osmia tricornis* were related to scrublands (Fig. 2B). For the second co-inertia axis, low vegetation was opposed to Mediterranean forests representing a gradient of vegetation closure. *Eucera caspica* and *Anthophora plumipes* were particularly related to Mediterranean forests (Fig. 2B). We recorded a significant decrease in large bee species richness with increasing low vegetation proportions within a 1000m radius around each plot (slope =  $-0.010$ ,  $R^2 = 0.126$ ,  $p = 0.045$ , see Fig. 2C). Our results did not show any influence of anthropogenic, forest, rocky land cover on the species richness of large bees.

#### Local plant community composition

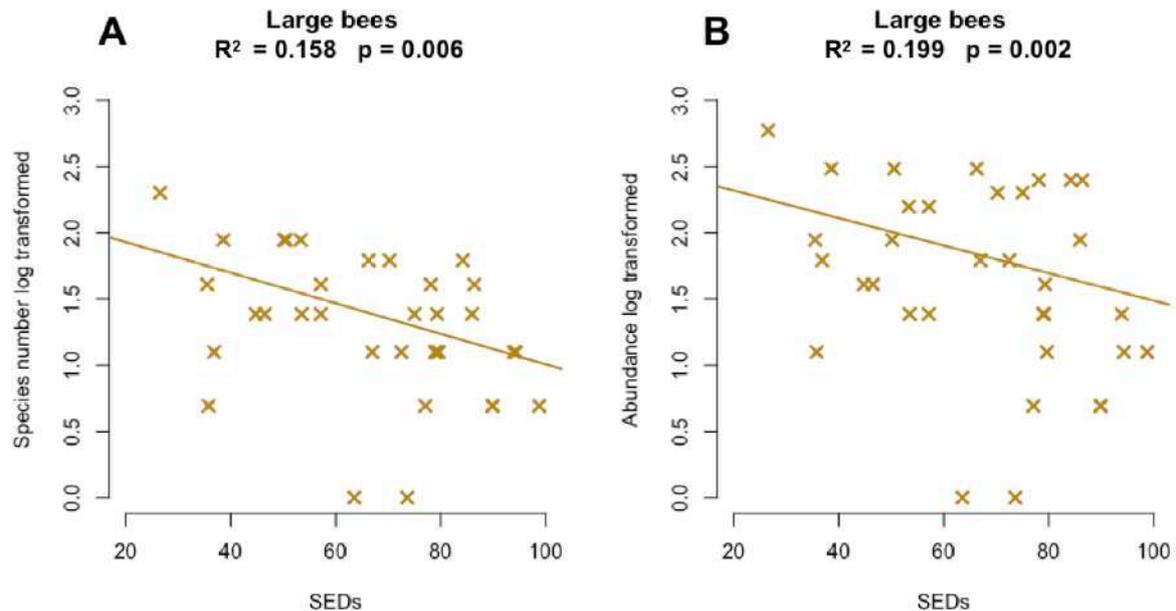
The second co-inertia analysis showed that the local plant community composition had no effect on the large bee species assemblages (RV = 0.60, Monte Carlo permutation test  $p = 0.245$ ). Moreover, plant richness within the 100m<sup>2</sup> plots did not affect the abundance and richness of large bees.

### Honeybee density

We found a significant decrease in the richness and the abundance of large bees with the increase of honeybee colony density (respectively slope = -0.011,  $R^2 = 0.158$ ,  $p = 0.006$  and slope = -0.010,  $R^2 = 0.199$ ,  $p = 0.002$ , Figure 3), suggesting a negative correlation between the presence of honeybees and the foraging activity of large bee species.



**Figure 2:** Land cover composition effect on large bees with **A** Principal Component Analysis projection of land cover and **B** Correspondent Analysis projection of large bee species on the first factorial plane of the land cover composition co-inertia. **C** Relationship between the percentage of low scrubland within the 1000m radius and the large wild bee species richness.



**Figure 3:** Linear regressions between the honeybee density score SED and **A** large bee species richness, and **B** large bee abundance.

### *Effect of environmental drivers on small bee species assemblage*

#### Land cover composition

The co-inertia analysis performed on the 16 plots (Fig. 4A–B, Supplementary material Fig. 3) revealed that the land cover composition within a 1000m radius (Principal Component Analysis – the first two axes representing 88% of the total inertia) had a significant effect (RV coefficient = 0.39; Monte Carlo permutation test  $p = 0.046$ ) on the small bee species assemblages (Correspondence Analysis - the first two axes representing 35% of the total inertia). The first axis of the co-inertia plane accounted for 62.25% of the total inertia, and the second axis accounted for 27.57%.

The first co-inertia axis represented a gradient of vegetation closure with low vegetation cover being opposed to Mediterranean forests. *Nomada flavoguttata*, *Lasioglossum bluethgeni* were more related to scrubland and *Hylaeus clyperis* and *Andrena lagopus* were more related to Mediterranean forests than other habitats and contributed the most to the construction of the first axis (Fig. 4A–B). For the second co-inertia axis, rocky land cover was opposed to anthropogenic land cover representing an increased in the distance from the urban land cover. *Nomada maculicornis* and *Andrena similis* were related to rocky land cover whereas *Seladonia gr. smaragdula* was related to anthropogenic land cover (Fig. 4A–B).

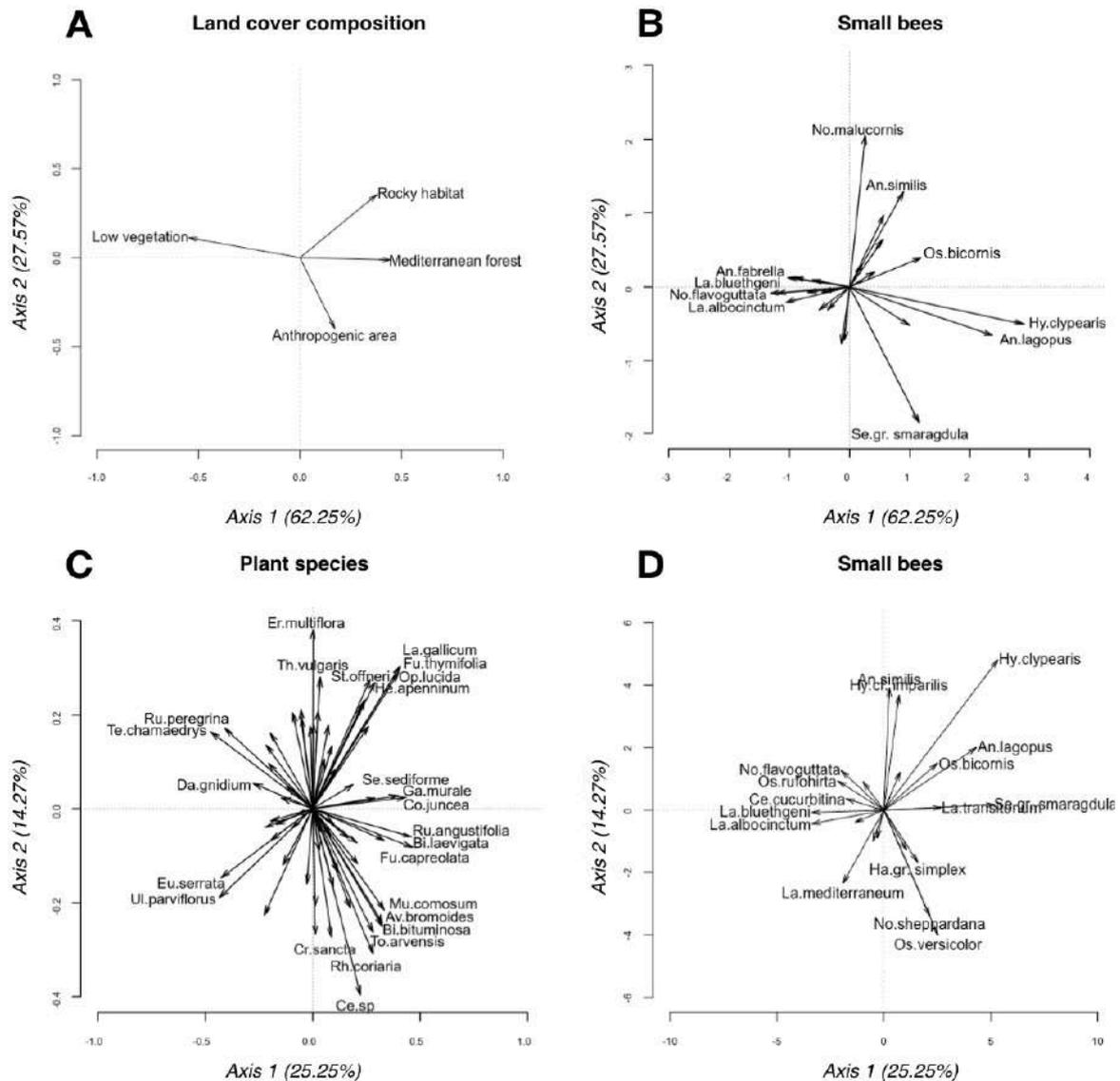
#### Local plant community composition

The co-inertia analysis linking the local plant community composition within the 100m<sup>2</sup> plots and the small bee species assemblages on the 16 plots (Fig. 4C–D, Supplementary Material Fig. 4) revealed that the local plant community composition (Principal Component Analysis - the first two axes representing 39% of the total inertia) was significantly associated (RV

coefficient = 0.69; Monte Carlo permutation test  $p = 0.041$ ) with small bee species assemblage (Correspondence Analysis - the first two axes representing 35% of the total inertia). The first axis of the co-inertia plane accounted for 25.25% of the total inertia, whereas the second axis accounted for 14.27%.

For the first co-inertia axis, plant species such as *Teucrium chamaedrys*, *Ulex parviflorus*, *Euphorbia serrata* and *Rubia peregrina* were opposed to plots dominated by *Ruta angustifolia*, *Coronilla juncea* and *Biscutella laevigata*. We found that bee species such as *Nomada flavoguttata*, *Lasioglossum albocinctum*, *Lasioglossum bluethgeni*, *Osmia rufohirta* and *Ceratina cucurbitina* were related to *Teucrium chamaedrys*, *Ulex parviflorus*, *Euphorbia serrata* and *Rubia peregrina*. We also found that *Seladonia gr. smaragdula*, *Hylaeus clypearis* and *Andrena lagopus* were related to *Ruta angustifolia*, *Coronilla juncea* and *Biscutella laevigata*. For the second co-inertia axis, *Centaurea sp.* and *Rhus coriaria* plant species were opposed to *Erica multiflora*, *Fumana thymifolia* and *Laserpitium gallicum*. *Osmia versicolor* and *Nomada sheppardana* were related to *Centaurea sp.* and *Rhus coriaria* whereas *Andrena similis* and *Hylaeus cf. imparilis* were related to *Erica multiflora*, *Fumana thymifolia* and *Laserpitium gallicum* (Fig. 4C–D).

Regression models highlighted that the richness and the abundance of small bees were not significantly affected by land cover composition, plant richness, or honeybee colony density.



**Figure 4:** Land cover composition effects on small bees with **A** Principal Component Analysis projection of land cover and **B** Correspondent Analysis projection of small bee species on the first factorial plane of the land cover composition co-inertia. Local plant community effects on small bees with **C** Principal Component Analysis projection of plant species and **D** Correspondent Analysis projection of small bee species on the first factorial plane of the local plant community composition co-inertia.

## Discussion

### *Bee species assemblages*

In this study, we explored which environmental drivers structured the communities of small and large bee species in the Calanques National Park. During a two-year survey, we inventoried 87 species of wild bees in scrubland land cover dominated by *Rosmarinus*

*officinalis*, *Thymus vulgaris*, *Cistus albidus* and *Cistus monspeliensis*. In a similar habitat, in the El Garraf National Park in Spain (32km<sup>2</sup>), Torné-Noguera et al. (2014) found a similar bee richness with 98 wild bee species. Two previous studies sampled the bee community within the Calanques National Park (Geslin et al., 2018; Schurr et al., 2019), and the bee richness of this protected habitat now amounts to 131 species. We observed a strong inter-annual variation with 64 species caught in 2017 and 56 in 2018 and with only 34 species in common between the two years. A compilation of all bee surveys within the Calanques National Park from 2008 to 2018 (including the present study) has been provided by Ropars et al. (2020) (Submitted) and the species richness amounts to 192 bee species. As previously stated in the literature, this shows that a single sampling year is insufficient to detect the species richness of a particular location, which should be sampled for several years to precisely account for its richness. For example, Petanidou et al. (2008) showed inter-annual variations in a four-year survey of a pollinator community within Mediterranean scrublands from 183 to 238 insect species collected per year, totaling 661 species. Here, we found almost 10% of the entire French wild bee fauna focusing only on scrubland, the dominant habitat of the terrestrial French Mediterranean. During this survey, we recorded 4 wild bee species which benefit from a protection status: *Andrena ovatula* (NT), *Colletes albomaculatus* (NT), *Lasioglossum pygmaeum* (NT) and *Lasioglossum soror* (EN). Located at 70km in the East of the Calanques National Park, the Port-Cros National Park host a similar percentage (4%) of threatened wild bee species (Gombault et al., 2018).

Our sampling could be completed by other methods as we caught only 65% of the bee species estimated richness and as the species accumulation curve is not stabilized. Net sampling is a well-known method to assess the richness of wild bees visiting a local plant community (Popic et al., 2013; Rhoades et al., 2017), but pan trap methods are a good complement to better reveal small wild bee species richness (Roulston et al., 2007). Moreover, as we inventoried a small fraction of the Calanques National Park, other protected habitats such as sandpits or dry lawns should be investigated to better assess the total wild bee richness.

### ***Land cover scale pattern***

In protected areas, nesting and floral resources have been highlighted as the most widely studied drivers of wild bee assemblages (Murray et al., 2012; Potts et al., 2005; Torné-Noguera et al., 2014). In Mediterranean habitats, several authors have demonstrated that the effects of land cover and local plant community composition on wild bees depended on the body size of bees (Torné-Noguera et al., 2014; Tscheulin et al., 2011).

### **Effect of local plant community composition**

Small bee species were affected by the local plant community composition within 100m<sup>2</sup> plots, which depends on soil depth (Bernard- Verdier et al., 2012). Small generalist bee

species such as *Nomada flavoguttata*, *Lasioglossum albocinctum*, *Osmia rufohirta* were related to open scrubland plants that grows on deep soil such as *Teucrium chamaedrys*, *Ulex parviflorus*, *Euphorbia serrata* plant species. *Hylaeus clypearis* was linked to plant species which are characteristic of rocky scrublands with shallow soils, such as *Ruta angustifolia* and *Biscutella laevigata*. These two plant species provide small and open flowers which correspond to the particular floral needs of *Hylaeus* bee species (Westrich, 1996). As a general trend however, rather than highlighting a direct match between small bee species and the plant species composing their floral diet, we may had highlight here a co-occurrence between small bees species and plant species growing close to their preferential nesting substrates.

A tight correspondence between specialist bees and their related plant species was not observed. As few examples, *Lasioglossum bimaculatum* preferentially forages on Cistaceae, *Andrena lagopus* and *Lasioglossum transitorium* on Brassicaceae (D. Genoud, pers. comm.). This mismatch between bees' diet and their floral resources in our results could be due to the few captured individuals or to a lack of knowledge regarding the ecology of small wild bees. The known floral diet of bees is more related to plant species used to make bee-breads than plant species used to collect nectar. Likewise, numerous small bee species recorded in this survey were generalists and no clear pattern appeared with a particular plant species as they could forage on a wide range of plants. Unlike small bees, large bees were not affected by the local plant community composition. Considering their ability to forage and nest over larger distances than small bees, large bees could feed on distant floral resources which may explain their insensitivity to local flora or habitats.

#### Effect of land cover composition

Surprisingly, both small and large bees did not respond to land cover composition within a 500m radius. This result is unexpected, as a 500m radius around sampling sites is commonly used to evaluate the land cover effect on wild bee assemblages (Dorchin et al., 2018; Geslin et al., 2014; Kovács-Hostyánszki et al., 2011; Wilson and Jamieson, 2019). Other studies such as Tscheulin et al. (2011), found that the abundance of small bees reacted to the land cover composition within a smaller radius of 250m and the lack of response of large and small bees we observed here, could be due to an inappropriate choice of radius.

We explored if a strong homogeneity or heterogeneity in the land cover composition of our sites at a 500m radius could explain this lack of response compared to the 1000m radius. However, we found no difference in the variance of the land cover composition between the two considered scales. Another possible explanation lies in the important number of sampling sites that did not include the four different land cover we chose within a 500m radius (11 sites). Within the 1000m radius, only 4 of the 17 sites did not include the four different land cover. Small bee species were related to land cover composition within a 1000m radius; however, the pattern between small bee species and the land cover is difficult to explain. Even though several studies documented that small bee species have limited dispersal abilities (Gathmann and Tscharntke, 2002; Greenleaf et al., 2007), other works have reported that flight distances

of small solitary bees could be underestimated and may reach between 500 and 1000m (Zurbuchen et al., 2010). Small bee species were distributed across the gradient of vegetation closure with *Nomada flavoguttata*, *Lasioglossum bluethgeni* being related to scrubland and *Hylaeus clyperis* and *Andrena lagopus* being related to Mediterranean forests. *Nomada*, *Andrena* and *Lasioglossum* genera are often generalist when seeking for nectar and there is no supporting literature regarding their general soil requirements for belowground nesting to confirm or infirm our results. As expected, large bees respond to land cover composition with the 1000m radius due to their ability to forage within larger area (Greenleaf et al., 2007). For several species, it may be linked with their nesting preferences. For example, *Halictus scabiosae* was related to anthropogenic land cover, and this species generally nests in anthropogenic sites or in disturbed places (Ulrich et al., 2009). *Rhodanthidium sticticum* was related to rocky land cover as it often nests in snail shells easily detectable on bare soils (Moreno-Rueda et al., 2008). For other species, such as *Xylocopa violacea*, *Melecta* species, *Anthophora mucida* and *Eucera nigrecens*, it was more difficult to link their presence to a particular nesting habitat, as they were mostly related to the interface between anthropogenic zone and scrublands. Likewise, the diversity of land covers within a 1000m radius around our plots was linked with a higher species richness of large bees. We found that large bee species richness decreased when the scrubland land cover increased. This might underline that land cover diversity within a 1000m radius around plots increases the number of plant species and nesting substrates which can shelter large bee species (Dafni and O'Toole, 1994). Several studies demonstrated a loss of bee species diversity linked to the homogenization of one land cover in agricultural landscapes (Holzschuh et al., 2007; Tschardt et al., 2002). The bee species richness we observed here might also be linked to the interface between anthropogenic land cover and scrublands. Fortel et al. (2014) found a maximum in the species richness of bees at an intermediate proportion of anthropogenic land cover, illustrating the Intermediate Disturbance Hypothesis.

### ***Effect of honeybee colony density***

Semi-natural habitats with dominant flowering species, such as scrublands (with *Rosmarinus officinalis*, *Cistus albidus*), are also particularly attractive to beekeepers to settle their honeybee colonies (Geldmann and González-Varo, 2018). Through the practice of transhumance during spring in the scrublands of southern France, beekeepers can set up apiaries that include large numbers of colonies at the same time for a short period (Henry and Rodet, 2018). In the Calanques National Park, the mean honeybee colony density is more than twice the national mean (respectively 5.3 colonies/km<sup>2</sup> and 2.5 colonies/km<sup>2</sup> Chauzat et al., 2013). Our results showed a decrease in abundance and richness of large bees with the increase of honeybee colony density, which could be linked to an emerging issue relative to the competition for resources between honeybees and wild bees (Geslin et al., 2017; Mallinger et al., 2017). The intensive installation of beehives may lead to the monopolization

of available nectar and pollen resources by honeybees. As demonstrated by several studies, *Apis mellifera* is a highly generalist species and can easily use resources that are common to the diet of large wild bee species (Geslin et al., 2017; Henry and Rodet, 2018). Large bee species have greater food requirements for their progeny than smaller bee species (Müller et al., 2006) and they have the capacity to collect larger quantities of pollen than small bee species (Greenleaf et al., 2007). Furthermore, large bees can fly further away to avoid honeybee competition and forage where the competitive pressure is low. This may explain why we found fewer individuals and species of large bees when the local density of honeybee colonies was high. Henry and Rodet (2018) demonstrated a similar trend with large bees being particularly affected by honeybee colony density, especially for nectar resources.

### Conclusion

In this study, we observed that responses of bee species assemblages to land cover composition in the Calanques National Park depend on their body size. The assemblage of small bee species was particularly sensitive to local plant community composition and land cover composition within a 1000m radius. Large bee species assemblages were also sensitive to land cover composition within a 1000m radius with an observed peak of species richness at the interface of different land covers. In this context, the Calanques National Park, by its localization in the vicinity of Marseille, maintains and protects a diversity of land covers which seems essential to preserve and sustain a wide range of bee species. However, the density of honeybee colonies appeared to be a non-negligible determinant acting negatively upon wild bee species assemblages. Our study suggested a negative effect of honeybee colony density on large bee species richness and abundance. As semi-natural protected areas may cover endangered habitats and consequently protected species, we would like to raise awareness among land managers to encourage the limitation of honeybee colonies in protected areas. To better assess the exploitative competition between wild bees and domesticated honeybees, future studies should take into account the quantity of floral resources available for flower-visitors.

### Acknowledgments

We are thankful to the Calanques National Park and *Observatoire Hommes-Milieux Littoral Méditerranéen* (OHM-Littmed) for financial support. We also thank the Calanques National Park and its territory owners for access permission. We are grateful to Matthieu Aubert and Eric Dufrêne for bee species identification. We thank Mallaury Hamon, Maxime Berenger, Alexandra Bideau, Manon Panchot, Christel Scagliola, Astrid Malechaux, Anaïs Syx, Virgile Calvert, Benjamin Oursel who participated in bee sampling in the field. We finally thank the two anonymous referees for their constructive comments on a previous version of this manuscript and M. Paul for English improvement.

Supplementary materials

**Table 1:** Monthly precipitation from 2016 to 2018 in comparison to the mean of monthly precipitation from 1981 to 2010. Meteorological data obtained from Saména station (Marseille) available on <https://www.infoclimat.fr/>.

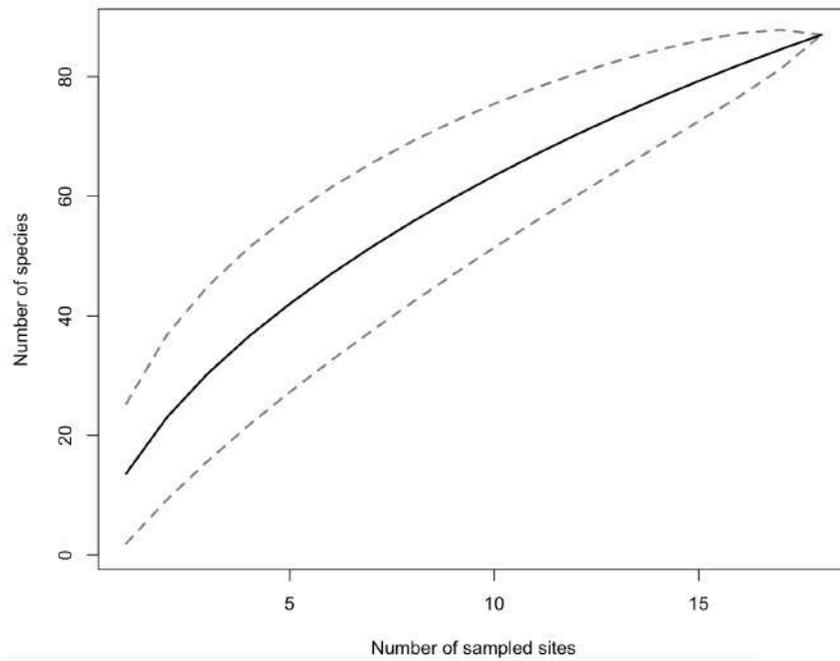
Precipitations (mm)	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Total
<b>1981-2010 means</b>	48.0	31.4	30.4	54.0	41.1	24.5	9.2	31.0	77.1	67.2	55.7	45.8	515.4
<b>2016 - Saména</b>	15.0	64.2	25.0	15.6	29.0	2.8	3.6	3.6	24.8	50.8	80.4	10.4	325.2
<b>2017 - Saména</b>	17.6	19.8	99.6	57.2	11.6	1.6	0.6	2.2	13.6	2.2	29.4	27.2	282.6
<b>2018 - Saména</b>	57.8	39.2	70.0	87.6	57.0	16.4	53.6	48.6	1.0	229.2	136.4	19.8	816.6

**Table 2:** List of bees captured in the Calanques National Park in spring 2017 and 2018. In bold, large bee species with body size > 12 mm. \* indicates individuals present at only one site or with no determination at the species level, not taken into account in multivariate analyses. IUCN status correspondence is Data Deficient (DD); Least Concern (LC); Near Threatened (NT); Endangered species (EN).

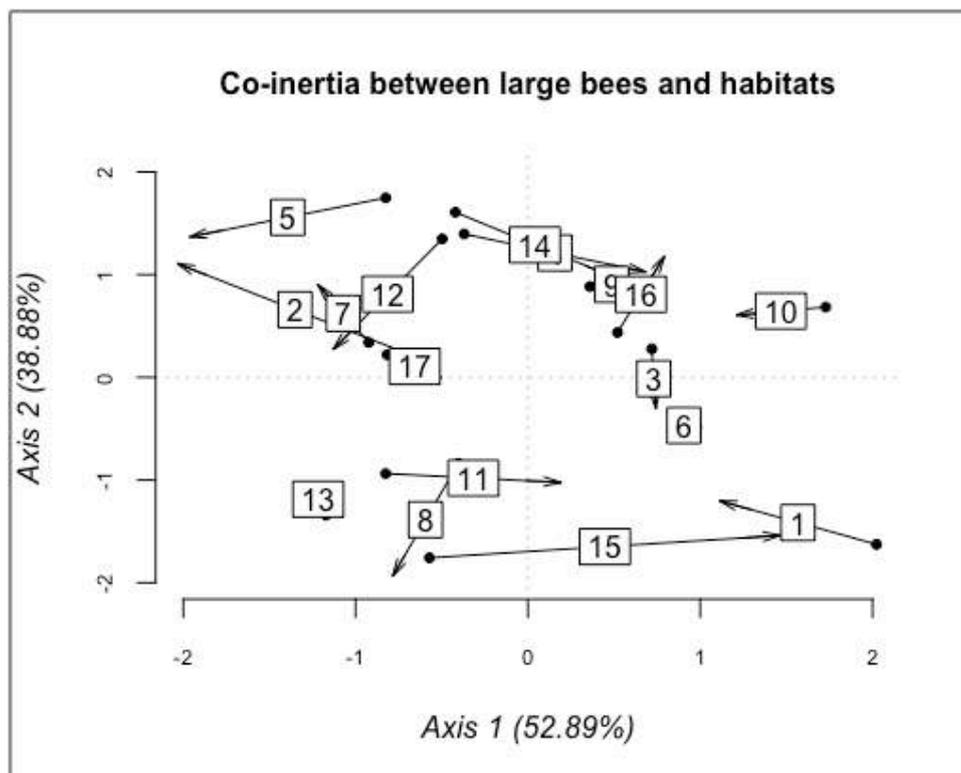
Species	2017		2018		IUCN Status
	Flowered patches	Entire plots	Flowered patches	Entire plots	
<b>Andrenidae</b>	<b>4</b>	<b>21</b>	<b>19</b>	<b>44</b>	<b>88</b>
* <i>Andrena agilissima</i> (Scopoli, 1770)			2		DD
* <i>Andrena bicolor</i> Fabricius, 1775		1	1		LC
<i>Andrena combinata</i> (Christ, 1791)	1	3	1		DD
<i>Andrena fabrella</i> Pérez, 1903	2	1		1	DD
* <i>Andrena hesperia</i> Smith, 1853				2	LC
<i>Andrena lagopus</i> Latreille, 1809				2	LC
<b><i>Andrena nigroaenea</i> (Kirby, 1802)</b>		2	4	10	LC
<i>Andrena niveata</i> Friese, 1887		9	5	19	DD
* <i>Andrena niveata/fabrella</i>				1	
* <i>Andrena ovatula</i> (Kirby, 1802)				1	NT
* <i>Andrena pusilla</i> Pérez, 1903		1			DD
* <i>Andrena rhenana</i> Stoeckert, 1930				1	DD
* <i>Andrena similis</i> Smith, 1849		1		1	DD
* <i>Andrena sp.</i>			3		

<i>*Andrena tenuistriata</i> Pérez, 1895				1	LC
<i>*Andrena villipes</i> Pérez, 1895		1			LC
<i>Andrena vulpecula</i> Kriechbaumer, 1873	1	2	2	4	DD
<i>*Panurgus dentipes</i> Latreille 1811			1	1	LC
<b>Apidae</b>	<b>82</b>	<b>37</b>	<b>70</b>	<b>68</b>	<b>257</b>
<i>*Anthophora affinis</i> Brullé 1832		1			DD
<i>Anthophora dispar</i> Lepeletier 1841	7	11	3	16	LC
<i>Anthophora mucida</i> Gribodo, 1873		2		1	DD
<i>Anthophora plumipes</i> (Pallas 1772)	1	2	4	7	LC
<i>*Anthophora</i> sp.	1				
<i>*Apis mellifera</i> Linnaeus 1758	56	1	58	1	DD
<i>Bombus</i> gr. <i>terrestris</i> Linnaeus 1758	10		4	20	LC
<i>*Bombus</i> sp.	1	1			
<i>Ceratina cucurbitina</i> Rossi 1792	1	5		1	LC
<i>*Ceratina cyanea</i> Kirby 1802		1			LC
<i>Eucera caspica</i> Morawitz 1873				2	LC
<i>Eucera nigrescens</i> Pérez 1879		1		1	LC
<i>Melecta albifrons</i> Forster 1771		2			LC
<i>Melecta italica</i> Radoszkowski 1876		1		1	DD
<i>*Nomada beaumonti</i> Schwarz 1967		1			LC
<i>Nomada discedens</i> Pérez 1884	3	2		1	LC
<i>*Nomada fabriciana</i> Linné 1767				1	LC
<i>Nomada flavoguttata</i> Kirby 1802		1	1	2	LC
<i>Nomada maculicornis</i> Pérez 1884				2	DD
<i>Nomada sheppardana</i> Kirby 1802		4		4	LC
<i>Nomada succinta</i> Panzer 1798	2	1		4	LC
<i>Xylocopa violacea</i> Linnaeus 1758				4	LC
<b>Colletidae</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>18</b>
<i>Colletes albomaculatus</i> (Lucas, 1849)				3	NT
<i>*Colletes similis</i> Schenck, 1853		1			LC
<i>*Hylaeus brachycephalus</i> (Morawitz, 1868)		1			DD
<i>Hylaeus clypearis</i> (Schenck, 1853)	1			1	LC
<i>*Hylaeus dentigera</i> sp.	1				
<i>*Hylaeus hyalinatus</i> Smith, 1842		1			LC
<i>Hylaeus</i> cf. <i>imparilis</i> Förster, 1871	2				LC
<i>Hylaeus pictipes</i> Nylander, 1852	2				LC
<i>Hylaeus pictus</i> (Smith, 1853)			2		DD
<i>*Hylaeus pictus/gibbus</i>		3			
<b>Halictidae</b>	<b>16</b>	<b>29</b>	<b>10</b>	<b>18</b>	<b>73</b>
<i>*Halictus maculatus</i> Smith 1848				1	LC
<i>Halictus scabiosae</i> (Rossi 1790)				2	LC

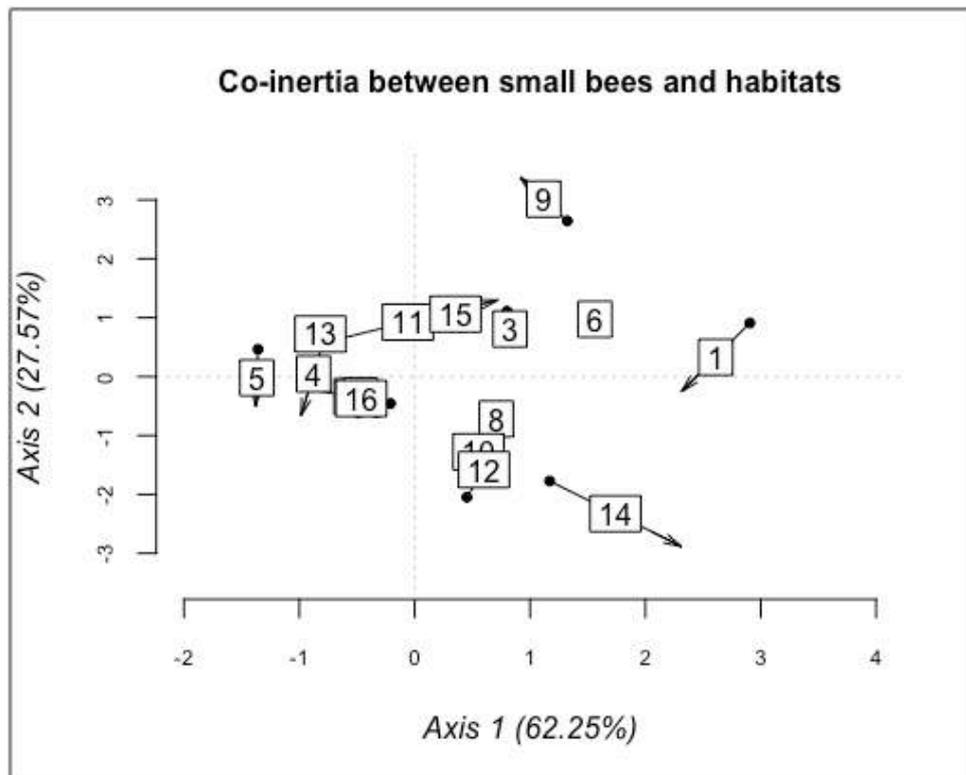
<i>Halictus gr. simplex</i> Blüthgen 1923	2	3		2	LC
* <i>Halictus sp.</i>			1		
<i>Lasioglossum albocinctum</i> (Lucas 1846)		4		1	LC
<i>Lasioglossum bimaculatum</i> (Dours 1872)	4	9	3	3	LC
<i>Lasioglossum bluethgeni</i> Ebmer, 1971		2			LC
* <i>Lasioglossum buccale/clypeare</i> (not confirmed)	1				
* <i>Lasioglossum ibericum</i> Ebmer, 1975		1			DD
* <i>Lasioglossum laticeps</i> (Schenck, 1868)		1			LC
* <i>Lasioglossum malachurum</i> (Kirby 1802)	2	2			LC
<i>Lasioglossum mediterraneum</i> (Blüthgen, 1926)				2	LC
* <i>Lasioglossum minutissimum</i> (Kirby 1802)		1			LC
* <i>Lasioglossum punctatissimum</i> (Schenck, 1853)		1			LC
<i>Lasioglossum pygmaeum</i> (Schenck 1853)	2		1	1	NT
* <i>Lasioglossum soror</i> (Saunders, 1801)				1	EN
* <i>Lasioglossum subhirtum</i> (Lepeletier, 1841)				1	LC
<i>Lasioglossum transitorium</i> (Schenck, 1868)	4	4	4	4	LC
* <i>Seladonia gemmea</i> Dours 1872			1		LC
<i>Seladonia gr. smaragdula</i> Vachal 1895	1	1			LC
<b>Megachilidae</b>	<b>22</b>	<b>46</b>	<b>7</b>	<b>30</b>	<b>105</b>
* <i>Anthidiellum strigatum</i> Panzer 1805		1			LC
* <i>Hoplitis adunca</i> Panzer 1798		1			LC
* <i>Megachile ericetorum</i> Lepeletier 1841	1				LC
* <i>Megachile pyrenaica</i> Lepeletier 1841		1			DD
<b><i>Osmia aurulenta</i> Panzer 1799</b>	1	2		1	LC
<i>Osmia bicornis</i> Linnaeus 1758	2			1	LC
* <i>Osmia melanogaster</i> Spinola 1806				1	LC
<b><i>Osmia nasoproducta</i> Ferton 1909</b>		2		3	DD
* <i>Osmia niveata</i> Fabricius 1804	1				LC
<i>Osmia rufohirta</i> Latreille 1811		4			LC
* <i>Osmia sp.</i>			1		
* <i>Osmia submicans</i> Morawitz 1870	1	1			LC
<b><i>Osmia tricornis</i> Latreille 1811</b>	1	8	2	3	LC
<i>Osmia versicolor</i> Latreille 1811		1		1	LC
* <i>Pseudoanthidium gr. lituratum</i>		1			
* <i>Rhodanthidium infuscatum</i> Erichson 1835		1			DD
<b><i>Rhodanthidium septementatum</i> Latreille 1809</b>	4	10	2	6	DD
<b><i>Rhodanthidium sticticum</i> Fabricius 1787</b>	11	13	2	14	DD
<b>Total</b>	<b>130</b>	<b>139</b>	<b>108</b>	<b>164</b>	<b>541</b>



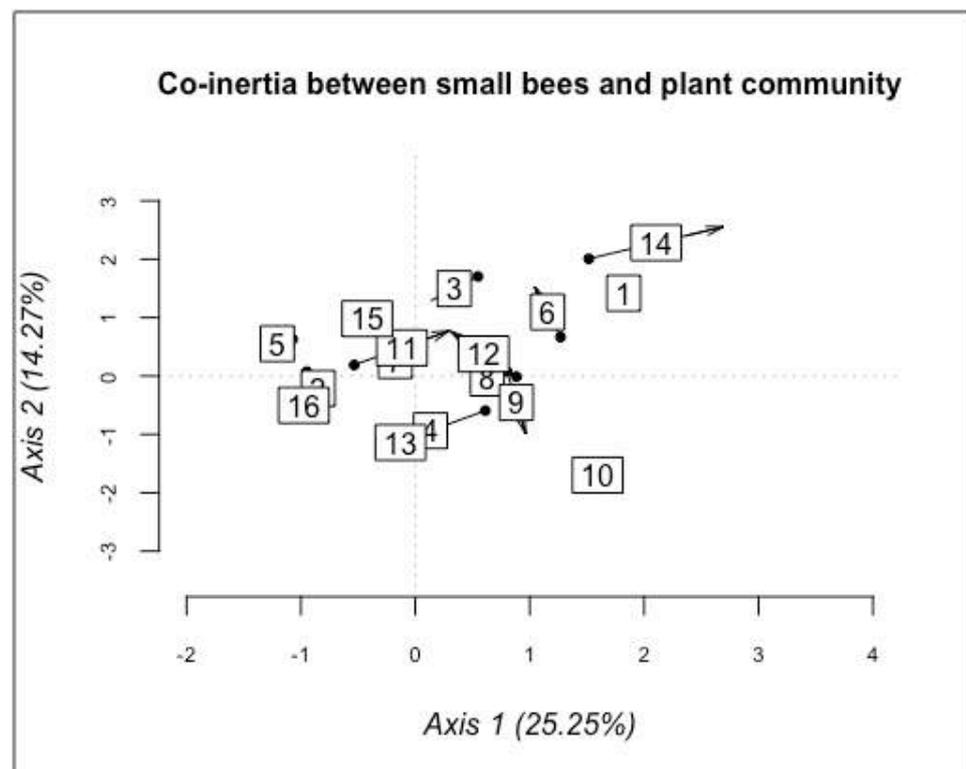
**Figure 1** : Species accumulation curve for bee species in the Calanques National Park collected in 2017 and 2018. Dashed lines correspond to the confidence interval.



