



Écologie et conservation des abeilles sauvages le long d'un gradient d'urbanisation

Laura Fortel

► To cite this version:

Laura Fortel. Écologie et conservation des abeilles sauvages le long d'un gradient d'urbanisation. Agricultural sciences. Université d'Avignon, 2014. French. <NNT : 2014AVIG0663>. <tel-01159781>

HAL Id: tel-01159781

<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01159781>

Submitted on 3 Jun 2015

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

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

THESE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR
DE L'UNIVERSITE D'AVIGNON ET DES PAYS DU VAUCLUSE
Ecole Doctorale 536 « Agro-sciences et Sciences »

Présentée et soutenue en public par

Laura FORTTEL

Le 1^{er} Octobre 2014 à Avignon

Ecologie et Conservation des Abeilles Sauvages le long d'un Gradient d'Urbanisation

Membres du jury :

Rapporteur	Pr. Isabelle DAJOZ	Université Paris Diderot, Paris 7, France
Rapporteur	Dr. Denis MICHEZ	Université de Mons, Mons, Belgique
Examineur	Pr. Philippe CLERGEAU	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France
Examineur	M. Damien PROVENDIER	Plantes et Cité, Angers, France
Co-directeur	Dr. Bernard VAISSIERE	INRA d'Avignon, France
Directeur	Pr. Mohamed EL MAATAOUI	Université d'Avignon, France



UNIVERSITÉ D'AVIGNON
ET DES PAYS DE VAUCLUSE



A mon étoile, ma moitié, mon tout...
...Rendez-vous sur l'île d'Avalon

REMERCIEMENTS



La vie ressemble à une série télévisée, avec une succession d'épisodes plus ou moins liés les uns aux autres mais avec des trames bien particulières. Pour faire une bonne série, il faut plusieurs choses. Il faut un très bon scénario (avec des passages tristes, émouvants, effrayants, drôles, etc.), une bonne production et des techniciens compétents et agréables. Mais pour moi le plus important dans une série, ce sont les acteurs qui incarneront des personnages uniques, tant principaux que secondaires. Partant de là, ma thèse ferait l'objet d'une excellente série (avec un scénario en Z couché (hein Caro ?), ça commence bien, ça s'effondre et finalement ça se termine bien). D'une part l'histoire de base est géniale (qui n'a pas rêvé de faire mumuse dans les parcs urbains avec un filet à papillons sous un ciel bleu immaculé ?!!). D'autre part, les équipes de producteurs, de techniciens et d'acteurs ont été particulièrement bien choisies.

Je tiens d'abord à remercier les membres de mon comité de thèse, **Philippe Clergeau** et **Colin Fontaine**, pour leurs conseils sur mon travail et les membres de mon jury, **Isabelle Dajoz**, **Denis Michez**, **Damien Provendier**, ainsi que **Philippe Clergeau** pour l'attention qu'ils ont portée à mon travail.

Je tiens aussi à remercier tout particulièrement **Michael Kuhlmann**, qui a su me donner des pistes de travail très importantes tout au long de ma thèse, qui m'a fourni beaucoup de données sur les abeilles et grâce à qui je sais maintenant beaucoup mieux parler allemand (jaja).

Je tiens ensuite à remercier :

L'équipe de production et de réalisation, sans qui cette thèse n'aurait jamais eu lieu:

Mohamed El Maataoui, mon directeur de thèse : merci pour les conseils et le soutien durant ces trois années.

Bernard Vaissière, mon encadrant de thèse: merci de m'avoir donné la chance de faire cette thèse. Merci de m'avoir encadrée pendant ces trois ans, et surtout de m'avoir donné autant d'autonomie. Grâce à tes petites attentions (bonbons et autres souvenirs de tes différents périple à travers le monde), tu as rendu cette thèse encore plus agréable!

Mickaël Henry, mon co-encadrant de thèse: merci pour cette aide précieuse dans les analyses statistiques et la rédaction. « Mais au fait c'est quoi la différence entre SE, SD et intervalle de confiance, j'ai pas bien compris... ».

Charlotte Visage: merci pour le gros travail de coordination et de médiation que tu as fourni. Ca n'a pas été facile tous les jours dans le « grand nord » qu'est Lyon (comme diraient les avignonnais) !

Hugues Mouret: merci d'avoir lancé un projet aussi passionnant dans lequel j'ai pu trouver ma place et grâce auquel j'ai pu apprendre tant de choses sur les abeilles et la nature en général.

L'**INRA**, et plus particulièrement **Yves Le Conte**, pour m'avoir accueillie dans ses locaux et pour m'avoir permis de mener à bien cette thèse.

L'équipe technique, sans qui le déroulement de cette thèse aurait été beaucoup plus compliqué :

Les stagiaires, qui passent, vous marquent et repartent (par ordre alphabétique): **Arthur, Charlotte, Clément, Cyril** (mon coach d'escalade), **Estienne, Géraud, Grégoire, Kévin** (le pongiste le plus sympa que je connaisse – pas difficile en même temps), grâce à toi j'ai bien ri durant mes pauses tisanes ! Sans rancune ?? :D), **Lola, Lolita, Louna, Lucia, Tommy** (mon number one que j'adore), **Quentin, Sarah** et **Vincent**.

Les titulaires qui sont restés parce qu'ils n'avaient pas le choix, mais qui ont subi : **Laurent Guilbaud**, merci pour tout le gros travail sur les abeilles, mais aussi pour les resto et les gros délires à Lyon. **Nicolas Morison**, j'ai juste envie de te dire « Merci ! ». **Jean Aptel**, merci beaucoup pour les conseils et les identifications, mais surtout pour le miel que je mets tous les matins dans mes infusions. **Corinne Chêne**, merci pour ta patience quand je venais te demander pour la quinzième fois des renseignements sur les déplacements. **Marie-Josée Buffière** qui aura égayé mes journées avec René la Taupe et autres morceaux de musique.

Arthropologia, chez qui j'ai squatté pendant une coupe de mois. Un merci particulier aux personnes qui m'ont aidée dans mon travail : Clara, Fred et Fabrice.

Les identificateurs, qui ont su chuchoter à l'oreille des abeilles pour leur soutirer leurs petits noms (malgré les réticences de certaines) : **Holger Dathe, Robert Fonfria, Gerard Le Goff, Alain Pauly, Stephan Risch, Erwin Scheuchl**, et plus particulièrement les membres de l'Observatoire des Abeilles : **Eric Dufrêne, David Genoud, Denis Michez** (pour l'identification mais aussi les bons repas d'Apoidea Gallica...). Nous tenons à préciser que le tournage s'est effectué en présence d'agents de l'association PETA (People for the Ethical Treatment of Animals), et pouvons donc déclarer qu'aucun animal n'a subi de souffrance physique... enfin presque...

AMEZIS, créateur de la trame graphique utilisée comme décor de cette thèse et de mes nombreuses présentations publiques.

L'équipe des acteurs de « Plus belle l'Inra » sans qui cet épisode de ma vie n'aurait pas pu se réaliser :

Orianne: MERCIIIIIIIII sans toi je crois que j'aurais fini à l'HP de Montfavet ou en prison après quatre meurtres !!! Ces délires qu'on a pu avoir. Entre ta porte fermée avec les clés dedans qu'on essaie d'ouvrir avec une radio pendant que les chiots de Pépita hurlent à la mort dedans en prenant soin de repeindre ton intérieur (probablement trop propre à leurs yeux), les ballades canines (en plus ou moins bonne compagnie), les mouips qui ont la teigne (pendant que toi tu as la guigne), les évadés de Montfavet qui croisent ton chemin ou encore les cerfs qui décident de se suicider sous, que dis-je SUR ta voiture. Je ne sais pas quel moment j'ai préféré. En tout cas, ne change jamais rien, ceux qui ne t'apprécient pas ne savent pas les fous rires qu'ils manquent !

Anne Laure: ma princesse, « et si tu n'existais pas... dis moi pourquoi j'existerais... ». Tu m'as motivée pour remettre les pieds à l'étrier dans les deux sens du terme ! Le terrain à Lyon a pris une tournure bien plus joyeuse en ta présence... Je

me souviens particulièrement bien de cette écharde que j'avais au doigt et où ton soutien m'a fait supporter la douleur intense jusqu'à la délivrance... Et cette frayeur lorsque le camion est resté embourbé... que même la télé est venue faire un reportage !!! On a frôlé la mort plus d'une fois ensemble et ça, ça crée des liens!

Garance : ma poulette, on s'est épaulées dans les mauvais moments l'une après l'autre et cela n'a pas de prix ! J'ai pu compter sur toi dans des moments où ça n'allait pas, mais les meilleurs moments restent quand même les moments ragots Inra dont je ne me lasserai jamais !

Loïc: des personnes comme toi on n'en rencontre pas tous les jours et c'est vraiment dommage. Même si on n'était pas d'accord sur beaucoup de choses, on a toujours terminé nos débats en riant (et pourtant je suis butée). Ta bonne humeur et ton explosivité m'ont été d'un grand soutien.

Stan: Ahlala Stan, j'ai beau t'avoir taquiné pendant près de trois ans, tu restes un garçon super et maintenant que c'est toi qui entame ce dur labeur qu'est la thèse, tu pourras compter sur moi pour t'aider avec excel mais aussi pour siffler, chanter, écouter du death-métal dans le labo et bien entendu rapporter du chocolat avec du riz soufflé (parce qu'à la cacahuète c'est pas bon !).

Violette: juste parce qu'on a fait la même école, je ne peux que t'apprécier. Mais même sans ça je crois que je n'aurais pas eu de difficulté ! Ton humour m'a joué plus d'un tour, mais ça valait le coup. « Hey, tu sens la chaleur autour de toi. Hein tu sens la chaleur autour de toi !!! » Un grand remerciement à **Benoît** aussi dont l'aide sur les réseaux n'a vraiment pas été du luxe !!!

La troupe des « hommes d'en face » (en production toute l'année sur le site d'Agroparc ; info et resa sur www.plusbellelinra.fr) : **Alban, Alexandre, Guillaume et Yannick** pour les pauses cappuccino (/clope/café pour certains). Un merci tout particulier à **Alexandre**, pour ses imitations de Christophe Gnié-gnié et son « cochon d'inde d'inde », ses références géniales, sa gentillesse et, tout de même, ses aides à la système D avec R !

Clémentine: même pour une courte période, t'avoir dans mon bureau aura été un réel bonheur. Tu prouves à toi seule que notre force est bien plus importante qu'on ne le pense et même si des fois ce que tu me disais était dur à entendre, ça me faisait du bien !! Un grand merci.

Caro: ta bonne humeur à chaque coup de téléphone, tes anecdotes rigolotes et ta manière bien à toi de me tenir au courant de la survie de la baleine boréale m'ont remonté le moral plus d'une fois. Et parce que moi tu vois « je donne, je donne, je donne »... Ca fait plaisir de voir que parfois je reçois aussi !!!

Perrine: ah ma pépette... Tu as eu un parcours de thèse encore plus chaotique que moi, j'ai tout fait pour te remonter le moral quand je le pouvais et tu as fait de même pour moi. Je ne cesserai jamais de penser que ton karma va se calmer ! Merci en tout cas à toi et nos coups de téléphone. Alors on se le fait notre tour de France en camion :D !!!

Adrien: parce que les idées de retourner au Québec avec toi ne m'ont jamais quittées (la forêt de Montmorency illuminait mon fond d'écran). Parce que tu es une des personnes les plus importantes pour moi. MERCI.

Flavy: malgré toutes ces années tu as su rester une super amie et même la distance et le peu de temps que j'avais à accorder n'ont rien changé à ça ! Merci du fond du cœur !!!

Mes sœurs: grâce à qui ma vie de famille me paraissait un peu moins loin. Et puis, avec une sœur qui porte le nom de l'abeille la plus connue du monde, je ne pouvais que finir par travailler là dedans, moi la sœur hippie et amie des bêtes !!! Comme quoi, tout est écrit.

Mon frère: (un paragraphe réservé à mon frère préféré c'est très important), grâce à toi j'ai pu voyager tous les dimanches et j'espère bien le faire en vrai un jour !

Mes parents: j'espère vous rendre fiers. Merci d'avoir toujours été là (même quand il s'agissait de simples conseils culinaires).

Gizmo: tes accueils quand je rentrais tard du travail, épuisée, me donnaient du baume au cœur !

Mon Adrien: tu es et resteras ma plus grande source de réconfort malgré tous les coups durs et tous les mauvais moments qu'on a traversés. Tu es toujours resté à mes côtés à supporter mon éternel pessimisme. Tu m'as redonné espoir et courage quand j'en ai cruellement manqué. Je ne pourrai jamais assez te dire à quel point j'ai de la chance de t'avoir. Je remercie grandement la Leffe®, Bob, l'éponge et bien sur le 1000 bornes sans qui le « nous » n'aurait probablement jamais existé.

SOMMAIRE GÉNÉRAL

Remerciements.....	5
Sommaire général	11
Introduction Générale.....	15
I. L'urbanisation, l'écosystème urbain et les nouveaux enjeux de l'écologie urbaine	17
I A. L'urbanisation : un exemple de perturbation forte.....	17
I B. La résultante : l'écosystème urbain	19
I C. L'impact sur la biodiversité	20
II. La pollinisation et les relations plantes-pollinisateurs.....	23
II A. La pollinisation, un exemple de service éco-systémique	23
II A 1. Qu'est ce qu'un service écosystémique ?.....	23
II A 2. La pollinisation	24
II B. Les insectes pollinisateurs.....	25
II C. Les interactions et les réseaux plantes-pollinisateurs	26
II C 1. Les interactions et l'approche en réseaux.....	26
II C 2. Les réseaux plantes-pollinisateurs	29
II C 3. La spécialisation dans les réseaux.....	30
III. Les Anthophila, des pollinisateurs diversifiés mais en danger	34
III A. Présentation générale.....	34
III B. Les traits fonctionnels des abeilles	35
III B 1. Reproduction et développement.....	35
III B 2. Socialité et parasitisme.....	37
III B 3. Le comportement de nidification.....	38
III B 4. Le comportement de butinage	39
III B 5. La distance de vol.....	41
III C. Le déclin des abeilles	42
III D. Les conséquences du déclin des abeilles.....	45
Contexte et problématique du travail de thèse	47
Chapitre 1: Changements de composition d'une communauté d'abeilles le long d'un gradient d'urbanisation.....	53
Avant propos et résumé.....	55
Abstract	58
I. Introduction.....	59
II. Materials and methods	60
II A. Study sites.....	60
II B. Wild bee surveys.....	61
II C. Landscape structure	63

II D. Data analyses	64
III. Results.....	65
III A. Characterization of the bee fauna.....	65
III B. Abundance and species richness.....	67
III C. Bee community composition and structure	70
IV. Discussion	73

Chapitre 2: Les relations plantes-abeilles le long d'un gradient

d'urbanisation	89
Avant propos et résumé.....	91
Abstract	96
I. Introduction.....	97
II. Material and methods	99
II A. Study site.....	99
II B. Bee survey	99
II C. Data analysis.....	100
II D. Correcting for potential methodological biases.....	102
III. Results.....	104
III A. Characterization of networks.....	104
III B. Evolution of specialization.....	108
III B 1. Network metrics.....	108
III B 2. Bee functional trait.....	108
III C. Floral functional traits	109
IV. Discussion	112
IV A. Generalization of plant-bee interactions	112
IV B. The effect of plant functional traits in urbanized environments	113
IV C. Management implications and conclusions.....	114

Chapitre 3: Le suivi des abeilles dans des aménagements pour la

nidification en milieux urbanisés	117
Avant propos et résumé.....	119
Abstract	124
I. Introduction.....	125
II. Materials and methods	127
II A. Study sites.....	127
II B. Man-made nesting structures	127
II B 1. Soil squares	127
II B 2. Bee hotels.....	128
II C. Recordings	129
II C 1. Soil squares	129
II C 2. Bee hotels	129
II D. Data analyses	130
III. Results.....	131
III A. The wild bee fauna that used our man-made nesting structures	131

III A 1. Soil squares.....	131
III A 2. Bee hotels	131
III B. Diachronic analyses: the evolution of colonization over time	132
III C. Synchronic analyses: the influence of the age of the nesting site	132
III D. Differences of nesting among the substrates	135
IV. Discussion.....	137
IV A. Use of man-made nesting structures in an urban environment.....	137
IV B. Nesting fidelity	138
IV C. Parasitism	139
IV D. Substrate selection.....	140
IV E. Management implications and conclusions.....	140
Discussion et perspectives	149
I. Les milieux périurbains : des habitats au service de la diversité.....	152
I A. Les milieux périurbains: l'interface entre ville et campagne.....	152
I B. Le concept d'hétérogénéité de l'habitat	153
I C. Une urbanisation moyenne pour une forte hétérogénéité.....	154
II. La ville : un filtre écologique.....	156
II A. Le concept d'espèces urbanophiles	156
II B. Les abeilles urbanophiles : réalité ou fiction ?.....	158
II C. Les atouts du milieu urbain pour les abeilles.....	159
III. Les aménagements pour la nidification: une ressource utile aux abeilles en milieu urbain	161
III A. L'efficacité des aménagements pour la nidification	161
III B. La philopatrie	162
III C. Parasitisme et autres formes négatives d'interactions interspécifiques.	164
Bibliographie.....	167
Annexes.....	199

INTRODUCTION GÉNÉRALE



I. L'urbanisation, l'écosystème urbain et les nouveaux enjeux de l'écologie urbaine

L'Humain est l'espèce dominante sur Terre et aujourd'hui, presque toutes les parties de la surface de la Terre sont directement ou indirectement influencés par l'activité humaine (Vitousek *et al.* 1997). La plupart des espèces se trouvent dans des écosystèmes gérés plus ou moins intensivement par l'homme. Seulement une petite fraction de la biodiversité vit dans des zones protégées (Pimentel *et al.* 1992; Hoekstra *et al.* 2005). Et, l'utilisation des terres des paysages adjacents influence la diversité biologique dans ces zones (Pimentel *et al.* 1992; Bengtsson *et al.* 2003). En écologie, un écosystème se définit comme un ensemble formé par un environnement (le biotope) et l'ensemble des espèces (la biocénose) qui y vivent, s'y nourrissent et s'y reproduisent. La diversité biologique est importante pour la stabilité du fonctionnement des écosystèmes en cas de perturbation, pour leur résilience (i.e. capacité à absorber une perturbation, à se réorganiser, et à continuer de fonctionner de la même manière qu'avant) (Elmqvist *et al.* 2003), ainsi que pour l'établissement des générations futures (Ehrlich & Wilson 1991). Les humains dépendent de biens et de services fournis par d'autres espèces au travers d'interactions au sein des écosystèmes (Daily 1997). En règle générale, les écologistes et les biologistes de la conservation ont tendance à se concentrer sur les milieux présentant une faible densité de population humaine (Worster 1994; Miller & Hobbs 2002), dominés par des activités humaines (milieux agricoles) ou très peu modifiés par l'homme (milieux semi-naturels). Cependant, si nous voulons conserver et utiliser la diversité biologique d'une manière durable, il est important d'étudier également les milieux peuplés (milieux urbanisés). La conservation et la restauration des habitats indigènes dans ces milieux ont aussi une valeur sociale, récréative et éducative (Niemelä 1999; Miller & Hobbs 2002).

I A. L'urbanisation : un exemple de perturbation forte

La population mondiale est estimée à 7.2 milliards d'individus et pourrait atteindre 8.1 milliards en 2025 et 9.6 milliards en 2050. Aujourd'hui, plus de la moitié de la population vit dans les villes. Alors qu'en 1950 la proportion de citoyens était inférieure à 30%, elle est passée au dessus des 50 % en 2007 et devrait se situer légèrement au-dessus de 60% en 2030 (United Nations 2013). Dans les pays les plus développés du monde (tel que définis par les Nations Unies), 74 % de la population vivent aujourd'hui dans des milieux urbains et ce chiffre atteindra près de 86 % en 2050 (United Nations 2007). Le processus d'urbanisation tendrait donc à augmenter dans les années à venir. Le XXème siècle a connu la révolution industrielle et l'exode

rural intensif qui s'ensuivit. Ces changements se sont traduits par une intensification de l'agriculture et une extension spatiale des villes. A l'échelle du territoire français, la part de la population installée en ville est passée de 53% à 75% entre 1936 et 1999 (Figure 1 ; Croci 2007) et atteignait 77.5% en 2010, selon l'INSEE (Clanché & Rascol 2011).

L'urbanisation est un processus consistant en la mise en place de structures anthropiques telles que le bâti ou la voirie, au détriment d'espaces à caractères naturels ou agricoles (Hernandez, Frankie & Thorp 2009; Ahrné, Bengtsson & Elmqvist 2009). Ces structures ont pour but de répondre aux seuls besoins des populations humaines (Hernandez, Frankie & Thorp 2009; Ahrné, Bengtsson & Elmqvist 2009). La mise en place régulière de ces structures anthropiques peut être considérée comme une perturbation permanente (Blair 1996; Ormerod 2003). La pression foncière et les besoins logistiques sont tels que des infrastructures comme les réseaux routiers ou les quartiers pavillonnaires construits dans des perspectives de durée, sont rarement rasées pour laisser place à un renouveau naturel. C'est pourquoi l'urbanisation entraîne des changements drastiques et irréversibles du paysage dont la restauration devient difficilement envisageable (McKinney 2006). Bien que les milieux urbains couvrent seulement une petite proportion de la surface terrestre (entre 1 % et 6 %), ils utilisent une grande partie des ressources naturelles à l'échelle planétaire (Alberti *et al.* 2008). Les villes dépendent principalement des biens et des services produits en dehors de leur territoire (dans les milieux agricoles par exemple) pour prendre en charge leurs grandes populations (Folke *et al.* 1997). C'est pour cette raison que leur « empreinte écologique » peut être très élevée (Collins *et al.* 2000; Alberti *et al.* 2008). Les villes produisent également des déchets qui doivent être pris en charge et qui influencent les écosystèmes à l'échelle mondiale. Les villes sont responsables de 78 % des émissions mondiales de carbone, 60 % de la consommation d'eau résidentielle et 76 % du bois utilisé à des fins industrielles (Grimm *et al.* 2008).

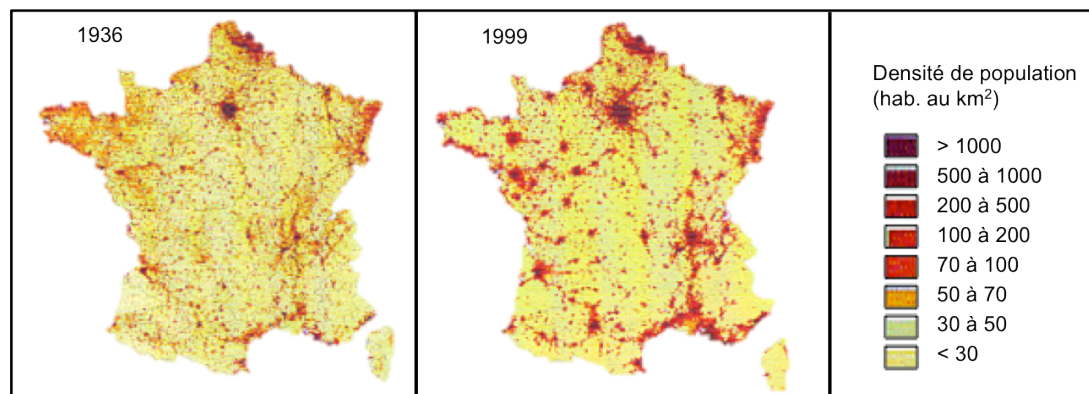


Figure 1: Evolution de la densité de population urbaine en France entre 1936 (53% d'habitants en ville) et 1999 (75% d'habitants en ville). (Croci, 2007)

I B. La résultante : l'écosystème urbain

Parmi les activités humaines qui ont modifié les écosystèmes et leur fonctionnement, les plus importantes sont l'urbanisation et l'intensification de l'agriculture (Wilcox & Murphy 1985; Burel *et al.* 1998; McKinney 2002, 2008; Ricketts & Imhoff 2003). Il n'y a encore aucune définition exhaustive de ce qui est urbain (McIntyre, Knowles-Yáñez & Hope 2000), ni d'ailleurs de ce qui est rural (Theobald 2004). Une multitude de façons de décrire le degré d'anthropisation a été utilisée : subjectivement, en utilisant des transects ou cartographie de la couverture terrestre, la densité de population, la densité de logement/construction et densité routière (Theobald 2004). Souvent, les descriptions d'urbanisation ont été unidimensionnelles à l'aide uniquement de mesures paysagères pour décrire le gradient, tout en négligeant les caractéristiques de la population humaine vivant dans la région (Kinzig *et al.* 2005). La forte empreinte de l'homme fait de l'écosystème urbain un écosystème tout à fait original, soumis à toutes les formes de contraintes anthropiques (diverses pollutions, perturbations liées à la simple présence de l'homme, et impact des modifications du paysage ; Venn, Kotze & Niemelä 2003). Les villes représentent une forte domestication humaine des paysages, et ce qui se passe aujourd'hui dans les écosystèmes des milieux urbains peut apparaître à l'avenir dans d'autres milieux (Venn, Kotze & Niemelä 2003). Par conséquent, l'étude des écosystèmes urbains peut révéler des informations des effets anthropiques sur les écosystèmes, ce qui pourrait être utilisé pour prédire les futurs changements dans d'autres milieux. Comme les humains dominent les écosystèmes urbains, ils établissent les bases pour toutes les autres espèces présentes (Alberti *et al.* 2008), par exemple par le biais de changements physiques du paysage qui accompagnent la construction des immeubles ou des routes. Bien que l'urbanisation ne soit pas uniforme à travers le monde, les villes contiennent des éléments similaires qui sont créés pour répondre aux besoins des espèces, et la nôtre en particulier (McKinney 2006).

L'urbanisation est une des causes de la fragmentation des habitats, entraînant l'isolement de certaines populations et l'homogénéisation du paysage (McKinney, 2006). Les habitats résiduels sont alors répartis sous forme de taches d'habitats, ou ilots, (Davis & Glick 1978; Niemelä 1999; Marzluff 2005), inclus dans la matrice urbaine, principalement constituée de surfaces minéralisées telles que le bâti ou la voirie (Germaine & Wakeling 2001; McKinney 2006). La nature de cette matrice a une incidence directe sur l'organisation des communautés. Par exemple une route peut représenter un obstacle au déplacement des animaux (Keller, Nentwig & Largiadèr 2004). La nature 'minérale' de la matrice urbaine induit une diminution de la connectivité, diminution d'autant plus marquée pour les espèces à faible capacité de dispersion, c'est à dire dont la distance maximale de dispersion est inférieure à la distance qui sépare deux ilots d'habitats.

Les villes, en constante extension, s'étendent toujours de manière centrifuge (Clergeau 2007). En général, les villes présentent un centre où les contraintes liées à l'anthropisation et toutes les perturbations qui en résultent sont plus intenses qu'en périphérie. Ainsi, le centre ville est dense en bâti et zones artificialisées et contient de vieux parcs entretenus, comme par exemple le parc de la Tête d'Or à Lyon, France. Ce parc est l'un des plus grands de France. Ouvert dès 1857, des infrastructures y ont été construites au fur et à mesure des années, comme les grandes serres en 1865, la clôture en 1896, les serres de collection en 1899, le monument aux morts de l'île aux Cygnes entre 1914 et 1930 ou encore la nouvelle roseraie entre 1961 et 1964. Devenu un véritable poumon de la ville de Lyon, le parc s'étend sur 105 hectares et offre une vaste étendue semi-naturelle (Nourry & Sabater 1992). Le milieu suburbain présente un réseau d'infrastructures moins denses. Il est principalement constitué de quartiers résidentiels ou de zones d'activités. Il présente aussi des parcs semi-naturels moins entretenus et souvent plus grands que ceux présents dans le centre ville. Enfin, le milieu périurbain est constitué de paysages agricoles ou naturels dans lesquels on trouve peu de bâti. On y trouve souvent des grands parcs en partie ou totalement non-aménagés. La ville présente ainsi une structure spatiale en gradient de contraintes offrant la possibilité d'étudier l'impact de l'homme sur la biodiversité (Clergeau 2007).

Grimm, Baker & Hope (2003) suggèrent que les notions contenues dans le concept d'écosystème urbain facilitent la compréhension des processus régissant un espace urbain. En appliquant le concept d'écosystème à la ville, nous pouvons comprendre le fonctionnement des villes, leurs interactions avec leurs environnements extérieurs locaux ou régionaux et anticiper les conséquences de l'urbanisation sur l'environnement et la biodiversité. Par exemple, les villes présentent une température ambiante moyenne supérieure d'environ un demi-degré par rapport au milieu ruraux adjacents (Sukopp & Wittig 1998). L'humidité relative annuelle de l'air s'en trouve alors réduite de 6 % en moyenne (2 % en hiver, 8 % en été (Sukopp & Wittig 1998). De plus, l'éclairage public allonge sérieusement la photopériode pour un bon nombre d'espèces animales et végétales. Les arbres sont en feuilles plus longtemps, les feuilles des arbres apparaissant plus tôt et tombant plus tard. Toutes ces caractéristiques influencent la présence de certaines espèces. Par exemple, certaines espèces d'oiseaux commencent leur nidification plus précocement (environ 15 jours plus tôt) dans les quartiers bien éclairés que dans les quartiers obscurs.

I C. L'impact sur la biodiversité

L'écologie urbaine est de plus en plus étudiée. Pourtant cette discipline reste assez récente puisque c'est à partir des années 1970 seulement que des chercheurs ont pris en compte la ville comme un écosystème à part entière et y ont appliqué les

mêmes concepts d'écologie associés autrefois aux milieux relativement naturels (Clergeau *et al.* 1998). En écologie, l'un des objectifs est d'élaborer des hypothèses générales et réfutables, qui permettent d'engendrer des recherches théoriques et/ou expérimentales (Colyvan & Ginzburg 2003). L'établissement de ces hypothèses passe par l'observation des patrons et l'étude des paramètres jouant un rôle dans leur évolution. Il est donc impératif de connaître les communautés étudiées et d'en faire une description la plus détaillée possible. Etant en constante expansion spatiale, l'urbanisation va entraîner de nombreuses modifications du paysage (Leston & Rodewald 2009) et, de ce fait, engendrer des contraintes auxquelles les espèces devront faire face. Deux scénarii principaux peuvent alors être envisagés : soit les espèces arrivent à s'adapter aux différentes modifications de leur environnement et donc s'accommodent des milieux urbains, soit les espèces ne peuvent pas trouver les ressources dont elles ont besoin dans ces milieux et voient alors leur aire de distribution diminuer et leur population régresser, voire disparaître localement. Les communautés urbaines peuvent refléter des adaptations à l'environnement physique aussi bien qu'aux interactions biotiques, telles que la prédation ou la compétition (Rebele 1994; Niemelä 1999).

Les études de l'effet de l'urbanisation sur les communautés prennent en compte des gradients environnementaux (Bates *et al.* 2011b; Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012). Ce concept de gradient a été proposé par McDonnell & Pickett (1990) afin de permettre d'étudier l'impact des perturbations anthropiques sur la distribution des communautés depuis le milieu rural jusqu'à la ville. Les gradients d'urbanisation peuvent être complexes. Par exemple, Dow (2000) a mis en évidence que seules des mesures physiques comme des pourcentages de surface imperméable, c'est à dire les surfaces anthropisées autres que végétales (bâtis, routes, parking,...), n'offrent pas une connexion aux forces motrices du changement dans les milieux urbains. Les espèces le long d'un gradient d'urbanisation peuvent être classées en trois catégories distinctes correspondant à leur réponse à l'urbanisation (Witte, Diesing & Godde 1985; McIntyre 2000). Ces trois réponses sont : l'évitement, l'adaptation et l'exploitation (Blair 2001). Les termes « urbanophobes » et « urbanophiles » décrivent respectivement, les espèces ayant des réponses négatives et positives à l'urbanisation (Witte *et al.* 1985) et le terme « modérément urbanophile » désigne les espèces qui sont les plus abondantes dans les milieux périurbains (Kuhn, Brandl & Klotz 2004). Toutefois, la richesse spécifique en ville est en générale assez faible (Blair 1996; Clergeau *et al.* 1998; McKinney 2008; Grimm *et al.* 2008). Mais il existe des exceptions à cette tendance : par exemple la diversité florale est souvent plus forte dans les milieux urbains que dans les milieux semi-naturels, du fait du grand nombre d'espèces végétales introduites et horticoles (Grimm *et al.* 2008). Les communautés végétales des milieux urbains sont peut-être plus directement contrôlées et dépendantes de décisions humaines que tout autre groupe d'organismes (Hope *et al.* 2003; Grimm *et al.* 2008). En outre, les richesses spécifiques d'oiseaux et de papillons peuvent atteindre des maxima dans les milieux périurbains (Blair 1996; Blair & Launer 1997;

Marzluff 2005). Pour les abeilles (Hymenoptera : Anthophila), il y a un travail qui conclut que la richesse spécifique et l'abondance peuvent être plus élevées dans les milieux modérément modifiés par l'activité humaine que dans les milieux semi-naturels non perturbés (Winfree, Griswold & Kremen 2007). Cependant, en général, la richesse spécifique des abeilles en milieu urbain est moindre comparativement aux milieux plus sauvages à proximité (McIntyre & Hostetler 2001; Eremeeva & Sushchev 2005; Matteson, Ascher & Langellotto 2008).

Pour étudier une communauté, c'est à dire l'assemblage d'espèces qui se trouvent au même endroit au même moment, il peut être trompeur de se concentrer uniquement sur la richesse spécifique sans connaître les espèces en elles-mêmes. Connaître les espèces présentes et la composition d'une communauté est souvent plus important pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes (Kremen 2005). C'est pourquoi certaines études se sont intéressées à l'impact de l'urbanisation sur les populations animales. L'urbanisation tend à modifier la composition spécifique des communautés dans les milieux urbains par rapport à celle des milieux environnants (Grimm *et al.* 2008). Par exemple, la communauté d'abeilles au cœur de New York regroupe plus d'espèces cavicoles non indigènes qu'en périphérie de la ville (Matteson *et al.* 2008). De même, en ville les espèces d'oiseaux sont souvent plus granivores qu'insectivores (Grimm *et al.* 2008), et les espèces d'arthropodes herbivores semblent être plus abondantes dans les villes que celles des parasitoïdes (McIntyre 2000). La similitude des espaces verts dans les villes et ceux dans la campagne environnante influe également sur la richesse spécifique et la composition au sein des espaces verts urbains (McIntyre & Hostetler 2001). Les espaces verts dans la ville peuvent aussi avoir des valeurs éducatives importantes. En effet, l'augmentation de l'urbanisation conduit à une déconnexion de l'homme et de la nature, appelée « l'extinction de l'expérience » (Pyle 2003). Pour beaucoup de citoyens, les espaces verts urbains sont le moyen le plus rapide et le plus simple d'accéder à la nature. Ce contact peut être réellement crucial pour leur compréhension des écosystèmes naturels et pour leur sensibilisation à l'intérêt de préserver la biodiversité (Miller 2006).

Un autre aspect de l'urbanisation référencé dans la littérature est le problème d'homogénéisation des communautés (McKinney 2006). L'homogénéisation est l'augmentation, au cours du temps, d'une variable biologique mesurée dans différents lieux (Olden & Poff 2003). McKinney (2006) fait valoir que les villes sont étonnamment semblables les unes aux autres en termes de flore et de faune, indépendamment des différences géographiques et climatiques. Cette homogénéisation peut être fortement liée au remplacement d'espèces natives en faveur d'espèces exotiques et/ou invasives (Olden & Poff 2003), ce qui est principalement vrai pour les plantes. Par exemple, parmi les 321 espèces de plantes exotiques dans la ville de Brunswick, plus de 80 % se retrouvent également à Berlin, Londres et Vienne (Sukopp 1990). A la différence de la majorité des espèces, certaines

s'accommodent très bien des milieux anthropisés, c'est le cas des pigeons (*Columba livia*) et des rats (*Rattus spp.*) par exemple. Les milieux urbains peuvent aussi offrir des habitats pour de nombreuses espèces d'insectes (Frankie & Ehler 1978) et notamment chez les abeilles (Saure 1996; Tommasi *et al.* 2004; Frankie *et al.* 2005; Petridge, Ascher & Langellotto 2008). En ville et en milieux urbanisés, les abeilles fournissent un service de pollinisation aux arbres fruitiers et aux plantes potagères des jardins (Ahrné 2008), qui sont de plus en plus prisés par les citadins (Campbell, Campbell & Kirby 2011).

II. La pollinisation et les relations plantes-pollinisateurs

II A. La pollinisation, un exemple de service éco-systémique

II A 1. Qu'est ce qu'un service écosystémique ?

Les premiers à donner une définition du concept de service écosystémique sont Ehrlich & Mooney (1983). Ils mentionnent que «les écosystèmes sont une source importante du bien-être humain et que la dégradation des biocénoses affecte leur fonctionnement et donc les services que les humains en retirent». Quelques années plus tard, Daily (1997), a défini les services écosystémiques comme « les conditions et processus à travers lesquels les écosystèmes naturels et les espèces qui les composent soutiennent et respectent la vie humaine ». Costanza *et al.* (1997) ont évalué la valeur des services écosystémiques et du capital naturel à 33 milliards de dollars. Finalement, une définition du concept a été publiée dans le rapport du Millenium Ecosystem Assessment (MEA) : les services écosystémiques sont les bénéfices que les humains retirent des écosystèmes sans avoir à agir pour les obtenir (PNU 2005). Ils sont classés en quatre catégories : (1) les services d' « entretien » ou de « soutien » (recyclage des nutriments, photosynthèse), (2) les services d' « approvisionnement » (biens directement exploitables par l'Homme tels que l'eau douce, le bois ou les aliments), (3) les services de « régulation » (régulation du climat, filtration de l'eau par les sols, pollinisation) et (4) les services « culturels » (vision esthétique, récréative ou éducative des écosystèmes ; Figure 2).

Comme exemples de services écosystémiques, on peut citer la pollinisation des cultures et des plantes sauvages, la lutte biologique contre les insectes nuisibles, la purification de l'air et de l'eau, et la désintoxication et décomposition des déchets (Daily 1997). Kremen & Ostfeld (2005) ont souligné l'importance de comprendre comment l'activité humaine affecte les espèces et les groupes fonctionnels qui fournissent ces services. La pollinisation en est un bon exemple. Dans les milieux

urbains des pays les plus développés, la pollinisation au sein de la ville est importante pour la reproduction des plantes ornementales des jardins privés ou publics. Dans d'autres parties du monde, par exemple dans de nombreuses villes africaines, les citoyens sont dépendants de l'agriculture urbaine pour la production alimentaire (Bryld 2003). Si la biodiversité des écosystèmes urbains n'est pas prise en compte, nous risquons de perdre la possibilité de nous adapter aux besoins futurs. De plus, les espaces verts dans les villes peuvent fournir une multitude d'autres services écosystémiques, tels que la réduction du bruit, le drainage de l'eau de pluie. Ils ont également des valeurs récréatives et culturelles importante pour les humains (Bolund & Hunhammar 1999).

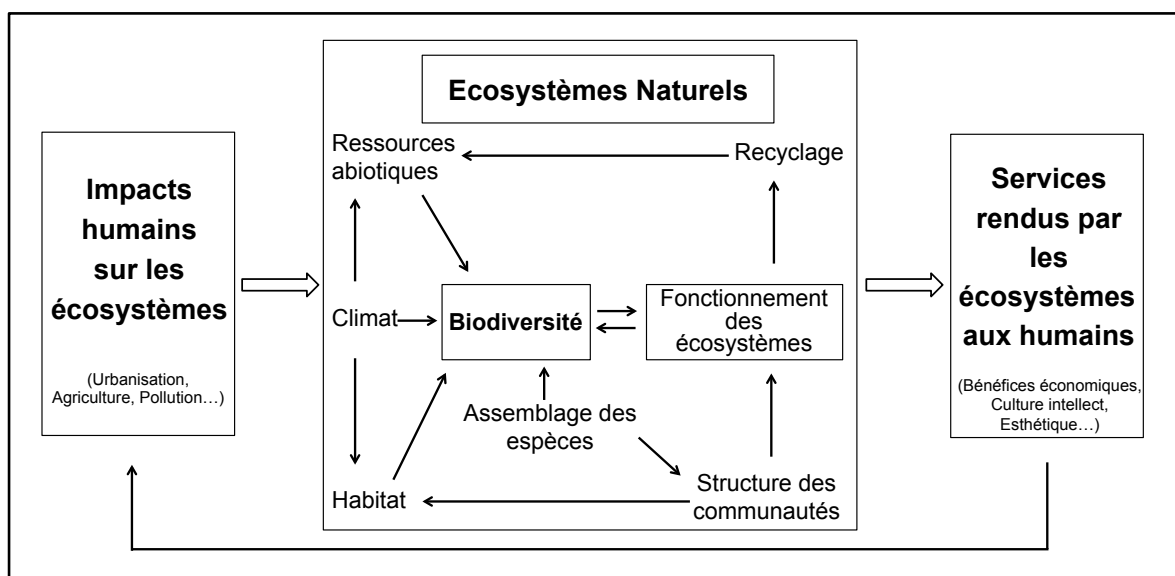


Figure 2 : Fonctionnement des écosystèmes et interaction avec les sociétés humaines.

II A 2. La pollinisation

La pollinisation est définie comme le transfert du pollen depuis les étamines productrices (organe mâle) vers le stigmate, c'est-à-dire la surface réceptrice du pistil (organe femelle). La pollinisation est un préalable indispensable à la reproduction sexuée de la très grande majorité des plantes à fleurs (Spermaphytes = Gymnopermes et Angiospermes). Il existe plusieurs modes de pollinisation : l'auto-pollinisation passive, la pollinisation animale (zoophile) avec le cas particulier mais le plus fréquent de la pollinisation par les insectes (entomophile), la pollinisation par le vent (anémophile) et la pollinisation par l'eau (hydrophile). Sur le plan génétique, ce transfert peut s'effectuer au sein d'un même individu. On parle d'autogamie et celle-ci peut résulter du transfert de pollen au sein même d'une fleur hermaphrodite par auto-

pollinisation passive ou avec l'aide d'un vecteur (autogamie stricte), ou d'un transfert de pollen entre les fleurs d'un même individu (géitonogamie). Ou bien on a une fécondation croisée (allogamie) qui implique que le pollen déposé sur le stigmate provienne d'un individu génétiquement différent de celui qui porte le stigmate. Une fois sur le stigmate, le grain de pollen, s'il est viable, germe et émet un tube pollinique qui traverse le style. Ce tube pollinique achemine les gamètes mâles (noyaux spermatiques) jusqu'aux ovules afin de permettre la fécondation. L'importance de la pollinisation en tant que service écosystémique est principalement associée aux plantes cultivées et dont la pollinisation nécessite un vecteur biotique.

La zoogamie fait intervenir un animal pollinisateur dont le comportement sera précis et orienté (Pouvreau 2004). Plus de 250 000 espèces végétales dépendent de la zoogamie pour leur reproduction (Ollerton, Winfree & Tarrant 2011). Dans une étude sur l'importance des animaux pollinisateurs pour les cultures du monde, Klein *et al.* (2007) ont trouvé que 87 des principales cultures vivrières globales dépendent entièrement ou partiellement de la pollinisation animale, assurée en totalité par les insectes et plus particulièrement les abeilles, et que ces cultures représentent 35 % de la production alimentaire mondiale. D'un point de vue économique, la contribution à l'agriculture des insectes pollinisateurs s'élevait à 153 milliards d'euros par an en 2005 (Gallai *et al.* 2009). Il existe plusieurs types de zoophilie : la cheiroptérophilie (par les chauves-souris), l'ornithophilie (par les oiseaux) et l'entomophilie (par les insectes). Cette dernière est la pollinisation zoogame la plus répandue et la plus diversifiée. Elle a créé des relations particulières de mutualisme entre les espèces végétales et les insectes. Les plantes à fleurs apportent des ressources alimentaires (nectar et/ou pollen), un abri ou encore des matériaux pour les nids aux insectes qui, pour leur part, assurent leur pollinisation et leur dissémination.

II B. Les insectes pollinisateurs

Les plantes sont, pour une grande partie, dépendantes des animaux pour leur reproduction. Par exemple, les angiospermes, qui comprennent environ 250 000 espèces (Heywood 1993), sont, selon différentes sources, pollinisés de 70 à 90 % par des animaux (Buchmann & Nabhan 1997). Inversement, la survie de près de 300 000 espèces animales dépend des ressources florales (Buchmann & Nabhan 1997). Les pollinisateurs sont en grande majorité des insectes. Les espèces floricoles visitent les fleurs pour se nourrir de pollen, de nectar ou d'autres substances telles que l'huile produite par certaines espèces de plantes. En butinant les fleurs, les insectes pollinisateurs peuvent transporter du pollen entre anthères et stigmates, et ainsi permettre ainsi la reproduction sexuée de ces plantes (Chapman & Reiss 1999). La majorité des insectes pollinisateurs appartiennent à quatre grands ordres : Coleoptera, Lepidoptera, Diptera et Hymenoptera.

✿ Les Coléoptères (scarabées, coccinelles) sont les insectes pollinisateurs les plus primitifs. Ils protègent leurs ailes grâce à des élytres. Ils consomment souvent toutes les parties florales en déambulant dans les fleurs. Le pollen est alors déposé sur leur corps lorsqu'ils passent près des anthères puis redéposé sur les stigmates, de cette même fleur ou d'une nouvelle fleur, lors d'une visite suivante. Afin d'atteindre les nectaires des fleurs profondes et d'extraire le nectar plus rapidement, certains Coléoptères présentent des adaptations morphologiques, comme la projection en avant de leurs pièces buccales ou l'élongation de leur prothorax (Kevan & Baker 1983; Pouvreau 2004).

✿ Les Lépidoptères (papillons de jour et de nuit) sont des insectes dont l'appareil buccal se compose d'une trompe qui peut s'enrouler sur elle-même et leur permet de butiner des fleurs à corolle très longue. La plupart des Lépidoptères se nourrissent de nectar, mais généralement, ils ne peuvent boire que les nectars les moins visqueux (Pouvreau 2004).

✿ Les Diptères (mouches, moustiques) sont les seuls insectes volant ne possédant qu'une paire d'ailes. Ils sont bien adaptés à la pollinisation grâce à leur vol rapide et sûr, leur légèreté et à leur aptitude à se poser avec précision sur les fleurs (Pouvreau 2004).

✿ Les Hyménoptères (abeilles, guêpes, fourmis) constituent, après les Coléoptères, l'ordre d'insectes le plus diversifié et on estime actuellement qu'il y a plus de 120 000 espèces décrites dans le monde. En France, il en existe plus de 8 000 espèces dont 913 d'abeilles (Pouvreau 2004; Leonhardt *et al.* 2013). Les Hyménoptères incluent le groupe Anthophila, c'est-à-dire les abeilles, qui sont les insectes pollinisateurs les plus étudiés. Les Anthophila sont considérés comme étant le principal groupe d'insectes pollinisateurs au niveau mondial aussi bien dans les écosystèmes naturels que dans les écosystèmes anthropisés (Steffan-Dewenter, Potts & Packer 2005; Danforth 2007). Leur comportement est adapté à la reconnaissance et à la manipulation des fleurs (Kevan & Baker 1983).

II C. Les interactions et les réseaux plantes-pollinisateurs

II C 1. Les interactions et l'approche en réseaux

Dans un écosystème, les individus, les populations ou les communautés sont en interaction avec leur environnement physico-chimique (biotope), mais également avec les autres individus et groupes d'espèces de ce même écosystème (Tableau 1). On peut nommer, entre autres, des interactions dites positives, comme la symbiose ou le mutualisme, au travers desquelles deux espèces trouvent un bénéfice, et des interactions dites négatives, comme le parasitisme ou la prédation, dans lesquelles

une espèce trouve un bénéfice au détriment de l'autre. Il existe aussi des interactions neutres, comme le neutralisme, dans lesquelles aucune des deux espèces ne trouve de bénéfice (Bshary & Bronstein 2004). La pollinisation entomophile est une forme de mutualisme puisqu'elle est bénéfique à la reproduction des plantes pendant que les insectes pollinisateurs bénéficient de ressources.

Tableau 1 : Différentes interactions écologiques.

		Espèce Y		
		Bénéfique	Neutre	Nuisible
Espèce X	Bénéfique	Symbiose, Mutualisme		
	Neutre	Commensalisme	Neutralisme	
	Nuisible	Parasitisme, Prédation	Amensalisme	Compétition symétrique

Les réseaux d'interactions peuvent être définis comme un ensemble d'entités établissant des relations ou interactions entre elles. L'intérêt pour les réseaux a pris de l'ampleur depuis quelques années (Amaral *et al.* 2000; Strogatz 2001; Dorogovtsev & Mendes 2002; Albert & Barabási 2002; Newman 2003, 2004, 2006; Solé & Bascompte 2006) et l'obtention de données pour faire une analyse de réseaux est un travail long et fastidieux qui nécessite beaucoup de rigueur afin que les données soient exploitables (Mommott 1999). Plusieurs types de réseaux, allant des réseaux génétiques aux sociétés et à l'Internet, ont été décrits avec un cadre commun dans lequel les éléments (gènes, protéines ou espèces écologiques) sont des nœuds reliés par des liens. Ces liens peuvent prendre la forme de l'activation de gènes, de l'interaction avec une protéine ou, dans le cas du mutualisme, des interactions entre espèces (Watts 1999; Strogatz 2001; Dorogovtsev & Mendes 2002; Albert & Barabási 2002; Newman 2003; Proulx, Promislow & Phillips 2005; May 2006; Montoya, Pimm & Solé 2006). Historiquement, ces réseaux ont été décrits et analysés par la théorie des graphes, un domaine important en mathématiques, qui s'appuie sur un graphe aléatoire (Erdős & Rényi 1959). Celui-ci est défini par un ensemble de nœuds et une probabilité p que deux de ces nœuds choisis au hasard soient reliés par un lien. De nombreux théorèmes mathématiques sur ces graphes aléatoires ont été produits depuis lors. Cependant, leur application à des données réelles reste délicate parce que la majorité de ces réseaux sont beaucoup plus hétérogènes que prédit par la théorie, c'est-à-dire qu'ils montrent une plus grande variabilité dans le nombre de liens par nœud.

Il existe deux principaux types de réseaux : les *one-mode* et les *two-mode*. Dans un réseau *one-mode*, les nœuds appartiennent à une seule catégorie, tels que des gènes.

En principe, n'importe quel nœud peut être connecté à un autre nœud. Dans les réseaux *two-mode*, il y a deux catégories bien définies de nœuds, et les interactions se produisent entre nœuds de catégories différentes, mais pas entre nœuds de la même catégorie. Ces réseaux *two-mode* sont représentés par des graphes bipartites (Figure 3a). Les réseaux mutualistes plantes-insectes pollinisateurs sont par définition des réseaux *two-mode*: les plantes (nœuds verts dans la Figure 3a) sont pollinisées par les pollinisateurs (nœuds rouges dans la Figure 3a). La représentation bipartite des réseaux mutualistes illustre explicitement la réciprocité impliquée dans l'interaction et contribue à la compréhension des modèles complexes des interactions mutualistes hautement diversifiées (Jordano 1987; Bascompte *et al.* 2003; Bascompte, Jordano & Olesen 2006; Jordano, Bascompte & Olesen 2003, 2006). Un graphe bipartite de pollinisation est défini par une matrice d'interactions composée de lignes représentant les espèces de plantes, et de colonnes représentant les espèces de pollinisateurs. Si un pollinisateur j interagit avec une plante i alors l'élément a_{ij} de la matrice est égale au nombre d'interactions de cette plante avec ce pollinisateur dans le cas de réseaux d'abondances et à un 1 dans le cas de réseaux binaires. Un réseau peut être composé de un ou plusieurs compartiments (Figure 3), qui correspondent à des groupes d'interactions isolés des autres.

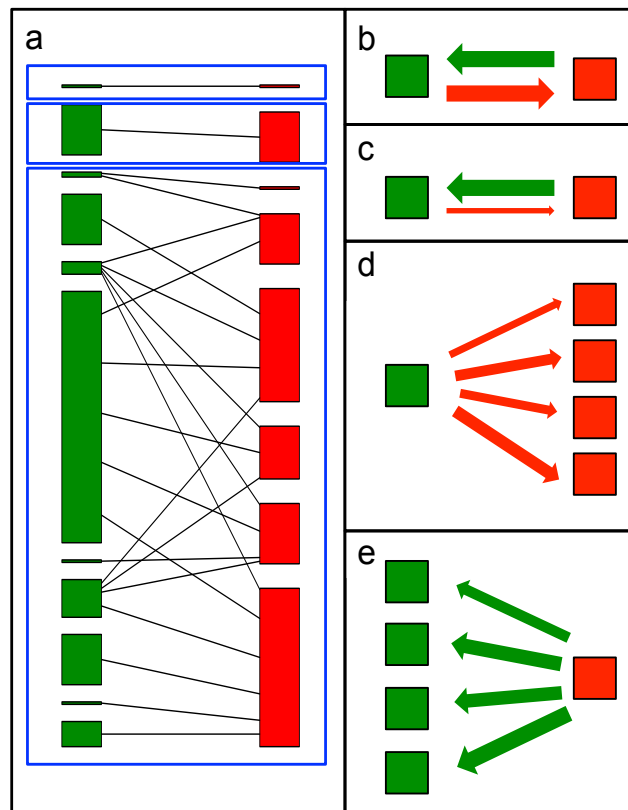


Figure 3 : Réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs. a) Réseau asymétrique à trois compartiments (encadrés bleus). b) et c) Chacune des interactions plantes-pollinisateurs est décrite par deux liens décrivant la dépendance de la plante au pollinisateur (flèche verte) et du pollinisateur à la plante (flèche rouge). La symétrie des interactions dépend de la largeur de la flèche (ici les interactions sont symétriques en b) et asymétriques en c). d) et e) Le *degree* est le nombre d'interactions que présente une espèce et la *strength* peut être définie par la somme des dépendances des pollinisateurs à une plante (d) et des plantes à un pollinisateur (e). Le *degree* est de quatre pour les deux réseaux (d et e) mais la *strength* de l'animal (e) est plus forte que celle de la plante (d). (Bascompte *et al.* 2006)

II C 2. Les réseaux plantes-pollinisateurs

Les concepts de la théorie des réseaux décrits ci-dessus permettent la visualisation des interactions dans des communautés très diverses et permettent de quantifier et de comparer statistiquement les modèles de réseau entre les communautés. En écologie, l'étude des réseaux est très répandue, qu'ils soient mutualistes ou trophiques (Cohen 1978; Pimm 1982; May 2001; Dunne, Williams & Martinez 2002b; Blüthgen *et al.* 2007), avec, au cours des cinq dernières années, une explosion des études sur les réseaux mutualistes (Memmott 1999; Bascompte *et al.* 2003, 2006; Jordano *et al.* 2003; Vázquez & Aizen 2004).

De nombreux paramètres de réseau ont été proposés afin de décrire les interactions, à l'échelle du réseau et/ou à l'échelle de l'espèce. (Dormann *et al.* 2009).

Dans un réseau, un nœud se caractérise par son degré (*degree*), c'est-à-dire le nombre de liens vers d'autres nœuds. Dans les réseaux complexes (comme les réseaux plantes-pollinisateurs), il est important de caractériser l'intensité des interactions. Une extension quantitative du degré est celui de la force (*strength*) d'un nœud, c'est-à-dire, la somme des dépendances des nœuds associés à ce nœud. Dans l'exemple de la Figure 3, le *degree* est le nombre d'interactions que présente une espèce et la *strength* d'une espèce peut être définie par la somme des dépendances des pollinisateurs à une plante (Figure 3d) et des plantes à un pollinisateur (Figure 3e). Dans les réseaux Figure 3d et e le *degree* est de quatre mais la *strength* de l'animal en (e) est plus forte que celle de la plante en (d) (Bascompte *et al.* 2006).

D'autres paramètres des réseaux permettent d'évaluer la spécialisation dans le réseau. Les pollinisateurs généralistes (pouvant visiter une grande diversité de plantes) peuvent interagir avec des plantes spécialistes (butinant du pollen sur une diversité de plantes très restreinte) de même que des pollinisateurs spécialistes peuvent visiter des plantes généralistes. On parle alors de réseaux asymétriques avec une architecture qualifiée d'emboîtée (*nested*; Bascompte *et al.* 2003; Thébault & Fontaine 2008, 2010), donnant aux réseaux une grande résistance aux extinctions d'espèces (Memmott, Waser & Price 2004). Deux propriétés découlent d'une matrice imbriquée. Premièrement, il y a un noyau d'espèces généralistes, tant végétales qu'animales, qui interagissent entre elles. Par conséquent, quelques espèces peuvent être impliquées dans un grand nombre d'interactions, ce qui introduit une redondance fonctionnelle et donc la possibilité d'itinéraires alternatifs pour la persistance du système si certaines de ces interactions disparaissent. Ainsi, toutes les espèces sont très proches entre elles. Deuxièmement, des asymétries existent dans les différents niveaux de spécialisation. Autrement dit, les spécialistes ont tendance à interagir avec la plupart des espèces généralistes : on parle de *nestedness* (Vázquez & Aizen 2004).

II C 3. La spécialisation dans les réseaux

Les interactions plantes-pollinisateurs mettant en jeu deux entités, la diversité, la composition et l'abondance de l'un ont potentiellement des conséquences au sein du niveau considéré mais aussi au sein du deuxième niveau via des effets directs et/ou indirects. Par exemple, la diversité d'espèces végétales dans une communauté est positivement corrélée à la diversité et à l'abondance de la faune pollinisatrice associée (Collinge, Prudic & Oliver 2003; Potts *et al.* 2003b). Ces réseaux sont constitués d'un nombre variable d'espèces allant des plus spécialistes aux plus généralistes. D'après la théorie de l'évolution de Darwin (1862), les interactions entre plantes et pollinisateurs ont longtemps été considérées de nature spécialiste. Les traits floraux (ou phénotype), étant considérés comme des adaptations à un type de pollinisateur, vont permettre de connaître le(s) pollinisateur(s) potentiel(s) de cette plante (Fenster

et al. 2004). L'exemple le plus connu est celui d'une espèce de papillon à très longue trompe, *Xanthopan morgani praedicta* (Sphingidae), spécialiste d'une espèce d'orchidée (*Angraecum sesquipedale* (Orchidaceae)) présentant un éperon floral profond de 30 cm (Darwin 1862; Rothschild & Jordan 1903 in Nilsson *et al.* 1987). Ces adaptations morphologiques ont mené à un concept de syndrome de pollinisation (Johnson & Steiner 2000; Fenster *et al.* 2004). Le comportement spécialiste n'est cependant pas le plus répandu. Il semble que ce soit le généralisme qui soit le plus courant (Waser *et al.* 1996; Ollerton 1996; Memmott 1999). La grande majorité des plantes est pollinisée par plusieurs pollinisateurs et de la même façon, une espèce pollinisatrice a tendance à visiter plusieurs espèces de plantes au sein d'un genre voire d'une famille (Schemske 1983). De plus, la variabilité spatiale et temporelle de ces relations rend le généralisme encore plus courant lorsque l'échelle spatiale et/ou temporelle d'une étude augmente (Herrera 1988; Pettersson 1991; Fenster & Dudash 2001).

