

Université de Mons  
Faculté des Sciences  
Département de Biologie  
Laboratoire de Zoologie

# Impacts de l'invasion de *Buddleja davidii* sur les communautés de plantes et de pollinisateurs des carrières



Promoteur: Guillaume GHISBAIN

Mémoire réalisé par:

Superviseur: Clément TOURBEZ (Doctorant)

Florian COSA

En vue de l'obtention du grade de

Master en Biologie des Organismes et Écologie à finalité approfondie

Année académique 2024-2025



L'auteur, Florian COSA, atteste avoir respecté les règles éthiques en vigueur, y compris la charte de l'Université relative à l'utilisation de l'Intelligence Artificielle.



# Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier chaleureusement le professeur Denis Michez de m'avoir accueilli au sein du laboratoire de zoologie de l'Université de Mons. La confiance qu'il m'a accordée en m'intégrant dès le début à des projets stimulants a été essentielle dans mon parcours académique.

Un grand merci à Guillaume Ghisbain pour ses conseils, sa rigueur scientifique et ses corrections, qui ont contribué à l'amélioration de ce mémoire.

Je suis particulièrement reconnaissant à Clément Tourbez, qui m'a encadré durant plus d'un an avec patience, disponibilité et bienveillance. Cet encadrement a été d'une grande qualité, tant sur le plan humain que scientifique. Merci, Clément, pour les efforts et le temps que tu as consacrés à ce travail.

Merci à William Fiordalisio de nous avoir accompagné lors de ce mémoire. Merci également à Dimitri Evrard, Frédéric Carion, Hugo De Smet et Pol Vannechel pour leur aide sur le terrain.

Je tiens également à remercier les membres du laboratoire de zoologie ayant contribué à l'identification taxonomique des spécimens, dont le travail a été essentiel à ce mémoire: Thomas Brau, Frédéric Carion, Romain Le Divelec, William Fiordalisio, Simone Flaminio et Clément Tourbez.

Je tiens également à remercier les carrières collaboratrices: Gaurain, Milieu, Antoing, Lessines, Ermitage, Bierghes, Quenast, Clypot et Hainaut, pour leur accueil, leur disponibilité et leur soutien logistique lors des longues sessions de collectes. Merci aux responsables de sites et aux conducteurs pour leur précieuse aide: Jacques Wuelche, Guillaume Dufrasnes, Hathleen Van Damme, Laurent Vermeulen, Christophe Heymans, Christiane Destrée, Bernard Rogier, Didier Derbaix, Manon Crecy, Pierre Van Landschoot, Rémi Marchal, Laura Lemineur, Loïc Perros, Jérémy Defacqz, Corie Ferrain, Audrey Durant et Benoît Vanolst.

Ma famille mérite une mention toute particulière. Merci à mon père Olivier Cosa, ma mère Christelle Delbaere et mon frère Romain Cosa pour leur soutien sans faille durant ces longues années d'études, même lorsque mes explications semblaient obscures ou

interminables. Une pensée affectueuse à mes grands-parents, Maddalena Portas, Marie-France Thibault et plus particulièrement à mon grand-père Baudouin Delbaere, qui a éveillé en moi, dès l'enfance, une passion sincère pour la nature et les sciences de la vie.

Je remercie également mes amis d'enfance, Hugo Rouzé, Nicolas Vallois, Nicolas Antoniadis, Alan Gusciglio, Clément Boutique et Marine Trigallez, pour leur soutien moral, leur écoute et leur capacité à me changer les idées dans les moments plus difficiles.

Enfin, je souhaite adresser un remerciement tout particulier à mes camarades de classe, devenus au fil du temps de véritables amis. Tout d'abord aux étudiants du laboratoire de zoologie: Alice Naveaux, Clara Lecompte, Lauralyne Paulet, Maïlys Paulet, Frédéric Carion, Thomas Brau et tout particulièrement à Alice Marin et Victoria Fragapane qui m'ont accompagné pendant toutes les collectes. Merci à Buket Duran de m'avoir accompagné l'entièreté de ces années études. Mon stage à Madagascar restera gravé comme une expérience humaine marquante, qui m'a permis de tisser des liens sincères et de retrouver l'envie et la joie de venir à l'université. Merci à vous Lorie Salmon, Carla Pugliese, Louis Platteau, Alexi Mol, Nicolas Neels et Clément Dubois. Vous illuminez mon quotidien, je vous suis profondément reconnaissant.

# Résumé

La pollinisation par les insectes joue un rôle fondamental dans la reproduction des plantes à fleurs, le maintien de la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Or, les pollinisateurs subissent un déclin global sous l'effet combiné de divers facteurs, parmi lesquels les plantes exotiques invasives figurent en bonne place. *Buddleja davidii*, arbuste ornemental largement naturalisé en Europe, est fréquemment observé en forte densité dans les carrières belges, milieux anthropiques riches en biodiversité pionnière. Pourtant, les effets écologiques de cette espèce dans ces habitats demeurent peu étudiés. Ce mémoire évalue l'impact du gradient d'invasion de *B. davidii* sur les communautés végétales et pollinisatrices ainsi que sur les réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs dans neuf carrières de Wallonie. Un protocole d'échantillonnage standardisé a permis de caractériser la flore en place, de recenser les pollinisateurs actifs (abeilles, syrphes, papillons) et de modéliser les interactions florales sur 27 sites répartis le long d'un gradient d'invasion de *B. davidii*. Les résultats montrent que l'invasion de *B. davidii* est associée à une forte réduction de l'abondance florale et de la diversité spécifique des plantes natives. Bien que très nectarifère, *B. davidii* est principalement visité par des pollinisateurs généralistes, en particulier des syrphes et des papillons. Les abeilles y sont par contre sous-représentées. L'abondance et la richesse spécifique des papillons augmentent avec le degré d'invasion, tandis que celles des abeilles ne varient pas significativement et l'abondance des syrphes diminue. Enfin, l'invasion n'altère pas significativement la structure des réseaux de pollinisation, que ce soit pour la diversité des interactions et la spécialisation des réseaux, mais on observe une légère baisse de leur robustesse. Ces résultats suggèrent que *B. davidii*, en modifiant les communautés florales et en favorisant des interactions plus généralistes, pourrait compromettre la stabilité des réseaux écologiques lors d'invasions à grande échelle et pourrait affecter la conservation de certains pollinisateurs spécialistes dans les carrières. Ces observations plaident pour une gestion raisonnée des espèces exotiques invasives dans ces milieux rares, en conciliant attractivité florale et préservation de la diversité fonctionnelle.