**Figure 2**: Co-inertia analysis combining large bees and land cover composition within a 1000m radius. Data of land cover composition from PCA are represented by points and data of large bee abundance from CA by arrows on the first factorial plane of the land cover composition co-inertia. Numbers from 1 to 17 correspond to each sampled sites.



**Figure 3:** Co-inertia analysis combining small bees and land cover composition within a 1000m radius. Data of land cover composition from PCA are represented by points and data of large bee abundance from CA by arrows on the first factorial plane of the land cover composition co-inertia. Numbers from 1 to 16 correspond to each sampled sites.



**Figure 4:** Co-inertia analysis combining small bees and local plant community composition.

Data of local plant community composition from PCA are represented by points and data of large bee abundance from CA by arrows on the first factorial plane of the local plant community composition co-inertia. Numbers from 1 to 16 correspond to each sampled sites.

## References

- Albrecht, M., Duelli, P., Müller, C., Kleijn, D., Schmid, B., 2007.** The Swiss agri-environment scheme enhances pollinator diversity and plant reproductive success in nearby intensively managed farmland. *J. Appl. Ecol.* 44, 813–822. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01306.x>.
- Amiet, F., 1996.** Apidae 1: Apis, Bombus, Psithyrus., Schweizeri. Amiet, F., 2010. Apidae 6: Andrena, Melitturga, Panurginus, Panurgus. Centre sui. Amiet, F., Müller, A., Neumeyer, R., 1999. Apidae 2: Colletes, Dufourea, Hylaeus, Nomia, Nomioides, Rhophitoides, Rophites, Sphecodes, Systropha., Schweizeri.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A., Neumeyer, R., 2001.** Apidae 3: Halictus, Lasioglossum., Fauna Helv.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A., Neumeyer, R., 2007.** Apidae 5: Ammobates, Ammobatoides, Anthophora, Biastes, Ceratina, Dasypoda, Epeoloides, Epeolus, Eucera, Macropis, Melecta, Melitta, Nomada, Pasites, Tetralonia, Thyreus, Xylocopa, vol. 5 Centre sui.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A., Neumeyer, R., 2014.** Apidae 4: Anthidium, Chelostoma, Coelioxys, Dioxys, Heriades, Lithurgus, Megachile, Osmia, Stelis., Fauna Helv.
- Bennett, A.B., Lovell, S., 2019.** Landscape and local site variables differentially influence pollinators and pollination services in urban agricultural sites. *PloS One* 14, e0212034. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212034>.
- Bernard-Verdier, M., Navas, M.L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A., Garnier, E., 2012.** Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *J. Ecol.* 100, 1422–1433. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12003>.
- Bommarco, R., Biesmeijer, J.C., Meyer, B., Potts, S.G., Pöyry, J., Roberts, S.P.M., Steffan-Dewenter, I., Ockinger, E., 2010.** Dispersal capacity and diet breadth modify the response of wild bees to habitat loss. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 277, 2075–2082. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2221>.
- Bosch, J., Retana, J., Cerdá, X., 1997.** Flowering phenology, floral traits and pollinator composition in a herbaceous mediterranean plant community. *Oecologia* 109, 583–591.
- Burkle, L.A., Marlin, J.C., Knight, T.M., 2013.** Plant-pollinator interactions over 120 years: loss of species, co-occurrence, and function. *Science* 340, 1611–1615. <https://doi.org/10.1126/science.1232728>.
- Cane, J.H., Tepedino, V.J., 2016.** Gauging the effect of honey bee pollen collection on native bee communities. *A J. Soc. Conserv. Biol.* 1–6. <https://doi.org/10.1111/conl.12263>.
- Cane, J.H., Griswold, T., Parker, F.D., 2007.** Substrates and materials used for nesting by north American Osmia bees (hymenoptera: Apiformes: Megachilidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 100, 350–358. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2007\)100\[350:samufn\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2007)100[350:samufn]2.0.co;2).
- Chao, A., Ma, K.H., Hsieh, T.C., Chiu, C.-H., 2016.** SpadeR: Species-Richness Prediction and Diversity Estimation with R.
- Chauzat, M.-P., Cauquil, L., Roy, L., Franco, S., Hendrikx, P., Ribière-Chabert, M., 2013.** Demographics of the European apicultural industry. *PloS One* 8, e79018. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079018>.
- Couvillon, M.J., Riddell Pearce, F.C., Acclerton, C., Fensome, K.A., Quah, S.K.L., Taylor, E.L., Ratnieks, F.L.W., 2015.** Honey bee foraging distance depends on month and forage type. *Apidologie* 46, 61–70. <https://doi.org/10.1007/s13592-014-0302-5>.
- Dafni, A., O'Toole, C., 1994.** Pollination syndromes in the Mediterranean: generalizations and peculiarities. In: Arianoutsou, M., Groves, R.H. (Eds.), *Plant-Animal Interactions in Mediterranean-type Ecosystems*, pp. 125–135.

- Dolédéc, S., Chessel, D., 1994.** Co-inertia analysis: an alternative method for studying species–environment relationships. *Freshw. Biol.* 31, 277–294. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01741.x>.
- Dorchin, A., Dafni, A., Izhaki, I., Sapir, Y., Vereecken, N.J., 2018.** Patterns and drivers of wild bee community assembly in a Mediterranean IUCN important plant area. *Biodivers. Conserv.* 27, 695–717. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1459-9>.
- Dray, S., Dufour, A.-B., 2007.** The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *J. Stat. Software* 22. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>.
- Fortel, L., Henry, M., Guilbaud, L., Guirao, A.L., Kuhlmann, M., Mouret, H., Rollin, O., Vaissière, B.E., 2014.** Decreasing abundance, increasing diversity and changing structure of the wild bee community (hymenoptera: Anthophila) along an urbanization gradient. *PloS One* 9, e104679. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104679>.
- R Core Team (2019).** R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, A., n.d.
- Gargominy, O., Terceire, S., Régnier, C., Ramage, T., Dupont, P., Daszkiewicz, P., Poncet, L., 2019.** TAXREF v13, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en œuvre et diffusion.
- Gathmann, A., Tschamtko, T., 2002.** Foraging ranges of solitary bees. *J. Anim. Ecol.* 71, 757–764.
- Geldmann, J., González-Varo, J.P., 2018.** Conserving honey bees does not help wildlife. *Science* 359, 392–393. <https://doi.org/10.1126/science.aar2269>.
- Geslin, B., Gauzens, B., Thébault, E., Dajoz, I., 2013.** Plant pollinator networks along a gradient of urbanisation. *PloS One* 8, e63421. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063421>.
- Geslin, B., Baude, M., Mallard, F., Dajoz, I., 2014.** Effect of local spatial plant distribution and conspecific density on bumble bee foraging behaviour. *Ecol. Entomol.* 39, 334–342. <https://doi.org/10.1111/een.12106>.
- Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., Henry, M., Ropars, L., Rollin, O., Thébault, E., Vereecken, N.J., 2017.** Massively introduced managed species and their consequences for plant–pollinator interactions. *Adv. Ecol. Res.* 57, 1–53. <https://doi.org/10.1016/j.talanta.2011.11.033>.
- Geslin, B., Vereecken, N.J., Roberts, S.P.M., Aytikin, A.M., Genoud, D., Aubert, M., 2018.** Compte rendu des captures réalisées lors de la formation Européenne à la détermination des abeilles (COST Super-B Project) dans le Parc national des Calanques. *Osmia* 20–25.
- Gombault, C., Guilbaud, L., Morison, N., Vaissière, B., 2018.** Inventaires des Abeilles sauvages sur les sites de Port-Cros, Bagaud et du cap Lardier.
- Gotelli, N.J., Colwell, R.K., 2011.** Estimating species richness. *Biol. Divers. Front. Meas. Assess.* 12, 39–54.
- Green, P., Ben, M., 2019.** Package “lme4.”. Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R., Kremen, C., 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153, 589–596. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0752-9>.
- Hall, D.M., Camilo, G.R., Tonietto, R.K., Ollerton, J., Ahmé, K., Arduser, M., Ascher, J.S., Baldock, K.C.R., Fowler, R., Frankie, G., Goulson, D., Gunnarsson, B., Hanley, M.E., Jackson, J.I., Langellotto, G., Lowenstein, D., Minor, E.S., Philpott, S.M., Potts, S.G., Sirohi, M.H., Spevak, E.M., Stone, G.N., Threlfall, C.G., 2017.** The city as a refuge for insect pollinators. *Conserv. Biol.* 31, 24–29. <https://doi.org/10.1111/cobi.12840>.
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörden, T., Goulson, D., de Kroon, H., 2017.** More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PloS One* 12, e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>.
- Hamblin, A.L., Youngsteadt, E., Frank, S.D., 2018.** Wild bee abundance declines with urban warming, regardless of floral density. *Urban Ecosyst.* 21, 419–428. <https://doi.org/10.1007/s11252-018-0731-4>.
- Henry, M., Rodet, G., 2018.** Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas. *Sci. Rep.* 8, 9308. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27591-y>. Henry, M., Béguin, M., Requier, F., Rollin, O.,

- Odoux, J.-F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S., Decourtye, A., 2012. A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.1215039>.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D., Tschamntke, T., 2007. Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *J. Appl. Ecol.* 44, 41–49. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01259.x>.
- Hopfenmüller, S., Steffan-Dewenter, I., Holzschuh, A., 2014. Trait-specific responses of wild bee communities to landscape composition, configuration and local factors. *PLoS One* 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104439>.
- Kovács-Hostyánszki, A., Batáry, P., Báldi, A., 2011. Local and landscape effects on bee communities of Hungarian winter cereal fields. *Agric. For. Entomol.* 13, 59–66. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2010.00498.x>.
- Le Féon, V., Schermann-Legionnet, A., Delettre, Y., Aviron, S., Billeter, R., Bugter, R., Hendrickx, F., Burel, F., 2010. Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: a large scale study in four European countries. *Agric. Ecosyst. Environ.* 137, 143–150. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.01.015>.
- Maabel, E., 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39, 97–114. <https://doi.org/10.1007/BF00052021>.
- Mallinger, R.E., Gaines-Day, H.R., Gratton, C., 2017. Do managed bees have negative effects on wild bees?: a systematic review of the literature. *PLoS One* 12, e0189268. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189268>.
- Medail, F., Quezel, P., 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean basin : setting global conservation priorities. *Conserv. Biol.* 13, 1510–1513. Moreno-Rueda, G., Marfil-Daza, C., Ortiz-Sanchez, F.J., Melic, A., 2008. Weather and the use of empty gastropod shells by arthropods. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 44, 373–377. <https://doi.org/10.1080/00379271.2008.10697573>.
- Müller, A., Diener, S., Schnyder, S., Stutz, K., Sedivy, C., Dorn, S., 2006. Quantitative pollen requirements of solitary bees: implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. *Biol. Conserv.* <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.01.023>.
- Murray, T.E., Fitzpatrick, Ú., Byrne, A., Fealy, R., Brown, M.J.F., Paxton, R.J., 2012. Local-scale factors structure wild bee communities in protected areas. *J. Appl. Ecol.* 49, 998–1008. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02175.x>.
- Nielsen, A., Steffan-Dewenter, I., Westphal, C., Messinger, O., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Settele, J., Szentgyörgyi, H., Vaissière, B.E., Vaitis, M., Woyciechowski, M., Bazos, I., Biesmeijer, J.C., Bommarco, R., Kunin, W.E., Tscheulin, T., Lamborn, E., Petanidou, T., 2011. Assessing bee species richness in two Mediterranean communities: importance of habitat type and sampling techniques. *Ecol. Res.* 26, 969–983. <https://doi.org/10.1007/s11284-011-0852-1>.
- Nieto, A., Roberts, S.P.M., Kemp, J., Rasmont, P., Kuhlmann, M., Criado, M.G., Biesmeijer, J.C., Bogusch, P., Dathe, H.H., Rúa, P. De, Meulemeester, T. De, Dehon, M., Dewulf, A., Ortiz-sánchez, F.J., Lhomme, P., Pauly, A., Potts, S.G., Praz, C., Quaranta, M., Radchenko, V.G., Scheuchl, E., Smit, J., Straka, J., Terzo, M., Tomozii, B., 2014. European Red List of Bees. <https://doi.org/10.2779/77003>.
- Oksanen, J., Guillaume Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M. Henry H., Wagner, H., 2015. Package 'vegan.' R Packag. version 2. pp. 3–4.
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S., 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120, 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>.
- Petanidou, T., Lamborn, E., 2005. A land for flowers and bees: studying pollination ecology in Mediterranean communities. *Plant Biosyst.* 139, 279–294. <https://doi.org/10.1080/11263500500333941>.
- Petanidou, T., Kallimanis, A.S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S.P., Pantis, J.D., 2008. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and

- implications for estimates of specialization. *Ecol. Lett.* 11, 564–575. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01170.x>.
- Pires, M., Pavon, D., 2018.** La flore remarquable des bouches-du-rhône: Plantes, milieux naturels et paysages. *Biotope*.
- Popic, T.J., Davila, Y.C., Wardle, G.M., 2013.** Evaluation of common methods for sampling invertebrate pollinator assemblages: net sampling out-perform Pan traps. *PLoS One* 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066665>.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G., Willmer, P., 2005.** Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecol. Entomol.* 30, 78–85. <https://doi.org/10.1111/j.1365-0746.2005.00662.x>.
- Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Dean, R., Marris, G., Brown, M.A., Jones, R., Neumann, P., Settele, J., 2010.** Declines of managed honey bees and beekeepers in Europe. *Pérdidas de abejas manejadas y apicultores en Europa*. *J. Apicult. Res.* 49, 15–22. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.49.1.02>.
- Potts, S.G., Imperatriz-fonseca, V., Ngo, H.T., Aizen, M.A., Biesmeijer, J.C., Breeze, T.D., 2016.** Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature* 1–10. <https://doi.org/10.1038/nature20588>.
- Powney, G.D., Carvell, C., Edwards, M., Morris, R.K.A., Roy, H.E., Woodcock, B.A., Isaac, N.J.B., 2019.** Widespread losses of pollinating insects in Britain. *Nat. Commun.* 10(1), 1018. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-08974-9>. 2019.
- QGIS Development Team, 2019.** QGIS Geographic Information System. Rhoades, P., Griswold, T., Waits, L., Bosque-Pérez, N.A., Kennedy, C.M., Eigenbrode, S.D., 2017. Sampling technique affects detection of habitat factors influencing wild bee communities. *J. Insect Conserv.* 21, 703–714. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-0013-0>.
- Ropars, L., Dajoz, I., Fontaine, C., Muratet, A., Geslin, B., 2019.** Wild pollinator activity negatively related to honey bee colony densities in urban context. *PLoS One* 14, e0222316. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222316>.
- Ropars, L., Affre L., Aubert M., Fernandez C., Flacher F., Genoud D., Guiter F., Jaworski C., Lair X., Nève G., Schurr L., Geslin B. 2020** Pollinator Specific Richness and Their Interactions with Local Plant Species: Ten Years of Sampling in Mediterranean Habitats. *Environ. Entomol.*
- Roulston, T.H., Smith, S.A., Brewster, A.L., 2007.** A comparison of pan trap and intensive net sampling techniques for documenting a bee (Hymenoptera: Apiformes) fauna. *J. Kans. Entomol. Soc.* 179–181. Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G., 2019. Worldwide decline of the entomofauna: a review of its drivers. *Biol. Conserv.* 232, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>.
- Schurr, L., Affre, L., Flacher, F., Tatoni, T., Le Mire Pecheux, L., Geslin, B., 2019.** Pollination insights for the conservation of a rare threatened plant species, *Astragalus tragacantha* (Fabaceae). *Biodivers. Conserv.* <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01729-4>.
- Steffan-dewenter, I., 2003.** Importance of habitat area and landscape context fragmented orchard meadows. *Conserv. Biol.* 17, 1036–1044.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C., Tschamtkke, T., 2002.** Scale-dependant effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83, 1421–1432. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1421:SDEOLC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1421:SDEOLC]2.0.CO;2).
- Sydenham, M.A.K., Moe, S.R., Totland, Ø., Eldegard, K., 2015.** Does multi-level environmental filtering determine the functional and phylogenetic composition of wild bee species assemblages? *Ecography (Cop.)*. 38, 140–153. <https://doi.org/10.1111/ecog.00938>.
- Theodorou, P., Radzevičiūtė, R., Lentendu, G., Kahnt, B., Husemann, M., Bleidorn, C., Settele, J., Schweiger, O., Grosse, I., Wubet, T., Murray, T.E., Paxton, R.J., 2020.** Urban areas as hotspots for bees and pollination but not a panacea for all insects. *Nat. Commun.* 11, 576. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14496-6>.
- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Aman, X., Osorio, S., Barril-Graells, H., da Rocha-Filho, L.C., Bosch, J., 2014.** Determinants of spatial distribution in a bee community: nesting resources, flower resources, and body size. *PLoS One* 9, e97255.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097255>.

- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Osorio, S., Bosch, J., 2016.** Collateral effects of bee- keeping: impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. *Basic Appl. Ecol.* 17, 199–209. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.11.004>.
- Tscharntke, T., Steffan-dewenter, I., Kruess, A., Thies, C., 2002.** Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. *Ecol. Res.* 17, 229–239.
- Tscheulin, T., Neokosmidis, L., Petanidou, T., Settele, J., 2011.** Influence of landscape context on the abundance and diversity of bees in Mediterranean olive groves. *Bull. Entomol. Res.* 101, 557–564. <https://doi.org/10.1017/s0007485311000149>.
- Ulrich, Y., Perrin, N., Chapuisat, M., 2009.** Flexible social organization and high incidence of drifting in the sweat bee, *Halictus scabiosae*. *Mol. Ecol.* 18, 1791–1800. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04154.x>.
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M.C., Jordano, P., 2019.** Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Sci. Rep.* 9, 4711. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41271-5>.

[org/10.1038/s41598-019-41271-5](https://doi.org/10.1038/s41598-019-41271-5).

- Van Der Maarel, E., 1975.** The Braun-Blanquet approach in perspective. *Vegetatio* 30, 213–219. <https://doi.org/10.1007/BF02389711>.
- Westrich, P., 1996.** Habitat Requirements of Central European Bees and the Problems of Partial Habitats.
- Wilson, C.J., Jamieson, M.A., 2019.** The effects of urbanization on bee communities depends on floral resource availability and bee functional traits. *PloS One* 14, 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225852>.
- Xie, Z., Qiu, J., Chen, X., 2013.** Decline of nest site availability and nest density of underground bees along a distance gradient from human settlements. *Entomol. Sci.* 16, 170–178. <https://doi.org/10.1111/ens.12009>.
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., Dorn, S., 2010.** Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biol. Conserv.* 143, 669–676. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.003>.



Bourgade d'andrènes, *Andrena* sp., dans le Parc national des Calanques





## **CHAPITRE III – Compétition pour les ressources florales entre abeilles domestiques et sauvages dans un habitat de garrigue méditerranéenne**

Depuis les années 1960, les paysages agricoles sont progressivement devenus défavorables pour les activités apicoles notamment avec l'augmentation de l'utilisation des pesticides et la diminution des ressources florales. Par conséquent, les apiculteurs ont installé de nombreuses colonies d'abeilles domestiques dans des aires protégées, naturelles ou semi-naturelles. Pourtant, ces aires protégées ont vocation à préserver les abeilles sauvages et peuvent en abriter une grande diversité notamment par la diversité d'espèces végétales et d'habitats présents. De récentes études ont mis en évidence l'impact négatif des colonies d'abeilles domestiques induisant une compétition pour les ressources florales au détriment des abeilles sauvages en milieu méditerranéen. Cependant, la variabilité de l'intensité de cette compétition au sein d'une saison n'a pas encore été explorée et les effets de cette compétition restent dépendant des habitats considérés.

Dans le Chapitre II, nous avons montré que la diversité des grandes abeilles sauvages était négativement affectée par la densité de colonies d'abeilles domestiques dans le Parc national des Calanques. Dans ce troisième chapitre, nous avons étudié l'activité de butinage des abeilles domestiques et des abeilles sauvages afin d'observer (i) la variation de la compétition pour les ressources florales au cours de deux saisons de floraison de la garrigue et (ii) les conséquences induites par la présence d'abeilles sur le comportement de butinage des abeilles sauvages.

Nous avons observé, au travers de l'étude des réseaux d'interaction plantes-pollinisateurs, qu'une compétition pour les ressources florales est en place sur le Parc national des Calanques avec une intensité plus importante au début du printemps. Il en résulte une exclusion compétitive des grandes abeilles solitaires (taille corporelle supérieure à environ 1 cm) et une modification des taux de fréquentation de toutes les abeilles sauvages, grandes et petites abeilles solitaires ainsi que des bourdons, sur les principales espèces végétales de la garrigue. Cette compétition peut avoir des conséquences importantes sur les populations d'abeilles sauvages. Les espèces d'abeilles spécialistes sont d'autant plus vulnérables dû à leurs préférences alimentaires étroites. De même, le succès reproducteur des espèces végétales peut également diminuer lorsque l'abondance d'abeilles domestiques est très forte.

Cette étude souligne la nécessité d'atténuer l'impact des colonies d'abeilles dans les zones protégées telles que les parcs nationaux, en particulier pour relâcher la pression de compétition entre les grandes abeilles solitaires et les abeilles domestiques. Estimer la

quantité de ressources à l'échelle d'un territoire pourrait être un bon outil pour les gestionnaires afin de réguler la compétition entre abeilles sauvages et domestiques.



Rucher de 35 colonies au nord du Parc national des Calanques © L. Ropars

## **Exploitative competition for floral resources between honeybees and wild bees in a Mediterranean scrubland**

*Submitted in Proceedings of the Royal Society B*

Lise Ropars<sup>1</sup>, Laurence Affre<sup>1</sup>, Élisabeth Thébault<sup>2</sup>, Benoît Geslin<sup>1</sup>

<sup>1</sup> IMBE, Aix Marseille Université, Avignon Université, CNRS, IRD, Marseille, France.

<sup>2</sup> CNRS, Sorbonne Université, Institute of Ecology and Environmental Sciences of Paris, 4 Place Jussieu, 75005 Paris, France.

### Abstract

Agricultural landscape became inhospitable with increasing pesticides use and decreasing of floral resources for beekeeping activities. Consequently, beekeepers have installed numerous honeybee colonies in protected areas whereas they could shelter a high diversity of wild bees. Recent studies have highlighted a competition for floral resources induced by honeybees at the cost of wild bees. In this context, in 17 sites and for two consecutive years, within a Mediterranean protected area, the foraging activity of honeybees and wild bees was recorded. We detected a competition for floral resources with a dominance of the honeybee especially from February to April. It results in a competitive exclusion of large wild bees (body size > 1cm) and in a change in the visitation rates of wild bees on the main plant species of the scrubland. This study underlines the need to mitigate the establishment of honeybee colonies in protected areas such as national parks, in particular to release the competitive pressure between large wild bees and honeybees.

### Introduction

Pollination is one of the major ecosystem services which ensure human food supplies and the sexual reproduction of the vast majority of flowering plants. Almost 75% of crops and 87% of flowering plants species need to be animal-pollinated (Klein et al., 2007; Ollerton, Winfree & Tarrant, 2011). On temperate latitudes, main animal pollinators are insects (Ollerton, 2017). As flowering plants need pollinators to reproduce, conversely insects pollinators need to collect floral resources such as pollen or nectar to ensure their offspring and their population turnover (Roulston & Goodell, 2011; Torné-Noguera et al., 2014; Hamblin, Youngsteadt & Frank, 2018).

In the past few years, sharp declines of pollinator richness and abundances has been highlighted and well documented within several European countries (Powney et al., 2019; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). Observed trends are multi-factorial, mainly due to

anthropogenic impacts on habitats including the use of pesticides, the introduction of species outside their distribution area and a decrease in the abundance and richness of flowering plant species (Bartomeus et al., 2013; Hallmann et al., 2017; Ollerton, 2017; Lister & Garcia, 2018; Powney et al., 2019). To compensate for the global pollinator loss, awareness campaigns in favor of the western honeybee (*Apis mellifera* L.) have emerged, and have fostered beekeeping activities (Smith et al., 2016). In France, from 2012 to 2018, the national agricultural and seafood establishment recorded a 22.5% increase in the number of beekeepers and a 27% increase in the number of honeybee colonies (France AgriMer, 2012, 2018). While habitats able to support large apiaries are decreasing (Otto et al., 2016), beekeepers installed their honeybee colonies within natural protected areas which present a large amount of floral resources and are preserved from pesticides.

To feed a colony and store honey during one year, the food requirements of a honeybee colony are estimated at several million of visited flowers while the majority of solitary bees need uniquely the floral resources of a few hundred flowers to feed their brood (Müller et al., 2006; Cane & Tepedino, 2016). As a consequence, massive introductions of honeybee colonies can conduct to exploitative competition for floral resources between honeybees and wild bees (Geslin et al., 2017). By monopolizing the flowering resource, honeybees could generate a modification of the wild bee species behavior (Geslin et al., 2017; Mallinger, Gaines-Day & Gratton, 2017). In cage experiments, red mason bees decreased significantly their number of visit on floral resources, their niche breadth and their reproduction when honeybee were present (Hudewenz & Klein, 2015). In a protected area, Henry & Rodet, (2018) reported that the foraging success of wild bees is less important near honeybee colonies than farther away (Henry & Rodet, 2018). Hence, the proximity to honeybee colonies could negatively affect the reproductive success of wild bees by decreasing their intake of nectar and pollen. To reduce the competitive pressure, wild bees generally avoid flowering patches visited concomitantly by honeybees (Goulson, 2003). Likewise, Magrach et al. (2017), through a network approach, found that when honeybee shifted from depleted mass flowering crops to wild plants it caused a change in the foraging behavior of wild bees and a concurred to a decrease in the reproductive success of wild plants species (Magrach et al., 2017).

The strength of exploitative competition could be however influenced by the availability of floral resources which depends on plant phenology and plant species turnover across the flowering season (Timberlake, Vaughan & Memmott, 2019). For example, within Mediterranean shrubland of the Garraf national park (Spain), at the end of the spring season, due to the summer aridity, floral resources became scarce suggesting that competition could be more intense between honeybees and wild bees (Flo et al., 2018). Consequently, the diversity of floral resources could strongly influence the structure of pollination network (Burkle & Alarcón, 2011). Secondly, exploitative competition could be also modulated by the phenology, the diversity and the abundance of bees. In natural areas, high abundances and richness of plant species are often concomitant with high abundances and richness of wild

bee species (Stang, Klinkhamer & van der Meijden, 2006). A decrease in the availability of resources for wild bees can either lead to additional energy costs while foraging, a skewed sex ratio in favor of males, a smaller offspring or a population more vulnerable to parasites (Cane & Tepedino, 2016). Conversely, the presence and abundance of honeybee colonies massively depends on beekeeper activities, especially when beekeepers realized transhumances in accordance with mass blooming of highly rewarding plant species. Despite the understanding of exploitative competition mechanisms, variation of competition between wild bees and honeybees was rarely explored across an entire flowering season.

Through a two-year survey in 2017 and 2018, we examined here the potential exploitative competition between honeybees and wild bees in a protected area along the spring season and its consequences for wild bee foraging behavior. Calanques National Park host about fifteen beekeepers with around 450 honeybee colonies. Beekeepers installed their colonies in February during the bloom of *Rosmarinus officinalis*, *Thymus vulgaris* and *Cistus albidus* and removed their colonies in the beginning of May to do transhumances. Here, we expected a variation of the potential exploitative competition between honeybee and wild bees across the spring season (Magrach et al., 2017). We expect competition for floral resources between honeybees and wild bees will to be more important in the beginning of the season due to a high number of honeybee colonies and a low plant species diversity. We then explored the consequences induced by the presence of honeybees on the foraging behavior of wild bees.

## Methods

### ***Study area and sample design***

This study was conducted within Calanques National Park in the vicinity of Marseille (France, 43°13'27.55"N, 5°28'2.92"E), created in 2012, and characterized by a Mediterranean climate i.e., hot and dry summer, rainy autumn and mild winter. The Calanques National Park is dominated by scrubland habitats mostly composed of bushes such as *Quercus coccifera*, and herbaceous nectariferous and polliniferous plants such as *Rosmarinus officinalis*, *Cistus albidus* and *Thymus vulgaris*.

To achieve our sampling protocol within a homogenous habitat, we chose 17 plots (100m<sup>2</sup>-circle-plots) harboring at least 3 individuals of *Cistus albidus* and *Rosmarinus officinalis*. These plots were also chosen to be distributed along a gradient of an increasing honeybee colony density. The number of honeybee colonies within the park have been carefully inventoried using field and cartography approaches (see (Ropars et al., 2020b) for more information).

### ***Plant-bee network surveys***

In 2017 and 2018, we conducted a survey of plant-bees networks (honeybees and wild bees) in the 17 plots of 100m<sup>2</sup>. For both years, the sampling sessions length from February to June

(hereafter the pollinating season) corresponding to the main flowering period of the Mediterranean scrubland (Flo et al., 2018).

On each plot, between 8h00 and 18h00 and when weather conditions were favorable (no windy or rainy days), we recorded the number of visits performed by bees on three one-square meter well-flowered patches (the 3 most flowered patch within the 100-m<sup>2</sup> circle plots). Visits were recorded during 5 minutes in 2017 and 10 minutes in 2018 with 10 sampling sessions in 2017 and 5 sessions in 2018 totalizing 150 observation minutes per year. Because bees are difficult to identify to the naked eyes, we classified them in morphological groups as follow: small bees (body size < 1cm), large bees (body size > 1cm), honeybees and bumblebees (Geslin et al., 2013; Ropars et al., 2019). Limit between small and large bees almost corresponds to the mean body length of honeybee worker size which is 12mm (Bosch, Retana & Cerdá, 1997; Albrecht et al., 2007; Henry & Rodet, 2018). On each patch, flowering plants were identified to the species level.

### ***Statistical analyses***

#### Potential exploitative competition

We built plant-pollinators networks by combining all sites at the week scale for each year along the flowering season for a total of 15 plants-bees networks. To assess the potential exploitative competition between bees, we used the Müller's index corresponding to the sum of interactions between bees  $i$  and  $j$  via all shared plant species (Müller et al., 1999; Simba et al., 2018). This index is equal to 0 when a bee species share no plants and it reaches 1 when a bee species influences another one via shared resources within the network. To calculate this index, we used the function PAC() available in the bipartite package of the R Core Team software version 3.6 (Dormann et al., 2009; R Core Team, 2018).

Müller's indexes were calculated based on visitation rates of the four bee groups: small bees, large bees, honeybees, bumblebees. To evaluate the variation of honeybee exploitative competition across the spring period, we built a linear mixed model with the calendar number of the week, the wild bee group affected by honeybee potential competition and their interactions as fixed effects. Year was added as a random effect. P-values for each bee groups were obtained through a Wald test (using the summary () function).

#### Competition between honeybees and wild bees at the session scale

We assessed whether the presence of the wild bee groups at a local scale was affected by honeybee presence. For each wild bee groups, we fitted generalized linear mixed models using honeybee presence/absence as factor, week and the richness of visited plant species on the patch as fixed effects; years and sites as random variables; following a binomial structure. P-values were obtained with Anova tests.