Le degré de spécialisation des plantes ou des animaux a été étudié et discuté longuement, et un continuum allant d'une spécialisation stricte à un généralisme fort peut être observé et étudié dans les réseaux (Jordano 1987; Waser *et al.* 1996; Olesen & Jordano 2002; Bascompte *et al.* 2003; Novotny & Basset 2005; Waser & Ollerton 2006). En général, on distingue deux niveaux de mesures de spécialisation: la caractérisation de chaque espèce appartenant au réseau et le degré de spécialisation de tout un réseau d'interactions (Blüthgen, Menzel & Blüthgen 2006). Alors que le niveau de spécialisation de l'espèce est plus simple dans son interprétation biologique, les analyses au niveau du réseau peuvent être utiles pour les comparaisons entre différents types de réseaux. De telles analyses ont, par exemple, été réalisées afin de comparer des réseaux plante-pollinisateur le long de gradients géographiques (Ollerton & Cranmer 2002; Olesen & Jordano 2002; Devoto, Medan & Montaldo 2005). L'analyse de l'ensemble du réseau est également utilisée pour étudier les patrons à l'échelle communautaire tels que l'adaptation coévolutive (Waser *et al.* 1996), la stabilité de l'écosystème (Rejmánek & Starý 1979; Dunne, Williams & Martinez 2002a; Vázquez & Simberloff 2002).

Le plus souvent, à l'échelle de l'espèce, la spécialisation ou la généralisation des interactions est caractérisée comme le nombre de partenaires de cette espèce (*degree*). Dans cette approche qualitative, les interactions entre un pollinisateur et une plante sont seulement marquées de façon binaire comme « présent » ou « absent », ignorant toute distinction entre les interactions fortes, faibles ou occasionnelles. Par exemple, la représentation binaire des interactions ne distingue pas un scénario où 99 % des individus d'une espèce de pollinisateur butinent seulement une espèce de plante isolée, mais où parfois, un individu visite une autre plante, d'un scénario où une espèce de pollinisateur butine régulièrement sur les deux plantes indépendamment. Le problème est analogue à la mesure de la biodiversité considérée soit comme une richesse spécifique brute soit comme un indice de diversité plus élaborée prenant en

compte l'abondance relative (Magurran 1988). Plusieurs approches ont donc été utilisées pour inclure directement les variations des fréquences d'interaction (c'est-à-dire, leur régularité) dans la caractérisation de la diversité des partenaires, par exemple l'indice de diversité de Simpson pour les pollinisateurs (Parrish & Bazzaz 1979; Sahli & Conner 2006) ou l'indice de Lloyd pour la spécificité de l'hôte (Basset 1999). D'autres études ont indirectement pris en compte l'intensité d'abondance ou d'échantillonnage à l'aide de méthodes de raréfaction (Vázquez & Simberloff 2002; Herrera 2005).

La mesure utilisée couramment pour caractériser la spécialisation de l'échelle de la communauté est l'indice de *connectance* (Jordano 1987; Winemiller 1989; Kenny & Loehle 1991; Martinez 1992; Fonseca & Ganade 1996; Goldwasser & Roughgarden 1997; Olesen & Jordano 2002; Devoto *et al.* 2005). La *connectance* est définie comme la proportion du nombre d'interactions observées par rapport au nombre total d'interactions possibles. Dans une matrice de réseau à p lignes (les espèces de plantes) et b colonnes (les pollinisateurs), la *connectance* est définie comme $C = I/(p*b)$, où I est le nombre total d'éléments non nul dans la matrice. Par conséquent, comme le nombre de partenaires (*degree* ; L) décrit ci-dessus, C utilise uniquement les informations binaires et ignore la force d'interaction. Pour comparer des réseaux, il a aussi été utilisé la valeur de nombre moyen de liens par espèce, L , (Waser *et al.* 1996; Ollerton & Cranmer 2002; Olesen & Jordano 2002; Vázquez & Aizen 2004; Devoto *et al.* 2005). Il a même été suggéré d'utiliser L au lieu de C pour caractériser les réseaux (Kay & Schemske 2004). Cependant, les comparaisons entre des réseaux de taille différente (nombre d'espèces) sont problématiques puisque, contrairement à C , L n'est pas ajustée selon le nombre de partenaires disponibles (voir Martinez 1992; Novotny & Basset 2005). Dans un réseau de petite taille, L peut représenter une proportion plus grande des partenaires disponibles par rapport à la même valeur de L dans un plus grand réseau.

Que ce soit à l'échelle spécifique ou l'échelle de la communauté, les analyses fondées sur des données binaires présentent des lacunes évidentes (Blüthgen *et al.* 2006), car elles sont fortement tributaires de l'effort d'échantillonnage. De ce fait, plusieurs auteurs soulignent la nécessité d'utiliser les données quantitatives et les forces d'interactions (Jordano 1987; Goldwasser & Roughgarden 1997; Memmott 1999; Borer *et al.* 2002; Bersier, Banašek-Richter & Cattin 2002; Kay & Schemske 2004; Vázquez, Morris & Jordano 2005). Alors que certains auteurs proposent de ne pas considérer les espèces rares ou les liens observés qu'une seule fois (Winemiller 1989; Waser *et al.* 1996; Dicks, Corbet & Pywell 2002; Vázquez & Simberloff 2003), d'autres proposent de prendre en compte l'effort d'échantillonnage à l'aide de modèles null (Fonseca & Ganade 1996; Ollerton & Cranmer 2002; Vázquez & Simberloff 2002; Vázquez & Aizen 2003; Devoto *et al.* 2005; Herrera 2005). Toutefois, pour les réseaux d'interaction où une information plus détaillée est disponible, la

simplification de données binaires comme en C ou L restent insatisfaisantes. Idéalement, la fréquence d'interaction observée peut représenter un substitut valable à la force d'interaction, au moins dans les systèmes de pollinisation (Vázquez *et al.* 2005; Sahli & Conner 2006).

La *connectance* et le nombre moyen de liens par espèce n'étant pas indépendants de la taille du réseau (Fonseca & Ganade 1996), leur utilisation pour les comparaisons entre les réseaux est délicate. Blüthgen, Menzel & Blüthgen (2006) ont alors proposé deux valeurs de spécialisation. Ils proposent un indice d'entropie de Shannon (H_2') à l'échelle du réseau et une valeur standardisée de la distance de Kullback–Leibler (d') à l'échelle de l'espèce. L'avantage de ces deux indices est qu'ils sont basés sur des données quantitatives, et que la mesure de spécialisation d'une espèce prend en compte les informations de spécialisation des autres espèces. Les deux valeurs étant bornées entre 0 (totalement généraliste) et 1 (fortement spécialiste) cela permet une comparaison entre espèces ou réseaux et une meilleure appréciation des valeurs obtenues.

La spécialisation des espèces apporte donc des éléments de réponse quant à l'interprétation des réseaux plantes-pollinisateurs. De façon générale, la biologie des espèces, plantes ou pollinisateurs, est une donnée très importante dans l'étude des réseaux. En effet, il existe des contraintes à l'établissement de certaines interactions dues aux traits biologiques des deux entités. Ces contraintes entraînent des « liens interdits » (*forbidden links*) qu'on ne peut à priori pas observer. Par exemple, aucun lien ne peut être établi entre une plante et un pollinisateur présentant des phénologies différentes. Les traits fonctionnels des pollinisateurs et/ou des plantes peuvent être responsables de leur caractère plus ou moins spécialiste, limitant ainsi le nombre d'espèces avec lesquelles ils peuvent interagir. Par exemple, un pollinisateur à langue courte aura du mal à atteindre les ressources en nectar d'une plante à corolle profond (Nilsson 1988; Johnson & Steiner 1997). Dans une communauté étudiée par Jordano *et al.* (2003), 51% des interactions non observées étaient dus à des questions de phénologie, et 24% en raison de restrictions de taille. En termes de pollinisateurs présentant des biologies extrêmement variées, les abeilles sont un excellent exemple.

III. Les Anthophila, des pollinisateurs diversifiés mais en danger

III A. Présentation générale

Le nombre d'espèces d'abeilles dans le monde est compris entre 20 000 et 30 000. On en dénombre 913 en France (Leonhardt *et al.* 2013), regroupées en six familles: Andrenidae (~180 espèces en France), Apidae (~260), Colletidae (~80), Halictidae (~170), Megachilidae (~210) et Melittidae (~15) (Figure 4). Pourtant, une seule espèce est connue de tous: l'abeille mellifère (*Apis mellifera* L. (Apidae)), communément appelée abeille domestique. Cet insecte est l'un des animaux les plus étudiés en dehors de *Drosophila melanogaster*, les souris blanches, et bien sûr les êtres humains (Grimaldi 2005). C'est sur son étude que se sont longtemps basées l'apiculture et la systématique des abeilles (Michez 2007a). L'abeille mellifère est une espèce qui vit en colonie composée de 40 000 à 60 000 individus. Cette colonie se compose d'une reine, seule femelle reproductrice, d'ouvrières et, au printemps et en été, de mâles appelés « faux-bourdon » (Pouvreau 2004). La classification centrée sur l'abeille mellifère, peut s'expliquer par l'intérêt qu'elle représente grâce à l'exploitation des produits de la ruche, la facilité d'observation du travail des ouvrières (Michener 2007; Michez 2007a), ainsi que le rapport aussi privilégié entre l'abeille mellifère et l'Homme que peu d'insectes présente. Depuis longtemps, le miel est utilisé comme principale source de sucre par de nombreuses sociétés. De plus, les abeilles symbolisent des valeurs importantes comme l'esprit de travail ou encore la société parfaite (Michez 2007b). Ce fort intérêt pour cette seule espèce, au détriment des autres, a récemment créé une controverse (Aebi *et al.* 2012; Ollerton *et al.* 2012). Dans ce manuscrit l'abeille mellifère ne sera évoquée que marginalement et le terme « abeilles » désignera les abeilles non-apis dites « abeilles sauvages ».

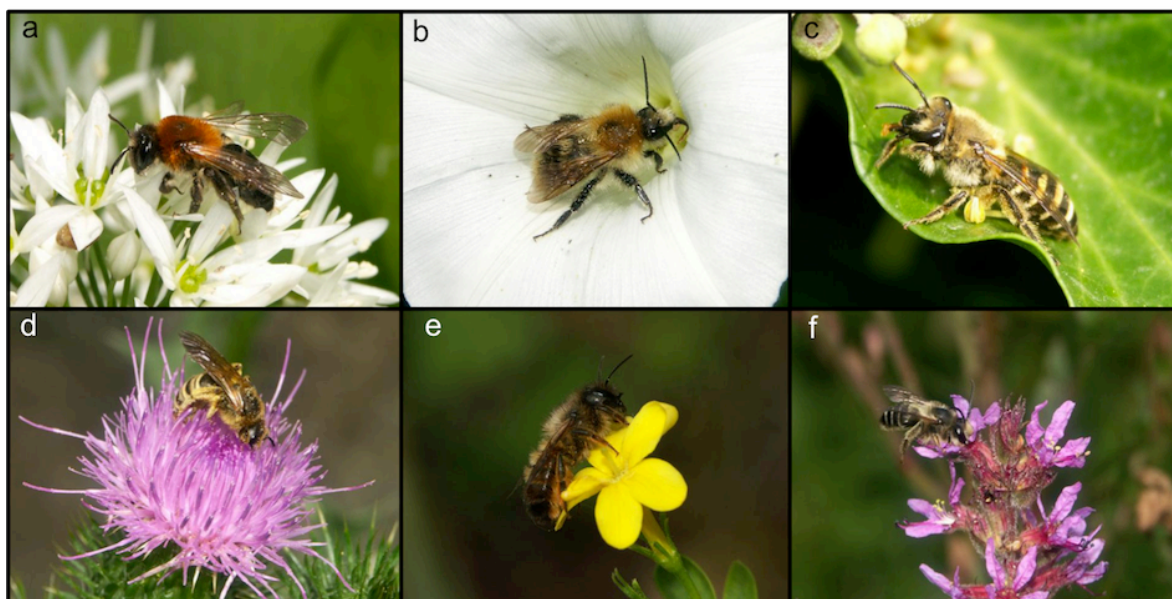


Figure 4 : Photographies de quelques espèces d'abeilles. a) *Andrena (Melandrena) nitida* (Müller, 1776), Andrenidae ; b) *Bombus (Thoracobombus) pascuorum* (Scopoli, 1763), Apidae ; c) *Colletes hederæ* Schmidt and Westrich, 1993, Colletidae ; d) *Halictus (Halictus) scabiosae* (Rossi, 1790) Halictidae ; e) *Osmia (Osmia) bicornis* (Linnaeus, 1758), Megachilidae ; f) *Melitta (Melitta) nigricans* Alfken, 1905, Melittidae. (©Hugues Mouret)

III B. Les traits fonctionnels des abeilles

III B 1. Reproduction et développement

Comme chez la plupart des hyménoptères, les abeilles ont une méthode de reproduction appelée haplodiploïde ; c'est à dire que les œufs fécondés (diploïdes) donnent des femelles et les œufs non fécondés (haploïdes) donnent des mâles. Lors de la recherche de partenaire, les mâles volent autour des fleurs ou des nids pour attendre les femelles, certains mâles vont même jusqu'à creuser pour aller à la rencontre des femelles (ex. *Colletes cunicularius* (Colletidae)) (Cane & Tengö 1981). Quand elles s'accouplent, les femelles stockent le sperme dans leur spermathèque. Elles ne s'accouplent en général qu'une seule fois alors que les mâles peuvent féconder plusieurs partenaires. Les femelles peuvent contrôler le sexe de chaque œuf en libérant ou non le sperme de la spermathèque quand l'œuf traverse l'oviducte. De ce fait, chez les espèces où la femelle est plus grande que le mâle, la femelle pondreuse est en mesure de placer les œufs femelles dans des cellules plus grandes et présentant plus de provisions que pour les œufs mâles. Par exemple, chez l'abeille mellifère, où seule la Reine est en mesure de pondre des œufs, les mâles sont plus grands que les ouvrières et leurs cellules sont donc plus grandes. C'est la taille de ces cellules qui stimulerait la Reine à pondre des œufs fécondés ou non (Winston 1987). Chez les abeilles dont les nids se composent d'une série de cellules alignées les unes derrières

les autres, les mâles sont pondus en dernier, c'est à dire près de l'entrée afin qu'ils puissent émerger plus tôt que les femelles, dont le développement est plus long (Figure 5). Le nombre d'œufs pondus pendant la vie d'une abeille varie de huit ou moins pour certaines espèces solitaires, à plus de 1 million pour les reines de certaines espèces sociales. Produisant beaucoup moins d'œufs que les reproductrices d'espèces sociales, les femelles solitaires doivent être encore plus attentives aux conditions de développement de leur progéniture (choix du substrat de nidification, construction du nid, approvisionnement ; Michener 2007). Comme tous les insectes qui subissent une métamorphose complète, les abeilles traversent les stades œuf, larve, nymphe et adulte.

✿ Les œufs de presque toutes les abeilles sont de taille moyenne, allongés et légèrement incurvés et souvent pondus sur la masse de nourriture prévue pour la consommation larvaire (Figure 5). Chez les espèces sociales, comme les *Bombus* spp. ou l'abeille mellifère, les œufs sont pondus avec peu ou pas de réserves puisque les larves sont nourries progressivement. Les œufs des espèces parasites sont souvent plus petits pour pouvoir être cachés dans les cellules de leurs hôtes (Michener 2007).

✿ Les larves d'abeilles sont des larves apodes, blanchâtres et molles. Chez les espèces accumulant des ressources alimentaires, les larves se trouvent généralement sur les réserves de nourriture et mangent ce qui est au-dessous et devant elles. La croissance est alors rapide. Lorsque les conditions sont favorables, la nymphose a lieu.

✿ La nymphe est la forme la plus fragile du développement des abeilles. Cette forme survit très mal aux mauvaises conditions (variations de températures, perturbations des nids,... ; Michener 2007).

✿ L'adulte quitte le nid à la fin de son développement, vole à la recherche de nourriture et, pour les mâles, cherche à s'accoupler. Les femelles ont tendance à revenir sur le lieu où elles ont émergé pour reconstruire leur nid. La vie adulte des abeilles est assez courte, quelques semaines seulement. Cependant, chez certaines espèces, des adultes peuvent survivre à l'hiver ; c'est le cas pour des espèces d'*Andrena* spp. dont le passage à la forme adulte se fait à la fin de l'été voire à l'automne, l'adulte reste alors dans la cellule jusqu'au printemps suivant (Michener 2007). Les espèces d'abeilles présentent de grandes différences morphologiques, les plus petites ne dépassent pas les 4 mm de long (*Nomioides* spp. (Halictidae)) alors que les plus grandes peuvent atteindre les 2.5 cm (*Xylocopa* spp. (Apidae)) (Pouvreau 2004).

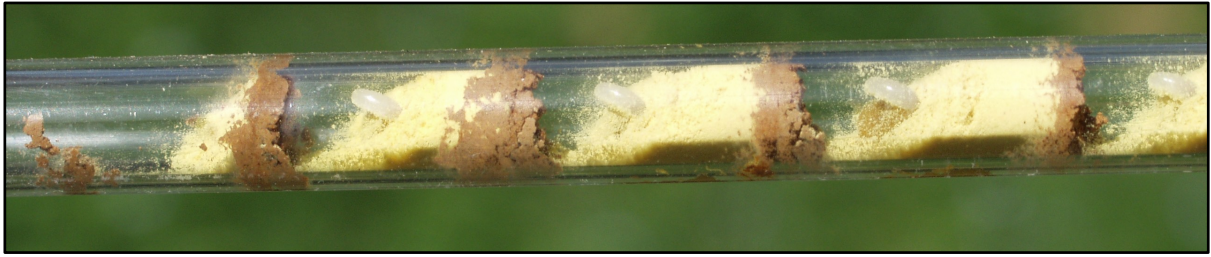


Figure 5 : Nid d'*Osmia* spp. dans un tube en plexiglas. (©Cynthia Bier)

III B 2. Socialité et parasitisme

La socialité serait l'une des étapes clé de l'évolution du vivant, étape que peu d'espèces auraient franchi. Comme dans tout procédé évolutif, il existe une certaine variabilité de caractères entre les espèces. On distingue plusieurs degrés et modalités dans le comportement social allant de strictement solitaire à totalement social. Chez les abeilles *solitaires* chaque femelle fabrique son propre nid composé de quelques cellules larvaires et meure souvent avant l'émergence de leur progéniture (Michener 2007). Ce comportement caractérise la grande majorité des abeilles, soit près de 85%. Certaines espèces sont *grégaires*, c'est-à-dire que les individus vivent groupés en échangeant des signaux chimiques, visuels, tactiles, mais fabricant leur nids individuellement. Parmi les espèces *grégaires*, on retrouve par exemple certaines Halictidae (ex. *H. hesperus*), certaines Colletes spp. (ex. *C. cunicularius*) ou encore certaines Andrenidae (ex. *A. vaga*) (Michener 2007). Chez les espèces *quasisociales*, les femelles forment un nid commun où les femelles coopèrent (espèces *communales*) ou non (espèces *coloniales*). Enfin, les abeilles *eusociales* réunissent trois caractéristiques le chevauchement des générations, la coopération dans les soins parentaux et la division du travail avec des castes d'individus (Michener 2007).

Il existe aussi des abeilles parasites qui présentent des comportements différents selon les espèces. Elles pondent leurs œufs dans les cellules construites par leur(s) espèce(s) hôte(s). Leurs larves se développent alors aux dépens de celles pour lesquelles la nourriture a été stockée. Le genre *Nomada* spp., par exemple, regroupe des espèces cleptoparasites (ou abeilles-coucous). Les adultes pondent leurs œufs dans les nids d'autres espèces d'abeilles, des *Andrena* spp. principalement, et les larves se nourrissent des réserves de nectar et de pollen accumulées par l'espèce hôte.

III B 3. Le comportement de nidification

Les types de constructions élaborées pour la nidification des abeilles non-apis sont très diversifiés (Figure 6). La majorité des abeilles est terricole, c'est-à-dire qu'elles nichent dans le sol en y creusant des terriers. Certaines construisent leurs nids dans des terriers déjà creusés par d'autres insectes (Malyshev 1968; Stephen, Bohart & Torchio 1969; Roubik 1989). Les nids comportent une ou plusieurs loges qui forment autant de cellules individuelles pour les œufs. Ces cellules peuvent être soit distribuées d'un bout à l'autre d'une galerie ramifiée, soit disposées les unes à la suite des autres, soit agglomérées (Wcislo & Cane 1996; Pouvreau 2004). Les femelles tapissent habituellement les parois des cellules à l'aide d'une sécrétion hydrophobe issue d'une glande appelée glande de Dufour (Duffield, LaBerge & Wheeler 1984; Hefetz 1987). Parmi les espèces terricoles, on retrouve la plupart des Andrenidae qui affectionnent particulièrement les terrains sablonneux et meubles, bien ensoleillés, ce qui leur vaut le surnom d'« abeilles des sables » (Bellmann 1999). Les nids comportent chacun une galerie de 15 à 40 cm de profondeur (Michener 2007; Amiet *et al.* 2010). Chez les Colletidae, les abeilles du genre *Colletes* sont toutes terricoles et construisent leurs nids dans des terrains bien ensoleillés. Les Halictidae nichent dans des sols relativement denses et compacts, typiques des chemins (Bellmann 1999; Amiet *et al.* 2001; Pouvreau 2004; Michener 2007). Enfin, les Mellitidae nichent dans le sable et elles bâtissent des nids isolés ou agrégés (des centaines à des milliers de nids pour les *Dasypoda* spp.).

Certaines espèces, dites cavicoles, fabriquent leurs nids à l'intérieur d'une cavité naturelle ou artificielle (Pouvreau 2004; Michener 2007). Les espèces du genre *Hylaeus* qui construisent leurs nids dans des galeries préalablement creusées par des Coléoptères dans le bois mort, dans des tiges creuses de certaines Poaceae ou Apiaceae, dans des roseaux. (Amiet, Müller & Neumeyer 1999; Pouvreau 2004; Michener 2007). Les Megachilidae présentent une très grande diversité interspécifique concernant le mode de nidification. Selon l'espèce, elles nichent dans des tiges creuses des végétaux de type bambou, mais aussi dans la terre (abeilles terricoles, fouisseuses), du bois (abeilles xylocoles) ou encore, dans des coquilles d'escargot (ex. *Osmia bicolor*). Certaines abeilles, appelées « abeilles découpeuses » (ex. *Megachile rotundata*), utilisent des feuilles de différentes espèces végétales pour tapisser leurs nids. Les *Osmia* spp., aussi appelées « abeilles maçonnes », utilisent un ciment, mélange de boue et de salive, afin de séparer les cellules larvaires. Certaines *Anthidium* spp. utilisent des duvets pubescents de végétaux, d'où leur surnom d'« abeilles cotonnières ». Enfin, certaines espèces qu'on appelle « abeilles résinières », récoltent la résine surtout sur des conifères, c'est le cas par exemple de *Heriades truncorum* (Amiet *et al.* 2004; Michener 2007). Beaucoup d'Apidae sont cavicoles, même si certaines sont terricoles voire adaptées aux deux modes de nidification (ex. *B. terrestris*) (Pouvreau 2004; Amiet *et al.* 2007; Michener 2007).

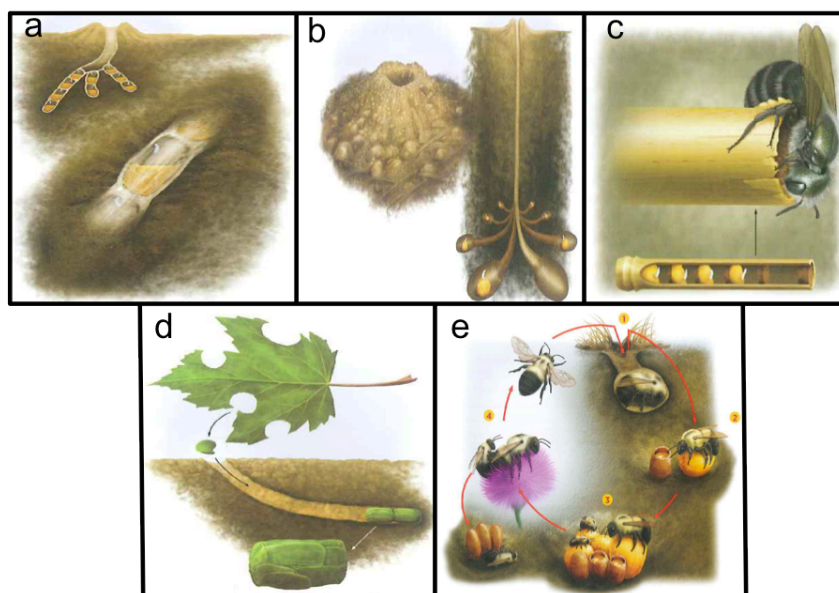


Figure 6 : Schémas de différents types de nidification. a) Nid souterrain de *Colletes* spp.; b) Nid souterrain d'*Andrena* spp.; c) Nid d' *Osmia* spp. dans une tige creuse; d) Nid souterrain de *Megachile perihirta* ; e) Cycle de vie d'une colonie de *Bombus* spp. (1. Emergence d'une reine, 2. Accumulation de réserves de nectar et de pollen et ponte, 3. Emergence des ouvrières, 4. Production de nouvelles reines et de mâles, dispersion des nouvelles reine et mort de la colonie). (Mader 2011)

III B 4. Le comportement de butinage

Le régime alimentaire de la larve comme de l'imago est exclusivement constitué des ressources florales (pollen, nectar). Les abeilles transportent des grains de pollen en quantité importante grâce à leurs poils branchus (qui les distinguent des guêpes) faisant de ces insectes les pollinisateurs les plus efficaces. Pourtant, les abeilles ne visitent pas les fleurs au hasard. Leur activité de butinage consiste en une succession de visites de fleurs de la même espèce, parfois interrompue par des changements entre plusieurs espèces, ce qui favorise le dépôt de pollen entre individus conspécifiques, c'est ce que l'on nomme la constance florale (Waser 1986). La plupart des abeilles présentent des structures de récolte de pollen bien visibles : une corbeille à pollen pour constituer une pelote de pollen (*A. mellifera* et *Bombus* spp.), de très longs poils sur pattes postérieures (Apidae, Andrenidae, Halictidae et Mellitidae) ou une brosse ventrale appelée scopa (Megachilidae). Les Colettidae, quant à elles, stockent le pollen dans leur jabot.

La fidélité du comportement de butinage des abeilles dépend de deux paramètres : la constance florale et la spécialisation propre à chaque espèce à récolter du pollen sur plus ou moins d'espèces florales (Cane & Spipes 2006). La gamme de plantes que peuvent butiner les abeilles est en partie déterminée par leurs adaptations

morphologiques et comportementales. Ces relations ont engendré des mécanismes de coévolution (Stebbins 1970). Par exemple, la longueur et la structure de la langue des abeilles déterminent la gamme de plantes sur laquelle elles pourront butiner (Michener 2007). Les abeilles présentant des langues courtes (Andrenidae, Colletidae, Halictidae et Melittidae) auront plus de facilité à prélever du nectar dans des fleurs peu profondes comme les Apiaceae (par exemple les Mellitidae) alors que les abeilles à langue longue (Apidae et Megachilidae) peuvent prélever du nectar de fleurs à corolle longue mais aussi des fleurs à corolle courte (par exemple les Megachilidae). Certaines abeilles présentent des adaptations morphologiques plus poussées. C'est le cas de *C. nasutus* (Colletidae), d'*A. nasuta* (Andrenidae) et de *Cubitalia parvicornis* (Eucerini) qui présentent des poils en crochet spécialement adaptés à la récolte du pollen de Boraginaceae en Europe (Michener 2007).

Selon le degré de spécialisation alimentaire des espèces pour la récolte du pollen, on distingue plusieurs niveaux d'interactions trophiques entre les plantes et les pollinisateurs. Traditionnellement, les abeilles sont classées en trois groupes (Cane & Spipes 2006; Michener 2007) :

- ✿ Polylectique : l'espèce est généraliste, c'est-à-dire qu'elle peut récolter le pollen d'une large gamme de fleurs.

- ✿ Oligolectique : l'espèce est spécialisée sur un certain nombre de taxons d'un même genre ou d'une même famille de plantes.

- ✿ Monolectique : c'est une forme d'oligolectisme extrême. L'espèce d'abeille prélève le pollen d'une seule espèce de plante. Cependant, pour Michener (2007), le monolectisme au sens strict n'existe pas.

Toutefois, ces définitions ne sont pas strictes car il existe des stades intermédiaires (Pekkarinen 1997) et ne concernent que la recherche de pollen. En effet, certaines espèces peuvent butiner du pollen exclusivement sur une plante et le nectar sur d'autres. C'est le cas de *Macropis europaea* (Mellitidae) qui récolte le pollen exclusivement sur *Lysimachia vulgaris* (Primulaceae) mais, puisque cette plante ne produit pas de nectar, collecte du nectar sur d'autres taxons de végétaux. Une population de *M. europaea* ne peut s'établir dans un biotope que si *L. vulgaris* est présente (Michez & Patiny 2005). Les Melittidae et les Megachilidae sont en grande majorité oligolectiques voire monolectiques (Amiet *et al.* 2004, 2007; Pouvreau 2004; Michener 2007).

En général, les abeilles sociales sont polylectiques (Apidae et Halictidae) (Bellmann 1999; Amiet *et al.* 2001; Pouvreau 2004; Michener 2007). Du fait de leur longue période d'activité, ces abeilles doivent trouver des ressources dans des successions végétales changeantes. En ce qui concerne les abeilles non-apis, le degré de spécialisation aux espèces florales varie en fonction des genres, voire des espèces,

considérés (Michener 2007). Les espèces polylectiques montrent néanmoins des préférences alimentaires et des comportements de constance florale qui peut s'expliquer en partie par la prise d'expérience des individus sur un type de fleur (Michener 2007).

III B 5. La distance de vol

Que ce soit pour la nidification ou pour le butinage, les abeilles utilisent différents « habitats partiels » (Westrich 1996). Du fait de leur fidélité à un site de nidification, les femelles y reviennent constamment afin d'approvisionner les larves grâce aux ressources florales récoltées ; on parle même de *central place foragers* (Peterson & Roitberg 2006). Les capacités de vol des espèces déterminent ainsi leur utilisation de l'espace et donc leur maintien dans le paysage, surtout dans des habitats fragmentés où les « habitats partiels » sont éloignés les uns des autres. Les études sur la distance de vol ont majoritairement été faites sur *A. mellifera* et certaines espèces de *Bombus* spp. (Saville *et al.* 1997; Osborne *et al.* 1999, 2008; Walther-Hellwig & Frankl 2000; Dramstad, Fry & Schaffer 2003; Knight *et al.* 2005; Kraus, Wolf & Moritz 2009). Les abeilles non-apis restent très peu étudiées.

La méthode la plus employée pour évaluer les distances de vol d'une espèce consiste à capturer des individus à la sortie de leur nid, à les marquer, puis à les relâcher à différentes distances de leur nid pour voir si elles y reviennent (Gathmann & Tscharntke 2002). Greenleaf *et al.* (2007) ont analysé les données publiées sur 62 espèces sociales ou solitaires du monde entier et ont montré que les distances de vol sont liées à la taille des abeilles. Cette taille correspond à la distance inter-tégulaire (ITD), c'est à dire la largeur du thorax, qui contient les muscles de vol (Figure 7). La distance de vol d'une abeille augmente avec sa distance inter-tégulaire. Cependant, cette augmentation n'est pas linéaire, des espèces de grandes tailles peuvent avoir une distance de vol très disproportionnée par rapport à celle des abeilles de petites tailles.

Une autre méthode d'évaluation de cette distance est l'analyse du pollen transporté par les abeilles en essayant de trouver des traces d'un pollen de plantes très faiblement présentes et précisément localisées dans une zone d'étude (Beil, Horn & Schwabe 2008). Une distance de vol minimale peut alors être déduite si des traces de ce pollen sont retrouvées sur l'abeille ou dans son nid. Même si certaines espèces peuvent, de par leur taille, voler sur de très grandes distances, seulement quelques individus utilisent leurs capacités maximales (Zurbuchen *et al.* 2010). Les distances de vol des femelles autour de leur nid vont de quelques centaines de mètres pour des abeilles solitaires (à l'exception des grandes espèces telles que *Xylocopa* spp., (Pasquet *et al.* 2008) à plusieurs kilomètres pour certaines espèces de bourdons (Steffan-Dewenter 2002). Leurs déplacements sont évidemment influencés par les éléments du paysage qui pourraient représenter des obstacles. En milieu urbain, par exemple, un grand immeuble peut s'avérer être une barrière au vol des d'abeilles. Cependant, une

surface boisée, telle qu'un bois ou une haie, ne limite pas forcément le déplacement des abeilles (Kreyer *et al.* 2004).

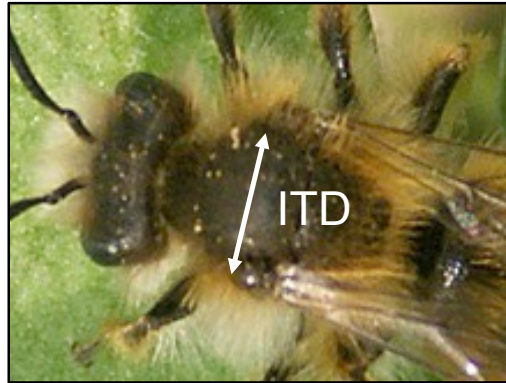


Figure 7 : Mesure de la distance inter-tégulaire.

III C. Le déclin des abeilles

Depuis plusieurs années, il y a une diminution voire une disparition de nombreuses espèces pollinisatrices partout dans le monde (Buchmann & Nabhan 1997). Ce déclin semble toucher aussi bien l'abeille mellifère (vanEngelsdorp & Meixner 2010) que les abeilles sauvages (Biesmeijer *et al.* 2006; Goulson, Lye & Darvill 2008; Potts *et al.* 2010a).

En ce qui concerne l'abeille mellifère, 25% des ruches d'Europe ont disparu en 20 ans (Potts *et al.* 2010b), probablement dû en partie à la chute du nombre d'apiculteurs. En France, les pertes hivernales ont touché entre 19.6% et 29.2% des ruches entre 2008 et 2011 (Holzmann *et al.*, 2012). C'est cependant aux Etats-Unis que ce déclin est le plus flagrant puisque 55% des ruches auraient disparu depuis 1947 (Potts *et al.* 2010b). Ce phénomène, appelé « Colony Collapse Disorder » (CCD) ou « syndrome d'effondrement des colonies », aurait causé, en l'espace d'un hiver (2006-2007), la mort de plus de 32% des ruches d'abeilles mellifères aux Etats-Unis (vanEngelsdorp *et al.* 2007, 2009).

L'estimation du déclin des abeilles sauvages est plus délicate, puisque les bases de données anciennes sont rares. Bien que les collections de spécimens permettent d'appréhender des changements de composition des communautés (via la présence ou l'absence des espèces), elles ne donnent aucune information quant aux changements d'abondance des espèces dans ces communautés. En comparant les données d'abeilles sauvages avant et après 1980, un fort déclin des communautés

d'abeilles sauvages a été mis en évidence en Grande Bretagne et aux Pays-Bas (Biesmeijer *et al.* 2006). La richesse spécifique des abeilles avait diminué dans 52 % et 67 % des carrés étudiés (un carré = 10 km²) en Grande-Bretagne et aux Pays-Bas, respectivement, alors qu'une augmentation de la richesse spécifique n'a été observée que dans 10 % et 4 % des carrés. Toutes les espèces d'abeilles sauvages ne répondent pas de la même manière face à ce déclin. Les plus affectées sont les espèces présentant un ou plusieurs des caractères suivants : un régime alimentaire spécialiste, des habitats particuliers pour la nidification, une faible capacité de dispersion, un développement larvaire plus lent, une seule génération par an (univoltine), des pièces buccales avec une langue longue, un comportement parasitique (Rasmont *et al.* 2005; Biesmeijer *et al.* 2006; Goulson *et al.* 2008; Williams *et al.* 2010).

Les facteurs considérés comme responsables du déclin des abeilles sont les mêmes que ceux responsables de la perte de biodiversité totale. Ces facteurs sont divers (Breeze, Roberts & Potts 2012), mais beaucoup résultent de l'agriculture ou de l'urbanisation (Steffan-Dewenter & Kuhn 2003; Le Féon *et al.* 2010). Les principales causes les plus évoquées sont : la destruction et la fragmentation des habitats, la diminution de la quantité et de la diversité des ressources florales et des sites de nidifications, les pesticides, les parasites et les pathogènes, une possible compétition apis/non-apis et les changements climatiques. Ces facteurs peuvent aussi interagir entre eux, puisque les causes principales de l'apparition du CCD seraient d'origine multifactorielle (vanEngelsdorp & Meixner 2010).

✿ La destruction et la fragmentation des habitats : ces deux phénomènes font partie des causes principales du déclin des abeilles (Kearns, Inouye & Waser 1998; Sala *et al.* 2000; Potts *et al.* 2010a). Une étude récente montre une réduction de l'abondance et de la richesse spécifique des abeilles dans un milieu à fortes perturbations anthropiques et à forte fragmentation des habitats (Winfree *et al.* 2009). La fragmentation provoque l'isolation des populations d'abeilles, notamment de celles ayant de faibles capacités de vol (Steffan-Dewenter & Tscharncke 1999; Steffan-Dewenter *et al.* 2002). En Europe, la fragmentation et la destruction des habitats se traduit par des changements d'usage et d'occupation des sols à travers l'intensification de l'agriculture (Steffan-Dewenter *et al.* 2005; Tscharncke *et al.* 2005; Le Féon *et al.* 2010; Garibaldi *et al.* 2011), mais aussi par l'augmentation des surfaces anthropisées (imperméables) (Burel & Baudry 2000.01.05; Kearns *et al.* 1998; Fahrig 2003; Ricketts *et al.* 2008; McKinney 2008; Hernandez *et al.* 2009; Bates *et al.* 2011b; Geslin 2013).

✿ La diminution des ressources florales : parallèlement au déclin des abeilles, la richesse spécifique des plantes à pollinisation entomophile subit elle aussi une forte diminution (Shuler, Roulston & Farris 2005; Biesmeijer *et al.* 2006; Carvell *et al.* 2006; Holzschuh *et al.* 2011). Chez les bourdons par exemple, la croissance de la colonie est

favorisée par une augmentation de la disponibilité en fleurs dans le paysage (Williams, Regetz & Kremen 2011). Plusieurs facteurs, tant biotiques qu'abiotiques, peuvent être à l'origine de ces déclin parallèles. Il est assez difficile de faire un lien précis entre la baisse du succès reproducteur des plantes sauvages et la diminution de l'abondance des pollinisateurs, d'autant que les réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs ont une structure emboîtée qui leur permet d'être plus résistants aux extinctions d'espèces. (Ghazoul 2005). Les milieux anthropisés présentent des parterres de fleurs et des prairies fleuries qui peuvent fournir des ressources alimentaires pour une grande diversité d'abeilles sauvages (Gaston *et al.* 2005a; Frankie *et al.* 2005), mais en général les espèces d'abeilles spécialistes sont moins présentes en milieux urbains (Frankie *et al.* 2005, 2009; McFrederick & LeBuhn 2006; Fetridge *et al.* 2008).

✿ La diminution des ressources de nidification : la destruction des habitats naturels diminue le nombre et/ou la diversité des sites potentiels de nidification (sol nus, prairies, bois) (Rasmont *et al.* 2005; Goulson *et al.* 2008; Matteson, Grace & Minor 2013). Les milieux anthropisés montrent une diminution des surfaces de nidification pour les abeilles terricoles du fait de l'augmentation des surfaces imperméables, alors que les abeilles cavicoles trouvent des sites de nidification grâce aux cavités artificielles (Ahrné *et al.*, 2009; Cane *et al.*, 2006; Matteson *et al.*, 2008; McFrederick and LeBuhn, 2006; Zanette *et al.*, 2005; voir aussi Chapitre 1).

✿ Les pesticides : les produits phytosanitaires utilisés en agriculture et les pesticides systémiques de type néonicotinoïdes (Cressey 2013) semblent particulièrement préjudiciables pour les abeilles (Goulson *et al.* 2008; Brittain *et al.* 2010; Geiger *et al.* 2010; Henry *et al.* 2012). Appliqués pour lutter contre d'autres ravageurs, ces insecticides ont un effet nocif sur les abeilles, soit direct par intoxication létale (Johnson *et al.* 2010), soit indirect par modification du comportement des abeilles pour la recherche de nourriture ou pour le retour au nid (Henry *et al.* 2012). Les recherches sont principalement menées sur l'abeille mellifère (vanEngelsdorp & Meixner 2010; Johnson *et al.* 2010; Henry *et al.* 2012; Decourtye, Henry & Desneux 2013), même si quelques études concernent les abeilles solitaires (Tesoriero *et al.* 2003a; Brittain *et al.* 2010; Brittain & Potts 2011). Les espaces verts des milieux urbains présentent l'avantage d'être généralement moins traités aux produits phytosanitaires que les milieux agricoles (McIntyre & Hostetler 2001).

✿ Les parasites, les pathogènes et les prédateurs : pour citer quelques exemples, l'ectoparasite originaire d'Asie *Varroa destructor*, le champignon *Nosema* sp. qui atteint aussi bien les abeilles sauvages que domestiques (Meeus *et al.* 2011) ou encore le frelon asiatique (*Vespa velutina nigrithorax*), espèce invasive prédateur des abeilles mellifères (Villemant, Haxaire & Streito 2006) sont des facteurs du déclin des abeilles. De plus, l'introduction de pollinisateurs non-natifs peut interagir dans le bon fonctionnement des réseaux plantes-abeilles. Une nouvelle espèce pollinisatrice

compétitive peut diminuer la capacité d'accès aux ressources pour les abeilles natives (Goulson *et al.* 2008; Dohzono & Yokoyama 2010).

✿ La compétition apis/non-apis: pouvant exploiter les mêmes ressources florales, les abeilles mellifères et les abeilles sauvages peuvent rentrer en compétition surtout lors des transhumances des ruches qui provoquent une forte concentration d'abeilles mellifères dans un milieu. De nombreuses études on tenté de répondre à cette question mais les résultats sont assez contradictoires selon les études (Artz, Hsu & Nault; Roubik 1978, 1980; Wilms, Imperatriz-Fonseca & Engels 1996; Steffan-Dewenter & Tscharntke 2000; Roubik & Wolda 2001; Gross 2001; Paini 2004; Thomson 2006, 2004; Shavit, Dafni & Ne'eman 2009; Goulson & Sparrow 2009). Cependant, des études ont montré un effet négatif de l'activité des colonies d'abeilles mellifères sur la pollinisation de la flore sauvage lorsque les concentrations en butineuses sont élevées (Hargreaves, Harder & Johnson 2009, 2010).

✿ Les changements climatiques : ces derniers peuvent participer au déclin des abeilles en influençant les interactions plantes-abeilles. En effet, ces changements climatiques peuvent modifier les dates moyennes d'émergences des abeilles et de la floraison des plantes. Les insectes ayant une durée d'activité courte ou émergeant tôt dans l'année pourraient ainsi être négativement affectés par de telles modifications de phénologie (Olesen *et al.* 2008). En plus, les espèces de plantes visitées par peu d'espèces ou par des espèces émergeants plus tôt ou plus tard pourraient aussi être concernées (Memmott *et al.* 2007). Ghazoul (2005) évoque le réchauffement climatique comme une cause potentielle du déclin parallèle des plantes et des pollinisateurs. Du fait de ce réchauffement, certaines espèces migrent vers le Nord, ainsi les réseaux pourraient être fragilisés (Hegland *et al.* 2009).

III D. Les conséquences du déclin des abeilles

Le déclin des abeilles pourrait avoir des conséquences directes sur la reproduction de nombreuses plantes cultivées et donc sur la production de denrées alimentaires (Pouvreau 2004; Klein *et al.* 2007; Gallai *et al.* 2009; Mader 2011). Le coût économique d'un déclin majeur des abeilles est difficile à estimer. Les quelques études qui se sont attelées à cette tâche n'ont calculé qu'un coût relatif à la production de denrées alimentaires pour l'homme, et leurs estimations restent très élevées (plus de 153 milliards d'euros par an à l'échelle mondiale; Gallai *et al.* 2009) et montrent l'enjeu majeur de préserver ces pollinisateurs. Cependant, la majorité de ces études se basent sur le bénéfice de la pollinisation par l'abeille mellifère. Or, cette espèce ne suffit pas à elle seule à polliniser toutes les cultures. En Grande-Bretagne par exemple, les populations d'abeilles mellifères actuellement présentes dans le pays ne peuvent

fournir que 34 % du service de pollinisation que nécessitent les cultures présentes sur le territoire, contre 70 % en 1984 (Breeze *et al.* 2012).

La flore sauvage ne serait pas non plus épargnée puisqu'il existe une corrélation positive entre diversité des abeilles et diversité florale à l'échelle locale (Potts *et al.* 2003b; Hopwood 2008). La perte de diversité fonctionnelle des insectes pollinisateurs a un effet négatif sur la stabilité des communautés végétales qu'ils butinent, en diminuant la diversité florale (Fontaine *et al.* 2006). La pollinisation de certaines plantes sauvages est réalisée majoritairement ou exclusivement par des d'abeilles (Kirk & Howes 2012). Leur vulnérabilité face au déclin de leurs pollinisateurs est donc accrue.

CONTEXTE ET PROBLÉMATIQUE DU TRAVAIL DE THÈSE



Mon travail de thèse faisait partie du programme Life+ Urbanbees (<http://www.urbanbees.eu>) mené dans le Grand Lyon et qui visait à étudier les abeilles présentes le long d'un gradient d'urbanisation ainsi que leur écologie.

Depuis le milieu du 20^{ème} siècle, plusieurs études ont montré que les populations de nombreux insectes pollinisateurs sont en déclin. Ce constat est particulièrement sévère pour les abeilles qui constituent les pollinisateurs les plus efficaces pour de nombreuses plantes et sont donc des insectes essentiels au bon fonctionnement des écosystèmes. Ce déclin pourrait avoir des conséquences graves sur la durabilité de ces services écosystémiques et surtout sur la reproduction sexuée des plantes. En effet, plus de 80% des espèces de plantes à fleurs sauvages et 70% des espèces cultivées en Europe dépendent de l'activité pollinisatrice des insectes, et principalement des abeilles. Du fait d'un manque de connaissance sur l'ensemble des espèces et leur sensibilité aux perturbations environnementales telles que l'urbanisation, les raisons de ce déclin et les mesures mises en place pour le contrer restent mitigées.

Parallèlement à la réduction des surfaces de milieu agricole et semi-naturel, on observe que des milieux très anthropisés comme des zones urbanisées peuvent servir de « refuges » à certaines espèces sauvages animales et végétales. Les sites urbanisés, souvent moins traités avec des produits phytosanitaires, en partie responsables du déclin des abeilles, sont fleuris une grande partie de l'année. De plus, ils présentent une grande diversité d'occupation des sols. Ces deux ressources (de nourriture et de nidification) étant indispensables à l'établissement des populations d'abeilles dans un milieu, les zones urbanisées peuvent présenter une faune d'abeilles sauvages variée.

Dans ce contexte, le programme Urbanbees (URBAN BEE biodiversity action planS), mené en collaboration entre plusieurs partenaires, avait pour objectifs d'évaluer les communautés d'abeilles sauvages (i.e. autres que *Apis mellifera* L.) et de diffuser un guide de gestion visant à conserver voire favoriser ces communautés en milieux urbanisés. Il se divisait en quatre grands axes:

✿ L'aménagement des espaces pour les abeilles: gérer les espaces verts et offrir de nouveaux lieux de nourrissage et de nidification est l'un des objectifs du programme Urbanbees. En partenariat avec 10 communes et institutions du Grand Lyon, des sites de nidification pour les abeilles (hôtels à abeilles et carrés de sol) ont été installés et 2 000 m² de prairie ont été semés dans 16 sites. Certains de ces aménagements sont déjà connus pour avoir des effets positifs sur la biodiversité, comme les structures de nidification aérienne (nichoirs) et les jachères fleuries. Néanmoins, les aménagements dans le sol sont de nouvelles techniques de conservation à tester, susceptibles de concerner toutes les abeilles qui nidifient dans la terre soit 70 % d'entre elles. En plus de ces aménagements, la ville de Lyon a mis en place d'autres actions en faveur de la biodiversité, notamment au travers de la trame verte Lyon5 et Lyon9. De plus, d'autres structures ont aménagé des espaces pour les abeilles, comme par exemple

des écoles primaires, des centres de loisirs, des collèges ou des lycées suite à des interventions menées par l'association Arthropologia.

✿Sensibilisation, formation et participation du grand public: différentes actions ont été menées sur le territoire du Grand Lyon et au niveau régional afin de sensibiliser et faire participer un public à l'échelle d'une agglomération. Des actions de démarches participatives ont été réalisées au cours du programme et sont préconisées dans le guide de gestion. Ces actions ont pour objectif de faire participer le public à la préservation des abeilles. A ce jour près de 11 000 personnes ont participé à diverses activités telles que des journées écovolontaires, des soirées de montage et identification d'insectes, ou encore des ateliers de construction de nichoirs. A l'occasion des conférences organisées dans le cadre d'Urbanbees en France ou à l'étranger, plus de 4 300 personnes ont été sensibilisées. Des formations visant à apprendre à gérer des espaces pour la sauvegarde des pollinisateurs sont organisées à destination de différents publics (agriculteurs, élèves de lycées agricoles, techniciens des espaces verts,...). Enfin, une exposition trilingue est actuellement en circulation en Europe, après avoir été présentée au Grand Lyon et en mairie de Villeurbanne. Elle a été présentée à Ljubljana en Slovénie, à Genève en Suisse, à Bruxelles et à Spa en Belgique et à Gdynia en Pologne.

✿Diffusion du guide de gestion en Europe: le guide de gestion *Favoriser les abeilles sauvages et la nature en ville* élaboré de façon à être reproductible dans les autres villes européennes est en cours de rédaction. Les composantes sont des aménagements spécifiques, une conduite appropriée des espaces verts, ainsi que des propositions de moyens de sensibilisation sur les bénéfices de ce type d'action pour la biodiversité auprès de différents publics. Afin de présenter ce guide, des conférences seront proposées aux espaces verts de différentes agglomérations européennes.

✿Recherche scientifique: la présente thèse menée sur une durée de 3 ans avait pour objectif (1) **d'évaluer l'impact de l'urbanisation sur les caractéristiques des populations d'abeilles**, (2) **d'analyser l'évolution des relations plantes-abeilles le long d'un gradient d'urbanisation** et (3) **d'étudier la colonisation des sites de nidification par les abeilles sauvages dans des milieux urbains**.

Le premier chapitre de ce manuscrit est consacré à l'étude du changement de composition d'une communauté d'abeilles le long d'un gradient d'urbanisation. Les abeilles sont moins abondantes dans les milieux les plus urbanisés mais sont plus diversifiées dans des milieux présentant une urbanisation moyenne. De plus, selon leur comportement de nidification, la taille de leur langue ou leur comportement hôte/parasite, les espèces ne sont pas présentes de façon équivalente le long du gradient d'urbanisation. Les abeilles cavicoles sont plus présentes dans les milieux périurbains et les abeilles à langue longue sont plus présentes dans les milieux urbains.

Le deuxième chapitre traite des relations plantes-abeilles et du comportement des abeilles au sein de ces réseaux. Les nombres de liens, d'espèces d'abeilles et de plantes augmentent avec l'urbanisation. Le généralisme des réseaux ne change pas le long du gradient mais le nombre d'espèces d'abeilles polylectiques (généralistes) augmente. En milieu urbain, les plantes spontanées (natives ou naturalisées) sont légèrement plus importantes pour le maintien de la communauté d'abeilles que les plantes horticoles (ornementales ou exotiques). Mais c'est surtout l'abondance et la durée de floraison qui sont essentielles dans les relations plantes-abeilles. Une plante abondante qui est en fleur pendant plusieurs mois aura une place plus centrale dans le réseau qu'une plante moins abondante ou présente moins longtemps durant l'année.

Le troisième chapitre concerne l'étude de la nidification dans les deux types d'aménagements qui ont été mis en place (aux hivers 2010/2011 et 2011/2012) pour favoriser la nidification des abeilles sauvages: des hôtels à abeilles avec différents types de substrat (bûches percées, tiges creuses et tiges à moelle) pour les abeilles cavicoles et des carrés de sol pour les abeilles terricoles. Les deux objectifs de cette partie étaient d'une part de comprendre l'évolution de la nidification des abeilles dans des aménagements pour la nidification au cours du temps et de déterminer si les abeilles ont des préférences quant à leur substrat de nidification (composition du sol ou essence des tiges et des bûches). Pour l'étude des hôtels, au vu des abondances, les abeilles ont été divisées en trois groupes: *Osmia cornuta*, *O. bicornis* et 'autres espèces'. Dans l'ensemble, les aménagements âgés de deux ans étaient plus occupés que les aménagements âgés d'un an en terme d'abondance. En terme de richesse spécifique, les anciens carrés de sols accueillait une plus grande diversité d'abeilles que les récents. En revanche, pour les hôtels les 'autres espèces' étaient plus diversifiées dans les aménagements récents que dans les anciens. Enfin, hormis *O. bicornis* qui montrait une préférence pour les tiges de *Catalpa* sp. et les bûches d'érable (*Acer* sp.), les abeilles, cavicoles ou terricoles, ne présentaient pas de préférence pour un substrat particulier.

CHAPITRE I

CHANGEMENTS DE COMPOSITION D'UNE COMMUNAUTÉ D'ABEILLES LE LONG D'UN GRADIENT D'URBANISATION



Avant propos et résumé

L'urbanisation est l'une des principales activités humaines qui provoquent des altérations drastiques et irréversibles sur l'habitat et ceci est susceptible de s'aggraver dans les années à venir. Les milieux semi-naturels perdent en surface face à l'augmentation du recouvrement de surfaces imperméables, qui correspondent aux bâtis, aux routes et aux zones artificielles (e.g. parking). Le paysage urbain est défini comme étant une mosaïque de surfaces imperméables et de surfaces perméables qui sont régulièrement perturbées. Un environnement urbain peut alors être caractérisé par sa proportion de surface imperméable et la connectivité de ses milieux, qui sont deux éléments affectant la faune présente. Même si l'urbanisation a un effet négatif sur la faune d'insectes, beaucoup d'espèces d'abeilles sont courantes en milieux urbains. En effet, les environnements anthropisés, comme les espaces verts ou les jardins privés, peuvent accueillir une faune d'abeilles sauvages riche et abondante. Ce genre d'habitats offre une abondante quantité de fleurs tout au long de l'année, présente une grande diversité de type de recouvrement du sol et fait souvent moins l'objet de traitements phytosanitaires que les milieux agricoles.

Pour qu'une espèce d'abeille soit présente dans un milieu urbain, elle doit être capable de trouver des ressources alimentaires et des sites de nidifications adéquats. Certaines espèces d'abeilles nichent dans le sol (terricoles), alors que d'autres nichent dans des cavités au-dessus du sol (cavicoles). Les abeilles terricoles semblent être les plus affectées par l'urbanisation du fait de la prédominance des surfaces imperméables et des sols compactés. Chaque espèce a ses propres traits fonctionnels et répondra donc différemment aux environnements urbains. Les espèces et leurs traits fonctionnels sont alors des éléments essentiels pour l'étude de l'impact de l'urbanisation sur la structure de la communauté d'abeilles sauvages, définie comme la diversité d'espèces trouvées dans un milieu.

Peu d'études ont examiné les effets de l'urbanisation sur les communautés d'abeilles. J'ai étudié les changements dans l'abondance, la richesse en espèces et la composition de la communauté d'abeilles sauvages le long d'un gradient d'urbanisation. Nos objectifs étaient : 1) évaluer la structure de la communauté d'abeilles sauvages le long d'un gradient d'urbanisation; 2) tester les effets de la proportion de surface imperméable et le degré de connectivité des surfaces perméables sur l'abondance et la richesse spécifique des abeilles sauvages; 3) examiner les changements de composition au sein de la communauté d'abeilles sauvages le long du gradient d'urbanisation.

Pendant deux ans et sur une base mensuelle, les abeilles ont été échantillonnées avec des coupelles colorées (deux triplets de coupelles bleues, blanches et jaunes) et des filets sur 24 sites situés le long d'un gradient d'urbanisation autour de Lyon, France. Les coupelles étaient laissées actives pendant 24h. Les relevés au filet se faisaient dans un rayon de 100 m autour du barycentre des deux triplets de coupelles

sur toutes les plantes en fleurs. La structure du paysage a été mesurée sur chaque site d'étude à 500 m, 1000 m et 2000 m. Afin d'étudier les changements de composition j'ai pris en compte les traits fonctionnels des abeilles : comportement hôte/parasite, comportement de nidification, longueur de langue, taille du corps et comportement social.



Figure I 1: Photos des relevés. a) Un triplet de coupelles colorées; b) Relevé filet sur *Hibiscus* sp. (©Adrien Vitrolles)

En tout, 291 espèces d'abeilles sauvages ont été capturées, ce qui représente près d'un tiers des 912 espèces d'abeilles sauvages connues en France. L'abondance des abeilles était négativement corrélée avec la proportion de surface imperméable, alors que la richesse spécifique atteignait un maximum à une proportion intermédiaire de surface imperméable à 500 m (50 %). La structure de la communauté changeait le long du gradient d'urbanisation avec les espèces parasites plus diverses à 50 % de surface imperméable. La fréquence d'occurrence des abeilles cavicoles augmentait avec l'urbanisation, tandis que celle des abeilles terricoles diminuait. De même, la présence d'espèces à langue longue augmentait alors que celle des espèces à langue courte diminuait. Cependant, l'urbanisation n'avait aucun effet sur le comportement social ou la taille du corps des abeilles.

Même si les zones urbaines présentaient une communauté d'abeille diversifiée, les zones présentant des proportions de surface imperméable intermédiaires (périurbains) étaient les plus favorables à une grande diversité d'espèces d'abeilles et une plus grande proportion d'espèces parasites. La présence d'un large éventail d'espèces d'abeilles, même dans des zones très urbanisées rend ces insectes dignes d'être un groupe phare pour sensibiliser les citoyens sur les services écosystémiques et la biodiversité.

Decreasing Abundance, Increasing Diversity and Changing Structure of the Wild Bee Community (Hymenoptera: Anthophila) along an Urbanization Gradient

Sous presse dans PloS ONE

Laura Fortel¹, Mickaël Henry^{1,2}, Laurent Guilbaud¹, Anne Laure Guirao¹, Michael Kuhlmann³, Hugues Mouret⁴, Orianne Rollin^{2,5}, Bernard E. Vaissière^{1,2}

1 INRA, UR 406 Abeilles et Environnement, Avignon, France,

2 UMT Protection des Abeilles dans l'Environnement, Avignon, France,

3 Department of Life Sciences, Natural History Museum, Cromwell Road, London, United Kingdom,

4 Arthropologia, Ecocentre du Lyonnais, La Tour de Salvagny, France,

5 ACTA, Site Agroparc, Avignon, France.



Nomada sp.– ©Hugues Mouret

Abstract

Background: Wild bees are important pollinators that have declined in diversity and abundance during the last decades. Habitat destruction and fragmentation associated with urbanization are reported as part of the main causes of this decline. Urbanization involves dramatic changes of the landscape, increasing the proportion of impervious surface while decreasing that of green areas. Few studies have investigated the effects of urbanization on bee communities. We assessed changes in the abundance, species richness, and composition of wild bee community along an urbanization gradient.

Methodology/Principal Findings: Over two years and on a monthly basis, bees were sampled with colored pan traps and insect nets at 24 sites located along an urbanization gradient. Landscape structure within three different radii was measured at each study site. We captured 291 wild bee species. The abundance of wild bees was negatively correlated with the proportion of impervious surface, while species richness reached a maximum at an intermediate (50%) proportion of impervious surface. The structure of the community changed along the urbanization gradient with more parasitic species in sites with an intermediate proportion of impervious surface. There were also greater numbers of cavity-nesting species and long-tongued species in sites with intermediate or higher proportion of impervious surface. However, urbanization had no effect on the occurrence of species depending on their social behavior or body size.