Mots clés: Plantes invasives, Réseaux d'interactions, Biologie de la conservation, Carrières, Pollinisateurs



# Abstract

Insect pollination plays a fundamental role in the reproduction of flowering plants, the maintenance of biodiversity, and the functioning of ecosystems. However, pollinators are experiencing a global decline due to a combination of factors, among which invasive alien plants are prominent. *Buddleja davidii*, an ornamental shrub widely naturalized in Europe, is frequently observed in high densities in Belgian quarries, which are anthropogenic environments rich in pioneer biodiversity. Yet, the ecological effects of this species in such habitats remain poorly studied. This dissertation evaluates the impact of the *B. davidii* invasion gradient on plant and pollinator communities as well as on plant–pollinator interaction networks in nine quarries across Wallonia. A standardized sampling protocol was used to characterize the local flora, record active pollinators (bees, hoverflies, butterflies), and model floral interactions across 27 sites distributed along a *B. davidii* invasion gradient. The results show that *B. davidii* invasion is associated with a marked reduction in floral abundance and native plant species richness. Although highly nectariferous, *B. davidii* is mainly visited by generalist pollinators, particularly hoverflies and butterflies. Bees are underrepresented in the sampling. Butterfly abundance and species richness increase with the degree of invasion, while bee metrics remain unchanged and hoverfly abundance decreases. Finally, the invasion does not significantly alter the structure of pollination networks in terms of interaction diversity or network specialization, although a slight decrease in network robustness is observed. These results suggest that *B. davidii*, by altering floral communities and promoting more generalized interactions, could undermine the stability of ecological networks on a larger invasion scale and could affect the conservation of certain specialist pollinators in quarries. These findings support the need for a balanced management of invasive alien species in these rare habitats, reconciling floral attractiveness with the preservation of functional diversity.

Keywords: Invasive plants, Interaction networks, Conservation biology, Quarries, Pollinators



# Table des matières

Remerciements

Résumé

Abstract

Table des matières

<b>1. Introduction .....</b>	<b>1</b>
1.1. Les vecteurs biotiques de la pollinisation: les pollinisateurs.....	1
1.1.1. Mutualisme plantes-pollinisateurs.....	1
1.1.2. Importance et déclin des pollinisateurs.....	3
1.2. Les plantes exotiques invasives .....	6
1.2.1. Définition et introduction des espèces exotiques invasives .....	6
1.2.2. Impacts des espèces exotiques invasives .....	8
1.2.3. Impacts sur les pollinisateurs .....	10
1.2.4. Perturbations des interactions plantes - pollinisateurs et réseaux .....	12
1.3. Les carrières.....	15
1.3.1. Intérêt pour la biodiversité et invasions.....	15
<b>2. Questions biologiques.....</b>	<b>17</b>
<b>3. Matériel et méthodes .....</b>	<b>19</b>
3.1. Espèce modèle: <i>Buddleja davidii</i> .....	19
3.2. Design expérimental et sites d'échantillonnages .....	21
3.3. Inventaire botanique.....	23
3.4. Inventaire des pollinisateurs .....	24
3.5. Analyses statistiques .....	26
<b>4. Résultats .....</b>	<b>31</b>
4.1. Impact sur les plantes.....	31

4.2. Visiteurs de <i>Buddleja davidii</i> .....	33
4.3. Impact sur les pollinisateurs .....	33
4.4. Impact sur les réseaux.....	39
<b>5. Discussion .....</b>	<b>41</b>
5.1. Impact de <i>Buddleja davidii</i> sur la flore des carrières.....	41
5.2. Attractivité de <i>Buddleja davidii</i> pour les pollinisateurs.....	43
5.3. Effets de <i>Buddleja davidii</i> sur les communautés de pollinisateurs.....	44
5.4. Altération des réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs .....	49
5.5. Conclusion.....	50
5.6. Perspectives.....	52
<b>Références</b>	
<b>Annexes</b>	

# 1. Introduction

## 1.1. Les vecteurs biotiques de la pollinisation: les pollinisateurs

### 1.1.1. Mutualisme plantes-pollinisateurs

Les angiospermes, ou plantes à fleurs, constituent le groupe végétal le plus diversifié, avec près de 300 000 espèces, dont la variété résulte d'une radiation évolutive rapide au Crétacé. Cette diversification a été favorisée par l'émergence de plusieurs innovations reproductives, telles que la production de fleurs attractives pour les pollinisateurs, la double fécondation, ou encore la formation de fruits protégeant les graines et facilitant leur dispersion (Crane *et al.*, 1995; Christenhusz & Byng, 2016; Soltis *et al.*, 2018). Chez les angiospermes, la pollinisation est définie comme le transfert du pollen de l'anthere (*i.e.*, organe reproducteur mâle) au stigmate (*i.e.*, organe reproducteur femelle) permettant la reproduction de la plante (King & Brooks, 1947). Elle peut se produire de façon abiotique par autophilie (*i.e.*, autopollinisation), anémophilie (*i.e.*, pollinisation par le vent) et hydrophilie (*i.e.*, pollinisation par l'eau) (Ackerman, 2000), ou de manière biotique via un vecteur animal alors appelé pollinisateur. La pollinisation via des animaux est la plus répandue et est présente chez 87,5% des espèces de plantes à fleurs (Ollerton *et al.*, 2011). La majorité des pollinisateurs sont des insectes (Potts, 2010). L'apparition de la pollinisation par les insectes remonterait à une période comprise entre 200 et 300 millions d'années (Carbonifère), bien que cette hypothèse reste encore débattue (van der Kooi & Ollerton, 2020). Toutefois, avec l'apparition des angiospermes, il y a environ 125 à 130 millions d'années (Specht & Bartlett, 2009), des pollinisateurs plus spécialisés et plus efficaces ont émergé (Crepet, 1984). Parmi les groupes d'insectes pollinisateurs les plus importants, on retrouve les Lépidoptères, qui bien que ravageurs lors de leur stade larvaire, participent au transport du pollen au stade adulte (Hahn & Brühl, 2016; Rader *et al.*, 2020). Chez les Diptères, les syrphes (*i.e.*, Syrphidae) sont également d'importants pollinisateurs très abondants et bon vecteur de pollen (Ssymank *et al.*, 2008). Enfin, chez les Hyménoptères, les abeilles (*i.e.*, Anthophila), forment un groupe de pollinisateurs très efficaces (Winfree, 2010; Hedtke *et al.*, 2013), qui présentent de nombreuses adaptations morphologiques et éthologiques pour la récolte de ressources florales, dont le pollen (Müller, 1996).