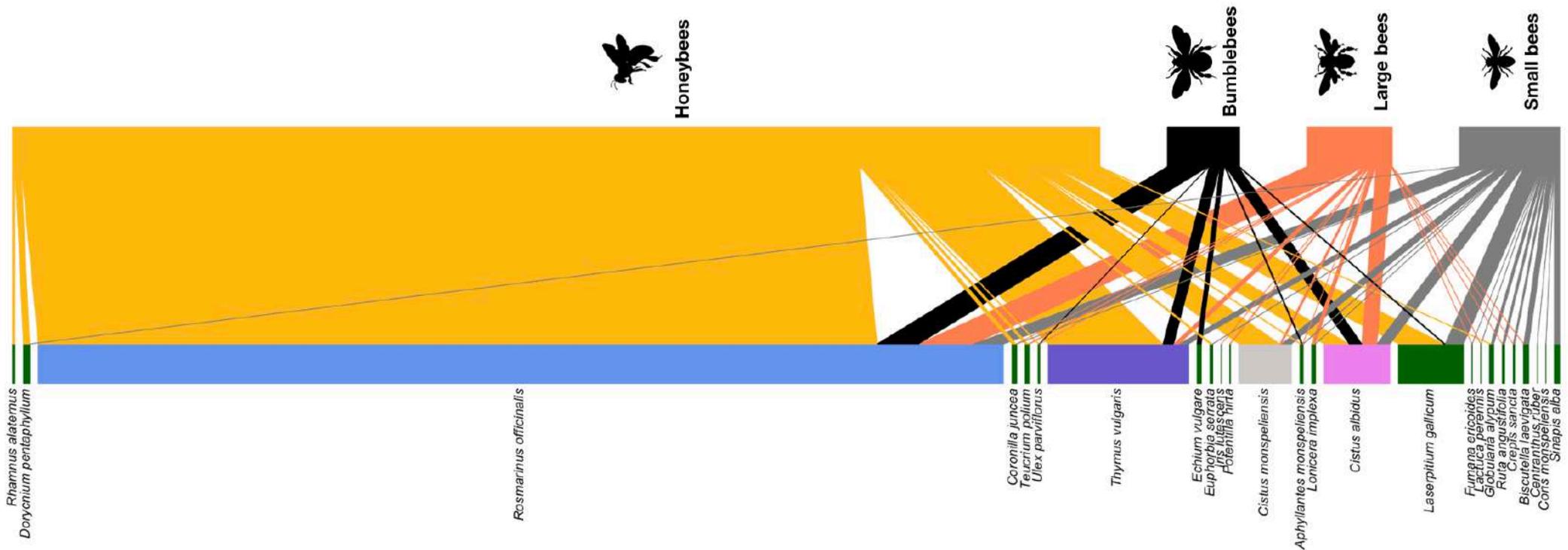
### Visitation shift between flowering species

We questioned if wild bees modified their diet (i.e. number of visits) with the presence of honeybees. For each morphological group, we built a generalized linear mixed model using a) honeybee presence/absence as factor, b) the plant species sampled and their interactions as fixed effects; weeks, years and sites as random effects. We completed this model with an offset corresponding to the logarithm of the observation period. We classified the plants species by the number of times we sampled them throughout the years, we grouped all species recorded less than 10 times together. Finally, plant species belonged to 5 classes with a) *Rosmarinus officinalis* (96 times sampled), b) *Cistus albidus* (42 times sampled), c) *Cistus monspeliensis* (15 times sampled), d) *Thymus vulgaris* (13 times sampled) and e) all other species (which correspond to 22 plant species sampled less than 10 times and which correspond to 9% of pollinator visitation rates – Table 1). We finally performed pairwise Tukey comparisons to examine the change of wild bee visitation rates on each plants classes with and without honeybee presence using the package lsmeans (Lenth, 2016). The difference in the test between the two conditions with and without the presence of honeybees is indicated by a delta.

## Results

### ***Plant-bee network surveys***

From late February to early June in 2017 and 2018, we recorded 7766 visits performed by the four bee groups on 25 plant species. *Apis mellifera* realized 80.8% of the visits following by small bees, large bees and bumblebees (respectively 7.5%, 6.3% and 5.4% - Table 1). The entire network contained 55 links. Small bees contributed to the construction of the global network by realizing 19 links, large bees 16 links, *Apis mellifera* 13 links, and bumblebees realized 7 links. Twelve plants species (*Biscutella laevigata*, *Centranthus ruber*, *Coris monspeliensis*, *Crepis sancta*, *Echium vulgare*, *Fumana ericoides*, *Iris lutescens*, *Lactuca perennis*, *Lonicera implexa*, *Potentilla hirta*, *Ruta angustifolia*, *Sinapis alba*) were only visited by wild bees whereas only one species (*Rhamnus alaternus*) was visited by honeybees only (Figure 1).



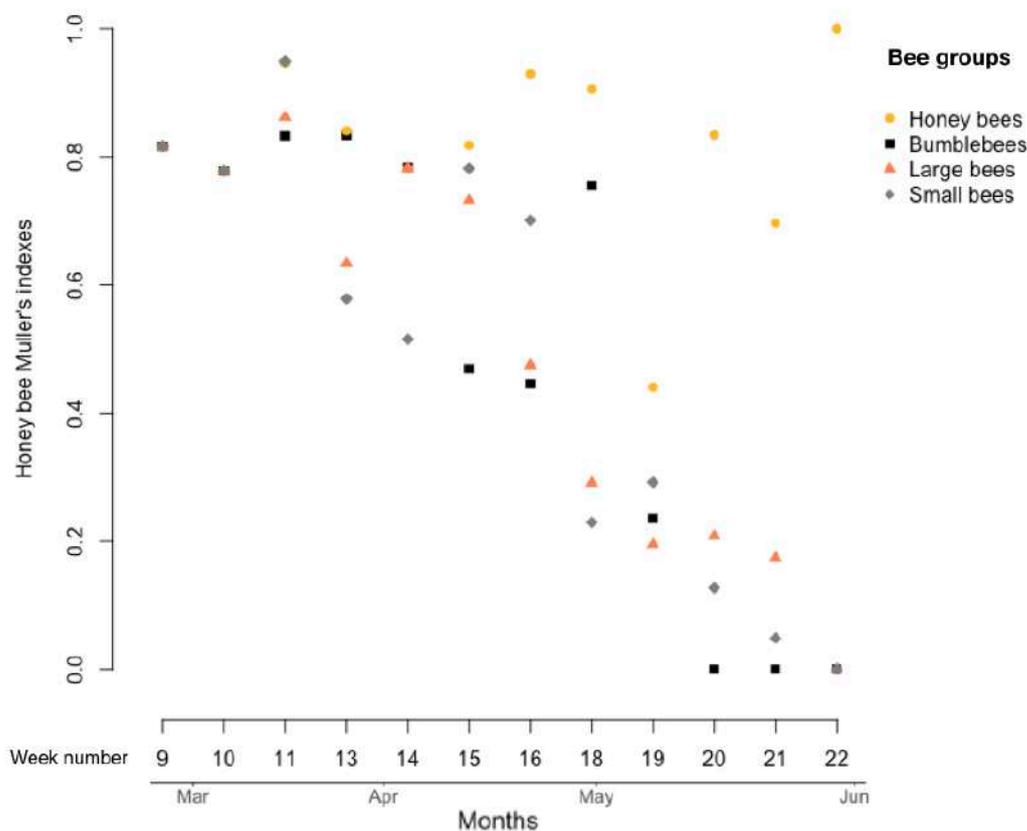
**Figure 1:** Interaction networks between bee groups and plant species within the Calanques national Park. Honeybees were highlighted in yellow, bumblebees in black, large bees in orange and small bees in grey. *Rosmarinus officinalis* was highlighted in blue, *T. vulgaris* in violet, *C. monspeliensis* in light grey, *C. albidus* in pink and the other plant species in dark green. Width of interactions are proportional to number of visitation rate per minutes.

**Table 1** : List of plant classes, visitation rates per minutes (R), percentage of the total number visitation rates that each bee group realized on each plant classes (bee %), and percentage of the total number visitation rates that each plant classes received by each bee group (plant %).

Plant species	Honeybees			Large bees			Small bees			Bumblebees			Total	
	R	bee %	plant %	R	bee %	plant %	R	bee %	plant %	R	bee %	plant %	R	bee %
<i>Cistus albidus</i>	22	2.31	38.06	13.2	17.65	22.84	11.4	12.97	19.72	11.2	17.69	19.38	57.8	4.90
<i>Cistus monspeliensis</i>	35.7	3.75	77.78	1.8	2.41	3.92	8.4	9.56	18.30	0	0	0	45.9	3.89
Other species	59.8	6.28	56.15	7	9.36	6.57	33.3	37.88	31.27	6.4	10.11	6.01	106.5	9.04
<i>Rosmarinus officinalis</i>	734.7	77.12	86.90	48.1	64.30	5.69	26.4	30.03	3.12	36.3	57.35	4.29	845.5	71.73
<i>Thymus vulgaris</i>	100.5	10.55	81.71	4.7	6.28	3.82	8.4	9.56	6.83	9.4	14.85	7.64	123	10.44
All species	952.7	80.83	80.83	74.8	6.35	6.35	87.9	7.46	7.46	63.3	5.37	5.37	1178.7	100

### *Temporal variation of exploitative competition*

We found that intraspecific potential exploitative interaction of honeybees stayed high and stable all along the pollinating season (honeybees: slope = - 0.006,  $P > 0.05$ ). We also found that the interspecific potential exploitative interaction of honeybees on each wild bee groups significantly decrease across the pollinating season (Anova test  $P < 0.001$ ; large bees: slope = - 0.067,  $P < 0.001$ ; small bees: slope = - 0.070,  $P < 0.001$ ; bumblebees: slope = - 0.071,  $P < 0.001$ ). These results suggested that plant species were highly shared in the beginning of the pollinating season between honeybees and wild bee groups and less shared in the end of the pollinating season. We found no difference about the potential exploitative interaction among wild bee groups along the pollinating season.



**Figure 2:** Interaction plot between the honeybee Muller's index on each bee groups along the spring flowering season.

### *Competition between honeybees and wild bees*

We found that the competition resulted in an exclusion of wild bee groups by the presence of honeybees. However, this exclusion was dependent of the wild bee groups considered. The presence of small bees was not impacted by the presence of honeybees on the same patch ( $P > 0.05$ ) whereas small bees were positively and significantly correlated with the

number of visited plant species on patches ( $P < 0.001$ ) and increased across the pollinating season ( $P = 0.015$ ). On the contrary, the presence of large bees was negatively impacted by the presence of honeybees ( $P < 0.001$ ) and positively influenced by the richness of visited plant species within the patch ( $P < 0.001$ ). Finally, the presence of bumblebees was not correlated to any variables ( $P > 0.05$ ).

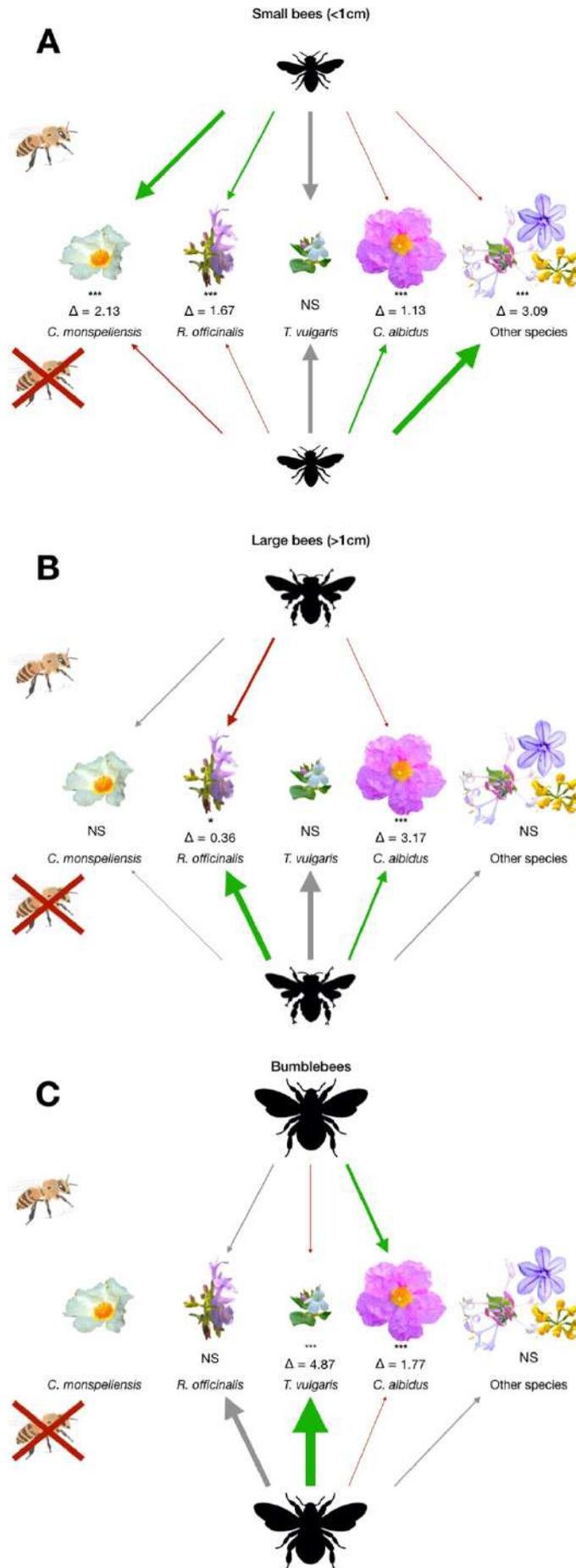
**Table 2:** Effect of honeybee presence, week and the richness of visited plant species on the presence of each wild bee groups.

Wild bee groups	Fixed effects	Chisq	Df	P-value
Large bees	Presence of honeybees	11.907	1	< 0.001
	Week	0.7595	1	NS
	Richness of visited plant species	14.2991	1	< 0.001
Small bees	Presence of honeybees	0.0076	1	NS
	Week	5.9585	1	0.015
	Richness of visited plant species	15.5808	1	< 0.001
Bumblebees	Presence of honeybees	0.3745	1	NS
	Week	0.3027	1	NS
	Richness of visited plant species	0.0112	1	NS

### Visitation shift between flowering species

Visitation rates of all wild bee groups were affected by the honeybee presence on the 5 plants classes (*Cistus albidus*, *Cistus monspeliensis*, *Rosmarinus officinalis*, *Thymus vulgaris* and other species). Precisely, small bees foraged more on *Cistus monspeliensis* and on *Rosmarinus officinalis* when honeybee foraged within the same patches ( $\Delta = 2.13 - P < 0.001$ ;  $\Delta = 1.67 - P < 0.001$  respectively). However, in presence of honeybees, *Cistus albidus* and other plant species were less visited by small bees ( $\Delta = -1.13 - P < 0.001$ ;  $\Delta = -3.09 - P < 0.001$  respectively). Small bees did not significantly change their visitation rates in presence of honeybees on *Thymus vulgaris* (Figure 3A). Visitation rates of large bees were negatively influenced by honeybee presence on *Rosmarinus officinalis* and *Cistus albidus* ( $\Delta = -0.36 - P = 0.001$ ;  $\Delta = -3.17 - P < 0.001$  respectively). Presence of honeybees did not induce significant changes on visitation rates of large bees on *Cistus monspeliensis*, *Thymus vulgaris* and other plant species (Figure 3B).

Finally, bumblebees, in presence of honeybee, foraged significantly less on *Thymus vulgaris* ( $\Delta = -4.87 - P < 0.001$  respectively), foraged significantly more on *Cistus albidus* ( $\Delta = 1.77 - P < 0.001$ ), and did not induce significant changes on their visitation rates on *Cistus monspeliensis*, *Rosmarinus officinalis* and other plant species (Figure 3C).



**Figure 3:** Changes of small bee (A), large bee (B) and bumblebee (C) visitation rates in absence or presence of honeybees on the same plant species. Width of arrows are proportional to the visitation rates per minute realized by wild bees on each plant. Delta corresponds to the difference according to the pairwise Tukey test between the two conditions, with and without the presence of honeybees. Green arrows indicate an increase of visitation rates and red arrows a decrease of visitation rates. Grey arrows and NS correspond to non-significant changes of visitation rates using pairwise Tukey test, \* corresponds to significant p-values between 0.01 and 0.05 and \*\*\* to significant p-values below 0.001.

## Discussion

In this study, we found that a density of 5.3 honeybee colonies per kilometer square in a Mediterranean protected area can lead to a competition for floral resources with wild bees. This competition resulted in a local exclusion of large wild bees which were less detected in patches visited by honeybees. The presence of honeybees had also implications on the foraging behaviour of wild bees with a rewiring in the diet preferences of both bumblebees and small bees in patches visited by honeybees. Furthermore, we observed variations in the competition strength along the season with a release of interspecific competition starting from May either due to an increase in the diversity of flowering plants or to the management of apiaries (transhumances towards other mass-flowering locations). In parallel, the intraspecific competition among honey bees remain however high. These results are discussed in the light of potential consequences for wild bee populations and plant species reproduction.

### *Competitive exclusion of large wild bees*

Exploitative competition for floral resources was translated into a competitive exclusion of large wild bees by honeybees foraging on the same floral patches. Several hypotheses can explain this exclusion. The closest ecological requirements between large bees and honeybees can increase the concurrence of these two taxa for the same floral resources (Henry and Rodet 2018). Therefore, as large bees can easily flight larger distances than smaller bees, they can fly away from flower patches occupied by honeybees (Torné-Noguera et al. 2016, Henry and Rodet 2018). Moreover, most of the large generalist species can avoid the honeybee presence by shifting to another plant species.

Our previous work, conducted in the same study area, showed that richness and abundance of large bee species decreased with honeybee colony density and increase with heterogenous diverse land cover type (Ropars et al., 2020). We may ask if large bees avoided the competitive pressure induced by honeybees for floral resources by foraging in heterogeneous habitat, being able to switch from a resource to another when competition occurs.

Considering small bees, they continued to collect nectar and pollen when honeybees visited the same floral patches. As small bees required lesser floral rewards than large bees, they can forage on few rewarding flowers, which might have been previously visited. Moreover, as they did not have the capacity to fly long distances, they cannot avoid the presence of honeybees (Müller et al. 2006, Hudewenz and Klein 2015). Likewise, we did not find a competitive exclusion of bumblebees probably due to their low abundance in our surveys as they are not a common and numerous pollinators in Mediterranean habitats (Herrera 1988, Schurr et al. 2019). Furthermore, bumblebees often foraged rapidly and methodically all flowers on a single plant individual (Zhao et al. 2016) and can prevent honeybees to forage on the same floral patch (Wignall et al. 2020).

### ***Rewiring of wild bee visitation rates***

In parallel, we also observed a rewiring of visits realized by wild bees on plant species concomitantly visited by honeybees. Indeed, even if the presence of honeybees did not lead to the exclusion of small bees and bumblebees, it can modulate their foraging activities on their host plant species. It has been showed that bee species foraging simultaneously within a pollination network can modulate their foraging behaviour relatively to each individual behaviour (Valido et al. 2019). For example, here, in the absence of honeybees, large bee species visited significantly more *Rosmarinus* flowers and bumblebees visited more *Thymus* flowers, two of the most rewarding species of our sites. The decrease in the wild bee visitation rate on dominant plant species in scrubland could be explained by the monopolization of floral resources by honeybees, and consequently by a lower amount of pollen and nectar resource available reducing the attractiveness of flowers (Dafni 1992, Kearns and Inouye 1993). On the contrary, increase of wild bee visitation rates could be due to facilitation by inadvertent social information (Geslin et al. 2017). For example, small bees increased their visits on *Cistus monspeliensis* in the presence of honeybees. These two hypotheses seemed to act concomitantly within each interacting networks, and it seem depend on the considered plant species.

### ***Temporal variation of exploitative competition***

We also found that exploitative competition between honeybees and wild bees varied across the spring season and was more intense from February to April. This corresponds mainly to the flowering peak of *Rosmarinus officinalis* (Flo et al. 2018) which is the first dominant plant species to flourish in Mediterranean ecosystems. *Rosmarinus officinalis* is highly attractive to bees for its high production of pollen and nectar which explain why beekeepers installed their numerous honeybee colonies in this period to produce a specific honey.

First, we detected an intraspecific competition among honeybee which remain strong along the season. As honeybees are generalist (Giannini et al. 2015), they have the ability to change

progressively their floral diet following the phenology of the dominant plant species (Hung et al. 2019). Intraspecific competition is a first signal to observe a limitation of floral resources within a territory and could lead to a decrease of honey yield per colony (Henry and Rodet 2018). With numerous installations of honey bee colonies in scrublands, beekeepers induced a strong pressure on available resources and led to “the tragedy of the common” (Hardin 1968).

Second, we also revealed an exploitative competition, from honeybees on all wild bee groups, which progressively decreased starting from May. This decrease can be due to the removing of honeybee colonies by beekeepers to do transhumances around the first week of May, releasing the competition pressure (Herrera 1988, Henry and Rodet 2018). Moreover, the phenology and the higher diversity of flowering plant species later in the season could offer a large diversity of floral resource and wild bees can forage on more plant species (Flo et al. 2018) (Supplementary Fig. 1).

### *Consequences for wild bees and plant communities*

Here, we observed the exclusion of large wild bees and a change of wild bee visitation rates induced by the presence of honeybees suggesting that honeybees monopolized an important part of the available floral resources. First of all, the competitive exclusion of large bees can lead to a reduction in their fitness by lengthening the flight period to feed or to go back to their nest [50]. These results were inline with the observed decrease in abundance and richness of large bees with increasing honeybee colony densities in the same study system (Ropars et al. 2020). Moreover, we observed that in the presence of honeybees, bumblebees decrease their visitation rates on nectariferous plant species (*Thymus vulgaris*) and they increase their visitation rates on *Cistus albidus* which is a polliniferous plant species. However, pollen of *Cistus albidus* contains a low concentration of amino acid and is known to slow down the growth of bumblebee colonies (Baloglu and Gurel 2015, Moerman et al. 2015). As a consequence, the presence of honeybees could negatively affect the fitness of bumblebees in several ways (Wojcik et al. 2018). The consequence of exploitative competition for floral resources could be measured one year later on offspring of wild bees as they generally produce one generation per year (Cane and Tepedino 2016, Henry and Rodet 2018). Moreover, as generalist bee species can adapt their foraging on several plant species, specialist bees species will therefore be more vulnerable to the presence of honeybees on their host plant species (Biesmeijer 2006). Long term studies would be necessary to confirm this vulnerability at the species level.

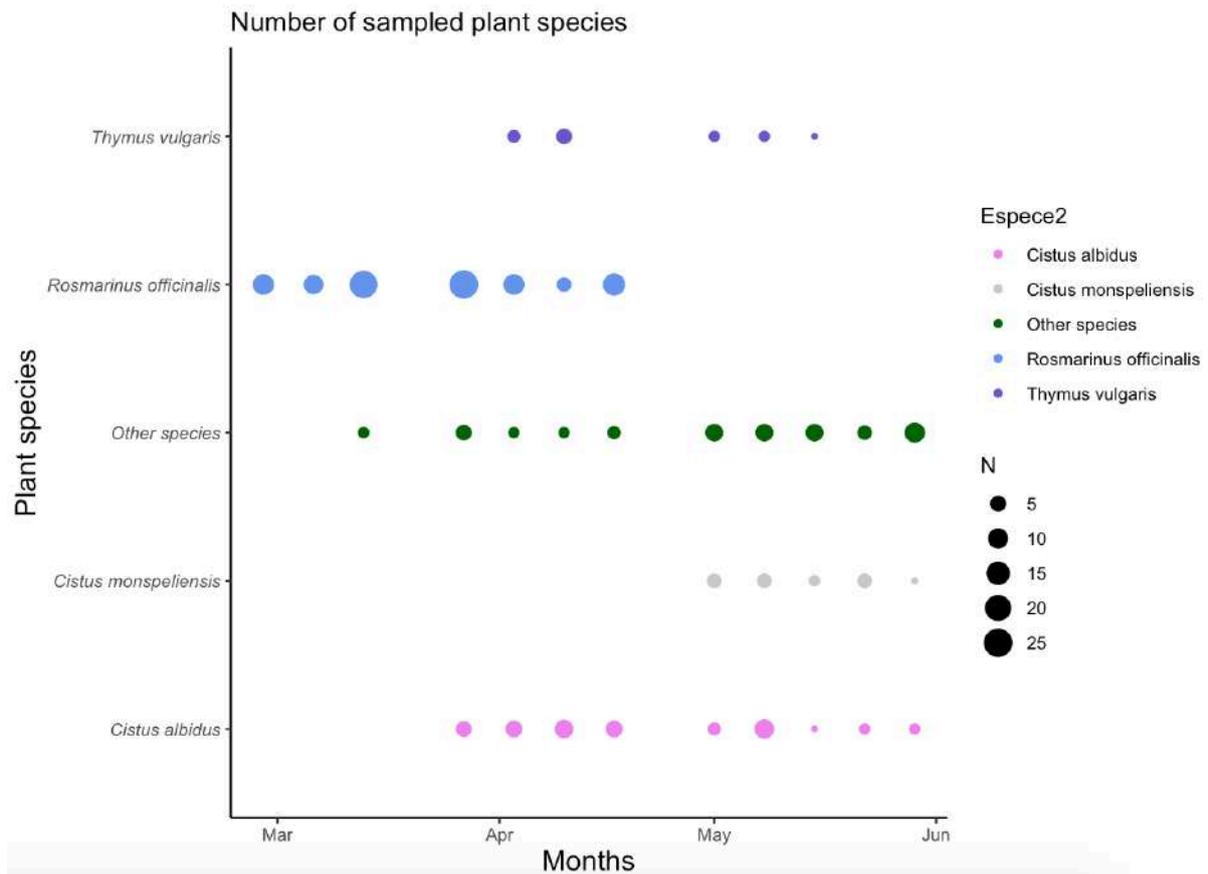
Plant species may also suffer from a high abundance of honeybees through a decrease in their reproductive success. Indeed, numerous visitations by honeybees can lead to damage the style due to over visitation, or conducted an over deposition of pollen grains on stigmas generating the growing of numerous pollen tubes (Aizen et al. 2014). Moreover, honey bee could reduce the germination ability of pollen due to their inhibitory effects of their glandular

secretions. As honey bee could preferentially forage on invasive plant species (Barthell et al. 2001), they could also modify the plant species community.

### Conclusion

In conclusion, honeybees induce a competition pressure which vary across the spring season. Competitive exclusion and the rewiring of the floral diet can conduct to disrupt pollination networks and the ecosystem functioning. This underlines the need to mitigate the installation of honeybee colonies in protected areas such as national Parks, especially to release the competition pressure between large bees and honeybees. To decrease the competition, land managers could act by increasing the quantity of floral resources, displace the apiaries already present or decrease the number of hives in their territory. We can suggest to landmanagers, depending on the level of protection of their territory, to sow local and attractive plant species for bees and more broadly for pollinators. In agricultural landscape, initiatives with farmers should be continued and reinforced to sow mixtures of native seeds. Finally, in Mediterranean protected areas allowing it, pruning nectariferous species like *Rosmarinus officinalis* could increase flowering and therefore the available floral resources. Separate the apiaries already installed within protected areas by a distance of 3km will allow to keep conservation areas and release competition for wild pollinators with a lower competition pressure. Future studies should quantify the amount of floral resources in habitats to provide an estimation of how many and where honeybee colonies could be installed.

## Supplementary materials



**Figure 1** : Phenology of the dominant plants species within the Calanques National Park. Circle size is proportional to the number of sampled plant species.

## References

- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. 2011 How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* **120**, 321–326. (doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x)
- Klein A-M, Vaissiere BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Tscharntke T. 2007 Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **274**, 303–313. (doi:10.1098/rspb.2006.3721)
- Ollerton J. 2017 Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **48**, 353–376. (doi:10.1146/annurev-ecolsys-110316-022919)
- Torné-Noguera A, Rodrigo A, Aman X, Osorio S, Barril-Graells H, da Rocha-Filho LC, Bosch J. 2014 Determinants of spatial distribution in a bee community: nesting resources, flower resources, and body size. *PLoS One* **9**, e97255. (doi:10.1371/journal.pone.0097255)
- Hamblin AL, Youngsteadt E, Frank SD. 2018 Wild bee abundance declines with urban warming, regardless of floral density. *Urban Ecosyst.* **21**, 419–428. (doi:10.1007/s11252-018-0731-4)
- Roulston TH, Goodell K. 2011 The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annu. Rev. Entomol.* **56**, 293–312. (doi:10.1146/annurev-ento-120709-144802)
- Powney GD, Carvell C, Edwards M, Morris RKA, Roy HE, Woodcock BA, Isaac NJB. 2019 Widespread losses of pollinating insects in Britain. *Nat. Commun.* **10**, 1018. (doi:10.1038/s41467-019-08974-9)
- Sánchez-Bayo F, Wyckhuys KAG. 2019 Worldwide decline of the entomofauna: a

- review of its drivers. *Biol. Conserv.* **232**, 8–27. (doi:10.1016/j.biocon.2019.01.020)
9. **Bartomeus I, Ascher JS, Gibbs J, Danforth BN, Wagner DL, Hedtke SM, Winfree R. 2013** Historical changes in northeastern US bee pollinators related to shared ecological traits. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **110**, 4656–4660. (doi:10.1073/pnas.1218503110)
  10. **Hallmann CA et al. 2017** More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS One* **12**, e0185809. (doi:10.1371/journal.pone.0185809)
  11. **Lister BC, Garcia A. 2018** Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **115**, E10397–E10406. (doi:10.1073/pnas.1722477115)
  12. **Smith TJ, Saunders ME, Leather SR, Packer L. 2016** Honey bees: the queens of mass media, despite minority rule among insect pollinators. *Insect Conserv. Divers.* **9**, 384–390. (doi:10.1111/icad.12178)
  13. **France AgriMer. 2018** Apiculture 2018. *Les fiches Fr.*, 1–2.
  14. **France AgriMer. 2012** Apiculture 2012. *Les fiches Fr.*, 1–32.
  15. **Otto CR V., Roth CL, Carlson BL, Smart MD. 2016** Land-use change reduces habitat suitability for supporting managed honey bee colonies in the Northern Great Plains. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **113**, 10430–10435. (doi:10.1073/pnas.1603481113)
  16. **Cane JH, Tepedino VJ. 2017** Gauging the effect of honey bee pollen collection on native bee communities. *Conserv. Lett.* **10**, 205–210. (doi:10.1111/conl.12263)
  17. **Müller A, Diener S, Schnyder S, Stutz K, Sedivy C, Dom S. 2006** Quantitative pollen requirements of solitary bees: Implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. *Biol. Conserv.* **130**, 604–615. (doi:10.1016/j.biocon.2006.01.023)
  18. **Geslin B et al. 2017** Massively introduced managed species and their consequences for plant–pollinator interactions. In *Advances in Ecological Research*, pp. 147–199. (doi:10.1016/bs.aecr.2016.10.007)
  19. **Mallinger RE, Gaines-Day HR, Gratton C. 2017** Do managed bees have negative effects on wild bees?: A systematic review of the literature. *PLoS One* **12**, e0189268. (doi:10.1371/journal.pone.0189268)
  20. **Hudewenz A, Klein A-M. 2015** Red mason bees cannot compete with honey bees for floral resources in a cage experiment. *Ecol. Evol.* **5**, 5049–5056. (doi:10.1002/ece3.1762)
  21. **Henry M, Rodet G. 2018** Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas. *Sci. Rep.* **8**, 9308. (doi:10.1038/s41598-018-27591-y)
  22. **Goulson D. 2003** Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **34**, 1–26. (doi:10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132355)
  23. **Magrach A, González-Varo JP, Boiffier M, Vilà M, Bartomeus I. 2017** Honeybee spillover reshuffles pollinator diets and affects plant reproductive success. *Nat. Ecol. Evol.* **1**, 1299–1307. (doi:10.1038/s41559-017-0249-9)
  24. **Timberlake TP, Vaughan IP, Memmott J. 2019** Phenology of farmland floral resources reveals seasonal gaps in nectar availability for bumblebees. *J. Appl. Ecol.*, 1–12. (doi:10.1111/1365-2664.13403)
  25. **Flo V, Bosch J, Aman X, Primante C, Martín González AM, Barril-Graells H, Rodrigo A. 2018** Yearly fluctuations of flower landscape in a Mediterranean scrubland: consequences for floral resource availability. *PLoS One* **13**, e0191268. (doi:10.1371/journal.pone.0191268)
  26. **Burkle LA, Alarcón R. 2011** The future of plant-pollinator diversity: understanding interaction networks across time, space, and global change. *Am. J. Bot.* **98**, 528–538. (doi:10.3732/ajb.1000391)
  27. **Stang M, Klinkhamer PGL, van der Meijden E. 2006** Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant-flower visitor web. *Oikos* **112**, 111–121. (doi:10.1111/j.0030-1299.2006.14199.x)
  28. **Ropars L, Affre L, Schurr L, Flacher F, Genoud D, Mutilod C, Geslin B. 2020** Land cover composition, local plant community composition and honeybee colony density affect wild bee species assemblages in a Mediterranean biodiversity hot-spot. *Acta Oecologica* **104**, 103546. (doi:10.1016/j.actao.2020.103546)
  29. **Geslin B, Gauzens B, Thébault E, Dajoz I. 2013** Plant pollinator networks along a gradient of

- urbanisation. *PLoS One* **8**, e63421. (doi:10.1371/journal.pone.0063421)
30. **Ropars L, Dajoz I, Fontaine C, Muratet A, Geslin B. 2019** Wild pollinator activity negatively related to honey bee colony densities in urban context. *PLoS One* **14**, e0222316. (doi:10.1371/journal.pone.0222316)
  31. **Albrecht M, Duelli P, Müller C, Kleijn D, Schmid B. 2007** The Swiss agri-environment scheme enhances pollinator diversity and plant reproductive success in nearby intensively managed farmland. *J. Appl. Ecol.* **44**, 813–822. (doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01306.x)
  32. **Bosch J, Retana J, Cerdá X. 1997** Flowering Phenology, Floral traits and pollinator composition in a herbaceous Mediterranean plant community. *Oecologia* **109**, 583–591.
  33. **Simba LD, Foord SH, Thébault E, van Veen FJF, Joseph GS, Seymour CL. 2018** Indirect interactions between crops and natural vegetation through flower visitors: the importance of temporal as well as spatial spillover. *Agric. Ecosyst. Environ.* **253**, 148–156. (doi:10.1016/j.agee.2017.11.002)
  34. **Müller CB, Adriaanse ICT, Belshaw R, Godfray HCJ. 1999** The structure of an aphid-parasitoid community. *J. Anim. Ecol.* **68**, 346–370.
  35. **Dormann CF, Frund J, Bluthgen N, Gruber B. 2009** Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open Ecol. J.* **2**, 7–24. (doi:10.2174/1874213000902010007)
  36. **R Core Team. 2018** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. See <https://www.r-project.org/>.
  37. **Lenth R V. 2016** Least-squares means: The R package lsmeans. *J. Stat. Softw.* **69**. (doi:10.18637/jss.v069.i01)
  38. **Torné-Noguera A, Rodrigo A, Osorio S, Bosch J. 2016** Collateral effects of beekeeping: Impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. *Basic Appl. Ecol.* **17**, 199–209. (doi:10.1016/j.baae.2015.11.004)
  39. **Herrera J. 1988** Pollination relationships in southern spanish mediterranean shrublands. *J. Ecol.* **76**, 274–287. (doi:10.2307/2260469)
  40. **Schurr L, Affre L, Flacher F, Tatoni T, Le Mire Pecheux L, Geslin B. 2019** Pollination insights for the conservation of a rare threatened plant species, *Astragalus tragacantha* (Fabaceae). *Biodivers. Conserv.* **28**, 1389–1409. (doi:10.1007/s10531-019-01729-4)
  41. **Zhao Z, Lu N, Conner JK. 2016** Adaptive pattern of nectar volume within inflorescences: Bumblebee foraging behavior and pollinator-mediated natural selection. *Sci. Rep.* **6**, 1–8. (doi:10.1038/srep34499)
  42. **Wignall VR, Campbell Harry I, Davies NL, Kenny SD, McMinn JK, Ratnieks FLW. 2020** Seasonal variation in exploitative competition between honeybees and bumblebees. *Oecologia* **192**, 351–361. (doi:10.1007/s00442-019-04576-w)
  43. **Valido A, Rodríguez-Rodríguez MC, Jordano P. 2019** Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Sci. Rep.* **9**, 4711. (doi:10.1038/s41598-019-41271-5)
  44. **Kearns CA, Inouye DW. 1993** *Techniques for pollination biologists*. Boulder, CO: University Press of Colorado.
  45. **Dafni A. 1992** *Pollination ecology - a practical approach*.
  46. **Giannini TC, Garibaldi LA, Acosta AL, Silva JS, Maia KP, Saraiva AM, Guimarães PR, Kleinert AMP. 2015** Native and non-native supergeneralist bee species have different effects on plant-bee networks. *PLoS One* **10**, 1–13. (doi:10.1371/journal.pone.0137198)
  47. **Hung K-LJ, Kingston JM, Lee A, Holway DA, Kohn JR. 2019** Non-native honey bees disproportionately dominate the most abundant floral resources in a biodiversity hotspot. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **286**, 20182901. (doi:10.1098/rspb.2018.2901)
  48. **Hardin G. 1968** The tragedy of the commons. *Science.* **162**, 1243–1248. (doi:10.1126/science.162.3859.1243)
  49. **Moerman R, Vanderplanck M, Roger N, Declèves S, Wathelet B, Rasmont P, Fournier D, Michez D. 2015** Growth rate of bumblebee larvae is related to pollen amino acids. *J. Econ. Entomol.* **109**, 25–30. (doi:10.1093/jee/tov279)
  50. **Baloglu GH, Gurel F. 2015** The effects of pollen protein content on colony development of the bumblebee, *bombus terrestris* l. *J. Apic. Sci.* **59**, 83–88. (doi:10.1515/JAS-2015-0009)

51. **Wojcik VA, Morandin LA, Davies Adams L, Rourke KE. 2018** Floral resource competition between honey bees and wild bees: is there clear evidence and can we guide management and conservation? *Environ. Entomol.* **47**, 822–833. (doi:10.1093/ee/nvy077)
52. **Biesmeijer JC. 2006** Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science.* **313**, 351–354. (doi:10.1126/science.1127863)
53. **Aizen MA, Morales CL, Vázquez DP, Garibaldi LA, Sáez A, Harder LD. 2014** When mutualism goes bad: Density-dependent impacts of introduced bees on plant reproduction. *New Phytol.* **204**, 322–328. (doi:10.1111/nph.12924)
54. **Barthell J, Randall J, Thorp RW, Wenner A. 2001** Promotion of seed set in yellow star-thistle by honey bees : evidence of an invasive mutualism. *Ecol. Appl.* **11**, 1870–1883.