Conclusions/Significance: We found nearly a third of the wild bee fauna known from France in our study sites. Indeed, urban areas supported a diverse bee community, but sites with an intermediate level of urbanization were the most speciose ones, including greater proportion of parasitic species. The presence of a diverse array of bee species even in the most urbanized area makes these pollinators worthy of being a flagship group to raise the awareness of urban citizens about biodiversity.

I. Introduction

Urbanization is one of the main human activities that causes drastic and irreversible habitat alterations, and it is likely to increase in the coming years (McKinney 2006). Urban environments are defined as mosaics of impervious and permeable surfaces that harbor regularly disturbed habitats (Sattler *et al.* 2010). In urbanized landscapes, green areas decrease with a corresponding increase of impervious surface, which includes buildings, roads and industrial areas. An urban environment can thus be characterized by its proportion of impervious surface and the level of connectivity among its patches of permeable surface, both of which have an impact on the fauna (Clergeau *et al.* 2006a; Cane *et al.* 2006; Williams & Kremen 2007).

Even if urbanization has negative impacts on the insect fauna (Saure 1996; Tommasi *et al.* 2004; Zhanette *et al.* 2005; Bates *et al.* 2011b), many bee species are common within urban areas (Saure 1996; McIntyre & Hostetler 2001; Tommasi *et al.* 2004; Frankie *et al.* 2005; Cane *et al.* 2006). Indeed, man-made environments like urban habitats and gardens can host a rich and abundant wild bee fauna (McFrederick & LeBuhn 2006; Matteson *et al.* 2008; Matteson & Langellotto 2009). For example, 262 bee species were recorded within the city of Berlin, Germany, over five years (Saure 1996). Matteson *et al.* (2008) collected 54 bee species in 19 urban gardens, and Fetridge *et al.* (2008) recorded 110 species in 21 residential gardens, both studies were conducted over two years in New York City during the summer months. For a bee species to be present in a given habitat, it must be able to find food and nesting substrate within its species specific range of activity (Westrich 1996). Urban and periurban sites can provide high quantities of flowers all year long (Fetridge *et al.* 2008), they show a high diversity of land-cover types, and are often warmer than surrounding landscapes (Collins *et al.* 2000). Also, such habitats are seldom treated with pesticides (McIntyre & Hostetler 2001) which are involved in the decline of bees elsewhere (Potts *et al.* 2010a).

Williams *et al.* (2010) demonstrated that ecological traits can be used to predict bee responses to a variety of disturbance types. Indeed, the presence of a bee species may be jeopardized by the fragmented nature of urban habitats because of its limited flight ability. Concerning the nesting behavior, some bees are soil-nesting, while others nest above ground in stems, dead wood or walls (cavity-nesting species). The regular disturbance in urban habitats (e.g. mowing, weeding or soil plowing) may prevent the long-term establishment of soil-nesting bee species (Matteson *et al.* 2008), which represent over 80% of the bee fauna worldwide (Michener 2007). There is also some evidence that cavity-nesting species are over-represented in urban bee communities (Cane *et al.* 2006), defined as the assemblage of species populations that occur together in space and time (Begon, Townsend & Harper 2006). Every species has its own functional traits and will respond accordingly to habitat alteration that

characterizes urban environments (McIntyre *et al.* 2001). Therefore, the species and its functional traits are essential elements to study the impact of urbanization on wild bee community structure, defined as the species diversity found in a given area. Indeed, several studies have documented the changes in wild bee community structure in urban environments (Ahrné *et al.* 2009; Bates *et al.* 2011b; Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012).

It is unknown whether, and if so how, the proportion of impervious surface and the level of connectivity among permeable surfaces combine to affect the structure of wild bee communities. Only few studies have surveyed bee communities along a gradient of urbanization (Ahrné *et al.* 2009; Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012). In most cases, the effect of urbanization on bee communities was analyzed using different categories of landscapes such as urban, periurban or natural areas (Fetridge *et al.* 2008; Matteson *et al.* 2008; Bates *et al.* 2011b). We did not choose this approach, but rather we followed McDonnell & Pickett (1990) and McDonnell & Hahs (2008) and used a gradient to assess the effects of urbanization.

Our objectives were to 1) assess the wild bee community structure along an urbanization gradient; 2) test the effects of the proportion of impervious surface and the level of connectivity among permeable surfaces on the wild bee abundance and species richness; and 3) investigate the changes of composition in the wild bee community along the gradient in relation to functional traits.

II. Materials and methods

II A. Study sites

The study was conducted in the urban community of Grand Lyon, France, which includes 58 towns around Lyon (45° 46'N, 4° 50'E) and covers an area of 516 km². With approximately 1.3 million inhabitants ("Insee Rhône-Alpes - Agglo Grand Lyon (ZT9GL)" 2013), this urban community consists of diverse ecosystems ranging from densely populated urban areas to intensive agricultural landscapes or semi-natural grasslands. The climate of Lyon is at the temperate-Mediterranean interface. Located in the Rhône valley, the wind commonly blows from the south. The 30-year annual average temperature is 12°C with a minimum of 3°C in January and a maximum of 21°C in July ("InfoClimat" 2011).

We selected twenty-four sites following a increasing gradient of impervious surface (from 10 to 95%) over a two kilometer radius in different directions from the

downtown Lyon area (Figure I 2), and secured appropriate authorizations from the different authorities for each of them (farmer, city,... ; see Table I.S 1). Thus, eight sites were covered by less than 30% of impervious surface, eight by a proportion between 30 and 70 %, and the remaining eight by more than 70% of impervious surface. For part of the surveys, we captured bees on flowers, so sites were chosen in green areas, parks or gardens. All sites were distant by more than two kilometers from each other to prevent overlapping bee communities (Zurbuchen *et al.* 2010).

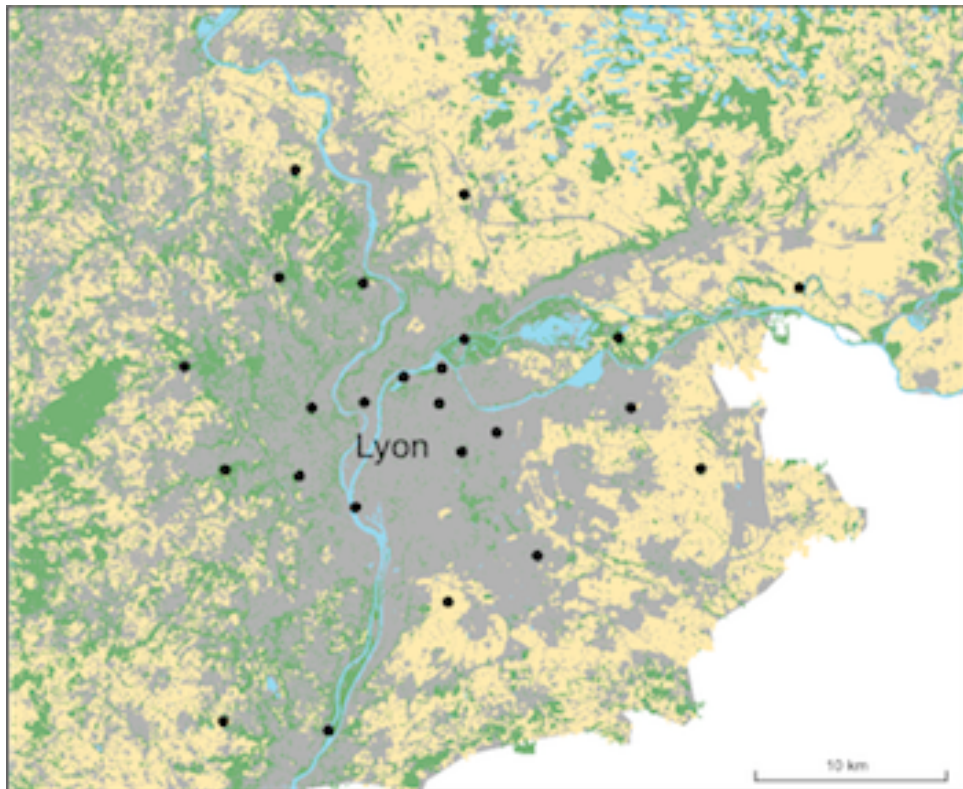


Figure I 2 : Distribution of the 24 sites along the urbanization gradient around Lyon, France. Base map colors represent: impervious surface (grey), agricultural landscape (yellow), semi-natural habitat (green) or water (blue).

II B. Wild bee surveys

We used both pan traps and insect nets to assess the bee community at each site in 2011 and 2012 (Westphal *et al.* 2008; Nielsen *et al.* 2011). Pan trapping is a standard method for catching bees (Westphal *et al.* 2008), though it is known to perform poorly for some taxa (Wilson, Griswold & Messinger 2008). It is a passive method based on the visual attraction to colored pan traps and it provides quantitative data on the abundance of a large part of the wild bee fauna without the bias associated with the difference in capture efficiency among observers using active

collecting methods (e.g. netting) (Cane, Minckley & Kervin 2000; Toler, Evans & Tepedino 2005; Campbell & Hanula 2007; Roulston, Smith & Brewster 2007; Westphal *et al.* 2008). We used 500 ml plastic bowls painted with yellow, blue or white fluorescent paint (Rocol Top, France; Westphal *et al.* 2008; Nielsen *et al.* 2011). Pan traps were arranged in triplets, with each triplet consisting of a pan of each of the three colors randomly distributed either at the corners of a three meters side equilateral triangle, or, when space did not permit otherwise, linearly with three meters between two adjacent bowls. The pan traps were set at a height slightly above that of the average vegetation, and they were activated by filling them with 400 ml of water with a drop of detergent, and left active for 24 hours. Pan trapping is very sensitive to the immediate environment (Dauber *et al.* 2003). In order to take this effect into account, we set two triplets of pan traps separated by 20 to 40 m from each other (Morandin & Winston 2005), one being in an open area and the other along the sunniest side of a vertical landscape element (edge, wall, or tree). From March until October, we sampled bees on the same day for all 24 sites on a monthly basis.

Net surveys were done from March until September on a monthly basis also right after pan trapping by a range of observers so that it lasted between five and eight days (weather did not permit to do these observations in October in both years). At each study site, we surveyed all flowering plant species in bloom within a radius of 100 m around the centroid of pan traps, except for grasses since we found no records of wild bees foraging on flowers in the Poaceae family in Europe. For each species, flowers were observed for up to two minutes. Observation then stopped if no foraging activity was detected. Else, the first bee observed was caught and net catching lasted for five minutes after this first capture. Sampling took place alternately in the morning and in the afternoon at each site to cover the whole foraging bee population (Pouvreau 2004).

The PLANT DIVERSITY was recorded for each site in April and July 2012, over two perpendicular transects of 50 m each centered on the centroid of the pan trap triplets. One transect was aligned along the centers of the two pan trap triplets and the other one was perpendicular. At each date, all plants (in bloom or not) on these transects were identified to species by professional botanists. In that way, we had a standardized and exhaustive estimation of the plant diversity of each site.

Pan trapping and net sampling were performed only during periods of good weather for foraging activity (maximum temperature $\geq 15^{\circ}\text{C}$, sunny sky or with scattered clouds only, and wind speed ≤ 15 km/h; Kevan & Baker 1983). Specimens collected in pan traps were first stored in 70% ethanol (w/w) until washed and dried following Lebuhn (2013). All these specimens as well as sweep samples were frozen for later processing. Individuals were then pinned, labeled, and sent for identification to species to the respective authority for each genus (see Acknowledgements). All voucher specimens are now deposited in the bee collection of INRA Avignon. For taxonomy, we followed the nomenclature of Kuhlmann & al. (2013) (see Table I.S 2 for

the entire species list). Honey bees (*Apis mellifera*) were caught in pan traps and observed during net sampling, but they were not considered in this study so that 'bees' will be used synonymously with 'wild bees' in the following unless stated otherwise.

II C. Landscape structure

To characterize the landscape surrounding each study site, we used the Geographic Information System Arcgis v 9.3 and Fragstat software (*FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps* 2012). Landscape characteristics were analyzed at the three radii of 500 m, 1000 m, and 2000 m centered on the centroid of the two pan-trap triplets. These radii were chosen because flight distance of wild bees are estimated between a few hundred meters to several kilometers depending on the species (Saville *et al.* 1997; Osborne *et al.* 1999; Walther-Hellwig & Frankl 2000; Osborne & Williams 2001; Araújo *et al.* 2004; Greenleaf *et al.* 2007; Pasquet *et al.* 2008). The minimum size of habitat patches was defined by the spatial resolution of our raster, which was of 256 m² (i.e. 16 m x 16 m). We used seven mutually exclusive land-cover types: roads, buildings, industrial areas, agricultural land, wooded areas (e.g. forests, hedgerows), open areas (e.g. meadows, bare soils areas), and water. Based on principal component analyses of the proportion of land-cover types at each site, the proportion of roads, buildings, and industrial areas were strongly correlated with the first axis (see Figure I.S 1). These three variables were therefore pooled together as the proportion of impervious surface (IMPERVIOUS SURFACE) for further analyses. There was a clear gradient in the proportion of impervious surface among the sites that ranged between 0-98%, 1-98%, and 12-93% at the radii of 500 m, 1000 m, 2000 m, respectively. In addition to land-cover uses, we calculated the variables CONNECTIVITY OF OPEN *area* and CONNECTIVITY OF WOODED AREA. Landscape connectivity is defined as the degree to which the landscape facilitates or impedes movements among resource patches (Taylor *et al.* 1993). In this study, connectivity is defined as the number of functional joinings between patches of the same type, where each pair of patches is either connected or not, based on a user specified distance criterion (here 100 m, that is the radius surveyed for net captures; *FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps* 2012). Connectivity is the percentage of patches of a given land-cover distant from each other by a maximum of 100 m (connectivity = 100 when all patches in the landscape are connected; *FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps* 2012).

II D. Data analyses

Bee community parameters were computed separately for each of the two consecutive years. Species diversity was characterized by species richness (using EstimateS v 9.1.0; Colwell 2013) and rank abundance distribution (using BiodiversityR package in R v 2.15.2 software; Kindt & Coe 2005; R Development Core Team 2010). The observed cumulative species richness curve and the total expected species richness were computed using a bootstrapping procedure with 1000 random reorganizations of sampling order. Total expected species richness was assessed using the Jack1 and the Chao2 estimators because they are the least biased estimators for species-rich assemblages (Walther & Morand 1998). The proportions of singletons (species represented by a single specimen) and of species for each modality of the functional traits were further compared for each year by means of Chi-square tests.

Pearson correlation coefficients were calculated to quantify how the landscape variables were correlated with each other (see Table I.S 3 for further information). When variables were significantly correlated with IMPERVIOUS SURFACE, we kept only this latter variable for final analyses. Because of the high correlation between the measurements at the three radii ($p < 0.001$), the analyses were performed separately for each radius. After correlation analyses, we examined the effect of landscape variables on bee richness and abundance using generalized linear models (GLM). Pan-trapping data were used to analyze abundance and data from both sampling methods were used to analyze species richness and composition (Westphal *et al.* 2008). Normality of the abundance and richness data was tested by Shapiro tests. As abundance data were skewed to the right, a log-transformation was performed to normalize data before analyses. At each radius, models were simplified by forward selection based on AIC (Akaike Information Criterion) values. We then considered the model with the lowest AIC value as the most parsimonious one.

To further determine which ecological processes would best explain changes in species composition along the urbanization gradient, we performed complementary analyses that incorporated species-specific information on functional traits (Williams *et al.* 2010; Neame, Griswold & Elle 2013). We first compared the response of parasitic vs. non-parasitic species to landscape variables. Then, for non-parasitic species, we gathered information on tongue length, nesting behavior, and social behavior from published information (Michener 2007; Westrich 1989; Amiet *et al.* 1999, 2001, 2004, 2007, 2010). Pollen diet specialization will be analyzed elsewhere in relation with the composition of the local flora. Species of the families Apidae and Megachilidae were considered as long-tongued and the others as short-tongued. Species were divided into the following binary ecological categories: soil-nesting or cavity-nesting for the nesting behavior, and solitary (each female constructs her own nest and provides food for her offspring) or social (from gregarious to eusocial) for social behavior (Oertli, Mueller & Dorn 2005; Michener 2007). We also used body size by measuring the

inter-tegular distance (ITD) with a dissecting microscope and calibrated ocular micrometer on a sample of 3 to 10 randomly selected female specimens per species. The ITD measures the width of the thorax, which contains the flight muscles, and it is related to dry body mass and also to foraging distance (Cane 1987; Greenleaf *et al.* 2007). A total of 58 species could not be included in these analyses due to partly missing information on functional traits. GLMs were performed on the occurrence frequency of bee species in all sites based on landscape variables in interaction with functional traits. In all GLMs, the effect of each landscape variable was nested in the year to account for interannual variations.

Whenever a large number of different tests are conducted, one uses a correction for multiple comparisons (often the Bonferroni adjustment; Rice 1989) because series of non-independent tests increase the probability of significant results due to chance only. Thus, we used a three-fold Bonferroni correction for abundance and richness analyses repeated throughout the three spatial scales and a five-fold correction for species occurrence analyses repeated along the five functional trait categories.

III. Results

III A. Characterization of the bee fauna

Over the two years of survey, a total of 12872 bee specimens were collected, 7187 in 2011 and 5685 in 2012. They belonged to six families (Andrenidae, Apidae, Colletidae, Halictidae, Megachilidae, Melittidae), 34 genera and 291 species (256 in 2011 and 226 in 2012). Halictidae had the largest diversity with 59 different species, while there were only two species in the Melittidae. A total of 100 species were collected only in one of the two years (65 in 2011 and 35 in 2012), which represents 34% of the recorded species. Species accumulation curves did not reach saturation, which indicates that we did not capture all the species potentially present in our study area (Figure I 3). Using EstimateS, the predictor of estimated species richness over both years pooled together was 366.7 for Chao2 and 367.7 for Jack1 (Table I 1). Thus nearly 79% of the estimated number of bee species present in the study area were recorded for the two methods combined over the two years.

The proportion of singletons was not significantly different between the two years ($\chi^2 = 1.26$, $df = 1$, $p = 0.26$), nor were the proportions of species among each modality of the functional traits ($\chi^2 \leq 0.69$, $df = 1$, $p \geq 0.4$). Overall, 57 species (20% of the total) were recorded as singletons and 37 (13%) as doubletons. Among singletons, 11

species (19.5%) were parasitic and among all species, there were 49 parasitic ones (17%) and 242 non-parasitic ones. Non-parasitic species were dominated by solitary species (74%), short-tongued species (67%) and soil-nesting species (69%). Twenty-two species represented each from 1% to 4% of the total number of specimens (138 to 565 specimens). Twelve of those species were social and soil-nesting (*Bombus* spp. (Apidae), *Andrena* spp. (Andrenidae), *Halictus* spp. and *Lasioglossum* (*Evylaeus*) spp. (Halictidae)). Eight were solitary and soil-nesting (*Andrena bicolor* and *A. minutula* (Andrenidae), *Anthophora plumipes* and *Tetralonia malvae* (Apidae), *H. scabiosae*, *L. villosulum*, *L. nitidulum* and *L. leucozonium* (Halictidae)) and two were solitary and cavity-nesting (*Hylaeus communis* (Colletidae) and *Osmia cornuta* (Apidae)). The three most abundant species were *Lasioglossum politum* (1045 specimens; 8% of the total), *L. malachurum* (837 specimens; 6.5%), and *L. pauxillum* (566 specimens; 4.5%; Figure I 3). Those three species are social, short-tongued, and soil-nesting.

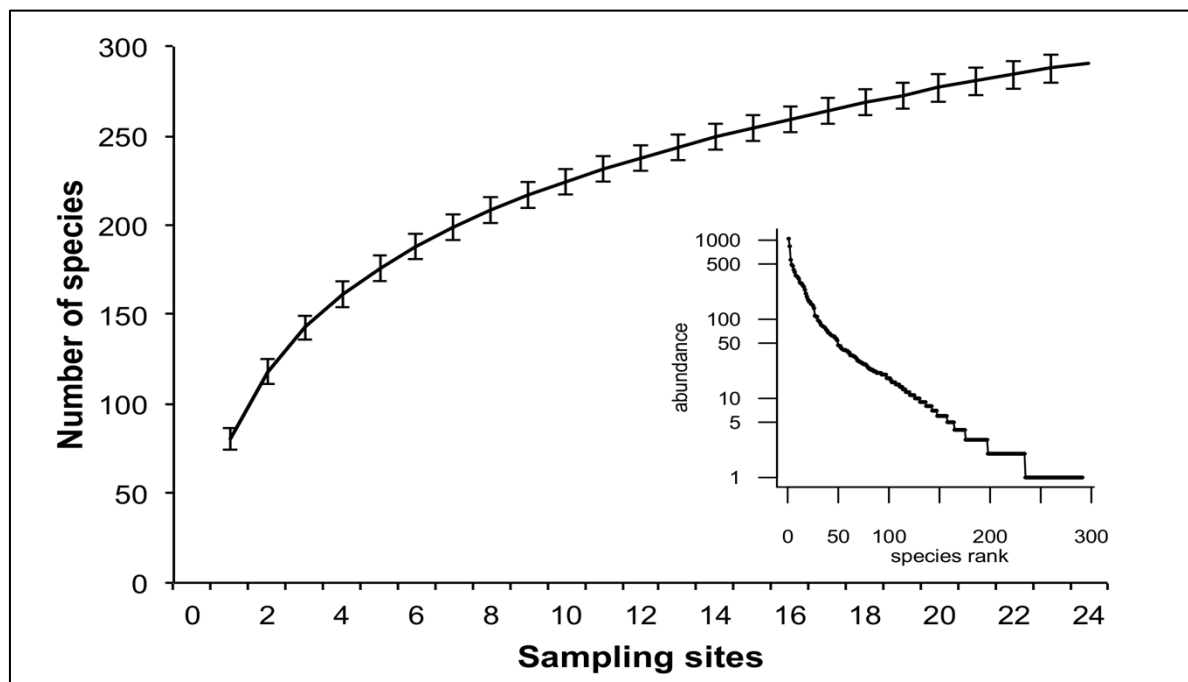


Figure I 3 : Mean species accumulation curve for pooled data from 2011 and 2012 (1000 randomizations).

Table I 1: Observed and estimated species richness. *Sobs = observed species richness; **SD= standard deviation.

Year	Sobs* \pm SD**	Chao 2 \pm SD (completeness)	Jack 1 \pm SD (completeness)
2011-2012	291 \pm 7.87	366.71 \pm 22.49 (79.35)	367.67 \pm 11.56 (79.15)
2011	256 \pm 8.43	350.09 \pm 28.23 (73.12)	333.63 \pm 11.32 (76.73)
2012	226 \pm 7.96	309.95 \pm 26.51 (72.91)	295.96 \pm 11.2 (76.36)

III B. Abundance and species richness

Based upon correlation analyses, among each set of significantly correlated variables, we retained only the one that gave the lowest AIC to explain abundance and species richness. In doing so, IMPERVIOUS SURFACE, CONNECTIVITY OF OPEN AREA, PLANT DIVERSITY and CONNECTIVITY OF WOODED AREA were the sole variables that were retained in models and these three were not correlated among one another. We further introduced a quadratic term in our model ($\text{IMPERVIOUS SURFACE}^2$) to account for a non-linear pattern of the observed relationship between species richness and IMPERVIOUS SURFACE. The forward selection based on AIC enabled us to keep the variables with the greatest explanatory power in our models (Table I 2). IMPERVIOUS SURFACE had a negative linear effect on abundance and a quadratic effect on species richness within the 500 m and 1000 m radii (Figure I 4). Based on the quadratic models with Impervious surface only, the maximum predicted number of bee species was 69 species at a site with 53% impervious surface within 500 m in 2011 and 60 species at a site with 47% impervious surface within 500 m in 2012 (Figure I 4B). Three of the four sites with the lowest species richness over both years had low proportions of impervious surface ($< 12\%$), and high proportions of agricultural land cover (70% to 94%). CONNECTIVITY OF OPEN AREA had a positive effect on species richness within 1000 m (Table I 2). Within 2000 m, the quadratic effect of IMPERVIOUS SURFACE on species richness was not significant, but the linear effect was, and the variable with the highest explanatory power for abundance was CONNECTIVITY OF WOODED AREA (Table I 2). PLANT DIVERSITY was not significant in any model.

After the Bonferroni correction ($p \times 3$), the effect of IMPERVIOUS SURFACE on abundance was still significant within 500 m but not anymore within 1000 m. For species richness, the factors with a significant effect after the Bonferroni correction were the quadratic function of IMPERVIOUS SURFACE within 500 m and the CONNECTIVITY OF OPEN AREA within 1000 m. The best model fit was achieved for the 1000 m radius model (AIC = 377.23), though the low ΔAIC between the 1000 m and the 500 m models (< 2 , Table I 2) indicates that both models are equally well supported by the data. For subsequent analyses, we kept IMPERVIOUS SURFACE and $\text{Impervious surface}^2$ as explanatory variables, and 500 m as the most relevant focus scale.

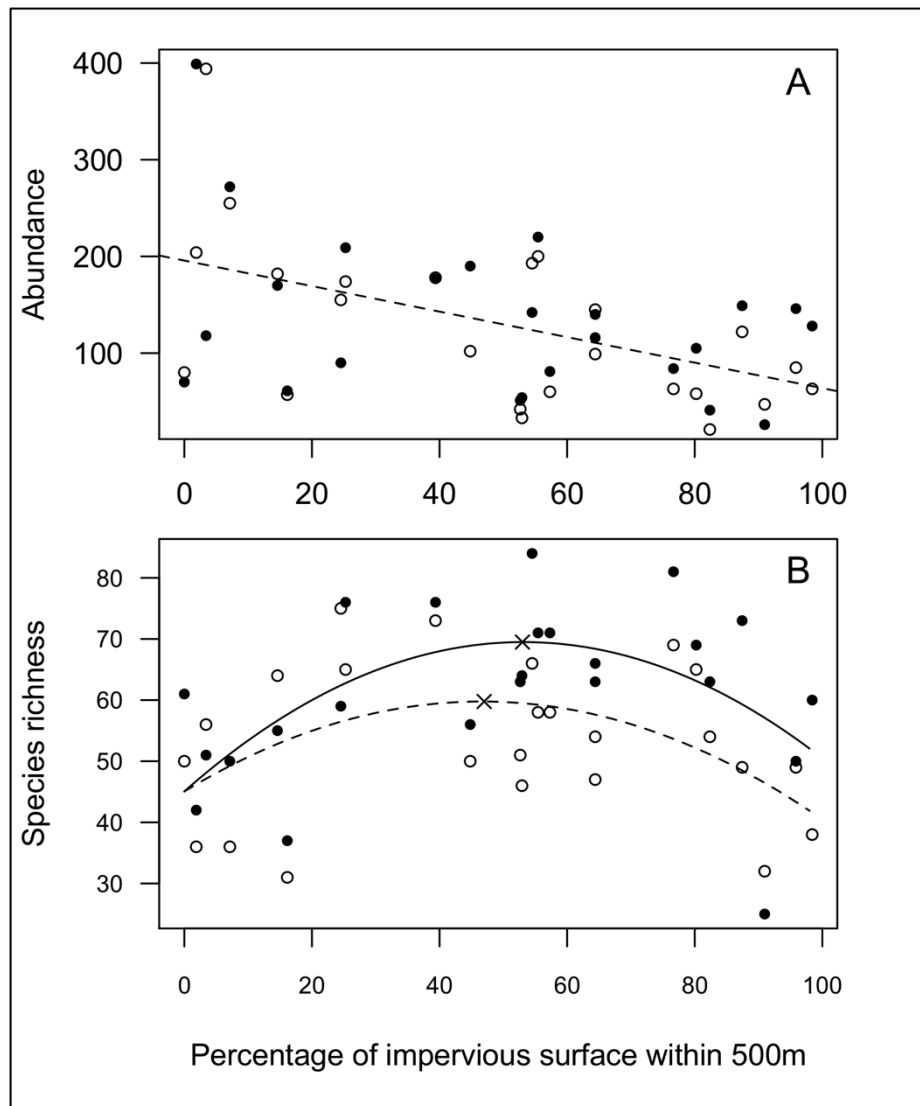


Figure I 4 : Effect of impervious surface percentage within 500 m on the abundance and species richness of bees. A. Abundance of bees (filled circles and full line = 2011, open circles and dashed line = 2012); B. Species richness of bees (filled circles= 2011, open circles=2012) Model species richness = IMPERVIOUS SURFACE (Year) + (IMPERVIOUS SURFACE² (Year)).

Table I 2: Generalized linear models for bee abundance and species richness depending on landscape variables. Results of generalized linear models with abundance or species richness as dependent variables and landscape variables as independent variables. The effect of independent variables was nested in the year to account for interannual. *AIC = Akaike Information Criterion. P-value significant after the Bonferroni correction (i.e $p \times 3$) has been applied are written in bold.

Dependent variable	Radius (m)	AIC*	Independent variable	F value	p
Abundance	500	13.14	Impervious surface	$F_{2,45} = 6.54$	0.003 (-)
			Impervious surface ²		
			Connectivity of open area		
			Connectivity of wooded area		
			Plant diversity		
Abundance	1000	18.31	Impervious surface	$F_{2,45} = 3.57$	0.036 (-)
			Impervious surface ²		
			Connectivity of open area		
			Connectivity of wooded area		
			Plant diversity		
Abundance	2000	19.19	Impervious surface		
			Impervious surface ²		
			Connectivity of open area		
			Connectivity of wooded area	$F_{2,45} = 3.1$	0.055 (+)
			Plant diversity		
Species richness	500	378.8	Impervious surface	$F_{2,45} = 3.4$	0.043 (+)
			Impervious surface ²	$F_{2,43} = 7.8$	0.001 (-)
			Connectivity of open area		
			Connectivity of wooded area		
			Plant diversity		
Species richness	1000	377.23	Impervious surface	$F_{2,45} = 3.5$	0.039 (+)
			Impervious surface ²	$F_{2,43} = 3.36$	0.045 (-)
			Connectivity of open area	$F_{2,41} = 7.66$	0.002 (+)
			Connectivity of wooded area		
			Plant diversity		
Species richness	2000	388.45	Impervious surface	$F_{2,45} = 3.25$	0.048 (+)
			Impervious surface ²		
			Connectivity of open area		
			Connectivity of wooded area		
			Plant diversity		

III C. Bee community composition and structure

The occurrence frequency of bee species based on their functional traits was analyzed with selected GLM at the 500 m radius also (Table I 3). The occurrence frequency of bees depending on their nesting behavior and their parasitism had a quadratic relation with IMPERVIOUS SURFACE (Figure I 5A an 5B). The effect was higher for cavity-nesting than for soil-nesting species. The occurrence frequency of bees was highest in sites with an average of 50% impervious surface for parasitic species (Figure I 5B) and of 56% impervious surface for cavity-nesting species. The occurrence frequency of bees depending on their tongue length changed with increasing IMPERVIOUS SURFACE as there were more long-tongued species ($F_{2,4463} = 4316.7$, $p < 0.001$) in urbanized sites (Figure I 5C). CONNECTIVITY OF OPEN AREA had no effect on any functional traits. There was no effect of any landscape variable on social behavior and body size (ITD).

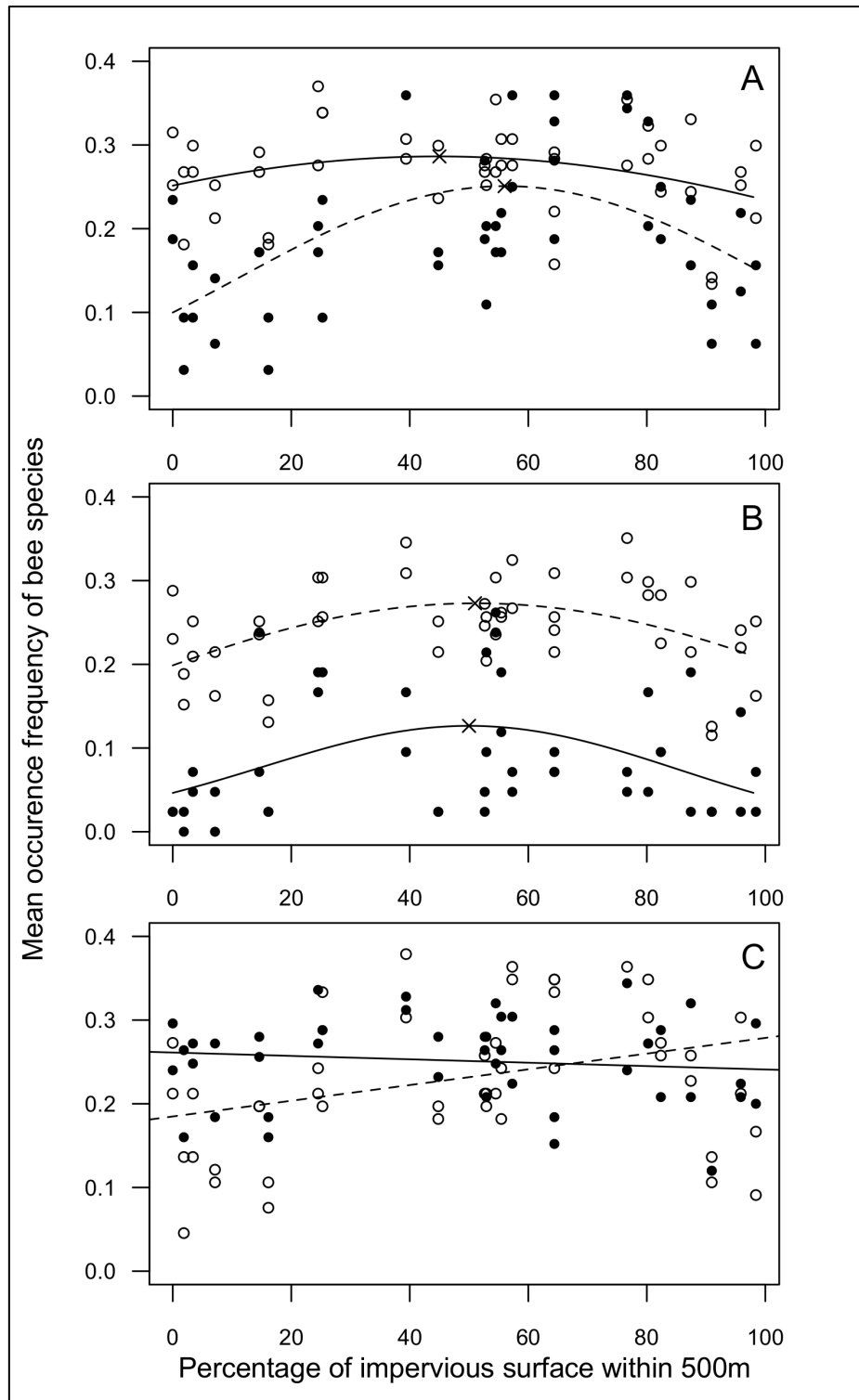


Figure 15 : Effect of the proportion of impervious surface within 500 m on species occurrence based upon functional traits. A. Nesting behavior (filled circles and full line = cavity-nesting species, open circles and dashed line = soil-nesting species); B. Parasitic or host behavior (filled circles and full line = parasitic species, open circles and dashed line = host species) species; C. Tongue length (filled circles and full line = short-tongued species, open circles and dashed line = long-tongued species).

Table I 3: Generalized linear models for the occurrence frequency of bee species depending on functional traits and landscape variables within 500 m. Results of generalized linear models with the occurrence frequency of bee species as dependent variables and landscape variables in interaction with functional traits as independent variables. The effect of independent variables was nested in the year to account for interannual. The effect of quadratic term of impervious surface proportion (Impervious surface²) was higher on cavity-nesting than on soil-nesting bee species, and on non-parasitic than on parasitic bees species. The effect of impervious surface proportion was higher for long-tongued than for short-tongued species. *NS = non significant. P-value significant after the Bonferroni correction has been applied (i.e. $p \times 5$) are written in bold.

Functionnal traits	Landscape variables	Residual deviance	<i>p</i>
Body size	Impervious surface	NS*	NS
	Impervious surface ²	NS	NS
Nesting	Impervious surface	$F_{2,9159} = 10079$	0.003 (+)
	Impervious surface ²	$F_{2,9157} = 10063$	< 0.001 (-)
Parasitism	Impervious surface	NS	NS
	Impervious surface ²	$F_{2,11173} = 11342$	0.0076 (-)
Sociality	Impervious surface	NS	NS
	Impervious surface ²	NS	NS
Tongue length	Impervious surface	$F_{2,9159} = 10125$	< 0.001 (-)
	Impervious surface ²	$F_{2,9157} = 10118$	0.032 (+)

IV. Discussion

Our study aimed to investigate the impact of urbanization on wild bee communities. We found there were fewer individuals in sites with higher levels of urbanization, and there were more species in sites with an intermediate proportion of impervious surface. In addition, the composition of the wild bee community changed in relation to the nesting behavior of the species along the urbanization gradient.

Over two years of survey using both sweep nets and pan traps to study the effect of urbanization on the wild bee community, 291 bee species were recorded, which represents nearly 79% of the predicted number of species in the study area. Intensive sampling of bees usually leads to low number of singletons because the numbers of bee specimens and that of singletons are negatively correlated (Williams, Minckley & Silveira 2001). Indeed, our number of singletons represented 20% of our total number of species, which is low compared to the average of 28% (range 9-54%) recorded in 44 studies of bee communities over a range of temporal and spatial scales (Williams *et al.* 2001). This suggests that the bee fauna in Grand Lyon was thoroughly surveyed or that the requirements of rare bee species (floral or nesting resources) may not be present in our study area, so these species were not detected even as singletons.

This figure of 291 accounts for nearly a third of the 912 wild bee species known in France (Leonhardt *et al.* 2013). In comparison, 262 bee species were recorded by net-collecting over 5 years in about 20 localities within the city of Berlin in Germany (Saure 1996), that is 46% of the reportedly 574 wild bee species in this country (Leonhardt *et al.* 2013). In the city center and suburbs of Poznań, Poland, 104 bee species (or 19% of the national total of 537; Leonhardt *et al.* 2013) were collected by sampling bees with yellow pan traps and insect nets every 7–10 days from April to September for 3 years (2006–2008; Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012). While direct comparison between these figures and ours is not possible due to the differences in the methodology used, it indicates nevertheless that the Lyon area did harbor a diverse bee fauna. This result may be linked to the geographical location of the Grand Lyon which is at the temperate-Mediterranean interface (Lelièvre, Sala & Volaire 2010). Climate has an important role in the establishment of wild bee communities and Mediterranean climate is known to be favorable for wild bees (Michener 1979).

Parasitic bee community structure follows that of the remaining bee community, since their species richness and abundance depend on those of their hosts (Sheffield *et al.* 2013). Indeed, several studies suggest that parasitic species are good indicators of ecosystem health and stability (Combes 1996; Morand & Gonzalez 1997; Marcogliese 2004; Horwitz & Wilcox 2005; Hudson, Dobson & Lafferty 2006; Wood *et al.* 2007). In our study, parasitic species represented 17% of all species. By comparison, Banaszak-Cibicka and Żmihorski (2012) found 12% parasitic species over a total of 104 species in the city of Poznań, Poland, which has 560 000 inhabitants over 261.8 km² and is

distant of 1469 km from Lyon. The proportion of parasitic species at a national level is similar in Poland (23%, 122 species) and in France (21%, 195) ($\chi^2 = 0.27$, $df = 1$, $p = 0.6$). However, the proportion of parasitic species captured in urban areas, with respect to the species proportions at the national scale, was significantly greater in our study in France compared to the Polish one (Mantel-Haenszel: $\chi^2 = 7.3$, $df = 1$, $p < 0.01$). The relationship between the number of parasitic bee species and the proportion of impervious surface was curvilinear with a maximum at an intermediate proportion of impervious surface (50%). Guild profiles are specific to habitats, and disturbance do not have the same effect on different guilds (Moretti *et al.* 2009; Sheffield *et al.* 2012; Neame *et al.* 2013). Parasitic bees play a stabilizing role in bee communities (Combes 1996; Sheffield *et al.* 2013). They are the first to respond to disturbances. Therefore, a high diversity of parasitic species may reflect a higher stability and a higher diversity of habitats in these landscapes.

We found that an increasing proportion of impervious surface negatively affected bee abundance. Soil-nesting bees represented 86% of the total number of specimens recorded in our study and also the largest number of species. Indeed, these species represented 63% of the total species richness along our urbanization gradient, even if the occurrence frequency of soil-nesting bees slowly decreased with increasing proportion of impervious surface. In urban sites, resources for ground-nesting bees are less abundant because of the predominance of impervious surface and this would likely jeopardize the establishment of soil-nesting bees. Furthermore, 15 of the 25 most abundant species were soil-nesting and social, so that these species may be over-represented in our pan trap captures simply owing to their social behavior. Indeed, social bee species tend to be active for a longer period than solitary species. The attractiveness pattern of pan traps may also explain this negative relationship between bee abundance and urbanization. The effectiveness of pan traps is inversely related to the abundance of flowers in their surroundings (Roulston *et al.* 2007; Baum & Wallen 2011). In urban green areas where we exposed our pan traps, flowers were concentrated in flowerbeds that usually provide a large and year-long floral display to bees (Fetridge *et al.* 2008). But in sites with less impervious surface, bees probably had to fly longer distances between adjacent forage resources and pan traps attractiveness may therefore have been better in these habitats.

To predict diversity and species composition changes in urban systems, urban areas can be modeled using the disturbance heterogeneity model (Kolasa & Rollo 1991; Porter, Forschner & Blair 2001). This model specifically incorporates spatial (as opposed to temporal) disturbances to account for increased habitat diversity and suggests that when the proportion of disturbed habitat reaches 50%, the area has maximal heterogeneity (Porter *et al.* 2001). When the proportion of disturbed habitat increases or decreases beyond this value, the area becomes more homogeneous. Following this disturbance heterogeneity model, maximum heterogeneity should lead to peak species diversity at 50% impervious surface (Porter *et al.* 2001), since such

surfaces can be considered as disturbed and mainly unusable habitats for bees, especially ground-nesting ones. Indeed, urban disturbances eliminate potential ground nesting habitats because of impervious surface (Porter *et al.* 2001). In our study, the response of bee diversity to urbanization was consistent with this model with maximum species diversity at 53% impervious surface in 2011 and 47% in 2012. The city center is largely composed of abiotic elements such as paved streets, sidewalks, and buildings with planted trees and flowerbeds usually as sole green elements. In contrast, the periurban landscape, although heavily disturbed too, usually includes many gardens and green recreation areas, as well as roadsides with vegetation that provide more suitable habitats for ground-nesting bees. Fully urbanized areas may thus provide fewer resources for bees in comparison with periurban areas that have around 50% impervious surface and, thus, can harbor more diverse floral and nesting resources (Fetridge *et al.* 2008).

In our study, we took botanical information into account by recording plant species richness over two 50 m perpendicular transects at each site. This variable, which included all flowering plant species (Spermaphytes), had no effect on bee species richness, which was surprising given the importance of floral diversity on bee diversity (Potts *et al.* 2003b). We probably should have focused on the diversity of flowers that are actually visited by bees to better assess the importance of this factor.

In addition to richness and abundance, we studied the changes of the community structure along the urbanization gradient by the studying functional traits of bee species. Within all families, bees present a diverse assemblage of functional traits (Michener 2007; Williams *et al.* 2010), which makes it difficult to characterize the community as a whole, especially when habitat comparisons are the topic of investigation (Sheffield *et al.* 2013). Urbanized landscapes usually include some green areas that can provide forage resources for a diversity of wild bees (Gaston *et al.* 2005a; Frankie *et al.* 2005). These landscapes may also contain diverse nesting opportunities, such as bare soil, dead stems and manmade cavities (McFrederick & LeBuhn 2006; Ahrné *et al.* 2009). In our study, soil-nesting and short-tongued bees were little affected by urbanization, whereas cavity-nesting species and long-tongued species were more numerous in moderately and highly urbanized areas, respectively. For nesting behavior, our result is in agreement with several studies that report a greater abundance of cavity-nesting bee species in periurban and urban areas compared to sites with less impervious surface (Zanette *et al.* 2005; Cane *et al.* 2006; Matteson *et al.* 2008). Even if cavity-nesting species richness reached a maximum in sites with intermediate proportion of impervious surface, there were more cavity-nesting bee species in urbanized areas than in more natural ones. The hypothesis here is that cavity-nesting bees may find more nesting resources in urbanized habitats because of manmade cavities (McFrederick & LeBuhn 2006; Hernandez *et al.* 2009). Concerning tongue-length, long-tongued species can visit flowers with short or long corolla (Kirk & Howes 2012), so they may be less affected than short-tongued species

by the changes in floral resources that may occur over an urbanization gradient. Overall, these patterns were not unexpected, since nesting behavior and tongue length are not independent functional traits. Indeed, most ground nesting species were Halictidae and Andrenidae, which are also short-tongued, while cavity nesting species were Megachilidae, which are mostly long-tongued.

Flight distance is related to body size (Gathmann & Tscharntke 2002; Araújo *et al.* 2004; Greenleaf *et al.* 2007), and it influences the ability of bees to recolonize disturbed sites (Williams *et al.* 2010). Thus, we expected larger species to be less affected by urbanization or by the connectivity of open area (Klein *et al.* 2008). Yet, none of the landscape variables had a significant effect on the body size of bees along our urbanization gradient. Although, this functional trait is important for determining species responses to landscape changes, there are opposing predictions for these responses (Henle *et al.* 2004; Cane *et al.* 2006; Winfree *et al.* 2007; Klein *et al.* 2008). Even if small species (< 3 mm; Klein *et al.* 2008) have limited abilities to recolonize disturbed habitats, this may be counterbalanced by the fact that they require less food resources than large species (> 5 mm; Klein *et al.* 2008) and so may be better able to maintain their populations in disturbed habitats, such as urbanized areas (Williams *et al.* 2010). It is known that social bees have a better adaptability to disturbance than solitary species (Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012), and that solitary species are more sensitive to disturbance in temperate grasslands (Steffan-Dewenter *et al.* 2006). However, none of the landscape variables had a significant effect on the proportion of social species. In our study, most of the social bees were soil-nesting (94%), and we found that cavity-nesting species were more numerous in urbanized sites, thus this soil-nesting preference may counterbalance the social status.

Among many human activities that promote biotic homogenization, urbanization is one of the strongest (McKinney 2006). Urban biotic communities reflect adaptations to the physical environment as well as the biotic interactions (such as predation and competition) that occur in these environments (Rebele 1994; Niemelä 1999). Species along an urban gradient can be classified into three distinct categories reflecting their response to urbanization (Witte *et al.* 1985; McIntyre 2000): avoidance, adaptation, and exploitation (Blair 2001). Witte, Diesing & Godde (1985) even use the terms 'urbanophobes' and 'urbanophiles' to describe negative and positive responses to urbanization, respectively, and Kuhn, Brandl & Klotz (2004) added the term 'moderately urbanophilic' species that are most abundant in sites with intermediate proportion of impervious surface. Following this terminology, parasitic species and cavity nesting could be qualified as 'moderately urbanophilic', and long-tongued species as 'urbanophiles'.

Urbanization and agricultural intensification are two human activities that result in extensive changes of the landscape and its environment, and lead to the destruction or the fragmentation of natural habitats (Ahrné *et al.* 2009). In our study, three of the four sites with the lowest species richness had a high proportion of agricultural land cover (range 70-94%). Our urbanized sites thus seemed more favorable to a diverse

wild bee fauna than agricultural ones. High spatial and temporal instability of agricultural sites, associated with intensive agricultural practices (e.g. soil plowing, pesticide use, crop rotation, landscape simplification) are the main causes of bee diversity loss in farmland areas (Tscharntke *et al.* 2005; Goulson *et al.* 2008). Further studies are needed to test the hypothesis that, in a given context of fragmentation, urbanized landscapes are more favorable to a species-rich wild bee community than agricultural ones.

Overall, our results suggest that urbanized sites can provide forage and nesting resources for a large community of wild bee species, even if the landscapes with an intermediate proportion of impervious surface have a more diverse and abundant bee fauna. Flagship species are defined as 'known charismatic species that serve as a symbol or focus point to raise environmental consciousness' (Samways *et al.* 1995). Although their individual species may be difficult to identify (Kremen, Ullman & Thorp 2011), bees can collectively be considered as a flagship group of species and used to raise the awareness of city-dwellers to biodiversity, as we observed in this study (<http://www.urbanbees.eu>). Indeed, the loss of a charismatic species can affect people more than the loss of habitat, even when the loss of habitat is the very threat to the species (Entwistle, Dunstone & Mickleburgh 2000). Also, because bees are a key group of pollinators worldwide for both wild and cultivated entomophilous plants (Steffan-Dewenter *et al.* 2005; Danforth 2007), bees can be readily used to illustrate the importance of ecosystem services, ecosystem functions and natural capital. Focusing public attention on city-dwelling species such as wild bees provides great opportunities to demonstrate the importance of conservation to society. The perception of wildlife by society is crucial for effective conservation of biodiversity (Clucas, McHugh & Caro 2008; Home *et al.* 2009), and, since today 74% of the Europe's population lives in cities (United Nations 2007), it is both essential and urgent to raise the awareness of urban citizens on the importance for biodiversity conservation (Ramalho & Hobbs 2012).

Acknowledgments

We are grateful to all the specialists who identified our bee specimens: Holger Dathe for *Hylaeus* spp., Eric Dufrêne for *Nomada* spp. and *Sphecodes* spp., David Genoud for *Andrena* spp., Gerard Le Goff for *Anthophora* spp., *Amegilla* spp. and Megachilidae, Denis Michez for Melittidae, Alain Pauly for *Halictus* spp. and *Lasioglossum* spp., Stephan Risch for *Tetralonia* spp. and *Eucera* spp., Erwin Scheuchl for *Andrena* spp., and Robert Fonfria[†] for all other genera. We are grateful to Didier Betored for his help with the geographical data. We also thank Charlotte Visage for her great help and skills as coordinator of the Urbanbees project. We are grateful to Vincent Létoublon and the botanists of “Jardin Botanique de Lyon” for their plant identifications. Finally, we thank the persons who helped us in the field and contributed to the project: Jean Aptel, Frédéri Bac, Stan Chabert, Lucia Corredor, Lolita Domon, Fabrice Lafond, Nicolas Morison, Lola Motino and Frédéric Vyghen.

Supplementary information

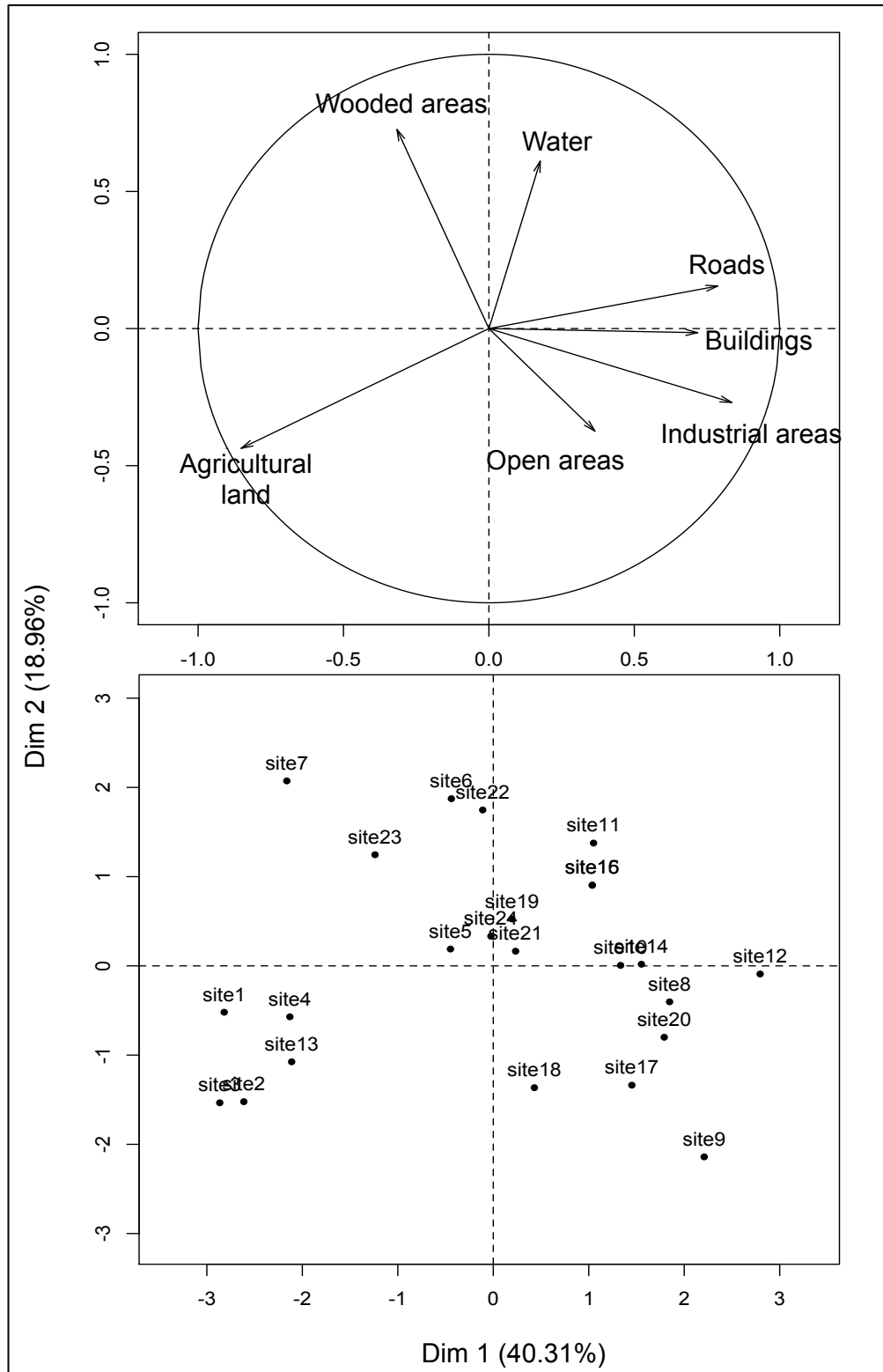


Figure I.S 1: Results of the principal component analyses on the landscapes variables over a 500 m radius.

Table I.S 1 : Information on the 24 sites of the study.

Site	City	Latitude	Longitude	Altitude (m)	UTM/WGS84 ellipsoid	Proportion of impervious surface within 500 m (%)	Plant diversity	Number of species	Number of specimens in pan-traps	Authority which provided the permit to sample bees
1	TALUYERS	45°37'09.4"N	4°43'50.1"E	187	31TFL 34919 53205	0	70	87	151	CREN Rhône-Alpes ¹
2	GENAS	45°44'16.6"N	5°3'13.4"E	225	31TFL 59773 66983	7.13	49	69	527	Farmer
3	FEYZIN	45°40'30"N	4°52'57.3"E	214	31TFL 46623 59662	1.87	37	58	604	Farmer
4	ST GERMAIN AU MT D'OR	45°53'10.30"N	4°47'12.60"E	199	31TFL 47461 81606	16.14	57	54	118	Farmer
5	BALAN	45°49'23.07"N	5°7'23.12"E	189	31TFL 64918 76582	44.81	39	72	292	CREN Rhône-Alpes ¹
6	CREPIEUX LA PAPE	45°48'06.1"N	4°53'51"E	172	31TFL 47451 73766	25.27	56	98	383	Veolia ² and CREN Rhône-Alpes ¹
7	MEYZIEU	45°48'03.1"N	5°00'03.4"E	179	31TFL 55492 73869	3.4	47	80	513	Synicat mixte pour l'aménagement et la gestion du Grand Parc de l'Animerie Jonage ³ , Société Anonyme d'Economie Mixte pour la gestion et l'Animation des équipements de Plein air et de Loisirs du Parc de Miribel Jonage ⁴ , and EARL de l'abbaye
8	LYON	45°44'52.45"N	4°53'42.3"E	165	31TFL 47405 67785	87.43	43	88	271	City of Lyon
9	SAINT-PRIEST	45°41'46.9"N	4°56'35.2"E	219	31TFL 51280 62148	80.23	23	99	163	City of Saint Priest
10	VILLEURBANNE	45°47'17.4"N	4°52'55.6"E	172	31TFL 46291 72234	55.44	73	96	420	City of Villeurbanne
11	LYON	45°47'3.9"N	4°51'22.1"E	188	31TFL 44282 71770	54.51	50	99	335	City of Lyon
12	LYON	45°46'20.92"N	4°49'47.03"E	213	31TFL 42259 70397	90.96	35	42	74	City of Lyon
13	CAILLOUX SUR FONTAINE	45°52'20"N	4°54'00.1"E	328	31TFL 29206 69886	14.6	25	87	352	Farmer
14	LYON	45°46'13.27"N	4°47'45.05"E	172	31TFL 39630 70101	76.67	39	99	147	City of Lyon
15	VILLEURBANNE	45°46'16.35"N	4°52'47.03"E	181	31TFL 46150 70346	64.4	18	85	262	City of Villeurbanne
16	LYON	45°43'27.1"N	4°49'37.3"E	166	31TFL 42172 65028	64.4	25	85	239	City of Lyon
17	VILLEURBANNE	45°45'23.90"N	4°55'8.16"E	190	31TFL 49237 68800	98.41	72	68	192	City of Villeurbanne
18	FRANCHEVILLE	45°44'28.48"N	4°44'10.25"E	217	31TFL 35061 66764	82.37	20	87	62	Grand Lyon ⁵
19	LIMONEST	45°50'02.2"N	4°46'28.8"E	395	31TFL 37826 77129	52.92	46	83	87	City of Limonest and Syndicat Mixte des Monts d'Or ⁶
20	MEYZIEU	45°46'2.05"N	5°00'30.4"E	210	31TFL 56169 70148	95.86	45	74	231	City of Meyzieu
21	STE FOY LES LYON	45°44'15.66"N	4°47'9.99"E	255	31TFL 36954 66454	57.3	54	87	141	City of Sainte Foy-lès-Lyon
22	GRIGNY	45°36'49.29"N	4°48'1.90"E	129	31TFL 40386 52704	39.37	62	104	355	City of Grigny and Syndicat Mixte du Rhône, des Iles et des Lônes ⁷
23	COLLONGES AU MT D'OR	45°49'49.67"N	4°49'55.19"E	249	31TFL 42288 76843	24.53	37	94	245	City of Collonges au Mont d'Or and Syndicat Mixte des Monts d'Or ⁸
24	MARCY L'ETOILE	45°47'46.12"N	4°42'53.84"E	283	31TFL 33279 72828	52.65	49	77	93	VetAgro Sup ⁹

¹ Conservatoire d'Espaces Naturels Rhône-Alpes (<http://www.cren-rhonealpes.fr/>)

² <http://www.veoliaeau.com/>

³ <http://www.grand-parc.fr/institutionnel/acteurs-synalim.asp>

⁴ <http://www.grand-parc.fr/institutionnel/acteurs-segapal.asp>

⁵ <http://www.grandlyon.com/>

⁶ <http://www.montsdor.com/>

⁷ <http://www.smrl.fr/>

⁸ <http://www.vetagro-sup.fr/>

Table I.S 2 : List of recorded bee species list and their functional traits.