Ce mutualisme entre plantes et pollinisateurs joue un rôle fondamental dans l'optimisation de la reproduction des plantes à fleurs (Rosas-Guerrero *et al.*, 2014). Pour attirer ces pollinisateurs, les fleurs disposent de signaux tels que des couleurs spécifiques, des parfums, des récompenses florales ou encore des morphologies adaptées, un phénomène connu sous le nom de syndrome de pollinisation (Fenster *et al.*, 2004). Certaines espèces ont des traits morphologiques qui facilitent l'accès par les pollinisateurs aux ressources florales (*e.g.*, fleurs tubulaires adaptées aux colibris: Whittall & Hodges, 2007). Des systèmes d'attraction spécifiques utilisant des signaux olfactifs sont également présent chez les plantes à fleurs (*e.g.*, odeurs de fruits en décomposition) et peuvent aussi être une récompense pour les pollinisateurs (*e.g.*, Euglossini) (Gottsberger, 1977; Gerlach & Schill, 1991). Une fois attirés, les pollinisateurs peuvent profiter de deux ressources florales fournies par les plantes et essentielles pour leurs nutritives: (i) le pollen, utilisé principalement comme source de protéines et d'acides aminés essentiels au développement des larves d'abeilles (Rodney & Purdy, 2020) et (ii) le nectar, un liquide généralement riche en glucides (Heinrich & Raven, 1972). Toutefois, toutes les plantes ne récompensent pas leurs pollinisateurs. Certaines espèces adoptent des stratégies de tromperie, exploitant les comportements des pollinisateurs sans leur offrir de bénéfices en retour. C'est notamment le cas des orchidées qui utilisent la déception sexuelle ou calorifique pour attirer leurs pollinisateurs et y déposer du pollen (Schiestl & Schlüter, 2009). Chez d'autres espèces, le pollen est déposé sur les visiteurs floraux en échange de ressources nutritives, telles que le nectar ou du pollen prélevé comme source alimentaire. Ces pollinisateurs peuvent posséder des adaptations morphologiques spécifiques pour favoriser la collecte du pollen. Chez certaines abeilles des structures spécialisées comme la *corbicula* (*e.g.*, *Apis*, *Bombus*, *Meliponini*, *Euglossini*), située sur les pattes postérieures des femelles, et chez les autres les *scopae* facilitent le transport des grains de pollen (Martins *et al.*, 2014).

Les pollinisateurs peuvent être plus ou moins spécialisés sur la diversité des espèces d'où ils collectent le pollen. On distingue: (i) les pollinisateurs oligolectiques, caractérisée par un haut degré de spécialisation et des espèces qui visitent un nombre restreint d'espèces végétales, allant d'une seule espèce à plusieurs genres ou familles apparentées (Ritchie, 2016) et (ii) les pollinisateurs polylectiques, où les espèces adoptent un comportement généraliste et visitent une grande à une très grande diversité d'espèces végétales pour la collecte du pollen (Ritchie, 2016). Les plantes à fleurs pollinisées par des pollinisateurs polylectiques bénéficient d'une certaine résilience écologique, car la perte d'un pollinisateur peut être compensée par d'autres espèces (Bascompte & Scheffer, 2023). En revanche, une spécialisation extrême peut entraîner

une forte interdépendance entre la plante et son pollinisateur. Si cette relation confère des avantages en conditions stables, comme une bien meilleure efficacité de transfert du pollen, elle peut aussi rendre les partenaires vulnérables aux perturbations affectant l'un ou l'autre. Par exemple, les plantes exclusivement pollinisées par des pollinisateurs oligolectiques et dépourvues de systèmes de reproduction alternatifs sont particulièrement exposées à l'extinction en cas de disparition de leur partenaire pollinisateur (Bond, 1994). Par exemple, *Macropis nuda*, une abeille collectrice d'huile, dépend entièrement de *Lysimachia ciliata* (Primulaceae) pour nourrir ses larves, illustrant un cas de coévolution étroite (Triponez *et al.*, 2015).

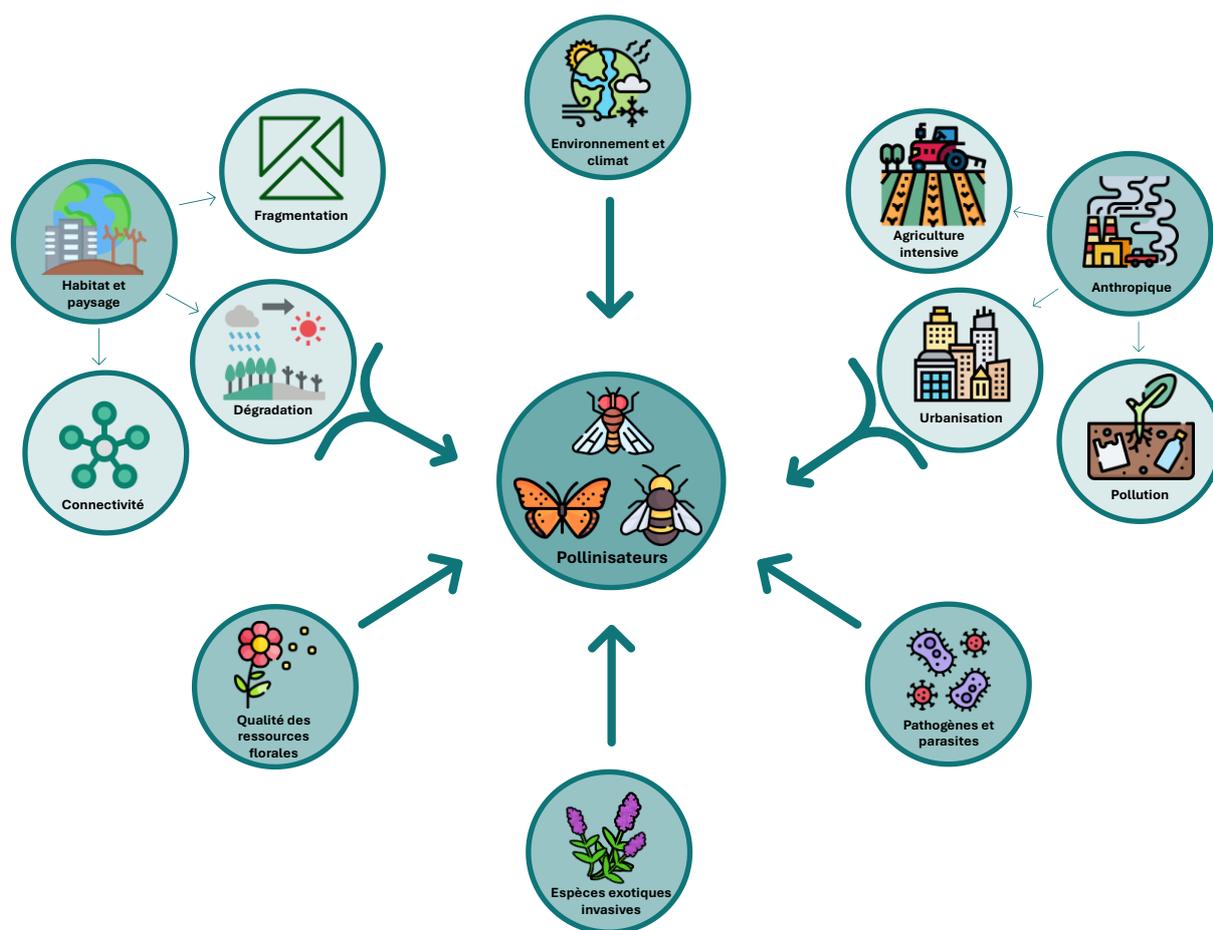
### 1.1.2. Importance et déclin des pollinisateurs