## CHAPITRE IV – L'importance d'évaluer la quantité de ressources florales disponibles au regard de l'installation de colonies d'abeilles domestiques dans les aires protégées

Au regard de la compétition en place pour les ressources florales au sein du Parc national des Calanques, nous avons estimé les quantités de pollen et de nectar produites par les trois espèces les plus abondantes, *Rosmarinus officinalis*, *Thymus vulgaris* et *Cistus albidus* afin de déterminer si les ressources disponibles étaient suffisantes pour les colonies d'abeilles domestiques installées.

Pendant deux années consécutives, de février à juin, la quantité moyenne de pollen de *R. officinalis*, *T. vulgaris* et *C. albidus* correspondait à 0,63 kg / ha avec un maximum estimé à 5,88 kg / ha. De même, la production de sucre a atteint en moyenne 0,29 kg / ha avec un maximum estimé à 4,09 kg / ha. La production de miel des 300 colonies installées sur la partie ouest du parc était constamment supérieure à cette estimation de la production de sucre des trois espèces dominantes de garrigues en 2018.

Affiner les méthodes pour estimer avec précision la quantité de ressources florales devient essentiel pour concilier les pratiques apicoles avec la préservation des populations d'abeilles sauvages au sein des aires protégées et ainsi proposer un seuil de densité maximale de colonies permettant le maintien des populations de pollinisateurs.



Floraison du romarin sur la Plaine du Ris, Cassis. © L. Ropars.



## **Importance of assessing the amount of available floral resources facing the installation of honeybee colonies in protected areas**

Lise Ropars<sup>1</sup>, Laurence Affre<sup>1</sup>, Cécile Albert<sup>1</sup>, Mathilde Baude<sup>2</sup>, Floriane Flacher<sup>1</sup>, Sophie Gachet<sup>1</sup>, Agathe Leriche<sup>1</sup>, Clémentine Mutillod<sup>1</sup>, Arne Saatkamp<sup>1</sup>, Benoît Geslin<sup>1</sup>

<sup>1</sup> IMBE, Aix Marseille Univ, Avignon Université, CNRS, IRD, Marseille, France

<sup>2</sup> Université d'Orléans, EA 1207 LBLGC, F-45067 Orléans, France

### Abstract

Floral resources as pollen and sugar rewards are essential for the establishment of pollinator populations. However, changes in land use and management due to human activities cause a decrease in abundance and diversity of floral resources. Consequently, beekeepers have started to concentrate their honey production within protected areas which is not free of consequences for the wild pollinating fauna. To prevent a competition for floral resources within the Calanques National Park, we quantified the floral resource in terms of pollen and nectar of the most three abundant species, *Rosmarinus officinalis*, *Thymus vulgaris* and *Cistus albidus*, in order to estimate the floral resources produced at the scale of a territory. For two consecutive years, from February to June, the mean quantity of pollen of *R. officinalis*, *T. vulgaris* and *C. albidus* corresponded to 0.63 kg/ha with an estimated maximum of 5.88 kg/ha. Likewise, the production of sugar reached on average 0.29 kg/ha with an estimated maximum of 4.09 kg/ha. The honey production of the 300 colonies within the Park appears constantly higher than our estimation of sugar production of the three dominant species in 2018. Sharpening methods for estimating accurately the floral resources quantity is essential to conciliate beekeeping practices with the preservation of wild bee populations.

### Introduction

In the past few years, changes in land use and management due to human activities have led to a decrease in the availability of floral resources. In agricultural landscapes, the increase in the use of herbicides and the removal of hedgerows, field edges and trees in order to facilitate mechanization are the main causes of the loss of floral resources in quantity and diversity (Ollerton et al., 2014). In parallel, the conversion of non-urban habitats in urbanized landscapes has been also associated with a reduction of plant species richness and abundance and therefore their floral resources (Mckinney, 2009).

The availability of floral resources appears to be one of the most important factor affecting bee diversity and abundance (Roulston & Goodell, 2011). Bees rely exclusively on pollen and

nectar for their diet at both larval and adult stages. Nectar is the main energy source for bee flights and for the search of sexual partners as it contains mainly sugars (sucrose, glucose and fructose) (Somme et al., 2015). Also, some other minor constituents of the nectar such as amino acids or lipids have a role in bee nutrition (Simpson & Neff, 1981; Corbet, 2003; Roy et al., 2017). The nectar quality depends mainly on its sugar concentration (Nicolson, Nepi & Pacini, 2007). The nectar is often mixed with pollen for larval nutrition as pollen is composed of lipids, proteins, amino acids, sugars and vitamins (Cnaani, Thomson & Papaj, 2006; Nicolson, 2011; Roulston & Goodell, 2011). The quality of pollen depends on the number of pollen grains produced in the stamens and their proteins contents (Nicolson, Nepi & Pacini, 2007). Pollen grains with high content of proteins are the main diet of bee larvae and their availability strongly regulate wild bee populations (Roulston & Goodell, 2011; Cane & Tepedino, 2016). The quality of plant species for bees survival thus depends on the nectar and pollen production per flower, the abundance of flowers as well as the duration of the flowering period.

As agricultural landscape became less inhospitable for bees due to land use change and increasing use of pesticides, beekeepers have started to concentrate their honey production within protected areas (Potts et al., 2010c; Otto et al., 2016). As a result, installations of honeybee colonies have increased in these areas without considering the availability of floral resources. However, setting honeybee colonies within a protected area is not free of consequences and since the last few years, studies indicating that massive introductions of honey bees could lead to indirect competition with wild pollinators have emerged in the literature (Geslin et al., 2017; Mallinger, Gaines-Day & Gratton, 2017; Wojcik et al., 2018). Precisely, at least three studies have highlighted competition between honey bees and wild bees in protected scrubland habitats. First, a case of indirect competition was observed in the Garraf Natural Park (Barcelona), where the density of domestic colonies conducted *Apis mellifera* as the main consumer of pollen and nectar on *Rosmarinus officinalis* and *Thymus vulgaris* which led to a decline in the density of wild bees on these common plants (Torné-Noguera et al., 2016). Second, Henry and Rodet, (2018) observed also an indirect competition between honey bees and wild bees during the *Rosmarinus officinalis* flowering period, with a more important impact on large bee species. Finally, in a previous study (Ropars et al. 2020a), we noticed that the same pattern occurs with a decrease in the abundance and richness of large wild bees induced by an increase in honeybee density in the Calanques National Park. More specifically, the potential indirect competition between honey bees and wild bees is more intense in the beginning of the flowering season and we observed a release in the competition pressure at the end of the season. This competition resulted in the exclusion of large wild bees and in a change of the floral diet of small, large wild bee and bumblebees (Ropars, Affre, Thébault, et al. 2020, submitted).

In order to forecast the existence of indirect competition in a given territory, a solution could be to accurately quantify the floral resource available to bees. Historically, to quantify this

resource, most of studies used only the species diversity of flowering plants or investigate indirectly the resource availability through the consumption rates of pollinators, the pollen distribution in honey or in the pollen load of honey bee workers (Szigeti et al., 2016). Few studies have assessed and considered the available quantity of floral resources at large scale (landscape scale, territory or national scale, but see Baude et al. 2016, Ausseil et al. 2018). Interestingly, by combining vegetation surveys and direct nectar measurements in England, Baude et al. (2016) highlighted an important decrease in nectar resources between the 1930s and 1970s which was concomitant with the decline of pollinator diversity (Ollerton et al., 2014).

Consequently, in protected places and biodiversity rich areas, finely quantifying the available resource of pollen and nectar is a crucial conservation issue. In this study, we explored solutions to accurately assess resources and proposed concrete applications to land managers to evaluate the impact of beekeeping practices and to make decisions regarding the protection of wild bees in their territory. Our objectives were: 1) to quantify the floral resource in terms of pollen and nectar of the most three abundant species (*Cistus albidus*, *Rosmarinus officinalis* and *Thymus vulgaris*) in the Calanques National Park during spring period from February to June and 2) to estimate the quantity of these floral resources produced at a national park scale. More accurately assessing the quantity of floral resources would provide practical tools to land managers in order to conciliate beekeeping practices and preserve wild bee populations in protected areas.

## Methods

### **Study sites**

The study area was dominated by a Mediterranean low scrubland located in a protected area, the Calanques National Park (43°13'27.55" N, 5°28'2.92"E, near Marseille, France). This scrubland was characterized by *Rosmarinus officinalis*, *Thymus vulgaris*, *Cistus albidus* as main floral resources during the spring period (from February to June). After the bloom of those three species, others flowering plant species became scarce due to hot and dry summer (Flo et al., 2018). The Calanques massif is composed of dolomitic formations and Urganian limestones substrates puddingstone. Precipitations are mostly concentrated in autumn with an annual mean of 515.4mm (Supplementary materials Table 1).

### **Phenological floral survey**

During two consecutive years, in 2017 and 2018, we realized phenological surveys on 17 plots of 100m<sup>2</sup> within the Calanques National Park (Fig 1). For each year, from February to June, we conducted observations every week when weather conditions were favorable (no rainy or blowy days) on three marked individuals per species per plot. Each plot was chosen with three individuals of *R. officinalis* and three of *C. albidus*. In the east of the park *C. albidus* was rare and one plot did not contain *C. albidus*. In total, we sampled 144 plants: 51 individuals of *R.*

*officinalis*, 33 individuals of *T. vulgaris*, 48 individuals of *C. albidus*. On each individual plant, for each visit on plots, we placed a quadrat to always delimited the same area of 40cm<sup>2</sup> and we counted the number of open flowers within this quadrat. For *C. albidus* and *R. officinalis*, this number of flowers was then extrapolated to a one-meter square area. Due to the small size of the *T. vulgaris* individuals, we measured the surface of each sampled plant to after convert the number of flowers within one squared meter.

### ***Nectar sampling and sugar content***

We investigated the quantity of nectar and sugar contents by sampling two flower buds ready to open on two individuals of each target species (four flowers per plot). We repeated these measurements twice during the flowering period on each target species (*R. officinalis*, *T. vulgaris*, *C. albidus*). To minimize the difference on daily nectar production and evaporation within buds, we alternated once in the morning and once in the afternoon from one week to the next. First, we used 1µL capillary tubes for *R. officinalis* and 0.5µL capillary tubes for *T. vulgaris* and *C. albidus* (© Manicaps, Hirsman). We inserted tubes in flower corollas near nectaries and we waited few seconds to harvest the nectar. We measured the nectar quantity with a capillary to convert it in µL. Secondly, we assessed the nectar quality by quantifying the sucrose following the method of Flacher et al. (2017). We used hand-held refractometers (© Bellingham & Stanley, Eclipse low volumes, 0-50% and 45-80%, U. K.) on which we dropped off the nectar. Then, we converted brix degrees in sucrose equivalents with the conversion table of Kearns and Inouye (1993). On the field, when the nectar drop was not enough voluminous, we diluted it directly with 1µL of distilled water. In order to calculate the initial concentration, we used the dilution equation  $C_i = C_d V_d / V_i$ , where  $C_i$  is the initial nectar concentration (g/L),  $V_i$  is the initial nectar volume (converted in L),  $C_d$  is the diluted nectar concentration (read on the refractometer in% brix and converted in g/L) and  $V_d$  is the diluted nectar volume (converted in L). The amount of sugar per flower was then calculated with the concentration and the volume of nectar per flower.

### ***Pollen sampling***

In the same way as for nectar samplings, pollen was harvested on two flower buds ready to open on two individuals of each target species (four flowers per plot). We collected pollen of Lamiaceae species in 2017 and pollen of *C. albidus* species in 2018. We cut off two stamens per flower for *T. vulgaris* and *R. officinalis* and three stamens for *C. albidus* per individuals and we let the stamens dry in open air in 2ml Eppendorf tubes. Then, we carried out a pollen grain extraction for each species. This extraction followed the steps used by Suehs et al. (2006). First of all, 225µL of sulfuric acid were added in each tube on the stamens to degrade anther tissues. After an overnight, 375µL of triton solution (mixture of 2mL of Triton x100 and 100ml of distilled water) were added. A trituration of anther was carried out to decompose the anther tissues. Then, samples were crushed and suspended using glass rods. These sticks were rinsed above the tube to avoid losing any pollen grains with an addition of 750µL of triton solution.

After that, samples were centrifuged for 5min at 2000 rpm and 20°C. The centrifugation was stopped slowly to prevent the suspension of pollen pellet. Supernatant was removed and the pollen pellet was preserved and resuspended with 1.5mL of alcohol. Once samples centrifuged again, maximum volume of supernatant were removed, and finally the pellets were left to dry under a hood.

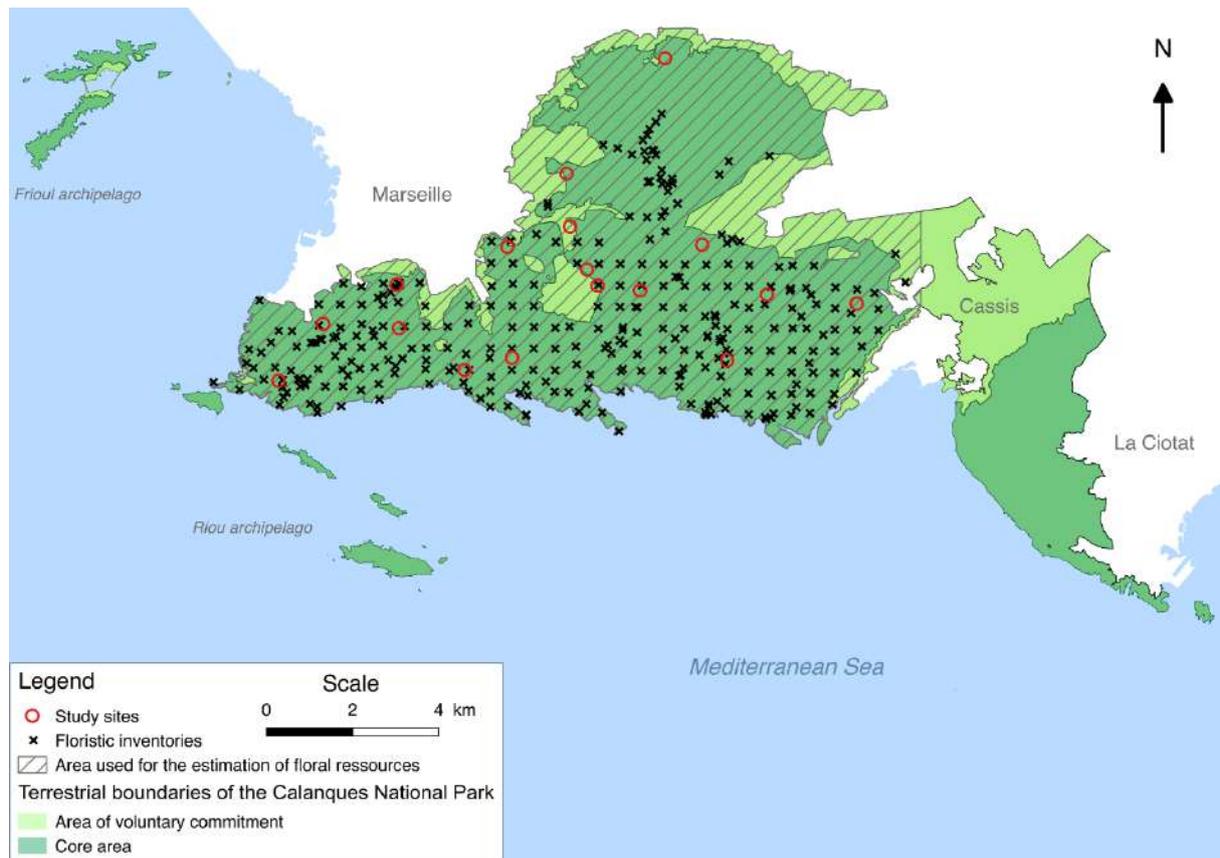
Then, 40µL solution (for 100mL: 20mL of glycerol + 30g of saccharose + 80mL of distilled water) were first added to each of the samples. These samples were placed in an ultrasonic bath for a few minutes to dislocate the pollen grain clusters. The solution was placed on a squared Malassez slide for counting pollen grains. We then extrapolated the counted number of pollen grains at the scale of the anther and then of the flower. We also measured the pollen diameter of 10 pollen grains in each sample using a micrometric screw on an optical microscope using 100 magnification. Second, to assess the mass of pollen, the volume was calculated from the mean diameter assuming a spherical form of pollen grain. Finally, we used the density of pollen grain to convert the volume into mass. As we did not find in the literature the pollen density of our target plant species, we used the pollen density of *Amaranthus palmerii* which is 1 218kg/m<sup>3</sup> (Sosnoskie et al., 2009).

### ***Estimation of the amount of floral resources***

#### Plant species occurrence and cover

As our phenological monitoring was only located in the western part of the Calanques National Park (Fig 1), we chose to restrict our estimation of floral resources between Marseille and Cassis, excluding the islands (Frioul and Riou archipelago) and Cap Canaille (Fig 1). This area corresponds mainly to the terrestrial core of the Park and covers 8442.75 ha corresponding to 844 275 plots of 100m<sup>2</sup> (Fig. 1).

Large field campaigns have been carried out in the Calanques National Park to sample and identify its flora. Data of 318 plots of 100m<sup>2</sup> distributed in the area of floral resource estimation were used to calculate the occurrence and the plant cover of each three target plant species (Fig.1). On these plots, the coverage of each plant species was indicated according to the Braun-Blanquet index (0: absence of the species, 1: between 1 and 10% covered by the species, 2: between 11 and 25% covered by the species, 3: between 26 and 50% covered by the species, 4: between 51 and % covered by the species and 5: between 76 and 100% covered by the species). For each Braun-Blanquet class, we calculated the occurrence frequency of the three target species within the territory. To estimate the mathematical expectation of each species cover, we multiplied the occurrence frequency by the total number of plots and selected the number of square meters within a uniform distribution within each Braun-Blanquet class.



**Fig. 1:** Terrestrial boundaries of the Calanques National Park. Red circles indicate the 17 plots where surveys were realized, each cross correspond to one of the 318 plots used to calculate the occurrence and the cover of the three target species. Hatched area located between Marseille and Cassis shows the area of the estimation of floral resources quantity.

### Sugar and pollen quantity

With data of phenology species, sugar and pollen produced per flower, we used this formula to estimate the quantity of floral resources:

(1) Sugar production:

$$Sugar_t = Nflower_t \times (Nplots \times C \times P)$$

With:  $Sugar_t$ , the quantity of sugar produced per week expressed in kg.

$Nflower_t$ , the number of flower per  $m^2$ .

$Nplots$ , the number of  $100m^2$  plots within the estimated area.

$C$ , the plant species cover in percentage.

$P$ , the sugar production in ug per flower.

(2) Pollen production:

$$Pollen_t = Nflower_t \times (Nplots \times Ngrains \times V^3grains \times Pollen\ density \times C)$$

With:  $Pollen_t$ , the quantity of pollen produced per week expressed in kg.

$Nflower_t$ , the number of flower per  $m^2$ .

$Nplots$ , the number of  $100m^2$  plots within the estimated area.

$N_{grains}$ , the number of pollen grains per flower.

$V^3_{grains}$ , the volume of pollen grains in  $\mu\text{mm}^3$ .

Pollen density of *Amaranthus palmerii* = 1 218  $\text{kg}/\text{m}^3$ .

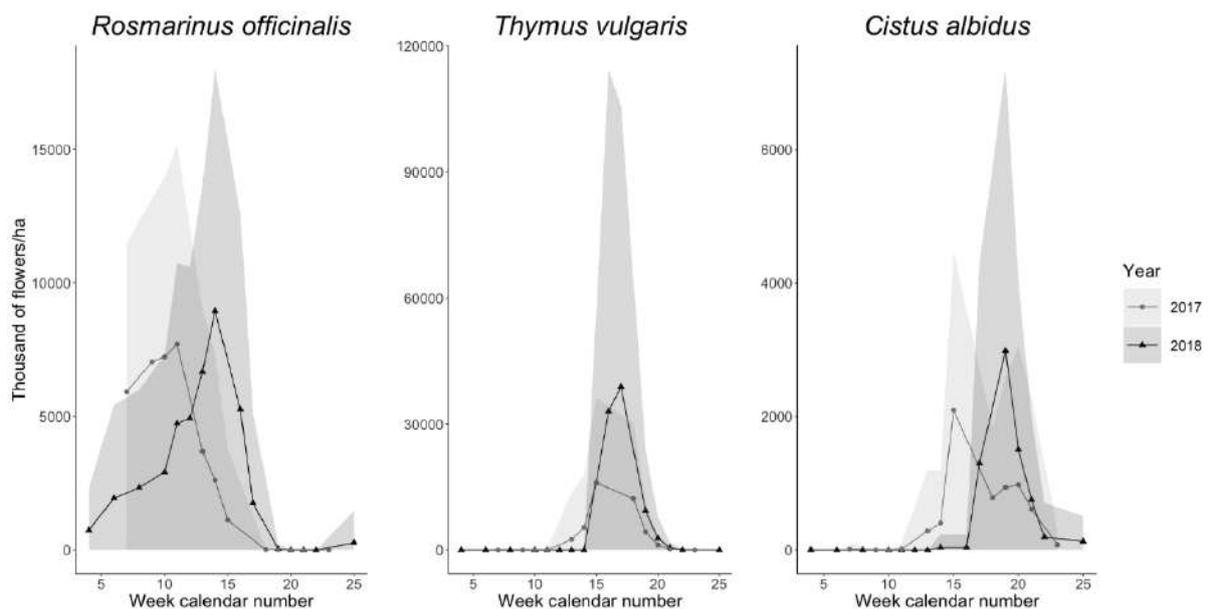
$C$ , the plant species cover in percentage.

For each parameter, we calculated the mean and the standard deviation to consider the variations in our measures.

## Results

### Phenology

The phenology of *R. officinalis*, *T. vulgaris* and *C. albidus* is presented for the two years in Fig. 2. *Rosmarinus officinalis* initiates flowering earlier than the two other species and its flowering is extended over a longer period with a beginning in the end of January and an end in the beginning of May. *Thymus vulgaris* flourished during a shorter period from mid-March to the end of May. Finally, *C. albidus* flourished from mid-March to mid-June. In 2017, *C. albidus* had two flowering peaks, the main occurs in the week number 15 and the second in the week number 20. *Thymus vulgaris* had the highest flowering peak following by *R. officinalis* and then *C. albidus*. Between both years, *R. officinalis* and *C. albidus* experienced a delay of two to three weeks in their flowering peak in 2018 comparing to 2017 which could be attributed to environmental conditions with more precipitation in 2018.



**Fig. 2:** Spring phenology of the three most abundant flowering plant species, *R. officinalis*, *T. vulgaris* and *C. albidus* in the Calanques National Park. Shaded area corresponds to the maximum variation of the number of flower/ha.

### *Sugar and pollen quantity*

The data presented in Table 1 show the average of sugar production per flower. *Cistus albidus* produced the highest quantity of sugar per flower (134  $\mu\text{g}/\text{flower}$  in 2017 and 76  $\mu\text{g}/\text{flower}$  in 2018), following by *R. officinalis* (33  $\mu\text{g}/\text{flower}$  in 2017 and 40  $\mu\text{g}/\text{flower}$  in 2018) and *T. vulgaris* (10  $\mu\text{g}/\text{flower}$  in 2017 and 7  $\mu\text{g}/\text{flower}$  in 2018).

Regarding the production of pollen grains per flower, the highest polliniferous species was *Cistus albidus* (150063 pollen grains/flower) following by *Rosmarinus officinalis* (2962 pollen grains/flower) and *Thymus vulgaris* (1140 pollen grains/flower). *Rosmarinus officinalis* produced twice as many pollen grains per flower as *T. vulgaris*.

The pollen volume of *R. officinalis* was measured in 69 samples, the mean volume was  $22851\mu\text{mm}^3$  (mean+sd =  $26575\mu\text{mm}^3$  and mean-sd =  $19492\mu\text{mm}^3$ ). The pollen volume of *T. vulgaris* was measured in 10 samples, the mean volume was  $8016\mu\text{mm}^3$  (mean+sd =  $9714\mu\text{mm}^3$  and mean-sd =  $6528\mu\text{mm}^3$ ). Finally, the mean pollen volume of *C. albidus*, measured in 22 samples, was  $25437\mu\text{mm}^3$  (mean+sd =  $31094\mu\text{mm}^3$  and mean-sd =  $20512\mu\text{mm}^3$ ).

**Table 1:** Mean and standard deviation of sugar and pollen production per flower of the three plants species studied.

2017						
Species	P (sugar production in $\mu\text{g}/\text{flower}$ )			N <sub>grains</sub> (pollen grains number/flower)		
	Mean	SD	N	Mean	SD	N
<i>Rosmarinus officinalis</i>	33	56	254	2962	1439	140
<i>Thymus vulgaris</i>	10	12	86	1140	754	28
<i>Cistus albidus</i>	134	221	99	-	-	-
2018						
Species	P (sugar production in $\mu\text{g}/\text{flower}$ )			N <sub>grains</sub> (pollen grains number/flower)		
	Mean	SD	N	Mean	SD	N
<i>Rosmarinus officinalis</i>	40	65	166	-	-	-
<i>Thymus vulgaris</i>	7	14	44	-	-	-
<i>Cistus albidus</i>	76	154	34	150 063	64319	39

### *Plant cover and estimation of floral resources*

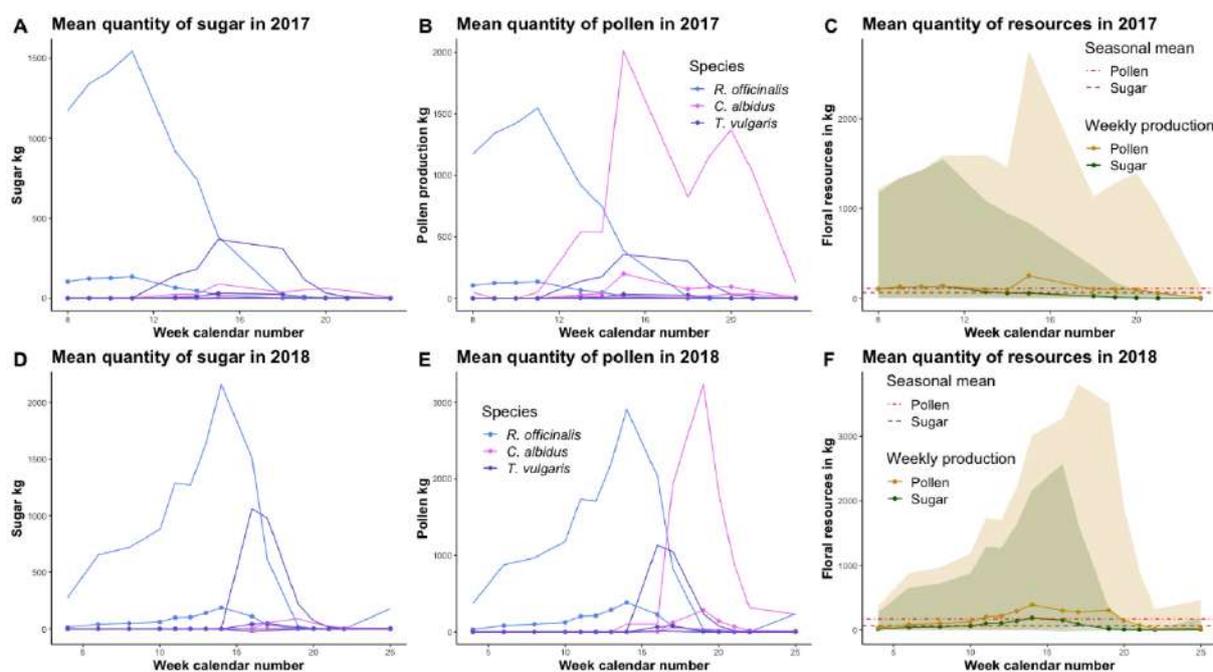
The data presented in Table 2 show the occurrence of plant species on the 318 plots surveyed based on the Braun-Blanquet classes. As the Calanques National Park has a large part of rocky land cover, we found a low cover of scrubland plant species. *Rosmarinus officinalis* had the

highest cover (6.21% per plot) followed by *C. albidus* (2.42% per plot) and *T. vulgaris* (2.11% per plot).

**Table 2:** Occurrence and cover of the three dominant plants species studied based on 318 plots within the Calanques National.

Species	Occurrence in the 318 plots (%)				C (plant cover in	
	0	1	2	3	Mean	SD
<i>Rosmarinus officinalis</i>	27	58	13	2	6.21	7.23
<i>Thymus vulgaris</i>	55	45	-	-	2.11	3.12
<i>Cistus albidus</i>	61	38	1	0.3	2.42	4.13

We then estimated the quantity of floral resources at the scale of the Park in Fig. 3 for the two years. The species producing the majority of the sugar is *R. officinalis* followed by *T. vulgaris* and *C. albidus*. The production of pollen is mainly ensured by *C. albidus* and *R. officinalis* and to a lesser extent by *T. vulgaris*. Taking into account only the year 2018, because it includes the whole flowering period of the three plant species, the sum of the integral of both curves allows us to calculate the amount of resources per hectare. As a consequence, for this period from February to June, the quantity of pollen of *R. officinalis*, *T. vulgaris* and *C. albidus* corresponds to a mean of 0.63 kg/ha with an estimated maximum of 5.88 kg/ha. The production of sugar reaches on average 0.29 kg/ha with an estimated maximum of 4.09 kg/ha.



**Fig. 3:** Estimation of floral resource quantity within the Calanques National Park in 2017 (A, B, C) and in 2018 (D, E, F). Mean quantity of sugar and pollen per plant species was respectively shown in A, D and B, E. Sum of the three species were in C and F. Line with dots correspond to the mean. Line without dots or shaded area correspond to the maximum variation of the estimation.

### Discussion

Estimating the quantity of floral resources at a large scale is an emerging question in pollination ecology. In this study, we propose a first estimation of the quantity of floral resources in a scrubland at a national park scale, based on the floral resources of three dominant flowering plant species.

The phenology of *R. officinalis*, *T. vulgaris* and *C. albidus* we observed here could be compared to a 10 year study realized in a scrubland habitat in Spain (Flo et al., 2018). We found a more important production of flower per hectare for the three plant species. At the flowering peak, Flo et al. (2018) found 3000 thousand of flowers/ha for *R. officinalis* in Spain which is half as much as what we found *i.e.*, 7700 thousand of flowers/ha. The flowering peak of *T. vulgaris* in our study reached around 40 000 thousand of flowers/ha which is ten times the value of Flo et al. (2018). Finally, *C. albidus* flowering peak (3000 thousand of flowers/ha) is one hundred time more important than in Spain (30 thousand of flowers/ha).

From February to June, the three dominant flowering species produced between 0.63kg and 5.88kg of pollen/ha. Comparatively, a low pollen production below 1 kg/ha was recorded for 4.5% of the plant species studied in Poland meadows such as *Glechoma hederacea*, *Lamium purpureum* and *Convolvulus arvensis* (Denisow, 2011). Yearly production of pollen could reach an average comprise between 45 and 590kg/ha based on trees as major producers (Filipiak, 2016). The value we found for *C. albidus* pollen grain production (150063 pollen grains per flower) is twice less than Bosch (1992) with 328518 pollen grains per flower. *Rosmarinus officinalis* pollen production (2962 pollen grains per flower) is a twice less than Torné-Noguera et al. (2016) with 5185 pollen grains/flower but our value for *T. vulgaris* (1140 pollen grain per flower) is similar with 1220 pollen grains/flower. Considering the production of pollen volume per flower and comparing to the Flo et al. (2018) study, *C. albidus* produced 6.747mm<sup>3</sup>/flower in Spain whereas we found 3.817mm<sup>3</sup>/flower. *Rosmarinus officinalis* produced 0.912mm<sup>3</sup>/flower in Spain and in this study 0.078mm<sup>3</sup>/flower. *Thymus vulgaris* produced 0.160mm<sup>3</sup>/flower in Spain and 0.011mm<sup>3</sup>/flower in this study. This difference is certainly due to our calculation based on the pollen density of *Amaranthus palmerii* which appears especially not adequate for Lamiaceae species.

Furthermore, the production of sugar along the spring season reached between 0.29kg of sugar/ha and 4.09kg of sugar/ha. Even if the sugar production reached until 20kg of sugar/ha in English meadows (Baude et al., 2016), Flo et al. (2018) found a sugar production between

0.5kg of sugar/ha and 3kg of sugar/ha, from April to March, for 23 plant species in a scrubland habitat, which is similar to our estimation.

Variation of the floral resource production could be due to environmental factors such as the temperature and rainfall patterns (Prieto et al., 2008). Within the Calanques National Park, these three plants species appear to produce fewer floral rewards per flower but produce more flower per m<sup>2</sup> highlighting a possible trade-off between these two parameters (Belsare, Sriram & Watve, 2009). As *T. vulgaris* and *R. officinalis* are melliferous species, we may have underestimated the amount of sugar production by doing only one sampling per day. The daily production of nectar is poorly documented while it is an important parameter for determining the quantity of sugar per flower (Herrera, 1990). Moreover, the use of data from the literature in addition to the phenology of other species on the territory could allow us to improve this estimation.

Although we have collected precise data on these three most dominant plant species in the Calanques National Park to be as close as possible to a precise estimation of the quantity of floral resources available, the uncertainty of the production of sugar and pollen remain important. We mainly face the difficulty of properly assessing the cover of each species on the territory. Nevertheless, assessing an estimation of floral resources is a robust tool for the conservation of pollinator populations. This is even more necessary since the documentation of competition for the floral resources induced by numerous honeybee colonies on wild bees is increasing. In the Calanques National Park, almost 300 colonies were installed during the flowering peak in the area between Marseille and Cassis. Considering a honey yield of 9kg per colony over March to June 2018 period (unpublished data), the honey production of the 300 colonies is constantly higher than our estimation of sugar production of the three dominant species in 2018. This suggests that honey bees may forage on other plant species or outside of the Calanques National Park. To conciliate beekeeping practices and preserve wild bee populations, it is urgent to develop methods for estimating the availability of floral resources.

## References

- Ausseil, A. G. E., J. R. Dymond, and L. Newstrom. 2018.** Mapping floral resources for honey bees in New Zealand at the catchment scale. *Ecol. Appl.* 28: 1182–1196.
- Baude, M., W. E. Kunin, N. D. Boatman, S. Conyers, N. Davies, M. A. K. Gillespie, R. D. Morton, S. M. Smart, and J. Memmott. 2016.** Historical nectar assessment reveals the fall and rise of floral resources in Britain. *Nature.* 530: 85–88.
- Belsare, P. V., B. Sriram, and M. G. Watve. 2009.** The co-optimization of floral display and nectar reward. *J. Biosci.* 34: 963–967.
- Bosch, J. 1992.** Floral biology and pollinators of three co-occurring *Cistus* species (Cistaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 109: 39–55.
- Cane, J. H., and V. J. Tepedino. 2016.** Gauging the Effect of Honey Bee Pollen Collection on Native Bee Communities. *A. J. Soc. Conserv. Biol.* 0: 1–6.
- Cnaani, J., J. D. Thomson, and D. R. Papaj. 2006.** Flower choice and learning in foraging bumblebees: Effects of variation in nectar volume and concentration. *Ethology.* 112: 278–285.
- Corbet, S. A. 2003.** Nectar sugar content: estimating standing crop and secretion rate in the field. *Apidologie.* 34: 1–10.