Taxa	Family	Number of specimens	Inter-Tegular Distance (mm)	Tongue length	Parasitism	Social status	Nesting
<i>Amegilla albigena</i>	Apidae	14	3.02	Long	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Amegilla garrula</i>	Apidae	2	4.28	Long	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Amegilla quadrifasciata</i>	Apidae	8	3.80	Long	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Amegilla salviae</i>	Apidae	5	5.91	Long	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena aeneiventris</i>	Andrenidae	1	0.86	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Andrena agilissima</i>	Andrenidae	4	2.94	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena alfenella</i>	Andrenidae	3	1.33	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena alutacea</i>	Andrenidae	1	NA	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena angustior</i>	Andrenidae	4	1.88	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena barbilabris</i>	Andrenidae	2	2.34	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena bicolor</i>	Andrenidae	179	2.10	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena bimaculata</i>	Andrenidae	5	2.72	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena bucephala</i>	Andrenidae	1	2.15	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena carantonica</i>	Andrenidae	8	2.72	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena chrysosceles</i>	Andrenidae	21	1.97	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena cineraria</i>	Andrenidae	423	2.76	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena combinata</i>	Andrenidae	2	2.14	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena curvungula</i>	Andrenidae	28	2.38	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena decipiens</i>	Andrenidae	1	1.61	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena distinguenda</i>	Andrenidae	12	1.68	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena dorsata</i>	Andrenidae	111	2.03	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena fabrella</i>	Andrenidae	3	0.63	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Andrena falsifica</i>	Andrenidae	18	1.38	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena flavipes</i>	Andrenidae	351	2.36	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena florea</i>	Andrenidae	24	2.43	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena floricola</i>	Andrenidae	3	1.50	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena fulva</i>	Andrenidae	40	2.78	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena fulvago</i>	Andrenidae	38	2.06	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena fulvata</i>	Andrenidae	27	1.97	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena granulosa</i>	Andrenidae	1	2.11	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena gravida</i>	Andrenidae	63	2.59	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena haemorrhhoa</i>	Andrenidae	108	2.63	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena hattorfiana</i>	Andrenidae	2	2.71	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena helvola</i>	Andrenidae	1	2.09	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena humilis</i>	Andrenidae	6	2.23	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena labialis</i>	Andrenidae	2	2.70	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena labiata</i>	Andrenidae	10	1.78	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena lagopus</i>	Andrenidae	78	2.34	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena lathyri</i>	Andrenidae	5	2.68	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena marginata</i>	Andrenidae	1	1.95	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena minutula</i>	Andrenidae	154	1.43	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil

Table I.S 2: List of recorded bee species list and their functional traits. (continued)

Taxa	Family	Number of specimens	Inter-Tegular Distance (mm)	Tongue length	Parasitism	Social status	Nesting
<i>Andrena minutuloides</i>	Andrenidae	85	1.39	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena mitis</i>	Andrenidae	2	2.31	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena nana</i>	Andrenidae	1	1.58	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena nigroaenea</i>	Andrenidae	23	2.84	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena nitida</i>	Andrenidae	20	2.97	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena nitidiuscula</i>	Andrenidae	5	1.58	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena nitidula</i>	Andrenidae	1	NA	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Andrena niveata</i>	Andrenidae	1	1.51	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena nycthemera</i>	Andrenidae	3	2.90	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena ovatula</i>	Andrenidae	65	2.24	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena pandellei</i>	Andrenidae	8	2.17	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena paucisquama</i>	Andrenidae	1	2.13	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Andrena propinqua</i>	Andrenidae	41	2.04	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena pusilla</i>	Andrenidae	68	1.39	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Andrena ranunculi</i>	Andrenidae	3	1.75	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Andrena rhenana</i>	Andrenidae	35	2.17	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena rufula</i>	Andrenidae	1	1.13	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Andrena saxonica</i>	Andrenidae	2	0.63	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Andrena schencki</i>	Andrenidae	3	2.40	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena similis</i>	Andrenidae	3	2.34	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena simontornyiella</i>	Andrenidae	80	1.37	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Andrena spreta</i>	Andrenidae	2	NA	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Andrena strommella</i>	Andrenidae	16	1.58	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena subopaca</i>	Andrenidae	3	1.49	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Andrena tibialis</i>	Andrenidae	1	2.85	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena trimmerana</i>	Andrenidae	23	2.25	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Andrena vaga</i>	Andrenidae	16	2.76	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena ventralis</i>	Andrenidae	38	1.60	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Andrena viridescens</i>	Andrenidae	10	1.42	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Andrena vulpecula</i>	Andrenidae	1	1.98	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Andrena wilkella</i>	Andrenidae	7	2.15	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Anthidiellum strigatum</i>	Megachilidae	1	2.44	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Anthidium florentinum</i>	Megachilidae	95	3.65	Long	Non-parasitic	NA	NA
<i>Anthidium lituratum</i>	Megachilidae	2	1.67	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Anthidium manicatum</i>	Megachilidae	34	3.59	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Anthidium nanum</i>	Megachilidae	1	NA	Long	Non-parasitic	NA	NA
<i>Anthidium oblongatum</i>	Megachilidae	26	2.67	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Anthophora bimaculata</i>	Apidae	20	5.64	Long	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Anthophora furcata</i>	Apidae	2	NA	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Anthophora plumipes</i>	Apidae	282	4.33	Long	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Bombus campestris</i>	Apidae	4	2.20	Long	Parasitic	-	-
<i>Bombus hortorum</i>	Apidae	41	5.77	Long	Non-parasitic	Social	Soil

Table I.S 2: List of recorded bee species list and their functional traits. (continued)

Taxa	Family	Number of specimens	Inter-Tegular Distance (mm)	Tongue length	Parasitism	Social status	Nesting
<i>Bombus humilis</i>	Apidae	22	4.77	Long	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Bombus hypnorum</i>	Apidae	18	4.71	Long	Non-parasitic	Social	Cavity
<i>Bombus lapidarius</i>	Apidae	325	4.97	Long	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Bombus lucorum</i>	Apidae	21	4.49	Long	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Bombus magnus</i>	Apidae	1	2.30	Long	Non-parasitic	NA	NA
<i>Bombus pascuorum</i>	Apidae	490	4.32	Long	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Bombus pratorum</i>	Apidae	43	4.61	Long	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Bombus ruderatus</i>	Apidae	10	4.00	Long	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Bombus sylvarum</i>	Apidae	9	4.44	Long	Non-parasitic	Social	Cavity
<i>Bombus sylvestris</i>	Apidae	11	4.27	Long	Parasitic	-	-
<i>Bombus terrestris</i>	Apidae	341	6.15	Long	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Bombus vestalis</i>	Apidae	16	5.68	Long	Parasitic	-	-
<i>Ceratina callosa</i>	Apidae	2	1.02	Long	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Ceratina cucurbitina</i>	Apidae	91	1.45	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Ceratina cyanea</i>	Apidae	41	1.39	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Ceylalictus variegatus</i>	Halictidae	1	0.67	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Chelostoma florissomne</i>	Megachilidae	40	1.79	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Chelostoma proximum</i>	Megachilidae	2	0.60	Long	Non-parasitic	NA	NA
<i>Chelostoma rapunculi</i>	Megachilidae	13	1.63	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Coelioxys echinata</i>	Megachilidae	1	NA	Long	Parasitic	-	-
<i>Coelioxys elongata</i>	Megachilidae	2	NA	Long	Parasitic	-	-
<i>Coelioxys inermis</i>	Megachilidae	1	NA	Long	Parasitic	-	-
<i>Coelioxys quadridentata</i>	Megachilidae	2	1.13	Long	Parasitic	-	-
<i>Colletes cunicularius</i>	Colletidae	22	3.57	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Colletes daviesanus</i>	Colletidae	18	2.46	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Colletes fodiens</i>	Colletidae	2	2.60	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Colletes gallicus</i>	Colletidae	2	2.88	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Colletes hederæ</i>	Colletidae	23	3.23	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Colletes similis</i>	Colletidae	9	2.37	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Dasypoda hirtipes</i>	Melittidae	46	5.70	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Epeolus cruciger</i>	Apidae	1	1.86	Long	Parasitic	-	-
<i>Epeolus schummeli</i>	Apidae	1	NA	Long	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Epeolus variegatus</i>	Apidae	11	1.44	Long	Parasitic	-	-
<i>Eucera interrupta</i>	Apidae	4	0.67	Long	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Eucera longicornis</i>	Apidae	4	3.48	Long	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Eucera nigrescens</i>	Apidae	29	3.52	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Halictus eurygnathus</i>	Halictidae	2	NA	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Halictus gavarnicus</i>	Halictidae	3	1.15	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Halictus langobardicus</i>	Halictidae	9	4.24	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Halictus maculatus</i>	Halictidae	83	1.55	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Halictus Monilapis gr.</i>	Halictidae	212	2.04	Short	Non-parasitic	NA	NA
<i>Halictus quadricinctus</i>	Halictidae	108	2.93	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil

Table I.S 2: List of recorded bee species list and their functional traits. (continued)

Taxa	Family	Number of specimens	Inter-Tegular Distance (mm)	Tongue length	Parasitism	Social status	Nesting
<i>Halictus rubicundus</i>	Halictidae	9	2.18	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Halictus scabiosae</i>	Halictidae	267	2.43	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Halictus simplex</i>	Halictidae	21	1.90	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Halictus smaragdulus</i>	Halictidae	14	1.03	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Halictus subauratus</i>	Halictidae	236	1.62	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Halictus tumulorum</i>	Halictidae	22	1.49	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Heriades crenulatus</i>	Megachilidae	16	1.53	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Heriades truncorum</i>	Megachilidae	67	1.51	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hoplitis adunca</i>	Megachilidae	61	2.67	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hoplitis lepeletieri</i>	Megachilidae	1	NA	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hoplitis leucomelana</i>	Megachilidae	3	0.64	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hoplitis ravouxi</i>	Megachilidae	1	NA	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hoplitis tridentata</i>	Megachilidae	1	NA	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus angustatus</i>	Colletidae	1	1.06	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus annularis</i>	Colletidae	1	1.67	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus brevicornis</i>	Colletidae	11	1.02	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus clypearis</i>	Colletidae	15	0.86	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus communis</i>	Colletidae	157	1.23	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus cornutus</i>	Colletidae	2	1.42	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus difformis</i>	Colletidae	1	1.50	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus dilatatus</i>	Colletidae	6	1.34	Short	Non-parasitic	Solitary	NA
<i>Hylaeus duckei</i>	Colletidae	8	2.53	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus gibbus</i>	Colletidae	35	1.43	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus gredleri</i>	Colletidae	42	1.23	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus hyalinatus</i>	Colletidae	62	1.39	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus incongruus</i>	Colletidae	33	2.69	Short	Non-parasitic	Solitary	NA
<i>Hylaeus leptcephalus</i>	Colletidae	25	2.28	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus nigrinus</i>	Colletidae	1	1.62	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus paulus</i>	Colletidae	2	NA	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus pictipes</i>	Colletidae	54	1.05	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus punctatus</i>	Colletidae	47	1.19	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus punctulatus</i>	Colletidae	2	1.47	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus signatus</i>	Colletidae	1	1.81	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus sinuatus</i>	Colletidae	7	1.32	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Hylaeus tyrolensis</i>	Colletidae	6	NA	Short	Non-parasitic	NA	NA
<i>Hylaeus variegatus</i>	Colletidae	7	2.88	Short	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Lasioglossum aeratum</i>	Halictidae	1	1.06	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Lasioglossum albipes</i>	Halictidae	3	1.64	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Lasioglossum albocinctum</i>	Halictidae	35	2.52	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Lasioglossum bluethegeni</i>	Halictidae	20	1.43	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Lasioglossum brevicorne</i>	Halictidae	1	1.33	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Lasioglossum calceatum</i>	Halictidae	167	1.82	Short	Non-parasitic	Social	Soil

Table I.S 2: List of recorded bee species list and their functional traits. (continued)

Taxa	Family	Number of specimens	Inter-Tegular Distance (mm)	Tongue length	Parasitism	Social status	Nesting
<i>Lasioglossum discum</i>	Halictidae	1	4.40	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Lasioglossum euboense</i>	Halictidae	34	4.30	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Lasioglossum fulvicorne</i>	Halictidae	74	1.31	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum glabriusculum</i>	Halictidae	29	0.73	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Lasioglossum griseolum</i>	Halictidae	46	0.93	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Lasioglossum interruptum</i>	Halictidae	61	2.23	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Lasioglossum laevigatum</i>	Halictidae	1	1.84	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum laticeps</i>	Halictidae	284	1.48	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Lasioglossum lativentre</i>	Halictidae	21	1.55	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum leucozonium</i>	Halictidae	138	1.91	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum limbellum</i>	Halictidae	6	1.32	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum lineare</i>	Halictidae	395	1.42	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Lasioglossum lucidulum</i>	Halictidae	6	1.61	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum majus</i>	Halictidae	17	3.88	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum malachurum</i>	Halictidae	838	1.79	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Lasioglossum marginatum</i>	Halictidae	472	1.59	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Lasioglossum mediterraneum</i>	Halictidae	3	3.34	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Lasioglossum mesosclerum</i>	Halictidae	4	1.31	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Lasioglossum minutissimum</i>	Halictidae	21	0.86	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum minutulum</i>	Halictidae	1	1.25	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum morio</i>	Halictidae	358	1.10	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Lasioglossum nigripes</i>	Halictidae	6	1.97	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Lasioglossum nitidulum</i>	Halictidae	149	1.24	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum pallens</i>	Halictidae	12	1.59	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum pauperatum</i>	Halictidae	7	1.20	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Lasioglossum pauxillum</i>	Halictidae	565	1.24	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Lasioglossum politum</i>	Halictidae	1045	0.82	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Lasioglossum prasinum</i>	Halictidae	3	1.72	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum punctatissimum</i>	Halictidae	81	1.23	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Lasioglossum puncticolle</i>	Halictidae	1	1.49	Short	Non-parasitic	Social	Soil
<i>Lasioglossum pygmaeum</i>	Halictidae	32	1.30	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Lasioglossum sabulosum</i>	Halictidae	3	1.00	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum semilucens</i>	Halictidae	2	0.36	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Lasioglossum sexnotatum</i>	Halictidae	1	2.07	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum sexstrigatum</i>	Halictidae	2	2.55	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum subhirtum</i>	Halictidae	295	1.32	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Lasioglossum transitorium</i>	Halictidae	1	1.27	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Lasioglossum tricinctum</i>	Halictidae	4	1.25	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum villosulum</i>	Halictidae	168	1.33	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum xanthopus</i>	Halictidae	5	2.37	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lasioglossum zonulum</i>	Halictidae	24	1.91	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Lithurgus chrysurus</i>	Megachilidae	3	3.05	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity

Table I.S 2: List of recorded bee species list and their functional traits. (continued)

Taxa	Family	Number of specimens	Inter-Tegular Distance (mm)	Tongue length	Parasitism	Social status	Nesting
<i>Lithurgus cornutus</i>	Megachilidae	4	4.09	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Megachile analis</i>	Megachilidae	5	2.62	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Megachile centuncularis</i>	Megachilidae	20	2.72	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Megachile circumcincta</i>	Megachilidae	8	2.82	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Megachile dorsalis</i>	Megachilidae	2	2.63	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Megachile ericetorum</i>	Megachilidae	15	3.39	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Megachile maritima</i>	Megachilidae	1	NA	Long	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Megachile melanopyga</i>	Megachilidae	3	3.03	Long	Non-parasitic	Solitary	NA
<i>Megachile nigriventris</i>	Megachilidae	5	3.55	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Megachile parietina</i>	Megachilidae	1	3.87	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Megachile pilidens</i>	Megachilidae	11	2.67	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Megachile pyrenaee</i>	Megachilidae	12	1.63	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Megachile rotundata</i>	Megachilidae	15	2.32	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Megachile versicolor</i>	Megachilidae	1	3.14	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Megachile willughbiella</i>	Megachilidae	28	3.59	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Melecta albifrons</i>	Apidae	7	3.23	Long	Parasitic	-	-
<i>Melecta luctuosa</i>	Apidae	1	1.25	Long	Parasitic	-	-
<i>Melitta leporina</i>	Melittidae	27	2.39	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Melitta nigricans</i>	Melittidae	2	NA	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Nomada alboguttata</i>	Apidae	1	1.70	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomada atroscutellaris</i>	Apidae	4	1.00	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomada bifasciata</i>	Apidae	6	1.96	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomada distinguenda</i>	Apidae	1	1.05	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomada fabriciana</i>	Apidae	18	1.58	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomada ferruginata</i>	Apidae	9	1.11	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomada flava</i>	Apidae	10	1.99	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomada flavoguttata</i>	Apidae	72	1.16	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomada flavopicta</i>	Apidae	3	1.57	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomada fucata</i>	Apidae	2	1.88	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomada goodeniana</i>	Apidae	6	2.24	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomada guttulata</i>	Apidae	2	1.21	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomada lathburiana</i>	Apidae	30	2.18	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomada panzeri</i>	Apidae	1	1.64	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomada ruficornis</i>	Apidae	2	1.81	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomada succincta</i>	Apidae	2	2.18	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomada tridentirostris</i>	Apidae	1	1.15	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomada zonata</i>	Apidae	11	1.67	Long	Parasitic	-	-
<i>Nomioides minutissimus</i>	Halictidae	8	0.80	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Osmia aurulenta</i>	Megachilidae	4	2.88	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Osmia bicolor</i>	Megachilidae	2	2.70	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Osmia bicornis</i>	Megachilidae	97	3.51	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Osmia brevicornis</i>	Megachilidae	6	2.18	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity

Table I.S 2: List of recorded bee species list and their functional traits. (continued)

Taxa	Family	Number of specimens	Inter-Tegular Distance (mm)	Tongue length	Parasitism	Social status	Nesting
<i>Osmia caerulea</i>	Megachilidae	27	2.35	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Osmia cornuta</i>	Megachilidae	194	3.36	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Osmia dives</i>	Megachilidae	1	NA	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Osmia ferruginea</i>	Megachilidae	1	NA	Long	Non-parasitic	NA	NA
<i>Osmia gallarum</i>	Megachilidae	2	NA	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Osmia inermis</i>	Megachilidae	10	3.12	Long	Non-parasitic	Social	Cavity
<i>Osmia leiaana</i>	Megachilidae	2	2.67	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Osmia melanogaster</i>	Megachilidae	13	2.84	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Osmia niveata</i>	Megachilidae	14	2.46	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Osmia rufohirta</i>	Megachilidae	3	2.53	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Osmia spinulosa</i>	Megachilidae	1	2.03	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Osmia submicans</i>	Megachilidae	12	2.16	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Panurgus dentipes</i>	Andrenidae	58	1.67	Short	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Pseudapis diversipes</i>	Halictidae	4	1.78	Short	Non-parasitic	NA	Soil
<i>Sphecodes albilabris</i>	Halictidae	2	2.18	Short	Parasitic	-	-
<i>Sphecodes croaticus</i>	Halictidae	3	1.18	Short	Parasitic	-	-
<i>Sphecodes ephippius</i>	Halictidae	9	1.45	Short	Parasitic	-	-
<i>Sphecodes ferruginatus</i>	Halictidae	6	1.42	Short	Parasitic	-	-
<i>Sphecodes gibbus</i>	Halictidae	2	1.71	Short	Parasitic	-	-
<i>Sphecodes longulus</i>	Halictidae	14	0.95	Short	Parasitic	-	-
<i>Sphecodes majalis</i>	Halictidae	2	1.29	Short	Parasitic	-	-
<i>Sphecodes miniatus</i>	Halictidae	1	0.99	Short	Parasitic	-	-
<i>Sphecodes monilicornis</i>	Halictidae	57	1.48	Short	Parasitic	-	-
<i>Sphecodes niger</i>	Halictidae	2	1.00	Short	Parasitic	-	-
<i>Sphecodes pellucidus</i>	Halictidae	1	0.36	Short	Parasitic	-	-
<i>Sphecodes puncticeps</i>	Halictidae	1	1.08	Short	Parasitic	-	-
<i>Sphecodes reticulatus</i>	Halictidae	2	1.21	Short	Parasitic	-	-
<i>Sphecodes rufoventris</i>	Halictidae	2	1.22	Short	Parasitic	-	-
<i>Sphecodes scabricollis</i>	Halictidae	3	0.27	Short	Parasitic	-	-
<i>Stelis minuta</i>	Megachilidae	1	1.34	Long	Parasitic	-	-
<i>Stelis punctulatissima</i>	Megachilidae	20	2.59	Long	Parasitic	-	-
<i>Tetralonia malvae</i>	Apidae	257	2.61	Long	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Tetraloniella alticincta</i>	Apidae	1	1.04	Long	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Tetraloniella dentata</i>	Apidae	3	1.46	Long	Non-parasitic	Solitary	Soil
<i>Thyreus ramosus</i>	Apidae	1	2.40	Long	Parasitic	-	-
<i>Thyreus truncatus</i>	Apidae	1	NA	Long	Parasitic	-	-
<i>Triepeolus tristis</i>	Apidae	2	NA	Long	Parasitic	-	-
<i>Xylocopa iris</i>	Apidae	1	4.33	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Xylocopa valga</i>	Apidae	13	6.59	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity
<i>Xylocopa violacea</i>	Apidae	30	6.54	Long	Non-parasitic	Solitary	Cavity

NA= none available

Table I.S 3 : Significant correlation between landscape variables.

Radius = 500 m

	Impervious surface	Agricultural land	Wooded area	Open area	Connectivity of wooded area
Agricultural land	-0.75				
Wooded area	-0.45	-			
Open area	-	-	-		
Connectivity of wooded area	-	-	0.74	-	
Connectivity of open area	-	-	-	-	-

Radius = 1 000 m

	Impervious surface	Agricultural land	Wooded area	Open area	Connectivity of wooded area
Agricultural land	-0.81				
Wooded area	-0.5	-			
Open area	-	-	-		
Connectivity of wooded area	-	-	0.64	-	
Connectivity of open area	-	-	-		

Radius = 2 000 m

	Impervious surface	Agricultural land	Wooded area	Open area	Connectivity of wooded area
Agricultural land	-0.82				
Wooded area	-0.47	-			
Open area	-	-	-		
Connectivity of wooded area	-	-	0.5	-	
Connectivity of open area	-	-	-	0.71	-

CHAPITRE 2

LES RELATIONS PLANTES-ABEILLES LE LONG D'UN GRADIENT D'URBANISATION



Avant propos et résumé

Dans le chapitre I, nous avons vu qu'une grande diversité d'abeilles vivait en milieu urbain et que la composition de la communauté d'abeilles changeait le long du gradient d'urbanisation. Nous avons étudié les traits fonctionnels concernant le parasitisme, la nidification, la socialité, la taille du corps et la taille de la langue. Comme nous avons considéré les données des filets et des coupelles, nous n'avons pas étudié l'évolution de la spécialisation au pollen des abeilles.

La généralisation peut se mesurer à deux échelles, celle des espèces ou celle du réseau, c'est à dire l'ensemble des interactions entre deux communautés d'espèces. Le degré de généralisation des plantes et des insectes floricoles a été étudié et discuté longuement, et un continuum allant d'une spécialisation extrême à une généralisation complète se retrouve dans divers systèmes. La plupart des études sur les réseaux plantes-insectes floricoles, au lieu d'étudier la communauté entière, se focalise sur quelques espèces de plantes et leurs associations avec les insectes floricoles qui les visitent ou, tout du moins, mettent en jeu des guildes de plantes et de pollinisateurs reliés les uns aux autres. Bien qu'il existe beaucoup d'exemples d'interactions plante insectes floricoles tant hautement spécialisées et que très généralisées, la distribution de ces interactions le long du continuum généralisation-spécialisation reste peu claire.

Les facteurs environnementaux de l'habitat peuvent perturber les interactions plantes-insectes floricoles. Pour étudier l'influence des facteurs environnementaux sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes, certaines études prennent en compte des gradients naturels. L'intérêt de l'approche en gradient est qu'elle permet d'examiner la variation d'un seul facteur environnemental alors que les autres restent aussi constants que possible. Dans la littérature, de nombreux articles examinent les patterns de variation dans les réseaux plantes-pollinisateurs le long de gradients environnementaux (insularité, altitude, latitude), mais à ce jour une seule a spécifiquement regardé les changements de spécialisation le long d'un gradient d'urbanisation croissante.

A cause de son rôle dans la fragmentation de l'habitat et de la diminution des milieux semi-naturels, l'urbanisation est une des causes les plus fréquentes de la diminution de la biodiversité. Les sites urbanisés sont caractérisés par une grande diversité florale, dominée par des variétés de fleurs horticoles et une plus longue période de floraison. L'urbanisation peut alors réduire la diversité d'espèces d'insectes pollinisateurs et agir sur le comportement des insectes floricoles et donc perturber leurs interactions avec les plantes. Bien que toutes les fleurs horticoles ne fournissent pas de ressources pour les pollinisateurs, un certain nombre d'espèces, incluant les abeilles, interagissent avec ces ressources florales. En effet, comme nous

l'avons vu dans le chapitre I, de nombreuses espèces d'abeilles peuvent persister dans les zones urbanisées. Parmi tous les insectes floricoles, les abeilles (Hymenoptera : Anthophila) sont les pollinisateurs plus efficaces pour beaucoup de plantes. Les abeilles ne visitent pas les fleurs au hasard, et à l'échelle des espèces, elles affichent deux types de fidélité alimentaire : la constance florale et l'oligolectie. La constance florale est la tendance temporaire des insectes floricoles à visiter séquentiellement des fleurs conspécifiques, tandis que l'oligolectie est une spécialisation fixe partagée par tous les individus d'une même espèce. L'oligolectie concerne uniquement les besoins en pollen, et les espèces d'abeilles sont en trois catégories, monolectiques, oligolectiques ou polylectiques, selon qu'elles utilisent un, peu, ou de nombreux taxons pour récolter le pollen.

Dans cette partie, j'ai étudié l'évolution des interactions plantes-abeilles le long d'un gradient d'urbanisation. Mes questions de recherches étaient: 1) Les interactions sont-elles plus spécialistes ou généralistes dans les milieux urbanisés ?; et 2) Est-ce que les abeilles dépendent plus d'un profil de fleur particulier dans les milieux urbains ?

Cette étude était basée uniquement sur les relevés filet. Pendant deux minutes le collecteur observait un taxon. Si pendant ces deux minutes une abeille (domestique ou sauvage) était capturée sur la fleur, les relevés duraient 5 minutes de plus, sinon la prospection de ce taxon s'arrêtait. Ici, un taxon était une espèce dans le cas des plantes natives, naturalisées ou exotiques, et une variété dans le cas des espèces ornementales. Pour tous les sites comportant des espèces ornementales, je disposais d'une liste des variétés présentes fournie par les personnes responsables de ces secteurs. Tous les taxons de plantes prospectés étaient déterminés in situ ou, si la détermination de la plante était incertaine, par des botanistes spécialistes. Afin d'évaluer l'abondance de fleurs, chaque taxon était associé à un indice de floribondité défini comme suit: 0= 1 unité florale, 1 = 2 à 10 unités florales, 2 = 11 à 100, 3 = 101 à 1000, et 4 > 1000. De plus, la dispersion des inflorescences de chaque taxon était déterminée en regroupant les plantes en deux catégories: agglomérées, si les inflorescences étaient groupées en amas, et dispersées, si les inflorescences étaient éparpillées sur l'aire d'étude.

J'ai construit 48 réseaux d'interactions plantes-abeilles. Des analyses de ces réseaux ont été réalisées afin de déterminer les indices de spécialisation à l'échelle des réseaux et des espèces et un indice de dépendance de la communauté d'abeilles à chaque taxon de plante. J'ai ainsi pu étudier l'évolution du généralisme des réseaux et des espèces le long du gradient d'urbanisation. Le profil des plantes était caractérisé par leur statut floral, horticoles (ornementales et exotiques) ou spontanées (natives et naturalisées), leur abondance, le nombre de mois durant lesquels les plantes avaient

été observées en fleur et leur dispersion. J'ai donc pu déterminer l'influence du profil de fleur sur la dépendance des abeilles aux fleurs dans les milieux urbanisés (>55% de surface imperméable à 500m).

J'ai obtenu 2656 liens et 6545 interactions entre 256 espèces d'abeilles et 391 taxons de plantes. Le nombre de taxons de plantes, de même que le nombre d'espèces d'abeilles, avait une relation linéaire positive, ainsi qu'une relation quadratique avec l'urbanisation. De plus, le nombre de liens était plus élevé en milieu urbanisé qu'en milieu plus naturel. Le degré de généralisation, que ce soit à l'échelle du réseau ou à l'échelle des espèces n'évoluait pas le long du gradient. Par contre, la proportion de surface imperméable avait un effet quadratique sur la fréquence d'occurrence moyenne des espèces d'abeilles polylectiques, mais aucun sur celle des abeilles oligolectiques. Les sites urbanisés présentaient plus de plantes horticoles que les sites plus naturels. En milieu urbain, les abeilles dépendaient plus des taxons de plantes spontanées, abondants et ayant une longue période de floraison.

La relation quadratique entre les nombres d'espèces d'abeilles, de liens et de taxons de plantes et l'urbanisation confirme les résultats du chapitre I, c'est à dire que les milieux périurbains présentent une meilleure biodiversité que les milieux semi-naturels ou les milieux urbains. La diversité des abeilles et des taxons de plantes, ainsi que le nombre de liens étaient plus forts en milieu urbain qu'en milieu semi-naturel. A l'inverse du nombre de liens, le nombre d'espèces d'abeilles était plus corrélé avec la diversité de fleurs qu'avec l'urbanisation. Ceci confirme que, même dans des milieux urbanisés, les plantes peuvent jouer un rôle important pour la diversité d'abeilles. La flore des milieux urbains, tels que les parcs et les jardins, est souvent dominée par des plantes exotiques ou des variétés de plantes ornementales, ce qui tend à diminuer le nombre d'espèces d'abeilles oligolectiques en faveur des espèces polylectiques. Même si les abeilles visitaient autant les plantes horticoles que les plantes spontanées, ces dernières avaient une plus grande valeur pour la communauté d'abeilles. Les ressources offertes par les plantes exotiques sont souvent moins accessibles que celles des plantes natives pour la faune d'insectes natifs. Les plantes natives, si elles présentent des ressources adaptées, semblent donc essentielles pour maintenir la faune d'abeilles dans les milieux urbains.

Changes and stability in plant-bee mutualistic networks along an urbanization gradient

A soumettre à Oikos

Laura Fortel¹, Mickaël Henry^{1,2}, Bernard E. Vaissière^{1,2}

1 INRA, UR 406 Abeilles et Environnement, Avignon, France,

2 UMT Protection des Abeilles dans l'Environnement, Avignon, France.



Epeolus fallax – ©Hugues Mouret

Abstract

Environmental factors affect plant-floral visitor networks, but the effect of urbanization has been little studied though a diverse bee (Hymenoptera: Anthophila) fauna is often present even in city centers. We analyzed plant-bee networks over two years in 24 sites along an urbanization gradient in Grand Lyon, France. Throughout the gradient, we noted 6545 interactions between 256 bee species and 391 flowering plant taxa recorded over a 100 m radius at each site. The number of bee species and plant taxa, the number of links, and the proportion of horticultural plant taxa all increased with the level of urbanization. Furthermore, the bee diversity and the number of links had a curvilinear relationship with the proportion of impervious surface, indicating that both were highest in sites with an intermediate proportion of urbanization. Diversity of flowering plant taxa had a higher explanatory power on bee species diversity than urbanization, but a lower explanatory power on the number of links. Generalization measures did not vary with urbanization neither at the network level nor at the species level. The origin status, floral abundance, and flowering duration of a plant taxon all affected positively the dependence of the bee community to this specific plant taxon, with a significant interaction of all three factors. Thus spontaneous plants with abundant flowering over a long period were most beneficial for the bee community. But for the species richness of bees, the best model included only floral abundance, flowering duration and their interaction. Thus, from an operational standpoint, managers interested in preserving an abundant and diverse bee fauna in urban parks and recreational areas should aim to use plant taxa that bloom over a long period and provide a large floral display with nectar and pollen, and manage their land to favor spontaneous species.

I. Introduction

Generalization is an attribute that can apply at the species level, and also at the network level where the degree of generalization characterizes an entire interaction network, representing an assemblage of species and their interaction partners (e.g. mutualistic plant-flower visitor networks, predator-prey relationships; Blüthgen, Menzel & Blüthgen 2006). The degree of generalization of plants and flower visitors in relation to each other has been studied and debated extensively, and a continuum from extreme specialization to full generalization can be found in various systems (Jordano 1987; Waser *et al.* 1996; Olesen & Jordano 2002; Bascompte *et al.* 2003; Novotny & Basset 2005; Waser & Ollerton 2006). Although there are well-documented examples of both highly specialized and highly generalized plant-flower visitor interactions, the distribution of these interactions along the generalization-specialization continuum remains unclear (Kay & Schemske 2004).

Environmental factors may disrupt plant-floral visitor interactions, and natural gradients of various types and scales can be useful tools to study the effects of such factors on the structure and functioning of ecosystems (Vitousek & Matson 1991; Hawkins *et al.* 2003). Using such a gradient approach makes it possible to investigate the variation of a single factor while many of the other environmental variables remain as constant as possible (Devoto *et al.* 2005). Several studies have thus looked at the patterns of variation in plant-floral visitor networks along environmental gradients in diverse ecological situations and at a range of spatial scales. For example, some studies looked for patterns in response to variations in altitude, latitude or insularity (Ollerton & Cranmer 2002; Olesen & Jordano 2002), landscape complexity (Steffan-Dewenter & Tschardt 1999; Tschardt & Brandl 2004), and successional stage following disturbance (Potts, Dafni & Ne'eman 2001; Potts *et al.* 2003a). But only one study to date looked specifically at the changes in plant-floral visitor networks in response to urbanization (Geslin *et al.* 2013). It was done in planted plots with only 6 plant species located along a gradient of urbanization and it found that increased levels of urbanization led to a decrease in the number of interactions between wild pollinators and plants of an experimental plant community (Geslin *et al.* 2013).

Urbanization is defined as mosaics of impervious and permeable surfaces that harbor regularly disturbed habitats (Sattler *et al.* 2010). Because it leads to an increase in habitat fragmentation and a decrease in green areas, urbanization is one of the most frequent causes of biodiversity loss (Naeem *et al.* 1995; Tylianakis *et al.* 2010). Yet urbanized environments are also characterized by a high floral diversity dominated by horticultural varieties (Thompson *et al.* 2003; Gaston *et al.* 2005a; b; Frankie *et al.* 2005; Acar, Acar & Eroğlu 2007; Loram *et al.* 2007), and a long period with flowers in bloom (Neil & Wu 2006). Urbanization may then affect the foraging behavior of floral visitors, and disrupt plant-floral visitor interactions (Aizen &

Feinsinger 1994; Lennartsson 2002; Hennig & Ghazoul 2012). Not all horticultural plants provide nectar or pollen resources for floral visitor (Comba *et al.* 1999a; b), but an array of species, including bees (Hymenoptera: Anthophila) do interact with these hosts (Saure 1996; Tommasi *et al.* 2004; Eremeeva & Sushchev 2005; Frankie *et al.* 2005, 2013). Indeed, many bee species can persist in urbanized areas (Saure 1996; McFrederick & LeBuhn 2006; Fetridge *et al.* 2008; Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012). Among all flower-visiting insects, bees (Hymenoptera: Anthophila) are reportedly the most efficient pollinators for many plants (Kearns *et al.* 1998; Klein *et al.* 2007; Potts *et al.* 2010a). Bees do not visit flowers haphazardly, and at the species level, they display two kinds of foraging fidelity: floral constancy and oligolecty (Cane & Spipes 2006). Floral constancy is the temporary tendency of floral visitors to sequentially visit conspecific flowers, whereas oligolecty is a fixed specialization shared by all individuals of a given species. Oligolecty concerns only pollen foraging, and bee species are classified as monolectic, oligolectic, or polylectic, depending on whether they use one, few, or many pollen host taxa. In addition to its implications for plant reproductive biology, specifically concerning floral adaptation and reproductive isolation through pollinator preference, the degree of specialization in plant use by bees therefore relates to important behavioral preferences and patterns of resource use.

In this study, we investigated the changes in plant-bee interactions along an urbanization gradient using the entire flora available to them. Specifically, we addressed the following questions: 1) Are mutualistic plant-bee interactions more generalized or more specialized in urban environment?, and 2) Do bees in urban environment depend on particular characteristics of the flower populations and what are the resulting management implications ?

II. Material and methods

II A. Study site

The study was conducted in the urban community of Grand Lyon, France, which includes 58 towns around Lyon (45° 46'N, 4° 50'E) and covers an area of 516 km². With approximately 1.3 million inhabitants ("Insee Rhône-Alpes - Agglo Grand Lyon (ZT9GL)" 2013), this urban community consists of diverse ecosystems ranging from densely populated urban areas to intensive agricultural landscapes or semi-natural grasslands. The climate of Lyon is at the temperate-Mediterranean interface. Located in the Rhône valley, the wind commonly blows from the south. The 30-year annual average temperature is 12°C with a minimum of 3°C in January and a maximum of 21°C in July ("InfoClimat" 2011).

We selected 24 sites in green areas, parks or gardens following a increasing gradient of impervious surface (from 10 to 95%) over a two kilometer radius in different directions from the downtown Lyon area, and secured appropriate authorizations from the different authorities for each of them (farmer, city,... ; see Fortel *et al.* in press). Thus, eight sites were covered by less than 30% of impervious surface, eight by a proportion between 30 and 70 %, and the remaining eight by more than 70% of impervious surface. All sites were distant by more than two kilometers from each other to prevent overlapping bee communities (Zurbuchen *et al.* 2010).

II B. Bee survey

We used insect nets to survey the bee community and its relation to the floral community (Westphal *et al.* 2008). At each study site, we surveyed an area over a 100 m radius to record all flowering plant taxa except for grasses (Poaceae) since we found no record of wild bees foraging on flowers in the Poaceae family in Europe. A plant taxon was a species in the case of native, naturalized, or exotic plants, and a variety in the case of ornamentals (data provided by the staff of city services) because different varieties of a given species can produce very different amounts of nectar and pollen rewards (Comba *et al.* 1999a; b). Each plant taxon encountered was determined in the field or, when identification was uncertain, some vegetative and floral parts were collected and put into a plant-press in order to be identified by botanists of the Botanical Garden of Lyon. A floral unit was an individual flower or an inflorescence for taxa such as Asteraceae, and flower distribution was noted as 'scattered' when floral units were spread all over the survey area or as 'patchy' when floral units were clustered into distinct patches. For each taxon, we assessed floral abundance using a log scale by considering all floral units over the surveyed area and using an index defined as follows: 0 = 1 floral unit, 1 = 2-10 floral units, 2 = 11-100, 3 = 101-1000, 4 > 1000 floral units.

When the flower inventory over the survey area was completed, for each taxon the floral units over the whole survey area (scattered taxa) or over the largest patch (patchy taxa) were observed for two minutes. If no foraging activity was detected, observation stopped. But if a bee (wild or not) was seen foraging, the scouting of the taxon lasted five more minutes and all non-*Apis* bees were captured during these 7 minutes. Even if honey bees (*Apis mellifera*) were observed during sampling, they were not considered in this study so that ‘bees’ will be used synonymously with ‘wild bees’ in the following unless stated otherwise.

Net surveys were conducted over two years (2011 and 2012) from March until September on a monthly basis by a range of observers so that they lasted between five and eight days (weather did not permit to do these observations in October in both years). Net samplings were performed only during periods of good weather for foraging activity (maximum temperature $\geq 15^{\circ}\text{C}$, sunny sky or with scattered clouds only, and wind speed ≤ 15 km/h; Kevan & Baker 1983). All the specimens were frozen for later processing. Individuals were then pinned, labeled, and sent for identification to species to the respective authority for each genus (see Acknowledgements). All voucher specimens are now deposited in the bee collection of INRA Avignon. For taxonomy, we followed the nomenclature of Kuhlmann *et al.* (2013) (see Table II S2 for the entire species list) and the pollen diet specialization was obtained from published records (Westrich 1989; Amiet *et al.* 1999, 2001, 2004, 2007, 2010).

II C. Data analysis

In this study, a link was defined as a binary relationship reflecting the joined presence of a bee specimen of a given species and a flowering plant taxon at a given place and time, and an interaction was the number of occurrence of such a link. For each of our 24 sites on both years, we constructed a bipartite ecological network, which described the interactions between the plant and bee communities. This network was defined as a matrix describing links between communities of P flowering plant taxa and B bee species over each survey area of 100 m radius. Our 48 networks were $P \times B$ contingency tables, where each cell entry depicted the number of links recorded between a specific pair of bee species and plant taxon. In the matrix, nonzero elements represented observed visitations while zeros represented the absence of link. Network size (M), which is given as $M = B \times P$, is a biodiversity measure indicating the maximum number of observable interactions.

Many network descriptors have been proposed (Dormann *et al.* 2009), but most studies only use one or few (e.g. Blüthgen *et al.* 2006; Vázquez *et al.* 2007; Ollerton *et al.* 2007; Thébault & Fontaine 2008). The generalization level in network analyses can be considered either at the species level or at the network level, and so we used a

different measure for each level. The measurements used most commonly to characterize network generalization are the *connectance* (Jordano 1987; Winemiller 1989; Fonseca & Ganade 1996; Olesen & Jordano 2002; Devoto *et al.* 2005) and the mean number of links per species (Kay & Schemske 2004). But these measurements are problematic when comparing networks of different sizes (Blüthgen *et al.* 2006), and so we used the standardized two-dimensional Shannon entropy index (H_2') to assess generalization at the network level (Blüthgen *et al.* 2006). At the species level, we used the standardized Kullback–Leibler distance (d' ; Blüthgen, Menzel & Blüthgen 2006). The advantages of these indicators are that they make use of quantitative recordings, and that the generalization level of a species includes information about the generalization level of all of its partners. Both H_2' and d' are standardized to range from 0 (highly generalized) to 1 (highly specialized). We performed generalized linear models (GLM) to investigate the relationship between these two generalization indicators as response variables and the proportion of impervious surface within 500 m (Fortel *et al.* in press), the quadratic effect of the proportion of impervious surface (Fortel *et al.* in press), and the taxa diversity of flowering plants over the survey area at each site as explanatory variables.

Beside the network analysis at the species level, we also used the binary trait of the pollen diet specialization of each bee species, i.e. polylectic for generalists and oligolectic for specialists. We performed GLM analyses to investigate the relationship between the occurrence frequency of bee species as response variable and the proportion of impervious surface within 500 m, its quadratic effect, and the taxa diversity of flowering plants over the survey area at each site as explanatory variables in interaction with pollen diet specialization of the bee species.

To estimate the dependence of the bee community in urban environments upon particular characteristics of the flower populations, we focused in urbanized sites defined as those with > 55% of impervious surface (Fortel *et al.* in press). The response variable was the dependence of the bee community on the plant taxa (*strength*; sensu Bascompte, Jordano & Olesen 2006). The *strength* of a plant taxon is defined as the sum of the dependences of the bee species relying on this plant taxon (the dependence expresses the proportion of interactions between a bee species with each plant taxon). It is a weighted measure of the importance of this plant taxon from the perspective of the bee community. High *strength* indicates a high relevance of a plant taxon for the bees in the network, which may, but need not, be a sign of specialization. Floral functional traits can be important factors structuring flower-visitor networks (Stang, Klinkhamer & Van Der Meijden 2006; Dalsgaard *et al.* 2008). Here we focused on two floral functional traits to take into account the origin status and the flowering duration of plants. For the origin, flowering plants were grouped in two categories, namely ‘spontaneous’ (including native and naturalized plants) and ‘horticultural’ (including exotic and ornamental plants). Information on the origin status were obtained from Klotz, Kühn & Durka (2002) and the USDA, ARS, National Genetic Resources Program. The flowering duration of a plant taxon was the number

of months during which it was recorded in our survey. A stepwise model simplification based on AIC (Akaike Information Criterion) values was performed to test the effect of these two variables and also flower abundance and distribution on the *strength* of plant taxa, performing linear mixed-effects models. To take into account the phylogenetic position of plant taxa as well as their surrounding flora at each site, we used the plant genus and the taxa diversity of flowering plants at each site as random effects. We also investigated the attractiveness of all plant taxa at each site depending on its floral functional traits. We took into account visited and not visited flowers of each site each year, and performed a step-by-step selection based on AIC values to test the effect of the flowering duration, the origin status, the abundance and distribution of floral units on the species richness of visiting bees. As above, we used the plant genus and taxa diversity of flowering plants at each site as random effects.

Network parameters were calculated using the package *bipartite* in R 2.12.0 (Dormann, Gruber & Fründ 2008; Dormann *et al.* 2009; R Development Core Team 2010; Dormann 2011). For all GLMs, we first tested the year effect alone, when it was not significant, we did not take it into account in the analyses, but when it was significant we nested explanatory variables in the year. Generalized linear models and linear mixed-effects models were performed using the R package “*nlme*” (Pinheiro *et al.* 2010).

II D. Correcting for potential methodological biases

When describing the interaction structure of plant-floral visitor network, most published studies suppose that all partners coexist and are simultaneously active in pollen presentation or floral visit. However, in year-long systems such as ours non-coincident phenologies may create ‘forbidden links’ (*sensu* Jordano *et al.* 2003), that is, pairwise interactions that cannot occur. In studies aimed at describing the diversity of a given group (such as bees here), multiple samplings over successive months and years are advisable to account for seasonal and inter-annual variations (Devoto *et al.* 2005). This problem has already been discussed (Jordano 1987; Olesen & Jordano 2002; Bascompte *et al.* 2003; Jordano *et al.* 2003; Bascompte & Jordano 2007) and its impact on the parameters used to describe network properties (several of which are used in the present study) has not been analyzed in details for plant-floral visitor networks (Medan *et al.* 2005). In this study, we pooled together the interaction data recorded each month at each site for each year to generate a “snapshot network” of each site to capture the essence of the interaction structure of these communities over each year, regardless of seasonal variation.

Recent studies have stressed the influence of sampling effort and network asymmetry, i.e. species asymmetry defined as: $(B - P)/(B + P)$, on network properties (Waser *et al.* 1996; Ollerton & Cranmer 2002; Olesen & Jordano 2002; Vázquez & Aizen 2004; Devoto *et al.* 2005; Blüthgen *et al.* 2007). In the present study, our data came from a standardized intensive sampling protocol repeated eight times per year. This method is particularly appropriate for our sampling sites given the unimodal and strongly seasonal reproductive phenology of the communities studied, where the activity of most plants and floral visitors are markedly concentrated in May and June (Devoto *et al.* 2005; Michener 2007). To our knowledge, among more than forty available studies on complete plant-floral visitor networks (see Ollerton & Cranmer 2002; Olesen & Jordano 2002; Vázquez *et al.* 2009), few have attempted to generate webs at more than one site (e.g. Moldenke & Lincoln 1979, 5 sites; Primack 1983, 5 sites; Medan *et al.* 2002, 2 sites; Vázquez & Simberloff 2003, 8 sites). Furthermore, in these studies the sampling efforts at each site ranged from eight days (Moldenke & Lincoln 1979) to 92 days (Primack 1983) as estimated by Ollerton & Cranmer (2002). Our sampling effort is thus well within the range of these studies. As it is standardized on all sites and dependent on the number of plant taxa, we did not take it into account in the analyses. However, we investigated the effects of network asymmetry by using corrected metrics (abbreviated $d'_{corrected}$), derived from the residuals from a linear regression of d' against network asymmetry.

III. Results

III A. Characterization of networks

Overall, a total of 2656 links and 6545 interactions between 256 bee species and 391 plant taxa were recorded. The link between *Hypericum perforatum* (Hypericaceae) and *Lasioglossum politum* (Halictidae) was the most frequent one (82 interactions, i.e., 1.25% of the total interactions observed). *Taraxacum* sect. *ruderalia* was the plant taxon visited by the highest number of bee species (68, i.e., 27% of the total number of bee species) and *L. politum* was the bee species visiting the highest number of plant taxa (114, i.e., 29% of the total number of plant taxa). Our 48 networks (24 sites over two years) included 10 to 66 bee species (mean = 39.7, median = 40.5) and 6 to 60 flowering plant taxa (mean = 29.4, median = 28.5; Table II 1). Bee species belonged to six families and 32 genera while plant taxa belonged to 64 families and 247 genera. *Bombus pascuorum* visited the highest number of plant taxa in most networks (13 out of 24) and *Taraxacum* sect. *ruderalia* was the plant taxon the most visited in the highest number of networks (6 out of 24). The 48 networks contained 5 to 31 bee species observed only once (mean = 19.5, median = 20), and 12 to 146 singleton interactions (mean = 58.2, median = 52; Table II 1), i.e. interactions between a specific bee species and a specific plant taxon that were observed only one time. The number of network links (L) varied between 15 and 178 (mean = 80.7, median = 71.5; Table II 1). The mean number of plant taxa per bee species varied between 1.1 and 3.2 (mean = 1.9, median = 1.8; Table 1). The proportion of oligolectic bee species within a network range between 0 and 32.4 % (mean = 14%, median = 13.1%; Table II 1). Horticultural plant taxa represented 0 to 54.9% of the total taxa diversity of flowering plants of the sites (mean = 6.5%, median = 2.9%; Table II 1).

The year had an effect on the number of links and the number of bee species, but not on number of plant taxa or the proportion of horticultural plant taxa. The network number of bee species and plant taxa, the number of links, and the proportion of horticultural plant taxa were positively affected by the proportion of impervious surface ($F_{1,45} = 11.27, p < 0.001$; $F_{1,46} = 10.27, p = 0.0024$; $F_{1,45} = 9.76, p < 0.001$; $F_{1,45} = 5.67, p = 0.0065$, respectively; Figure II 1 and 2). Furthermore, the bee diversity and the number of links had a curvilinear relationship with the proportion of impervious surface ($F_{1,43} = 6.88, p = 0.0026$; $F_{1,43} = 3.89, p = 0.028$, respectively), indicating that both were highest in sites with an intermediate proportion of urbanization. Taxa diversity of flowering plants had a higher explanatory power on bee diversity ($F_{1,45} = 25.04, p < 0.001$) than urbanization (AIC = 363.03 and 373.55 respectively), but a lower explanatory power on the number of links ($F_{1,45} = 32.53, p < 0.001$; AIC = 466.63 and 451.65, respectively).

Table II 1: Characterization of 24 plant-bee networks located in the Rhône region, France (2011/2012).

Site	City	Latitude	Longitude	Proportion of impervious surface within 500 m	Total taxa diversity of flowering plants	Number of bee species (B)	Number of plant taxa (P)	Network size (M)	System symmetry (B+P) (B+P)	Number of links (L)	Number of interactions (I)	Number of singleton bee species	Number of singleton interactions	Mean number of plant taxa per bee species (LB)	Number of oliglectic bee species	Number of polylectic bee species	Network number of spontaneous taxa	Network number of horticultural taxa
1	TALUVERS	45°37'09.4"N	4°43'50.1"E	0	86/133	41/23	26/19	1066/437	0.22/0.1	64/40	83/63	25/13	51/29	1.56/1.74	13/4	28/19	26/19	0/0
2	GENAS	45°44'16.6"N	5°3'13.4"E	7.13	59/94	32/30	23/23	736/690	0.16/0.13	56/52	94/124	15/14	41/33	1.76/1.73	3/5	28/23	22/23	1/0
3	FEYZIN	45°40'30"N	4°52'57.3"E	1.87	38/62	22/10	18/6	396/60	0.10/0.25	39/15	80/18	11/5	25/12	1.77/1.5	20	20/9	18/5	0/1
4	ST GERMAIN AUMITDOR	45°53'10.30"N	4°47'12.60"E	16.14	47/84	26/18	23/13	598/234	0.06/0.16	42/24	58/31	9/14	31/20	1.62/1.33	5/1	20/16	23/13	0/0
5	BALAN	45°49'23.07"N	5°7'23.12"E	44.81	69/124	33/30	20/26	680/780	0.25/0.07	46/52	74/71	16/18	31/40	1.39/1.73	4/4	27/21	20/26	0/0
6	CREPIEUX LA PAPE	45°48'06.1"N	4°53'51"E	25.27	98/130	48/40	34/34	1632/1360	0.17/0.08	97/65	142/84	20/23	73/51	2.02/1.63	10/7	36/31	34/34	0/0
7	MEYZIEU	45°48'03.1"N	5°00'03.4"E	3.4	61/71	27/29	22/17	594/493	0.10/0.26	45/41	59/60	17/20	35/31	1.67/1.41	4/3	22/24	21/17	1/0
8	LYON	45°44'52.45"N	4°53'42.3"E	87.43	54/118	46/24	21/31	966/1054	0.37/0.05	67/61	118/105	27/12	46/41	1.46/1.79	10/11	36/23	19/30	2/1
9	SAINT-PRIEST	45°41'46.9"N	4°56'35.2"E	80.23	99/174	60/51	51/56	3060/2856	0.08/-0.05	178/149	322/246	28/18	124/105	2.97/2.92	5/9	52/41	23/36	28/20
10	VILLEURBANNE	45°47'17.4"N	4°52'55.6"E	55.44	70/100	58/37	28/30	1624/1110	0.35/0.1	118/87	277/191	29/19	76/62	2.03/2.35	4/4	50/31	26/30	2/0
11	LYON	45°47'3.9"N	4°51'22.1"E	54.51	49/80	65/42	35/25	2275/1050	0.30/0.25	168/68	332/112	27/24	105/52	2.58/1.62	4/4	58/36	34/24	1/1
12	LYON	45°46'20.92"N	4°49'47.03"E	90.96	27/65	18/17	13/14	234/238	0.16/0.1	25/33	40/55	9/10	14/23	1.39/1.94	1/2	17/13	12/13	1/1
13	CAILLOUX SUR FONTAINE	45°52'20"N	4°54'00.1"E	14.6	31/58	29/14	16/7	464/98	0.29/0.33	38/15	42/17	23/11	34/13	1.31/1.07	4/0	25/13	16/7	0/0
14	LYON	45°46'13.27"N	4°47'45.05"E	76.67	105/172	66/59	54/60	3564/3540	0.1/-0.01	168/159	297/235	28/25	117/116	2.55/2.69	16/8	47/49	49/56	5/4
15	VILLEURBANNE	45°46'16.35"N	4°52'47.03"E	64.4	131/133	56/38	60/37	3360/1406	-0.03/0.01	178/89	245/136	26/20	146/69	3.18/2.34	4/7	51/31	49/29	11/9
16	LYON	45°43'27.1"N	4°49'37.3"E	64.4	73/124	54/44	35/29	1880/1276	0.21/0.21	120/80	166/139	21/23	88/61	2.22/2.05	8/5	43/38	32/29	3/0
17	VILLEURBANNE	45°45'23.90"N	4°55'8.16"E	98.41	57/88	44/27	27/18	1188/486	0.24/0.2	76/40	130/63	24/13	52/28	1.73/1.48	3/1	39/26	24/18	3/0
18	FRANCHEVILLE	45°44'28.48"N	4°44'10.25"E	82.37	76/119	54/39	37/39	1988/1521	0.19/0	105/85	215/154	26/16	74/63	1.94/2.18	5/5	47/33	36/39	1/0
19	LIMONEST	45°50'02.2"N	4°46'28.8"E	52.92	69/132	53/24	35/26	1855/624	0.2/-0.04	91/40	136/53	31/15	67/32	1.72/1.67	5/3	47/21	31/25	4/1
20	MEYZIEU	45°46'2.05"N	5°00'30.4"E	95.86	58/104	41/32	20/19	820/608	0.34/0.25	72/49	124/87	19/16	49/32	1.76/1.53	6/9	35/22	16/18	4/1
21	STE FOY LES LYON	45°44'15.66"N	4°47'9.99"E	57.3	72/109	54/45	37/33	1998/1485	0.19/0.15	131/83	192/127	24/18	98/62	2.43/1.84	5/9	47/34	36/33	1/0
22	GRIGNY	45°36'49.29"N	4°48'1.90"E	39.37	85/163	64/52	46/41	2944/2132	0.16/0.12	174/100	395/185	22/24	124/73	2.72/1.92	6/13	56/37	45/40	1/1
23	COLLONGES AUMITDOR	45°49'49.67"N	4°49'55.19"E	24.53	57/104	48/46	32/32	1536/1472	0.20/0.18	94/82	202/106	22/21	63/64	1.96/1.78	7/12	39/30	31/32	1/0
24	MARCY L'ETOILE	45°47'46.12"N	4°42'53.84"E	52.65	68/94	46/40	35/30	1610/1200	0.14/0.14	91/71	146/104	22/23	61/57	1.98/1.78	10/7	34/31	34/24	1/6

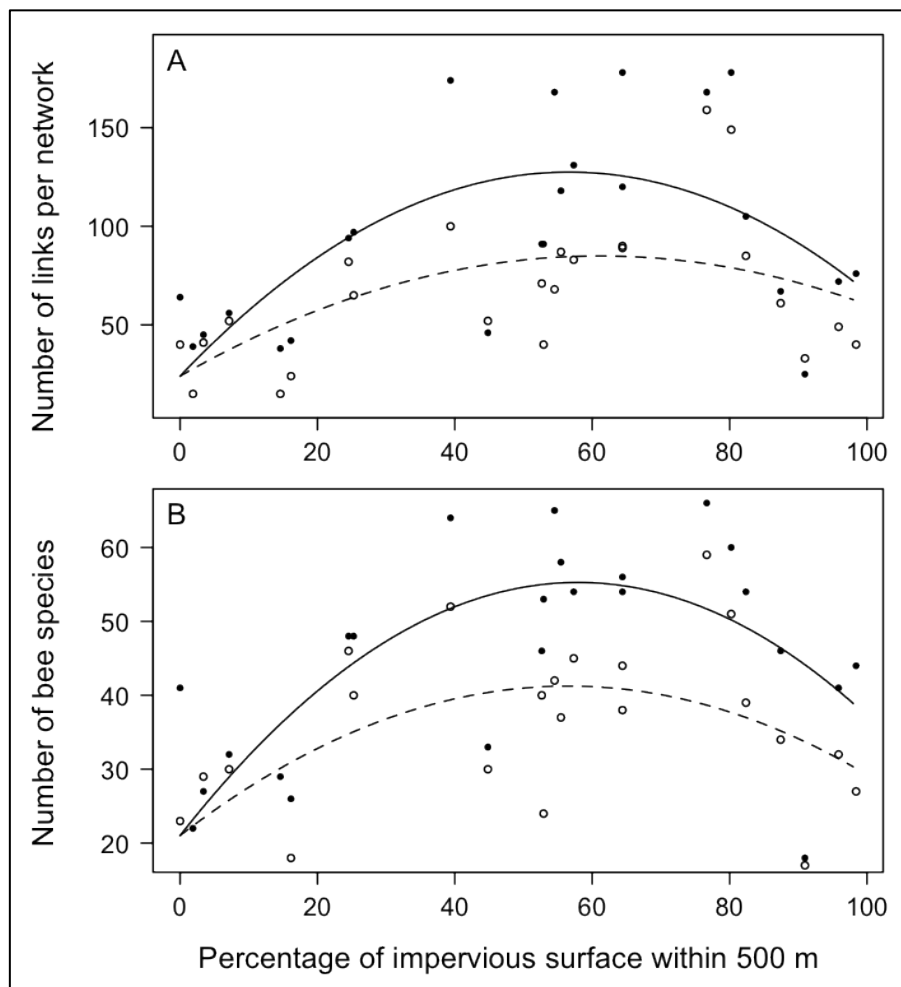


Figure II 1: Effect of the percentage of impervious surface with 500 m on the number of links and number of bee species over the two years of sampling. A. Number of links per network (filled circles= 2011, open circles=2012); B. Number of bee species (filled circles and full line = 2011, open circles and dashed line = 2012). Models = response variable ~ Proportion of impervious surface (Year) + (Proportion of impervious surface)² (Year).