Étant donné leur étroite interaction avec les plantes à fleurs et leur importance dans la reproduction de ces dernières, les pollinisateurs ont une importance écologique et économique majeure. Un minimum de 35% des surfaces cultivées de nos cultures seraient dépendantes des pollinisateurs (Klein *et al.*, 2007). La valeur annuelle sur le marché du service écosystémique qu'est la pollinisation est estimée entre 195 et 387 milliards de dollars (dollars américains de mars 2020) pour les cinq à huit pour cent des cultures les plus dépendantes des pollinisateurs (Potts *et al.*, 2016; Porto *et al.*, 2020). En plus d'augmenter la production de fruits dans les cultures, les insectes pollinisateurs améliorent aussi la qualité et la valeur marchande des fruits (*e.g.*, fraises, pommes) (Garratt *et al.*, 2014; Wietzke *et al.*, 2018). Au total, 35% de la nourriture destinée à l'homme provient de sources dépendantes de ces insectes pollinisateurs (cultures de fruits et légumes), en majeure partie les abeilles (Potts *et al.*, 2010). Avec l'augmentation de la production agricole, la demande pour les services de pollinisation assurés par les abeilles domestiquées (*e.g.*, *Apis mellifera*, *Bombus terrestris*, *Osmia bicornis*) a également augmenté (Breeze *et al.*, 2011). Le maintien de communautés de pollinisateurs en bonne santé permettrait de manière directe d'apporter à l'Homme de la nourriture et des médicaments et de manière indirecte de fournir des espaces verts et des paysages qui contribuent à la santé mentale de nos sociétés (Garibaldi *et al.*, 2022). La préservation de l'intégrité fonctionnelle des écosystèmes repose aussi sur les relations entre les plantes à fleurs et les pollinisateurs (Ollerton *et al.*, 2011). Les relations plantes-pollinisateurs facilitent la reproduction des plantes à fleurs et bénéficient donc indirectement à d'autres espèces animales ou végétales qui dépendent de ces plantes (Potts *et al.*, 2010). Les pollinisateurs participent à la production de graines et de fruits et alimentent donc un niveau trophique herbivore, granivore

et frugivore (Loy & Brosi, 2022). La diversité des pollinisateurs permet d'améliorer la diversité génétique des plantes car différents pollinisateurs mènent à une certaine mixité génétique (Maggi *et al.*, 2024). La richesse spécifique et l'abondance spécifique des pollinisateurs affectent également positivement la résilience des réseaux plantes-pollinisateurs (*i.e.*, ensembles de toutes les interactions de toutes les espèces florales et pollinisatrices d'un écosystème entre elles) ce qui leur permet d'être mieux résilients face aux facteurs de perturbations (Huang *et al.*, 2021).

Paradoxalement, alors que le besoin de ces pollinisateurs est plus important que jamais auparavant, ces derniers sont actuellement en déclin des suites de plusieurs facteurs agissant en synergie: la perte d'habitat et des ressources nutritives associées, les parasites et les pathogènes partagés avec des espèces domestiquées et/ou invasives, les pesticides, la pollution des sols, les compétitions pour les ressources alimentaires et de nidification avec des espèces en expansion, et les changements climatiques (Figure 1: Brown & Paxton 2009; Goulson *et al.*, 2015). (i) La perte de l'habitat naturel est l'une des causes majeures du déclin du nombre d'espèces dans le monde et son impact pourrait faire disparaître 50% des espèces de la Terre dans les 50 prochaines années (Sih *et al.*, 2000). Dans la perte d'habitat, la fragmentation de ceux-ci par l'urbanisation et l'agriculture intensive constitue la principale cause de la perte de biodiversité mondiale (Winfrey *et al.*, 2009), et est aussi l'une des causes principales du déclin de pollinisateurs (Geslin *et al.*, 2013). (ii) Les pesticides, et notamment les insecticides tels que les néonicotinoïdes, ont des effets néfastes multiples sur les pollinisateurs (Lu *et al.*, 2020). Parmi les effets sublétaux (non létaux) observés figurent des perturbations du comportement de butinage, notamment dans la collecte du pollen et du nectar (Karise, 2007). Ainsi que des troubles de l'orientation et de la mémoire, qui affectent la capacité des individus à retrouver leur nid ou à localiser les ressources florales (Zhao *et al.*, 2022). Ces altérations comportementales peuvent compromettre la performance individuelle et collective, notamment chez les espèces sociales. À cela s'ajoutent des effets létaux, pouvant aller jusqu'à la mort des individus exposés. Ces effets, lorsqu'ils touchent des espèces sociales ou certaines abeilles sauvages, peuvent se propager au sein de la colonie et engendrer son effondrement (Van der Sluijs *et al.*, 2013). La mortalité individuelle ou le déclin de la survie des reines et ouvrières peuvent ainsi compromettre la viabilité des colonies (Suryanarayanan & Kleinman, 2013). (iii) Le changement climatique, accompagné des variations de températures, perturbe les cycles biologiques des espèces, entraînant des décalages spatio-temporels dans leurs interactions (Gérard *et al.*, 2020). Chez les pollinisateurs et les plantes à fleurs, ces changements peuvent

conduire à des incompatibilités (*e.g.*, une plante peut fleurir plus tôt dans la saison en réponse à des températures plus élevées, alors que les pollinisateurs qui en dépendent émergent à une période différente (Gérard *et al.*, 2020). En effet, les interactions plantes-pollinisateurs, étant sensibles à la phénologie, au comportement, à la physiologie et aux abondances relatives de plusieurs espèces, sont particulièrement vulnérables aux changements environnementaux globaux (Tylianakis *et al.*, 2008). Ces déphasages réduisent l'efficacité des services de pollinisation, affectant à la fois la survie des pollinisateurs et la reproduction des plantes (Gérard *et al.*, 2020). (iv) Les pollinisateurs sont aussi affectés par des parasites et des maladies. Par exemple, le commerce de colonies de bourdons domestiques et abeilles mellifères participe à la propagation mondiale de maladies et de parasites qui peuvent se transmettre et impacter les populations d'abeilles sauvages (Goulson & Hughes, 2015). (v) Enfin, les espèces exotiques invasives auraient également des effets néfastes, surtout sur les communautés de pollinisateurs (Stout & Morales, 2009). Parmi elles, les plantes exotiques invasives peuvent modifier, par compétition, les communautés des plantes natives et, par extension, des pollinisateurs (Bartomeus *et al.*, 2016).



**Figure 1: Schéma représentant les différentes menaces pesant sur les pollinisateurs à l'échelle mondiale.** On y retrouve cinq facteurs de déclin principaux: La modification de l'habitat avec sa dégradation, sa fragmentation et la perte de ses connectivités, le changement climatique, les effets anthropiques avec l'agriculture intensive, l'urbanisation et la pollution, les pathogènes et parasites, et les espèces exotiques invasives, et dernièrement la baisse de la qualité des ressources florales.