- Denisow, B. 2011.** Pollen production of selected ruderal plant species in the Lublin area. 86.
- Filipiak, M. 2016.** Pollen stoichiometry may influence detrital terrestrial and aquatic food webs. *Front. Ecol. Evol.*
- Flacher, F., A. Hansart, E. Motard, A. M. Fofana, O. Vincent, B. Geslin, I. Dajoz, and X. Raynaud. 2017.** Does competition with wind-pollinated species alter *Echium plantagineum* 's attractiveness to a common pollinator *Bombus terrestris*? *Ecol. Entomol.* 42: 617–628.
- Flo, V., J. Bosch, X. Arnan, C. Primante, A. M. Martín González, H. Barril-Graells, and A. Rodrigo. 2018.** Yearly fluctuations of flower landscape in a Mediterranean scrubland: Consequences for floral resource availability. *PLoS One.* 13: e0191268.
- Geslin, B., B. Gauzens, M. Baude, I. Dajoz, C. Fontaine, M. Henry, L. Ropars, O. Rollin, E. Thébault, and N. J. Vereecken. 2017.** Massively Introduced Managed Species and Their Consequences for Plant–Pollinator Interactions. *Adv. Ecol. Res.* 57: 1–53.
- Henry, M., and G. Rodet. 2018.** Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas. *Sci. Rep.* 8: 9308.
- Herrera, C. M. 1990.** Daily Patterns of Pollinator Activity, Differential Pollinating Effectiveness, and Floral Resource Availability, in a Summer-Flowering Mediterranean Shrub. *Oikos.* 58: 277.
- Kearns, C. A., and D. W. Inouye. 1993.** Techniques for pollination biologists. Univ. Press Color.
- Mallinger, R. E., H. R. Gaines-Day, and C. Gratton. 2017.** Do managed bees have negative effects on wild bees?: A systematic review of the literature. *PLoS One.* 12: e0189268.
- Mckinney, M. L. 2009.** urbanization, biodiversity, and conservation. *Bioscience.* 52: 883–890.
- Nicolson, S. W. 2011.** Bee food: the chemistry and nutritional value of nectar, pollen and mixtures of the two. *African Zool.* 46: 197–204.
- Nicolson, S. W., M. Nepi, and E. Pacini. 2007.** Nectaries and nectar.
- Ollerton, J., H. Erenler, M. Edwards, and R. Crockett. 2014.** Extinctions of aculeate pollinators in Britain and the role of large-scale agricultural changes. *Science.* 346: 1360–1362.
- Otto, C. R. V., C. L. Roth, B. L. Carlson, and M. D. Smart. 2016.** Land-use change reduces habitat suitability for supporting managed honey bee colonies in the Northern Great Plains. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113: 10430–10435.
- Potts, S. G., S. P. M. Roberts, R. Dean, G. Marris, M. A. Brown, R. Jones, P. Neumann, and J. Settele. 2010.** Declines of managed honey bees and beekeepers in Europe Pérdidas de abejas manejadas y apicultores en Europa. *J. Apic. Res.* 49: 15–22.
- Prieto, P., J. Peñuelas, R. Ogaya, and M. Estiarte. 2008.** Precipitation-dependent flowering of *Globularia alypum* and *Erica multiflora* in Mediterranean shrubland under experimental drought and warming, and its inter-annual variability. *Ann. Bot.* 102: 275–285.
- Ropars, L., L. Affre, F. Flacher, D. Genoud, C. Mutillod, L. Schurr, and B. Geslin. 2020.** Land cover composition, local plant community composition and honeybee colony density affect wild bee species assemblages in a Mediterranean biodiversity hot-spot. *Acta Oecologica.*
- Ropars, L., L. Affre, E. Thébault, and B. Geslin. 2020.** Which exploitative competition for floral resources between honey bees and wild bees in a Mediterranean scrubland? Submitted in *Proc B.*
- Roulston, T. H., and K. Goodell. 2011.** The Role of Resources and Risks in Regulating Wild Bee Populations. *Annu. Rev. Entomol.* 56: 293–312.
- Roy, R., A. J. Schmitt, J. B. Thomas, and C. J. Carter. 2017.** Review: Nectar biology: From molecules to ecosystems. *Plant Sci.* 262: 148–164.
- Simpson, B. B., and J. L. Neff. 1981.** Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 301–322.
- Somme, L., M. Vanderplanck, D. Michez, I. Lombaerde, R. Moerman, B. Wathelet, R. Wattiez, G. Lognay, and A.-L. Jacquemart. 2015.** Pollen and nectar quality drive the major and minor floral choices of bumble bees. *Apidologie.* 46: 92–106.
- Sosnoskie, L. M., T. M. Webster, D. Dales, G. C. Rains, T. L. Grey, and A. S. Culpepper. 2009.** Pollen Grain Size, Density, and Settling Velocity for Palmer Amaranth (*Amaranthus palmeri*). *Weed Sci.* 57: 404–409.
- Suehs, C. M., S. Charpentier, L. Affre, and F. Médail. 2006.** The evolutionary potential of invasive *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa: Are pollen-mediated gene flow potential and hybrid vigor levels connected? *Evol. Ecol.* 20: 447–463.

**Szigeti, V., Á. Korösi, A. Hamos, J. Nagy, and J. Kis.**

**2016.** Measuring floral resource availability for insect pollinators in temperate grasslands - A review. *Ecol. Entomol.* 41: 231–240.

**Torné-Noguera, A., A. Rodrigo, S. Osorio, and J. Bosch.**

**2016.** Collateral effects of beekeeping: Impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. *Basic Appl. Ecol.* 17: 199–209.

**Wojcik, V. A., L. A. Morandin, L. Davies Adams, and K. E.**

**Rourke. 2018.** Floral resource competition between honey bees and wild bees: Is there clear evidence and can we guide management and conservation? *Environ. Entomol.* 1–12.



## DISCUSSION GÉNÉRALE

Au cours des travaux présentés dans cette thèse, nous nous sommes intéressés à l'impact de l'installation en grand nombre de colonies d'abeilles domestiques sur les populations de pollinisateurs sauvages au sein d'une aire protégée. Après avoir caractérisé la diversité de la faune pollinisatrice et ses interactions avec la flore locale présente, nous avons mis en évidence une compétition pour les ressources florales entre l'abeille domestique et les abeilles sauvages. Cette compétition, plus intense au début de la saison de floraison (février-avril), se traduit principalement par une exclusion compétitive des grandes abeilles sauvages et un changement de comportement de butinage chez les petites abeilles sauvages et les bourdons. Parallèlement, l'estimation de la quantité de ressources disponibles en pollen et en nectar, réalisée au sein du Parc national des Calanques, nous a permis de mettre en évidence que les abeilles domestiques monopolisent une importante quantité de la ressource florale disponible. À la vue de ces résultats obtenus, je vais dans un premier temps discuter de l'importance de développer des connaissances sur l'activité des pollinisateurs et plus particulièrement les abeilles sauvages. Dans un second temps, je discuterai des mesures de conservation pouvant être mises en place à l'heure actuelle pour limiter la concurrence entre les pollinisateurs sauvages et l'abeille domestique au sein des aires protégées.

### 1. Quelles connaissances sur les pollinisateurs sauvages ?

Au début de ma thèse, sur le territoire du Parc national des Calanques, la connaissance de la faune pollinisatrice était très faible. Il était surprenant d'observer qu'un territoire disposant d'un statut de protection élevé comme un Parc national, disposait de si peu de connaissance de la faune pollinisatrice de son territoire. Ce constat peut être lié à sa récente création, et sans doute être généralisé à d'autres territoires protégés. Cela montre l'effort qu'il reste encore à consentir pour faire progresser les connaissances relatives aux pollinisateurs sauvages dans les aires protégées.

Les différents inventaires réalisés sur le territoire du Parc national des Calanques depuis 2009 et surtout depuis le début de cette thèse, nous ont permis de recenser **250 espèces de pollinisateurs** dont une encore non décrite (Diptère, Syrphidae, *Pelecocera sp.*)

(Chapitre I). Cependant, les indices estimant la richesse spécifique potentielle des abeilles et des diptères nous indiquent qu'il manquerait respectivement 30% et 40% des espèces de ces 2 taxons (Chapitre I). Pour compléter la liste d'espèces d'insectes pollinisateurs présents sur ce territoire, il serait intéressant de se focaliser sur les périodes de l'année rarement échantillonnées comme l'automne. De même, **explorer d'autres zones et habitats** que la garrigue méditerranéenne comme les habitats préservés ou le camp militaire de Carpiagne, pourrait accroître la liste d'espèces. Les falaises Soubeyranes et le Cap Canaille, disposant d'un substrat géologique différent (poudingue), seraient également intéressants à inventorier. En effet, ces zones peu explorées incluant des habitats d'intérêts communautaires comme les pelouses à *Brachypodium*, pourraient présenter des communautés végétales particulières et des sites de nidifications intéressants pour les espèces de pollinisateurs rares, non détectés dans les précédents relevés.

**Cette thèse confirme ainsi qu'il est important de continuer à explorer la diversité des pollinisateurs de manière régulière, ce qui est essentiel pour observer des tendances à long terme, et notamment des fluctuations de leurs populations.** Les inventaires effectués ces dernières années pourraient être confrontés à des données issues de collections conservées au sein des muséums. Les **approches diachroniques**, récemment utilisées dans la littérature, émergent et permettent d'estimer le déclin ou le développement de populations de pollinisateurs (Bartomeus et al., 2019). Ces inventaires et analyses sont également majeurs pour mettre à jour ou établir des **Listes Rouges** à plusieurs échelles : **européenne, nationale ou régionale**. Ces listes rouges sont donc des indicateurs importants pour les gestionnaires d'aires protégées qui peuvent orienter leurs pratiques de gestions envers des espèces cibles. Par exemple, *Dasyroda argentata* (Hyménoptère, Mellitidae), classée quasi menacée par la liste rouge européenne, est présente sur le territoire du Parc national des Calanques et est une espèce spécialiste des scabieuses, (Dipsacacées, *Scabiosa* sp.). Elle n'a été détectée qu'au cours de deux inventaires, et pourrait faire l'objet d'un suivi particulier pour analyser son état de conservation. Identifier les zones où l'espèce est présente pourrait renseigner son habitat préférentiel de nidification au sein du Parc. Et, dans le cas où elle serait peu abondante, un renforcement des populations de scabieuses dans les zones où l'espèce est présente pourrait être envisagé.

Par ailleurs, les habitats méditerranéens de garrigue et de phrygane supportent une grande richesse de pollinisateurs notamment due à la présence d'espèces végétales de la famille des **Cistacées** et les **Lamiacées**, produisant des **ressources florales attractives**. La composition du paysage, incluant pour les insectes pollinisateurs, à la fois les ressources florales et les sites de nidifications, ainsi que potentiellement les habitats favorables est perçue différemment en fonction des besoins de chaque espèce (Tews et al., 2004). Ces différences varient généralement en fonction de la taille corporelle des espèces. Dans le Parc national des Calanques, la plus forte richesse en grandes abeilles sauvages (taille du corps > 1.1 cm) semble plus particulièrement liée à l'interface entre la ville et la garrigue. Les arrondissements 8 et 9, jouxtant le Parc national des Calanques sont plus riches en espaces verts et possèdent davantage d'aménagements urbains le long des voiries comme les plates-bandes ou les arbres d'alignements (Saint Martin, 1998). De fait, les entrées terrestres du Parc national des Calanques sont généralement bordées par des maisons avec jardins situées dans la zone périurbaine de Marseille situées en aire d'adhésion. L'imperméabilisation des sols dans cette zone est encore relativement peu élevée contrairement aux arrondissements du centre-ville présentant une imperméabilisation bien plus forte. La richesse élevée de grandes abeilles solitaires à l'interface ville-Parc, peut ainsi potentiellement illustrer **l'hypothèse d'une perturbation intermédiaire favorable à une augmentation de la richesse spécifique** (Connell, 1979; Pickett & White, 1985) (Figure 25). Par ailleurs, cette forte richesse en grandes abeilles sauvages peut aussi s'expliquer par **l'hétérogénéité des habitats** et la **diversification des ressources alimentaires et de sites de nidification** à l'interface entre la ville et la garrigue (Grime, 1973; Bazzaz, 1975). En effet, les habitats dominants comme la forêt méditerranéenne et les habitats rocailloux en plus de la garrigue sont très proches de la ville. Cette forte hétérogénéité favorise la diversité végétale comprenant à la fois des plantes rudérales, ornementales et venant des habitats naturels dominants du massif des Calanques offrant ainsi une large diversité de ressources florales pour les abeilles solitaires.

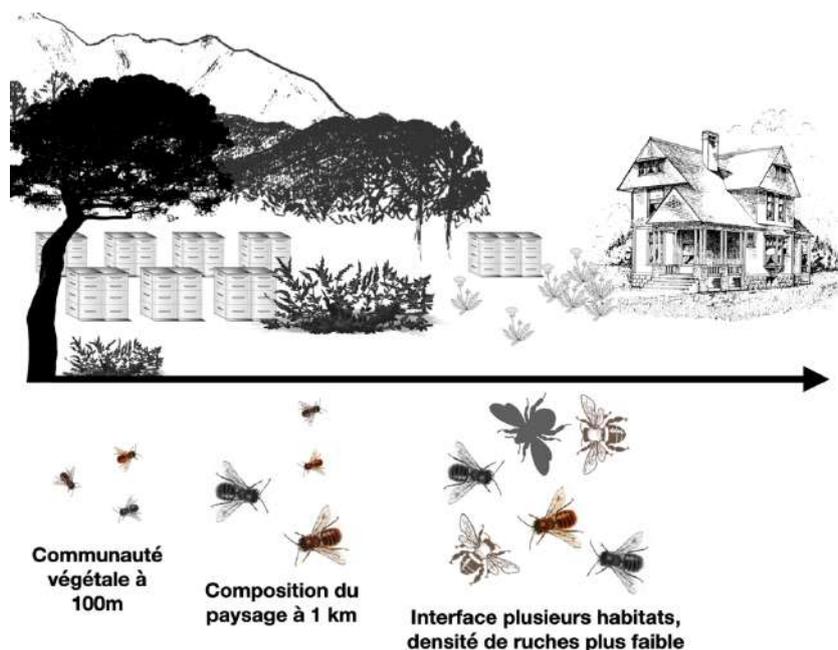


Figure 25 : Sensibilité des communautés de grandes et petites abeilles sauvages à la communauté végétale locale, la composition du paysage à 1 km et la densité de ruche.

Connaître finement l'écologie des abeilles sauvages reste un enjeu majeur afin de pouvoir mettre en place des programmes de conservation efficaces pour préserver leurs habitats préférentiels incluant sites de nidifications et espèces végétales nécessaires à leur **alimentation**. En effet, les préférences écologiques concernant le régime alimentaire et les sites de nidifications des abeilles sauvages restent encore peu connus. D'une manière générale, l'étude du régime alimentaire (*i.e.*, lectisme) des abeilles sauvages est basée sur la composition végétale des pains de pollen fabriqués pour le couvain. En conséquence, il est encore nécessaire de comparer les réseaux créés *via* l'étude des pains de pollen à ceux basés sur les visites observées. D'un point de vue méthodologique, **privilégier les captures au filet** en comparaison au piégeage passif par coupelles colorées, est un excellent outil pour pallier ce manque de connaissances (Prendergast et al., 2020). Un pollinisateur capturé au filet peut apporter une **double information** : la première *via* l'espèce végétale sur laquelle il a été capturé en train de butiner et la seconde en analysant la composition des espèces végétales grâce au pollen porté sur lui. Confronter les réseaux d'interactions construits à partir des visites et à partir du pollen sur le corps des pollinisateurs renseignerait sur les espèces végétales utilisées pour l'apport énergétique (nectar) et pour le couvain (pollen) (de Manincor et al., 2020).

Les préférences de nidifications des abeilles solitaires sauvages sont également mal connues et d'autant plus pour les abeilles terricoles. Seules des études sur les colonies de bourdons en Angleterre, nous renseignent sur la **densité de nids construits par hectare** (Knight et al., 2005). A ma connaissance, il n'y a aucune autre étude faisant état de mesures de densité de nids d'abeilles solitaires sauvages en France. Pourtant, connaître la densité d'abeilles nichant à un endroit donné permettrait d'estimer la quantité de ressources dont elles ont besoin dans un milieu. Il serait très intéressant d'élaborer une méthodologie efficace pour répertorier une densité de nids d'abeilles solitaires sauvages, bien qu'une des difficultés majeures concerne les comportements différents de nidifications selon les espèces considérées. De même, **la préférence des espèces d'abeilles pour certaines caractéristiques physico-chimiques du sol comme le pH, la température ou la granulométrie sont peu connus**, pourtant cela pourrait indiquer les habitats favorables à l'établissement d'espèces d'abeilles terricoles (Osgood, 1972; Polidori et al., 2010; Pinilla-Gallego et al., 2018). Cette problématique pourrait avoir des applications directes dans les mesures de conservation pour les abeilles sauvages.

## **2. Quelles conséquences de l'installation de colonies d'abeilles domestiques dans les habitats protégés ?**

Face aux mesures de conservation souvent centrées sur l'abeille domestique et à l'engouement pour l'apiculture, le nombre de ruches a augmenté de manière rapide dans les milieux urbains et semi-naturels ces dernières années. De nombreux syndicats apicoles ou structures préservant l'abeille domestique se félicitent de cette augmentation et indiquent d'une part que le nombre de ruches actuel n'est pas suffisant pour répondre à la demande de consommation en miel des Français et d'autre part que le cheptel de ruches au milieu du XIX<sup>e</sup> siècle était beaucoup plus important. Certains milieux présentaient donc un nombre plus élevé de ruches en comparaison des densités observées aujourd'hui. Cependant les paysages se sont transformés au cours du XX<sup>e</sup> siècle et n'offrent plus la même quantité de ressources florales qu'auparavant.

Ainsi, de nombreux scientifiques ont commencé à **questionner les installations massives d'abeilles domestiques dans les aires protégées** (Torné-Noguera et al., 2016; Goras et al., 2016; Henry & Rodet, 2018; Valido, Rodríguez-Rodríguez & Jordano, 2019), **les milieux agricoles** (Magrach et al., 2017) et **en ville** (Ropars et al., 2019; McCune et al., 2020). Plusieurs études ont mis en évidence une compétition pour les ressources florales induite par l'abeille domestique sur les pollinisateurs sauvages (Geslin et al., 2017; Mallinger, Gaines-Day & Gratton, 2017; Wojcik et al., 2018).

Le Parc national des Calanques, caractérisé par une importante richesse végétale, est particulièrement attractif pour les apiculteurs afin d'y installer des colonies d'abeilles domestiques et ainsi produire une miellée de fleurs de garrigue. La majorité des apiculteurs professionnels sont transhumants c'est-à-dire qu'ils déplacent leurs colonies selon les floraisons dominantes au sein de plusieurs habitats sur plusieurs territoires. Ainsi, avec leur arrivée au printemps, **l'abeille domestique devient l'espèce pollinisatrice dominante dans le Parc national des Calanques et cela induit des conséquences non négligeables pour les pollinisateurs sauvages** (Chapitre III). Les résultats que nous avons observés font écho à d'autres études récentes comme par exemple celle de Henry & Rodet (2018) sur la Côte Bleue, au nord-ouest de Marseille. Nous retrouvons également un **changement de comportement de butinage** induit par les abeilles domestiques déjà observé au sein de réserves naturelles (Valido, Rodríguez-Rodríguez & Jordano, 2019) ou à l'interface entre milieux agricole et semi naturel (Magrach et al., 2017). Dans la majorité des études, ce sont les bourdons et les grandes abeilles solitaires qui sont les premiers affectés par la concurrence induite par les abeilles domestiques (Goulson & Sparrow, 2009; Henry & Rodet, 2018; Ropars et al., 2019, 2020) du fait de leurs besoins alimentaires similaires. Alors que les milieux naturels abritent à la fois une grande quantité de ressources florales et une grande diversité de pollinisateurs sauvages, différentes études et **ces présents travaux de thèse démontrent désormais la présence d'une compétition dans ces milieux protégés**. Pourtant, il est d'autant plus important de faire attention à l'impact des pratiques apicoles dans ces aires protégées pour éviter la concurrence avec les pollinisateurs sauvages dont certains pourraient être déjà rares ou menacés.

La multiplication des recherches sur la problématique de la concurrence entre l'abeille domestique et les pollinisateurs confirme, dans la majorité des cas, les impacts négatifs de densités trop importantes de colonies d'abeilles domestiques dans les milieux naturels. Néanmoins, mes travaux de thèse comme la plupart des études se basent uniquement sur des études observationnelles du comportement de butinage des espèces et non sur des liens directs mesurant le succès reproducteur, ou les réponses des populations ou des communautés d'abeilles sauvages face à l'introduction d'abeilles domestiques. En effet, mes travaux, s'échelonnant sur deux années de terrain, ne nous permettent pas de conclure sur l'impact de l'abeille domestique sur le succès reproducteur des abeilles sauvages à long terme. Henry et Rodet en 2018, se sont intéressés au succès de collecte des ressources en nectar et en pollen à proximité de ruchers. Ils ont observé que la quantité de nectar prélevée par les abeilles sauvages et domestiques sont significativement plus faibles à proximité de ruchers (Henry & Rodet, 2018). Et les mêmes années, pour évaluer le succès reproducteur de certaines espèces d'abeilles hélicicoles (nichant dans des coquilles vides d'escargots), ils ont posé des coquilles d'escargots vides à différentes distances des ruchers pour confirmer l'impact *in situ* de l'installation de colonies d'abeilles domestiques sur les populations d'abeilles sauvages. Cette approche, consistant à évaluer l'impact de l'abeille domestique sur le succès reproducteur des abeilles sauvages, est une méthode expérimentale très intéressante. Une autre possibilité pour évaluer l'impact de l'abeille domestique sur les générations d'abeilles sauvages serait de mesurer la taille des individus au sein des communautés d'abeilles sauvages en fonction d'un gradient croissant de densité de ruches ou de distance au rucher le plus proche. En effet, chez les abeilles, la taille au sein d'une espèce est dépendante de la qualité et de la quantité des ressources disponibles l'année précédente. Or, on pourrait s'attendre, si la ressource est limitante, à ce que des individus proches de ruchers ou à des densités fortes de ruches soient plus petits que des individus éloignés des ruchers ou à des densités plus faibles de ruches et donc que la communauté dans son ensemble présente soit a) une augmentation d'espèces différentes de petite taille, soit b) une réduction intraspécifique de la taille des individus à proximité des ruches. Par ailleurs, un sexe-ratio biaisé en faveur des mâles indique qu'une population peine à se maintenir au sein d'un environnement pauvre en ressources florales (Cane & Tepedino, 2016).

Analyser le sexe-ratio des populations échantillonnées pourrait être une variable intéressante pour évaluer l'impact de l'abeille domestique.

De même, l'impact de la présence en grand nombre des abeilles domestiques sur le succès reproducteur des plantes à fleurs n'a pas été exploré dans cette étude. Pourtant, il a été observé que l'abeille domestique, en visitant un trop grand nombre de fois une fleur, peut endommager le style, déposer du pollen d'autres espèces ou du même pied et ainsi réduire le succès reproducteur de la plante visitée (Aizen et al., 2014; Magrach et al., 2017). Par ses préférences alimentaires, l'abeille domestique a tendance à être attirée par les plantes cultivées ou exotiques par rapport aux plantes natives (Morales & Aizen, 2002; Goulson, 2003; Iwasaki et al., 2018; Ropars et al., 2019). Peu d'études ont exploré cela au sein des habitats protégés, pourtant une dominance de l'abeille domestique pourrait changer la composition de la flore annuelle et exotique présentes. De même, si les abeilles domestiques conduisent à l'exclusion des grandes abeilles dans les aires protégées, nous pouvons nous demander quelles seraient les conséquences pour les espèces végétales spécifiques de ces grandes abeilles comme les orchidées par exemple ? Étant donné que la zone d'étude ne contient pas de zone témoin sans ruches, une possibilité pour explorer cette question serait de placer des filets ne laissant passer que les petites abeilles pour estimer le succès reproducteur des plantes ou bien d'exclure mécaniquement l'abeille domestique de patches de fleurs (voir Wignall et al. 2020) afin qu'uniquement des pollinisateurs sauvages viennent effectuer des visites, puis d'ensacher les plantes jusqu'à la récolte des graines.

Une fois la floraison de la garrigue presque terminée, après le mois de mai, les abeilles domestiques sont déplacées vers d'autres habitats mellifères et la pression de compétition avec les pollinisateurs sauvages se relâche. Nous avons alors observé une augmentation des taux de visites des pollinisateurs sauvages (comprenant en plus des Apoïdés, des Lépidoptères, des Coléoptères et des Diptères) une fois la densité de ruches fortement diminuée. Cette augmentation de l'activité des pollinisateurs sauvages pourrait être due au relâchement de la compétition, mais également à la phénologie et à l'écologie des espèces de pollinisateurs. Des approches expérimentales pourraient être mises en place pour répondre à ces deux questions. Par exemple, une étude consistant en l'ajout et le retrait d'un grand nombre de colonies d'abeilles domestiques répétés plusieurs fois au cours de la saison

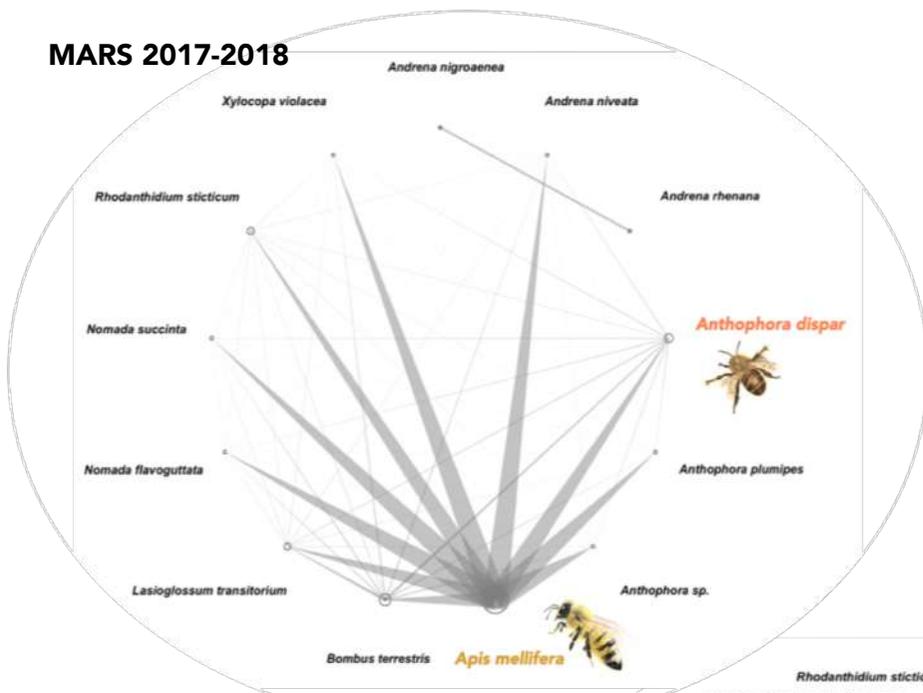
pourrait confirmer l'existence ou non d'un relâchement dans la pression de compétition. Comme cela demanderait une logistique conséquente, une des possibilités serait de fermer les trappes à l'entrée des ruches pour empêcher les abeilles domestiques de sortir s'approvisionner en nectar. La principale difficulté est de s'assurer que les colonies supporteraient ce type de manipulation sans causer de dommages. Par ailleurs, étudier, via des réseaux de pollinisation à l'échelle des espèces, l'effet des abeilles domestiques sur le comportement des abeilles sauvages pourrait nous permettre d'identifier quelles sont les espèces particulièrement vulnérables à la compétition et ainsi adapter les mesures de gestion.

Pour replacer l'effet de la compétition au niveau de l'espèce au sein du réseau d'interaction, nous avons construit un réseau de compétition potentielle entre les espèces capturées au filet (captures réalisées aux mois de mars, avril et mai sur les deux années 2017 et 2018 - Figure 26)). À titre illustratif, ces réseaux mettent en évidence des liens de compétition potentielle entre les abeilles visitant les mêmes espèces végétales. L'abeille domestique reste dominante dans le réseau au mois de mars et avril, et sa présence induit une forte compétition indirecte potentielle sur de nombreuses espèces sauvages. **En comparaison, il est intéressant de remarquer que la compétition potentielle entre abeilles solitaires est bien moindre que celle induite par l'abeille domestique.** Ce sont surtout les espèces d'abeilles sauvages généralistes comme *Anthophora dispar*, *Andrena niveata*, *Lasioglossum bimaculatum* et *Rhodanthidium sticticum* qui apparaissent entrer en compétition pour les ressources florales avec d'autres espèces d'abeilles sauvages. Il est intéressant de noter que nous retrouvons également un relâchement de compétition au mois de mai. Un des résultats majeurs de cette thèse incite donc à **travailler de concert avec les apiculteurs transhumants pour limiter la pression de compétition lors de la floraison des plantes de garrigue.**

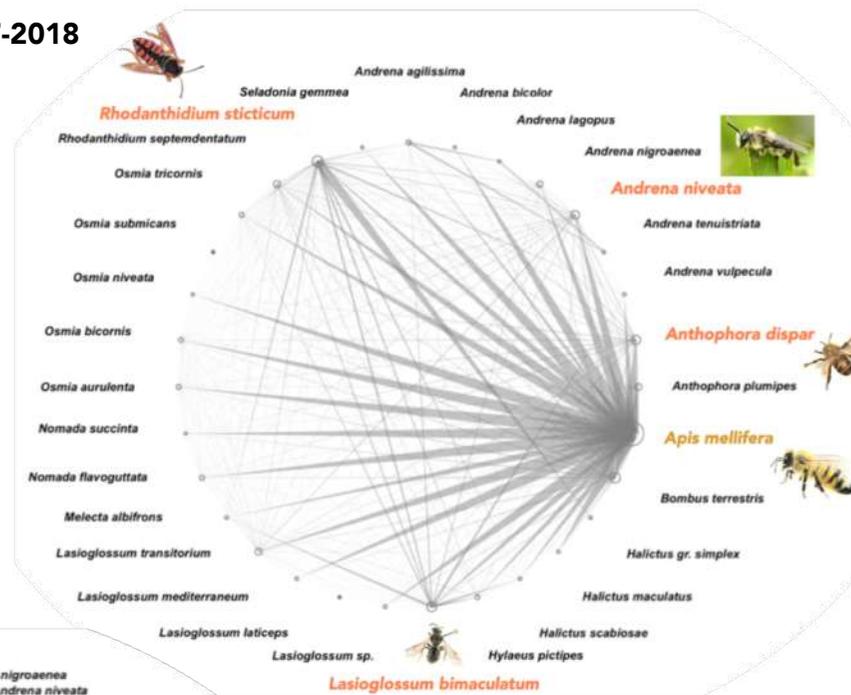
Enfin, une des difficultés auxquelles je me suis confrontée est **d'être informée du nombre précis de colonies d'abeilles domestiques installées sur le territoire.** À l'heure actuelle, il reste difficile de dissocier les informations venant des déclarations annuelles d'installations de colonies d'abeilles domestiques du nombre réel de colonies d'abeilles domestiques posées sur le territoire, et cela sans compter la méconnaissance totale de l'emplacement des colonies férales (sauvages). **Les inventaires réalisés sur le terrain pour**

compter le nombre de ruches installées sur un territoire sont aujourd'hui la meilleure méthode pour approcher l'exhaustivité du nombre de colonies installées. Cependant, une coopération plus poussée avec les acteurs du Parc, ou une réglementation respectée, pourrait permettre dans l'avenir de mieux connaître les apiculteurs installant leurs colonies dans l'espace protégé qu'est le Parc national des Calanques.

MARS 2017-2018



AVRIL 2017-2018



MAI 2017-2018

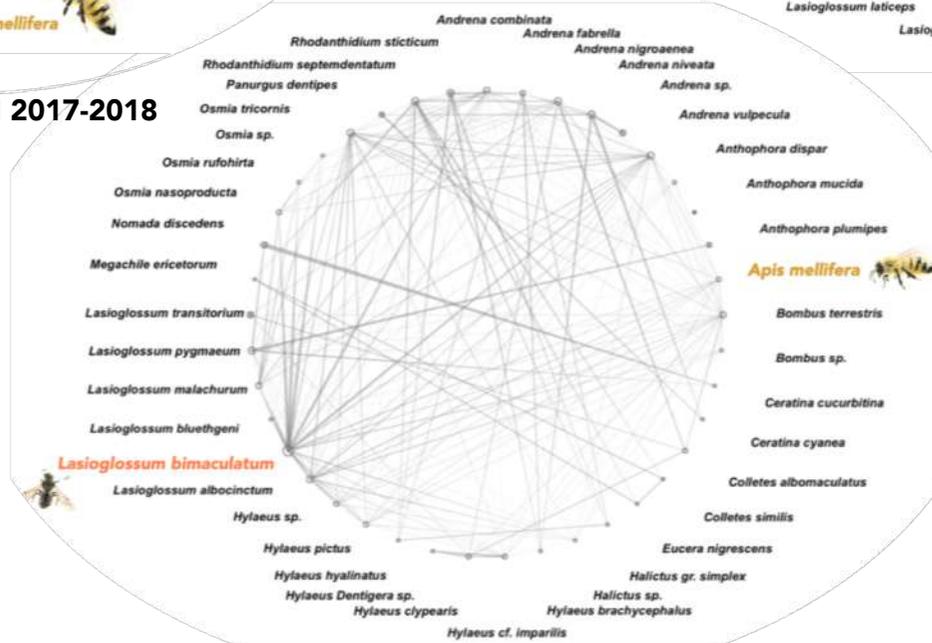


Figure 26 : Évolution temporelle de la compétition indirecte potentielle entre les espèces d'abeilles présentes au sein du Parc national des Calanques.

### 3. L'apiculture au sein des aires protégées : vers une conciliation ?

En écologie comme en économie, il existe un concept qui illustre clairement une situation de compétition entre plusieurs acteurs pour une même ressource limitée, c'est la tragédie des biens communs (Hardin 1968). Le conflit d'usage entraîné par la situation de compétition entre abeille domestique et pollinisateurs sauvages aboutit à un résultat perdant-perdant pour toutes les parties. Henry et Rodet (2018), dans leur expérience sur la Côte Bleue, montrent qu'une densité de ruches trop élevée aboutit non seulement à une réduction de l'activité de butinage des abeilles sauvages, mais également à une diminution du butin récolté des abeilles domestiques illustrant une compétition intraspécifique. En ce sens, une densité de ruche trop élevée aboutit donc à un effet négatif à la fois pour les abeilles sauvages et également pour les abeilles domestiques, donc un résultat perdant-perdant. **Si chaque apiculteur professionnel ou amateur exploite la ressource florale dans son propre intérêt, cela peut donc conduire à une surexploitation des ressources en pollen et en nectar, illustrant la tragédie des biens communs** (Hardin, 1968). Il faut donc trouver des solutions pour à la fois contenter les apiculteurs tout en sauvegardant les pollinisateurs sauvages. L'apiculture en tant que telle apporte de nombreux bénéfices à la société comme la production de **miel**, de **gelée royale**, de **cire** et de **propolis**, ainsi que la **reproduction sexuée des plantes à fleurs** (service écosystémique de régulation) et est devenue ces dernières années une activité populaire. Elle convoie une **dimension sociale** agissant comme une entrée vers la **conservation des pollinisateurs**, **l'éducation à l'environnement**, **la connexion avec la nature** (service écosystémique culturel). Enfin, elle permet également de **supporter une économie locale et régionale**, avec des accès à des **formations professionnelles** et la **création d'emplois**. Toutes ces activités peuvent donc être considérées comme des bénéfices au sens large issus de l'apiculture (détails dans la Figure 27). Ces bénéfices sont néanmoins à mettre en miroir des effets négatifs sur les écosystèmes protégés déjà décrits dans la partie précédente (**compétition indirecte pour les ressources florales, dommageable pour les pollinisateurs sauvages**). En addition de ces effets négatifs précédemment cités, il existe également d'autres risques de nature à impacter les colonies d'abeilles domestiques elles-mêmes ainsi que les populations humaines (Figure 27).