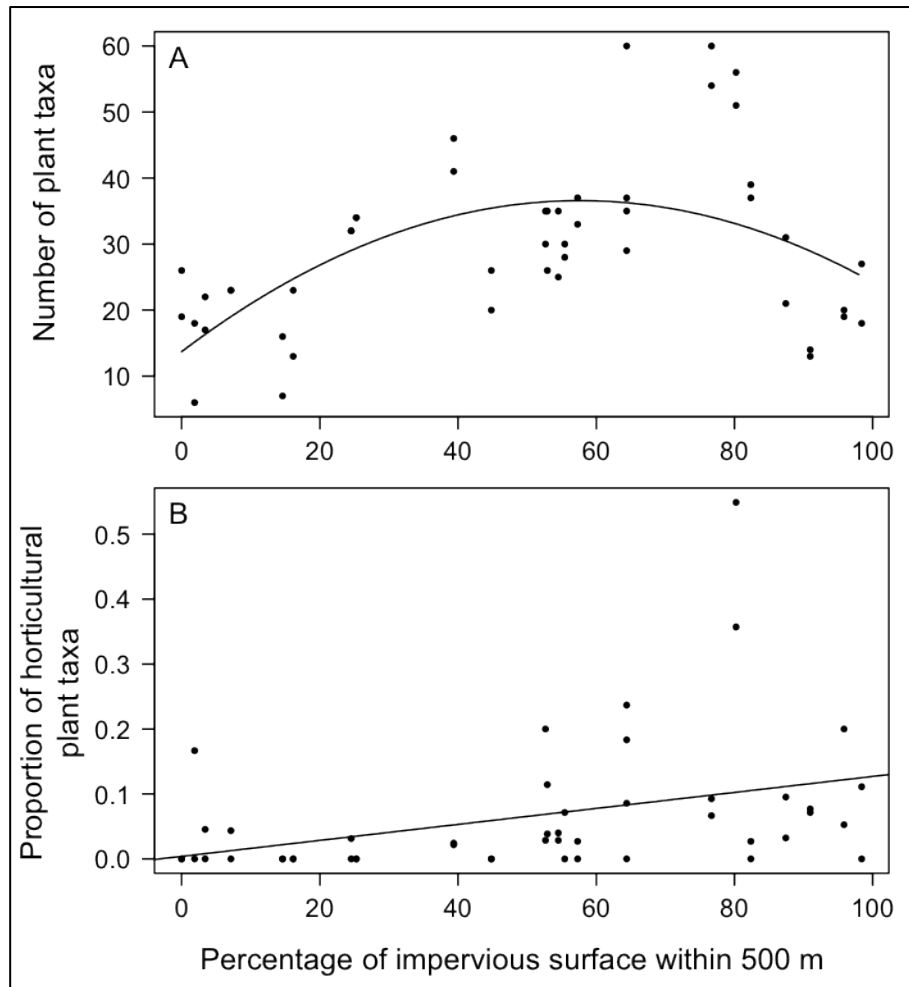


Figure II 2: Effect of the percentage of impervious surface with 500 m on the number of plant taxa and the proportion of horticultural plant taxa. A. Number of plant taxa; B. Proportion of horticultural plant taxa. Models = response variable ~ Proportion of impervious surface + (Proportion of impervious surface)².

Table II 2: Generalized linear models for generalization at species and network levels with landscape factors as explanatory variables. H_2' : network level specialization index; $d'_{corrected}$: species level specialization index corrected for network asymmetry $[(B - P)/(B + P)]$

	Network level		Species level			
	H_2'		$d'_{corrected}$		Occurrence frequency of bees according to pollen diet specialization	
	F value	p	F value	p	Residual deviance	p
Impervious surface within 500 m	$F_{2,46}=0.24$	0.63 (-)	$F_{2,1903}=1.12$	0.33 (-)	$F_{2,8340}=7958$	0.17 (+)
Impervious surface ² within 500 m	$F_{2,45}=2.37$	0.13 (+)	$F_{2,1901}=1.31$	0.27 (-)	$F_{2,8338}=7955.2$	0.25 (-)
Taxa diversity of flowering plants within 100 m	$F_{2,44}=0.73$	0.4 (-)	$F_{2,1899}=1.36$	0.26 (+)	$F_{2,8336}=7953.9$	0.53 (-)

III B. Evolution of specialization

III B 1. Network metrics

The year had an effect on the species level generalization $d'_{corrected}$ ($F_{1,1904} = 32.75$, $p < 0.001$), but not on the network level generalization H_2' ($F_{1,46} = 0.42$, $p = 0.15$). So, in the analyses at the species level, independent explanatory variables were nested within each year. Neither the proportion of impervious surface nor its quadratic component nor taxa diversity of flowering plants had a significant effect on H_2' or $d'_{corrected}$ (Table II 2).

III B 2. Bee functional trait

The year had an effect on the occurrence frequency of bees ($F_{1,12286} = 1604.7$, $p < 0.001$), so independent explanatory variables were nested within each year. Neither the proportion of impervious surface nor its quadratic component had a significant effect on the occurrence frequency of bee species based on their pollen diet specialization (Table II 2). However, urbanization had a linear and a quadratic effect on the mean occurrence frequency of polylectic bee species, but no such effects on the mean occurrence frequency of oligolectic bee species ($F_{2,45} = 12.88$, $p < 0.001$ & $F_{2,43} = 10.73$, $p < 0.001$ and $F_{2,45} = 0.49$, $p = 0.62$ & $F_{2,43} = 0.99$, $p = 0.38$, respectively; Figure II 3).

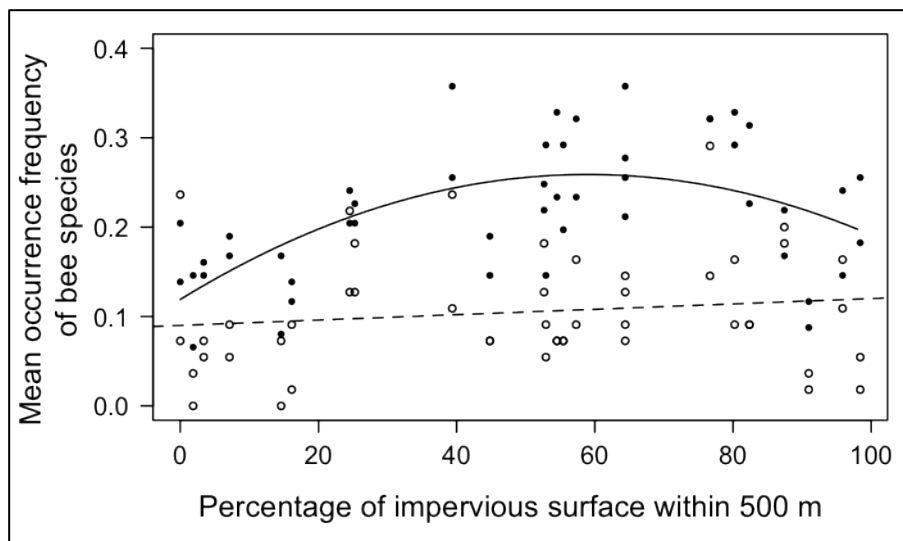


Figure II 3 :Effect of the percentage of impervious surface with 500 m on the mean occurrence frequency of bee species based on their pollen diet specialization. Filled circles and full line = polylectic bee species (i.e. species visiting many plant taxa), open circles and dashed line = oligolectic bee species (i.e. species visiting one or few plant taxa). Models: mean occurrence frequency of oligolectic(/polylectic) bee species \sim (Proportion of impervious surface (Year) + (Proportion of impervious surface)² (Year)).

III C. Floral functional traits

As there were more horticultural plant taxa in urbanized sites, we tested if any particular floral functional trait was more benefic for bees on the networks. We tested the effect of the floral abundance, flower distribution, flowering duration, and origin status on the *strength* of the plant taxa and on the species richness of visiting bees, with taxa diversity of flowering plants and plant genus as random effects. Year had no effect on flower strength, so we did not include it in the models. The forward selection based on AIC enabled us to keep the variables with the greatest explanatory power. For the plant *strength*, the best model included the interaction of origin status, floral abundance, and flowering duration (Table II 3). All three explanatory variables positively affected the *strength* of a plant taxon (Figure II 4), indicating that spontaneous plants with abundant flowering over a long period were most beneficial for the bee community. As for the species richness of bees, the best model included the interaction between floral abundance and flowering (Table II 3). So, spontaneous plants were not significantly visited by more bee species than horticultural ones, but plant taxa with abundant flowers over a long period were.

Table II 3: Effects of floral functional traits on the plant taxa strength and bee species richness from generalized linear models. Flowering duration was the number of months that a plant taxon was observed on sites in bloom; Floral abundance was calculated using a log scale by considering all floral units over the surveyed area and using an index defined as follows: 0 = 1 floral unit, 1 = 2-10 floral units, 2 = 11-100, 3 = 101-1000, 4 > 1000 floral units; Origin status corresponded to two two categories, namely ‘spontaneous’ (including native and naturalized plants) and ‘horticultural’ (including exotic and ornamental plants).

Dependent variables	Explanatory variables	F value	p
Strength	Floral abundance	$F_{1,715}=51.93$	<0.001 (+)
	Flowering duration	$F_{1,714}=40.04$	<0.001 (+)
	Origin status	$F_{1,713}=1.75$	0.19 (+)
	Floral abundance*Flowering duration	$F_{1,712}=2.72$	0.099
	Floral abundance*Origin status	$F_{1,711}=0.054$	0.82
	Flowering duration*Origin status	$F_{1,710}=1.13$	0.29
	Floral abundance*Flowering duration*Origin status	$F_{1,709}=3.99$	0.046 (+)
Bee species richness	Flowering duration	$F_{2,2108}=222.28$	<0.001 (+)
	Floral abundance	$F_{2,2106}=170.11$	<0.001 (+)
	Flowering duration*Floral abundance	$F_{2,2104}=36.21$	<0.001 (+)

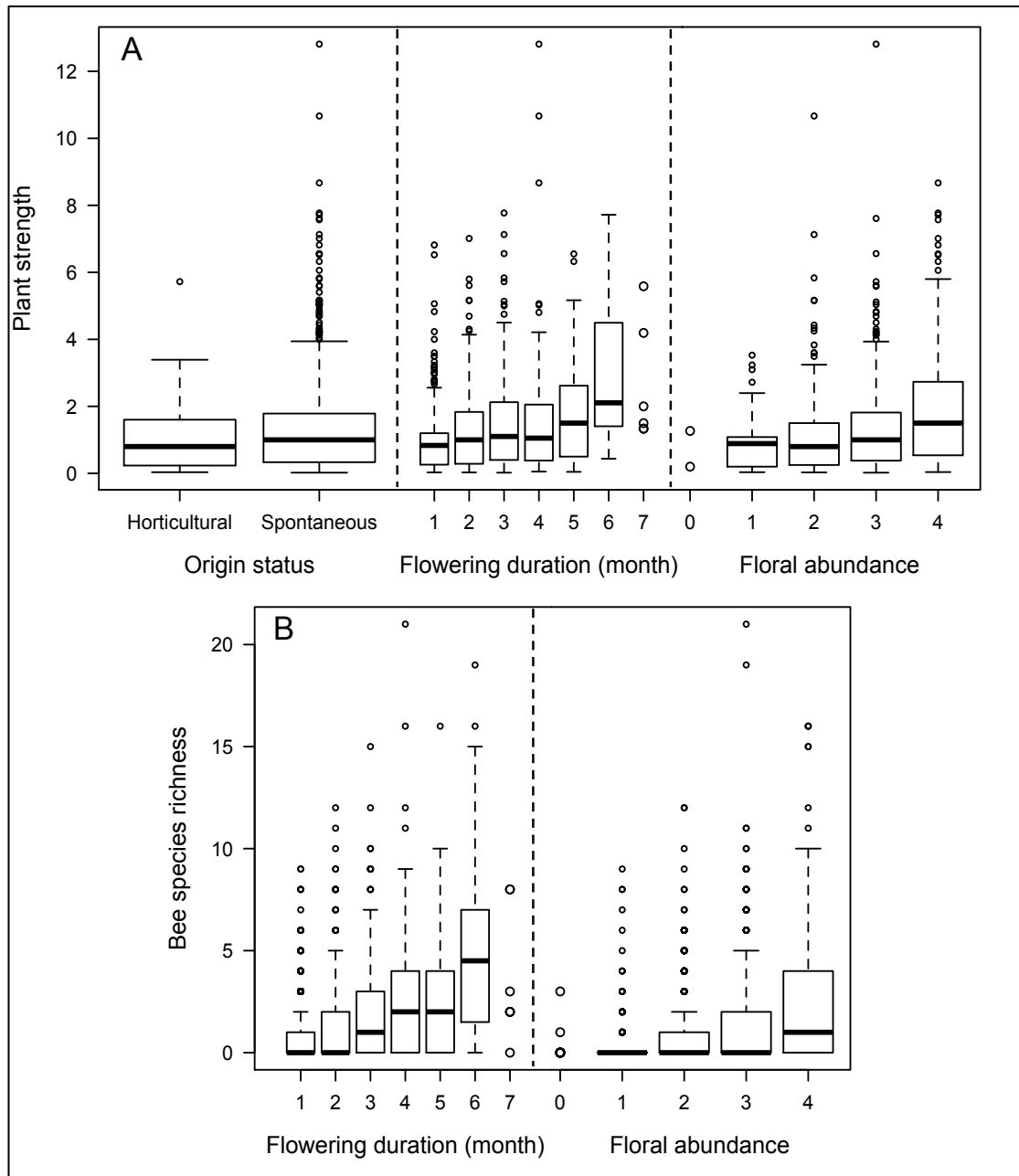


Figure II 4: Box plots of the plant strength and bee species richness based on floral functional traits. A. Plant strength (i.e. dependence of the bee community to a given plant taxon). The best model included the interaction of origin status, floral abundance, and flowering duration (strength \sim (origin status)*(floral abundance)*(flowering duration)). B. Bee species richness. The best model included the interaction between floral abundance and flowering (bee species richness \sim (floral abundance)*(flowering duration)). Boxplots give the median, quartiles, outliers (\circ) and the 95% confidence intervals of the parameter.

IV. Discussion

Our goal was to determine how plant-bee interactions vary along an urbanization gradient and how floral functional traits could influence the community of wild bee visitors. The level of urbanization was affected by neither of the two generalization measures (H_2' at the network level and $d'_{corrected}$ at the species level). The mean occurrence frequency of polylectic bees had a quadratic relationship with urbanization, but the proportion of impervious surface had no effect on the mean occurrence of oligolectic bee species. The origin status affected the *strength* of floral taxa in the network, but not the number of bee species visiting their flowers. Also the floral abundance and the flowering duration had a positive effect on the strength of floral taxa and on the species richness of visiting bees.

IV A. Generalization of plant-bee interactions

Over two years of survey on 24 sites along an urbanization gradient, we recorded 2656 links between 256 bee species and 391 plant taxa. Contrary to previous works that concluded on the negative effect of urbanization on the species richness of the wild bee fauna (McIntyre & Hostetler 2001; Zhanette *et al.* 2005; Ahrné *et al.* 2009; Bates *et al.* 2011b; Geslin *et al.* 2013), the number of bee species increased with urbanization in our study. However, the bee diversity depended more on the taxa diversity of flowering plants at each site than on the level of urbanization, i.e., the proportion of impervious surface. Despite that, the number of links was more positively affected by urbanization than by taxa diversity of flowering plants, indicating that for a given diversity of flowering plants, bees visited more plant taxa in urbanized sites. However, the generalization of the networks was not affected by the level of urbanization neither at the network level nor at the species level. The study of plant-bee interactions using network metrics, whether at the species level or the network level, may be associated with the assessment of floral constancy. The two metrics we used to analyze network generalization, H_2' and $d'_{corrected}$, had mean values of 0.47 and 0.49, respectively, and neither changed with the proportion of impervious surface. Those metrics range from 0 (highly generalized) to 1 (highly specialized), indicating that our networks tended to be generalized throughout the urbanization gradient. Concerning oligolecty, the occurrence frequency of bee species based on their pollen diet specialization was not affected by urbanization (Table II 2). But while the mean occurrence frequency of oligolectic bee species was constant along the gradient, that of polylectic bees increased with urbanization and also had a positive quadratic effect (Figure II 3).

The stable generalization along the gradient of urbanization may seem surprising, but generalization in plant-floral visitor interactions is more common than previously thought (Waser *et al.* 1996; Ollerton & Cranmer 2002; Olesen & Jordano 2002; Devoto

et al. 2005). Bee species that are generalists in functional traits such as diet or nesting requirements dominate urban areas because they have broad niches (Eremeeva & Sushchev 2005; Cane *et al.* 2006), whereas specialist bee species, such as oligolectic ones, are rare (Frankie *et al.* 2005, 2009; McFrederick & LeBuhn 2006; Fretwell *et al.* 2008). But the flora in Europe counts relatively few specialized plant-floral visitor systems (Herrera 1996; Waser *et al.* 1996; Ollerton 1996). Generalized pollination systems can help bee-pollinated plants colonize urban mosaics (Johnson & Steiner 2000), and these plants are still available for specialist bees to forage upon. During a foraging trip, a bee tends to focus its visits to a given flower host species instead of switching between different ones (Grant 1950; Wilson & Stine 1996). This constancy is even greater for specialized bees. Yet Wcislo & Cane (1996) found that even specialized oligolectic bees can opportunistically switch plant hosts when their “normal” pollen source is unavailable, as might be the case in highly urbanized habitats. Furthermore, horticultural plants, which are more prevalent in urban sites (Figure II 2), belonged to a large array of genera and families, such that they could provide food resources for generalists as well as some specialist bees. Indeed, these elements could explain why the generalization of our bee-floral plant networks did not change over an urbanization gradient. Geslin *et al.* (2013) did not find an impact of urbanization either on the mean generalism of the bumble bee morphotype, but they found a significant increase of the mean generalism of the solitary bee morphotype with urbanization. This latter difference with our results may be due to the much more diverse bee community in the Grand Lyon area compared to the Paris area (72 species vs 242 species, respectively; Geslin 2013) and also to the fact that we surveyed 391 flowering plant species visited by bees instead of the six species planted and observed in the Paris area (Geslin *et al.* 2013).

IV B. The effect of plant functional traits in urbanized environments

Not all ornamental plants provide resources for floral visitors and spontaneous plant species are of greater value than horticultural taxa to flower-visiting insects (Comba *et al.* 1999a). The origin status of a plant taxon had no effect on the bee species richness, but it affected the *strength* of plant taxa (Table II 3). The *strength* of a plant taxon is a measure of the dependence of the bee community on this taxon (Jordano 1987; Bascompte *et al.* 2006). We found that spontaneous plant species had a higher *strength* for bee species than horticultural taxa, indicating that the bee community was more dependent on spontaneous plant taxa. The nested structure of plant-floral visitor networks can partially explain this higher *strength* of spontaneous plant taxa. Indeed, plant taxa with high number of links interact with specialist bees, but because specialist bees by definition interact mostly with these generalist plants, these specialists contribute to a disproportionally large extent to increase the *strength*

of the generalist plant taxa they visit (Bascompte & Jordano 2007). This higher strength of spontaneous plant taxa in urban habitats also suggests that these plants are generalists and the bees that visit them are rather specialized. Native plant species are attractive to local flower-visiting insects in the presence of which they have evolved, whereas the reward offered by exotics may be less accessible to these native insect species (Comba *et al.* 1999b). So, if they offer appropriate rewards, native plant species in urbanized areas could be essential for threatened local communities of floral visitors (Comba *et al.* 1999b).

Floral abundance and flowering duration of a plant taxon had also a positive effect on its *strength*, as well as a positive effect on the species richness of the bees that visited it (Table II 3). Urban floral resources share several important traits such as high taxonomic diversity (Smith *et al.* 2006; Angold *et al.* 2006; Loram *et al.* 2007), the prevalence of horticultural varieties in managed areas (Thompson *et al.* 2003; Frankie *et al.* 2005; Gaston *et al.* 2005b), and the concentration of flower resources in flowerbeds with extended flowering periods (Lu *et al.* 2006; Neil & Wu 2006; Fetridge *et al.* 2008). These traits affect the foraging behavior of bees, and thereby the relationships between bee community and plant community (Cane *et al.* 2005). In addition, the flower visiting fauna in Europe is dominated by generalist social bees (Schemske 1983), who need high quantities of food resources and have longer activities period than solitary. Thus, they depend on abundant floral resources during a long period of the year.

The effects of urbanization on flowering phenology may result in unpredictable changes in ecosystem structure because species previously able to coexist due to niche differentiation may interact differently (Fitter & Fitter 2002). There is a general trend towards earlier spring-time flowering in urbanized areas compared to surrounding areas, although, many plants also show delayed flowering or no significant change in flowering time (Neil & Wu 2006). Seasonal floral resource schedule plays an important role in bee foraging and bee community structure.

IV C. Management implications and conclusions

The significant quadratic effect obtained with net catches confirmed that periurban areas had the highest number of bee species and links (Figures II 1 and II 2), as found also by previous studies for the species richness (Fortel *et al.* in press; Fetridge *et al.* 2008). Yet urban areas also harbored important bee communities as demonstrated by the positive linear effect of the proportion of impervious surface on the number of bee species and the number of links. Urbanization had the highest explanatory power for the number of links, but it was the plant taxa diversity over a

100 m radius that had the highest explanatory power for bee species richness along our urbanization gradient, thereby demonstrating the importance of this factor in urban environments, just as Potts *et al.* (2003b) found in other environments. This result confirms that plant diversity in urban landscape can play a key role in nature conservation and that cities have become strategic areas for bees and other biological entities, as already suggested by Rebele (1994). Indeed, the mean occurrence frequency of pollen specialist bees did not vary with urbanization and that of generalist bees even increased with urbanization. The contribution of urban green areas therefore appears essential for the management of bee conservation as such areas can form interconnected tracts of habitats that can facilitate species movement, including that of native species (Smith *et al.* 2006). More specifically, we found that the species richness of bees was best explained by floral abundance and flowering duration over our 100 m radius area. Thus urban gardens have the potential to be important management tools to conserve diverse bee communities, provided they are set and managed with some of the needs of bees in mind (Matteson *et al.* 2008). Bees exhibit strong preference patterns for floral hosts (Frankie *et al.* 2005) and this makes it possible to target species for management with resource provisioning (Hernandez *et al.* 2009). But we also found that the origin status, floral abundance and flowering duration of a plant taxon all affected positively the dependence of the bee community to this taxon. So it is perhaps in the parks and recreational areas that managers can have the greatest impact to conserve bee populations if these lands can be used to restore spontaneous plant taxa upon which bee communities depended most.

Acknowledgements

We thank Jean Aptel, Frédéri Bac, Stan Chabert, Lucia Corredor, Lolita Domon, Fabrice Lafond, Nicolas Morison, Lola Motino and Frédéric Vyghen for field assistance and Holger Dathe, Eric Dufrêne, Robert Fonfria[†], David Genoud, Michael Kuhlmann, Gérard Le Goff, Denis Michez, Alain Pauly, and Stephan Risch for bee identification to species level. We are also grateful to Charlotte Visage for her great help and skills as coordinator of the Urbanbees project. Finally, we thank Vincent Létoublon and the botanists of “Jardin Botanique de Lyon” for their precious help for plant identifications.

CHAPITRE 3

LE SUIVI DES ABEILLES DANS DES AMÉNAGEMENTS POUR LA NIDIFICATION EN MILIEUX URBANISÉS



Avant propos et résumé

Dans les deux premiers chapitres nous avons vu que les milieux urbains présentaient une grande diversité d'abeilles sauvages mais aussi des ressources florales appropriées pour les abeilles tant spécialistes que généralistes. En plus de leurs ressources alimentaires les abeilles requièrent des ressources de nidification afin de subsister dans un milieu. Comme nous l'avons vu en introduction, les abeilles présentent des stratégies de nidification très diversifiées en ce qui concerne l'habitat et le type de substrat dans lesquels elles nichent, mais aussi les matériaux dont elles ont besoin pour construire leurs nids. Les abeilles peuvent alors être classées dans les guildes exclusives suivantes : mineuses, maçonnes, charpentières et sociales. Les mineuses, qui représentent la majorité des abeilles, sont prédominantes dans la plupart des milieux ouverts. Dans cette guilda, les femelles creusent des tunnels terminés par de larges cellules dans lesquelles elles vont pondre et accumuler les réserves de pollen et de nectar.

Les abeilles cavicoles quant à elles, font leurs nids dans des cavités dans du bois, des tiges creuses (par exemple *Phyllostachys sp.*, *Phragmites sp.*, ou *Arundo sp.*), des tiges à moelle (par exemple *Buddleja sp.*, *Rubus sp.*, ou *Ailanthus sp.*), ou toute autre sorte de cavité (par exemple des coquilles d'escargot). Les abeilles maçonnes utilisent préférentiellement des cavités préexistantes dans lesquelles elles font leurs nids, qu'elles tapissent et obstruent à l'aide de matériaux trouvés dans leur habitat. Les abeilles découpeuses, par exemple, utilisent des feuilles de différentes espèces végétales. Les abeilles charpentières percent le bois elles-mêmes pour faire leurs cavités. Enfin, les abeilles sociales construisent des nids sociaux dans des cavités plus grandes que les abeilles solitaires. Une autre guilda comprend des abeilles qui ne construisent pas du tout leur habitat, puisqu'elles volent celui des autres. Ces abeilles sont appelées abeilles « coucou » ou cleptoparasites.

Les sites et les ressources de nidification sont essentiels pour les abeilles. Cependant, on sait peu de choses sur les facteurs biotiques ou abiotiques qui influencent le succès de nidification ou la sélection de sites de nidification par les espèces. Quelques études ont montré que les caractéristiques de l'habitat qui étaient importantes étaient la texture, l'humidité et la dureté du sol pour les abeilles terricoles et l'aspect, l'inclinaison, l'exposition au soleil, la forme, la taille et le diamètre des cavités pour les abeilles cavicoles. Deux études ont aussi avancé des éléments quant à l'importance des ressources de nidification pour la structure d'une communauté entière d'abeilles ou de certaines guildes au sein d'une communauté. Ces études indiquent que la disponibilité des ressources de nidification joue un rôle très important dans l'organisation des communautés d'abeilles.

Dans les parties précédentes, nous avons vu à quel point l'urbanisation pouvait modifier les habitats et ainsi en créer de nouveaux. Tout particulièrement, la gestion des parcs urbains change les ressources alimentaires et de nidification mises à

disponibilité des abeilles dans les milieux urbains. Les sols sont très compactés et les microclimats du sol sont moins stables. Les arbres tombés et les bûches mortes sont systématiquement retirés et ne sont donc plus disponibles comme support de nidification. De même, l'introduction d'espèces de plantes exotiques voire invasives modifient grandement les ressources végétales disponibles.

Grâce à des nichoirs artificiels, j'ai pu étudier une communauté d'abeilles diversifiée. Nos objectifs étaient : (1) analyser l'évolution de la colonisation des nichoirs par les abeilles sauvages ; (2) évaluer l'influence de l'âge des nichoirs sur leur colonisation par les abeilles sauvages ; (3) déterminer si certains matériaux favorisaient la nidification des abeilles dans les nichoirs.

Deux types d'aménagement ont été mis en place sur les 16 sites les plus urbanisés des 24 : des hôtels à abeilles avec différents matériaux et des carrés de sol (Figure III 1). Huit sites ont été aménagés pendant l'hiver 2010/2011 et huit pendant l'hiver 2011/2012.

Pour les abeilles terricoles, neuf carrés de sol de 1 m de côté ont été installés sur chaque site. Ces carrés étaient désherbés à la main mensuellement, afin d'éviter que les plantes n'envahissent le carré sans endommager les nids potentiels déjà construits. En 2012 et en 2013, pour chaque carré de sol, un quart du carré a fait l'objet d'un relevé. Ainsi, tous les mois, des cages de $0,36 \times 0,61$ m ont été disposées au dessus de chaque quart à relever et laissées en place 45 min pour capturer les abeilles dans la cage, essayant de sortir du nid, ou hors de la cage, essayant de revenir à leur nid, à l'aide d'un filet. Fin 2013, 100 g de sol de chaque carré a été prélevé afin d'effectuer une analyse granulométrique et d'avoir la composition exacte, en limons, sables et argiles de chaque sol. Grâce à ces compositions, les sols ont pu être classés en catégories grâce au triangle de texture des sols.

Pour les abeilles cavicoles, différents matériaux ont été placés dans les cases de chaque hôtel à abeilles. Les hôtels de 2010/2011 étaient différents de ceux de 2011/2012. En 2010/2011, les hôtels mesuraient tous 4×2 m et comportaient chacun neuf cases. En 2011/2012, deux hôtels à trois cases mesuraient 2.3×1.35 m et un de six cases mesurait 2.3×2.3 m. Tous les hôtels étaient profonds de 0.5 m et tous les cases mesuraient 0.8 m de long \times 0.45 m de haut \times 0.5 m de profondeur. Les matériaux de remplissage étaient : des bûches de différentes essences percées de trous de différents diamètres (de 2 à 12 mm), des tiges creuses et des tiges à moelle. Durant les hivers 2011/2012 et 2012/2013, des échantillons de chaque case ont été prélevés, puis remplacés par de nouveaux matériaux. Pour les tiges creuses et les tiges à moelle, 1/8 du contenu de chaque case a été prélevé, la position de ce huitième ayant été choisie aléatoirement et sans remise chaque année. Pour les bûches, le nombre de trous a été calculé pour chaque essence de chaque case et les bûches

correspondant au plus près à 1/8 de cet effectif de trous ont été prélevées de façon aléatoire (mais toujours $\geq 1/8$).

Ces données ont permis de réaliser des analyses diachroniques et synchroniques. Les analyses diachroniques ont permis d'étudier l'évolution de la nidification sur deux ans (2012 et 2013) dans des sites aménagés la même année (2010/2011), tandis que les analyses synchroniques ont permis d'étudier l'influence de l'âge des aménagements (2010/2011 vs 2011/2012) sur la nidification des sites relevés la même année (2013). Dans les deux cas, les variables dépendantes étaient la présence/absence des abeilles et leur abondance. Grâce à des modèles linéaires, un effet du substrat (texture du sol ou essence des matériaux) a pu être testé sur la richesse spécifique pour les carrés de sol et sur le taux d'occupation pour les hôtels. Les données de ces derniers étaient dominées par deux espèces, *O. cornuta* et *O. bicornis*, les espèces ont donc été divisées en trois groupes : autres espèces, *O. bicornis* et *O. cornuta*.

Nous avons obtenu 37 espèces dans les carrés de sol et 21 dans les hôtels. Ceci représente 23% des 248 espèces récoltées sur les sites urbains et périurbains. Nous avons récolté 5 espèces parasites dans les carrés de sol et 2 dans les hôtels, ce qui correspond à 15% des 46 espèces connus dans la zone. Malgré le nombre d'espèces faible par rapport au total, nous avons collecté deux espèces qui ne l'avaient pas été avec les coupelles ou les filets : *Osmia tricornis* et *Megchile sculpturalis*. La première est une espèce méditerranéenne non sociale et la seconde est une espèce invasive répertoriée pour la première fois en France en 2009, à proximité de Marseille. Ces résultats montrent tout l'intérêt que peuvent représenter les aménagements pour la faune d'abeilles mais aussi pour l'étude des espèces cavicoles invasives.

Il n'y avait aucun effet de l'année d'installation ou de l'année d'échantillonnage sur la fréquence d'occurrence ou l'abondance des abeilles dans les carrés de sol. Les espèces autres que *O. bicornis* et *O. cornuta* étaient moins fréquentes la deuxième année d'échantillonnage dans les hôtels 2010/2011, mais elles n'étaient pas plus abondantes. *O. bicornis* était aussi abondante, mais moins fréquente dans les échantillonnages de 2012 que dans ceux de 2013. En 2013, *O. bicornis* et les autres espèces émergeaient de façon équivalente des aménagements de 2010/2011 que de ceux de 2011/2012. *O. cornuta*, quant à elle, était plus fréquente en 2013 qu'en 2012 dans les hôtels de 2010/2011. De plus, en 2013, *O. cornuta* était plus fréquente dans les hôtels de 2010/2011 que dans les hôtels de 2011/2012. *O. bicornis* et les autres espèces présentent un comportement de philopatrie, c'est à dire une fidélité au nid ou du moins au site de nidification d'où elles sont issues.

Enfin, les analyses n'ont montré aucun effet de la texture du sol sur la diversité des abeilles ayant niché dedans. En revanche, les *O. bicornis* montraient une préférence pour le *Catalpa* sp. et l'érable (*Acer* sp.). Ce comportement d'*O. bicornis* confirme l'hypothèse de la philopatrie.

La principale conclusion de cette étude est le fait qu'une faune diversifiée d'abeilles a nidifié dans les aménagements de nidification mis à disposition (34 espèces dans les carrés de sol et 21 dans les hôtels). Ceci est un résultat important pour la gestion des milieux urbains en faveur des abeilles sauvages. Cependant, des analyses complémentaires pourraient être faites. En effet, un élément important qui n'a pas été étudié ici est le parasitisme. De nombreuses espèces, apiformes ou non, sont parasites des abeilles tant cavicoles que terrioles. Il serait donc intéressant de prendre en compte ce parasitisme. Il serait aussi nécessaire de prendre en compte les ressources florales en plus des ressources de nidification. Par le passé, beaucoup d'attention a été portée sur l'augmentation des ressources florales disponibles pour les abeilles et beaucoup de parcs urbains sont façonnés de manière à conserver voire augmenter les communautés florales. Cependant, très peu d'études ont été faites sur les besoins en ressources de nidification. Une gestion appropriée des milieux urbains doit prendre les deux types de ressources en compte afin de pouvoir conserver voire de favoriser des communautés diversifiées d'abeilles et ainsi le service de pollinisation qu'elles fournissent. En plus d'être utiles à la nidification des abeilles, les aménagements sont un bon moyen de sensibiliser les citoyens à la biodiversité et aux écosystèmes.

Use and usefulness of man-made nesting structures by wild bees in an urban environment

A soumettre à Journal of Applied Ecology

Laura Fortel¹, Mickaël Henry^{1,2}, Laurent Guilbaud¹, Hugues Mouret³, Bernard E. Vaissière^{1,2}

1 INRA, UR 406 Abeilles et Environnement, Avignon, France,

2 UMT Protection des Abeilles dans l'Environnement, Avignon, France,

3 Arthropologia, Ecocentre du Lyonnais, La Tour de Salvagny, France,



Couple d'*Osmia bicornis*– ©Laura Fortel

Abstract

Bees manifest an array of nesting strategies regarding the part of the habitat they nest in, the type of substrate they use, and the materials they required for their nest construction. Little is known about particular factors influencing nesting behavior, but it is known that the availability of nesting resources plays a very significant role in organizing bee communities. Although urbanization causes species extinction by the replacement of their habitat or by the removal of their resources, many bee species can persist in urbanized areas. In this context, we studied the response of the bee community to man-made nesting structures (soil squares and bee hotels) in an urban environment. Our objectives were to investigate the short term changes in colonization of nesting structures, to evaluate the influence of the age of nesting structures on their colonization, and to determine the effect of the type of substrates provided to cavity nesting bees on colonization. Overall, we collected 34 species in the soil squares and 21 in the bee hotels. In the bee hotels, two gregarious species, *O. bicornis* and *O. cornuta*, dominated the community, so we divided the bee community into three groups: other species, *O. bicornis* and *O. cornuta*. In a short term scale, there were no changes in the colonization of the soil squares, but in the hotels, *O. bicornis* and the other species were less frequent during the first year of sampling than during second one. The opposite was observed for *O. cornuta*. Only, this last species showed changes concerning the age of the bee hotels, being less frequents and less abundant in the two-year old ones. No soil texture was significantly more relevant for bee nesting. Only *O. bicornis* showed preferences for log or stem species (*Acer* sp. and *Catalpa* sp.). We found 19% of the entire wild bee fauna of the area (291). The patterns of changes in *O. bicornis* and *O. cornuta* behavior demonstrated some nesting fidelity (philopatry) from these species, whereas the patterns of changes in the other species behavior resulted more on an exploitation competition. In a context of increasing urbanization and declining bee populations, much attention has been focused upon improving the floral resources available for bees and enhancing floral communities. However, relatively little effort has been focused upon the complementary and critical need for nesting resource provision. Appropriate management of parks, gardens, and recreational areas appears essential to create proper urban areas, supporting both these resources to be available to harbor the diverse bee communities and the pollination services they provide.

I. Introduction

Bees (Hymenoptera: Anthophila) display an array of strategies regarding the habitat they nest in, the type of substrate they use, and the materials they require for their nest construction (Potts *et al.* 2005). Bees can be classified into several exclusive guilds on the basis of their nesting habits (O'Toole & Raw 2004): miners, masons, carpenters, social nesters, and cleptoparasites. Miner species, i.e., soil nesting bees, represent the majority of bee species and dominate in many open habitats. Females excavate subterranean tunnels terminated by enlarged chambers or cells, which they provision with a mass of pollen and nectar (Cane 1991). All species of Andrenidae and Melittidae are miners, as are most species of Halictidae and Colletidae (Michener 2007). Cavity nesting bees, which dominate the Megachilidae and Apidae families, settle in holes and cavities in wood, hollow plant stems (e.g. *Phyllostachys* sp., *Phragmites* sp., or *Arundo* sp.), pithy plant stems (e.g. *Buddleja* sp., *Rubus* sp., or *Ailanthus* sp.), or any other sort of cavities (e.g., in rock or adobe walls, abandoned insect burrows, or even snail shells) (Michener 2007). Mason species (*Osmia* spp.) belong to Megachilidae, and generally use pre-existing cavities in which they do their nests, which they line with materials found within their habitat. Leaf-cutter bees (*Megachile* spp.) generally use pre-existing cavities too to build their nests, but they line them with freshly gathered leaf pieces (Michener 2007). Carpenter species excavate their own nests in woody substrate. This excavating habit is found in two genera within the Apidae (*Xylocopa* and *Ceratina*) and one from the Megachilidae (*Lithurgus*). Social nester species build nests in larger pre-existing cavities. Species of this guild belong mainly to Apidae, including honeybees, bumblebees, and stingless bees. Some species, called gregarious, breed individually like solitary bees, but nest close to conspecifics, sometimes at high densities over a limited area. Finally, one guild gather bee species from several families that do not construct nests at all, but instead parasitize the nests of other bees, and are therefore referred to as cuckoo bees or cleptoparasites.

Little is known about particular biotic and abiotic factors influencing nesting success or nesting site selection by individual species (Potts & Willmer 1997; Wuellner 1999). A range of studies point out that important factors for various nesting guilds are soil texture (Cane 1991; Wuellner 1999), soil hardness (Brockmann 1979; Potts & Willmer 1997), soil moisture (Wuellner 1999), soil aspect and slope (Potts & Willmer 1997), amount of insolation (Weaving 1989; Jeanne & Morgan 1992), cavity shape and depth (Schmidt & Thoenes 1992), and diameter of pre-existing holes (Scott 1994). Two studies provide quantitative evidence showing that nesting resources have an important role in structuring bee communities (Potts *et al.* 2003b) or key guilds within communities (Cane 1991). Potts *et al.* (2003) examined 14 habitat characteristics as predictors of bee community structure. Floral characters were the primary determinants, but still 5% of the bee community structure was explained by the diversity of nesting resources available, and this went up to 10%

when only dominant bee species were considered. These findings demonstrate that the availability of nesting resources can play a very significant role in organizing bee communities.

Urbanization is one of the principal causes of species extinction, threatening species by the direct replacement of their habitat and also by the removal of their resources (Czech, Krausman & Devers 2000). Indeed, in the course of urbanization, vegetation is removed from large swaths of land, which are then paved and dramatically modified in ways that often exceed habitat changes that occur from logging, traditional farming and many other land uses (Marzluff & Ewing 2001). The only open spaces left in urban areas are often parks, garden and recreational areas, which are disturbed fragments of what was once continuous habitat. These fragments are usually altered, and they become a new type of habitats. Their soils are compacted and their microclimates become less stable (Bradley 1995). The management of these habitats changes the food and nesting resources available to insects. Fallen trees and brush piles are regularly removed and are no longer available as substrates for bees to use as nesting sites (McFrederick & LeBuhn 2006). Also, landscaping and the introduction of invasive plants, the spread of which is often facilitated by anthropogenic disturbances, lead to a loss of native vegetation (Meekins & McCarthy 2001). Yet, despite all these factors, many bee species can persist in urbanized areas (Saure 1996; McFrederick & LeBuhn 2006; FetrIDGE *et al.* 2008; Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012). Since nesting site availability plays a role in structuring bee communities (Potts *et al.* 2003b), we reasoned that providing man-made nesting structures in urban environment may be a useful tool to study bee communities and possibly sustain and increase the population of a range of species. Interestingly, we found very few studies on man-made nesting structures for bees in urban environments.

In this context, we studied the response of the bee community to man-made nesting structures in an urban environment and our objectives were to (1) investigate the short term changes in colonization of nesting structures; and (2) evaluate the influence of the age of nesting structures on their colonization; (3) determine the effect of the type of substrates provided to cavity nesting bees on colonization.

II. Materials and methods

II A. Study sites

The study was conducted in the urban community of Grand Lyon, France, which includes 58 towns around Lyon (45° 46'N, 4° 50'E) and covers an area of 516 km². With approximately 1.3 million inhabitants ("Insee Rhône-Alpes - Agglo Grand Lyon (ZT9GL)" 2013), this urban community consists of diverse ecosystems ranging from densely populated urban areas to intensive agricultural landscapes or semi-natural grasslands. The climate of Lyon is at the temperate-Mediterranean interface. Located in the Rhône valley, the wind commonly blows from the south. The 30-year annual average temperature is 12°C with a minimum of 3°C in January and a maximum of 21°C in July ("InfoClimat" 2011).

We focused on urban and periurban areas, and selected 16 sites with more than 30% of impervious surface (i.e. buildings, roads and industrial areas) over a two kilometer radius. Eight sites had a proportion of impervious surface between 30 and 70 % (called periurban sites thereafter), and the remaining eight had more than 70% of impervious surface (urban sites). Each site was located in green areas, parks or gardens. All sites were distant by more than two kilometers from each other to prevent overlapping of bee communities (Zurbuchen *et al.* 2010).

II B. Man-made nesting structures

At each site, soil squares and bee hotels were built to study the preference of wild bees regarding nesting structures. Eight sites (four periurban and four urban selected at random within each group) were set up during the winter of 2010/2011 and the eight remaining during the winter of 2011/2012.

II B 1. Soil squares

These squares consisted of a 1 m² wooden frame square surrounding a 0.5 m deep hole with a layer of stones at the bottom to provide drainage. At each site, nine such squares were dug and filled with the local soil alone (2 control squares) or with this soil mixed with 1/4, 1/3 or 1/2 of clay or sand (vol./vol.; Figure III 1). Plants growing on the squares were removed manually on a monthly basis to maintain areas of bare soil that are essential for soil-nesting bees (Potts *et al.* 2005). This frequency was also chosen to minimize damage on the potential nests already built. The soil squares were covered with a frame of chicken wire (Figure III 1) so that domestic animals would not use these areas for their excrements.

II B 2. Bee hotels

Our bee hotels were wooden structures with several compartments filled either with logs or different species of hollow or pithy stems (Figure III 1). Namely, we used, eight species of logs (maple *Acer* sp., Chinese sumac *Ailanthus* sp., ash tree *Fraxinus* sp., hackberry *Celtis* sp., sycamore *Platanus* sp., poplar *Populus* sp., cherry tree *Prunus* sp., black locust *Robinia* sp., and basswood *Tilia* sp.), three of hollow stems (giant cane *Arundo* sp., reeds *Phragmites* sp., and bamboo *Phyllostachys* sp.), and four of pithy stems (Chinese sumac *Ailanthus* sp., *Catalpa* sp., butterfly bush *Buddleja* sp., and elderberry *Sambucus* sp.). Inasmuch as possible, we used leftover materials that were provided by the staff of the parks and recreational areas where the hotels were located (remnants from tree pruning and hedge trimmings).

At each site, we built three bee hotels. In the winter of 2010/2011, each bee hotel measured 4×2 m and had nine compartments, 4 of which contained logs or stems while the other ones contained adobe. In the winter of 2011/2012, two hotels measured 2.3×1.35 m and consisted of three compartments and a third one measured 2.3×2.3 m and consisted of six compartments. This change was made in order to make it easier to install the hotels on slanted ground. All compartments in the two smaller hotels in the second winter were filled with logs and stems so that there was a total of 12 compartments filled with logs and stems per site in both years. All compartments measured 0.8 m wide \times 0.45 m high \times 0.5 m deep. The logs were drilled on both ends with holes ranging from 4 mm to 12 mm in diameter and their length never exceeded 24 cm to avoid drilling throughout. Every compartment was completely filled in order to have a large and potentially non limiting number of cavities.



Figure III 1: Man-made nesting structures in place in the winter of 2010/2011 in Sainte-Foy-Lès Lyon, France. The nine-compartment bee hotel is on the left while three soil squares visible on the right.

II C. Recordings

II C 1. Soil squares

To sample soil-nesting bees, we put a net cage of 0.36 x 0.61 m over a corner of each square during 45 min. Bees were then captured either in the cage, trying to get out of their nest, or out of the cage with a net, when trying to get in. Sampling was done on a monthly basis from March to September in 2012 and 2013, alternatively on the morning or the afternoon. Samplings were performed only during periods of good weather for foraging activity (maximum temperature $\geq 15^{\circ}\text{C}$, sunny sky or with scattered clouds only, and wind speed ≤ 15 km/h; Kevan & Baker 1983). The corners were randomly chosen at the beginning of the season for each square, and then sampled repeatedly throughout the season. The corners were different in 2012 and in 2013.

In the winter 2012, we collected a composite sample of 100 g of soil representative of the soil volume in each square and the granulometric composition of these samples was analyzed using standard methodology (National Soil Analysis Laboratory, INRA Arras; <http://www5.lille.inra.fr/las>). The percentages of clay, silt and sand were used to locate the soil of each square into the discrete categories of a soil texture triangle (U. S. Department of Agriculture 1951; see Supplementary Methods 1). We used R package *plotrix* to represent the distribution of soil squares texture triangle (Lemon 2006).

II C 2. Bee hotels

During the winter and after the first frost to make sure that bees were in diapause, we took out an eighth of each species of material in each compartment of each hotel at each site. For the stems, we divided the compartments in eight parts of 0.19 x 0.2 m and took out randomly one of them each winter using a custom-made metallic square frame that we pushed amidst the stems. For the logs, we first counted the total number of holes in the logs of each species and then took out logs of each species containing about one eighth of this total number of holes. Each sample of log or stem was put into a net cage of 0.36 x 0.61 m. These cages were placed under a screen tunnel in Lyon (France) in 2012 and in Avignon (France) in 2013, so that bees could emerge in the cages all year long. Bees that emerged were collected from the cages on a weekly basis from March to September and at longer intervals before and after over a whole year. Each emergence cage contained the stems or the logs of one species of one compartment of one bee hotel at one site. After the removal of each log or stem sample in a compartment, we replaced it with logs or stems of the same species, whenever possible, or of another species, when material of the same species was not available.

For each species of each compartment, we calculated an *occupation rate* corresponding to the ratio between the number of emerged bees and the number of holes in the logs or stems.

II D. Data analyses

Our man-made nesting structures were put in place over two years, so we conducted diachronic and synchronic analyses of the bee occurrence frequency and abundance data. First, we analyzed the bees that emerged from the nesting elements of the hotels built in the winter of 2010/2011 in the two year that followed their set-up. That is emergence in 2012 and 2013 with elements exposed in 2011 and 2012, respectively (diachronic analyses). The same sampling schedule was used for the soil squares set-up in the winter of 2010/2011. This first approach was used to evaluate the evolution of colonization over the two seasons in the same structures. Second, we investigated the influence of the age of the nesting materials that was put in place in the winter of 2010/2011 or 2011/2012 by scoring the emergence that took place over 2013 (synchronic analyses). Combining the two approaches enabled us to test if the age of a nesting structure had a positive or negative influence on its colonization by bees, or if the evolution was more an effect of the year of nesting. Therefore, in subsequent analyses, linear mixed-effects models were used with *occurrence frequency* (0-1 binary data) and *abundance* (counts) as dependent variables, while *year of sampling* or *year of construction* was the main explanatory factor. As all sites were different and so were the bee hotels and composition of the soil squares, we added *site*, *soil square* and *texture of soil* for the analyses of soils squares recordings, and *site*, *bee hotel* and *material species* as random effect variables for the analyses of emergence data from bee hotels. In the analyses of emergence data from bee hotels, we separated bees into three groups (*Osmia cornuta*, *O. bicornis* and *other species*), because *O. cornuta* and *O. bicornis* made over 87% of the emerging specimens and we analyzed the data separately for each of the three groups.

We also performed linear mixed-effects models to test the effect of either the plant species of logs or stems in the bee hotels or the *texture of soil* in the squares. Dependent variables were the bee *species richness* and *occupation rate* for soil squares and bee hotels, respectively. Random effect factors were the *year of construction* and *year of sampling* combination, and *site*. Post-hoc Tukey tests were done to estimate the differences among logs & hollow stems and pithy stems in bee hotels and soil texture classes for the soil squares.

All models were ran using lme4 (Bates, Maechler & Bolker 2011a) and nlme (Pinheiro *et al.* 2010) packages in R version 2.12.0 (R Development Core Team 2010). Post-hoc Tukey tests were computed using multcomp package in R (Hothorn, Bretz &

Westfall 2008). Whenever a large number of different tests are conducted, one uses a correction for multiple comparisons (often the Bonferroni adjustment (Rice 1989)) because series of non-independent tests increase the probability of significant results due to chance only. Thus, we used a three-fold Bonferroni correction for all models on the three groups of species (See Table III.S 2).

For the analyses, we took 14 and 15 sites into account for soil squares and bee hotels, respectively, because some structures were damaged on some sites.

III. Results

III A. The wild bee fauna that used our man-made nesting structures

III A 1. Soil squares

Over the two years of sampling, we collected 232 specimens belonging to 37 species in the soil squares (Table III.S 1). The most abundant species was *Halictus subauratus* (45 specimens). Six species represented more than 75% of the whole collection (*Lasioglossum minutissimum*, *L. politum*, *L. villosulum*, *L. pauxillum*, *L. morio*, and *H. subauratus*). Among these six species, four were gregarious (*L. politum*, *L. pauxillum*, *L. morio*, and *H. subauratus*). Fifteen species were recorded as singletons, and six species as cleptoparasitic (*Nomada atroscutellaris*, *N. bifasciata*, *N. flavoguttata*, *Sphecodes croaticus*, *S. ephippius*, and *S. longulus*).

III A 2. Bee hotels

We collected 3102 specimens belonging to 21 species over the two years in the bee hotels (Table III.S 1). The most abundant species were *O. cornuta* (1876 specimens, 60% of the total), and *O. bicornis* (833 specimens; 27%), which are both gregarious species. Five species were recorded as singletons (*O. tricornis*, *Stelis breviscula*, *Hylaeus incongruus*, *Megachile rotundata*, and *O. melanogaster*), and two species were cleptoparasites (*S. breviscula* and *S. minuta*).

III B. Diachronic analyses: the evolution of colonization over time

In the soil squares installed in the winter of 2010/2011, neither the occurrence frequency nor the abundance of wild bees changed over the two years of sampling (Figures III 2A and III 2B).

In the bee hotels installed in the winter of 2010/2011, the occurrence frequency of each of our three groups was significantly different between the first and the second year. *Other species* and *O. bicornis* were significantly less frequent in 2013 than in 2012, but the opposite was observed for *O. cornuta* (Figure III 3A). The abundances of the three groups of species were similar over the two years (Figure III 3B).

III C. Synchronic analyses: the influence of the age of the nesting site

In 2014, neither the occurrence frequency nor the abundance of wild bees was significantly different between the squares built up in the winter of 2010/2011 and those built the following winter (i.e., two-year old soil squares compared to one-year old ones; Figures III 2C and III 2D).

Neither the occurrence frequency nor the abundance of both *other species* and *O. bicornis* were significantly different between the bee hotels installed in the winter of 2010/2011 and those installed the following winter (Figures III 3C and III 3D). However, both the occurrence frequency and the abundance of *O. cornuta* were lower in the two-year old bee hotels than in the one-year old ones (Figures III 3C and III 3D).

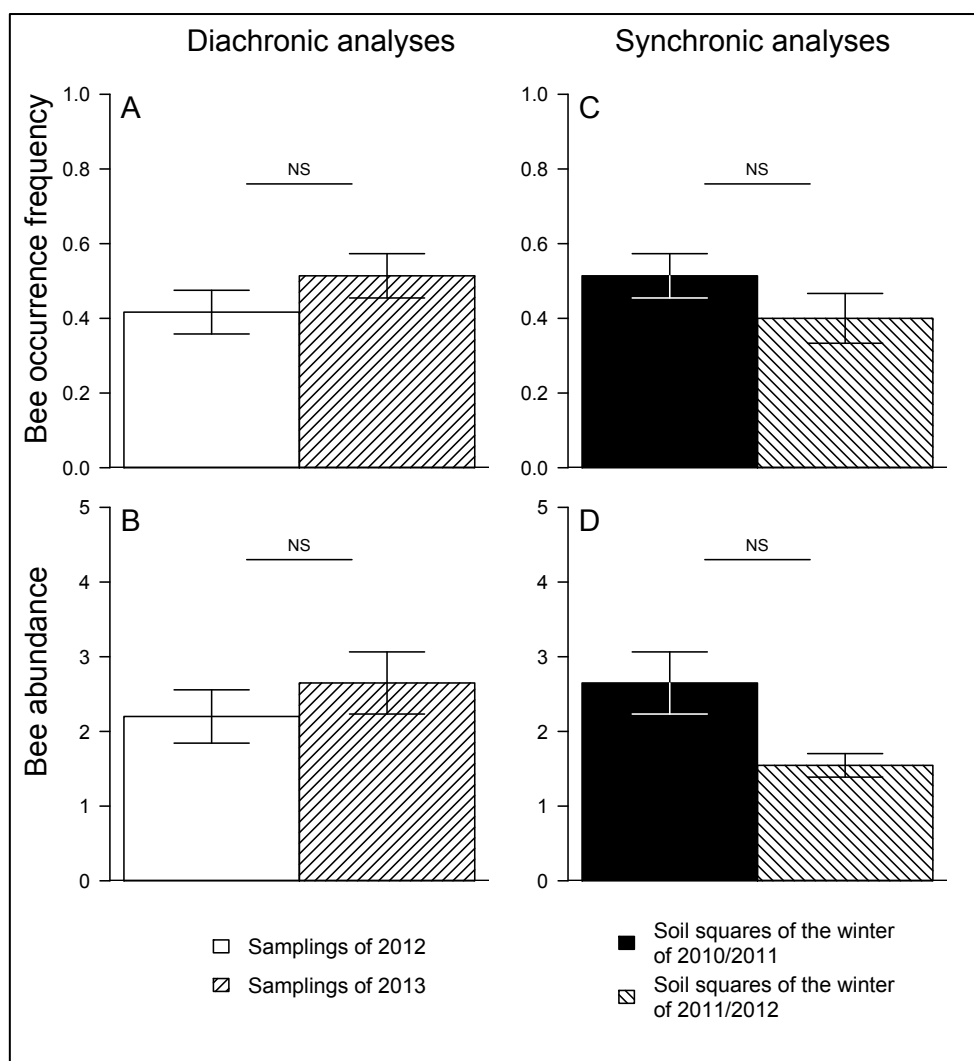


Figure III 2: Changes over time of the mean bee captures in soil squares over two consecutive seasons after their installation in the winter of 2010/2011 (A and B) and effect of the age of the soil squares on the mean bee captures recorded in 2013 (C and D). The symbol and the horizontal bar above each pair of columns indicate the significance of the difference between these years (NS: $p > 0.05$. See Table III.S 2 for detailed statistics).

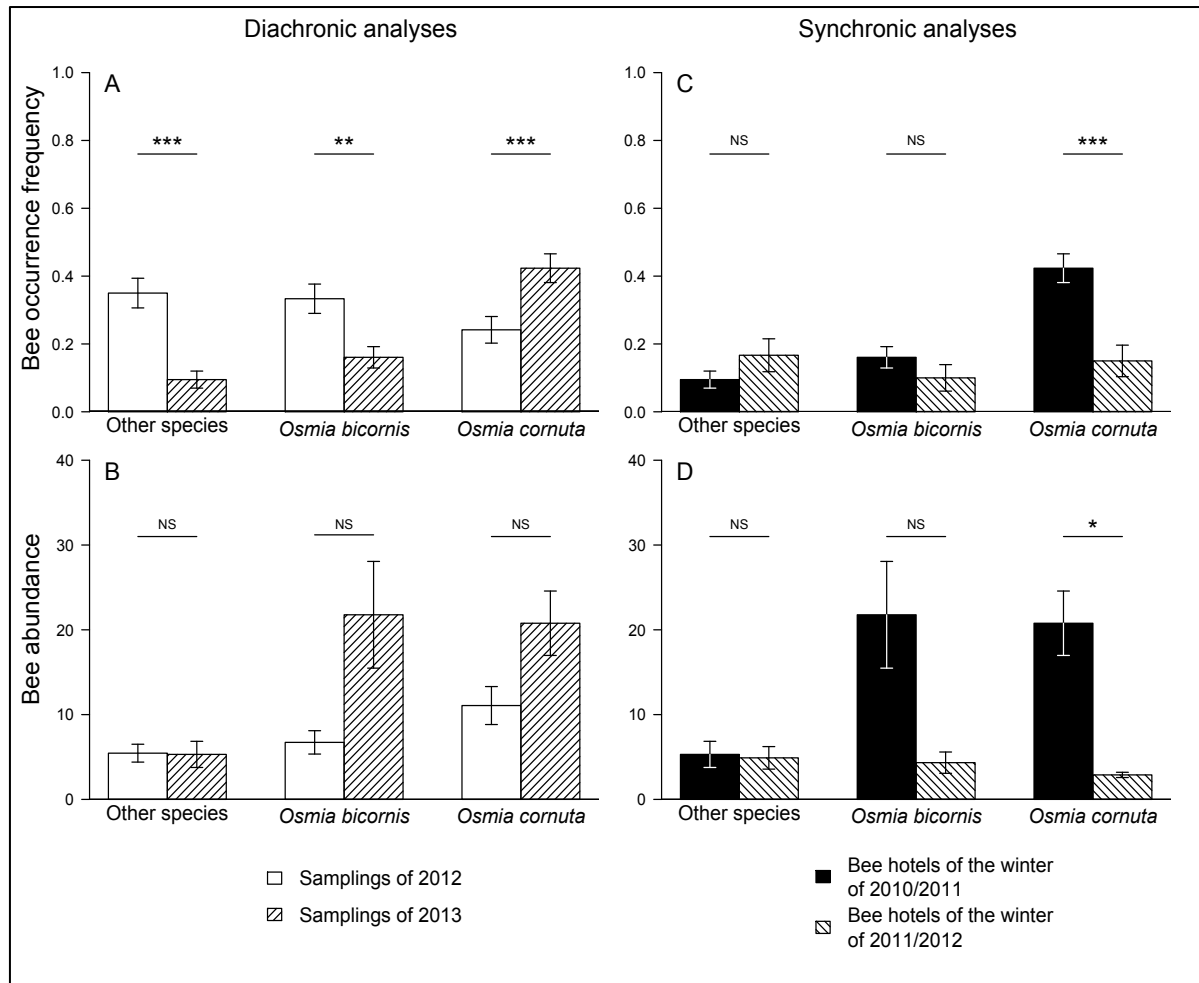


Figure III 3: Changes over time of the mean bee captures in bee hotels over two consecutive seasons after their installation in the winter of 2010/2011 (A and B) and effect of the age of the material in bee hotels on the mean bee captures recorded in 2013 (C and D). Vertical bars indicate SE. The symbol and the horizontal bar above each pair of columns indicate the significance of the difference between the years (NS: $p > 0.05$; *: $p \leq 0.05$; **: $p \leq 0.01$; ***: $p \leq 0.001$. See Table III.S 2 for detailed statistics).