## 1.2. Les plantes exotiques invasives

### 1.2.1. Définition et introduction des espèces exotiques invasives

Les espèces exotiques, à l'opposition des espèces natives, sont des espèces introduites dans une région hors de leur zone de répartition d'origine en raison d'une intervention humaine volontaire ou non (Pyšek *et al.*, 2020). Parmi ces espèces, certaines parviennent à réaliser leur cycle de vie complet dans les conditions environnementales de cette nouvelle région jusqu'à se reproduire et engendrent une progéniture qui pourra à son tour se reproduire. Ces espèces ayant passé la barrière environnementale et reproductive et avec des populations durables sont dites naturalisées (Richardson *et al.*, 2000). Parmi ces espèces, certaines passent la barrière de la dispersion, propagent rapidement à partir de leurs lieux d'introduction, et deviennent invasives

(Pyšek *et al.*, 2020). En plus de cette capacité de dispersion, l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN), la Convention sur la diversité biologique et l'Organisation mondiale du commerce définissent une espèce invasive comme une espèce exotique qui exerce un impact néfaste sur l'économie, l'environnement ou la santé humaine (IUCN, 2000). Plus de 37 000 espèces exotiques (*i.e.*, plantes, animaux, champignons et microorganismes) ont été introduites par les activités humaines depuis l'an 1500 et parmi elles, 3 500 ont des impacts négatifs (Roy *et al.*, 2023). Près de 37 % des espèces exotiques actuellement recensées ont été introduites et enregistrées depuis 1970, avec environ 200 nouvelles espèces exotiques signalées chaque année (Roy *et al.*, 2023). À l'échelle européenne, plus de 7 000 espèces de plantes vasculaires exotiques ont été recensées, dont une part croissante est naturalisée ou invasive (Kalusová *et al.*, 2024). En 2019, le coût mondial des conséquences des espèces exotiques invasives a dépassé 423 milliards de dollars, quadruplant chaque décennie depuis 1970 (Roy *et al.*, 2023). Les espèces exotiques invasives représentent une menace majeure pour la biodiversité mondiale, étant impliquées dans 60 % des extinctions d'espèces et cela atteint 90 % sur les îles (Roy *et al.*, 2023). Concernant les espèces de plantes exotiques, 6% (*i.e.*, 1061 espèces) de toutes les espèces connues seraient invasives à l'échelle mondiale (Roy *et al.*, 2023).

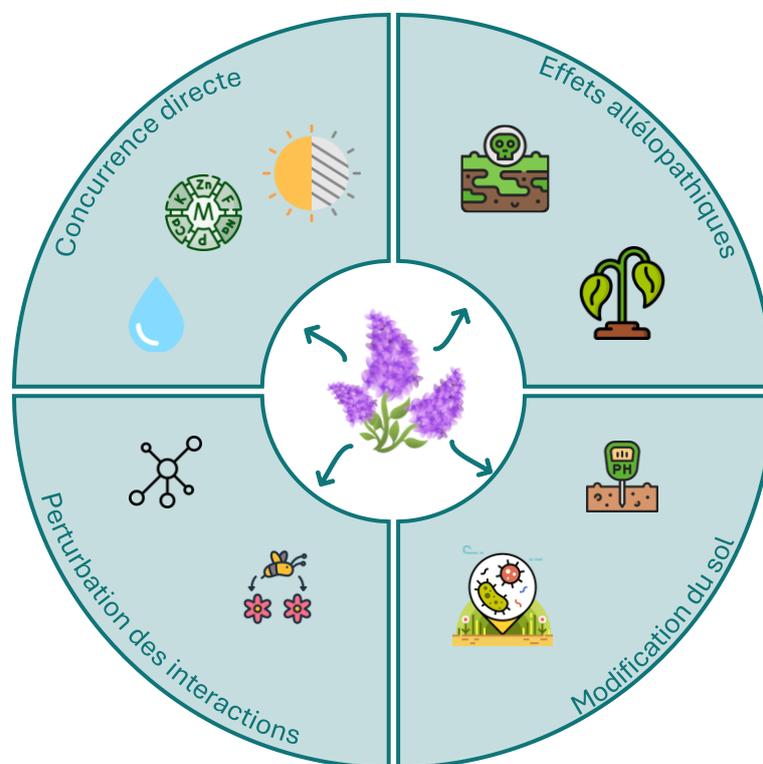
La majorité des plantes exotiques invasives en Europe ont été volontairement introduites (Kumschick *et al.*, 2012). On retrouve deux raisons principales d'introductions volontaires: (i) l'horticulture: de nombreuses plantes exotiques ont été acheminées par des collectionneurs dans des jardins botaniques et des collections privées pour leur côté ornemental (Van Kleunen *et al.*, 2018) L'horticulture serait la voie la plus importante d'introduction de plantes exotiques invasives et remonterait à l'antiquité, avec des échanges de plantes entre l'Europe et l'Asie de l'Est (Van Kleunen *et al.*, 2018). (ii) L'agriculture: beaucoup de plantes exotiques ont aussi été introduites afin de produire des ressources, que ce soit de la nourriture via l'agriculture ou du bois via la sylviculture (Ewel & Putz, 2004; Montagnani *et al.*, 2022). De plus, le transport involontaire de plantes exotiques invasives peut également être facilité par d'autres facteurs. Le trafic de véhicules le long des routes, autoroutes et voies ferrées accélère la propagation des graines des plantes exotiques et la propage dans des régions inaccessibles pour la plante sans intervention humaine (Von der Lippe & Kowarik, 2007). Les altérations de l'habitat, comme sa fragmentation et l'urbanisation, favorisent également la dispersion des plantes exotiques invasives (Didham *et al.*, 2005; Alston & Richardson, 2006).