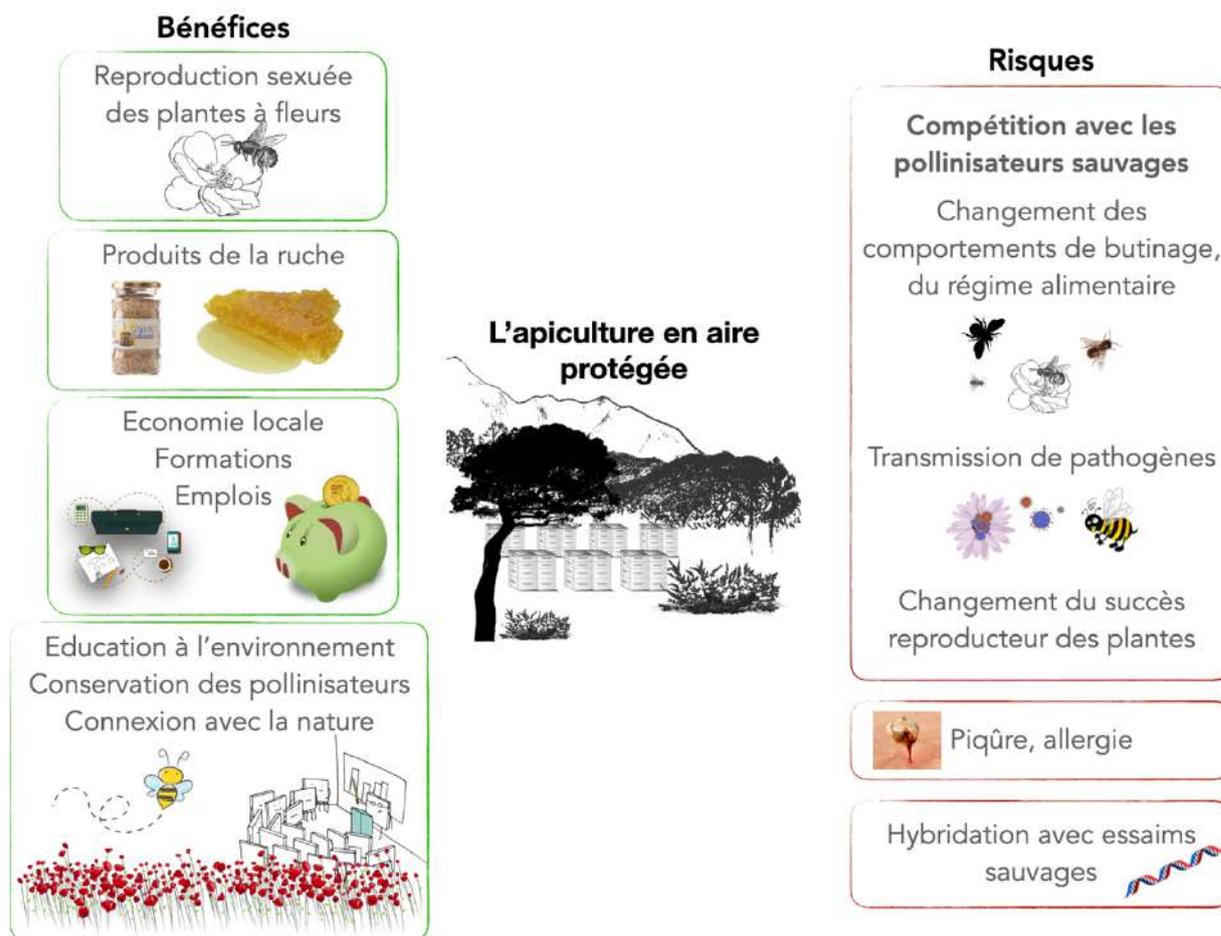


Figure 27 : Analyses des bénéfices et des risques liés à l'apiculture dans les aires protégées.

#### a. Diversité génétique des abeilles domestiques

Au sein des espaces naturels, la préservation de l'abeille noire apparaît dans plusieurs programmes de conservation pour valoriser la production de miel de la sous-espèce indigène. Si cette proposition relève d'une bonne initiative, elle n'en est pas moins difficile à mettre en œuvre. Au début de la thèse en septembre 2017, un questionnaire a été distribué aux apiculteurs pour connaître leurs pratiques et notamment quelles variétés d'abeilles domestiques ils utilisaient. La majorité ont répondu utiliser l'abeille noire. Cependant, au regard de nos résultats sur la diversité génétique des abeilles domestiques du Parc national des Calanques (Chapitre I - Partie 3), il est apparu que la majorité des individus étaient hybrides et appartenaient à la lignée A, c'est-à-dire africaine. La méthode que nous avons utilisée est la méthode morphométrique standard pour déterminer les sous-espèces

présentes sur un territoire. Dans ce cadre, et au vu de nos résultats, il apparaît extrêmement compliqué de maîtriser la conservation des lignées indigènes dans des contextes naturels, et il est fort probable que l'ensemble du cheptel du Parc national soit composé en majorité d'hybrides. Ces hybrides peuvent avoir des qualités comportementales différentes de la lignée native et potentiellement adaptée aux territoires considérés.

Au regard de cette situation, il serait intéressant de demander aux apiculteurs une analyse morphométrique Apiclass par ruche afin de compléter et justifier les critères proposés par les aires protégées quant à l'utilisation de sous-espèces indigènes. Ainsi, les gestionnaires des réserves pourraient évaluer la pertinence d'utiliser ce critère au sein de leur territoire. En effet, pour que ce critère soit efficace et puisse être bénéfique à la préservation d'un écotype local d'abeille domestique, une part importante des apiculteurs devrait utiliser la sous-espèce *Apis mellifera mellifera* ce qui n'est pas toujours le cas à l'heure actuelle. Par ailleurs, les colonies férales, si elles sont présentes dans l'environnement, devraient également appartenir à cette sous-espèce ce qui paraît difficile à maîtriser.

#### b. Estimation des ressources florales disponibles

Une des difficultés de mes travaux de thèse était de produire une estimation fiable de la quantité de ressources disponibles à l'échelle d'un territoire afin de proposer un seuil de densité de ruches acceptable pour limiter la compétition avec les pollinisateurs sauvages. Dans un souci de faisabilité, nous avons dû faire des choix, le premier étant de se focaliser sur les 3 espèces dominantes, et nectarifères au sein de la garrigue méditerranéenne. L'idée générale était de quantifier l'offre en ressources florales du territoire et de la confronter aux besoins des colonies d'abeilles domestiques installées. Étant donné que la densité de nids des abeilles sauvages et le nombre de cellules réalisées par espèce restent aujourd'hui inconnus pour une majorité d'espèces d'abeilles, nous avons traité cette question du point de vue de l'abeille domestique pour laquelle ces données sont plus facilement abordables (nombre de ruches et quantité de ressources prélevées dans le milieu).

Disposant de données fines de suivis de la végétation présentées dans le Chapitre IV, l'estimation des ressources devait se baser sur des modélisations de la répartition des espèces dominantes (thym, romarin et ciste blanc). Pour cela, nous avons d'abord noté les

présences/absences des espèces cibles dans les 318 suivis de végétation disponibles. Par la suite, nous avons cherché à expliquer ces présences/absences à l'aide de modèles contenant comme variables explicatives la topographie (pente, ombrage, exposition, altitude), la géologie (nature du substrat, par exemple, calcaire, grès, marne, sable) et les habitats simplifiés (par exemple, roches, forêts, garrigue, phrygane). Puis, des modèles prédictifs étaient calculés pour estimer le recouvrement total des 3 espèces cibles dans la zone d'étude. Seul le modèle de répartition du thym s'est avéré assez robuste pour être utilisé dans l'estimation des ressources. En effet, les 3 espèces cibles étant ubiquistes, les modèles de répartition n'ont pas été assez concluants pour être utilisés comme base de calcul pour l'estimation des ressources. Malgré la prise en compte de beaucoup de facteurs, aucun n'a été assez discriminant pour modéliser correctement leur répartition. La spatialisation des ressources devait apporter la possibilité d'identifier les zones où il y avait peu de ressources disponibles et une quantité localement trop importante de ruches.

Une seconde possibilité était de repérer les recouvrements de chaque espèce sur des photographies aériennes. Malheureusement, à l'œil nu sur ces photographies aériennes, il est impossible de différencier le recouvrement du romarin ou du ciste de la couverture du chêne kermès (*Quercus coccifera*) qui est une espèce anémophile dominante sur le territoire. Les logiciels automatisés pour détecter le recouvrement de ces espèces ne peuvent donc pas être utilisés en garrigue méditerranéenne. De même, le Parc national des Calanques ne dispose pas encore des données de télédétection Lidar pouvant discriminer les différentes strates de végétation ainsi que leur recouvrement.

Enfin, l'estimation, qui est présentée dans le Chapitre IV, se base sur la fréquence d'occurrences des 3 espèces dominantes au sein des 318 placettes suivies de 2007 à 2015 représentatives du territoire du Parc national des Calanques. Bien que nous ayons trouvé des valeurs similaires à d'autres estimations réalisées dans des garrigues méditerranéennes (Flo et al., 2018), prendre en compte d'autres espèces comme les Astéracées ou le Sumac des corroyeurs permettrait d'ajuster cette première estimation. De même, la quantité de nectar disponible par fleur n'a été échantillonnée qu'à l'ouverture du bouton floral ce qui correspond au taux de sécrétion brut de nectar (Herrera, 1985) alors même que certaines espèces ont une production de nectar journalière continue (Chabert et al., 2018). La quantité de nectar par fleur pour chacune des espèces peut donc être améliorée en mesurant le taux apparent

de sécrétion de nectar à intervalles réguliers correspondant à la cinétique journalière de production de nectar par fleur.

Estimer la productivité en pollen et en nectar des habitats semi-naturels, constitue la prochaine étape pour guider les pratiques de gestions de l'apiculture en espace protégé. Cet outil est essentiel pour déterminer des seuils de densité à ne pas dépasser pour limiter la compétition entre l'abeille domestique et les pollinisateurs sauvages. M'étant confrontée à des limites techniques pour développer cet outil, une des possibilités serait de le développer en dehors cette zone d'étude, où l'accès à des données de type Lidar par exemple serait disponible.

### c. Préconisations de gestion

Depuis deux ans, avec l'émergence de l'augmentation du nombre d'études s'intéressant à l'effet de la compétition pour les ressources induit par l'abeille domestique sur les pollinisateurs sauvages, certains scientifiques plaident pour une interdiction complète de l'apiculture au sein des zones protégées (Geldmann & González-Varo, 2018; Saunders, Smith & Rader, 2018; Kleijn et al., 2018). En parallèle, d'autres chercheurs alertent sur la nécessité de conserver la diversité de l'abeille domestique (diversité génétique, adaptations locales, pratiques apicoles traditionnelles) dans son aire de répartition d'origine (Requier et al., 2019a). Par ailleurs, les apiculteurs, amateurs et professionnels, ont aujourd'hui du mal à trouver des emplacements favorables pour assurer la pérennité de leur activité. En effet, les territoires sur lesquels ils installent leurs colonies sont soumis à de nombreuses pressions (changement d'usages des sols, urbanisation, etc.) et diverses mauvaises pratiques de gestion des paysages (comme par exemple l'utilisation de pesticides en milieu agricole ou encore le fauchage des bandes enherbées ou des prairies). La conciliation entre la pratique de l'apiculture et la préservation des pollinisateurs sauvages au sein des aires protégées implique de prendre en compte ces paramètres sociaux et économiques.

Dès lors qu'une compétition pour les ressources florales entre l'abeille domestique et les pollinisateurs sauvages est détectée, trois leviers d'actions sont possibles :

#### 1. **Augmenter les ressources florales disponibles**

Lorsque cela est possible, dépendamment du niveau de protection de l'espace où mettre en place des mesures de gestions, le premier levier d'action est d'agir sur la quantité et la diversité de ressources disponibles à l'échelle du territoire. Pour améliorer considérablement la quantité et la qualité des ressources florales disponibles pour les pollinisateurs, il faut **diversifier les différents stades de succession végétale, diversifier les espèces au sein des communautés végétales, ainsi que maintenir les potentialités d'évolution naturelle des habitats à l'échelle du territoire de gestion**. Lorsque les mesures de gestions des aires protégées le permettent, restaurer le potentiel mellifère et pollinifère de certains habitats en favorisant la mise en place de **haies, cultures mellifères, bandes fleuries et d'entretiens favorables aux insectes pollinisateurs (fauche ou broyage tardifs)** sont autant de recommandations possibles pour augmenter les ressources florales. **Afin de respecter une cohérence écologique, les espèces végétales plantées et semées doivent être d'origine locale et donc indigènes**. Par exemple, plusieurs préconisations peuvent être mises en place, comme prélever des graines d'espèces présentes sur la zone où les mesures de conservation en faveur des pollinisateurs sauvages vont être effectuées afin de renforcer certaines populations, ou comme utiliser des mélanges de graines correspondant aux écotypes régionaux. Il est également possible de concilier des pratiques de gestion déjà existantes pour les orienter vers la conservation des pollinisateurs.

**Maximiser la diversité d'espèces végétales indigènes dans le cadre d'actions de gestion, adaptées aux conditions locales et de morphologies florales différentes afin que la période de floraison soit étalée, est la meilleure façon de soutenir un grand nombre d'espèces d'abeilles sauvages en plus de laisser la flore spontanée s'exprimer**. Un exemple parmi d'autres est le développement de la **marque Végétal Local** par l'Agence française pour la biodiversité dans le cadre du Plan National d'Action « France, Terre de pollinisateurs ». Cette marque garantit l'origine locale de semences et plants d'espèces sauvages produits dans les territoires afin de répondre aux attentes des gestionnaires d'espaces verts ou d'espaces naturels.

## 2. Espacer les ruchers déjà installés

Récemment, Henry et Rodet (2018) ont observé que la pression de **compétition** induite par les abeilles domestiques se relâchait entre 0.6 et 1.1 km autour des ruchers

(composés d'une vingtaine à une trentaine de ruches). Afin de limiter la compétition, Henry et Rodet (2020) proposent une nouvelle approche basée sur la distance de butinage des abeilles domestiques pour espacer les ruchers (Figure 28). Une politique de gestion centrée sur l'abeille domestique, sans objectif de préservation des abeilles sauvages, laisserait les ruchers se multiplier au sein d'un territoire ne laissant aucun espace sans emprise de l'abeille domestique (Figure 28a). Pour préserver les pollinisateurs sauvages, les auteurs proposent d'espacer les ruchers de sorte à favoriser l'existence de **zones sans emprise de l'abeille domestique**. Dans le cadre de cette étude, les **ruchers pourraient par exemple être espacés d'au moins 3.3km entre eux** (Figure 28b). Enfin, si l'aire protégée possède un habitat ou une zone très favorable pour les pollinisateurs, l'apiculture pourrait être interdite dans cette zone (Figure 28c).

Suivant ces propositions, le Conservatoire du Littoral a adopté des principes d'actions en juin 2018 alliant un maintien des ruchers historiques et en évitant d'installer des ruches dans des zones dédiées aux pollinisateurs sauvages en contrôlant l'emplacement actuel des ruchers et en évitant d'installer des colonies dans des zones jamais soumises à l'apiculture.

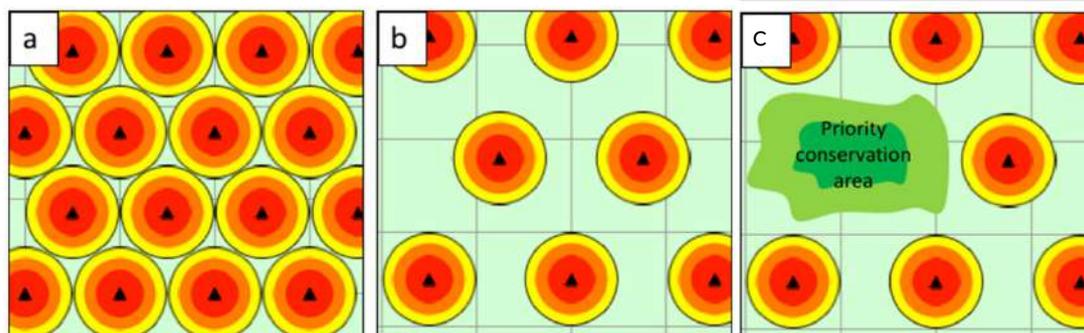


Figure 28 : Proposition de gestion pour réguler l'apiculture au sein des aires protégées. (a) Sans objectif de sauvegarde des abeilles sauvages. (b) Augmentation des distances entre ruchers pour relâcher la compétition dans certains espaces, dédiés à la conservation des pollinisateurs sauvages. (c) Approche plus avancée avec une aire prioritaire de conservation pour les pollinisateurs sauvages (habitats particuliers, présence d'espèces végétales ou pollinisateurs d'intérêts). Extraite de Henry & Rodet, 2020.

Cette approche par distanciation des ruchers permettrait de favoriser des zones avec une pression de compétition faible. Cependant, qu'en est-il si les besoins alimentaires du nombre total de colonies d'abeilles domestiques installées dépassent la quantité de ressources disponibles dans une aire protégée ? Les abeilles domestiques sont à même

d'étendre leur rayon de collecte de nectar et de pollen en période de disette alimentaire et iraient ainsi se nourrir au sein des zones de conservation réservées aux pollinisateurs sauvages. **Une zone tampon de 3km sans aucune colonie d'abeilles domestiques autour de la zone prioritaire de conservation pour les pollinisateurs sauvages serait suffisante pour limiter la compétition en période de disette (Couvillon et al., 2015).** En conséquence, les valeurs seuils de densité maximale de colonies d'abeilles domestiques demandent toujours à être explorées et révisées en fonction des conditions environnementales (à la baisse en cas d'incendie, ou sécheresse par exemple). Par conséquent, l'estimation des ressources florales à l'échelle d'un territoire serait un préalable indispensable pour estimer la capacité de charge d'un milieu en nombre de colonies d'abeilles domestiques.

### 3. Diminuer la densité moyenne de ruches/km<sup>2</sup>

À ce jour, la plupart des recommandations données dans la littérature sont basées sur un seuil de densité de colonies d'abeilles domestiques à ne pas dépasser. Ce seuil est bien sûr dépendant de la quantité de ressources et du contexte local et paysager de chacun des territoires. À titre d'exemples, dans des prairies calcicoles en Allemagne, une compétition entre l'abeille domestique et les pollinisateurs sauvages n'a pas été détectée en deçà de **3.1 colonies/km<sup>2</sup>** (Steffan-dewenter & Tschardtke, 2000). Dans des garrigues méditerranéennes, Torné-Noguera et al., 2016 ont détecté une compétition à partir de **3.5 colonies/km<sup>2</sup>** dans le Parc Naturel de Garraf en Espagne, tandis que Goras et al. 2016 n'ont pas détecté de compétition sur du Ciste de Crète (*Cistus creticus*) à une densité de **8 colonies/km<sup>2</sup>** (Torné-Noguera et al., 2016; Goras et al., 2016). Sur la partie ouest du Parc national des Calanques, au regard de la quantité estimée de ressources disponibles en 2018 et de l'estimation de la production de miel la même année, la demande en ressources florales des 300 ruches installées serait, selon nos estimations, supérieure à la quantité de sucre total produite par les fleurs (Figure 29). Il apparaît donc que les abeilles domestiques installées sur le territoire du Parc national des Calanques pourraient sûrement récolter du nectar et du pollen en dehors de la garrigue (jardins privés, arbres d'alignement, parcs et aménagements urbains) ou bien que l'estimation effectuée ne soit pas correcte. Des analyses polliniques sur des échantillons de miel notamment devraient confirmer si les abeilles domestiques butinent sur d'autres espèces végétales que celles présentes dans la garrigue. De plus, mesurer la cinétique de

production du nectar au sein des fleurs, permettrait de réévaluer à la hausse et d'affiner l'estimation de production de sucre.

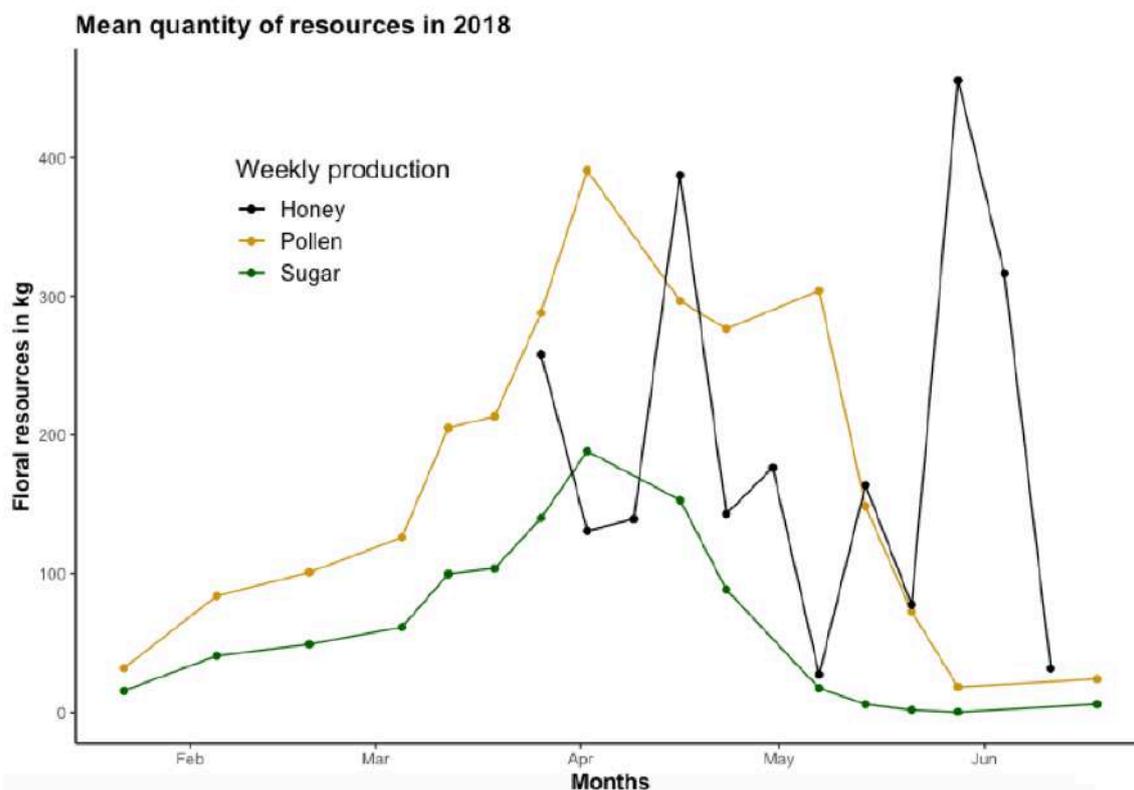


Figure 29 : Production de pollen, de sucre et de miel en 2018 dans la partie Ouest du Parc national des Calanques. La production de miel est estimée pour 300 colonies d'abeilles domestiques.

Dans notre cas d'étude, nous avons détecté une compétition avec les pollinisateurs sauvages pour une densité de 5.3 colonies/km<sup>2</sup> qui représente le double de la moyenne nationale (2,5 colonies/km<sup>2</sup> - Chauzat et al., 2013). **A titre informatif et dans l'état actuel de nos estimations partielles, pour que les besoins des abeilles domestiques soient inférieurs à l'offre en sucre disponible dans la partie Ouest du Parc national des Calanques, il faudrait diminuer le nombre de ruches de moitié ce qui correspondrait à la densité moyenne nationale. Dans ce cadre, il pourrait être envisagé pour aboutir à une meilleure gestion en faveur des pollinisateurs sauvages de diminuer le nombre de ruches par rucher afin de tendre vers la densité nationale de colonie d'abeilles domestiques de 2.5 colonies/km<sup>2</sup>.** Ce seuil de densité de ruches doit néanmoins être discuté avec tous les acteurs et en concertation avec les apiculteurs présents sur le territoire. Sachant qu'il existe une forte compétition en place avec 450 ruches installées sur la partie ouest du Parc national des Calanques (de Marseille à Cassis), il serait raisonnable de revoir à la baisse le nombre de colonies autorisées sur

l'ensemble du territoire du Parc national des Calanques (615 ruches autorisées à l'heure actuelle).

L'apiculture est une pratique d'élevage et par conséquent, les densités de colonies installées dans les milieux à l'heure actuelle n'intègrent pas les comportements naturels de dispersion de l'abeille domestique issus de colonies sauvages (férales ou historiques). Les rares études menées sur la densité des colonies sauvages d'abeilles domestiques en **Europe** indiquent que leur densité naturelle serait de **0.10 colonies/km<sup>2</sup>** dans des forêts en Pologne et de **0.13 colonies/km<sup>2</sup>** en Allemagne. Dans l'état de New York aux États-Unis, une densité d'1 colonie/km<sup>2</sup> a été observée, et en Afrique, cette densité peut même aller jusqu'à 10 colonies sauvages/km<sup>2</sup> (Requier & Crewe, 2019; Requier et al., 2019a,b). Des études complémentaires seraient nécessaires pour identifier les densités naturelles de colonies sauvages en France afin d'étudier la répartition naturelle des essaims en fonction des différents paysages. Face à la volonté de conserver les populations sauvages férales de colonies d'abeilles domestiques, se pose également la question de leur origine génétique. Par exemple, l'origine des colonies dites « sauvages » dans les aires protégées pourrait simplement être due à des essaims échappés de ruchers contemporains et non pas de populations sauvages ayant perduré au cours du temps et possédant potentiellement une diversité génétique plus ancienne. Ainsi des cartographies des colonies sauvages d'abeilles domestiques complétées par des analyses génétiques ou morphométriques seraient nécessaires pour identifier s'il existe des adaptations particulières à l'environnement local.

#### **4. Quelles initiatives en faveur de l'abeille domestique et des pollinisateurs sauvages ?**

Dans cette partie, je vous présente les programmes de conservation qui se sont développés en faveur de l'abeille domestique et les aménagements en faveur des abeilles sauvages avec une analyse critique de certaines pratiques.

##### **a. Les programmes de sensibilisation pour l'abeille domestique**

L'abeille domestique a joué un rôle décisif, pionnier, pour alerter les scientifiques quant aux conséquences de l'utilisation de pesticides et à la perte d'habitats favorables pour

les pollinisateurs. Depuis une vingtaine d'années, la sauvegarde des abeilles et plus particulièrement de l'abeille domestique a eu un écho particulier dans la société. Dès 2005, l'UNAF (Union Nationale de l'Apiculture Française), a lancé le programme « Abeille, sentinelle de l'environnement » pour sensibiliser particulièrement à la sauvegarde de l'abeille domestique et de la biodiversité. En réponse à cela, des particuliers se sont mis à installer quelques ruches dans leur jardin avec l'envie de sauvegarder la biodiversité ou de récolter un peu de miel. Des ruchers pédagogiques ou « citoyens », ou des parrainages de ruches ont vu le jour. De nombreuses innovations ont également été promues pour « aider les abeilles ». Par exemple, des ruches dotées d'une colonne en bois pour assurer un envol des abeilles à environ 3m de hauteur, ont été installées dans des entreprises, parcs et jardins, espaces publics, écoles et mairies afin d'éviter les risques pour la santé humaine (piqûres, allergies).

### ***L'abeille noire, sous espèce indigène à préserver***

La pratique de l'apiculture s'accompagne comme tout élevage, d'une sélection génétique de l'abeille domestique. En effet, les apiculteurs cherchent à conserver des critères comportementaux des colonies afin de maximiser leur production en miel, la résistance aux pathogènes et d'avoir des colonies faciles d'entretien. De fait, de nombreuses reines d'*Apis mellifera* sont le résultat d'hybridation entre plusieurs sous-espèces de l'abeille domestique. En Europe, la sous-espèce native est *Apis mellifera mellifera*. En conséquence, certains apiculteurs et scientifiques recommandent d'utiliser préférentiellement cette sous-espèce pour ses adaptations locales (écotypes). Il s'en est suivi depuis les années 1980 d'une création des conservatoires de l'abeille noire, *Apis mellifera mellifera* dont l'objectif de maintenir la diversité génétique d'une population d'abeilles noires (250 à 300 ruches), en limitant le plus possible la provenance d'allèles venant d'autres lignées non natives.

Ces démarches en faveur de l'abeille noire se sont intégrées dans des programmes de conservation, et l'utilisation de l'abeille noire fait partie intégrante des propositions de gestion au sein des aires protégées. Par exemple, le Conservatoire du Littoral en a fait un principe d'action « favoriser le travail apicole à partir de variétés (écotypes) locales d'abeilles noires dans les ruchers implantés ». On retrouve cette proposition en tant que critère facultatif n°7 dans le Règlement d'Usage Catégoriel (RUC) des produits de la ruche afin d'obtenir la

Marque Esprit Parc mise en place au sein des Parcs nationaux « Les colonies sont constituées d'abeilles de la sous-espèce *Apis mellifera mellifera*, en métropole ».

### ***Marques et labels sur les produits de la ruche***

Le miel est également un produit qui peut faire l'objet de fraude. On distingue deux grands types de fraudes réalisés sur le miel : celle concernant la qualité directe du produit (ajout de substances dans le miel après récolte, nourrissage excessif des colonies pendant la récolte, récolte immature ou mauvaises conditions de stockage) et celle concernant l'étiquetage du produit (mentions erronées ou fausses sur l'origine botanique, géographique). En conséquence, de nombreux labels ont été créés pour attester l'origine du miel et pour promouvoir l'apiculture. Par exemple, en Ile de France, un concours est organisé pour promouvoir certains miels. De même, la ville de Paris va créer un visuel Miel de Paris facilement identifiable qui sera apposé sur les miels de la ville. Les Parc nationaux se sont dotés de la marque Esprit Parc. La marque Bleu Blanc Ruches, lancée par A. Montebourg plaide pour repeupler le cheptel français de colonies d'abeilles domestiques. Récemment, le label APIcité, créé en 2016 par l'UNAF dans le prolongement du programme « Abeille sentinelle de l'environnement » récompense les villes menant des actions efficaces pour l'apiculture, la sensibilisation aux pollinisateurs, la diversité végétale, la gestion des espaces verts et le développement durable.

### ***Le buzz de l'abeille en ville***

En ville, de nombreux apiculteurs professionnels, associations et start-up se sont également tournés vers l'installation de ruches clé en main soutenues par les démarches de Responsabilité Sociétale des Entreprises. La vente de produits de la ruche en ville peut être très lucrative, pouvant aller jusqu'à 250 euros le kilo pour du miel « béton » parisien. Les universités de plusieurs villes ont également installé des ruches sur leurs campus pour produire du « miel savant ». Comme dans les campus parisiens, Aix Marseille Université a proposé un projet en 2017 pour implanter des ruches au sein de ces différents sites. À Marseille, de nombreuses structures privées et publiques se sont dotées de ruches comme sur la toiture du bâtiment Gaz réseau Distribution France, du Sofitel Vieux Port, du théâtre du Merlan, au sein de jardins partagés et sur les terrains municipaux. Il en est de même pour les Aéroports de Paris, Lille, Toulouse, Toulon, Brest, Montpellier et Lyon.

### **Du « *greenwashing* » au « *beewashing* »**

Toutes ces campagnes se sont accompagnées d'une communication en faveur de l'abeille domestique. Des entreprises se sont tournées vers le « bee-washing », pratique consistant à inciter le consommateur à acheter un produit sous le prétexte d'aider les abeilles. Par exemple, en 2019, McDonald's s'est doté d'une ruche à l'effigie de son drive ([McHive](#)). Aux États-Unis et en Angleterre, chaque paquet de céréales Cheerios était pourvu en 2017 de sachets de graines à semer comprenant des plantes invasives. L'action étant critiquée par la presse, la marque a été obligée de changer la composition végétale des mélanges l'année suivante et a choisi uniquement d'utiliser des semis de cosmos.

#### **b. Les aménagements en faveur des abeilles sauvages**

Récemment, les collectivités territoriales et certaines entreprises se sont aussi tournées vers le soutien aux populations d'abeilles sauvages. Des aménagements spécifiques peuvent être construits pour fournir des sites de nidification comme les hôtels à insectes. Ces derniers représentent tout d'abord un excellent outil pédagogique pour l'éducation à l'environnement, sensibiliser aux insectes et observer les différentes espèces qui peuvent y nicher. Cependant, concernant les abeilles sauvages en France, seulement environ 15% pourraient utiliser les hôtels à insectes pour y établir leur nid. Par exemple à Lyon, sur une étude de deux ans, seulement 21 espèces ont été répertoriées nichant dans des hôtels à insectes (Fortel et al., 2016). Cependant, ces aménagements concentrent généralement les sites de nidifications ce qui peut faciliter la présence de parasites ou d'insectes exotiques (Macivor & Packer, 2015; Fortel et al., 2016). Par exemple, *Megachile sculpturalis*, abeille venant de Chine, est dominante dans les hôtels à insectes remplis de bambous par rapport à la faune indigène à Marseille. Pour éviter que cette espèce ne s'installe, le diamètre des bambous ne doit pas dépasser 8mm (Geslin et al., 2020). Encore très peu considérées à l'heure actuelle, les abeilles terricoles peuvent être encouragées par la présence de zones de sols nus comme des chemins ou talus, ou la construction de spirales à insectes (Coupey et al., 2014). Des recherches seraient nécessaires pour guider les gestionnaires sur le type de substrats et la profondeur de sol nécessaire à l'établissement de certaines espèces.

En Europe, des hôtels à insectes contenant des cocons d'abeilles sauvages (osmies pour la plupart) se sont retrouvés commercialisés sans penser aux conséquences que cela pourrait avoir d'un point de vue génétique sur les populations d'abeilles sauvages déjà existantes ([Beehome](#) ; [Wildbieneundpartner](#)). En effet, l'hybridation entre des abeilles sauvages adaptées localement et des individus dont l'origine est inconnue pourrait engendrer des conséquences sur la viabilité des populations sans compter la possible transmission de maladies ou pathogènes. Certaines entreprises vont même jusqu'à vendre l'argile pour apporter le substrat aux abeilles ([Crownbees](#)).

### c. Un consensus en bonne voie, augmenter les ressources florales

Plusieurs démarches de gestion pour ajouter des ressources florales ont vu le jour depuis ces dernières années. Si cette initiative est à promouvoir à l'échelle nationale, elle doit se réaliser de manière encadrée pour ne pas perturber les écosystèmes. En effet, les mélanges mellifères commercialisés au sein des jardinerie contiennent généralement des espèces non indigènes. Par exemple, le pavot de Californie, *Eschscholzia californica* (Papaveracées), utilisé dans ces mélanges, a la capacité de se ressemer spontanément et peut devenir abondant localement s'il n'est pas contrôlé. De même la phacélie, *Phacelia tanacetifolia* (Hydrophyllacées), utilisée comme engrais vert et fournissant une grande quantité de ressources mellifères est originaire du Mexique tout comme les cosmos (Astéracées, *Cosmos sp.*). Début 2019, des apiculteurs de Haute Garonne ont fait la promotion du trèfle blanc, *Trifolium repens*, pour augmenter la ressource en pollen et nectar dans le but « d'aider les abeilles sauvages et domestiques ». Cependant, le trèfle, faisant partie de la famille des Fabacées, possède une fleur avec une carène dont les abeilles de grande taille peuvent libérer facilement les étamines et accéder au pollen mais pas les petites abeilles, ce qui peut limiter le nombre d'espèces de pollinisateurs pouvant venir s'y nourrir et favoriser uniquement les grandes abeilles ([Florabeilles](#) ; [SPIPOLL](#)). De nombreuses start-up proposent de semer des plantes ornementales, ce qui là encore profite principalement aux abeilles domestiques puisque plusieurs études ont démontré leurs préférences alimentaires envers ce type de plantes. Privilégier les mélanges d'écotypes locaux, avec des morphologies florales différentes commencent seulement à être exploré (Noé Conservation, Végétal local).

L'apport d'espèces végétales favorables pour les pollinisateurs peut tout à fait compléter des pratiques de gestions déjà existantes.