III D. Differences of nesting among the substrates

Based on the soil texture analyses, the soils of our 126 squares (9 squares on 14 sites) fell into six categories in the triangle of soil texture as follows: two clay, three clay-loam, 32 loam, 22 loamy-sand, nine sandy-clay-loam, and 58 sandy-loam (see Supplementary Methods 1). The species richness of bees was similar among these six categories of soil textures.

Both *O. bicornis* and *O. cornuta* nested in holes in logs and hollow stems as well as in pithy stems. Within each of these two categories, the occupation rates of *O. cornuta* were similar among the holes in the eight species of logs and the three species of hollow stems. This was also the case among the four species of pithy stems. However, *O. bicornis* nested more in the *Catalpa* sp. pithy stems and in the holes of *Acer* sp. logs than in those of any other log or stem species (Figures III 4A and III 4B).

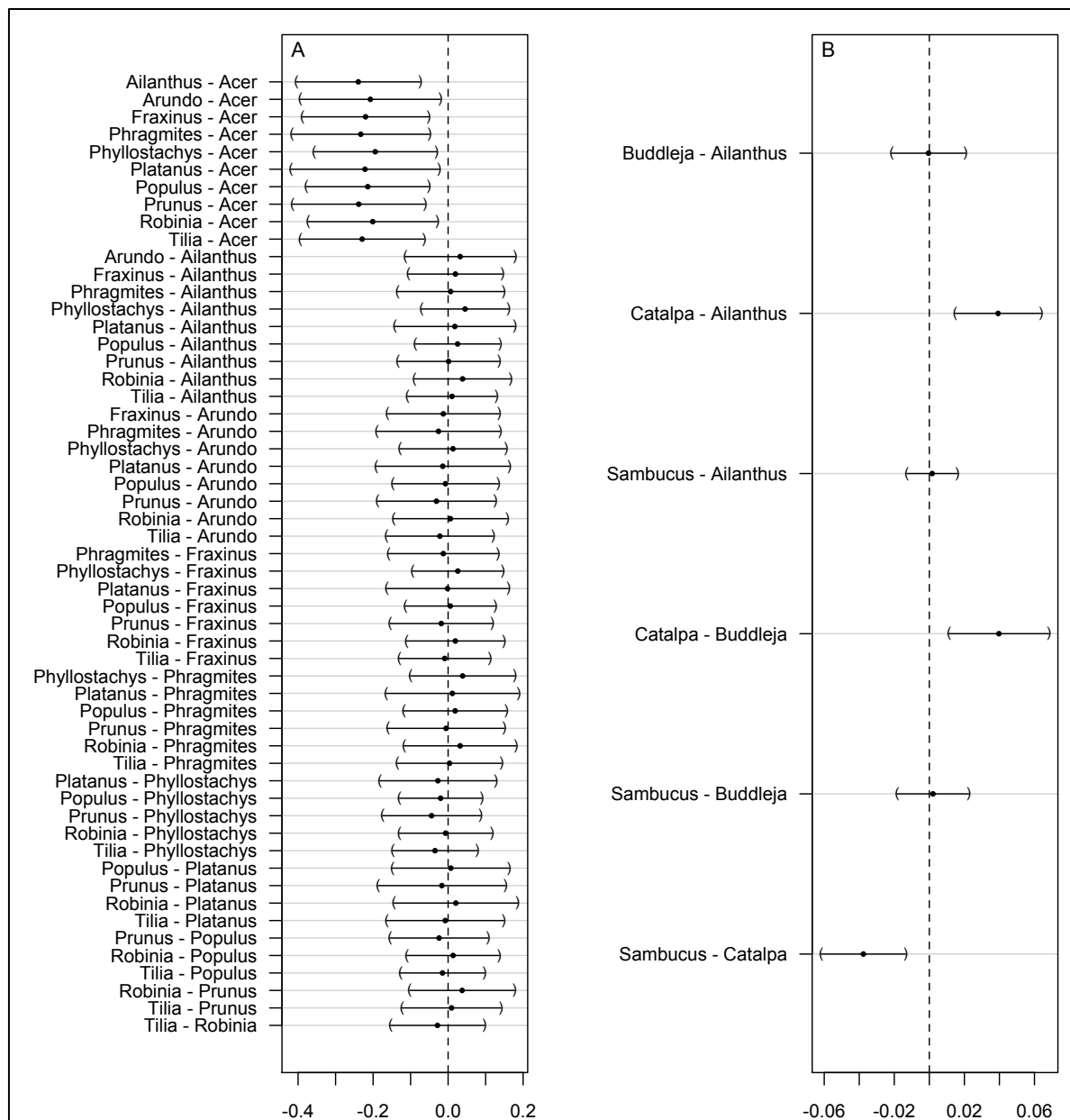


Figure III 4 : Pairwise comparisons of the occupation rate of *Osmia bicornis* among holes in species of logs and hollow stems (A) and among pithy stems (B). There is a significant preference for species if the 95% confidence interval of the difference in means does not include zero.

IV. Discussion

We evaluated the colonization of man-made nesting structures by wild bees at 16 sites and over one year for half of the sites and two years for the remaining half. There was no effect of the year of sampling or the year of installation of the soil squares on the bee occurrence frequency or their abundance. Species other than *Osmia bicornis* and *O. cornuta* were more frequently observed during 2012 than during 2013, but they were not more abundant. *O. bicornis* was as abundant, but less frequently observed during the 2012 samplings than during the 2013 ones. In 2013, *O. bicornis* and the other species emerged in similar numbers from the winter 2010/2011 hotels than from those of 2011/2012. On the other hand, *O. cornuta* was more frequently recorded in 2013 than in 2012 when looking at the 2010/2011 bee hotels. Also in 2013, *O. cornuta* was more frequently recorded and was more abundant in the 2010/2011 hotels than in the 2011/2012 ones. Soil texture did not influence the nesting of wild bees in the soil squares. Yet, in the bee hotels, *O. bicornis* nested more in *Acer* sp. logs or in *Catalpa* sp. stems than in any other log or stem species provided to them.

IV A. Use of man-made nesting structures in an urban environment

Over two years of sampling in the man-made nesting structures, we collected 37 soil-nesting bee species in the squares and 21 cavity-nesting species in the bee hotels, which represents 23% of the 248 wild bee species recorded in the 16 urban and periurban sites in the area (Fortel 2014). Intensive sampling of bees usually leads to low number of singletons because the numbers of bee specimens and that of singletons are negatively correlated (Williams *et al.* 2001). In the samplings of bee hotels, we recorded only five species as singletons, i.e., 24% of the whole database, which is a percentage close to the 19% recorded with the extensive sampling of the wild bee fauna in the area with pan trap and net captures (Fortel 2014). This suggests that the sampling of 1/8th of the nesting material for each plant species, at each site and for each year was an intensive strategy. For the soil squares, on the other hand, we sampled bees for only 45 min on a monthly basis, and we recorded 15 species as singletons, i.e., 40% of the total number of species, which is indicative of a much less intensive sampling effort. We recorded only five species of parasitic bees in the soil squares and two in the bee hotels, that is 15% of the 46 parasitic species known in the area (Fortel 2014). Although the total of 58 species recorded in the man-made nesting structures is low compared to the total richness of 248 species, we collected two species in the bee hotels that were not recorded using either pan-traps or insect net over the two years of sampling (one specimen of *Osmia tricornis* and 16 of *Megachile sculpturalis*). *O. tricornis* is a non-social megachilid species from the mediterranean region (Leclercq 2001), and its presence confirms the Mediterranean influence in the area. *M. sculpturalis*, also known as the 'giant resin bee', is an exotic species coming

from central Asia that nests in pre-existing holes in logs or stems and was first recorded in France nearby Marseille along the Mediterranean shore in 2008 (Vereecken & Barbier 2009). Interestingly, this species also arrived in the United States in 1997 and has since spread quickly over a wide area (Mangum & Brooks 1997; Mangum & Sumner 2003). It is now considered to be a very invasive species over there with aggressive behavior towards some local bee species using similar nesting resources (Laport & Minckley 2012; Roulston & Malfi 2012). The 16 specimens were all recorded in the bee hotels in the park of Gerland in Lyon, which is located along the Rhône river. *M. sculpturalis* has also a generalist pollen diet in France like in the USA (Mangum & Sumner 2003; Vereecken & Barbier 2009) and its occurrence in Lyon suggests that it is also invasive in France. Thus bee hotels can provide a useful tool to survey the populations of cavity nesting bees.

Remarkably, we collected bees at each of the 16 sites of the study. The important result here is that, even in highly urbanized sites, some bee species nested in man-made nesting sites. We only sampled at random 1/4 of each soil square and 1/8th of the total number of cavities of each plant species in each compartment at each site. So, by extrapolation we could expect to have four times more bees that nested in the soil squares and eight times more bees that emerged in the bee hotels, that is 928 and 24816, respectively.

IV B. Nesting fidelity

Bees spend a lot of time and energy searching for a suitable nest site, so that any behavior that makes this process more efficient will be selected for. Females that emerged the previous season may learn the position and patch quality of their natal nest and return to that area (Potts & Willmer 1997). In the bee hotels, *O. bicornis* was less frequent in 2013 than in 2012 samplings, but it was as abundant. This means that this species used fewer plant species for nesting in the second year. *O. bicornis* has a gregarious nesting behavior (Torchio, Asensio & Thorp 1987; Krunić *et al.* 1995), and it is philopatric (Neumann & Seidelmann 2006), i.e., the offspring likes to nest nearby the parental nest (Shields 1982). Philopatry is probably an important factor in maintaining spatial stability of the nest aggregations of the gregarious species through the years (Polidori *et al.* 2006). Also, the presence of other individuals, or their nests, may provide a visual stimulus for further nesting at a given site by social facilitation (Rubink 1978). In some cases, philopatry is associated with gregariousness (Malyshev 1935; Michener *et al.* 1958), but, in this study, the population of *other bees* had the same pattern of change than *O. bicornis*. For *O. cornuta*, the age of bee hotel materials had an effect on the colonization, with two-year old nesting structures being more colonized than one-year old ones.

Although the most abundant species in the soil squares were almost all gregarious (except for *L. minutissimum* and *L. villosulum*), no clear pattern of change was observed either in the occurrence or in the abundance in the diachronic and synchronic analyses. This may be a result of the low sampling intensity used to collect bees in the soil squares.

IV C. Parasitism

The species other than *O. bicornis* and *O. cornuta* were less frequent, but as abundant in the bee hotels during the sampling of 2013 than during those of 2012. Besides nesting fidelity, another factor that could explain the observed tendencies is parasitism. We did not study it, but used it as a possible hypothesis to understand patterns in wild bee nesting. In both types of nesting structures, we captured cleptoparasitic species of bees (six in the soil squares and two in the bee hotels), but they were represented by only few individuals (less than 10). The low abundance of parasitic bees may be due to the instability of the host population in man-made nesting structures. It may also be due to gregarious nesting behavior of potential host bee species, which could act against parasitism. Indeed, there may be some advantages for an individual foundress to be part of an aggregation. Even though the probability of detecting the nest may be higher for a group of nests than for an individual nest, there may be a dilution effect. If a nest is part of an aggregation, its chances of being destroyed or its contents being parasitized may be reduced (Potts & Willmer 1997). There may be a kind of satiation, and parasites may be constrained by the availability of mature oocytes or handling time to parasitize each nest successfully (Rosenheim 1990). This is a form of inversely density-dependent mortality where nests in areas of the highest nest density experience the lowest probabilities of being parasitized (e.g. Freeman 1981; Wcislo 1984; Willmer 1985).

A missing element concerning parasitism in our study is the consideration of parasitic species other than bee species. It would have been very interesting to take into account all species involved in parasitism. Indeed, the two most abundant species in the bee hotels were *O. cornuta* and *O. bicornis* that have many cleptoparasites, parasitoids, nest destroyers, or even accidental nest residents (Krunić *et al.* 1995). For example, we captured some specimens of Ptinidae (Coleoptera), of whom the nest destroyer *Ptinus fur* is part, and of Leucospidae or Torymidae (Hymenoptera), of whom the parasitoids *Leucospis dorsigera* and *Monodontomerus obscurus* are part, respectively.

IV D. Substrate selection

In our study, the texture of soil had no influence on the bee species richness. This result is not fully in agreement with those of Cane (1991) who concluded that bee species could be separated in two groups depending on their soil preference. One group nested preferentially in soils such as sands, loamy sands and a few sandy loams, while the other group nested mainly in loams (sandy-, silt-, sandy clay- or clay-). Also, species of large body size tended to nest in soils of greater clay content. It is also noteworthy that there are several important characteristics that we did not take into account such as the availability of bare soil in the landscape, the level of compaction of the bare soil (hardness), and its slope and orientation in regards to sunshine, all three of which are also important for nest site selection of ground-nesting bees (Wuellner 1999; Potts *et al.* 2005).

In the bee hotels, *O. bicornis* was the only species that displayed substrate preference (for stems of *Catalpa* sp. and logs of *Acer* sp.). *Catalpa* sp. is a pithy stem species, so bees have to dig their own cavities to use them. This result is in agreement with the philopatric behavior observed in the occurrence frequency changes over the two years of samplings in the bee hotels of the winter of 2010/2011.

IV E. Management implications and conclusions

The main conclusion of this study is that a diverse wild bee fauna used our man-made nesting structures that were all located in urban areas (34 species in soil squares and 21 in bee hotels). This is an important result that shows the usefulness of these structures for the management of urban areas in favor of wild bees. Nevertheless, further studies are still needed, for example to monitor the changes in colonization and bee community structure over a longer period to take into account parasitism or to improve our soil squares by using compacted soil. Foraging resources should also be considered. Indeed, in the past, much attention has focused upon improving the floral resources available for bees and many urban design use land management to conserve and enhance floral communities. However, relatively little effort has focused upon the complementary and critical need for nesting resource provisioning. Proper urban management requires both resources to be available to attract and sustain the diverse bee communities and the pollination services they provide. And, in addition to the usefulness of man-made nesting structures for bees, those structures are a good way to raise the awareness of citizens about biodiversity and ecosystem services.

Acknowledgements

We would like to thank Jean Aptel, Frédéri Bac, Quentin Brunet-Dunand, Stan Chabert, Lucia Corredor, Lolita Domon, Fabrice Lafond, Vincent Létoublon, Nicolas Morison, Lola Motino and Frédéric Vyghen for field assistance. We also thank all the specialists who identified our bee specimens: Holger Dathe for *Hylaeus* spp., Eric Dufrêne for *Nomada* spp. and *Sphecodes* spp., David Genoud for *Andrena* spp., Gerard Le Goff for *Anthophora* spp., *Amegilla* spp. and Megachilidae, Denis Michez for Melittidae, Alain Pauly for *Halictus* spp. and *Lasioglossum* spp., Stephan Risch for *Tetralonia* spp. and *Eucera* spp., Erwin Scheuchl for *Andrena* spp., and Robert Fonfria† for all other genera. We are grateful to Charlotte Visage for her great help and skills as coordinator of the Urbanbees project. We thank Hervé Mureau for his identifications of the different varieties of stems and logs in bee hotels. Finally, we are grateful to all the persons who helped in the establishment of the nesting structures and contributed to the project.

Supplementary Methods 1: Texture of the soil in the 9 soil squares at the 14 recording sites.

Site number	N° square	Sand (g/100g)	Silt (g/100g)	Clay (g/100g)	Soil texture
1	1	78.4	12.7	8.9	Loamy-sand
1	2	87.2	7.3	5.5	Loamy-sand
1	3	84.6	8.5	6.9	Loamy-sand
1	4	85.4	8.1	6.5	Loamy-sand
1	5	78.3	12.6	9.1	Loamy-sand
1	6	71.4	16.4	12.2	Sandy-loam
1	7	77.3	12.6	10.1	Sandy-loam
1	8	77.4	12.2	10.4	Sandy-loam
1	9	71.1	16.3	12.6	Sandy-loam
2	1	58.8	28.6	12.6	Sandy-loam
2	2	66.8	22.8	10.4	Sandy-loam
2	3	53.8	27.7	18.5	Sandy-loam
2	4	61.6	27.1	11.3	Sandy-loam
2	5	59.1	30	10.9	Sandy-loam
2	6	42.5	37.6	19.9	Loam
2	7	35.4	44.6	20	Loam
2	8	46.6	37.2	16.2	Loam
2	9	39	30.6	30.4	Clay-loam
3	1	63.1	24	12.9	Sandy-loam
3	2	48.3	25.8	25.9	Sandy-clay-loam
3	3	45.8	35.9	18.3	Loam
3	4	47.5	33.6	18.9	Loam
3	5	43.3	30.8	25.9	Loam
3	6	67.6	20.6	11.8	Sandy-loam
3	7	63.3	24	12.7	Sandy-loam
3	8	48.4	24.2	27.4	Sandy-clay-loam
3	9	53.5	29.9	16.6	Sandy-loam
4	1	50.2	30.7	19.1	Loam
4	2	33	43.3	23.7	Loam
4	3	63	23	14	Sandy-loam
4	4	30.7	46.9	22.4	Loam
4	5	43.5	35.3	21.2	Loam
4	6	69.6	18.5	11.9	Sandy-loam
4	7	44.6	34.9	20.5	Loam
4	8	71.8	17.2	11	Sandy-loam
4	9	28.8	48.5	22.7	Loam
5	1	63.2	18.6	18.4	Sandy-loam
5	2	83.5	9.1	7.4	Loamy-sand
5	3	76.8	13.2	10	Sandy-loam
5	4	73.1	12.7	14.2	Sandy-loam
5	5	81.3	10.6	8.1	Loamy-sand
5	6	74.2	15.7	10.1	Sandy-loam
5	7	70.3	15.5	14.2	Sandy-loam
5	8	80.8	10.9	8.3	Loamy-sand
5	9	80.8	11	8.2	Loamy-sand

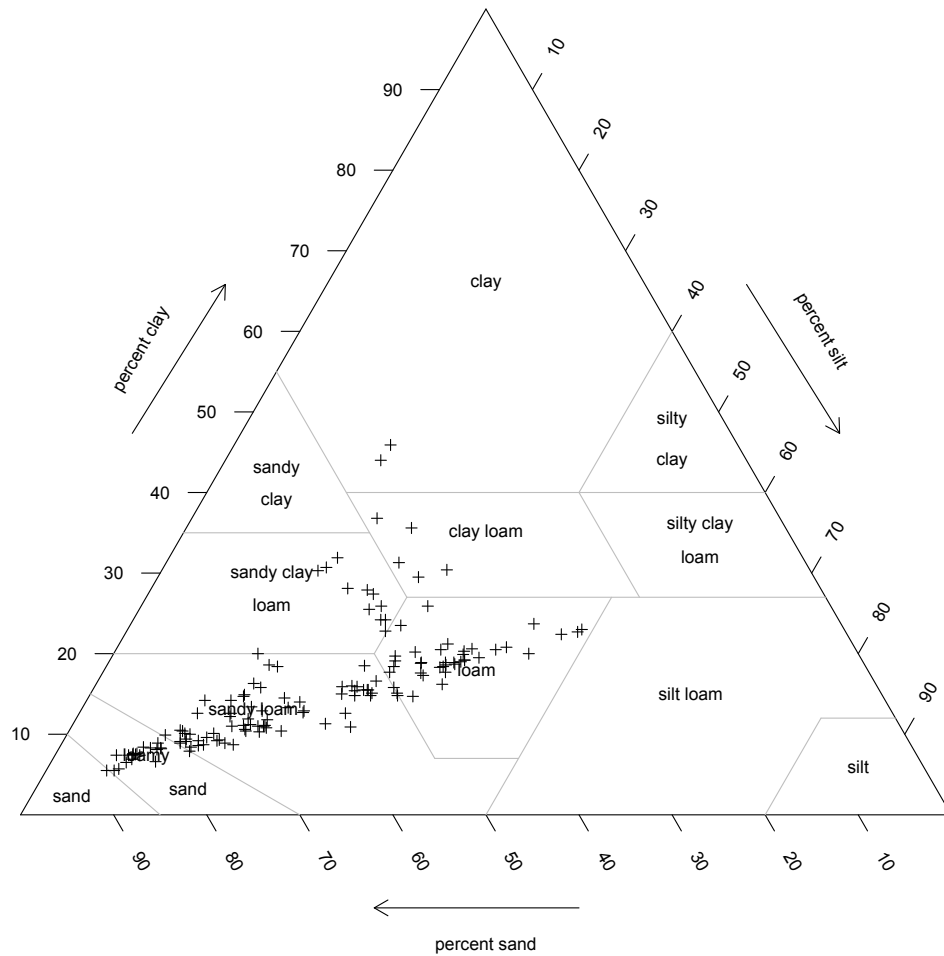
Supplementary Methods 1: Texture of the soil in the 9 soil squares at the 14 recording sites. (continued)

Site number	N° square	Sand (g/100g)	Silt (g/100g)	Clay (g/100g)	Soil texture
6	1	84.1	8.3	7.6	Loamy-sand
6	2	83.7	8.7	7.6	Loamy-sand
6	3	86	6.6	7.4	Loamy-sand
6	4	84.2	8.3	7.5	Loamy-sand
6	5	84.7	7.9	7.4	Loamy-sand
6	6	80.8	10.3	8.9	Loamy-sand
6	7	83.9	8.6	7.5	Loamy-sand
6	8	81.9	9.8	8.3	Loamy-sand
6	9	82.6	9	8.4	Loamy-sand
7	1	58	27	15	Sandy-loam
7	2	64.6	22.1	13.3	Sandy-loam
7	3	49.8	24.7	25.5	Sandy-clay-loam
7	4	57.5	26.6	15.9	Sandy-loam
7	5	67.6	19.5	12.9	Sandy-loam
7	6	48.8	23.3	27.9	Sandy-clay-loam
7	7	68.7	16.6	14.7	Sandy-loam
7	8	43.3	19.9	36.8	Clay-loam
7	9	64.4	21.1	14.5	Sandy-loam
8	1	43.7	25	31.3	Clay-loam
8	2	77.7	13.2	9.1	Sandy-loam
8	3	50.8	21.1	28.1	Sandy-clay-loam
8	4	70.5	18.4	11.1	Sandy-loam
8	5	77.5	14.1	8.4	Sandy-loam
8	6	68.4	20.6	11	Sandy-loam
8	7	64.5	15.5	20	Sandy-clay-loam
8	8	82.2	11.2	6.6	Loamy-sand
8	9	69.2	20.5	10.3	Sandy-loam
9	1	44	37.3	18.7	Loam
9	2	44.9	36.2	18.9	Loam
9	3	44	37.1	18.9	Loam
9	4	68.2	21	10.8	Sandy-loam
9	5	70.6	19	10.4	Sandy-loam
9	6	55	30.2	14.8	Sandy-loam
9	7	45	36.4	18.6	Loam
9	8	47.6	33.6	18.8	Loam
9	9	45.4	36.2	18.4	Loam
10	1	47.5	32.3	20.2	Loam
10	2	49.9	30.7	19.7	Loam
10	3	50.7	30.9	18.4	Loam
10	4	70.6	18.8	10.6	Sandy-loam
10	5	68.2	20.7	11.1	Sandy-loam
10	6	54.9	29.6	15.5	Sandy-loam
10	7	48.2	34.2	17.6	Loam
10	8	45.5	36.8	17.7	Loam
10	9	48.1	34.6	17.3	Loam
11	1	56.7	28.5	14.8	Sandy-loam
11	2	75.2	15.2	9.6	Sandy-loam
11	3	52	32.9	15.1	Sandy-loam
11	4	55.4	29.1	15.5	Sandy-loam

Supplementary Methods 1: Texture of the soil in the 9 soil squares at the 14 recording sites. (continued)

Site number	N° square	Sand (g/100g)	Silt (g/100g)	Clay (g/100g)	Soil texture
11	5	69.7	19.1	11.2	Sandy-loam
11	6	52.1	33.1	14.8	Sandy-loam
11	7	56.4	27.6	16	Sandy-loam
11	8	86.6	7.7	5.7	Loamy-sand
11	9	50.5	34.8	14.7	Loam
12	1	66.8	16.9	16.3	Sandy-loam
12	2	77.6	11.9	10.5	Sandy-loam
12	3	51.8	17.5	30.7	Sandy-clay-loam
12	4	74.7	12.7	12.6	Sandy-loam
12	5	66.3	17.9	15.8	Sandy-loam
12	6	37.3	16.8	45.9	Clay
12	7	79.5	10.6	9.9	Loamy-sand
12	8	39.3	16.7	44	Clay
12	9	68.5	16.6	14.9	Sandy-loam
13	1	77.9	14.2	7.9	Loamy-sand
13	2	74.3	16.5	9.2	Sandy-loam
13	3	76.6	14.8	8.6	Sandy-loam
13	4	64	17.4	18.6	Sandy-loam
13	5	76.3	14.5	9.2	Sandy-loam
13	6	50	18.1	31.9	Sandy-clay-loam
13	7	68.5	18.1	13.4	Sandy-loam
13	8	52.9	16.8	30.3	Sandy-clay-loam
13	9	77.5	13.1	9.4	Sandy-loam
14	1	55.9	28.2	15.9	Sandy-loam
14	2	38.7	40.8	20.5	Loam
14	3	51.5	30.8	17.7	Loam
14	4	42.2	37.5	20.3	Loam
14	5	41	39.5	19.5	Loam
14	6	37.4	41.8	20.8	Loam
14	7	28.2	48.8	23	Loam
14	8	55	29.5	15.5	Sandy-loam
14	9	41.2	38.2	20.6	Loam

Distribution of the soil texture from the 126 soil squares in the texture triangle



We used R package plotrix (Lemon 2006) to represent the distribution of soil squares texture triangle.

Table III.S 1 : List of the species collected in the man-made nesting structures.

Emergence in bee hotels		Captures in soil squares	
Taxon	Number of specimens	Taxon	Number of specimens
<i>Anthidium florentinum</i>	12	<i>Andrena dorsata</i>	1
<i>Chelostoma florissomne</i>	76	<i>Andrena flavipes</i>	1
<i>Heriades crenulatus</i>	15	<i>Andrena florea</i>	1
<i>Heriades truncorum</i>	143	<i>Andrena gravida</i>	1
<i>Hoplitis adunca</i>	7	<i>Andrena minutula</i>	4
<i>Hylaeus communis</i>	9	<i>Andrena minutuloides</i>	3
<i>Hylaeus incongruus</i>	1	<i>Andrena simontornyella</i>	3
<i>Megachile centuncularis</i>	5	<i>Andrena viridescens</i>	1
<i>Megachile rotundata</i>	1	<i>Halictus subauratus</i>	45
<i>Megachile sculpturalis</i>	16	<i>Halictus tumulorum</i>	2
<i>Megachile versicolor</i>	12	<i>Hoplitis adunca</i>	1
<i>Osmia bicornis</i>	833	<i>Hoplitis ravouxi</i>	1
<i>Osmia brevicornis</i>	3	<i>Lasioglossum fulvicorne</i>	1
<i>Osmia caerulea</i>	63	<i>Lasioglossum griseolum</i>	2
<i>Osmia cornuta</i>	1876	<i>Lasioglossum laticeps</i>	2
<i>Osmia melanogaster</i>	1	<i>Lasioglossum leucozonium</i>	3
<i>Osmia submicans</i>	16	<i>Lasioglossum malachurum</i>	4
<i>Osmia tricornis</i>	1	<i>Lasioglossum mesosclerum</i>	1
<i>Stelis breviscula</i>	1	<i>Lasioglossum minutissimum</i>	17
<i>Stelis minuta</i>	8	<i>Lasioglossum morio</i>	36
<i>Xylocopa violacea</i>	3	<i>Lasioglossum pallens</i>	1
Total	3102	<i>Lasioglossum pauxillum</i>	33
		<i>Lasioglossum politum</i>	21
		<i>Lasioglossum punctatissimum</i>	3
		<i>Lasioglossum pygmaeum</i>	4
		<i>Lasioglossum semilucens</i>	5
		<i>Lasioglossum villosulum</i>	19
		<i>Lasioglossum zonulum</i>	1
		<i>Megachile pilidens</i>	2
		<i>Nomada atroscutellaris</i>	1
		<i>Nomada bifasciata</i>	1
		<i>Nomada flavoguttata</i>	3
		<i>Osmia caerulea</i>	2
		<i>Osmia submicans</i>	2
		<i>Sphecodes croaticus</i>	1
		<i>Sphecodes ephippius</i>	1
		<i>Sphecodes longulus</i>	2
		Total	232

Parasitic bee species are in bold.

Table III.S 2: Pairwise comparisons of the occurrence frequencies and abundance of bee groups during the year of sampling or the year of structure installation. Significance was calculated after the Bonferroni correction (i.e., $p \times 3$) and are in bold (See Figures III 2 and III 3 for graphical representations).

Model	Dependent variable	Nesting site type	Bee group	Estimate \pm SE	z-value	p
Diachronic analyses: 2012 vs 2013 samplings	Occurrence frequency	Bee hotels	Other species	-1.67 \pm 0.35	-4.73	< 0.001
			<i>Osmia bicornis</i>	1.02 \pm 0.31	-3.26	0.0011
			<i>Osmia cornuta</i>	1.31 \pm 0.32	4.15	< 0.001
		Squares of soil	-	0.57 \pm 0.38	1.52	0.13
	Abundance	Bee hotels	Other species	0.01 \pm 0.26	0.04	0.97
			<i>Osmia bicornis</i>	0.65 \pm 0.26	2.45	0.037
			<i>Osmia cornuta</i>	0.45 \pm 0.2	2.25	0.032
		Squares of soil	-	0.12 \pm 0.11	1.16	0.26
Synchronic analyses: Installation in 2010/2011 vs 2011/2012	Occurrence frequency	Bee hotels	Other species	0.62 \pm 0.52	1.2	0.23
			<i>Osmia bicornis</i>	-5.1 \pm 2.9	-1.76	0.078
			<i>Osmia cornuta</i>	-1.61 \pm 0.47	-3.41	< 0.001
		Squares of soil	-	-0.5 \pm 0.7	-0.72	0.47
	Abundance	Bee hotels	Other species	0.075 \pm 0.39	0.19	0.85
			<i>Osmia bicornis</i>	-0.73 \pm 0.58	-1.26	0.24
			<i>Osmia cornuta</i>	-1.13 \pm 0.38	-2.96	0.012
		Squares of soil	-	-0.23 \pm 0.14	-1.69	0.12

DISCUSSION ET PERSPECTIVES



Les objectifs présentés dans cette thèse étaient : (1) déterminer l'impact de l'urbanisation sur les caractéristiques des communautés d'abeilles sauvages, (2) étudier les relations plantes-abeilles le long d'un gradient d'urbanisation, et enfin (3) analyser la cinétique de nidification des abeilles dans des nichoirs artificiels mis en place dans des milieux urbanisés. Dans cette optique, 24 sites répartis le long d'un gradient d'urbanisation ont fait l'objet de relevés de mars à octobre pendant deux ans (2011 et 2012). Les abeilles ont été échantillonnées en couplant deux méthodes de capture complémentaires (coupelles colorées et filet) afin d'obtenir des données les plus exhaustives possible.

La communauté d'abeilles de la zone d'étude est riche, avec 291 espèces, soit près d'un tiers de la faune d'abeilles française connue (Leonhardt *et al.* 2013). Les caractéristiques de la communauté totale sont relativement similaires à celles d'autres études (Williams, Minckley & Silveira 2001; Oertli, Mueller & Dorn 2005; Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012; Rollin *et al.* 2013), à savoir une forte proportion d'espèces rares (33% de singletons et doublons), d'espèces parasites (17%), et d'espèces nichant dans le sol (69%). Bien que la diversité observée ait été élevée, d'autres espèces sont probablement présentes puisque la richesse spécifique d'abeilles sauvages a été estimée à 367-368 espèces. D'ailleurs nous avons trouvé deux nouvelles espèces dans les émergences des hôtels à abeilles, dont *Megachile sculpturalis* représentée par 16 spécimens. Les 291 espèces observées représentent près de 79% de la richesse spécifique prédite (Chapitre 1). Cette différence n'est cependant pas exceptionnelle (Westphal *et al.* 2008) et, dans notre étude, elle peut peut-être s'expliquer par la diversité des habitats et des conditions environnementales dans notre vaste zone d'étude. En effet, notre période d'échantillonnage couvrait la totalité de la période d'activité des abeilles sauvages en milieu tempéré (Michener 2007). De plus, les méthodes de capture utilisées étaient complémentaires pour assurer une meilleure efficacité (Westphal *et al.* 2008). Les captures à l'aide de coupelles colorées sont plus efficaces que celles au filet en Europe car elles suppriment le biais observateur, présent dans les captures au filet, et permettent une meilleure estimation de la richesse spécifique totale de la communauté d'abeilles (Westphal *et al.* 2008). En revanche, cette méthode de capture présente un faible taux de capture pour certains genres d'abeilles, tels que *Colletes*, *Mellita*, *Dasypoda* (Denis Michez, com.pers.). Le manque dans l'inventaire peut cependant résulter d'un nombre de sites trop faible pour une zone d'étude aussi étendue (516 km²) et aussi diversifiée puisqu'elle se trouve à l'interface entre le climat méditerranéen et le climat tempéré, elle présente donc une grande diversité de paysages entraînant une grande biodiversité (Lelièvre, Sala & Volaire 2010).

I. Les milieux périurbains : des habitats au service de la diversité

I A. Les milieux périurbains: l'interface entre ville et campagne

Difficile à délimiter, l'espace périurbain s'avère complexe et a fait l'objet de nombreuses recherches des géographes. Ainsi il existe une distinction entre « péri-urbain » et « périurbain ». L'orthographe varie d'un auteur à l'autre, la présence ou l'absence d'un trait d'union paraissant à beaucoup un simple détail d'écriture (Hervouët 2001). « Péri-urbain » associe « péri » du grec *peri* qui signifie « autour » et « urbain » du latin *urbanus* qui se réfère à tout ce qui est « de la ville ». Etymologiquement le « péri-urbain » est donc « ce qui est autour de la ville ». L'objet d'étude ne dispose donc pas d'une entité propre puisqu'il ne doit son existence qu'à l'objet « ville ». Cette conception se retrouve dans la définition de Brunet, Ferras & Théry (2005) qui estiment que le péri-urbain est « tout ce qui est autour de la ville, et en réalité fait partie de la ville par les activités et les modes de vie des habitants » ajoutant que le terme est souvent synonyme de banlieue.

Le « périurbain », au contraire, rend compte d'une indépendance de la représentation que l'on s'en fait. C'est un type d'espace spécifique, qui a ses propres caractéristiques, son propre mode de fonctionnement, et qui existe par lui-même. C'est un espace intermédiaire, mi-rural, mi-urbain, qui entoure aujourd'hui en France la quasi-totalité des agglomérations urbaines. Cet espace reste rural par son paysage où dominant encore cultures, prairies ou bois, et par la densité relativement faible de sa population qui résulte de la présence quasi-exclusive de maisons individuelles. Cet espace est cependant fonctionnellement urbain: une forte majorité de la population travaille dans l'agglomération, y fait une grande partie de ses achats et y trouve la plupart de ses services (Chapuis 1995). La présence de la ville n'est pas occultée, mais apparaît comme une externalité intervenant dans le concept.

Il n'existe pas un, mais des espaces périurbains. En effet, la périurbanisation, c'est à dire la diffusion, dans un milieu originellement rural, des lieux de résidence des urbains, ne structure pas l'espace de manière homogène. A une échelle fine, chaque commune d'un espace périurbain réagit un peu à sa manière en fonction de divers facteurs externes ou internes (Chapuis 1995). Il existe tous les degrés entre la commune de banlieue totalement urbanisée et la commune encore rurale, et cette hétérogénéité de situations communales est liée aux rythmes, à l'intensité, et aux composantes du phénomène de périurbanisation ainsi qu'aux politiques locales.

Dans la suite de la discussion, nous parlerons des milieux « périurbains » pour bien évoquer l'hétérogénéité de ces habitats, inter- et intra-habitat.

I B. Le concept d'hétérogénéité de l'habitat

L'hypothèse de l'hétérogénéité de l'habitat stipule qu'une augmentation de la diversité des habitats peut mener à une augmentation de la richesse spécifique. On entend ici par habitat l'ensemble des ressources et des conditions présentes au sein d'un milieu qui permettent à une espèce de vivre et de se reproduire dans ce milieu (Hall, Krausman & Morrison 1997). L'hypothèse de l'hétérogénéité de l'habitat constitue une pierre angulaire en écologie (MacArthur & Wilson 2001) et représente probablement le concept fondamental le plus important du paradigme contemporain pour la gestion des écosystèmes et la biologie de la conservation (Kolasa & Pickett 1991; Dutilleul & Legendre 1993; Pickett *et al.* 1997; Spies & Turner 1999). L'hétérogénéité intègre toutes les formes de variations des composantes environnementales, qu'elles soient temporelles ou spatiales (Ostfeld *et al.* 1997). En ce sens, l'hétérogénéité influence la structure et la dynamique des communautés écologiques (Kolasa & Pickett 1991; Tilman 1994). Les habitats complexes ont ainsi tendance à fournir une plus grande diversité de ressources environnementales (Grime 1973; Bazzaz 1975). Cette complexité de l'habitat constitue une source d'opportunités pour la colonisation, la reproduction et la survie des organismes et permet l'accueil d'un large éventail d'espèces (Kuuluvainen 2002). Il en résulte souvent une augmentation de la biodiversité au sein des écosystèmes (MacArthur & MacArthur 1961; Downing 1991; Huston 1994).

Comprendre les relations entre un groupe d'espèces et les attributs d'un écosystème implique de considérer des éléments relatifs à l'écologie des espèces étudiées. En fonction de la taille du domaine vital et des besoins en ressources (nutrition et reproduction), la réponse des espèces à des attributs spécifiques de l'hétérogénéité environnementale divergera (Boyce *et al.* 2003; Fortin *et al.* 2003). L'hétérogénéité sera alors perçue différemment suivant le groupe d'organismes considéré (Harmon *et al.* 1986; With 1994; Tews *et al.* 2004). Une pelouse constitue une pâture pour un mouton et un univers complexe pour un insecte (Huston 1994). Cette distinction implique le choix d'une échelle spatiale en cohérence avec la perception que le modèle d'étude peut avoir de son environnement, ce qui nécessite le choix de variables descriptives appropriées (Tews *et al.* 2004). Les besoins d'une espèce en termes de reproduction et de survie sont souvent associés à des attributs intervenant à une échelle spécifique (Tews *et al.* 2004). D'un autre côté, il a été montré pour de nombreuses espèces que c'est davantage la combinaison d'attributs agissant à plusieurs échelles qui explique les patrons de répartition (Hastings 1990; Kie *et al.* 2002; Williams, Marsh & Winter 2002). Dans ce sens, l'hétérogénéité est considérée comme un phénomène agissant à plusieurs échelles spatiales (Kolasa & Pickett 1991) et son étude implique la sélection de groupes de variables adaptés non seulement au modèle d'étude, mais également aux échelles spatiales pertinentes. Cela est d'autant plus vrai dans le cadre d'études portant sur plusieurs espèces car celles-ci peuvent répondre à l'hétérogénéité de l'habitat à différentes échelles. Il est ainsi globalement

admis que l'étude des patrons de biodiversité devrait inclure au moins deux échelles spatiales (Niemelä, Haila & Punttila 1996; Mitchell, Lancia & Gerwin 2001; Holland, Fahrig & Cappuccino 2005).

I C. Une urbanisation moyenne pour une forte hétérogénéité

Avec l'intensification agricole, l'urbanisation est l'une des causes principales de la fragmentation des habitats, elle même responsable du déclin des insectes pollinisateurs, au premier rang desquels les abeilles (Biesmeijer *et al.* 2006). Cependant, l'impact de l'urbanisation sur l'entomofaune pollinisatrice a été peu étudié. Les deux premiers chapitres de cette thèse traitent de l'impact de l'urbanisation sur les communautés d'abeilles. Le degré d'urbanisation a été mesuré par la proportion de surface imperméable, i.e. proportion de routes, de bâtis et de zones artificialisées, dans un rayon de 0,5 km.

Nous avons mis en évidence une diminution de l'abondance des abeilles le long du gradient d'urbanisation et une relation curvilinéaire entre la richesse spécifique et la proportion de surface imperméable. La richesse spécifique atteignait un maximum à des valeurs moyennes du degré d'urbanisation (53% in 2011 and 47% in 2012), ce qui est similaire aux résultats rapportés par Fetridge, Ascher & Langellotto (2008). De plus, même si l'urbanisation n'avait aucun effet sur la spécialisation dans les réseaux d'interactions plantes-abeilles, elle était corrélée de manière curvilinéaire avec le nombre de taxa de plantes et d'espèces d'abeilles présents dans les réseaux. Ceci s'est aussi traduit par un plus grand nombre de liens entre plantes et abeilles dans les sites avec environ 50% de surface imperméable, par rapport aux sites classés aux extrémités du gradient d'urbanisation.

Les milieux périurbains, présentant des valeurs de proportion de surface imperméable autour de 50%, peuvent être considérés comme des sites moyennement perturbés, en comparaison des sites urbains qui sont très perturbés et des sites semi-naturels qui le sont peu. Dans le domaine de l'écologie des perturbations, l'hypothèse des perturbations intermédiaires est souvent utilisée comme élément d'interprétation. Cette hypothèse suppose qu'un maximum de diversité est obtenu pour une fréquence ou une intensité intermédiaire de perturbation (Grime 1973; Huston 1979; Wilson 1994; Collins & Glenn 1997). Des perturbations fréquentes et de forte intensité empêchent les espèces les plus compétitives de dominer, favorisant ainsi les espèces moins compétitives, plus résistantes aux perturbations ou meilleures colonisatrices. Cette hypothèse suppose également qu'un pic de diversité est atteint au cours du temps après occurrence d'une perturbation et initiation d'une succession. Une perturbation est définie comme un événement relativement discret dans le temps

qui modifie la structure des écosystèmes, des communautés ou des populations en agissant à la fois sur la disponibilité des ressources et des substrats, et sur l'environnement (Pickett & White 1985). Les milieux urbains étant régulièrement perturbés (par exemple gestion des espaces verts, démolitions et constructions), l'urbanisation peut être considérée comme une perturbation. Cependant, cette hypothèse s'applique essentiellement aux communautés d'organismes sessiles (organismes qui passent la plus grande partie de leur vie immobiles). Elle n'est en général pas vérifiée pour les animaux terrestres mobiles, et donc pour les abeilles (Fuentes 1988; Mackey & Currie 2001).

Il existe aussi un modèle appelé « Disturbance Heterogeneity Model » (DHM ; Kolasa & Rollo 1991) qui s'apparente à l'hypothèse des perturbations intermédiaires (Connell 1978; Pickett & White 1985). Ce modèle prend en compte les perturbations spatiales (en opposition aux temporelles) pour expliquer une augmentation de la diversité d'habitats. Le DHM suggère qu'un milieu dominé par des habitats non perturbés ou, à l'inverse, très perturbés sera un milieu présentant une biodiversité homogène. De ce fait, les milieux présentant des proportions de perturbations proches de 50% (comme c'est le cas pour l'urbanisation dans les milieux périurbains) accueilleraient une biodiversité hétérogène et plus importante. Dans une étude sur les papillons et les oiseaux le long d'un gradient d'urbanisation, Blair (2001) évoque le phénomène d'homogénéisation biotique et explique que même si l'assemblage des espèces est relativement différent selon les écorégions en ce qui concerne les milieux semi-naturels, les espèces des villes de différentes écorégions sont souvent les mêmes. Parallèlement, Olden & Poff (2003) définissent l'homogénéisation biotique comme l'augmentation au cours du temps d'une variable biologique (génétique, taxonomique ou fonctionnelle) mesurée en différents lieux. Olden *et al.* (2004) suggèrent que cette homogénéisation est due au remplacement d'espèces natives par des espèces invasives. Ceci permet de parler du phénomène d'homogénéisation par l'urbanisation (voir McKinney 2006). Dans le cas des abeilles sauvages en ville, il ne s'agit pas du remplacement d'espèces natives par des espèces exotiques, voire invasives, mais d'un remplacement d'espèces intolérantes aux perturbations par des espèces tolérantes. On retrouve des phénomènes similaires pour les communautés d'oiseaux en Europe, les espèces urbaines n'étant pas majoritairement représentées par des espèces invasives (Clergeau *et al.* 2006a), mais par des espèces natives qui s'adaptent au milieu urbain (Crocì 2007). Aux Etats-Unis en revanche, l'avifaune urbaine est constituée de nombreuses espèces invasives, principalement originaires d'Europe (Blair 2001).

Les milieux périurbains sont des habitats présentant des ressources appropriées pour une faune et une flore diversifiées. Les milieux urbains quant à eux sont souvent trop perturbés pour qu'une partie de la biodiversité puisse y survivre. Parfois même, les espèces invasives dominent ces milieux. Pour de nombreux organismes, ces espèces invasives ont un impact négatif sur la faune locale. De plus, même si la

présence de ces espèces invasives donne l'impression d'une augmentation de la diversité totale, la diversité locale et à large échelle diminue (Shochat *et al.* 2006).

II. La ville : un filtre écologique

L'imperméabilisation des sols entraîne une perte d'habitats (ressources florales, sites de nidification) et une diminution de la connectivité des patches au sein de la matrice paysagère (Zanette, Martins & Ribeiro 2005; Ahrné, Bengtsson & Elmqvist 2009). Ceci aurait comme conséquence un changement dans la composition des communautés d'espèces dans les habitats urbains. Les études consacrées aux plantes et/ou aux animaux dans la ville sont relativement récentes puisque les plus anciennes datent du début du XX^e siècle. Les premiers inventaires concernaient les végétaux, puis ce sont les oiseaux qui ont fait l'objet d'observations et d'analyses (Erz 1966; Lancaster & Rees 1979). Ce n'est qu'à partir des années 1980 que d'autres groupes d'animaux (les papillons, les chauves-souris ou les carabes) ont commencé à être inventoriés, et on a étudié leur écologie en milieu urbain (Czechowski 1982; Klausnitzer & Richter 1983; Lazri & Barrows 1984; Kurta & Teramino 1992).

Des études comparatives ont montré des variations de taille chez des rongeurs, ainsi que des modifications des chants des oiseaux entre milieu urbain et rural (Slabbekoorn & Peet 2003). Le milieu urbain semble alors jouer un rôle de filtre environnemental (Lizée *et al.* 2011). Statzner, Dolédec & Hugueny (2004) définissent un filtre comme les forces (facteurs et mécanismes) qui agissent sur la composition des communautés, en terme de traits fonctionnels. Seules les espèces présentant les traits adaptés (ou filtrés) peuvent coloniser les habitats soumis à ces forces. Ceci induit une homogénéisation fonctionnelle, c'est à dire une augmentation de la similarité des communautés selon les traits fonctionnels (Olden *et al.* 2004).

II A. Le concept d'espèces urbanophiles

Pour étudier la biodiversité en milieu urbain, on recense les espèces présentes dans les villes, puis on les compare à celles qui vivent dans les milieux ruraux proches, et enfin on analyse pourquoi certaines espèces ont pu s'adapter au milieu urbain et d'autres non. Travailler sur des gradients permet d'étudier l'impact des variations du milieu sur la distribution des communautés, et dans notre cas d'un gradient d'urbanisation, depuis le milieu rural jusqu'au milieu urbain (McDonnell & Pickett 1990). A l'inverse de la nôtre, certaines études ont trouvé une diminution de la

richesse spécifique et une augmentation des abondances en ville (Blair 1996; Clergeau *et al.* 1998; Clergeau, Jokimäki & Snep 2006b; Rottenborn 1999; Jokimäki & Huhta 2000), ce qui suggère que certaines espèces particulièrement tolérantes aux contraintes de ces systèmes anthropiques dominent les communautés (Crocì 2007).

On distingue classiquement trois catégories d'espèces en fonction de leur réponse à l'urbanisation : urbanophobes, urbano-tolérantes et urbanophiles. Les espèces urbanophobes sont celles qu'on ne retrouve jamais en ville (par exemple le Pluvier doré, *Pluvialis apricaria*, ou l'Azuré des paluds, *Phengaris nausithous*). À l'autre extrême, les espèces urbanophiles sont des espèces vivant presque exclusivement en ville ou dans les villages (par exemple le Martinet noir, *Apus apus* ou le Rat, *Rattus rattus*) (Mitchell, Freléchoux & Vittoz 2011).

Entre les deux, les espèces urbano-tolérantes sont présentes en milieu urbain et en milieu rural. On peut distinguer trois types d'espèces urbano-tolérantes : modérément urbanophiles, neutres et modérément urbanophobes. Les espèces modérément urbanophobes sont essentiellement présentes hors de la ville, mais peuvent parfois élire domicile dans des milieux peu perturbés en milieu urbain (par exemple dans les grands parcs, les rivières, ou les friches importantes; c'est le cas de la Buse variable, *Buteo buteo* ou du Renard roux, *Vulpes vulpes*). À l'inverse, les espèces modérément urbanophiles sont des espèces avant tout présentes dans les villes, mais parfois également en milieu rural (par exemple la Tourterelle turque, *Streptopelia decaocto* ou Musaraigne musette, *Crocidura russula*). Les espèces neutres, quant à elles, sont des espèces ubiquistes présentes indifféremment en ville ou en milieu rural (par exemple le Merle noir, *Turdus merula* ou le Mulot, *Apodemus sylvaticus*). Les espèces urbano-tolérantes doivent être capables de résister aux conditions urbaines. En ce qui concerne la flore, on retrouvera ainsi des espèces ayant des capacités à supporter la déshydratation, des racines ou des rhizomes résistants aux dommages, une croissance rapide et une longue période de floraison, une reproduction sexuée indépendante des insectes, et une production importante associée à une grande dispersion de graines (Vallet *et al.* 2010). En ce qui concerne la faune, on retrouvera principalement des espèces insensibles à la pollution, de petite taille, ne nécessitant pas de grands espaces, ayant une vie liée à des structures verticales et irrégulières (falaises, cavités), un régime alimentaire omnivore ou spécialisé dans un aliment particulier avec peu de besoin en eau, une maturité sexuelle précoce et un taux de natalité élevé.

II B. Les abeilles urbanophiles : réalité ou fiction ?

En général, les milieux urbains présentent des espèces d'abeilles généralistes ayant de bonnes capacités de dispersion (McKinney 2006; Clergeau 2007; Geslin 2013). D'après Geslin (2013), les habitats semi-naturels et agricoles sont dominés par de petites espèces plutôt spécialistes dans leur régime alimentaire et ayant une faible capacité de vol, alors que les communautés d'insectes floricoles urbains sont davantage composées d'insectes de grande taille, ayant donc de plus grandes capacités de vol (Greenleaf *et al.* 2007). Cette plus grande capacité de vol permet aux insectes floricoles de se déplacer entre les patches d'habitats, ce qui les rend moins sensibles à la fragmentation (Wojcik & McBride 2012). Cependant nos résultats ne confirment pas cette tendance puisque la taille des abeilles (distance inter-tégulaire) ne changeait pas le long du gradient d'urbanisation (Chapitre 1). Même si les espèces de petite taille (< 3 mm; Klein *et al.* 2008) ont des capacités limitées pour coloniser les habitats perturbés tels que les milieux urbains, elles requièrent probablement moins de ressources florales pour leur développement et leur survie que les grandes espèces (> 5 mm; Klein *et al.* 2008). Les petites abeilles pourraient ainsi être capables de pallier leurs faibles capacités de vol par une prospection de ressources florales plus restreinte, et donc perdurer dans des milieux perturbés tels que les milieux urbains (Williams *et al.* 2010).

Selon Banaszak-Cibicka & Żmihorski (2012), les espèces d'abeilles « urbaines » sont souvent des espèces sociales car elles présentent une meilleure adaptabilité aux perturbations. Ici encore, nos résultats ne confirment pas cette tendance puisqu'aucune évolution du statut social n'a été constatée le long de notre gradient d'urbanisation. Les espèces d'abeilles sociales que nous avons collectées étaient pour la grande majorité des espèces terricoles (94%), et nous avons mis en évidence un effet positif de l'urbanisation sur le nombre d'espèces cavicoles (voir la partie III). Il semble y avoir une compensation du type de nidification, moins adapté au milieu urbain pour les terricoles, par un mode de vie sociale, permettant d'avoir une meilleure adaptabilité au milieu.

Ce sont fréquemment les communautés végétales qui déterminent la structure physique des habitats, et donc qui influencent la distribution et les interactions entre les espèces animales (Lawton 1983; McCoy & Bell 1991), et par là même la composition des communautés animales. Nous avons montré qu'il n'y avait pas d'évolution du comportement généraliste des abeilles (analyses à l'échelle de l'espèce dans les réseaux), mais que le nombre d'espèces généralistes (analyses sur les traits fonctionnels) était plus élevé dans les milieux urbains que dans les milieux ruraux (Chapitre 2). Dans le même temps, le nombre d'espèces spécialistes restait relativement constant tout au long du gradient. Beaucoup d'espèces d'abeilles sociales ont une longue période d'activité et sont plutôt généralistes. Les espèces d'abeilles généralistes pour les ressources polliniques (polylectiques) dominent les milieux

urbains, tandis que les espèces spécialistes (oligolectiques) y sont plutôt rares (Frankie *et al.* 2005, 2009; McFrederick & LeBuhn 2006; FetrIDGE *et al.* 2008). Les perturbations de l'habitat, tels que l'urbanisation, sont plus susceptibles d'affecter les communautés d'insectes pollinisateurs spécialistes car celles-ci dépendent exclusivement de quelques taxons de plantes pour leur alimentation, alors que les espèces généralistes, sont en mesure de recueillir pollen et nectar sur un large éventail d'espèces florales (Bronstein 1995).

Il semblerait donc que les milieux urbains jouent un rôle de filtre écologique fort pour les abeilles, même si nombre d'espèces sont capables de supporter et de résister aux perturbations qui caractérisent ces milieux.

II C. Les atouts du milieu urbain pour les abeilles

Les caractéristiques communes des ressources florales urbaines telle que la forte diversité (Smith *et al.* 2006; Angold *et al.* 2006; Loram *et al.* 2007), la prévalence des variétés horticoles (Thompson *et al.* 2003; Frankie *et al.* 2005; Gaston *et al.* 2005), la concentration des ressources dans les parterres fleuris et les jardins tout au long de l'année (Lu *et al.* 2006; Neil & Wu 2006; FetrIDGE *et al.* 2008) semblent affecter le comportement alimentaire des abeilles et donc, les relations entre communauté d'abeilles et communauté végétale (Cane *et al.* 2005). Bien que certaines études aient été consacrées aux milieux anthropiques dans les paysages ouverts (Prach *et al.* 1997; Sykora, Kalwij & Keizer 2002), l'accent a été mis sur la végétation des grandes agglomérations urbaines (Pyšek 1993; Kowarik 2008). Les villes subissent des changements distincts au cours du temps, qui entraînent des patrons de comportement des espèces, une dynamique des populations et la formation de communautés particulières, chacune d'entre elles étant spécifique des milieux urbains (Sukopp 2008). La flore des milieux urbains est depuis longtemps reconnue comme extrêmement diversifiée du fait d'une forte hétérogénéité de ses habitats. La flore urbaine est aussi considérablement enrichie par l'introduction d'espèces exotiques, dont la proportion dans les villes d'Europe centrale varie entre 20 et 60 %, avec une valeur moyenne de 40% (Pyšek 1998). De plus, la proportion des espèces non indigènes dans les flores urbaines augmente avec la taille de la ville (Pyšek 1998). Toutefois, les villes sont aussi naturellement riches en espèces indigènes (Kuhn, Brandl & Klotz 2004), ce qui rend leur flore sujette à la perte de ces espèces en faveur d'espèces exotiques invasives (McKinney & Lockwood 1999; Olden *et al.* 2004).

Nous avons trouvé que les espèces végétales spontanées (i.e. natives ou naturalisées) ont une place plus centrale dans les réseaux d'interactions plantes-abeilles que les taxons horticoles (i.e. exotiques ou ornementaux). Nous avons répertoriés entre 46% et 99% de plantes spontanées sur les 16 sites urbains et

périurbains (avec une moyenne de 77% sur l'ensemble de ces sites). Les plantes spontanées sont constituées pour partie de plantes indigènes, mais aussi de plantes exotiques qui se retrouvent à l'état naturel. On appelle ces dernières des « échappées » des cultures ou des jardins. Elles sont au départ cultivées, mais réussissent à se propager rapidement de façon naturelle. Une partie de ces « échappées » peut alors être considérée comme des plantes invasives, c'est le cas par exemple de la grande Berce du Caucase (*Heracleum mantegazzianum*) ou du buddléia, (*Buddleja* sp.). Dans notre étude, les plantes horticoles et spontanées étaient visitées par un nombre similaire d'espèces d'abeilles, mais les plantes spontanées avaient un impact plus fort sur la communauté d'abeilles. Les abeilles ne semblent donc pas être particulièrement affectées par la présence d'espèces de plantes exotiques ou ornementales. Le statut floral influence le butinage des insectes pollinisateurs car les fleurs des variétés ornementales ne fournissent pas toujours des ressources pour ces insectes (Comba *et al.* 1999a; b). Et les plantes spontanées qui offrent des ressources appropriées pourraient être essentielles pour les communautés d'insectes pollinisateurs locaux menacés (Comba *et al.* 1999b).

Les milieux urbains sont légèrement plus chauds que les milieux ruraux, ce qui modifie la phénologie des floraisons et peut des changements imprévisibles dans la structure de l'écosystème car les espèces précédemment capables de coexister en raison de la différenciation de leurs niches peuvent interagir différemment (Fitter & Fitter 2002). En milieu urbain, certaines espèces végétales fleurissent plus tôt que dans les milieux ruraux. Cependant, cette différence de phénologie n'est pas très courante (Neil & Wu 2006). La structure de la communauté d'abeilles est très influencée par la phénologie des ressources florales. Dans notre étude, l'abondance et la durée de floraison d'un taxon de plante avaient un effet positif sur la dépendance de la communauté d'abeilles à ce taxon (*strength*). Cette valeur de *strength* équivaut à la fréquence relative des visites que font des abeilles sur ce taxon végétal (Jordano 1987; Bascompte, Jordano & Olesen 2006). La structure nichée des réseaux (cf. Introduction) peut expliquer en partie les valeurs de *strength* démesurée des généralistes dans les réseaux plantes-pollinisateurs. En effet, les espèces généralistes interagissent avec des spécialistes, et inversement, de sorte que les spécialistes contribuent dans une large mesure à l'augmentation de la *strength* des généralistes (Bascompte & Jordano 2007).

La diversité végétale des milieux urbains joue un rôle dans la conservation de la nature et l'aménagement des villes. Nos résultats suggèrent les villes sont devenues des zones stratégiques pour les populations d'abeilles, comme pour d'autres systèmes biologiques (comme certaines espèces d'oiseaux, ou les rats) (Rebele 1994). Cette conclusion conforte le postulat que les villes sont incontestablement devenues des milieux stratégiques tant pour les communautés animales que végétales (Kowarik 1990; Rebele 1994; Hill, Roy & Thompson 2002). La végétation en milieu urbain perd

les caractéristiques naturelles et reflète les préférences humaines pour les infrastructures urbaines (Rees 1997; Gyllin & Grahn 2005). Les jardins participatifs et les parcs ont le potentiel d'être des outils importants de conservation et de gestion pour les communautés d'abeilles, si les gestionnaires et les particuliers les entretiennent en gardant à l'esprit les besoins des abeilles. Planter des fleurs attractives pour les abeilles avec une longue période de floraison longue favorisera leur diversité. De même, plus une espèce de plante fleurira longtemps, moins sa ressource en pollen risquera de devenir limitante dans le temps pour les abeilles.