### 1.2.2. Impacts des espèces exotiques invasives

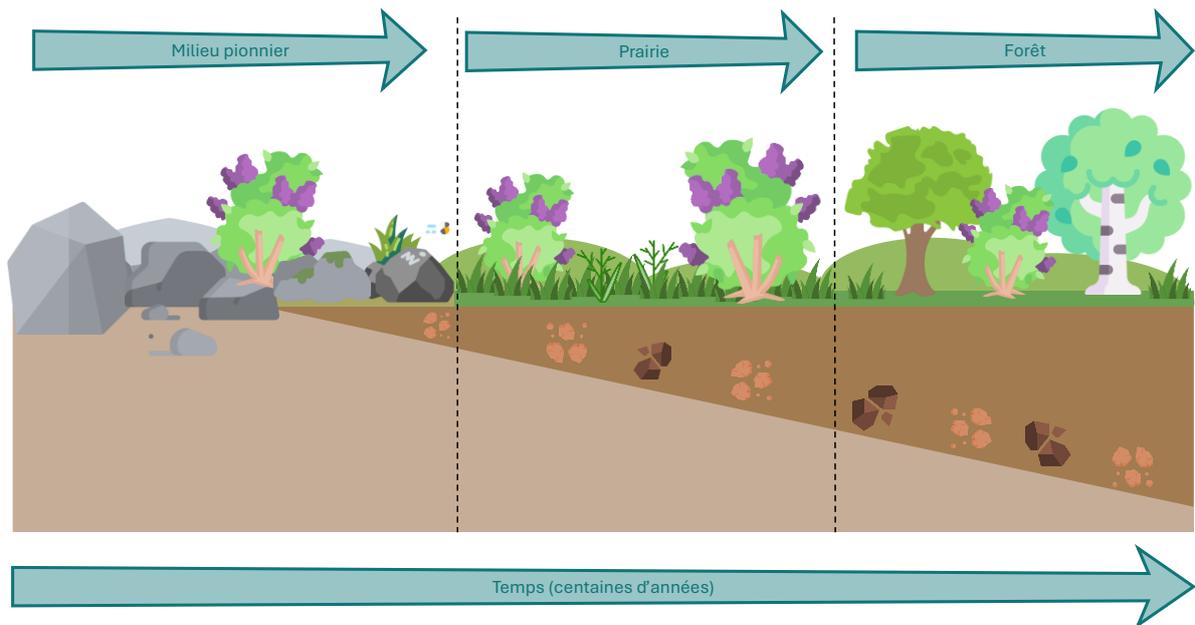
Un fois introduite dans un nouvel habitat, les plantes exotiques invasives peuvent avoir de nombreux effets délétères sur les communautés natives. Les plantes exotiques invasives peuvent perturber: (i) la biogéochimie des écosystèmes en modifiant le cycle des nutriments et en libérant des métabolites secondaires (Weidenhamer & Callaway, 2010; Afreen *et al.*, 2023), (ii) les réseaux trophiques, impactant ainsi l'équilibre écologique des habitats envahis (Pearson, 2009), (iii) les efforts de conservation (Perzanowska *et al.*, 2019) et (iv) les risques d'incendies (Brooks *et al.*, 2004). Finalement, le coût économique des espèces invasives est estimé à 8,9 milliards de dollars US entre 1970 et 2017, un montant déjà substantiel mais probablement sous-évalué en raison de la croissance continue des invasions (Diagne *et al.*, 2021).

Un autre impact potentiel des plantes exotiques invasives est la modification des successions écologiques (*i.e.*, processus qui décrit l'évolution progressive des communautés biologiques dans un habitat au fil du temps) dans les habitats natifs (Ballesteros *et al.*, 2021). Les plantes exotiques invasives entrent en compétition avec les plantes natives pour la lumière, l'espace, l'eau et les nutriments (Charles & Dukes, 2007). Elles peuvent également modifier les propriétés du sol ou produire des composés à actions allélopathiques (*i.e.*, mécanisme de compétition par libération de composés chimiques toxiques ou nocifs pour l'écosystème local), limitant l'installation d'autres espèces (Chengxu *et al.*, 2011; Funk, 2013). Ces mécanismes leur confèrent un avantage dans les milieux pionniers où elles s'implantent rapidement au détriment des plantes pionnières natives (Dagnelie, 2023). Dans les successions écologiques, ces espèces sont souvent pionnières, aussi bien en succession primaire (*i.e.*, qui concerne la colonisation d'un substrat vierge comme sur roche nue ou dunes) qu'en succession secondaire (*i.e.*, qui se produit après une perturbation comme un incendie, la déforestation ou une agriculture abandonnée ayant modifié mais non totalement détruit le sol et ses micro-organismes), grâce à leur forte capacité d'adaptation (Horn, 1974; Connell & Slatyer, 1977; Davis *et al.*, 2000; Novianti, 2020). Elles colonisent les strates basses et arbustives dès les premières années, parfois au détriment des plantes natives (Bomanowska & Adamowski, 2012). Toutefois, au fil du temps, la compétition avec les espèces natives, souvent plus compétitives sur le long terme, peut réduire leur dominance et favoriser une certaine coexistence (Dostál *et al.*, 2013). Certaines exotiques invasives persistent malgré tout durablement dans les communautés (Zhao *et al.*, 2020). Enfin, leur abondance florale attire fortement les pollinisateurs, ce qui peut perturber la reproduction des espèces natives (Bjerknes *et al.*, 2007).

Ces impacts sur la dynamique des écosystèmes sont amenés à s'amplifier dans le futur avec le changement climatique qui réduirait la résilience des écosystèmes à résister aux invasions biologiques (Simberloff & Rejmanek, 2014). Dans cette période de changements anthropogéniques rapides, ces plantes exotiques invasives aux grandes capacités de dispersion et d'adaptabilité risquent de plus en plus d'être favorisées par rapport aux espèces natives (Dukes & Mooney, 1999). L'impact des plantes exotiques invasives s'étend aussi aux pollinisateurs. Ces espèces possèdent souvent des structures florales très attractives présentant des odeurs marquées, des ressources florales abondantes et une forte densité de fleurs, ce qui les rend particulièrement attractives par rapport aux plantes natives (Bjerknes *et al.*, 2007). Plantes exotiques et natives entrent alors en compétition pour les pollinisateurs natifs, exerçant une pression supplémentaire sur les plantes natives (Brown *et al.*, 2002).



**Figure 2: Résumé des impacts des plantes exotiques invasives sur les communautés de plantes natives.** Les plantes exotiques invasives peuvent impacter les plantes natives par quatre voies principales. (i) Concurrence directe: elles peuvent rivaliser avec les plantes natives pour des ressources comme la lumière, l'eau et les nutriments. (ii) Effets allélopathiques: elles peuvent libérer des composés chimiques toxiques dans le sol qui inhibent la germination et la croissance des plantes natives. (iii) Modification du sol: elles peuvent altérer les propriétés physico-chimiques du sol (pH, salinité) et perturber les interactions avec les micro-organismes. (iv) Perturbation des interactions: En modifiant la structure de la communauté végétale, elles influencent indirectement la faune (pollinisateurs, herbivores) et les réseaux trophiques de l'écosystème natif.