## 5. Conclusion

L'engouement pour l'apiculture est une question complexe qui rassemble plusieurs problématiques souvent présentes dans notre société. Le premier dilemme porte sur la dégradation des milieux agricoles, induit par le changement d'usage des sols et l'utilisation de produits phytosanitaires. Ce sont ces facteurs qui ont conduit les apiculteurs à désertier les milieux agricoles devenus néfastes pour leurs abeilles. Pourtant, c'est au sein de ces milieux agricoles où la pratique de l'apiculture devrait être la plus abondante pour assurer la fonction de pollinisation et garantir des meilleurs rendements. Repenser les pratiques agricoles est au cœur des réflexions actuelles, réintégrer la diversité des insectes pollinisateurs et le bénéfice de l'apiculture dans ces milieux est un enjeu crucial pour nourrir les populations de demain.

Le message pour « aider et sauvegarder les abeilles » demande à être clarifié et ne doit pas se restreindre à l'association directe entre l'abeille domestique et la biodiversité. Certes, l'abeille domestique est une des espèces garantes de la fonction de pollinisation de par des traits écologiques spécifiques (*i.e.* espèce généraliste, ayant la capacité de communiquer la localisation des ressources), et participe à la pollinisation d'une grande diversité d'espèces végétales en assurant leur reproduction sexuée, mais elle n'est pas capable de polliniser efficacement toutes les espèces. Saturer les milieux en abeilles domestiques n'est pas une solution pour sauvegarder la biodiversité et de nombreuses espèces de plantes ont besoin d'autres pollinisateurs pour assurer leur reproduction. Faire découvrir la diversité des abeilles sauvages et plus largement de tous les pollinisateurs au grand public est fondamental pour rectifier ce message trop simpliste. Des outils comme les sciences participatives telles que l'Observatoire des bourdons et SPIPOLL sont de bons moyens pour faire connaître les pollinisateurs au grand public.

Face à l'augmentation du nombre de ruches en ville et dans les espaces protégés, on se retrouve également devant un autre phénomène bien présent en écologie et déjà décrit il y a une quarantaine d'années, c'est la tragédie des biens communs. Sans avoir conscience de

la capacité limitée en ressources florales des milieux, la multiplication rapide du nombre de colonies peut conduire à un épuisement des ressources pouvant même entraîner une diminution de la production de miel par colonie en plus d'induire une compétition avec les pollinisateurs sauvages. Il s'agit alors d'un conflit d'usage classique, demandant à trouver des solutions pour concilier tous les acteurs d'un territoire.

Par ailleurs, ces phénomènes de mode impactant directement des écosystèmes différents questionnent la place et l'importance de la biodiversité en ville et dans les espaces naturels. Par exemple, l'apiculture urbaine pourrait avoir un rôle à jouer dans la fonction de pollinisation des jardins partagés ou dans la production de miel de qualité, tout en respectant les pollinisateurs sauvages qui eux aussi profitent des bénéfices de la ville (îlots de chaleur urbain, espèces végétales diverses, faible utilisation de pesticides). Les mesures de gestions proposées pour les espaces protégés (paragraphe 3. c. de la Discussion Générale) pourraient également s'appliquer aux villes, en augmentant les ressources florales disponibles, espaçant les ruchers et même en excluant les abeilles domestiques à une certaine distance d'un parc urbain disposant d'une importante diversité de pollinisateurs sauvages.

Une réflexion reste toujours à explorer, celle des usages d'origines anthropiques au sein des aires protégées. Si la vocation des aires protégées à protection forte est de se rapprocher d'un équilibre naturel, la pratique de l'apiculture ne devrait-elle pas être plus « naturelle » ou « traditionnelle » ? Est-ce qu'une aire protégée devrait être un territoire où la naturalité de la dynamique des écosystèmes est priorisée ? Dans ce cadre, ne devrait-on pas explorer à quelle distance s'installent les colonies d'abeilles domestiques entre elles de manière naturelle et appliquer cette densité faible de colonies ?

À mon sens, une certaine prise de conscience est émergente depuis quelques années sur les pollinisateurs sauvages. Les associations naturalistes comme l'Observatoire des Abeilles, regroupant les meilleurs taxonomistes des abeilles commencent à s'ouvrir au grand public. A l'heure actuelle, il existe seulement une liste rouge régionale des abeilles en Alsace et une liste des espèces d'abeilles déterminantes ZNIEFF en Ile de France. Bien que nos voisins européens comme l'Irlande, l'Angleterre, la Suisse, l'Allemagne, la Belgique, la Lituanie, possèdent déjà une Liste Rouge nationale et parfois même des déclinaisons régionales, l'élaboration d'une liste rouge nationale devrait voir le jour dans les prochaines

années. La création en janvier 2019 du Groupement De Recherche POLLINÉCO (Pollinisation, réseaux d'interaction et fonctionnalité des écosystèmes) a permis de rassembler les chercheurs francophones travaillant sur les questions de pollinisations et contribue à répondre à des réflexions transverses et appliquées. De même, une réflexion récente est menée par l'Office Français de la Biodiversité afin de valoriser les « territoires d'accueil pour les pollinisateurs ».

Malheureusement, les observations de compétition entre abeilles domestiques et abeilles sauvages n'ont pas diffusé assez rapidement vers les actions menées par la société civile, causant un décalage entre les mesures de gestion mises en place et les constats observés par les scientifiques. A Paris, bien que l'alerte ait été lancée dès 2013 lorsqu'il n'y avait que 300 ruches installées, cela n'a pas ralenti l'amplification du phénomène puisqu'aujourd'hui on dénombre près de 2000 ruches dans la capitale. Au sein des politiques de conservation, la prise en compte des pollinisateurs sauvages s'est effectuée ces dernières années après la première parution d'articles se focalisant principalement sur l'abeille domestique<sup>1</sup>. Toutes les mesures de conservation pour les pollinisateurs sont des programmes ambitieux et font l'objet de choix de politiques publiques. En l'état actuel des connaissances, il est urgent de concilier la pratique de l'apiculture avec la préservation des pollinisateurs sauvages.

---

<sup>1</sup> par exemple la mairie de Paris, ou le ministère de l'écologie, novembre 2016 : <http://www.votrenergiepourlafrance.fr/quel-service-les-abeilles-nous-rendent-elles/>, juillet 2018 : <https://www.ecologique-solidaire.gouv.fr/quels-services-nous-rendent-abeilles-et-autres-pollinisateurs>

## RÉFÉRENCES (INTRODUCTION ET DISCUSSION GÉNÉRALES)

- Ahrné K, Bengtsson J, Elmqvist T. 2009. Bumble Bees (*Bombus* spp) along a Gradient of Increasing Urbanization. *PLoS ONE* 4:e5574. DOI: 10.1371/journal.pone.0005574.
- Aizen MA, Morales CL, Morales JM. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biology* 6:e31. DOI: 10.1371/journal.pbio.0060031.
- Aizen MA, Morales CL, Vázquez DP, Garibaldi LA, Sáez A, Harder LD. 2014. When mutualism goes bad: Density-dependent impacts of introduced bees on plant reproduction. *New Phytologist* 204:322–328. DOI: 10.1111/nph.12924.
- Albrecht M, Padrón B, Bartomeus I, Traveset A. 2014. Consequences of plant invasions on compartmentalization and species' roles in plant–pollinator networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:20140773. DOI: 10.1098/rspb.2014.0773.
- Alger SA, Alexander Burnham P, Boncristiani HF, Brody AK. 2019. RNA virus spillover from managed honeybees (*Apis mellifera*) to wild bumblebees (*Bombus* spp.). *PLoS ONE* 14:1–13. DOI: 10.1371/journal.pone.0217822.
- Alger SA, Burnham PA, Brody AK. 2019. Flowers as viral hot spots: Honey bees (*Apis mellifera*) unevenly deposit viruses across plant species. *PLOS ONE* 14:e0221800. DOI: 10.1371/journal.pone.0221800.
- Allesina S, Tang S. 2012. Stability criteria for complex ecosystems. *Nature* 483:205–208. DOI: 10.1038/nature10832.
- Altermatt F, Ebert D. 2016. Reduced flight-to-light behaviour of moth populations exposed to long-term urban light pollution. *Biology Letters* 12:20160111. DOI: 10.1098/rsbl.2016.0111.
- Alton K, Ratnieks F. 2016. To bee or not to bee. *The Biologist* 60:12–15.
- Andrieu-Ponel V., Ponel P., Le Féon V., Geslin B., & G. Duvallet. 2018. À propos du comportement de butinage de *Megachile sculpturalis* Smith, 1853, en France méditerranéenne (Nîmes et Montpellier) (Hymenoptera, Megachilidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*. 123, 2018 : 49-54.

- Augier H. 2013.** *Les calanques: Parc national, un siècle de combats et d'espérances.* Paris.
- Bailes EJ, Deutsch KR, Bagi J, Rondissone L, Brown MJF, Owen T. 2016.** First detection of honey bee viruses in hoverfly ( syrphid ) pollinators Supplementary information. *Biology Letters* 14:20180001. DOI: 10.1098/RSBL.2018.0001.
- Banaszak-Cibicka W, Ratyńska H, Dylewski Ł. 2016.** Features of urban green space favourable for large and diverse bee populations (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes). *Urban Forestry & Urban Greening* 20:448–452. DOI: 10.1016/j.ufug.2016.10.015.
- Barber MJ. 2007.** Modularity and community detection in bipartite networks. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics* 76:1–9. DOI: 10.1103/PhysRevE.76.066102.
- Barthell J, Randall J, Thorp RW, Wenner A. 2001.** Promotion of seed set in yellow star-thistle by honey bees : evidence of an invasive mutualism. *Ecological Applications* 11:1870–1883.
- Bartomeus I, Ascher JS, Wagner D, Danforth BN, Colla S, Kornbluth S, Winfree R. 2011.** Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108:20645–20649. DOI: 10.1073/pnas.1115559108.
- Bartomeus I, Potts SG, Steffan-Dewenter I, Vaissière BE, Woyciechowski M, Kremenka KM, Tscheulin T, Roberts SPM, Szentgyörgyi H, Westphal C, Bommarco R. 2014.** Contribution of insect pollinators to crop yield and quality varies with agricultural intensification. *PeerJ* 2:e328. DOI: 10.7717/peerj.328.
- Bartomeus I, Stavert JR, Ward D, Aguado O. 2019.** Historical collections as a tool for assessing the global pollination crisis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 374:20170389. DOI: 10.1098/rstb.2017.0389.
- Bartomeus I, Vilà M, Santamaría L. 2008.** Contrasting effects of invasive plants in plant-pollinator networks. *Oecologia* 155:761–770. DOI: 10.1007/s00442-007-0946-1.
- Bascompte J, Jordano P. 2007.** Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38:567–593. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818.

- Bateman AJ. 1952.** Self-incompatibility systems in angiosperms. *Heredity* 6:285–310. DOI: 10.1038/hdy.1952.40.
- Baude M, Kunin WE, Boatman ND, Conyers S, Davies N, Gillespie MAK, Morton RD, Smart SM, Memmott J. 2016.** Historical nectar assessment reveals the fall and rise of floral resources in Britain. *Nature* 530:85–88. DOI: 10.1038/nature16532.
- Bazzaz FA. 1975.** Plant Species Diversity in Old-Field Successional Ecosystems in Southern Illinois. *Ecology* 56:485–488. DOI: 10.2307/1934981.
- Biella P, Ollerton J, Barcella M, Assini S. 2017.** Network analysis of phenological units to detect important species in plant-pollinator assemblages: can it inform conservation strategies? *Community Ecology* 18:1–10. DOI: 10.1556/168.2017.18.1.1.
- Biesmeijer JC. 2006.** Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313:351–354. DOI: 10.1126/science.1127863.
- Bortolotti L, Luthi F, Flaminio S, Bogo G, Sgolastra F. 2018.** First record of the Asiatic bee *Megachile disjunctiformis* in Europe. *Bulletin of Insectology* 71:143–149.
- Bosch J. 2008.** Production of undersized offspring in a solitary bee. *Animal Behaviour* 75:809–816. DOI: 10.1016/j.anbehav.2007.06.018.
- Boucher DH, James S, Keeler KH. 1982.** The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:315–347. DOI: 10.1146/annurev.es.13.110182.001531.
- Bramke, Müller, McMahon, Rolff. 2019.** Exposure of larvae of the solitary bee *Osmia bicornis* to the honey pee pathogen *Nosema ceranae* affects life history. *Insects* 10:380. DOI: 10.3390/insects10110380.
- Cairns CE, Villanueva-Gutierrez R, Koptur S, Bray DB. 2005.** Bee populations, forest disturbance, and africanization in Mexico. *Biotropica* 37:686–692. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2005.00087.x.
- Cane JH, Tepedino VJ. 2017.** Gauging the effect of honey bee pollen collection on native bee communities. *Conservation Letters* 10:205–210. DOI: 10.1111/conl.12263.
- Carvalho LG, Biesmeijer JC, Benadi G, Fründ J, Stang M, Bartomeus I, Kaiser-Bunbury CN, Baude M, Gomes SIF, Merckx V, Baldock KCR, Bennett ATD, Boada R, Bommarco R,**

- Cartar R, Chacoff N, Dänhardt J, Dicks L V., Dormann CF, Ekroos J, Henson KSE, Holzschuh A, Junker RR, Lopezaraiza-Mikel M, Memmott J, Montero-Castaño A, Nelson IL, Petanidou T, Power EF, Rundlöf M, Smith HG, Stout JC, Temitope K, Tschamtké T, Tscheulin T, Vilà M, Kunin WE. 2014. The potential for indirect effects between co-flowering plants via shared pollinators depends on resource abundance, accessibility and relatedness. *Ecology Letters* 17:1389–1399. DOI: 10.1111/ele.12342.
- Chabert S, Lemoine T, Fronteau L, Vaissière BE. 2018. Mesurer la sécrétion nectarifère : exemple d'une lignée hybride F1 et de son parent mâle stérile chez le colza d'hiver (*Brassica napus* L.). *OCL* 25:A501. DOI: 10.1051/ocl/2018050.
- Chauzat M-P, Cauquil L, Roy L, Franco S, Hendrikx P, Ribière-Chabert M. 2013. Demographics of the European Apicultural Industry. *PLoS ONE* 8:e79018. DOI: 10.1371/journal.pone.0079018.
- Colla SR, MacIvor JS. 2017. Questioning public perception, conservation policy, and recovery actions for honeybees in North America. *Conservation Biology* 31:1202–1204. DOI: 10.1111/cobi.12839.
- Connell JH. 1979. Intermediate-Disturbance Hypothesis. *Science* 204:1345–1345. DOI: 10.1126/science.204.4399.1345.
- Coupey C, Mouret H, Fortel L, Visage C, Aubert M, Vaissière BE. 2014. *Guide de gestion écologique pour favoriser les abeilles sauvages et la nature en ville*.
- Couvillon MJ, Riddell Pearce FC, Acclerton C, Fensome KA, Quah SKL, Taylor EL, Ratnieks FLW. 2015. Honey bee foraging distance depends on month and forage type. *Apidologie* 46:61–70. DOI: 10.1007/s13592-014-0302-5.
- Couvillon MJ, Schürch R, Ratnieks FLW. 2014. Waggle dance distances as integrative indicators of seasonal foraging challenges. *PLoS ONE* 9:e93495. DOI: 10.1371/journal.pone.0093495.
- Dafni A. 1992. *Pollination ecology - a practical approach*.
- Darwin. 1859. *L'origine des espèces*. DOI: 10.14375/NP.9782021059595.

- Decourtye A, Alaux C, Odoux J-F, Henry M, Vaissière BE, Le Conte Y. 2011.** Why enhancement of floral resources in agro-ecosystems benefit honeybees and beekeepers? In: *Ecosystems Biodiversity*. Croatia: InTech Rijeka, 371–388.
- Dellicour S, Kastally C, Varela S, Michez D, Rasmont P, Mardulyn P, Lecocq T. 2017.** Ecological niche modelling and coalescent simulations to explore the recent geographical range history of five widespread bumblebee species in Europe. *Journal of Biogeography* 44:39–50. DOI: 10.1111/jbi.12748.
- Dohzono I, Yokoyama J. 2010.** Impacts of alien bees on native plant-pollinator relationships: a review with special emphasis on plant reproduction. *Applied Entomology and Zoology* 45:37–47. DOI: 10.1303/aez.2010.37.
- Duchenne F, Thébault E, Michez D, Elias M, Drake M, Persson M, Rousseau-Piot JS, Pollet M, Vanormelingen P, Fontaine C. 2020.** Phenological shifts alter the seasonal structure of pollinator assemblages in Europe. *Nature Ecology & Evolution* 4:115–121. DOI: 10.1038/s41559-019-1062-4.
- EFESE. 2016.** *Le service de pollinisation*. Paris.
- Elton C. 1937.** Journal of animal ecology. *The Journal of Ecology* 25:259. DOI: 10.2307/2256344.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD. 2004.** Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:375–403. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347.
- Le Féon V, Aubert M, Genoud D, Andrieu-Ponel V, Westrich P, Geslin B. 2018.** Range expansion of the Asian native giant resin bee *Megachile sculpturalis* (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) in France. *Ecology and Evolution* 8:1534–1542. DOI: 10.1002/ece3.3758.
- Flo V, Bosch J, Arnan X, Primante C, Martín González AM, Barril-Graells H, Rodrigo A. 2018.** Yearly fluctuations of flower landscape in a Mediterranean scrubland: Consequences for floral resource availability. *PLOS ONE* 13:e0191268. DOI: 10.1371/journal.pone.0191268.

- Fortel L. 2014.** Ecologie et conservation des abeilles sauvages le long d'un gradient d'urbanisation. Université d'Avignon.
- Fortel L, Henry M, Guilbaud L, Guirao AL, Kuhlmann M, Mouret H, Rollin O, Vaissière BE. 2014.** Decreasing abundance, increasing diversity and changing structure of the wild bee community (Hymenoptera: Anthophila) along an urbanization gradient. *PLoS ONE* 9:e104679. DOI: 10.1371/journal.pone.0104679.
- Fortel L, Henry M, Guilbaud L, Mouret H, Vaissière BE. 2016.** Use of human-made nesting structures by wild bees in an urban environment. *Journal of Insect Conservation* 20:239–253. DOI: 10.1007/s10841-016-9857-y.
- Frankie GW, Thorp RW, Schindler M, Hernandez J, Ertter B, Rizzardi M. 2005.** Ecological patterns of bees and their host ornamental flowers in two Northern California cities. *Journal of the Kansas Entomological Society* 78:227–246. DOI: 10.2317/0407.08.1.
- Fürst MA, McMahon DP, Osborne JL, Paxton RJ, Brown MJF. 2014.** Disease associations between honeybees and bumblebees as a threat to wild pollinators. *Nature* 506:364–366. DOI: 10.1038/nature12977.
- Garbuzov M, Ratnieks FLW. 2014.** Quantifying variation among garden plants in attractiveness to bees and other flower-visiting insects. *Functional Ecology* 28:364–374. DOI: 10.1111/1365-2435.12178.
- Gargominy O, Terceire S, Régnier C, Ramage T, Dupont P, Daszkiewicz P, Poncet L. 2019.** *TAXREF v13, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en œuvre et diffusion.* Paris: Muséum national d'Histoire naturelle.
- Garibaldi LA, Steffan-Dewenter I, Winfree R, Aizen MA, Bommarco R, Cunningham SA, Kremen C, Carvalheiro LG, Harder LD, Afik O, Bartomeus I, Benjamin F, Boreux V, Cariveau D, Chacoff NP, Dudenhoffer JH, Freitas BM, Ghazoul J, Greenleaf S, Hipolito J, Holzschuh A, Howlett B, Isaacs R, Javorek SK, Kennedy CM, Krewenka KM, Krishnan S, Mandelik Y, Mayfield MM, Motzke I, Munyuli T, Nault B a, Otieno M, Petersen J, Pisanty G, Potts SG, Rader R, Ricketts TH, Rundlof M, Seymour CL, Schuepp C, Szentgyorgyi H, Taki H, Tscharrntke T, Vergara CH, Viana BF, Wanger TC, Westphal C,**

- Williams N, Klein AM. 2013.** Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science* 339:1608–1611. DOI: 10.1126/science.1230200.
- Gause GF. 1934.** Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science* 79:16–17. DOI: 10.1126/science.79.2036.16-a.
- Geldmann J, González-Varo JP. 2018.** Conserving honey bees does not help wildlife. *Science* 359:392–393. DOI: 10.1126/science.aar2269.
- Genise JF, Bellosi ES, Sarzetti LC, Krause JM, Dinghi PA, Sánchez MV, Umazano AM, Puerta P, Cantil LF, Jicha BR. 2020.** 100 Ma sweat bee nests: Early and rapid co-diversification of crown bees and flowering plants. *PLOS ONE* 15:e0227789. DOI: 10.1371/journal.pone.0227789.
- Gérard M, Vanderplanck M, Wood T, Michez D. 2020.** Global warming and plant–pollinator mismatches. *Emerging Topics in Life Sciences*. DOI: 10.1042/ETLS20190139.
- Geslin B, Le Féon V, Folschweiller M, Flacher F, Carmignac D, Motard E, Perret S, Dajoz I. 2016.** The proportion of impervious surfaces at the landscape scale structures wild bee assemblages in a densely populated region. *Ecology and Evolution* 6:6599–6615. DOI: 10.1002/ece3.2374.
- Geslin B, Gachet S, Deschamps-Cottin M, Flacher F, Ignace B, Knoploch C, Meineri É, Robles C, Ropars L, Schurr L, Le Féon V. 2020.** Bee hotels host a high abundance of exotic bees in an urban context. *Acta Oecologica* 105:103556. DOI: 10.1016/j.actao.2020.103556.
- Geslin B, Gauzens B, Baude M, Dajoz I, Fontaine C, Henry M, Ropars L, Rollin O, Thébault E, Vereecken NJ. 2017.** Massively introduced managed species and their consequences for plant–pollinator interactions. In: *Advances in Ecological Research*. 147–199. DOI: 10.1016/bs.aecr.2016.10.007.
- Geslin B, Gauzens B, Thébault E, Dajoz I. 2013.** Plant pollinator networks along a gradient of urbanisation. *PLoS ONE* 8:e63421. DOI: 10.1371/journal.pone.0063421.
- Glenny W, Cavigli I, Daughenbaugh KF, Radford R, Kegley SE, Flenniken ML. 2017.** Honey bee (*Apis mellifera*) colony health and pathogen composition in migratory beekeeping operations involved in California almond pollination. *PLOS ONE* 12:e0182814. DOI: 10.1371/journal.pone.0182814.

- Gombault C, Morison N, Guilbaud L, Vaissière BE. 2019.** Florabeille : base de données en ligne sur les interaction plantes-abeilles en France métropolitaine
- Goodell K. 2003.** Food availability affects *Osmia pumila* (Hymenoptera: Megachilidae) foraging, reproduction, and brood parasitism. *Oecologia* 134:518–527. DOI: 10.1007/s00442-002-1159-2.
- Goras G, Tananaki C, Dimou M, Tscheulin T, Petanidou T, Thrasylvoulou A. 2016.** Impact of honeybee (*Apis mellifera* L.) density on wild bee foraging behaviour. *Journal of Apicultural Science* 60:49–62. DOI: 10.1515/jas-2016-0007.
- Goulson D. 2003.** Effects of Introduced Bees on Native Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:1–26. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132355.
- Goulson D, Sparrow KR. 2009.** Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee worker size. *Journal of Insect Conservation* 13:177–181. DOI: 10.1007/s10841-008-9140-y.
- Graystock P, Goulson D, Hughes WOH. 2014.** The relationship between managed bees and the prevalence of parasites in bumblebees. *PeerJ* 2:e522. DOI: 10.7717/peerj.522.
- Greenleaf SS, Williams NM, Winfree R, Kremen C. 2007.** Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153:589–596. DOI: 10.1007/s00442-007-0752-9.
- Grime JP. 1973.** Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature* 242:344–347. DOI: 10.1038/242344a0.
- Grinnell J. 1917.** The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34:427–433.
- Grubisic M, van Grunsven RHA, Kyba CCM, Manfrin A, Hölker F. 2018.** Insect declines and agroecosystems: does light pollution matter? *Annals of Applied Biology* 173:180–189. DOI: 10.1111/aab.12440.
- Simpson E. H. 1949.** Measurement of diversity. *Nature* 163:688–688. DOI: 10.1038/163688a0.
- Hallmann CA, Sorg M, Jongejans E, Siepel H, Hofland N, Schwan H, Stenmans W, Müller A, Sumser H, Hörrén T, Goulson D, de Kroon H. 2017.** More than 75 percent decline over

- 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE* 12:e0185809. DOI: 10.1371/journal.pone.0185809.
- Hamblin AL, Youngsteadt E, Frank SD. 2018.** Wild bee abundance declines with urban warming, regardless of floral density. *Urban Ecosystems* 21:419–428. DOI: 10.1007/s11252-018-0731-4.
- Hamblin AL, Youngsteadt E, López-Urbe MM, Frank SD. 2017.** Physiological thermal limits predict differential responses of bees to urban heat-island effects. *Biology Letters* 13:20170125. DOI: 10.1098/rsbl.2017.0125.
- Hardin G. 1968.** The Tragedy of the Commons. *Science* 162:1243–1248. DOI: 10.1126/science.162.3859.1243.
- Harrison T, Winfree R. 2015.** Urban drivers of plant-pollinator interactions. *Functional Ecology* 29:879–888. DOI: 10.1111/1365-2435.12486.
- Henry M, Beguin M, Requier F, Rollin O, Odoux J-F, Aupinel P, Aptel J, Tchamitchian S, Decourtye A. 2012.** A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science* 336:348–350. DOI: 10.1126/science.1215039.
- Henry M, Rodet G. 2018.** Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas. *Scientific Reports* 8:9308. DOI: 10.1038/s41598-018-27591-y.
- Herrera J. 1985.** Nectar secretion patterns in Southern Spanish mediterranean scrublands. *Israel Journal of Botany* 34:47–58. DOI: 10.1080/0021213X.1985.10677008.
- Hicks DM, Ouvrard P, Baldock KCR, Baude M, Goddard MA, Kunin WE, Mitschunas N, Memmott J, Morse H, Nikolitsi M, Osgathorpe LM, Potts SG, Robertson KM, Scott A V., Sinclair F, Westbury DB, Stone GN. 2016.** Food for Pollinators: Quantifying the Nectar and Pollen Resources of Urban Flower Meadows. *PLOS ONE* 11:e0158117. DOI: 10.1371/journal.pone.0158117.
- Hladun KR, Parker DR, Trumble JT. 2015.** Cadmium, Copper, and Lead Accumulation and Bioconcentration in the Vegetative and Reproductive Organs of *Raphanus sativus*: Implications for Plant Performance and Pollination. *Journal of Chemical Ecology* 41:386–395. DOI: 10.1007/s10886-015-0569-7.

- Hülsmann M, von Wehrden H, Klein AM, Leonhardt SD. 2015. Plant diversity and composition compensate for negative effects of urbanization on foraging bumble bees. *Apidologie* 46:760–770. DOI: 10.1007/s13592-015-0366-x.
- Hung K-LJ, Kingston JM, Albrecht M, Holway DA, Kohn JR. 2018. The worldwide importance of honey bees as pollinators in natural habitats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285:20172140. DOI: 10.1098/rspb.2017.2140.
- Hung K-LJ, Kingston JM, Lee A, Holway DA, Kohn JR. 2019. Non-native honey bees disproportionately dominate the most abundant floral resources in a biodiversity hotspot. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286:20182901. DOI: 10.1098/rspb.2018.2901.
- Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415–427.
- Iwasaki JM, Dickinson KJM, Barratt BIP, Mercer AR, Jowett TWD, Lord JM. 2018. Floral usage partitioning and competition between social (*Apis mellifera*, *Bombus terrestris*) and solitary bees in New Zealand: Niche partitioning via floral preferences? *Austral Ecology* 43:937–948. DOI: 10.1111/aec.12643.
- Jean RP. 2005. Quantifying a Rare Event: Pollen Theft by Honey Bees from Bumble Bees and Other Bees (Apoidea: Apidae, Megachilidae) Foraging at Flowers. *Journal of the Kansas Entomological Society* 78:172–175. DOI: 10.2317/0406.15.1.
- Johnson SD, Steiner KE. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology & Evolution* 15:140–143. DOI: 10.1016/S0169-5347(99)01811-X.
- Jürgens A, Bischoff M. 2017. Changing odour landscapes: the effect of anthropogenic volatile pollutants on plant–pollinator olfactory communication. *Functional Ecology* 31:56–64. DOI: 10.1111/1365-2435.12774.
- Kaiser-Bunbury CN, Blüthgen N. 2015. Integrating network ecology with applied conservation: a synthesis and guide to implementation. *AoB Plants* 7:plv076. DOI: 10.1093/aobpla/plv076.

- Kaiser-Bunbury CN, Valentin T, Mougat J, Matatiken D, Ghazoul J. 2011. The tolerance of island plant-pollinator networks to alien plants. *Journal of Ecology* 99:202–213. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2010.01732.x.
- Kearns CA, Inouye DW. 1993. *Techniques for pollination biologists*. Boulder, CO: University Press of Colorado.
- Khramov A V., Lukashevich ED. 2019. A Jurassic dipteran pollinator with an extremely long proboscis. *Gondwana Research* 71:210–215. DOI: 10.1016/j.gr.2019.02.004.
- Kleijn D, Biesmeijer K, Dupont YL, Nielsen A, Potts SG, Settele J. 2018. Bee conservation: inclusive solutions. *Science* 360:389–390. DOI: 10.1126/science.aat2054.
- Klein A-M, Vaissiere BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Tscharntke T. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:303–313. DOI: 10.1098/rspb.2006.3721.
- Knight ME, Martin AP, Bishop S, Osborne JL, Hale RJ, Sanderson RA, Goulson D. 2005. An interspecific comparison of foraging range and nest density of four bumblebee (*Bombus*) species. *Molecular Ecology* 14:1811–1820. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02540.x.
- Knop E, Zoller L, Ryser R, Gerpe C, Hörler M, Fontaine C. 2017. Artificial light at night as a new threat to pollination. *Nature* 548:206–209. DOI: 10.1038/nature23288.
- Kopf EW, Lotka AJ. 1925. Elements of physical biology. *Journal of the American Statistical Association* 20:452. DOI: 10.2307/2965538.
- Kovács-Hostyánszki A, Batáry P, Báldi A. 2011. Local and landscape effects on bee communities of Hungarian winter cereal fields. *Agricultural and Forest Entomology* 13:59–66. DOI: 10.1111/j.1461-9563.2010.00498.x.
- Kovács-Hostyánszki A, Haenke S, Batáry P, Jauker B, Báldi A, Tscharntke T, Holzschuh A. 2013. Contrasting effects of mass-flowering crops on bee pollination of hedge plants at different spatial and temporal scales. *Ecological Applications* 23:1938–1946. DOI: 10.1890/12-2012.1.
- Kremen C. 2018. The value of pollinator species diversity. *Science* 359:741–742. DOI: 10.1126/science.aar7614.

- Landi P, Minoarivelo HO, Brännström Å, Hui C, Dieckmann U. 2018.** Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Population Ecology* 60:319–345. DOI: 10.1007/s10144-018-0628-3.
- Larson JL, Kesheimer AJ, Potter DA. 2014.** Pollinator assemblages on dandelions and white clover in urban and suburban lawns. *Journal of Insect Conservation* 18:863–873. DOI: 10.1007/s10841-014-9694-9.
- Laurino D, Lioy S, Carisio L, Manino A, Porporato M. 2019.** *Vespa velutina*: an alien driver of honey bee colony losses. *Diversity* 12:1–15. DOI: 10.3390/d12010005.
- Lawson DA, Rands SA. 2019.** The effects of rainfall on plant–pollinator interactions. *Arthropod-Plant Interactions* 352:783–783. DOI: 10.1007/s11829-019-09686-z.
- Lemoine G. 2016.** Pour une meilleure prise en compte des Anthophila ( abeilles sauvages ) dans les espaces naturels et forestiers - Partie 1. *Parcs & Réserves* 71:4–22.
- Leonhardt SD, Gallai N, Garibaldi LA, Kuhlmann M, Klein AM. 2013.** Economic gain, stability of pollination and bee diversity decrease from southern to northern Europe. *Basic and Applied Ecology* 14:461–471. DOI: 10.1016/j.baae.2013.06.003.
- MacArthur RH. 1965.** Patterns of species diversity. *Biological Reviews* 40:510–533. DOI: 10.1111/j.1469-185X.1965.tb00815.x.
- MacIvor JS, Packer L. 2015.** ‘Bee Hotels’ as tools for native pollinator conservation: a premature verdict? *PLOS ONE* 10:e0122126. DOI: 10.1371/journal.pone.0122126.
- Magrach A, González-Varo JP, Boiffier M, Vilà M, Bartomeus I. 2017.** Honeybee spillover reshuffles pollinator diets and affects plant reproductive success. *Nature Ecology & Evolution* 1:1299–1307. DOI: 10.1038/s41559-017-0249-9.
- Mallinger RE, Gaines-Day HR, Gratton C. 2017.** Do managed bees have negative effects on wild bees?: A systematic review of the literature. *PLOS ONE* 12:e0189268. DOI: 10.1371/journal.pone.0189268.
- de Manincor N, Hautekèete N, Mazoyer C, Moreau P, Piquot Y, Schatz B, Schmitt E, Zélazny M, Massol F. 2020.** How biased is our perception of plant-pollinator networks? A

- comparison of visit- and pollen-based representations of the same networks. *Acta Oecologica* 105:103551. DOI: 10.1016/j.actao.2020.103551.
- Manley R, Boots M, Wilfert L. 2015.** REVIEW: Emerging viral disease risk to pollinating insects: ecological, evolutionary and anthropogenic factors. *Journal of Applied Ecology* 52:331–340. DOI: 10.1111/1365-2664.12385.
- Mariani MS, Ren ZM, Bascompte J, Tessone CJ. 2019.** Nestedness in complex networks: Observation, emergence, and implications. *Physics Reports* 813:1–90. DOI: 10.1016/j.physrep.2019.04.001.
- Saint Martin Y. 1998.** Les espaces verts publics à Marseille : bilan d'une politique pour un meilleur environnement urbain (Note). *Méditerranée* 89:87–90. DOI: 10.3406/medit.1998.3056.
- Martinet B, Rasmont P, Cederberg B, Evrard D, Ødegaard F, Paukkunen J, Lecocq T. 2015.** Forward to the north: Two Euro-Mediterranean bumblebee species now cross the Arctic Circle. *Annales de la Societe Entomologique de France* 51:303–309. DOI: 10.1080/00379271.2015.1118357.
- Martins DJ. 2004.** Foraging patterns of managed honeybees and wild bee species in an arid African environment: ecology, biodiversity and competition. *International Journal of Tropical Insect Science* 24. DOI: 10.1079/IJT200411.
- Matteson KC, Grace JB, Minor ES. 2013.** Direct and indirect effects of land use on floral resources and flower-visiting insects across an urban landscape. *Oikos* 122:682–694. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2012.20229.x.
- McCune F, Normandin É, Mazerolle MJ, Fournier V. 2020.** Response of wild bee communities to beekeeping, urbanization, and flower availability. *Urban Ecosystems* 23:39–54. DOI: 10.1007/s11252-019-00909-y.
- McFrederick QS, Kathilankal JC, Fuentes JD. 2008.** Air pollution modifies floral scent trails. *Atmospheric Environment* 42:2336–2348. DOI: 10.1016/j.atmosenv.2007.12.033.
- Menzel R, Gumbert A, Kunze J, Shmida A, Vorobyev M. 1997.** Pollinators' strategies in finding flowers. *Israel Journal of Plant Sciences* 45:141–156. DOI: 10.1080/07929978.1997.10676680.