III. Les aménagements pour la nidification: une ressource utile aux abeilles en milieu urbain

Les ressources alimentaires ne sont cependant pas les seules ressources nécessaires aux abeilles. Ces dernières ont aussi besoin de sites de nidifications appropriés (sols nus, tiges, cavités, ou encore des coquilles d'escargot) sans lesquels elles ne peuvent pas se reproduire. Pour aborder la nidification des abeilles et dans une première approche, nous avons mis en place des structures artificielles (hôtels à abeilles et carrés de sol) pour permettre aux abeilles de nicher. Les hôtels contenaient des cases remplies avec des bûches, des tiges creuses et des tiges à moelle ainsi que du pisé et les carrés de sol étaient remplis de terre de composition variable. Ces structures ont été mises en place à l'hiver 2010/2011 sur 8 sites et à l'hiver 2011/2012 sur 8 autres sites. Tous les sites de cette étude étaient situés en milieu urbain ou périurbain, c'est à dire avec plus de 30% de surface imperméable dans un rayon de 2 km.

III A. L'efficacité des aménagements pour la nidification

Notre étude sur les aménagements a été réalisée en lien étroit avec la partie communication du programme Urbanbees. Les aménagements étaient installés sur des sites visités par le grand public afin de le sensibiliser aux abeilles sauvages et à leur biologie. Certains sites présentaient même une exposition permanente dédiée aux abeilles sauvages et constituée de panneaux informatifs. Mais cette étude était aussi novatrice car nous avons trouvé très peu de bibliographie sur la problématique de la nidification des abeilles sauvages en ville, et elle a permis d'apporter des éléments de réponses quant à l'importance des sites de nidification pour la structuration des populations d'abeilles en ville et à leurs préférences en ce qui concerne les substrats de nidification.

Le premier constat tiré de cette étude est que des nichoirs artificiels en milieu urbain peuvent être utilisés par une faune diversifiée d'abeilles. Les aménagements semblent être plus colonisés durant la deuxième année d'installation que dans la première. En ce qui concerne les hôtels, les abeilles ont tendance à nidifier dans des nids propres dont l'entrée est nette afin de ne pas se blesser ou dépenser trop d'énergie à le nettoyer.

Le fait que les abeilles (*O. bicornis* mise à part) n'aient montré aucune préférence pour une texture de sol ou pour une essence en particulier permet de faciliter la mise en place des aménagements. Des précautions doivent cependant être prises quant à l'état des substrats et à leur emplacement. Dans notre étude, l'impact du diamètre, de l'orientation des hôtels ou de l'état initial des trous n'a pas été pris en compte. Or ces facteurs peuvent avoir un effet négatif sur la nidification des abeilles (Weaving 1989; Jeanne & Morgan 1992; Schmidt & Thoenes 1992; Scott 1994; Potts & Willmer 1997). En plus des tiges et des bûches, les hôtels à abeilles de 2010/2011 comportaient des cases de pisé (fait à partir du sol du site) et des murs de pisé avaient été installés sur les sites aménagés en 2011/2012. Hormis des guêpes aucun insecte n'a nidifié dans ces parties des aménagements. De plus, plusieurs études ont mis en évidence l'importance de la compaction du sol (Potts & Willmer 1997; Wuellner 1999), or les carrés de sol mis en place n'avaient pas été compactés auparavant. Des aménagements mieux conçus, comme par exemple avec des sols compactés, pourraient donc être bénéfiques pour un plus grand nombre d'espèces abeilles.

III B. La philopatrie

Dans notre étude, la plupart des espèces les plus abondantes ayant niché dans les hôtels étaient des espèces grégaires. Ce comportement est souvent lié à la philopatrie (Malyshev 1935; Michener *et al.* 1958). La philopatrie est un facteur important dans le maintien de la stabilité spatiale des agrégations de nids d'espèces (Polidori *et al.* 2006). La présence d'individus ou de leurs nids serait un stimulus visuel pour la nidification d'autres individus (Rubink 1978). Les phéromones joueraient également un rôle dans la formation d'agrégations de nids (Cardale 1968). Il se pourrait donc qu'en plus de l'apprentissage des caractéristiques du milieu, les odeurs soient importantes. Dans une étude sur les abeilles terricoles, Cane (1983) a montré que les phéromones produites par les glandes de Dufour pouvaient être impliquées dans le comportement grégaire, la reconnaissance des cellules par les femelles et les autres individus du nid.

Toute espèce, à un moment ou à un autre de son cycle de vie, présente une phase de mouvement, plus ou moins longue. Le mouvement est lié essentiellement à des problèmes locaux. Dans des milieux perturbés comme peut l'être le milieu urbain, les

espèces peuvent chercher à échapper aux conditions locales (pas assez de nourriture, trop de prédateurs, individus conspécifiques trop nombreux, ou encore manque de site de nidification; Danchin, Giraldeau & Cézilly 2005). Dans cette partie, nous allons nous intéresser à un seul type de mouvements, ceux qui concernent la nidification.

En écologie, la dispersion est définie comme le déplacement d'un individu entre son lieu de naissance et le lieu de sa première tentative de reproduction. Mais il existe aussi des forces sélectives en faveur de la non dispersion, c'est ce que l'on appelle la philopatrie. Il y a alors deux types d'individus dans une population : les résidents et les dispersants. La philopatrie, du grec *philos*, se traduisant par « aimer », et du latin *patria*, se traduisant par « pays du père », désigne la tendance des individus à rester ou à revenir au voisinage de leur lieu de naissance. C'est une stratégie conservatrice dans les habitats spatialement hétérogènes, mais contraignante si l'habitat local n'est pas stable.

Les modèles d'évolution de la philopatrie ont été mis en pratique sur des vertébrés (Davies, Krebs & West 2012), et se divisent en trois groupes : écologique, écogénétique, et génétique (Greenwood 1987). Les modèles écologiques prennent en compte l'importance des liens parentaux dans un milieu, ce qui assurerait une meilleure exploitation des ressources par les descendants (Greenwood 1980; Weatherhead & Forbes 1994). Les modèles écogénétiques supposent que la philopatrie permettrait à la descendance d'être mieux adaptée aux conditions locales (Greenwood 1987). Enfin les modèles génétiques supposent que la philopatrie, augmentant l'accouplement entre parents proches et donc la consanguinité, préserverait des complexes de gènes coadaptés (Shields 1982, 1987). D'un autre côté la consanguinité peut aussi représenter un danger pour les populations (Charlesworth & Charlesworth 1987; Pusey 1987). Chez les abeilles, les descendants ont tendance à rester sur leur lieu de naissance parce que cela réduit le temps passé à chercher un autre site de nidification approprié (Potts & Willmer 1997). Ce serait donc le modèle écologique qui s'appliquerait aux abeilles. En effet, un site de nidification assez convenable pour le développement de générations antérieures sera probablement approprié à celui des générations futures, tandis le coût énergétique pour la recherche d'un autre site est élevé. D'autres avantages pourraient découler de ce comportement, bien qu'ils n'aient pas complètement été prouvés (Polidori *et al.* 2006).

Dans cette étude, bien que les espèces les plus abondantes dans les carrés de sol aient été principalement des abeilles grégaires, nous n'avons observé aucun changement entre les deux années d'échantillonnage ou entre les hôtels d'âge différent. Cela peut être dû à un nombre trop faible de données. Une autre hypothèse serait qu'il y avait eu assez de sol nu autour des carrés de sol pour que les abeilles terrioles n'aient pas eu besoin d'investir ces derniers. En effet, dans une étude sur *Halictus rubicundus*, Potts & Willmer (1997) ont montré que des zones limitées en substrats appropriés pour la nidification de cette espèce entraînait un comportement

de nidification grégaire. D'autre part, les aménagements étaient installés, pour la majorité, dans des espaces tels que des parcs et des jardins qui présentaient des zones de sol nu. Par exemple, dans le parc de la Tête d'or en plein cœur de Lyon, les chemins non goudronnés empruntés par les coureurs sont dépourvus de végétation et leur sol est relativement compact. Ils sont donc des endroits idéaux pour que les abeilles terricoles y construisent leurs nids (). Enfin, les aménagements ayant été disposés de façon à ce que les curieux puissent s'approcher et les regarder des près, le sol tout autour des hôtels et des carrés de sol a été désherbé et compacté de façon spontanée. Nous n'avons pas pu mettre en place un protocole pour étudier ce phénomène, mais nous avons bien observé des abeilles nidifier à ces endroits tout au long de la saison.

III C. Parasitisme et autres formes négatives d'interactions interspécifiques

Il est important de remarquer que six espèces d'abeilles cleptoparasites ont niché dans les carrés de sol et deux dans les hôtels. Ceci confirme une bonne stabilité de la population hôte sur les sites concernés (Fortel *et al.* in press; Sheffield *et al.* 2013).

Un parasite est un organisme qui vit au dépend d'un autre organisme (son hôte) dont il puise la nourriture, un abri, ou tout autre élément lui permettant de boucler son cycle biologique (Poulin 2011). Cette définition inclut également les parasites « comportementaux », comme par exemple ceux exploitant les ressources alimentaires accumulées par leur(s) hôte(s) (Barnard 1990). En général, le mode de vie parasitaire implique le développement d'adaptations spécifiques et/ou la perte d'autres caractéristiques comportementales, morphologiques, ou physiologiques propres aux groupes non-parasites. Par exemple, chez les femelles des abeilles parasites, il n'existe plus de structures de récolte du pollen puisque les femelles pondent directement dans le nid de leur(s) hôte(s) (Westrich 1989; Michener 2007) et ne s'occupent pas des réserves alimentaires pour leur descendance.

Le parasitisme est apparu à plusieurs reprises de façon indépendante au cours de l'évolution des abeilles (Michener 1978, 2007; Müller 2006; Bogusch, Kratochvíl & Straka 2006; Danforth *et al.* 2006). Les abeilles parasites ont généralement un spectre d'hôtes relativement réduit, en général moins de dix, dont elles sont proches d'un point de vue phylogénétique (par exemple : les *Sphecodes* (Halictidae) parasitent des *Halictus* et *Lasioglossum* (Halictidae); les *Melecta* (Apidae) parasitent des *Anthophora* (Apidae); les *Bombus* (*Psithyrus*) (Apidae) parasitent d'autres *Bombus*. Les parasites sont d'autant plus importants à étudier qu'ils démontrent une stabilité et un bon fonctionnement des écosystèmes (Combes 1996; Morand & Gonzalez 1997; Marcogliese 2004; Horwitz & Wilcox 2005; Hudson, Dobson & Lafferty 2006; Wood *et al.* 2007).

Dans notre étude, les hôtels à insectes ont rapidement été occupés. Dès le début du mois de mars, *O. cornuta* a commencé à nidifier, suivie par *O. bicornis* fin mars. Par la suite et tout au long de l'année jusqu'au mois d'août, 19 autres espèces d'abeilles sauvages, dont deux espèces parasites, ont occupé les différents substrats présents dans les hôtels. Des guêpes prédatrices, notamment des Eumeninae et des Sphecidae, dont la plus connue est *Isodontia mexicana* dont les nids sont facilement identifiables, ont également nidifié dans les hôtels. Suite à l'installation de ces populations, des parasites ou cleptoparasites sont aussi venus s'installer. Dans cette étude, seules les espèces d'abeilles cleptoparasites ont pu nous donner des informations sur les interactions hôtes/parasites des abeilles sauvages dans nos aménagements. Or, il existe un parasitisme entre les abeilles et d'autres insectes. Par exemple, des guêpes de la famille des Sapygidae attaquent aussi des espèces d'*Osmia*. C'est le cas de *Sapyga clavicornis* qui parasite les nids d'*O. florissomnis* et de *Sapyga quinquepunctata* qui parasite ceux de diverses espèces d'*Osmia*.

Cette première étude sur les aménagements en ville a permis de mettre en évidence leur utilité pour la nidification des abeilles. Il serait cependant intéressant de poursuivre cette étude dans le temps pour suivre plus précisément le parasitisme qui risque d'augmenter au fil des années et peut-être de se stabiliser.

Cette thèse nous a permis de comprendre les effets de l'urbanisation sur les communautés d'abeilles et sur leurs relations avec les communautés de plantes. Les abeilles représentent un groupe phare, de plus en plus médiatisé. La grande diversité d'abeilles sauvages répertoriée montre que même des milieux très urbains peuvent être des milieux intéressants en terme d'écologie et de conservation. Cependant, des aménagements et une conduite adaptée pourraient permettre d'obtenir une meilleure diversité. En effet, il serait bon de ne pas dissocier ressources florales et sites de nidification pour établir des plans de gestion favorables aux abeilles, car ce sont deux facteurs déterminants dans l'installation et la stabilisation d'une communauté d'abeilles diversifiée. Les milieux urbains ne cessant de s'étendre, il semble indispensable et urgent de mettre en place des mesures de conservation si nous voulons sauvegarder cette faune et les relations mutualistes qu'elle entretient avec la flore sauvage et cultivée. Cette thèse a permis d'apporter des pistes de gestion afin de conserver, voire de favoriser les abeilles sauvages en milieu urbain en augmentant l'offre en sites de nidification, mais aussi en gérant l'espace pour trouver un équilibre à la fois en favorisant des espèces spontanées de plantes à fleurs offrant nectar et pollen pendant une longue durée et en ciblant des espèces horticoles nectarifères et pollinifères. L'installation de structures telles que les nichoirs artificiels permet aussi de sensibiliser la population urbaine à l'écologie et aux services écosystémiques, en lui montrant que la biodiversité se retrouve partout dans son quotidien.

BIBLIOGRAPHIE



- Acar, C., Acar, H. & Eroğlu, E. (2007) Evaluation of ornamental plant resources to urban biodiversity and cultural changing: a case study of residential landscapes in Trabzon city (Turkey). *Building and Environment*, 42, 218–229.
- Aebi, A., Vaissière, B.E., vanEngelsdorp, D., Delaplane, K.S., Roubik, D.W. & Neumann, P. (2012) Back to the future: *Apis* versus non- *Apis* pollination—a response to Ollerton et al. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 142–143.
- Ahrné, K. (2008) Local Management and Landscape Effects on Diversity of Bees, Wasps and Birds in Urban Green Areas. Swedish University of Agricultural, Uppsala.
- Ahrné, K., Bengtsson, J. & Elmqvist, T. (2009) Bumble bees (*Bombus* spp.) along a gradient of increasing urbanization. *PLoS ONE*, 4, e5574.
- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. (1994) Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine “Chaco Serrano.” *Ecological Applications*, 4, 378–392.
- Albert, R. & Barabási, A.-L. (2002) Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics*, 74, 47–97.
- Alberti, M., Marzluff, J.M., Shulenberg, E., Bradley, G., Ryan, C. & Zumbrunnen, C. (2008) Integrating humans into ecology: opportunities and challenges for studying urban ecosystems. *Urban Ecology* (eds J.M. Marzluff, E. Shulenberg, W. Endlicher, M. Alberti, G. Bradley, C. Ryan, U. Simon & C. ZumBrunnen), pp. 143–158. Springer US.
- Amaral, L. a. N., Scala, A., Barthélemy, M. & Stanley, H.E. (2000) Classes of small-world networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, 11149–11152.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A. & Neumeyer, R. (2001) *Apidae 3: Halictus, Lasioglossum*.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A. & Neumeyer, R. (2004) *Apidae 4: Anthidium, Chelostoma, Coelioxys, Dioxys, Heriades, Lithurgus, Megachile, Osmia, Stelis*. Centre Suisse de Cartographie de la Faune.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A. & Neumeyer, R. (2007) *Apidae 5: Ammobates, Ammobatoides, Anthophora, Biastes, Ceratina, Dasypoda, Epeoloides, Epeolus, Eucera, Macropis, Melecta, Melitta, Nomada, Pasites, Tetralonia, Thyreus, Xylocopa*.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A. & Neumeyer, R. (2010) *Apidae 6: Andrena, Melitturga, Panurginus, Panurgus*.
- Amiet, F., Müller, A. & Neumeyer, R. (1999) *Apidae 2: Colletes, Dufourea, Hylaeus, Nomia, Nomioidea, Rhophitoides, Rophites, Sphecodes, Systropha*.
- Angold, P.G., Sadler, J.P., Hill, M.O., Pullin, A., Rushton, S., Austin, K., Small, E., Wood, B., Wadsworth, R., Sanderson, R. & Thompson, K. (2006) Biodiversity in urban habitat patches. *Science of The Total Environment*, 360, 196–204.
- Araújo, E.D., Costa, M., Chaud-Netto, J. & Fowler, H.G. (2004) Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): inference of flight range and possible ecological implications. *Brazilian Journal of Biology*, 64, 563–568.
- Artz, D.R., Hsu, C.L. & Nault, B.A. Influence of honey bee, *Apis mellifera*, hives and field size on foraging activity of native bee species in pumpkin fields. *Environmental entomology*, 40, 1144–1158.

- B**anaszak-Cibicka, W. & Żmihorski, M. (2012) Wild bees along an urban gradient: winners and losers. *Journal of Insect Conservation*, 16, 331–343.
- Barnard, C.J. (1990) Parasitic relationships. , 1–33.
- Bascompte, J. & Jordano, P. (2007) Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 38, 567–593.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J. & Olesen, J.M. (2003) The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 9383–9387.
- Bascompte, J., Jordano, P. & Olesen, J.M. (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312, 431–433.
- Basset, Y. (1999) Diversity and abundance of insect herbivores foraging on seedlings in a rainforest in Guyana. *Ecological Entomology*, 24, 245–259.
- Bates, D., Maechler, M. & Bolker, B. (2011a) lme4: Linear Mixed-Effects Models Using S4 Classes.
- Bates, A.J., Sadler, J.P., Fairbrass, A.J., Falk, S.J., Hale, J.D. & Matthews, T.J. (2011b) Changing bee and hoverfly pollinator assemblages along an urban-rural gradient. *PLoS ONE*, 6, e23459.
- Baum, K.A. & Wallen, K.E. (2011) Potential bias in pan trapping as a function of floral abundance. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 84, 155–159.
- Bazzaz, F.A. (1975) Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology*, 56, 485–488.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2006) *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing, Malden, MA.
- Beil, M., Horn, H. & Schwabe, A. (2008) Analysis of pollen loads in a wild bee community (Hymenoptera: Apidae) — a method for elucidating habitat use and foraging distances. *Apidologie*, 39, 456–467.
- Bellmann, H. (1999) *Guide des abeilles, bourdons, guêpes et fourmis d'Europe: l'identification, le comportement, l'habitat*. Delachaux et Niestlé, Lausanne.
- Bengtsson, J., Angelstam, P., Elmqvist, T., Emanuelsson, U., Folke, C., Ihse, M., Moberg, F. & Nyström, M. (2003) Reserves, resilience and dynamic landscapes. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 32, 389–396.
- Bersier, L.-F., Banašek-Richter, C. & Cattin, M.-F. (2002) Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, 83, 2394–2407.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J. & Kunin, W.E. (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313, 351–354.
- Blair, R.B. (1996) Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications*, 6, 506–519.
- Blair, R.B. (2001) Birds and butterflies along urban gradients in two ecoregions of the United States: is urbanization creating a homogeneous fauna? *Biotic Homogenization* (eds J.L. Lockwood & M.L. McKinney), pp. 33–56. Springer US.

- Blair, R.B. & Launer, A.E. (1997) Butterfly diversity and human land use: species assemblages along an urban gradient. *Biological Conservation*, 80, 113–125.
- Blüthgen, N., Menzel, F. & Blüthgen, N. (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6, 9.
- Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B. & Blüthgen, N. (2007) Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology*, 17, 341–346.
- Bogusch, P., Kratochvíl, L. & Straka, J. (2006) Generalist cuckoo bees (Hymenoptera: Apoidea: Sphecidae) are species-specialist at the individual level. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, 422–429.
- Bolund, P. & Hunhammar, S. (1999) Ecosystem services in urban areas. *Ecological Economics*, 29, 293–301.
- Borer, E.T., Anderson, K., Blanchette, C.A., Broitman, B., Cooper, S.D., Halpern, B.S., Seabloom, E.W. & Shurin, J.B. (2002) Topological approaches to food web analyses: a few modifications may improve our insights. *Oikos*, 99, 397–401.
- Boyce, M.S., Mao, J.S., Merrill, E.H., Fortin, D., Turner, M.G., Fryxell, J.M. & Turchin, P. (2003) Scale and heterogeneity in habitat selection by elk in Yellowstone national park. *Écoscience*, 10, 321–332.
- Bradley, G. (1995) *Urban Forest Landscapes: Integrating Multidisciplinary Perspectives.*, University of Washington Press. Seattle.
- Breeze, T., Roberts, S. & Potts, S.G. (2012) The decline of England's bees. Policy Review and Recommendations. University of Reading, 4, 2012.
- Brittain, C. & Potts, S.G. (2011) The potential impacts of insecticides on the life-history traits of bees and the consequences for pollination. *Basic and Applied Ecology*, 12, 321–331.
- Brittain, C.A., Vighi, M., Bommarco, R., Settele, J. & Potts, S.G. (2010) Impacts of a pesticide on pollinator species richness at different spatial scales. *Basic and Applied Ecology*, 11, 106–115.
- Brockmann, H.J. (1979) Nest site selection in the great golden digger wasp, *Sphex ichneumonaeus* L. (Sphecidae). *Ecological Entomology*, 4, 211–224.
- Bronstein, J.L. (1995) The plant-pollinator landscape. *Mosaic Landscapes and Ecological Processes* (eds L. Hansson, L. Fahrig & G. Merriam), pp. 256–288. Springer Netherlands.
- Brunet, R., Ferras, R. & Théry, H. (2005) *Les mots de la géographie : dictionnaire critique*, Édition : 3e édition revue et augmentée. La Documentation Française.
- Bryld, E. (2003) Potentials, problems, and policy implications for urban agriculture in developing countries. *Agriculture and Human Values*, 20, 79–86.
- Bshary, R. & Bronstein, J.L. (2004) Game structures in mutualistic interactions: what can the evidence tell us about the kind of models we need? *Advances in the Study of Behavior* pp. 59–101. Academic Press.
- Buchmann, S.L. & Nabhan, G.P. (1997) *The Forgotten Pollinators*. Island Press.
- Burel, F. & Baudry, J. (2000.01.05) *Landscape Ecology: Concepts, Methods, and Applications*. Science Publishers.
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettire, Y., Le Coeur, D., Dubs, F., Morvan,

- N., Paillat, G., Petit, S., Thenail, C., Brunel, E. & Lefeuvre, J.-C. (1998) Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica*, 19, 47–60.
- Campbell, M., Campbell, I. & Kirby, T.T.W. (2011) Allotment waiting lists in England 2011. Transition Town West Kirby, National Society of Allotment and Leisure Gardeners, United Kingdom.
- Campbell, J.W. & Hanula, J.L. (2007) Efficiency of Malaise traps and colored pan traps for collecting flower visiting insects from three forested ecosystems. *Journal of Insect Conservation*, 11, 399–408.
- Cane, J.H. (1983) Chemical evolution and chemosystematics of the Dufour's gland secretions of the lactone-producing bees (Hymenoptera: Colletidae, Halictidae, and Oxaeidae). *Evolution*, 37, 657.
- Cane, J.H. (1987) Estimation of bee size using intertegular span (Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 60, 145–147.
- Cane, J.H. (1991) Soils of ground-nesting bees (Hymenoptera: Apoidea): texture, moisture, cell depth and climate. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 64, 406–413.
- Cane, J.H., Minckley, R.L. & Kervin, L.J. (2000) Sampling bees (Hymenoptera: Apiformes) for pollinator community studies: pitfalls of pan-trapping. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 73, 225–231.
- Cane, J.H., Minckley, R., Kervin, L. & Roulston, T. (2005) Temporally persistent patterns of incidence and abundance in a pollinator guild at annual and decadal scales: the bees of *Larrea tridentata*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 319–329.
- Cane, J.H., Minckley, R.L., Kervin, L.J., Roulston, T.H. & Williams, N.M. (2006) Complex responses within a desert bee guild (Hymenoptera: Apiformes) to urban habitat fragmentation. *Ecological Applications*, 16, 632–644.
- Cane, J.H. & Spipes, S. (2006) Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. *Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization* pp. 99–122. University of Chicago Press.
- Cane, J.H. & Tengö, J.O. (1981) Pheromonal cues direct mate-seeking behavior of male *Colletes cunicularius* (Hymenoptera: Colletidae). *Journal of Chemical Ecology*, 7, 427–436.
- Cardale, J. (1968) Nest and nesting behaviour of *Amegilla* (*Amegilla*) *Pulchra* (Smith) (Hymenoptera : Apoidea : Anthophorinae). *Australian Journal of Zoology*, 16, 689–707.
- Carvell, C., Roy, D.B., Smart, S.M., Pywell, R.F., Preston, C.D. & Goulson, D. (2006) Declines in forage availability for bumblebees at a national scale. *Biological Conservation*, 132, 481–489.
- Chapman, J.L. & Reiss, M.J. (1999) *Ecology: Principles and Applications*. Cambridge University Press.
- Chapuis, R. (1995) L'espace périurbain: une problématique à travers le cas bourguignon. *L'information géographique*, 113–125.
- Charlesworth, D. & Charlesworth, B. (1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual review of ecology and systematics*, 237–268.

- Clanché, F. & Rascol, O. (2011) Le découpage en unités urbaines de 2010. INSEE première.
- Clergeau, P. (2007) Une écologie du paysage urbain. Éditions Apogée, Rennes.
- Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M.-L. & Dinetti, M. (2006a) Avifauna homogenisation by urbanisation: analysis at different European latitudes. *Biological Conservation*, 127, 336–344.
- Clergeau, P., Jokimäki, J. & Snep, R.P.H. (2006b) Using hierarchical levels for urban ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 660–661.
- Clergeau, P., Savard, J.-P.L., Mennechez, G. & Falardeau, G. (1998) Bird abundance and diversity along an urban-rural gradient: a comparative study between two cities on different continents. *The Condor*, 100, 413–425.
- Clucas, B., McHugh, K. & Caro, T. (2008) Flagship species on covers of US conservation and nature magazines. *Biodiversity and Conservation*, 17, 1517–1528.
- Cohen, J.E. (1978) *Food Webs and Niche Space*. Princeton University Press.
- Collinge, S.K., Prudic, K.L. & Oliver, J.C. (2003) Effects of local habitat characteristics and landscape context on grassland butterfly diversity. *Conservation Biology*, 17, 178–187.
- Collins, S.L. & Glenn, S.M. (1997) Intermediate disturbance and its relationship to within-and between-patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology*, 21, 103–110.
- Collins, J.P., Kinzig, A., Grimm, N.B., Fagan, W.F., Hope, D., Wu, J. & Borer, E. (2000) A new urban ecology modeling human communities as integral parts of ecosystems poses special problems for the development and testing of ecological theory. *American Scientist*, 88, 416–425.
- Colwell, R.K. (2013) *Estimates: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples*. Version 9.
- Colyvan, M. & Ginzburg, L.R. (2003) Laws of nature and laws of ecology. *Oikos*, 101, 649–653.
- Comba, L., Corbet, S.A., Barron, A., Bird, A., Collinge, S., Miyazaki, N. & Powell, M. (1999a) Garden flowers: insect visits and the floral reward of horticulturally-modified variants. *Annals of Botany*, 83, 73–86.
- Comba, L., Corbet, S.A., Hunt, L. & Warren, B. (1999b) Flowers, nectar and insect visits: evaluating british plant species for pollinator-friendly gardens. *Annals of Botany*, 83, 369–383.
- Combes, C. (1996) Parasites, biodiversity and ecosystem stability. *Biodiversity and Conservation*, 5, 953–962.
- Connell, J.H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, 1302–1310.
- Costanza, R., d' Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V. & Paruelo, J. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *nature*, 387, 253–260.
- Cressey, D. (2013) Europe debates risk to bees. *Nature*, 496, 408.
- Cresswell, J.E. (2011) A meta-analysis of experiments testing the effects of a neonicotinoid insecticide (imidacloprid) on honey bees. *Ecotoxicology*, 20, 149–157.

- Croci, S. (2007) *Urbanisation et Biodiversité: Traits Biologiques et Facteurs Environnementaux Associés À L'organisation Des Communautés Animales Le Long D'un Gradient Rural-Urbain*. Rennes 1, Rennes.
- Czech, B., Krausman, P.R. & Devers, P.K. (2000) Economic associations among causes of species endangerment in the United States. *BioScience*, 50, 593–601.
- Czechowski, W. (1982) Occurrence of carabids (Coleoptera, Carabidae) in the urban greenery of Warsaw according to the land utilization and cultivation.
- D**aily, G.C. (1997) *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Island Press.
- Dalsgaard, B., Martín González, A.M., Olesen, J.M., Timmermann, A., Andersen, L.H. & Ollerton, J. (2008) Pollination networks and functional specialization: a test using Lesser Antillean plant–hummingbird assemblages. *Oikos*, 117, 789–793.
- Danchin, É., Giraldeau, L.-A. & Cézilly, F. (2005) *Écologie comportementale - Cours et questions de réflexion*. Dunod.
- Danforth, B. (2007) Bees. *Current biology*, 17.
- Danforth, B.N., Sipes, S., Fang, J. & Brady, S.G. (2006) The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 15118–15123.
- Darwin, C. (1862) *On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids Are Fertilised by Insects: And on the Good Effects of Intercrossing*. John Murray.
- Dauber, J., Hirsch, M., Simmering, D., Waldhardt, R., Otte, A. & Wolters, V. (2003) Landscape structure as an indicator of biodiversity: matrix effects on species richness. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 98, 321–329.
- Davies, N.B., Krebs, J.R. & West, S.A. (2012) *An Introduction to Behavioural Ecology*. Wiley-Blackwell, Oxford; Hoboken, NJ.
- Davis, A.M. & Glick, T.F. (1978) Urban Ecosystems and Island Biogeography. *Environmental Conservation*, 5, 299–304.
- Decourtye, A. & Devillers, J. (2010) Ecotoxicity of neonicotinoid insecticides to bees. *Insect Nicotinic Acetylcholine Receptors Advances in Experimental Medicine and Biology*. (ed S.H. Thany), pp. 85–95. Springer New York.
- Decourtye, A., Henry, M. & Desneux, N. (2013) Environment: Overhaul pesticide testing on bees. *Nature*, 497, 188–188.
- Desneux, N., Decourtye, A. & Delpuech, J.-M. (2007) The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annual Review of Entomology*, 52, 81–106.
- Devoto, M., Medan, D. & Montaldo, N. (2005) Patterns of interaction between plants and pollinators along an environmental gradient. *Oikos*, 109, 461–472.
- Dicks, L.V., Corbet, S.A. & Pywell, R.F. (2002) Compartmentalization in plant–insect flower visitor webs. *Journal of Animal Ecology*, 71, 32–43.
- 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.
- Dormann, C.F. (2011) How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Network Biology*, 1, 1–20.

- Dormann, C.F., Fründ, J., Blüthgen, N. & Gruber, B. (2009) Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The open ecology journal*, 7–24.
- Dormann, C.F., Gruber, B. & Fründ, J. (2008) Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *R news*, 8, 8–11.
- Dorogovtsev, S.N. & Mendes, J.F.F. (2002) Evolution of networks. *Advances in Physics*, 51, 1079–1187.
- Dow, K. (2000) Social dimensions of gradients in urban ecosystems. *Urban Ecosystems*, 4, 255–275.
- Downing, J.A. (1991) Biological heterogeneity in aquatic ecosystems. *Ecological Heterogeneity Ecological Studies*. (eds J. Kolasa & S.T.A. Pickett), pp. 160–180. Springer New York.
- Dramstad, W.E., Fry, G.L.A. & Schaffer, M.J. (2003) Bumblebee foraging—is closer really better? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 95, 349–357.
- Duffield, R.M., LaBerge, W.E. & Wheeler, J.W. (1984) Exocrine secretions of bees—VII. Aliphatic esters in the dufour's gland secretion of *Svastra obliqua obliqua* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 78, 47–50.
- Dunne, J.A., Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2002a) Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5, 558–567.
- Dunne, J.A., Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2002b) Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 12917–12922.
- Dutilleul, P. & Legendre, P. (1993) Spatial heterogeneity against heteroscedasticity: an ecological paradigm versus a statistical concept. *Oikos*, 66, 152.
- E**hrlich, P.R. & Mooney, H.A. (1983) Extinction, substitution, and ecosystem services. *BioScience*, 33, 248–254.
- Ehrlich, P.R. & Wilson, E. O. (1991) Biodiversity studies: science and policy. *Science*, 253, 758–762.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B. & Norberg, J. (2003) Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, 488–494.
- Entwistle, A.C., Dunstone, N. & Mickleburgh, S. (2000) Mammal conservation: current contexts and opportunities. *Priorities for the Conservation of Mammalian Diversity: Has the Panda Had Its Day?* (eds A.C. Entwistle & N. Dunstone), pp. 1–7. Cambridge University Press, Cambridge UK.
- Erdős, P. & Rényi, A. (1959) On random graphs I. *Publ. Math. Debrecen*, 6, 290–297.
- Eremeeva, N.I. & Sushchev, D.V. (2005) Structural changes in the fauna of pollinating insects in urban landscapes. *Russian Journal of Ecology*, 36, 259–265.
- Erz, W. (1966) Ecological principles in the urbanization of birds. *Ostrich*, 37, 357–363.
- F**ahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515.

- Fenster, C.B., Armbruster, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R. & Thomson, J.D. (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 375–403.
- Fenster, C.B. & Dudash, M.R. (2001) Spatiotemporal variation in the role of hummingbirds as pollinators of *Silene virginica*. *Ecology*, 82, 844–851.
- Fetridge, E.D., Ascher, J.S. & Langellotto, G.A. (2008) The bee fauna of residential gardens in a suburb of New York city (Hymenoptera: Apoidea). *Annals of the Entomological Society of America*, 101, 1067–1077.
- Fitter, A.H. & Fitter, R.S.R. (2002) Rapid changes in flowering time in british plants. *Science*, 296, 1689–1691.
- Folke, C., Jansson, A., Larsson, J. & Costanza, R. (1997) Ecosystem appropriation by cities. *Ambio*, 167–172.
- Fonseca, C.R. & Ganade, G. (1996) Asymmetries, compartments and null interactions in an amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology*, 65, 339–347.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J. & Loreau, M. (2006) Functional diversity of plant–pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biology*, 4, e1.
- Fortel, L. (2014) *Ecologie et Conservation Des Abeilles Sauvages Le Long D'un Gradient D'urbanisation*. Thèse de doctorat, Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse, Avignon.
- Fortel, L., Henry, M., Guilbaud, L., Guirao, A.L., Kuhlmann, M., Mouret, H., Rollin, O. & Vaissière, B.E. (in press) Decreasing abundance, increasing diversity and changing structure of the wild bee community (Hymenoptera: Anthophila) along an urbanization gradient. *PLoS ONE*.
- Fortin, D., Fryxell, J.M., O'Brodovich, L. & Frandsen, D. (2003) Foraging ecology of bison at the landscape and plant community levels: the applicability of energy maximization principles. *Oecologia*, 134, 219–227.
- Fournier, A., Rollin, O., Féon, V.L., Decourtye, A. & Henry, M. (2014) Crop-emptying rate and the design of pesticide risk assessment schemes in the honey bee and wild bees (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Economic Entomology*, 107, 38–46.
- FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. (2012)
- Frankie, G.W. & Ehler, L.E. (1978) Ecology of insects in urban environments. *Annual Review of Entomology*, 23, 367–387.
- Frankie, G.W., Kizzardi, M., Vinson, S.B. & Griswold, T.L. (2009) Decline in bee diversity and abundance from 1972-2004 on a flowering leguminous tree, *Andira inermis* in Costa Rica at the interface of disturbed dry forest and the urban environment. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 82, 1–20.
- Frankie, G.W., Thorp, R.W., 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.
- Frankie, G.W., Vinson, S.B., Rizzardi, M.A., Griswold, T.L., Coville, R.E., Grayum, M.H., Martinez, L.E.S., Foltz-Sweat, J. & Pawelek, J.C. (2013) Relationships of bees to host ornamental and weedy flowers in urban northwest Guanacaste province, Costa Rica. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 86, 325–351.
- Freeman, B.E. (1981) The dynamics in Trinidad of the sphecoid wasp *Trypoxylon*

- palliditarse: a Thompsonian population? *The Journal of Animal Ecology*, 50, 563.
- Fuentes, E.R. (1988) The hump-backed species diversity curves: why has it not been found among animals? *Oikos*, 139–143.
- Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J. & Vaissière, B.E. (2009) Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, 68, 810–821.
- Garibaldi, L.A., Aizen, M.A., Klein, A.M., Cunningham, S.A. & Harder, L.D. (2011) Global growth and stability of agricultural yield decrease with pollinator dependence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 5909–5914.
- Gaston, K.J., Smith, R.M., Thompson, K. & Warren, P.H. (2005a) Urban domestic gardens (II): experimental tests of methods for increasing biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 14, 395–413.
- Gaston, K.J., Warren, P.H., Thompson, K. & Smith, R.M. (2005b) Urban domestic gardens (IV): the extent of the resource and its associated features. *Biodiversity & Conservation*, 14, 3327–3349.
- Gathmann, A. & Tscharntke, T. (2002) Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology*, 71, 757–764.
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tscharntke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L.W., Dennis, C., Palmer, C., Oñate, J.J., Guerrero, I., Hawro, V., Aavik, T., Thies, C., Flohre, A., Hänke, S., Fischer, C., Goedhart, P.W. & Inchausti, P. (2010) Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology*, 11, 97–105.
- Gels, J.A., Held, D.W. & Potter, D.A. (2002) Hazards of insecticides to the bumble bees *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae) foraging on flowering white clover in turf. *Journal of Economic Entomology*, 95, 722–728.
- Germaine, S.S. & Wakeling, B.F. (2001) Lizard species distributions and habitat occupation along an urban gradient in Tucson, Arizona, USA. *Biological Conservation*, 97, 229–237.
- Geslin, B. (2013) Étude Multi-Échelles de L'effet Des Perturbations Anthropiques Sur L'écologie Des Insectes Pollinisateurs: Du Comportement Individuel À La Structure Des Communautés. Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Geslin, B., Gauzens, B., Thébault, E. & Dajoz, I. (2013) Plant pollinator networks along a gradient of urbanisation. *PLoS ONE*, 8, e63421.
- Ghazoul, J. (2005) Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 367–373.
- Goldwasser, L. & Roughgarden, J. (1997) Sampling effects and the estimation of food-web properties. *Ecology*, 78, 41–54.
- Goulson, D., Lye, G.C. & Darvill, B. (2008) Decline and conservation of bumble bees. *Annual Review of Entomology*, 53, 191–208.
- Goulson, D. & Sparrow, K.R. (2009) Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee worker size. *Journal of Insect Conservation*, 13, 177–181.

- Grant, V. (1950) The flower constancy of bees. *The Botanical Review*, 16, 379–398.
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R. & Kremen, C. (2007) Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153, 589–596.
- Greenwood, P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28, 1140–1162.
- Greenwood, P.J. (1987) Inbreeding, philopatry and optimal outbreeding in birds. *Avian genetics, a population and ecological approach*, Academic Press, London (eds F. Cooke & P. Buckley), pp. 207–222. UK.
- Grimaldi, D. (2005) *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press.
- Grime, J.P. (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, UK, 242, 344–347.
- Grimm, N.B., Baker, L.J. & Hope, D. (2003) An ecosystem approach to understanding cities: familiar foundations and uncharted frontiers. *Understanding Urban Ecosystems* pp. 95–114. Springer New York.
- Grimm, N.B., Faeth, S.H., Golubiewski, N.E., Redman, C.L., Wu, J., Bai, X. & Briggs, J.M. (2008) Global change and the ecology of cities. *Science*, 319, 756–760.
- Gross, C. (2001) The effect of introduced honeybees on native bee visitation and fruit-set in *Dillwynia juniperina* (Fabaceae) in a fragmented ecosystem. *Biological Conservation*, 102, 89–95.
- Gyllin, M. & Grahn, P. (2005) A semantic model for assessing the experience of urban biodiversity. *Urban Forestry & Urban Greening*, 3, 149–161.
- H**all, L.S., Krausman, P.R. & Morrison, M.L. (1997) The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 173–182.
- Hargreaves, A.L., Harder, L.D. & Johnson, S.D. (2009) Consumptive emasculation: the ecological and evolutionary consequences of pollen theft. *Biological Reviews*, 84, 259–276.
- Hargreaves, A.L., Harder, L.D. & Johnson, S.D. (2010) Native pollen thieves reduce the reproductive success of a hermaphroditic plant, *Aloe maculata*. *Ecology*, 91, 1693–1703.
- Harmon, M.E., Franklin, J., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cromack, K.J. & Cummins, K.W. (1986) Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 15, 133–302.
- Hastings, A. (1990) Spatial heterogeneity and ecological models. *Ecology*, 71, 426–428.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guégan, J.-F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E. & Turner, J.R.G. (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105–3117.
- Hefetz, A. (1987) The role of Dufour's gland secretions in bees. *Physiological Entomology*, 12, 243–253.
- Hegland, S.J., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjerknes, A.-L. & Totland, Ø. (2009) How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters*, 12, 184–195.

- Henle, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C. & Settele, J. (2004) Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity & Conservation*, 13, 207–251.
- Hennig, E.I. & Ghazoul, J. (2012) Pollinating animals in the urban environment. *Urban Ecosystems*, 15, 149–166.
- 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*, 336, 348–350.
- Hernandez, J.L., Frankie, G.W. & Thorp, R.W. (2009) Ecology of urban bees: a review of current knowledge and directions for future study. *Cities and the Environment (CATE)*, 2, 3.
- Herrera, C.M. (1988) Variation in mutualisms: the spatiotemporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, 35, 95–125.
- Herrera, C.M. (1996) Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. *Floral Biology* (eds D.G. Lloyd & S.C.H. Barrett), pp. 65–87. Springer US.
- Herrera, C.M. (2005) Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? *American Journal of Botany*, 92, 13–20.
- Hervouët, V. (2001) La sémantique périurbaine: ou comment se repérer dans un dédale de mots et d'expressions. *ESO-UMR 6590*, 15.
- Heywood, V.H. (1993) *Flowering Plants of the World*, BT Batsford Ltd.
- Hill, M.O., Roy, D.B. & Thompson, K. (2002) Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. *Journal of Applied Ecology*, 39, 708–720.
- Hoekstra, J.M., Boucher, T.M., Ricketts, T.H. & Roberts, C. (2005) Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters*, 8, 23–29.
- Holland, J.D., Fahrig, L. & Cappuccino, N. (2005) Body size affects the spatial scale of habitat-beetle interactions. *Oikos*, 110, 101–108.
- Holtschuh, A., Dormann, C.F., Tschardt, T. & Steffan-Dewenter, I. (2011) Expansion of mass-flowering crops leads to transient pollinator dilution and reduced wild plant pollination. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 3444–3451.
- Home, R., Keller, C., Nagel, P., Bauer, N. & Hunziker, M. (2009) Selection criteria for flagship species by conservation organizations. *Environmental Conservation*, 36, 139–148.
- Hope, D., Gries, C., Zhu, W., Fagan, W.F., Redman, C.L., Grimm, N.B., Nelson, A.L., Martin, C. & Kinzig, A. (2003) Socioeconomics drive urban plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 8788–8792.
- Hopwood, J.L. (2008) The contribution of roadside grassland restorations to native bee conservation. *Biological Conservation*, 141, 2632–2640.
- Horwitz, P. & Wilcox, B.A. (2005) Parasites, ecosystems and sustainability: an ecological and complex systems perspective. *International Journal for Parasitology*, 35, 725–732.
- Hothorn, T., Bretz, F. & Westfall, P. (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal*, 50, 346–363.

Hudson, P.J., Dobson, A.P. & Lafferty, K.D. (2006) Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 381–385.

Huston, M. (1979) A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113, 81–101.

Huston, M.A. (1994) *Biological Diversity: The Coexistence of Species*. Cambridge University Press, Cambridge.

InfoClimat. (2011) URL <http://www.infoclimat.fr/stations-meteo/climate-moyennes-records.php?staid=07481&from=1981&to=2010&redirect=1> [accessed 29 August 2013]

Insee Rhône-Alpes - Agglo Grand Lyon (ZT9GL). (2013) URL http://www.insee.fr/fr/regions/rhone-alpes/default.asp?page=themes/dossiers_electroniques/tableau_bord/cdra/cdra_grand_lyon.htm [accessed 22 July 2013]

Jeanne, R.L. & Morgan, R.C. (1992) The influence of temperature on nest site choice and reproductive strategy in a temperate zone *Polistes* wasp. *Ecological Entomology*, 17, 135–141.

Johnson, R.M., Ellis, M.D., Mullin, C.A. & Frazier, M. (2010) Pesticides and honey bee toxicity – USA. *Apidologie*, 41, 312–331.

Johnson, S.D. & Steiner, K.E. (1997) Long-tongued fly pollination and evolution of floral spur length in the *disa draconis* complex (Orchidaceae). *Evolution*, 51, 45–53.

Johnson, S.D. & Steiner, K.E. (2000) Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 140–143.

Jokimäki, J. & Huhta, E. (2000) Artificial nest predation and abundance of birds along an urban gradient. *The Condor*, 102, 838–847.

Jordano, P. (1987) Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, 129, 657–677.

Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J.M. (2003) Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology Letters*, 6, 69–81.

Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J.M. (2006) The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization* (eds N.M. Waser & J. Ollerton), pp. 173–199. University of Chicago Press.

Kareiva, P., Watts, S., McDonald, R. & Boucher, T. (2007) Domesticated nature: shaping landscapes and ecosystems for human welfare. *Science*, 316, 1866–1869.

Kay, K.M. & Schemske, D.W. (2004) Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks: comment. *Ecology*, 85, 875–878.

Kearns, C.A., Inouye, D.W. & Waser, N.M. (1998) Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 83–112.

Keller, I., Nentwig, W. & Largiadèr, C.R. (2004) Recent habitat fragmentation due to roads can lead to significant genetic differentiation in an abundant flightless

- ground beetle. *Molecular Ecology*, 13, 2983–2994.
- Kenny, D. & Loehle, C. (1991) Are food webs randomly connected? *Ecology*, 72, 1794–1799.
- Kevan, P.G. & Baker, H.G. (1983) Insects as flower visitors and pollinators. *Annual review of entomology*, 28, 407–453.
- Kie, J.G., Bowyer, R.T., Nicholson, M.C., Boroski, B.B. & Loft, E.R. (2002) Landscape heterogeneity at differing scales: effects on spatial distribution of mule deer. *Ecology*, 83, 530–544.
- Kindt, R. & Coe, R. (2005) *Tree Diversity Analysis: A Manual and Software for Common Statistical Methods for Ecological and Biodiversity Studies*. World Agroforestry Centre Eastern and Central Africa Program.
- Kinzig, A.P., Warren, P., Martin, C., Hope, D. & Katti, M. (2005) The effects of human socioeconomic status and cultural characteristics on urban patterns of biodiversity. *Ecology and Society*, 10, 23.
- Kirk, W.D. & Howes, F. (2012) *Plants for Bees: A Guide to the Plants That Benefit the Bees of the British Isles*. International Bee Research Association, Cardiff.
- Klausnitzer, B. & Richter, K. (1983) Presence of an urban gradient demonstrated for carabid associations. *Oecologia*, 59, 79–82.
- Klein, A.-M., Cunningham, S.A., Bos, M. & Steffan-Dewenter, I. (2008) Advances in pollination ecology from tropical plantation crops. *Ecology*, 89, 935–943.
- Klein, A.-M., Vaissiere, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C. & Tscharntke, T. (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 303.
- Klotz, S., Kühn, I. & Durka, W. (2002) *Biolflor*. URL <http://www2.ufz.de/biolflor/index.jsp> [accessed 7 March 2014]
- Knight, M.E., Martin, A.P., Bishop, S., Osborne, J.L., Hale, R.J., Sanderson, R.A. & Goulson, D. (2005) An interspecific comparison of foraging range and nest density of four bumblebee (*Bombus*) species. *Molecular Ecology*, 14, 1811–1820.
- Kolasa, J. & Pickett, S.T.A. (1991) *Ecological Heterogeneity*. Springer-Verlag New York.
- Kolasa, J. & Rollo, C.D. (1991) Introduction: the heterogeneity of heterogeneity: a glossary. *Ecological Heterogeneity Ecological Studies*. (eds J. Kolasa & S.T.A. Pickett), pp. 1–23. Springer New York.
- Kowarik, I.N.G.. (1990) Some responses of flora and vegetation to urbanization in central Europe. *Urban ecology: plants and plant communities in urban environments* (eds H. Sukopp, S. Hejny & I.N.G.. Kowarik), pp. 45–74. SPB Academic Publishing, Hague.
- Kowarik, I. (2008) On the role of alien species in urban flora and vegetation. *Urban Ecology* (eds J.M. Marzluff, E. Shulenberger, W. Endlicher, M. Alberti, G. Bradley, C. Ryan, U. Simon & C. ZumBrunnen), pp. 321–338. Springer US.
- Kraus, F.B., Wolf, S. & Moritz, R.F.A. (2009) Male flight distance and population substructure in the bumblebee *Bombus terrestris*. *Journal of Animal Ecology*, 78, 247–252.
- Kremen, C. (2005) Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology Letters*, 8, 468–479.

- Kremen, C. & Ostfeld, R.S. (2005) A call to ecologists: measuring, analyzing, and managing ecosystem services. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3, 540–548.
- Kremen, C., Ullman, K.S. & Thorp, R.W. (2011) Evaluating the quality of citizen-scientist data on pollinator communities: citizen-scientist pollinator monitoring. *Conservation Biology*, 25, 607–617.
- Kreyer, D., Oed, A., Walther-Hellwig, K. & Frankl, R. (2004) Are forests potential landscape barriers for foraging bumblebees? Landscape scale experiments with *Bombus terrestris* agg. and *Bombus pascuorum* (Hymenoptera, Apidae). *Biological Conservation*, 116, 111–118.
- Krunić, M., Pinzauti, M., Felicioli, A. & Stanisavljevic, L. (1995) Further observations on *Osmia cornuta* Latr. and *O. [Osmia] rufa* L. as alternative fruit pollinators, domestication and utilization. *Archives of Biological Sciences (Yugoslavia)*.
- Krunić, M., Stanisavljević, L., Pinzauti, M. & Felicioli, A. (2005) The accompanying fauna of *Osmia cornuta* and *Osmia rufa* and effective measures of protection. *Bull Insect*, 58, 141–152.
- Kuhlmann, M. & al. (2013) Checklist of the western palaearctic bees (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila). URL <http://westpalbees.myspecies.info/> [accessed 10 September 2013]
- Kuhn, I., Brandl, R. & Klotz, S. (2004) The flora of German cities is naturally species rich. *EVOLUTIONARY ECOLOGY RESEARCH.*, 6, 749–764.
- Kurta, A. & Teramino, J.A. (1992) Bat community structure in an urban park. *Ecography*, 15, 257–261.
- Kuuluvainen, T. (2002) Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silva Fennica*, 36, 97–125.
- L**ancaster, R.K. & Rees, W.E. (1979) Bird communities and the structure of urban habitats. *Canadian Journal of Zoology*, 57, 2358–2368.
- Laport, R.G. & Minckley, R.L. (2012) Occupation of active *Xylocopa virginica* nests by the recently invasive *Megachile sculpturalis* in upstate New York. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 85, 384–386.
- Lawton, J.H. (1983) Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual review of entomology*, 28, 23–39.
- Lazri, B. & Barrows, E.M. (1984) Flower visiting and pollen transport by the imported cabbage butterfly (Lepidoptera: Pieridae) in a highly disturbed urban habitat. *Environmental Entomology*, 13, 574–578.
- Leclercq, J. (2001) Armand Descy fait en 1924 la démonstration expérimentale de la parthénogenèse arrhénotoque chez un hyménoptère solitaire, *Osmia tricornis* Latreille (Apoidea Megachilidae). *Notes fauniques de Gembloux*, 27–31.
- Le Féon, V., Schermann-Legionnet, A., Delettre, Y., Aviron, S., Billeter, R., Bugter, R., Hendrickx, F. & Burel, F. (2010) Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: A large scale study in four European countries. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 137, 143–150.
- Lelièvre, F., Sala, S. & Volaire, F. (2010) Climate change at the temperate-Mediterranean interface in southern France and impacts on grasslands production.

- Option méditerranéennes, 187–192.
- Lemon, J. (2006) Plotrix: a package in the red light district of R. *R-News*, 6, 8–12.
- Lennartsson, T. (2002) Extinction thresholds and disrupted plant-pollinator interactions in fragmented plant populations. *Ecology*, 83, 3060–3072.
- Leonhardt, S.D., Gallai, N., Garibaldi, L.A., Kuhlmann, M. & Klein, A.-M. (2013) Economic gain, stability of pollination and bee diversity decrease from southern to northern Europe. *Basic and Applied Ecology*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2013.06.003>.
- Leston, L.F.V. & Rodewald, A.D. (2009) Are urban forests ecological traps for understory birds? An examination using Northern cardinals. *Biological Conservation*, 131, 566–574.
- Lizée, M.-H., Mauffrey, J.-F., Tatoni, T. & Deschamps-Cottin, M. (2011) Monitoring urban environments on the basis of biological traits. *Ecological Indicators*, 11, 353–361.
- Longley, M., Čilgi, T., Jepson, P.C. & Sotherton, N.W. (1997) Measurements of pesticide spray drift deposition into field boundaries and hedgerows: 1. Summer applications. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 16, 165–172.
- Longley, M. & Sotherton, N.W. (1997) Measurements of pesticide spray drift deposition into field boundaries and hedgerows: 2. Autumn applications. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 16, 173–178.
- Loram, A., Tratalos, J., Warren, P.H. & Gaston, K.J. (2007) Urban domestic gardens (X): the extent & structure of the resource in five major cities. *Landscape Ecology*, 22, 601–615.
- Lu, P., Yu, Q., Liu, J. & Lee, X. (2006) Advance of tree-flowering dates in response to urban climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*, 138, 120–131.
- M**acArthur, R.H. & MacArthur, J.W. (1961) On bird species diversity. *Ecology*, 42, 594–598.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (2001) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- Mackey, R.L. & Currie, D.J. (2001) The diversity-disturbance relationship: Is it generally strong and peaked? *Ecology*, 82, 3479–3492.
- Mader, E. (2011) *Attracting Native Pollinators Protecting North America's Bees and Butterflies: The Xerces Society Guide*. Storey Pub., North Adams, MA.
- Magurran, A.E. (1988) *Ecological Diversity and Its Measurement*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Malyshev, S.I. (1935) The nesting habits of solitary bees: a comparative study. *Eos*, 11, 201–309.
- Malyshev, S.I. (1968) *Genesis of the Hymenoptera and the Phases of Their Evolution* (Translated by O. W. Richards and B. Uvarov, Eds.). Methuen, London.
- Mangum, W.A. & Brooks, R.W. (1997) First records of *Megachile* (*Callomegachile*) *sculpturalis* Smith (Hymenoptera: Megachilidae) in the continental United States. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 140–142.
- Mangum, W.A. & Sumner, S. (2003) A survey of the North American range of *Megachile* (*Callomegachile*) *sculpturalis*, an adventive species in North America.

- Journal of the Kansas Entomological Society, 658–662.
- Marcogliese, D.J. (2004) Parasites: small players with crucial roles in the ecological theater. *EcoHealth*, 1, 151–164.
- Martinez, N.D. (1992) Constant connectance in community food webs. *The American Naturalist*, 139, 1208–1218.
- Marzluff, J.M. (2005) Island biogeography for an urbanizing world: how extinction and colonization may determine biological diversity in human-dominated landscapes. *Urban Ecosystems*, 8, 157–177.
- Marzluff, J.M. & Ewing, K. (2001) Restoration of fragmented landscapes for the conservation of birds: a general framework and specific recommendations for urbanizing landscapes. *Restoration Ecology*, 9, 280–292.
- Matteson, K.C., Ascher, J.S. & Langellotto, G.A. (2008) Bee richness and abundance in New York city urban gardens. *Annals of the Entomological Society of America*, 101, 140–150.
- Matteson, K.C., Grace, J.B. & Minor, E.S. (2013) Direct and indirect effects of land use on floral resources and flower-visiting insects across an urban landscape. *Oikos*, 122, 682–694.
- Matteson, K.C. & Langellotto, G.A. (2009) Bumble bee abundance in New York city community gardens: implications for urban agriculture. *Cities and the Environment (CATE)*, 2, 5.
- May, R.M. (2001) *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press.
- May, R.M. (2006) Network structure and the biology of populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 394–399.
- McCoy, E.D. & Bell, S.S. (1991) Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. *Habitat Structure Population and Community Biology Series*. (eds S.S. Bell, E.D. McCoy & H.R. Mushinsky), pp. 3–27. Springer Netherlands.
- McDonnell, M.J. & Hahs, A.K. (2008) The use of gradient analysis studies in advancing our understanding of the ecology of urbanizing landscapes: current status and future directions. *Landscape Ecology*, 23, 1143–1155.
- McDonnell, M.J. & Pickett, S.T.A. (1990) Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. *Ecology*, 71, 1232–1237.
- McFrederick, Q.S. & LeBuhn, G. (2006) Are urban parks refuges for bumble bees *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae)? *Biological Conservation*, 129, 372–382.
- McIntyre, N.E. (2000) Ecology of urban arthropods: a review and a call to action. *Annals of the Entomological Society of America*, 93, 825–835.
- McIntyre, N.E. & Hostetler, M.E. (2001) Effects of urban land use on pollinator (Hymenoptera: Apoidea) communities in a desert metropolis. *Basic and Applied Ecology*, 2, 209–218.
- McIntyre, N.E., Knowles-Yáñez, K. & Hope, D. (2000) Urban ecology as an interdisciplinary field: differences in the use of “urban” between the social and natural sciences. *Urban Ecosystems*, 4, 5–24.
- McIntyre, N.E., Rango, J., Fagan, W.F. & Faeth, S.H. (2001) Ground arthropod

- community structure in a heterogeneous urban environment. *Landscape and Urban Planning*, 52, 257–274.
- McKinney, M.L. (2002) Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience*, 52, 883–890.
- McKinney, M.L. (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127, 247–260.
- McKinney, M.L. (2008) Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. *Urban Ecosystems*, 11, 161–176.
- McKinney, M.L. & Lockwood, J.L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 450–453.
- Medan, D., Aizen, M.A., Basilio, A.M., Devoto, M., Bartoloni, N.J., Torretta, J.P. & Petanidou, T. (2005) Measuring generalization and connectance in temperate, long-lasting systems. *Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization* (eds N.M. Waser & J. Ollerton), pp. 245–259. University of Chicago Press, Chicago.
- Medan, D., Montaldo, N.H., Devoto, M., Mantese, A., Vasellati, V., Roitman, G.G. & Bartoloni, N.H. (2002) Plant-pollinator relationships at two altitudes in the Andes of Mendoza, Argentina. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 34, 233–241.
- Meekins, J.F. & McCarthy, B.C. (2001) Effect of environmental variation on the invasive success of a nonindigenous forest herb. *Ecological Applications*, 11, 1336–1348.
- Meeus, I., Brown, M.J.F., De Graaf, D.C. & Smagghe, G. (2011) Effects of invasive parasites on bumble bee declines. *Conservation Biology*, 25, 662–671.
- Mommott, J. (1999) The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters*, 2, 276–280.
- Mommott, J., Craze, P.G., Waser, N.M. & Price, M.V. (2007) Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters*, 10, 710–717.
- Mommott, J., Waser, N.M. & Price, M.V. (2004) Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271, 2605–2611.
- Michener, C.D. (1978) The parasitic groups of Halictidae (Hymenoptera, Apoidea). *University of Kansas Science Bulletin*, 291–339.
- Michener, C.D. (1979) Biogeography of the bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 66, 277–347.
- Michener, C.D. (2007) *The Bees of the World*, 2nd revised edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- Michener, C.D., Lange, R.B., Bigarella, J.J. & Salamuni, R. (1958) Factors influencing the distribution of bees' nests in earth banks. *Ecology*, 39, 207–217.
- Michez, D. (2007a) La nouvelle classification des abeilles (Hymenoptera, Apoidea, Apiformes) ou la chute de l'abeille mellifère (*Apis mellifera* L.) de son piédestal. *OSMIA*, 1, 23–26.
- Michez, D. (2007b) Monographic Revision of the Melittidae S.l. (Hymenoptera: Apoidea: Dasypodidae, Meganomiidae, Melittidae). Université de Mons-Hainaut-Faculté des sciences, Mons.