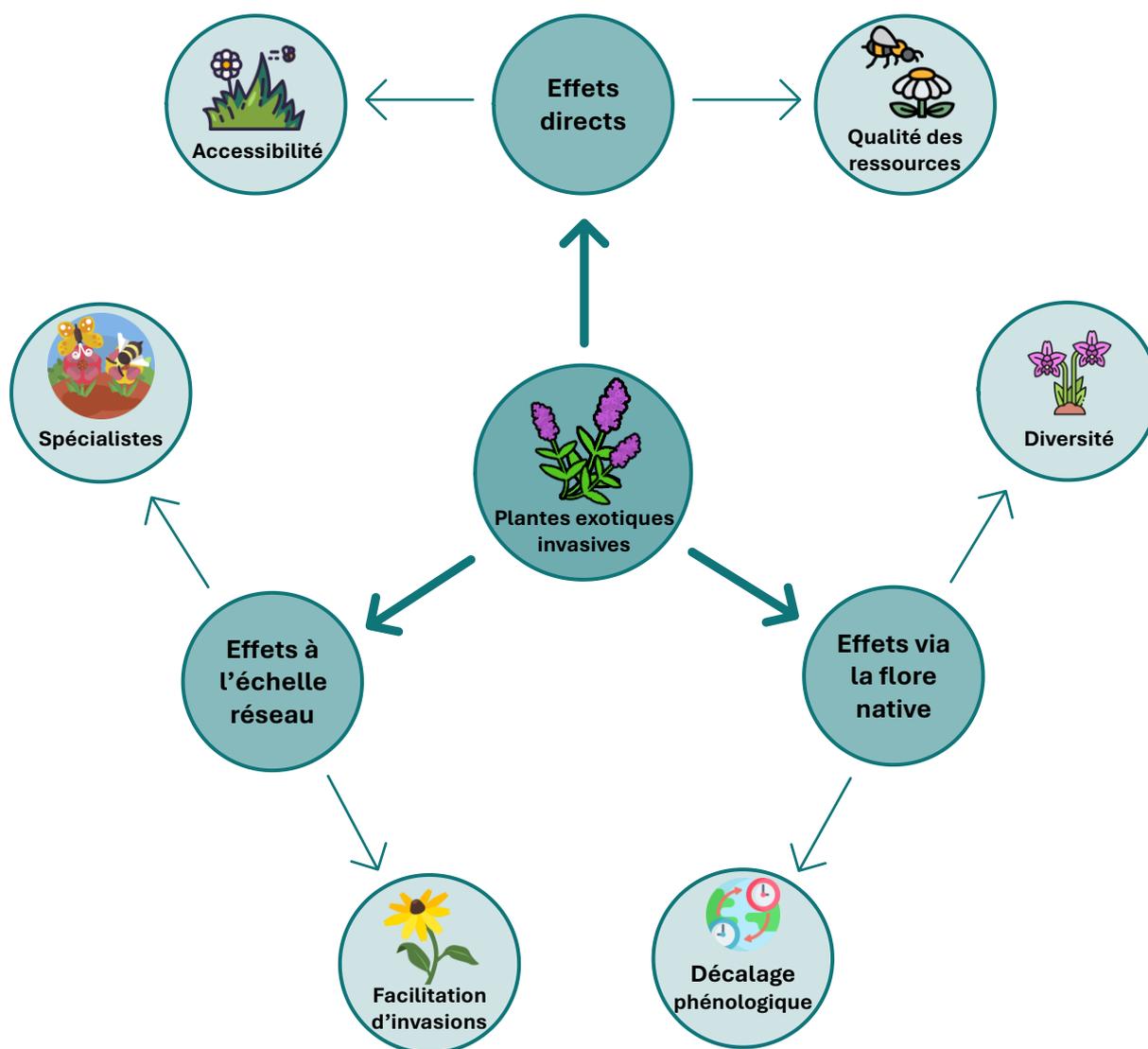


**Figure 3: Exemple de succession écologique impactée par une plante exotique invasive comme *B. davidii*.** La succession écologique débute dans des milieux où aucune végétation n'est encore présente. Progressivement, la colonisation par des espèces pionnières entraîne l'accumulation de matière organique dans le sol, améliorant ainsi ses propriétés et permettant l'installation de communautés végétales de plus en plus complexes, jusqu'à atteindre des stades matures tels que les forêts après plusieurs siècles. Cependant, l'introduction de plantes exotiques invasives peut perturber ces premières étapes: en occupant rapidement les espaces disponibles, ces espèces empêchent les plantes pionnières natives de s'établir, modifiant ainsi le déroulement naturel de la succession.

### 1.2.3. Impacts sur les pollinisateurs

Les plantes exotiques invasives sont reconnues comme l'une des principales causes du déclin des pollinisateurs et des services de pollinisation, au même titre que la dégradation des habitats, l'usage des pesticides et le changement climatique (Vanbergen *et al.*, 2018). L'impact des invasions biologiques sur les communautés de pollinisateurs est d'autant plus marqué que ces dernières sont également sensibles aux transformations du paysage, qui influencent leur abondance et leur diversité (Montero-Castaño & Vilà, 2012). En remplaçant des plantes natives essentielles, elles peuvent réduire la disponibilité, la diversité et la qualité des ressources florales, affectant ainsi la santé, la reproduction et la diversité des pollinisateurs (Bartomeus *et al.*, 2008; Middleton, 2019). Les pollinisateurs réagissent cependant différemment à la présence de ces plantes. Par exemple, la fréquence et la régularité des visites de *Bombus* spp. varient en fonction du degré d'invasion de *Lythrum salicaria*, une espèce invasive. Cela peut entraîner une diminution des visites de ces pollinisateurs sur les espèces natives, affectant la reproduction de ces dernières et possiblement la structure des réseaux de pollinisation dans lesquels elles

sont impliquées (King & Sargent, 2012). Cependant, toutes les plantes exotiques invasives n'ont pas les mêmes effets. Certaines peuvent être utilisées par les pollinisateurs généralistes, voire offrir des ressources florales précieuses en fin de saison (Memmott & Waser, 2002; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2022; Heneberg *et al.*, 2025). D'autres, en revanche, peuvent fortement perturber les réseaux d'interactions. On peut distinguer plusieurs types d'impacts (Stout & Morales, 2009): (A) impacts directs sur les pollinisateurs: (i) accessibilité florale: certaines espèces exotiques invasives possèdent des fleurs morphologiquement peu accessibles aux espèces natives, rendant ces ressources peu utilisables pour ces dernières. (ii) Qualité nutritionnelle: la composition en nectar ou en pollen peut ne pas répondre aux besoins physiologiques des pollinisateurs natifs. (B) Impacts indirects via la communauté végétale: (i) diminution de la diversité florale: en supplantant les espèces natives, les exotiques invasives appauvrissent les ressources disponibles. (ii) Décalages phénologiques: certaines plantes exotiques invasives présentent des périodes de floraison atypiques (plus précoces, prolongées ou décalées) par rapport aux espèces natives. Cette asynchronie peut désorganiser le calendrier des ressources florales disponibles, entraînant une désynchronisation avec les cycles de vie ou les pics d'activité des pollinisateurs (Willis *et al.*, 2010; Rafferty & Ives, 2011). (iii) Perturbation des réseaux de pollinisation: les interactions entre espèces peuvent être altérées, affectant la résilience du système. (C) Impacts à l'échelle des communautés: (i) déclin des espèces spécialistes dépendant d'une flore native spécifique. (ii) Recomposition des communautés de pollinisateurs, certaines espèces étant favorisées, d'autres exclues. (iii) Facilitation d'autres espèces exotiques invasives (plantes ou insectes), aggravant les déséquilibres écosystémiques. Ces effets ne sont pas universels: certaines plantes exotiques n'entraînent pas nécessairement de perturbation observable (Szigeti *et al.*, 2020). C'est donc au cas par cas que les impacts doivent être évalués, en tenant compte des espèces concernées, du degré d'invasion, et du contexte écologique local.