- Michener CD. 2000.** *The bees of the world*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Millenium Ecosystem Assessment. 2005.** *Ecosystems and Human Well-Being: Biodiversity Synthesis*. Washington, DC.
- Minnaar C, Anderson B, de Jager ML, Karron JD. 2019.** Plant–pollinator interactions along the pathway to paternity. *Annals of Botany* 123:225–245. DOI: 10.1093/aob/mcy167.
- Monceau K, Bonnard O, Thiéry D. 2014.** *Vespa velutina*: a new invasive predator of honeybees in Europe. *Journal of Pest Science* 87:1–16. DOI: 10.1007/s10340-013-0537-3.
- Monceau K, Thiéry D. 2017.** *Vespa velutina* nest distribution at a local scale: An 8-year survey of the invasive honeybee predator. *Insect Science* 24:663–674. DOI: 10.1111/1744-7917.12331.
- Morales CL, Aizen MA. 2002.** Does invasion of exotic plants promote invasion of exotic flower visitors? A case study from the temperate forests of the southern Andes. *Biological Invasions* 4:87–100. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1020513012689>.
- Moritz RF a., Härtel S, Neumann P. 2005.** Global invasions of the western honeybee (*Apis mellifera*) and the consequences for biodiversity. *Ecoscience* 12:289–301. DOI: 10.2980/i1195-6860-12-3-289.1.
- Moroń D, Grześ IM, Skórka P, Szentgyörgyi H, Laskowski R, Potts SG, Woyciechowski M. 2012.** Abundance and diversity of wild bees along gradients of heavy metal pollution. *Journal of Applied Ecology* 49:118–125. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2011.02079.x.
- Moroń D, Szentgyörgyi H, Skórka P, Potts SG, Woyciechowski M. 2014.** Survival, reproduction and population growth of the bee pollinator, *Osmia rufa* (Hymenoptera: Megachilidae), along gradients of heavy metal pollution. *Insect Conservation and Diversity* 7:113–121. DOI: 10.1111/icad.12040.
- Müller A, Diener S, Schnyder S, Stutz K, Sedivy C, Dorn S. 2006.** Quantitative pollen requirements of solitary bees: Implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. *Biological Conservation* 130:604–615. DOI: 10.1016/j.biocon.2006.01.023.

- Myers N, Mittermeyer RA, Mittermeyer CG, Da Fonseca GAB, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858. DOI: 10.1038/35002501.
- Nieto A, Roberts SPM, Kemp J, Rasmont P, Kuhlmann M, Criado MG, Biesmeijer JC, Bogusch P, Dathe HH, Rúa P De, Meulemeester T De, Dehon M, Dewulf A, Ortiz-sánchez FJ, Lhomme P, Pauly A, Potts SG, Praz C, Quaranta M, Radchenko VG, Scheuchl E, Smit J, Straka J, Terzo M, Tomozii B. 2014. *European Red List of Bees*. Luxembourg: Publication Office of the European Union. DOI: 10.2779/77003.
- Ollerton J. 2017. Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48:353–376. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110316-022919.
- Ollerton J, Alarcón R, Waser NM, Price M V., Watts S, Cranmer L, Hingston A, Peter CI, Rotenberry J. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany* 103:1471–1480. DOI: 10.1093/aob/mcp031.
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321–326. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x.
- Osgood EA. 1972. Soil Characteristics of Nesting Sites of Solitary Bees Associated with the Low-Bush Blueberry in Maine. *Life Sciences and Agriculture Experiment Station Technical Bulletin* 59:1–10.
- Otto CR V., Roth CL, Carlson BL, Smart MD. 2016. Land-use change reduces habitat suitability for supporting managed honey bee colonies in the Northern Great Plains. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113:10430–10435. DOI: 10.1073/pnas.1603481113.
- Pellissier L, Rohr RP, Ndiribe C, Pradervand JN, Salamin N, Guisan A, Wisz M. 2013. Combining food web and species distribution models for improved community projections. *Ecology and Evolution* 3:4572–4583. DOI: 10.1002/ece3.843.
- Peñalver E, Arillo A, Pérez-De La Fuente R, Riccio ML, Delclòs X, Barrón E, Grimaldi DA. 2015. Long-Proboscid Flies as Pollinators of Cretaceous Gymnosperms. *Current Biology* 25:1917–1923. DOI: 10.1016/j.cub.2015.05.062.

- Peris D, Pérez-de la Fuente R, Peñalver E, Delclòs X, Barrón E, Labandeira CC. 2017.** False Blister Beetles and the Expansion of Gymnosperm-Insect Pollination Modes before Angiosperm Dominance. *Current Biology* 27:897–904. DOI: 10.1016/j.cub.2017.02.009.
- Peterson JH, Roitberg BD. 2016.** Variable flight distance to resources results in changing sex allocation decisions, *Megachile rotundata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 70:247–253. DOI: 10.1007/s00265-015-2043-5.
- Peycru P, Fogelgesang J-F, Grandperrin D, Augère B, Darribère T, Dupin J-M, Van Der Rest C. 2010.** *Biologie tout-en-un BCPST 1re année*. Paris.
- Phillips BB, Shaw RF, Holland MJ, Fry EL, Bardgett RD, Bullock JM, Osborne JL. 2018.** Drought reduces floral resources for pollinators. *Global Change Biology* 24:3226–3235. DOI: 10.1111/gcb.14130.
- Pickett STA, White PS. 1985.** *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Orlando: Academic Press. DOI: 10.2307/5048.
- Pinilla-Gallego MS, Crum J, Schaetzel R, Isaacs R. 2018.** Soil textures of nest partitions made by the mason bees *Osmia lignaria* and *O. cornifrons* (Hymenoptera: Megachilidae). *Apidologie* 49:464–472. DOI: 10.1007/s13592-018-0574-2.
- Pires M, Pavon D. 2018.** *La flore remarquable des bouches-du-rhône. Plantes, milieux naturels et paysages*. Mèze.
- Poisot T, Gravel D. 2014.** When is an ecological network complex? Connectance drives degree distribution and emerging network properties. *PeerJ* 2:e251. DOI: 10.7717/peerj.251.
- Polidori C, Rubichi A, Barbieri V, Trombino L, Donegana M. 2010.** Floral Resources and Nesting Requirements of the Ground-Nesting Social Bee, *Lasioglossum malachurum* (Hymenoptera: Halictidae), in a Mediterranean Semiagricultural Landscape. *Psyche: A Journal of Entomology* 2010:1–11. DOI: 10.1155/2010/851947.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE. 2010a.** Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 25:345–353. DOI: 10.1016/j.tree.2010.01.007.

- Potts SG, Imperatriz-Fonseca V, Ngo HT, Aizen MA, Biesmeijer JC, Breeze TD, Dicks L V., Garibaldi LA, Hill R, Settele J, Vanbergen AJ. 2016a. Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature* 540:220–229. DOI: 10.1038/nature20588.
- Potts SG, Imperatriz-Fonseca VL, Ngo HT, Biesmeijer JC, Breeze TD, Dicks L V, Garibaldi LA, Hill R, Settele J, Vanbergen AJ, Aizen MA, Cunningham SA, Eardley C, Freitas BM, Gallai N, Kevan PG, Kovacs-Hostyanszki A, Kwapong P, Li J, Li X, Martins DJ, Nates-Parra G, Pettis JS, Rader R, Viana BF. 2016b. *IPBES The assessment report on pollinators, pollination and food production*. Bonn, Germany: Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.
- Potts SG, Roberts SPM, Dean R, Marris G, Brown MA, Jones R, Neumann P, Settele J. 2010b. Declines of managed honey bees and beekeepers in Europe. *Journal of Apicultural Research* 49:15–22. DOI: 10.3896/IBRA.1.49.1.02.
- Powney GD, Carvell C, Edwards M, Morris RKA, Roy HE, Woodcock BA, Isaac NJB. 2019. Widespread losses of pollinating insects in Britain. *Nature Communications* 2019 10:1 10:1018. DOI: 10.1038/s41467-019-08974-9.
- Prendergast KS, Menz MHM, Dixon KW, Bateman PW. 2020. The relative performance of sampling methods for native bees: an empirical test and review of the literature. *Ecosphere* 11:e03076. DOI: 10.1002/ecs2.3076.
- Proctor M, Yeo P, Lack A, Conner JK. 1973. *The natural history of pollination*. London, UK: HarperCollins Publishers. DOI: 10.2307/2266004.
- Rader R, Bartomeus I, Garibaldi LA, Garratt MPD, Howlett BG, Winfree R. 2016. Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113:146–151. DOI: 10.1073/pnas.1517092112.
- Radmacher S, Strohm E. 2010. Factors affecting offspring body size in the solitary bee *Osmia bicornis* (Hymenoptera, Megachilidae). *Apidologie* 41:169–177. DOI: 10.1051/apido/2009064.
- Rasmont P, Devalez J, Pauly A, Michez D, Radchenko VG. 2017. Addition to the checklist of IUCN European wild bees (Hymenoptera: Apoidea). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* 53:17–32. DOI: 10.1080/00379271.2017.1307696.

- Remnant EJ, Shi M, Buchmann G, Blacquièrre T, Holmes EC, Beekman M, Ashe A. 2017. A diverse range of novel RNA viruses in geographically distinct honey bee populations. *Journal of Virology* 91:1–19. DOI: 10.1128/JVI.00158-17.
- Ren D. 1998. Flower-associated Brachycera flies as fossil evidence for Jurassic angiosperm origins. *Science* 280:85–88. DOI: 10.1126/science.280.5360.85.
- Requier F, Crewe RM. 2019. Learning from wild honey bees. *Trends in Ecology & Evolution* 34:967–968. DOI: 10.1016/j.tree.2019.08.002.
- Requier F, Garnery L, Kohl PL, Njovu HK, Pirk CWW, Crewe RM, Steffan-Dewenter I. 2019. The conservation of native honey bees is crucial. *Trends in Ecology & Evolution* 34:789–798. DOI: 10.1016/j.tree.2019.04.008.
- Requier F, Paillet Y, Laroche F, Rutschmann B, Zhang J, Lombardi F, Svoboda M, Steffan-Dewenter I. 2020. Contribution of European forests to safeguard wild honeybee populations. *Conservation Letters* 13:1–9. DOI: 10.1111/conl.12693.
- Roffet-Salque M, Regert M, Evershed RP, Outram AK, Cramp LJE, Decavallas O, Dunne J, Gerbault P, Mileto S, Mirabaud S, Pääkkönen M, Smyth J, Šoberl L, Whelton HL, Alday-Ruiz A, Asplund H, Bartkowiak M, Bayer-Niemeier E, Belhouchet L, Bernardini F, Budja M, Cooney G, Cubas M, Danaher EM, Diniz M, Domboróczki L, Fabbri C, González-Urquijo JE, Guilaine J, Hachi S, Hartwell BN, Hofmann D, Hohle I, Ibáñez JJ, Karul N, Kherbouche F, Kiely J, Kotsakis K, Lueth F, Mallory JP, Manen C, Marciniak A, Maurice-Chabard B, Mc Gonigle MA, Mulazzani S, Özdoğan M, Perić OS, Perić SR, Petrasch J, Pétrequin A-M, Pétrequin P, Poensgen U, Joshua Pollard C, Poplin F, Radi G, Stadler P, Stäuble H, Tasić N, Urem-Kotsou D, Vuković JB, Walsh F, Whittle A, Wolfram S, Zapata-Peña L, Zoughlami J. 2015. Widespread exploitation of the honeybee by early Neolithic farmers. *Nature* 527:226–230. DOI: 10.1038/nature15757.
- Rollin O, Bretagnolle V, Decourtye A, Aptel J, Michel N, Vaissière BE, Henry M. 2013. Differences Of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 179:78–86. DOI: 10.1016/j.agee.2013.07.007.

- Ropars L, Affre L, Schurr L, Flacher F, Genoud D, Mutillod C, Geslin B. 2020.** Land cover composition, local plant community composition and honeybee colony density affect wild bee species assemblages in a Mediterranean biodiversity hot-spot. *Acta Oecologica* 104:103546. DOI: 10.1016/j.actao.2020.103546.
- Ropars L, Dajoz I, Fontaine C, Muratet A, Geslin B. 2019.** Wild pollinator activity negatively related to honey bee colony densities in urban context. *PLOS ONE* 14:e0222316. DOI: 10.1371/journal.pone.0222316.
- Roubik D. 1978.** Competitive interactions between neotropical pollinators and africanized honey bees. *Science* 201:11–14. DOI: 10.1126/science.201.4360.1030.
- Roulston TH, Goodell K. 2011.** The Role of Resources and Risks in Regulating Wild Bee Populations. *Annual Review of Entomology* 56:293–312. DOI: 10.1146/annurev-ento-120709-144802.
- de Ruiter PC, Neutel A-M, Moore JC. 1995.** Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science* 269:1257–1260. DOI: 10.1126/science.269.5228.1257.
- Sánchez-Bayo F, Wyckhuys KAG. 2019.** Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* 232:8–27. DOI: 10.1016/j.biocon.2019.01.020.
- Saunders ME, Smith TJ, Rader R. 2018.** Bee conservation: Key role of managed bees. *Science* 360:389. DOI: 10.1126/science.aat1535.
- Scaven VL, Rafferty NE. 2013.** Physiological effects of climate warming on flowering plants and insect pollinators and potential consequences for their interactions. *Current Zoology* 59:418–426. DOI: 10.1093/czoolo/59.3.418.
- Schweiger O, Settele J, Kudrna O, Klotz S, Kühn I. 2008.** Climate change can cause spatial mismatch of trophically interacting species. *Ecology* 89:3472–3479. DOI: 10.1890/07-1748.1.
- Settele J, Bishop J, Potts SG. 2016.** Climate change impacts on pollination. *Nature Plants* 2:16092. DOI: 10.1038/nplants.2016.92.

- Shannon CE. 1948.** A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal* 27:379–423. DOI: 10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x.
- Shavit O, Dafni A, Ne'eman G. 2009.** Competition between honeybees ( *Apis mellifera* ) and native solitary bees in the Mediterranean region of Israel — Implications for conservation. *Israel Journal of Plant Sciences* 57:171–183. DOI: 10.1560/IJPS.57.3.171.
- Singh R, Levitt AL, Rajotte EG, Holmes EC, Ostiguy N, VanEngelsdorp D, Lipkin WI, DePamphilis CW, Toth AL, Cox-Foster DL. 2010.** RNA Viruses in hymenopteran pollinators: evidence of inter-taxa virus transmission via pollen and potential impact on non-*Apis* hymenopteran species. *PLoS ONE* 5:e14357. DOI: 10.1371/journal.pone.0014357.
- Sivakoff FS, Gardiner MM. 2017.** Soil lead contamination decreases bee visit duration at sunflowers. *Urban Ecosystems* 20:1221–1228. DOI: 10.1007/s11252-017-0674-1.
- Smith TJ, Saunders ME, Leather SR, Packer L. 2016.** Honey bees: the queens of mass media, despite minority rule among insect pollinators. *Insect Conservation and Diversity* 9:384–390. DOI: 10.1111/icad.12178.
- Soares RGS, Ferreira PA, Lopes LE. 2017.** Can plant-pollinator network metrics indicate environmental quality? *Ecological Indicators* 78:361–370. DOI: 10.1016/j.ecolind.2017.03.037.
- Soga M, Yamaura Y, Koike S, Gaston KJ. 2014.** Land sharing vs. land sparing: does the compact city reconcile urban development and biodiversity conservation? *Journal of Applied Ecology* 51:1378–1386. DOI: 10.1111/1365-2664.12280.
- Somme L, Moquet L, Quinet M, Vanderplanck M, Michez D, Lognay G, Jacquemart AL. 2016.** Food in a row: urban trees offer valuable floral resources to pollinating insects. *Urban Ecosystems* 19:1149–1161. DOI: 10.1007/s11252-016-0555-z.
- Soroye P, Newbold T, Kerr J. 2020.** Climate change contributes to widespread declines among bumble bees across continents. *Science* 367:685–688. DOI: 10.1126/science.aax8591.

- Stanley DA, Stout JC. 2014.** Pollinator sharing between mass-flowering oilseed rape and co-flowering wild plants: implications for wild plant pollination. *Plant Ecology* 215:315–325. DOI: 10.1007/s11258-014-0301-7.
- Steffan-Dewenter I, Münzenberg U, Bürger C, Thies C, Tschamtko T. 2002.** Scale-dependant effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83:1421–1432. DOI: 10.1890/0012-9658(2002)083[1421:SDEOLC]2.0.CO;2.
- Steffan-Dewenter I, Tschamtko T. 2000.** Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia* 122:288–296. DOI: 10.1007/s004420050034.
- Stewart AB, Sritongchuay T, Teartisup P, Kaewsomboon S, Bumrungsri S. 2018.** Habitat and landscape factors influence pollinators in a tropical megacity, Bangkok, Thailand. *PeerJ* 6:e5335. DOI: 10.7717/peerj.5335.
- Stout JC, Morales CL. 2009.** Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie* 40:388–409. DOI: 10.1051/apido/2009023.
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F. 2004.** Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31:79–92. DOI: 10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x.
- Thebault E, Fontaine C. 2010.** Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329:853–856. DOI: 10.1126/science.1188321.
- Theodorou P, Albig K, Radzevičiūtė R, Settele J, Schweiger O, Murray TE, Paxton RJ. 2017.** The structure of flower visitor networks in relation to pollination across an agricultural to urban gradient. *Functional Ecology* 31:838–847. DOI: 10.1111/1365-2435.12803.
- Theodorou P, Radzevičiūtė R, Lentendu G, Kahnt B, Husemann M, Bleidorn C, Settele J, Schweiger O, Grosse I, Wubet T, Murray TE, Paxton RJ. 2020.** Urban areas as hotspots for bees and pollination but not a panacea for all insects. *Nature Communications* 11:576. DOI: 10.1038/s41467-020-14496-6.
- Thomas CD, Jones TH, Hartley SE. 2019.** “Insectageddon”: A call for more robust data and rigorous analyses. *Global Change Biology* 25:1891–1892. DOI: 10.1111/gcb.14608.

- Thompson W. 1982.** Predator-Prey Interactions: Egg-Eating Predators. *Mathematical Biosciences* 60:109–120.
- Tilman D. 1982.** Resource competition and community structure. *Monographs in population biology*. DOI: 10.2307/4549.
- Timberlake TP, Vaughan IP, Memmott J. 2019.** Phenology of farmland floral resources reveals seasonal gaps in nectar availability for bumblebees. *Journal of Applied Ecology*:1–12. DOI: 10.1111/1365-2664.13403.
- Torné-Noguera A, Rodrigo A, Osorio S, Bosch J. 2016.** Collateral effects of beekeeping: Impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. *Basic and Applied Ecology* 17:199–209. DOI: 10.1016/j.baae.2015.11.004.
- Traveset A, Richardson D. 2006.** Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology & Evolution* 21:208–216. DOI: 10.1016/j.tree.2006.01.006.
- Tylianakis JM, Laliberté E, Nielsen A, Bascompte J. 2010.** Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation* 143:2270–2279. DOI: 10.1016/j.biocon.2009.12.004.
- Tylianakis JM, Tschamtké T, Lewis OT. 2007.** Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. *Nature* 445:202–205. DOI: 10.1038/nature05429.
- Valido A, Rodríguez-Rodríguez MC, Jordano P. 2019.** Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Scientific Reports* 9:4711. DOI: 10.1038/s41598-019-41271-5.
- Vanbergen AJ, Garratt MP, Vanbergen AJ, Baude M, Biesmeijer JC, Britton NF, Brown MJF, Brown M, Bryden J, Budge GE, Bull JC, Carvell C, Challinor AJ, Connolly CN, Evans DJ, Feil EJ, Garratt MP, Greco MK, Heard MS, Jansen VAA, Keeling MJ, Kunin WE, Marris GC, Memmott J, Murray JT, Nicolson SW, Osborne JL, Paxton RJ, Pirk CWW, Polce C, Potts SG, Priest NK, Raine NE, Roberts S, Ryabov E V., Shafir S, Shirley MDF, Simpson SJ, Stevenson PC, Stone GN, Termansen M, Wright GA. 2013.** Threats to an ecosystem service: Pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11:251–259. DOI: 10.1890/120126.

- Vereecken NJ, Dufrêne E, Aubert M. 2015. *Sur la coexistence entre l'abeille domestique et les abeilles sauvages.*
- Volterra V. 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118:558–560. DOI: 10.1038/118558a0.
- Walton RE, Sayer CD, Bennion H, Axmacher JC. 2020. Nocturnal pollinators strongly contribute to pollen transport of wild flowers in an agricultural landscape. *Biology Letters* 16:20190877. DOI: 10.1098/rsbl.2019.0877.
- Wardhaugh CW. 2015. How many species of arthropods visit flowers? *Arthropod-Plant Interactions* 9:547–565. DOI: 10.1007/s11829-015-9398-4.
- Wenzel A, Grass I, Belavadi V V., Tschamtkke T. 2019. How urbanization is driving pollinator diversity and pollination – A systematic review. *Biological Conservation* 241:108321. DOI: 10.1016/j.biocon.2019.108321.
- Wietzke A, Westphal C, Gras P, Kraft M, Pfohl K, Karlovsky P, Pawelzik E, Tschamtkke T, Smit I. 2018. Insect pollination as a key factor for strawberry physiology and marketable fruit quality. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 258:197–204. DOI: 10.1016/j.agee.2018.01.036.
- Wignall VR, Campbell Harry I, Davies NL, Kenny SD, McMinn JK, Ratnieks FLW. 2020. Seasonal variation in exploitative competition between honeybees and bumblebees. *Oecologia* 192:351–361. DOI: 10.1007/s00442-019-04576-w.
- Wilson CJ, Jamieson MA. 2019. The effects of urbanization on bee communities depends on floral resource availability and bee functional traits. *PLoS ONE* 14:1–18. DOI: 10.1371/journal.pone.0225852.
- Winton-Lezcano S, Chapman JL, Reiss MJ. 1993. Ecology: principles and applications. *The Journal of Animal Ecology* 62:395. DOI: 10.2307/5371.
- Wojcik VA, Frankie GW, Thorp RW, Hernandez JL. 2008. Seasonality in bees and their floral resource plants at a constructed urban bee habitat in Berkeley, California. *Journal of the Kansas Entomological Society* 81:15–28. DOI: 10.2317/JKES-701.17.1.

- Wojcik VA, Morandin LA, Davies Adams L, Rourke KE. 2018. Floral resource competition between honey bees and wild bees: is there clear evidence and can we guide management and conservation? *Environmental Entomology* 47:822–833. DOI: 10.1093/ee/nvy077.
- Woodcock BA, Bullock JM, Shore RF, Heard MS, Pereira MG, Redhead J, Ridding L, Dean H, Sleep D, Henrys P, Peyton J, Hulmes S, Hulmes L, Sároszpataki M, Saure C, Edwards M, Genersch E, Knäbe S, Pywell RF. 2017. Country-specific effects of neonicotinoid pesticides on honey bees and wild bees. *Science* 356:1393–1395. DOI: 10.1126/science.aaa1190.
- Woodcock BA, Isaac NJB, Bullock JM, Roy DB, Garthwaite DG, Crowe A, Pywell RF. 2016. Impacts of neonicotinoid use on long-term population changes in wild bees in England. *Nature Communications* 7:12459. DOI: 10.1038/ncomms12459.
- Zattara EE, Aizen MA. 2019. Global bee decline. *bioRxiv Ecology*. DOI: <https://doi.org/10.1101/869784>.
- Zurbuchen A, Landert L, Klaiber J, Müller A, Hein S, Dorn S. 2010. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation* 143:669–676. DOI: 10.1016/j.biocon.2009.12.003.





## PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS

### PUBLICATIONS INDEXÉES (7 publications) :

7. *Revision of Pelecocera from France, and description of a new species (Diptera : Syrphidae)*. Lair X., **Ropars L.**, Skevington J., Geslin B., Minssieux E., Nève G. 2020. En préparation pour *Zootaxa* (IF2017 = 0.93).
6. *Which exploitative competition for floral resources between wild and domestiques bees in a Mediterranean scrubland?* **Ropars L.**, Affre L., Thébault E., Geslin B. 2020. Soumis à *Proceedings of the Royal Society B* (IF2017 = 4.30).
5. *Pollinator specific richness and their interactions with local plant species: ten years of sampling in Mediterranean habitats*. **Ropars L.**, Affre L., Aubert M., Fernandez C., Flacher F., Genoud D., Guiter F., Jaworski C., Lair X., Mutillod C., Nève G., Schurr L., Geslin B. 2020. *Environmental Entomology* (IF2017 = 1.45). <https://doi.org/10.1093/ee/nvaa061>
4. *Land cover composition, local plant community composition and honeybee colony density affect wild bee species assemblages in a Mediterranean biodiversity hotspot*. **Ropars L.**, Affre L., Schurr L., Flacher F., Mutillod C., Genoud D., Geslin B. 2020. *Acta Oecologica* (IF2017 = 1.48). <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103546>
3. *Bee hotel – A habitat for exotic bees*. Geslin B., Gachet S., Deschamps-Cottin M., Flacher F., Ignace B., Knoploch C., Meineri E., Robles C., **Ropars L.**, Schurr L., Le Féon V. 2020. *Acta Oecologica* (IF2017 = 1.48). <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103556>
2. *Wild pollinator activities negatively related to honey bee colony densities in urban context*. **Ropars L.**, Dajoz I., Fontaine C., Muratet A., Geslin B. 2019. *PLoS One* (IF2017 = 2.77). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222316>
1. *Massively Introduced Managed Species and their consequences for plant-pollinator interactions*. Geslin B., Gauzens B., Baude M., Dajoz I., Fontaine C., Henry M., **Ropars L.**, Rollin O., Thébault E., Vereecken N.J. 2017. *Advances in Ecological Research* (IF2017 = 5.72). <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.007>

### PUBLICATIONS NON INDEXÉES (4 publications) :

4. *Compte rendu des captures réalisées lors de la formation Européenne à la détermination des abeilles (COST Super-B Project) dans le Parc national des Calanques*. Geslin B., Vereecken N., Roberts S., [...], **Ropars L.**, et al. Juin 2018. *Observatoire des abeilles, Osmia* n°7.
3. *La diversité des abeilles parisiennes*. **Ropars L.**, Dajoz I., Geslin B. Juin 2018. *Observatoire des abeilles, Osmia* n°7.
2. *La ville, un désert pour les abeilles sauvages ?* **Ropars L.**, Dajoz I., Geslin B. Décembre 2017. *Bulletin de la Société Botanique de France* n°79.
1. *Interactions entre abeilles sauvages et abeilles domestiques en milieu urbain*. **Ropars L.** Novembre 2017. Actes des 8<sup>ème</sup> Rencontre Naturaliste d'Ile de France - Natureparif (Paris, France).

## COMMUNICATIONS

### Posters (2 présentations)

2. *Revision of Pelecocera from France, and description of a new species (Diptera : Syrphidae)*. X. Lair, **L. Ropars**, B. Geslin, E. Minssieux, G. Nève. Septembre 2019. International Symposium on Syrphidae 2019 (Lesvos, Greece).
1. *Which impacts of domesticated honey bee introductions and management practices on the pollination ecosystem service in urban habitats?* **Ropars L.**, Geslin B., Fontaine C., Dajoz I. Octobre 2016. Conférence internationale d'écologie scientifique de la SFÉ – 2<sup>ème</sup> prix du meilleur poster.

### Congrès internationaux (2 présentations)

2. *Toward a conciliation between beekeeping activities and wild pollinator fauna in the Calanques National Park?* **Ropars L.**, Geslin B., Affre L.. Octobre 2018. Conférence internationale d'écologie scientifique de la SFÉ<sup>2</sup>, Rennes.
1. *Appeal of urban beekeeping threatens the sustainability of pollinator activities*. **Ropars L.**, Fontaine C., Muratet A., Dajoz I, Geslin B. Décembre 2017. Ecology Across Borders 2017 - BES, GfÖ, NecoV & EEF, Gand, Belgique.

### Congrès nationaux (2 présentations)

2. *Vers une conciliation entre l'introduction d'abeilles domestiques et la préservation des abeilles sauvages*. Avril 2019. Congrès de l'École Doctorale 251 « Sciences de l'Environnement », Marseille.
1. *Quelles interactions entre abeille domestique et abeilles sauvages au sein du Parc national des Calanques ?* Mars 2019. GDR Pollinéco, Montpellier.

### Vulgarisation scientifique (8 présentations)

8. *Vers une conciliation entre l'installation d'abeilles domestiques et la préservation des abeilles sauvages*. Septembre 2018. Conférences de la Société Linéenne de Provence, Marseille.
7. *L'engouement de l'apiculture menace-t-il l'activité des insectes pollinisateurs ?* Juin 2018. 1<sup>ères</sup> Assises Nationales des insectes pollinisateurs en ville organisé par la ville de Besançon.
6. *Vers une conciliation entre l'installation d'abeilles domestiques et la préservation des abeilles sauvages ?* Octobre 2017. Rencontre avec les apiculteurs du Parc national des Calanques, Marseille.
5. *Vers une conciliation entre l'installation d'abeilles domestiques et la préservation des abeilles sauvages*. Juillet 2017. Journée des doctorants de l'IMBE - 3<sup>e</sup> prix de la meilleure communication, Marseille.
4. *Interactions entre pollinisateurs sauvages et abeille domestique en milieu urbain*. Avril 2017. Abeilles de ruche, Abeilles sauvage ? par Abeille machine, Fontenay-sous-bois.
3. *Analyse spatiale de la disponibilité en ressources florales*. Mars 2017. Journée des doctorants du LPED Marseille, France.
2. *Pollinisateurs sauvages et abeille domestique à Paris*. Décembre 2016. 8<sup>ème</sup> Rencontres Naturalistes d'Ile de France - Natureparif, Paris.
1. *Comparaison de résultats « Sauvages de ma rue » entre Vernon et Paris*. Novembre 2013. 5<sup>ème</sup> Rencontres naturalistes d'Ile de France - Natureparif, Paris.

Les communautés d'abeilles sauvages dans les habitats protégés méditerranéens  
2016-2020

Les communautés d'abeilles sauvages dans les habitats protégés méditerranéens  
2016-2020

---

## ABSTRACT

---

### Wild bee communities in Mediterranean protected habitats : diversity, interactions and co-occurrence with honey bee

The French Mediterranean basin is a mosaic of territories including urban and industrialized areas and natural or semi-natural habitats among which numerous protected areas such as National Parks. These Mediterranean protected areas shelter a very diverse flora which is attractive for many flower-visitors. Thereby, many beekeepers also install their honey bee colonies, *Apis mellifera* L. in these territories. Confronted with the growing demand to settle beehives, managers of protected areas question the consequences of the installations of high densities of honey bee colonies on wild bee communities.

To explore these consequences, it was essential to first estimate the diversity of pollinator species as well as their ecological traits, and their interactions with the local wild flora in the territory of the Calanques National Park. Thus, through the compilation of field campaigns on a 10-yr period, nearly 250 species of pollinators (Apoidea, Syrphidae and Bombyliidae) have been identified. These inventories also reported for the first time the existence of a bee species never previously detected in France, *Nomada rubricoxa* (Hymenoptera: Apidae) and a new hoverfly species, still not described - *Pelecocera* sp. (Diptera: Syrphidae). Then, the factors which could structure wild bee communities were explored. I showed that small bees (body length <1.2 cm) were sensitive to both the composition of the local plant community and to the land cover composition within a 1 km radius while large bees (body length > 1.2 cm) were sensitive to land cover composition within a 1 km radius and to the density of honey bee colonies. Indeed, specific richness and abundance of large wild bees decreased with the increase in the density of honey bee colonies suggesting a competition for floral resources. This result was confirmed by studying the foraging behavior of honey bees and wild bees on the three dominant plant species of the garrigue: grey-leaved cistus, *Cistus albidus* L.; thyme, *Thymus vulgaris* L.; and rosemary, *Rosmarinus officinalis* L.. The competition for floral resources resulted in a competitive exclusion of large wild bees and a change in the floral diet of small wild bees and bumblebees. The intensity of this competition was greater in the early spring when rosemary was in bloom. Finally, a first estimation of the quantity of available floral resource (nectar and pollen) was provided across the territory of the Calanques National Park by focusing on grey-leaved cistus, thyme and rosemary. These results indicated that the resources produced by these three species are not sufficient to cover the food requirements of honey bees installed in the park's territory.

This thesis highlights the consequences of beekeeping activities – at high densities – on wild bee communities within Mediterranean protected habitats. Considering the importance of these habitats for the conservation of wild pollinator communities, this thesis also proposes managements advices to allow the maintenance of beekeeping activities while preserving the wild pollinator fauna. It also exposes new perspectives relative to the needs to deepen knowledge on the ecological traits of pollinator species as well as to develop new methods to detect competition and to create new tools to estimate the quantities of floral resources available at a territory scale.

Key words: wild bees; honey bee; competition; preservation; Mediterranean protected areas; pollination network; floral resources.

---

## RÉSUMÉ

---

### Les communautés d'abeilles sauvages dans les habitats protégés méditerranéens : diversité, interactions et co-occurrence avec l'abeille domestique

Le bassin méditerranéen français est constitué de territoires contrastés composés d'espaces urbains, de zones industrialisées et d'espaces naturels ou semi-naturels comprenant de nombreuses aires protégées à forts enjeux de conservation. Ces espaces protégés abritent une flore très diversifiée et attractive pour de nombreux insectes floricoles. Ainsi, de nombreux apiculteurs installent leurs colonies d'abeilles domestiques, *Apis mellifera* L., sur ces territoires. Confrontés aux demandes grandissantes d'installations de ruches, les gestionnaires d'aires protégées, notamment le Parc national des Calanques, s'interrogent sur les conséquences potentielles d'une densité élevée d'abeilles domestiques sur les communautés d'abeilles sauvages.

Dans un premier temps, il s'est avéré indispensable d'inventorier en amont la diversité des espèces de pollinisateurs, leurs traits écologiques, et leurs interactions avec la flore sauvage sur le territoire du Parc national des Calanques. Ainsi, à travers la compilation de campagnes de terrain sur une période de 10 ans, près de 250 espèces de pollinisateurs (Apoidea, Syrphidae et Bombyliidae) ont été répertoriées. Ces inventaires ont également fait état de la présence d'une espèce d'abeille encore jamais détectée en France, *Nomada rubricoxa* (Hyménoptère : Apidae) et d'une nouvelle espèce de syrphé encore non décrite - *Pelecocera* sp. (Diptère : Syrphidae). Sur cette base, les facteurs pouvant structurer les communautés d'abeilles sauvages ont été explorés. Ainsi, les petites abeilles (taille du corps < 1.2 cm) étaient sensibles à la fois à la composition de la communauté végétale locale et à l'occupation du sol à l'échelle du paysage (à 1km) tandis que les grandes abeilles (taille du corps > 1.2 cm) étaient sensibles à la l'occupation du sol à l'échelle du paysage (à 1km) et à la densité de colonies d'abeilles domestiques. En effet, la richesse spécifique et l'abondance des grandes abeilles sauvages diminuaient avec l'augmentation de la densité de colonies suggérant une compétition pour les ressources florales. Ce résultat a été confirmé à travers l'observation des comportements de butinage des abeilles domestiques et sauvages sur les trois espèces végétales dominantes de la garrigue : le ciste blanc, *Cistus albidus* L. ; le thym, *Thymus vulgaris* L. ; et le romarin, *Rosmarinus officinalis* L.. La compétition pour les ressources florales s'est manifestée par une exclusion compétitive des grandes abeilles sauvages et un changement de régime alimentaire des petites abeilles sauvages et des bourdons. L'intensité de cette compétition était plus importante au début du printemps, lors de la floraison du romarin. Enfin, une première estimation de la quantité de ressources florales disponibles (nectar et pollen) à l'échelle du territoire du Parc national des Calanques, et en se focalisant sur le ciste blanc, le thym et le romarin a été réalisée. A ce jour, les résultats indiquent que les ressources produites par ces trois espèces ne sont pas suffisantes pour couvrir les besoins alimentaires des abeilles domestiques installées sur le territoire du parc.

Cette thèse met donc en évidence les conséquences de la pratique de l'apiculture - à des densités élevées - sur les communautés d'abeilles sauvages au sein d'habitats protégés méditerranéens. Aux vues de l'importance de ces habitats pour les communautés de pollinisateurs sauvages, cette thèse propose également des préconisations de gestion visant à concilier la pratique de l'apiculture avec le maintien de la faune de pollinisateurs sauvages. Elle ouvre également de nouvelles perspectives quant à la nécessité d'approfondir les connaissances sur les traits écologiques des espèces de pollinisateurs sauvages, de développer de nouvelles méthodes de détection de la compétition entre pollinisateurs et de créer de nouveaux outils pour estimer les quantités de ressources florales disponibles à l'échelle d'un territoire.

Mots clés : abeilles sauvages, abeille domestique, compétition, préservation, aires protégées méditerranéennes, réseaux de pollinisation, ressources florales.