- Michez, D. & Patiny, S. (2005) World revision of the oil-collecting bee genus *Macropis* Panzer 1809 (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae) with a description of a new species from Laos. *Annales de la Société entomologique de France* (N.S.), 41, 15–28.
- Miller, J.R. (2006) Restoration, reconciliation, and reconnecting with nature nearby. *Biological Conservation*, 127, 356–361.
- Miller, J.R. & Hobbs, R.J. (2002) Conservation where people live and work. *Conservation Biology*, 16, 330–337.
- Mitchell, E., Freléchoux, F. & Vittoz, P. (2011) Fonctionnement des écosystèmes.
- Mitchell, M.S., Lancia, R.A. & Gerwin, J.A. (2001) Using landscape-level data to predict the distribution of birds on a managed forest: effects of scale. *Ecological Applications*, 11, 1692–1708.
- Moldenke, A.R. & Lincoln, P.G. (1979) Pollination ecology in montane Colorado Usa a community analysis. *Phytologia*, 42, 349–379.
- Mommaerts, V., Reynders, S., Boulet, J., Besard, L., Sterk, G. & Smagghe, G. (2010) Risk assessment for side-effects of neonicotinoids against bumblebees with and without impairing foraging behavior. *Ecotoxicology*, 19, 207–215.
- Montoya, J.M., Pimm, S.L. & Solé, R.V. (2006) Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442, 259–264.
- Morand, S. & Gonzalez, E.A. (1997) Is parasitism a missing ingredient in model ecosystems? *Ecological Modelling*, 95, 61–74.
- Morandin, L.A. & Winston, M.L. (2005) Wild bee abundance and seed production in conventional, organic, and genetically modified canola. *Ecological Applications*, 15, 871–881.
- Moretti, M., De Bello, F., Roberts, S.P.M. & Potts, S.G. (2009) Taxonomical vs. functional responses of bee communities to fire in two contrasting climatic regions. *Journal of Animal Ecology*, 78, 98–108.
- Müller, A. (2006) A scientific note on *Bombus inexpectatus* (Tkalcù, 1963): evidence for a social parasitic mode of life. *Apidologie*, 37, 408–409.

Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H. & Woodfin, R.M. (1995) Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 347, 249–262.


Neame, L.A., Griswold, T. & Elle, E. (2013) Pollinator nesting guilds respond differently to urban habitat fragmentation in an oak-savannah ecosystem. *Insect Conservation and Diversity*, 6, 57–66.

Neil, K. & Wu, J. (2006) Effects of urbanization on plant flowering phenology: A review. *Urban Ecosystems*, 9, 243–257.

Neumann, K. & Seidelmann, K. (2006) Microsatellites for the inference of population structures in the Red Mason bee *Osmia rufa* (Hymenoptera, Megachilidae). *Apidologie*, 37, 75–83.

Newman, M.E.J. (2003) The structure and function of complex networks. *SIAM Review*, 45, 167–256.

Newman, M.E.J. (2004) Analysis of weighted networks. *Physical Review E*, 70, 056131.

- Newman, M. (2006) *The Structure and Dynamics of Networks*. Princeton University Press.
- Nielsen, A., Steffan-Dewenter, I., Westphal, C., Messinger, O., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Settele, J., Szentgyörgyi, H., Vaissière, B.E., Vaitis, M., Woyciechowski, M., Bazos, I., Biesmeijer, J.C., Bommarco, R., Kunin, W.E., Tscheulin, T., Lamborn, E. & Petanidou, T. (2011) Assessing bee species richness in two Mediterranean communities: importance of habitat type and sampling techniques. *Ecological Research*, 26, 969–983.
- Niemelä, J. (1999) Ecology and urban planning. *Biodiversity & Conservation*, 8, 119–131.
- Niemelä, J., Haila, Y. & Punttila, P. (1996) The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography*, 19, 352–368.
- Nilsson, L.A. (1988) The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature*, 334, 147–149.
- Nilsson, L.A., Johnsson, L., Ralison, L. & Randrianjohany, E. (1987) Angraecoid Orchids and hawkmoths in Central Madagascar: specialized pollination systems and generalist foragers. *Biotropica*, 19, 310–318.
- Nourry, L.-M. & Sabater, R. (1992) Lyon, le Parc de la Tête-d'Or. AGEP, Marseille, France.
- Novotny, V. & Basset, Y. (2005) Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 1083–1090.
-  Toole, C. & Raw, A. (2004) *Bees of the World*. Facts On File, New York.
- Oertli, S., Mueller, A. & Dorn, S. (2005) Ecological and seasonal patterns in the diversity of a species-rich bee assemblage (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes). *European Journal of Entomology*, 102, 53–63.
- Olden, J.D., LeRoy Poff, N., Douglas, M.R., Douglas, M.E. & Fausch, K.D. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 18–24.
- Olden, J.D. & Poff, N.L. (2003) Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, 162, 442–460.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Elberling, H. & Jordano, P. (2008) Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*, 89, 1573–1582.
- Olesen, J.M. & Jordano, P. (2002) Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology*, 83, 2416–2424.
- Ollerton, J. (1996) Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. *Journal of Ecology*, 84, 767–769.
- Ollerton, J. & Cranmer, L. (2002) Latitudinal trends in plant-pollinator interactions: are tropical plants more specialised? *Oikos*, 98, 340–350.
- Ollerton, J., McCollin, D., Fautin, D.G. & Allen, G.R. (2007) Finding NEMO: nestedness engendered by mutualistic organization in anemonefish and their hosts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 591–598.
- Ollerton, J., Price, V., Armbruster, W.S., Memmott, J., Watts, S., Waser, N.M., Totland, Ø., Goulson, D., Alarcón, R. & Stout, J.C. (2012) Overplaying the role of honey bees as

- pollinators: a comment on Aebi and Neumann (2011). *Trends in ecology & evolution*, 27, 141–142.
- Ollerton, J., Winfree, R. & Tarrant, S. (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120, 321–326.
- Ormerod, S.J. (2003) Restoration in applied ecology: editor's introduction. *Journal of Applied Ecology*, 40, 44–50.
- Osborne, J. l., Clark, S. j., Morris, R. j., Williams, I. h., Riley, J. r., Smith, A. d., Reynolds, D. r. & Edwards, A. s. (1999) A landscape-scale study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar. *Journal of Applied Ecology*, 36, 519–533.
- Osborne, J.L., Martin, A.P., Shortall, C.R., Todd, A.D., Goulson, D., Knight, M.E., Hale, R.J. & Sanderson, R.A. (2008) Quantifying and comparing bumblebee nest densities in gardens and countryside habitats. *Journal of Applied Ecology*, 45, 784–792.
- Osborne, J.L. & Williams, I.H. (2001) Site constancy of bumble bees in an experimentally patchy habitat. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 83, 129–141.
- Ostfeld, R.S., Pickett, S.T.A., Shachak, M. & Likens, G.E. (1997) Defining the scientific issues. *The Ecological Basis of Conservation* (eds S.T.A. Pickett, R.S. Ostfeld, M. Shachak & G.E. Likens), pp. 3–10. Springer US.
- P**aini, D.R. (2004) Impact of the introduced honey bee (*Apis mellifera*) (Hymenoptera: Apidae) on native bees: a review. *Austral Ecology*, 29, 399–407.
- Parrish, J.A.D. & Bazzaz, F.A. (1979) Difference in pollination niche relationships in early and late successional plant communities. *Ecology*, 60, 597–610.
- Pasquet, R.S., Peltier, A., Hufford, M.B., Oudin, E., Saulnier, J., Paul, L., Knudsen, J.T., Herren, H.R. & Gepts, P. (2008) Long-distance pollen flow assessment through evaluation of pollinator foraging range suggests transgene escape distances. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 13456–13461.
- Pekkarinen, A. (1997) Oligolectic bee species in northern Europe (Hymenoptera, Apoidea). *Entomologica Fennica*, 8, 205–214.
- Peterson, J.H. & Roitberg, B.D. (2006) Impacts of flight distance on sex ratio and resource allocation to offspring in the leafcutter bee, *Megachile rotundata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 589–596.
- Pettersson, M.W. (1991) Flower herbivory and seed predation in *Silene vulgaris* (Caryophyllaceae): effects of pollination and phenology. *Ecography*, 14, 45–50.
- Pickett, S., Ostfeld, R.S., Shachak, M. & Likens, G.E. (1997) *The Ecological Basis of Conservation: Heterogeneity, Ecosystems, and Biodiversity*, Chapman & Hall. New York.
- Pickett, S.T.A. & White, P.S. (1985) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando.
- Pimentel, D., Stachow, U., Takacs, D.A., Brubaker, H.W., Dumas, A.R., Meaney, J.J., O'Neil, J.A.S., Onsi, D.E. & Corzilius, D.B. (1992) Conserving biological diversity in agricultural/forestry systems. *BioScience*, 42, 354–362.
- Pimm, S.L. (1982) Food webs. *Food Webs Population and Community Biology*. pp. 1–11. Springer Netherlands.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Deepayan, S. & the R Development Core Team.

- (2010) Nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.
- PNU, M.E.A. (2005) Rapport de Synthèse de l'Évaluation Des Écosystèmes Pour Le Millénaire. Public Health.
- Polidori, C., Casiraghi, M., Lorenzo, M.D., Valarani, B. & Andrietti, F. (2006) Philopatry, nest choice, and aggregation temporal-spatial change in the digger wasp *Cerceris arenaria* (Hymenoptera: Crabronidae). *Journal of Ethology*, 24, 155–163.
- Porter, E.E., Forschner, B.R. & Blair, R.B. (2001) Woody vegetation and canopy fragmentation along a forest-to-urban gradient. *Urban Ecosystems*, 5, 131–151.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O. & Kunin, W.E. (2010a) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 345–353.
- Potts, S.G., Dafni, A. & Ne'eman, G. (2001) Pollination of a core flowering shrub species in Mediterranean phrygana: variation in pollinator diversity, abundance and effectiveness in response to fire. *Oikos*, 92, 71–80.
- Potts, S.G., Roberts, S., Dean, R., Marris, G., Brown, M., Jones, R., Neumann, P. & Settele, J. (2010b) Declines of managed honey bees and beekeepers in Europe. *Journal of Apicultural Research*, 49, 15.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., O'Toole, C., Roberts, S. & Willmer, P. (2003a) Response of plant-pollinator communities to fire: changes in diversity, abundance and floral reward structure. *Oikos*, 101, 103–112.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer, P. (2003b) Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology*, 84, 2628–2642.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer, P. (2005) Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecological Entomology*, 30, 78–85.
- Potts, S. & Willmer, P. (1997) Abiotic and biotic factors influencing nest-site selection by *Halictus rubicundus*, a ground-nesting halictine bee. *Ecological Entomology*, 22, 319–328.
- Poulin, R. (2011) *Evolutionary Ecology of Parasites* (2nd Edition). Princeton University Press.
- Pouvreau, A. (2004) *Les insectes pollinisateurs*. Delachaux et Niestlé, Paris.
- Prach, K., Pyšek, P., Šmilauer, P., Pysek, P. & Smilauer, P. (1997) Changes in species traits during succession: a search for pattern. *Oikos*, 79, 201.
- Primack, R.B. (1983) Insect pollination in the New Zealand mountain flora. *New Zealand Journal of Botany*, 21, 317–333.
- Proulx, S.R., Promislow, D.E.L. & Phillips, P.C. (2005) Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 345–353.
- Pusey, A.E. (1987) Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, 2, 295–299.
- Pyle, R.M. (2003) Nature matrix: reconnecting people and nature. *Oryx*, 37, 206–214.
- Pyšek, P. (1993) Factors affecting the diversity of flora and vegetation in central European settlements. *Vegetatio*, 106, 89–100.
- Pyšek, P. (1998) Alien and native species in Central European urban floras: a

quantitative comparison. *Journal of Biogeography*, 25, 155–163.

- R** Development Core Team. (2010) R: A Language and Environment for Statistical Computing. Version 2.12.0. R Foundation for Statistical. Vienna, Austria.
- Ramalho, C.E. & Hobbs, R.J. (2012) Time for a change: dynamic urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 179–188.
- Rasmont, P., Pauly, A., Terzo, M., Patiny, S., Michez, D., Iserbyt, S., Barbier, Y. & Haubruge, E. (2005) The survey of wild bees (Hymenoptera, Apoidea) in Belgium and France. Food and Agriculture Organisation, Rome, 18.
- Rebele, F. (1994) Urban ecology and special features of urban ecosystems. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 4, 173–187.
- Rees, W.E. (1997) Urban ecosystems: the human dimension. *Urban Ecosystems*, 1, 63–75.
- Rejmánek, M. & Starý, P. (1979) Connectance in real biotic communities and critical values for stability of model ecosystems. *Nature*, 280, 311–313.
- Rice, W.R. (1989) Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, 43, 223–225.
- Ricketts, T.H. & Imhoff, M. (2003) Biodiversity, urban areas, and agriculture: locating priority ecoregions for conservation. *Ecology and Society*, 8, 1.
- Ricketts, T.H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, S.S., Klein, A.M., Mayfield, M.M., Morandin, L.A., Ochieng', A. & Viana, B.F. (2008) Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecology Letters*, 11, 499–515.
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Decourtye, A., Aptel, J., Michel, N., Vaissière, B.E. & Henry, M. (2013) Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 179, 78–86.
- Rosenheim, J.A. (1990) Density-dependent parasitism and the evolution of aggregated nesting in the solitary Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America*, 83, 277–286.
- Rottenborn, S.C. (1999) Predicting the impacts of urbanization on riparian bird communities. *Biological Conservation*, 88, 289–299.
- Roubik, D.W. (1978) Competitive interactions between neotropical pollinators and africanized honey bees. *Science*, 201, 1030–1032.
- Roubik, D.W. (1980) Foraging behavior of competing africanized honeybees and stingless bees. *Ecology*, 61, 836–845.
- Roubik, D.W. (1989) *Ecology and Natural History of Tropical Bees*, Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Roubik, D.W. & Wolda, H. (2001) Do competing honey bees matter? Dynamics and abundance of native bees before and after honey bee invasion. *Population Ecology*, 43, 53–62.
- Roulston, T. & Malfi, R. (2012) Aggressive eviction of the eastern carpenter bee (*Xylocopa virginica* (Linnaeus)) from its nest by the giant resin bee (*Megachile sculpturalis* Smith). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 85, 387–388.
- Roulston, T.H., Smith, S.A. & Brewster, A.L. (2007) A Comparison of pan trap and intensive net sampling techniques for documenting a bee (Hymenoptera:

- Apiformes) fauna. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 80, 179–181.
- Rubink, W.L. (1978) The Use of Edaphic Factors as Cues for Nest-Site Selection by Sand Wasps (Hymenoptera: Sphecidae). PhD thesis, Colorado State University, U.S.A.
- S**ahli, H.F. & Conner, J.K. (2006) Characterizing ecological generalization in plant-pollination systems. *Oecologia*, 148, 365–372.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Iii, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. & Wall, D.H. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770–1774.
- Samways, M.J., Stork, N.E., Cracraft, J., Eeley, H.A., Foster, M., Lund, G. & Hilton-Taylor. (1995) Scales, planning and approaches to inventorying and monitoring. *Global biodiversity assessment*, Cambridge University Press (eds V. Heywood & R.T. Watson), pp. 475–517. Cambridge, UK.
- Sattler, T., Borcard, D., Arlettaz, R., Bontadina, F., Legendre, P., Obrist, M.K. & Moretti, M. (2010) Spider, bee, and bird communities in cities are shaped by environmental control and high stochasticity. *Ecology*, 91, 3343–3353.
- Saure, C. (1996) Urban habitats for bees: the example of city of Berlin. *The conservation of bees* pp. 47–52. Aca, London.
- Saville, N.M., Dramstad, W.E., Fry, G.L.A. & Corbet, S.A. (1997) Bumblebee movement in a fragmented agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 61, 145–154.
- Schemske, D.W. (1983) Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualisms. *Coevolution*, 67–109.
- Schmidt, J.O. & Thoenes, S.C. (1992) Criteria for nest site selection in honey bees (Hymenoptera: Apidae): preferences between pheromone attractants and cavity shapes. *Environmental Entomology*, 21, 1130–1133.
- Schneider, C.W., Tautz, J., Grünewald, B. & Fuchs, S. (2012) RFID tracking of sublethal effects of two neonicotinoid insecticides on the foraging behavior of *Apis mellifera*. *PLoS ONE*, 7, e30023.
- Scott, V.L. (1994) Phenology and trap selection of three species of *Hylaeus* (Hymenoptera: Colletidae) in upper Michigan. *The Great Lakes entomologist (USA)*.
- 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.
- Sheffield, C.S., Kevan, P.G., Pindar, A. & Packer, L. (2012) Bee (Hymenoptera: Apoidea) diversity within apple orchards and old fields in the Annapolis Valley, Nova Scotia, Canada. *The Canadian Entomologist*, 145, 94–114.
- Sheffield, C.S., Pindar, A., Packer, L. & Kevan, P.G. (2013) The potential of cleptoparasitic bees as indicator taxa for assessing bee communities. *Apidologie*, 10.
- Shields, W.M. (1982) *Philopatry, Inbreeding, and the Evolution of Sex*. State University of New York, Albany.

- Shields, W.M. (1987) Dispersal and mating systems: investigating their causal connections. *Mammalian dispersal patterns: the effects of social structure on population genetics* (eds B.D. Chepko-Sade & Z.T. Halpin), pp. 3–24. University of Chicago Press.
- Shochat, E., Warren, P.S., Faeth, S.H., McIntyre, N.E. & Hope, D. (2006) From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 186–191.
- Shuler, R.E., Roulston, T.H. & Farris, G.E. (2005) Farming practices influence wild pollinator populations on squash and pumpkin. *Journal of Economic Entomology*, 98, 790–795.
- Slabbekoorn, H. & Peet, M. (2003) Ecology: birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, 424, 267–267.
- Smith, R.M., Thompson, K., Hodgson, J.G., Warren, P.H. & Gaston, K.J. (2006) Urban domestic gardens (IX): composition and richness of the vascular plant flora, and implications for native biodiversity. *Biological Conservation*, 129, 312–322.
- Solé, R.V. & Bascompte, J. (2006) *Self-Organization in Complex Ecosystems*. Princeton University Press.
- Spies, T.A. & Turner, M.G. (1999) Dynamic forest mosaics. *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*, Cambridge University Press (ed M.L. Hunter), pp. 95–160. Cambridge.
- Stang, M., Klinkhamer, P.G.L. & 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.
- Statzner, B., Dolédec, S. & Hugueny, B. (2004) Biological trait composition of European stream invertebrate communities: assessing the effects of various trait filter types. *Ecography*, 27, 470–488.
- Stebbins, G.L. (1970) Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 307–326.
- Steffan-Dewenter, I., Klein, A.-M., Gaebele, V., Alfert, T. & Tscharntke, T. (2006) Bee diversity and plant–pollinator interactions in fragmented landscapes. *Plant–pollinator interactions: from specialization to generalization* (eds N.M. Waser & J. Ollerton), pp. 387–407. University of Chicago Press, Illinois, USA.
- Steffan-Dewenter, I. & Kuhn, A. (2003) Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270, 569–575.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. & Tscharntke, T. (2002) Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology*, 83, 1421–1432.
- Steffan-Dewenter, I., Potts, S.G. & Packer, L. (2005) Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 651–652.
- Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. (1999) Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, 121, 432–440.
- Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. (2000) Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia*, 122,

288–296.

Steffan-Dewenter, I. (2002) Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecological Entomology*, 27, 631–637.

Stephen, W.P., Bohart, G.E. & Torchio, P.F. (1969) *The Biology and External Morphology of Bees ; with a Synopsis of the Genera of Northwestern America*. Corvallis, Or. : Agricultural Experiment Station, Oregon State University.

Strogatz, S.H. (2001) Exploring complex networks. *Nature*, 410, 268–276.

Sukopp, H. (1990) Urban ecology and its application in Europe. *Urban ecology: plants and plant communities in urban environments* (eds H. Sukopp, S. Hejný & I. Kowarik), pp. 1–22. SPB Academic Publishing, Hague.

Sukopp, H. (2008) On the early history of urban ecology in Europe. *Urban Ecology* (eds J.M. Marzluff, E. Shulenberger, W. Endlicher, M. Alberti, G. Bradley, C. Ryan, U. Simon & C. ZumBrunnen), pp. 79–97. Springer US.

Sukopp, H. & Wittig, R. (1998) *Stadtökologie. Ein Fachbuch Für Studium Und Praxis*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Sykora, K.V., Kalwij, J.M. & Keizer, P.J. (2002) Phytosociological and floristic evaluation of a 15-year ecological management of road-side verges in the Netherlands. , 421–436.

Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K. & Merriam, G. (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68, 571–573.

Tesoriero, D., Maccagnani, B., Santi, F. & Celli, G. (2003a) Toxicity of three pesticides on larval instars of *Osmia cornuta*: preliminary results. *Bulletin of Insectology*, 56, 169–171.

Tesoriero, D., Maccagnani, B., Santi, F. & Celli, G. (2003b) Toxicity of three pesticides on larval instars of *Osmia cornuta*: preliminary results. *Bulletin of Insectology*, 56, 169–171.

Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M. & Jeltsch, F. (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31, 79–92.

Thébault, E. & Fontaine, C. (2008) Does asymmetric specialization differ between mutualistic and trophic networks? *Oikos*, 117, 555–563.

Thébault, E. & Fontaine, C. (2010) Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329, 853–856.

Theobald, D.M. (2004) Placing exurban land-use change in a human modification framework. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2, 139–144.

Thompson, K., Austin, K.C., Smith, R.M., Warren, P.H., Angold, P.G. & Gaston, K.J. (2003) Urban domestic gardens (I): putting small-scale plant diversity in context. *Journal of Vegetation Science*, 14, 71–78.

Thomson, D. (2004) Competitive interactions between the invasive European honey bee and native bumble bees. *Ecology*, 85, 458–470.

Thomson, D.M. (2006) Detecting the effects of introduced species: a case study of competition between *Apis* and *Bombus*. *Oikos*, 114, 407–418.

Tilman, D. (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats.

- Ecology, 75, 2–16.
- Toler, T.R., Evans, E.W. & Tepedino, V.J. (2005) Pan-trapping for bees (Hymenoptera: Apiformes) in Utah's West Desert: the importance of color diversity. *The pan-pacific entomologist*, 81, 103–113.
- Tommasi, D., Miro, A., Higo, H.A. & Winston, M.L. (2004) Bee diversity and abundance in an urban setting. *The Canadian Entomologist*, 136, 851–869.
- Torchio, P.F., Asensio, E. & Thorp, R.W. (1987) Introduction of the european bee, *Osmia cornuta*, into California almond orchards (Hymenoptera: Megachilidae). *Environmental Entomology*, 16, 664–667.
- Tscharntke, T. & Brandl, R. (2004) Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology*, 49, 405–430.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8, 857–874.
- Tylianakis, J.M., Laliberté, E., Nielsen, A. & Bascompte, J. (2010) Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143, 2270–2279.
- U**. S. Department of Agriculture. (1951) Soil Survey Manual. U. S. Department of Agriculture.
- United Nations. (2007) World Population Prospects. the 2006 Revision. United Nations, New York.
- United Nations. (2013) World Population Prospects. the 2012 Revision. Key Findings and Advance Tables. United Nations, New York.
- USDA, ARS, National Genetic Resources Program. Germplasm Resources Information Network - (GRIN) [Online Database]. National Germplasm Resources Laboratory, Beltsville, Maryland. URL <http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/index.pl?language=en> [accessed 7 March 2014]
- V**allet, J., Daniel, H., Beaujouan, V., Rozé, F. & Pavoine, S. (2010) Using biological traits to assess how urbanization filters plant species of small woodlands. *Applied Vegetation Science*, 13, 412–424.
- vanEngelsdorp, D., Evans, J.D., Saegerman, C., Mullin, C., Haubruge, E., Nguyen, B.K., Frazier, M., Frazier, J., Cox-Foster, D., Chen, Y., Underwood, R., Tarpy, D.R. & Pettis, J.S. (2009) Colony collapse disorder: a descriptive study. *PLoS ONE*, 4, e6481.
- vanEngelsdorp, D. & Meixner, M.D. (2010) A historical review of managed honey bee populations in Europe and the United States and the factors that may affect them. *Journal of Invertebrate Pathology*, 103, Supplement, S80–S95.
- vanEngelsdorp, D., Underwood, R., Caron, D. & Hayes, J.J. (2007) Estimate of managed colony losses in the winter of 2006-2007: a report commissioned by the Apiary Inspectors of America. *American bee journal*, 147.
- Vázquez, D.P. & Aizen, M.A. (2003) Null model analyses of specialization in plant-pollinator interactions. *Ecology*, 84, 2493–2501.
- Vázquez, D.P. & Aizen, M.A. (2004) Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*, 85, 1251–1257.
- Vázquez, D.P., Blüthgen, N., Cagnolo, L. & Chacoff, N.P. (2009) Uniting pattern and

- process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103, 1445–1457.
- Vázquez, D.P., Melián, C.J., Williams, N.M., Blüthgen, N., Krasnov, B.R. & Poulin, R. (2007) Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos*, 116, 1120–1127.
- Vázquez, D.P., Morris, W.F. & Jordano, P. (2005) Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters*, 8, 1088–1094.
- Vázquez, D.P. & Simberloff, D. (2002) Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. *The American Naturalist*, 159, 606–623.
- Vázquez, D.P. & Simberloff, D. (2003) Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate. *Ecology Letters*, 6, 1077–1083.
- Venn, S., Kotze, D. & Niemelä, J. (2003) Urbanization effects on carabid diversity in boreal forests. *European Journal of Entomology*, 73–80.
- Vereecken, N.J. & Barbier, E. (2009) Premières données sur la présence de l'abeille asiatique *Megachile (Callomegachile) sculpturalis* Smith (Hymenoptera, Megachilidae) en Europe. *Osmia*, 3, 4–6.
- Villemant, C., Haxaire, J. & Streito, J.-C. (2006) La découverte du Frelon asiatique *Vespa velutina*, en France. *Insectes*, 143, 3–7.
- Vitousek, P.M. & Matson, P.A. (1991) Gradient analysis of ecosystems. *Comparative Analyses of Ecosystems* (eds J. Cole, G. Lovett & S. Findlay), pp. 287–298. Springer New York.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. (1997) Human domination of earth's ecosystems. *Science*, 277, 494–499.
- W**alther, B.A. & Morand, S. (1998) Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology*, 116, 395–405.
- Walther-Hellwig, K. & Frankl, R. (2000) Foraging distances of *Bombus muscorum*, *Bombus lapidarius*, and *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae). *Journal of Insect Behavior*, 13, 239–246.
- Waser, N.M. (1986) Flower constancy: definition, cause, and measurement. *The American Naturalist*, 127, 593–603.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M. & Ollerton, J. (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77, 1043.
- Waser, N.M. & Ollerton, J. (2006) *Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization*. University of Chicago Press, Illinois, USA.
- Watts, D.J. (1999) *Small Worlds: The Dynamics of Networks between Order and Randomness*. Princeton University Press.
- Wcislo, W.T. (1984) Gregarious nesting of a digger wasp as a “selfish herd” response to a parasitic fly (Hymenoptera: Sphecidae; Diptera: Sacrophagidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 15, 157–160.
- Wcislo, W.T. & Cane, J.H. (1996) Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual review of entomology*, 257–286.
- Weatherhead, P.J. & Forbes, M.R.L. (1994) Natal philopatry in passerine birds: genetic

- or ecological influences? *Behavioral Ecology*, 5, 426–433.
- Weaving, A.J.S. (1989) Habitat selection and nest construction behaviour in some Afrotropical species of *Ammophila* (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of Natural History*, 23, 847–871.
- Westphal, C., Bommarco, R., Carré, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Vaissiere, B.E., Woyciechowski, M., Biesmeijer, J.C., Kunin, W.E., Settele, J. & Steffan-Dewenter, I. (2008) Measuring bee diversity in different European habitats and biogeographical regions. *Ecological Monographs*, 78, 653–671.
- Westrich, P. (1989) *Die Wildbienen Baden-Württembergs Spezieller Teil*. Eugen Ulmer, Germany.
- Westrich, P. (1996) Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. *The Conservation of Bees*, Linnean society symposium (eds A. Matheson, S.L. Buchmann, C. O'Toole, P. Westrich & I.H. Williams), pp. 2–15. Academic press, London.
- Wilcox, B.A. & Murphy, D.D. (1985) Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *The American Naturalist*, 125, 879–887.
- Williams, N.M., Crone, E.E., Roulston, T.H., Minckley, R.L., Packer, L. & Potts, S.G. (2010) Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biological Conservation*, 143, 2280–2291.
- Williams, N.M. & Kremen, C. (2007) Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. *Ecological Applications*, 17, 910–921.
- Williams, S.E., Marsh, H. & Winter, J. (2002) Spatial scale, species diversity, and habitat structure: small mammals in Australian tropical rain forest. *Ecology*, 83, 1317–1329.
- Williams, N.M., Minckley, R.L. & Silveira, F.A. (2001) Variation in native bee faunas and its implications for detecting community changes. *Conservation Ecology*, 5, [online] URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art7/>.
- Williams, N.M., Regetz, J. & Kremen, C. (2011) Landscape-scale resources promote colony growth but not reproductive performance of bumble bees. *Ecology*, 93, 1049–1058.
- Willmer, P.G. (1985) Thermal ecology, size effects, and the origins of communal behaviour in *Cerceris* wasps. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17, 151–160.
- Wilms, W., Imperatriz-Fonseca, V.L. & Engels, W. (1996) Resource partitioning between highly eusocial bees and possible impact of the introduced africanized honey bee on native stingless bees in the Brazilian Atlantic rainforest. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 31, 137–151.
- Wilson, J.B. (1994) The “intermediate disturbance hypothesis” of species coexistence is based on patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology*, 18, 176–181.
- Wilson, J.S., Griswold, T. & Messinger, O.J. (2008) Sampling bee communities (Hymenoptera: Apiformes) in a desert landscape: are pan traps sufficient? *Journal of the Kansas Entomological Society*, 81, 288–300.
- Wilson, P. & Stine, M. (1996) Floral constancy in bumble bees: handling efficiency or perceptual conditioning? *Oecologia*, 106, 493–499.

- Winemiller, K.O. (1989) Must connectance decrease with species richness? *The American Naturalist*, 134, 960–968.
- Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D.P., LeBuhn, G. & Aizen, M.A. (2009) A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, 90, 2068–2076.
- Winfree, R., Griswold, T. & Kremen, C. (2007) Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation Biology*, 21, 213–223.
- Winston, M.L. (1987) *The Biology of the Honey Bee*. Harvard University Press, Cambridge (Mass.); London.
- With, K.A. (1994) Using fractal analysis to assess how species perceive landscape structure. *Landscape Ecology*, 9, 25–36.
- Witte, R., Diesing, D. & Godde, M. (1985) Urbanophobe, urbanoneutral, urbanophile—behavior of species concerning the urban habitat. *Flora*, 177, 265–282.
- Wojcik, V.A. & McBride, J.R. (2012) Common factors influence bee foraging in urban and wildland landscapes. *Urban Ecosystems*, 15, 581–598.
- Wood, C.L., Byers, J.E., Cottingham, K.L., Altman, I., Donahue, M.J. & Blakeslee, A.M.H. (2007) Parasites alter community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 9335–9339.
- Worster, D. (1994) *Nature's Economy: A History of Ecological Ideas*. Cambridge University Press.
- Wuellner, C.T. (1999) Nest site preference and success in a gregarious, ground-nesting bee *Dieunomia triangulifera*. *Ecological Entomology*, 24, 471–479.
- Z**anette, L.R.S., Martins, R.P. & Ribeiro, S.P. (2005) Effects of urbanization on Neotropical wasp and bee assemblages in a Brazilian metropolis. *Landscape and Urban Planning*, 71, 105–121.
- 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.

ANNEXES



Annexe 1: Liste des espèces par site

Site Taxon	Non aménagés								Aménagés durant l'hiver 2010/2011								Aménagés durant l'hiver 2011/2012							
	Semi-naturel				Agricole				Urbain				Périurbain				Urbain				Périurbain			
	1	5	6	7	2	3	4	13	11	14	15	16	19	20	21	22	8	9	10	12	17	18	23	24
<i>Amegilla albigena</i>									8	1					1		1		3					
<i>Amegilla garrula</i>																1		1						
<i>Amegilla quadrifasciata</i>										1				1				6						
<i>Amegilla salviae</i>																		5						
<i>Andrena aeneiventris</i>						1																		
<i>Andrena agilissima</i>	1						1								1								1	
<i>Andrena alfenella</i>																1		1			1			
<i>Andrena alutacea</i>	1																							
<i>Andrena angustior</i>	1			1																		1	1	
<i>Andrena barbilabris</i>																		2						
<i>Andrena bicolor</i>	28	2	4	18			5	6	10	8	5	8	7	8	5	6	10		3	13	5		19	9
<i>Andrena bimaculata</i>	1	1														3								
<i>Andrena bucephala</i>																								1
<i>Andrena carantonica</i>											1					5			1			1		
<i>Andrena chrysosceles</i>		4					1						1		4							1	10	
<i>Andrena cineraria</i>	9	21	40	10	70	1		23	6		1	5	1	85	10	32	10	60	7	2	12		13	4
<i>Andrena combinata</i>		2																						
<i>Andrena curvungula</i>													1		5								22	
<i>Andrena decipiens</i>						1																		
<i>Andrena distinguenda</i>				2			11																	
<i>Andrena dorsata</i>	2		6	1	2	2	6	11	24	5	3	8	3	1	3	2	2	1	9		10	3	1	8
<i>Andrena fabrella</i>		3																						
<i>Andrena falsifica</i>				18																				
<i>Andrena flavipes</i>	20	25	17	23	28	34	10	34	28	6	10	19	1	13	11	23	18	10	13		2	3	2	4
<i>Andrena florea</i>	1					1		1		4			7	1		1	5	1			2		1	
<i>Andrena floricola</i>						1				2														
<i>Andrena fulva</i>	5		1	1				4	1	1					10		2	1	1		2		7	4
<i>Andrena fulvago</i>					3			2		1			1	2	2		1	10			2	1	9	4
<i>Andrena fulvata</i>	1			3			1	3					2		2	1						3	10	1
<i>Andrena granulosa</i>				1																				
<i>Andrena gravida</i>			1		1			2	3		1	4	7	1	5	3		9		8	16	1	1	1
<i>Andrena haemorrhoa</i>	6		4		13		3	8	1	5		2	2	14	1	2	6	3	2	1	25	2	1	6
<i>Andrena hattorfiana</i>													1									1		
<i>Andrena helvola</i>																			1					
<i>Andrena humilis</i>	1																1					1		3
<i>Andrena labialis</i>													1					1						
<i>Andrena labiata</i>								3	1						2							2		2
<i>Andrena lagopus</i>	2			2	2	2	9	10		3		5	1	4	4	1	3	3	3		11	3	3	7
<i>Andrena lathyri</i>	2							1															2	
<i>Andrena marginata</i>	1																							
<i>Andrena minutula</i>	4	3	3	3	5	4	1	19	27	4	5	7	14	2	6	5	5	8	5	4	4	3	15	4
<i>Andrena minutuloides</i>	1		2		2	1		2	10	9	7	8		4	2	15	8	5	1		8	1		1
<i>Andrena mitis</i>		1		1																				1
<i>Andrena nana</i>																		1						
<i>Andrena nigroaenea</i>		1	5	1		6	1		1			1		2				2			1		1	1
<i>Andrena nitida</i>			2	1	1			3	2	1			1	1		3	2		1	2				
<i>Andrena nitidiuscula</i>						5																		
<i>Andrena nitidula</i>							1																	
<i>Andrena niveata</i>							1																	
<i>Andrena nychemera</i>		3																						
<i>Andrena ovatula</i>	4		1	4	2	2	3	1	6	2	1	11	1	7			7	1	4		2	3	3	
<i>Andrena pandellei</i>							3										1					1	3	
<i>Andrena paucisquama</i>																						1		
<i>Andrena propinqua</i>	6			1	3	1	1	4						4	2	11		3	1		3		1	
<i>Andrena pusilla</i>	1			1		2	2	2	8	3	15	2	1	1	1	8	10	2	4	1	4	1		
<i>Andrena ranunculi</i>									1										1					1
<i>Andrena rhenana</i>	1								3	4			3	4	1	1		3		2		5	1	7
<i>Andrena rufula</i>																								1
<i>Andrena saxonica</i>													1			1								
<i>Andrena schencki</i>	1											2												

Annexe 1: Liste des espèces par site (suite)

Site Taxon	Non aménagés								Aménagés durant l'hiver 2010/2011								Aménagés durant l'hiver 2011/2012							
	Semi-naturel				Agricole				Urbain				Périurbain				Urbain				Périurbain			
	1	5	6	7	2	3	4	13	11	14	15	16	19	20	21	22	8	9	10	12	17	18	23	24
<i>Andrena similis</i>	1																				2			
<i>Andrena simontornyiella</i>		7	3		1	1	2		29	2		2	2	1	4	6	3	9	7		1		2	1
<i>Andrena spreta</i>									1							1								
<i>Andrena strohmella</i>	1								1	1			4					1				2	4	2
<i>Andrena subopaca</i>								1						1										1
<i>Andrena tibialis</i>		1																						
<i>Andrena trimmerana</i>			1		2	2	1	3	4		1	1	1						1	3	1		1	1
<i>Andrena vaga</i>		5	2	3	1							2				2								
<i>Andrena ventralis</i>			22	5					2	1		2				5			1					
<i>Andrena viridescens</i>	1							1	4					4					1					
<i>Andrena vulpecula</i>				1																				
<i>Andrena wilkella</i>				2	2								1				1				1			
<i>Anthidiellum strigatum</i>															1									
<i>Anthidium florentinum</i>			1						5	15	22	9	3			7	15	9	1	6	7	6		1
<i>Anthidium lituratum</i>															1		1							
<i>Anthidium manicatum</i>	1		1						1	1	1	4		4	2	3	5	7				4		
<i>Anthidium oblongatum</i>		2							1	1	1	1	1	1	2		2	5	1			1		7
<i>Anthophora bimaculata</i>		8								2	1	1					8							
<i>Anthophora furcata</i>	1									1												1		
<i>Anthophora plumipes</i>	3	1	5		4			1	4	30	28	20	8	21	24	7	22	60	4	7	2	8	14	8
<i>Bombus campestris</i>								2										1					1	
<i>Bombus hortorum</i>	1		2	1	3	2	4	4	3	3	1		3		7	2		1	1		1	1	1	
<i>Bombus humilis</i>	15		2	1					1	1			1										1	
<i>Bombus hypnorum</i>								6			1		1	1	1			4	1		1			2
<i>Bombus lapidarius</i>	6	6	27	4		8	3	1	22	28	6	18	5	21	19	8	17	38	33	1	8	19	9	17
<i>Bombus lucorum</i>				2	1			1		1	1			1		1	1	4	1			3		3
<i>Bombus magnus</i>																		1						
<i>Bombus pascuorum</i>	18	6	21	36	6		4	9	10	34	55	15	23	25	17	32	20	31	9	1	24	54	20	21
<i>Bombus pratorum</i>			1					4	1	6			3	3	3	1		10				3	2	7
<i>Bombus ruders</i>			1		1		1	1	1	2				1			1	1						
<i>Bombus sylvarum</i>	2	1	1				1	1						3										
<i>Bombus sylvestris</i>									1				1		1				1			1	6	
<i>Bombus terrestris</i>	23	18	13	7	6	15	5	6	15	29	12	15	15	11	6	9	12	28	16	6	16	18	11	31
<i>Bombus vestalis</i>			2	1					1				1	1				8	1				1	
<i>Ceratina callosa</i>		1																					1	
<i>Ceratina cucurbitina</i>	9		5	1	1	2		1	5	3			1	3	8	6	2	5	1	1	1	7	28	
<i>Ceratina cyanea</i>	3	1	1	3	4	2		8		1	2		1	2	2	3		3	1				3	3
<i>Ceylalictus variegatus</i>		1																						
<i>Chelostoma florisomne</i>		5	1	1	1		1	1	11	21		1	1	13	5	2	1		1	1		17	17	15
<i>Chelostoma proximum</i>																							2	
<i>Chelostoma rapunculi</i>										7		1				1	3		1					
<i>Coelioxys echinata</i>																1								
<i>Coelioxys elongata</i>								1								1								
<i>Coelioxys inermis</i>										1														
<i>Coelioxys quadridentata</i>	1																							1
<i>Colletes cunicularius</i>	1	7	8	2		1					1					2								
<i>Colletes daviesanus</i>										2						14	2							
<i>Colletes fodiens</i>	2																							
<i>Colletes gallicus</i>		2																						
<i>Colletes hederæ</i>			1														1					13	7	1
<i>Colletes similis</i>				1			2			1	2						3							
<i>Dasypoda hirtipes</i>	1	11	18	7			1									1	6	1						
<i>Epeolus cruciger</i>				1																				
<i>Epeolus schummeli</i>												1												
<i>Epeolus variegatus</i>			1					1	5		1	1				2								
<i>Eucera interrupta</i>													1		2								1	
<i>Eucera longicornis</i>										1												2	1	
<i>Eucera nigrescens</i>	8		1			1	2	1		1	1			5	1	1			1			4	1	
<i>Halictus eurygnathus</i>			2																					
<i>Halictus gavaricus</i>							3																	

Annexe 1: Liste des espèces par site (suite)

Site Taxon	Non aménagés								Aménagés durant l'hiver 2010/2011								Aménagés durant l'hiver 2011/2012							
	Semi-naturel				Agricole				Urbain				Périurbain				Urbain				Périurbain			
	1	5	6	7	2	3	4	13	11	14	15	16	19	20	21	22	8	9	10	12	17	18	23	24
<i>Halictus langobardicus</i>									2	1					2		1	2					1	
<i>Halictus maculatus</i>	7	1	5	1	5	2	1	4	8	11		1		3	5			2	16			4	4	3
<i>Halictus Monilapis gr.</i>		7	17	11	4	87			3	8	3	9	1	5	8	3		14	12		1	4	8	7
<i>Halictus quadricinctus</i>	4	1	15	51	1	22										3		2	8		1			
<i>Halictus rubicundus</i>			1						7													1		
<i>Halictus scabiosae</i>	4	4	12	8	11	6		8	4	16	36	6	2	6	18	14	3	11	38	1	6	22	19	12
<i>Halictus simplex</i>					1	18		1	1															
<i>Halictus smaragdulus</i>	1	3			4	1									1				3		1			
<i>Halictus subauratus</i>	2		1	3	4	2	12	2	46	18	43	22	5	6	32	9	6	30	8		6	10	4	10
<i>Halictus tumulorum</i>									1				5		4						12	1	1	
<i>Heriades crenulatus</i>	1	3	2					1		3	3	10			1	3		1				1		2
<i>Heriades truncorum</i>	1							2	10	32	67	35	15		21	7	6	2	2	3	2		3	2
<i>Hoplitis adunca</i>	8		1	2					2			3			15	12	2		3		3	9		10
<i>Hoplitis leucomelana</i>	1	1																				1		
<i>Hoplitis ravouxi</i>															1							1		
<i>Hoplitis tridentata</i>																								1
<i>Hylaeus angustatus</i>	1																							
<i>Hylaeus annularis</i>					1																			
<i>Hylaeus brevicornis</i>		1	1	1			1	1					2			3			1			1		
<i>Hylaeus clypearis</i>									2	2	1					6							2	2
<i>Hylaeus communis</i>				1			1	10	18	37	5	2	8		9	17	2	20	7	3	7	11	6	2
<i>Hylaeus cornutus</i>					1					1						1								
<i>Hylaeus difformis</i>										1														
<i>Hylaeus dilatatus</i>	1				1	1	2																	1
<i>Hylaeus duccei</i>													1									3	4	
<i>Hylaeus gibbus</i>	1	4			1	4	5	3					1	1	5	2		1	1			5	1	1
<i>Hylaeus gredleri</i>		2	2	2	3			4	1	2	1				1	9		1				4	4	6
<i>Hylaeus hyalinatus</i>	1		1							10	22				2	2	3	14	4		3			
<i>Hylaeus incongruus</i>		1	2				1	4		2		1	1		3				2		1	11	3	2
<i>Hylaeus leptocephalus</i>									1	7	7					4		3		3				
<i>Hylaeus nigrinus</i>										1														
<i>Hylaeus paulus</i>																2								
<i>Hylaeus pictipes</i>	3				1					3	12	9			2	17	1	1	1		1		1	
<i>Hylaeus punctatus</i>									1	3	14	3	1	1		13	2	4	1		2		1	
<i>Hylaeus punctulatus</i>		2																						
<i>Hylaeus signatus</i>																1								
<i>Hylaeus sinuatus</i>	2															4								1
<i>Hylaeus tyrolensis</i>																5			1					
<i>Hylaeus variegatus</i>		2					1												2			1		1
<i>Lasioglossum aeratum</i>																					1			
<i>Lasioglossum albipes</i>																3								
<i>Lasioglossum albocinctum</i>	1	9	13	12																				
<i>Lasioglossum bluethgeni</i>				1				3	3										1		4	5	2	1
<i>Lasioglossum brevicorne</i>	1																							
<i>Lasioglossum calceatum</i>	2	2	8	1	6	59	1		6	17	4	7	10	1		11	3	8	4	2	1	5	7	2
<i>Lasioglossum discum</i>			1																					
<i>Lasioglossum euboense</i>	1	6	2	25					1															
<i>Lasioglossum fulvicorne</i>								1	32	19			1		2				4			1	12	3
<i>Lasioglossum glabriusculum</i>	1				1	8	2			1	1						1		14					
<i>Lasioglossum griseolum</i>		6	1	2	5	1			1			6			1		2	1	13		9			
<i>Lasioglossum interruptum</i>		29	9	11	1	7		1										1	2					
<i>Lasioglossum laevigatum</i>		1																						
<i>Lasioglossum laticeps</i>		8	7	9	2	16		4	11	13	18	48	6	3	9	32	22	24	21	12	4	1	9	7
<i>Lasioglossum lativentre</i>					2			1	2	1	1	6		1			2	1	1	1			1	1
<i>Lasioglossum leucozonium</i>	5	6	10	3	8	4	8	2	5	9	11	15	3	2	8	5	12	5	2		4	6	3	5
<i>Lasioglossum limbellum</i>										1	2					1	1	1						
<i>Lasioglossum lineare</i>		79	37	55		3			76		1	7		1	1	8	26	1	56		40	1	2	
<i>Lasioglossum lucidulum</i>						2	1				1	2												
<i>Lasioglossum majus</i>		2	11				1	2											1					
<i>Lasioglossum malachurum</i>	8	6	4	1	230	34	45	79	22	30	2	20	19	20	38	23	10	52	107		19	2	41	29

Annexe 1: Liste des espèces par site (suite)

Site Taxon	Non aménagés								Aménagés durant l'hiver 2010/2011								Aménagés durant l'hiver 2011/2012							
	Semi-naturel				Agricole				Urbain				Périurbain				Urbain				Périurbain			
	1	5	6	7	2	3	4	13	11	14	15	16	19	20	21	22	8	9	10	12	17	18	23	24
<i>Lasioglossum marginatum</i>	1	22	75	221	1		2	2	35				3	15	8	1	5	11	52		1		18	
<i>Lasioglossum mediterraneum</i>	1				2																			
<i>Lasioglossum mesosclerum</i>									2	1							2							
<i>Lasioglossum minutissimum</i>			1		1		6	1	1	5	3		1	2	1	1	5		3		4	2	1	
<i>Lasioglossum minutulum</i>			1																					
<i>Lasioglossum morio</i>	4	2	1	1	22	5	8	4	12	41	38	50	22	13	16	7	5	16	32	3	47	11	21	14
<i>Lasioglossum nigripes</i>				1		1									1	2							1	
<i>Lasioglossum nitidulum</i>								1		10	84	2	4	1	2	6	2	1		31	4		1	
<i>Lasioglossum pallens</i>		4	2	1										3				1					2	
<i>Lasioglossum pauperatum</i>	1				2	1	1	1						1										
<i>Lasioglossum pauxillum</i>	2	5	5		40	125	7	12	29	48	11	46	13	32	9	14	22	38	98	4	8	13	6	12
<i>Lasioglossum politum</i>	3	24	36	8	5	5		4	103	77	49	26	19	8	35	224	12	47	184	15	33	62	81	5
<i>Lasioglossum prasinum</i>		3																						
<i>Lasioglossum punctatissimum</i>	6	4	16	1	3		5	4	13	1	2	22		1		2	1	1	1		1			
<i>Lasioglossum puncticolle</i>							1																	
<i>Lasioglossum pygmaeum</i>			2	1		4		5	6					2			3	2	9			1	1	
<i>Lasioglossum sabulosum</i>									3															
<i>Lasioglossum semilucens</i>				1					2	1		1					1		1					
<i>Lasioglossum sexnotatum</i>												1												
<i>Lasioglossum sexstrigatum</i>		2																						
<i>Lasioglossum subhirtum</i>	1	2	3	23	173	77	1	2				1					1	6	3		3			
<i>Lasioglossum transitorium</i>																1								
<i>Lasioglossum tricinatum</i>												1	1											2
<i>Lasioglossum villosulum</i>	4	3	12	9	10	17	10	9	6	11	40	9	4	8	3	1	6	6	5	2	2	1	4	6
<i>Lasioglossum xanthopus</i>					1	1													3					
<i>Lasioglossum zonulum</i>	1		1	2			4	6	1	1		1				3			2		3	1		
<i>Lithurgus chrysurus</i>			1															1				1		
<i>Lithurgus cornutus</i>			3															1						
<i>Megachile analis</i>										4												1		
<i>Megachile centuncularis</i>		1	1	1					1	1	5	1				9	1		1			1	2	
<i>Megachile circumcincta</i>										1	1	1		1	3	1								
<i>Megachile dorsalis</i>											1				1									
<i>Megachile ericetorum</i>			1							1	1	1	1	1		2	1	1	1	1				3
<i>Megachile maritima</i>												1												
<i>Megachile melanopyga</i>														2							1			
<i>Megachile nigriventris</i>			2								2						1							
<i>Megachile parietina</i>													1											
<i>Megachile pilidens</i>	1	4								2	2	2						1						2
<i>Megachile pyrenaea</i>	4											1	1		3			1	2					
<i>Megachile rotundata</i>	1								1	6	2	1		1		2		2						
<i>Megachile sculpturalis</i>												16												
<i>Megachile versicolor</i>								1				12												
<i>Megachile willughbiella</i>			1						2	2	7	5	2		4	1	1	1				1		1
<i>Melecta albifrons</i>									1	4		2												
<i>Melecta luctuosa</i>																1								
<i>Melitta leporina</i>		2	15		2				1					4			1		2					
<i>Melitta nigricans</i>	1								1															
<i>Nomada alboguttata</i>																1								
<i>Nomada atroscutellaris</i>			1											3					1					
<i>Nomada bifasciata</i>									4						1			1					1	
<i>Nomada distinguenda</i>								1																
<i>Nomada fabriciana</i>			1				1	3	2		1		1	1			2					1	5	
<i>Nomada ferruginata</i>									5	2						2								
<i>Nomada flava</i>				1																		9		
<i>Nomada flavoguttata</i>	1		8	2		1		1	36	3			6	5	1	4		1	1	1		2	6	
<i>Nomada flavopicta</i>			2						1															
<i>Nomada fucata</i>			1					1																
<i>Nomada goodeniana</i>								1									2	1	1			1		
<i>Nomada guttulata</i>								1													1			
<i>Nomada lathburiana</i>			2						9				1	6			1	4		1	2		4	

Annexe 1: Liste des espèces par site (suite)

		Non aménagés							Aménagés durant l'hiver 2010/2011								Aménagés durant l'hiver 2011/2012										
		Semi-naturel				Agricole			Urbain				Périurbain				Urbain				Périurbain						
Site Taxon		1	5	6	7	2	3	4	13	11	14	15	16	19	20	21	22	8	9	10	12	17	18	23	24		
Nomada panzeri										1																	
Nomada ruficornis														1										1			
Nomada succincta										1											1						
Nomada tridentirostris																								1			
Nomada zonata									1	4	2			1						1	1		1				
Nomioides minutissimus			8																								
Osmia aurulenta	1								1												1			1			
Osmia bicolor														2													
Osmia bicornis	1				1	1				1	126	54	368	180	14	48	43	46	3	12	1	1	7	4	9	10	
Osmia brevicornis	1									4														1		3	
Osmia caerulescens						1				7	9	5	17	40	4		3		2	2	2						
Osmia cornuta	2						1			113	383	152	137	31	327	115	556	7	185	11	16	5	13	3	13		
Osmia dives										1																	
Osmia ferruginea						1																					
Osmia gallarum	2												1														
Osmia inermis			7										1					1				1					
Osmia leaiana										1													1				
Osmia melanogaster										2			1		1		4	1	1	3					1		
Osmia niveata										1			3	1	6	2									1		
Osmia rufohirta			1		1																					1	
Osmia spinulosa						1																					
Osmia submicans										5			6	4	2	8		3	1	1		1					
Osmia tricornis										1																	
Panurgus dentipes	1			2			1			3	5	1		8		3		13		2		1	3		15		
Pseudapis diversipes			2	1	1																						
Pseudoanthidium scapulare																				1							
Sphecodes albilabris																1						1					
Sphecodes croaticus												1									2						
Sphecodes ephippius		1				1				2	1	1								1		1	1		1		
Sphecodes ferruginatus										1				1			2	1							1		
Sphecodes gibbus															1	1											
Sphecodes longulus			1						2	8				1	1	1		1		1							
Sphecodes majalis		1											1														
Sphecodes miniatus									1				1														
Sphecodes monilicornis		1	4			6				4	14	1	1	5	1	1	8	2	4	1					2	2	
Sphecodes niger													2														
Sphecodes pellucidus		1																									
Sphecodes puncticeps										1	1											1					
Sphecodes reticulatus										1											1						
Sphecodes rufiventris															1					1							
Sphecodes scabricollis										1											1		1				
Stelis breviscula										1			1							1		1					
Stelis minuta										1			1	5	2												
Stelis punctulatissima										3	1	2	6	1			2	1	1	1	1	1					
Tetralonia malvae			3	5	1	1	5	1		2	1	1	10	1		2	124	81	12	3			1	2	2		
Tetraloniella alticincta	1																										
Tetraloniella dentata		3																									
Thyreus histrionicus										1																	
Thyreus truncatus																					1						
Triepeolus tristis																					2						
Xylocopa iris		1																									
Xylocopa valga			1	3	1					3						1	1			2			1				
Xylocopa violacea		7				2	2			4	1	2	3	2	2	3	2	1							1	1	

- Scientific summary -

Ecology and conservation of wild bees along an urbanization gradient

Evidence has been accumulating for years that pollinator populations are declining. The loss of natural habitats, in part linked to urbanization, is considered to be one of the major causes of this decline. Some bee populations persist nevertheless in urban environments. The structure of their communities, as well as their foraging and nesting behaviors can be affected by urbanization. Our objective was to assess the magnitude of these changes and to understand their mechanisms by using 24 sites located in the Grand Lyon along a gradient of urbanization (measured by the proportion of impervious surface). We analyzed interaction networks to investigate plant-bee relations, and man-made nesting structures on urban sites (squares of soil and bee hotels) to study nesting dynamics and its relevance for bee populations.

We collected 16,352 specimens belonging to 293 species. Periurban environments (i.e., with ca. 50% of impervious surface) had the greatest diversity of bees. Long-tongued bees and cavity nesting bees were more prevalent in urban environments, but the specialization of plant-bee interactions remained stable along the gradient of urbanization. The species richness of the bee community was positively associated with floral diversity, the duration of flowering of plant species and/or their floribundity. Bee communities depended on these three factors and also spontaneous (native and naturalized) plant species more than on horticultural plants (ornamentals and exotics). Finally, man-made nesting sites were colonized by a diverse bee fauna. Apart from *Osmia bicornis*, bees showed no preference for the substrates in which they nested. Our work confirms that, even if urbanization changes the structure of the bee communities, an important diversity of bee species can persist in periurban, but also urban environments.

In a context of increasing urbanization and declining bee populations, it appears essential to create management plans for these wild pollinators by acting on the surface of flowering areas, the ecological network linking them, and the appropriate management of parks, gardens, and recreational areas. The presence of a diverse array of bee species even in the most urbanized area makes these pollinators worthy of being a flagship group to raise the awareness of citizens about biodiversity and ecosystemic services.

Keywords: wild bees, urbanization, plants/bees interaction networks, nesting behavior, generalization/specialization

- Résumé scientifique -

Ecologie et conservation des abeilles sauvages le long d'un gradient d'urbanisation

Depuis des années, on observe un déclin des insectes pollinisateurs. La perte d'habitats naturels, en partie liée à l'urbanisation, est considérée comme l'une des causes majeures de ce déclin. Des populations d'abeilles (Hymenoptera : Anthophila) se maintiennent cependant en milieux urbains. La structure de leurs communautés, ainsi que leurs comportements de butinage et de nidification peuvent être affectés par les perturbations liées à l'urbanisation. Notre objectif était d'évaluer l'ampleur de ces modifications et de comprendre leurs mécanismes en utilisant 24 sites dans le Grand Lyon localisés selon un gradient d'urbanisation croissante (mesurée par la proportion de surfaces imperméables). Nous avons analysé les réseaux d'interactions pour étudier les relations flore-abeilles et nous avons mis en place des aménagements pour la nidification (carrés de sol et hôtels à abeilles) sur 16 sites urbains ou périurbains pour étudier la dynamique de nidification et son impact sur les populations.

Nous avons capturé 16352 spécimens appartenant à 293 espèces, soit près du tiers de la faune française d'abeilles. Les sites périurbains (avec environ 50% de surface imperméable) avaient la plus grande richesse spécifique. Les abeilles à langue longue et les abeilles cavicoles étaient plus présentes dans les milieux urbanisés, mais la spécialisation des interactions plantes-abeilles est restée stable le long du gradient d'urbanisation. La diversité spécifique des abeilles était associée de façon positive avec la diversité florale, la durée de floraison des espèces végétales et/ou leur floribondité. Les communautés d'abeilles étaient dépendantes de ces trois facteurs et aussi des plantes spontanées (natives ou naturalisées) plus que des plantes horticoles (ornementales ou exotiques). Enfin, les aménagements pour la nidification ont été colonisés par une faune d'abeilles diversifiée. Hormis *Osmia bicornis*, les abeilles ne présentaient aucune préférence quant aux substrats dans lesquels elles nidifiaient. Même si l'urbanisation change la structure des communautés d'abeilles, nos résultats confirment qu'une diversité importante d'abeilles sauvages peut perdurer dans des milieux moyennement, mais aussi fortement urbanisés.

Dans un contexte d'urbanisation croissante et de déclin des abeilles, il semble indispensable de mettre en place des plans de gestion en faveur de ces insectes pollinisateurs sauvages en agissant sur l'étendue des surfaces fleuries, les continuités écologiques entre ces surfaces, et une gestion plus appropriée des parcs, jardins et espaces verts urbains. La présence d'une grande diversité d'espèces y compris dans des milieux très anthropisés fait vraiment des abeilles un groupe phare pour sensibiliser les citoyens à la biodiversité et aux services écosystémiques.

Mots clés: abeilles sauvages, urbanisation, réseaux d'interactions plantes-abeilles, comportement de nidification, généralisme / spécialisation