**Figure 4: Voies par lesquelles les plantes exotiques invasives peuvent impacter les pollinisateurs natifs.** Trois mécanismes principaux sont identifiés: (i) Effets directs sur les ressources florales, en modifiant leur qualité nutritionnelle ou leur accessibilité (morphologie florale); (ii) Effets indirects via la communauté végétale, en réduisant la diversité des plantes natives et des interactions associées, ou en introduisant des phénologies atypiques qui peuvent désynchroniser les interactions avec les pollinisateurs; (iii) Effets à l'échelle des réseaux d'interactions, en exerçant une pression compétitive sur les pollinisateurs spécialistes, et en facilitant l'établissement d'autres espèces exotiques (plantes ou pollinisateurs), aggravant les perturbations.

#### 1.2.4. Perturbations des interactions plantes - pollinisateurs et réseaux

Du fait de leur impact sur la flore et les communautés de pollinisateurs, les espèces exotiques invasives perturbent les interactions plantes-pollinisateurs, affectant *in fine* les réseaux de pollinisation. Ces réseaux modélisent l'ensemble des interactions entre plantes à fleurs et pollinisateurs d'un habitat donné (Bascompte *et al.*, 2003; Basilio *et al.*, 2006; Campbell *et al.*,

2011). Contrairement aux réseaux trophiques, les réseaux de pollinisation sont bimodaux: ils relient deux types d'entités, les plantes et leurs pollinisateurs, qui n'interagissent qu'entre groupes et non au sein d'un même groupe (Bascompte & Jordano, 2007; Olesen *et al.*, 2007). Autrement dit, une plante n'interagit qu'avec des pollinisateurs, et un pollinisateur seulement avec des plantes. Ainsi, l'introduction d'une espèce exotique invasive, tout comme la disparition d'espèces natives, peut affecter directement la présence de pollinisateurs dépendants de ces plantes, menaçant potentiellement certaines populations et la stabilité des réseaux (Kaiser-Bunbury *et al.*, 2010; Fiedler *et al.*, 2012).

Les plantes exotiques invasives modifient la dynamique des interactions entre plantes natives et pollinisateurs, pouvant remodeler le nombre de visites et d'interactions, sans pour autant altérer la structure globale du réseau (Vilà *et al.*, 2009). Ces réseaux sont souvent structurés en modules, c'est-à-dire en sous-groupes d'espèces interagissant plus fréquemment entre elles, formant des noyaux denses et stables. Ils sont également imbriqués (*nested*, dans la littérature scientifique anglophone), ce qui signifie que les interactions des espèces spécialistes (pollinisateurs) constituent généralement un sous-ensemble des interactions des espèces généralistes (plantes). Par exemple, un pollinisateur spécialiste ne visite qu'un petit nombre de plantes, souvent parmi celles déjà visitées par les pollinisateurs généralistes (Thébault & Fontaine, 2010). Ces deux propriétés, modularité (*i.e.*, comment les réseaux de pollinisation sont divisés en groupes d'espèces fortement liées entre elles mais peu connectées au reste du réseau) et *nestedness* (*i.e.*, imbriquement des interactions), confèrent aux réseaux une certaine résilience écologique, en limitant les effets de la disparition d'espèces et en maintenant la stabilité des écosystèmes (Memmott *et al.*, 2004). Certaines espèces exotiques invasives s'intègrent dans les réseaux de pollinisation en modifiant les interactions existantes entre pollinisateurs et plantes natives, altérant ainsi les relations mutualistes (Stout & Morales, 2009). Leur introduction peut accroître la dépendance des pollinisateurs envers ces espèces exotiques invasives généralistes, mettant en péril la persistance de certaines plantes natives (Aizen *et al.*, 2008). Cela se traduit fréquemment par une redistribution des interactions vers ces espèces dominantes.

Les réseaux mutualistes peuvent également être décrits à l'aide de métriques quantitatives telles que la connectance, définie comme le rapport entre les interactions observées et le nombre total d'interactions théoriquement possibles dans le réseau. Une baisse de connectance, souvent observée lors d'invasions biologiques, peut indiquer une perte de diversité fonctionnelle ou une

concentration des interactions sur un petit nombre d'espèces dominantes. L'analyse conjointe de ces métriques permet de mieux comprendre les mécanismes de restructuration des réseaux induits par les plantes exotiques invasives. Ces propriétés influencent fortement la stabilité des réseaux face aux perturbations (Bascompte & Jordano, 2007). Les invasions biologiques peuvent modifier ces métriques: certaines plantes exotiques invasives réduisent la modularité en attirant de nombreux pollinisateurs généralistes, diminuant ainsi la connectance globale tout en fragilisant les sous-structures écologiques (Albrecht *et al.*, 2014; Larson *et al.*, 2016). Une baisse de la connectance entre espèces natives peut également compromettre la résilience du réseau (Aizen *et al.*, 2008). Les plantes exotiques invasives peuvent modifier la *nestedness*, surtout si elles dominent les interactions. Cela peut rendre le réseau moins résilient et plus fragile aux extinctions, mais ce n'est pas une règle universelle, cela dépend du degré d'intégration de l'espèce invasive (Padrón *et al.*, 2009; Albrecht *et al.*, 2014; Stouffer *et al.*, 2014). Certaines espèces exotiques invasives très attractives peuvent même augmenter le nombre total d'interactions, sans altérer les propriétés structurelles globales du réseau de pollinisation (Vilà *et al.*, 2009). Dans certains cas, les espèces exotiques invasives peuvent même s'intégrer progressivement, coexistant et évoluant avec les espèces natives (Petanidou *et al.*, 2008). Si les pollinisateurs visitant ces plantes exotiques invasives sont efficaces, ils pourraient même améliorer la reproduction de certaines plantes natives; à l'inverse, une faible efficacité pourrait nuire à leur *fitness* (Parra-Tabla & Arceo-Gómez, 2021). L'impact dépend aussi de la similarité florale entre les espèces exotiques invasives et les espèces natives: une forte ressemblance favorise leur intégration et la modification des interactions via les pollinisateurs (Parra-Tabla *et al.*, 2019). Certaines espèces exotiques invasives peuvent même temporairement stabiliser les réseaux en période de stress climatique en fournissant des ressources alternatives aux pollinisateurs généralistes (Schweiger *et al.*, 2010). Néanmoins, ces bénéfices ponctuels ne compensent pas les effets plus profonds des changements climatiques ni les extinctions qu'ils entraînent. Ainsi, l'étude des réseaux de pollinisation est essentielle pour comprendre les conséquences écologiques des invasions biologiques et anticiper l'impact des changements globaux sur la résilience des écosystèmes (Bascompte & Jordano, 2007).

## 1.3. Les carrières

### 1.3.1. Intérêt pour la biodiversité et invasions

Les carrières, bien que d'origine anthropique, constituent des milieux riches en biodiversité. Elles offrent des conditions écologiques uniques (*i.e.*, sols pauvres, points d'eau temporaires, topographie variée) qui favorisent la présence d'espèces pionnières, rares et spécialisées, y compris certaines inscrites sur la liste rouge de l'UICN (Tropek *et al.*, 2010; Bétard, 2013). Elles abritent une grande diversité de plantes et de pollinisateurs, tels que des abeilles solitaires, des papillons et des syrphes, ainsi que d'autres taxons à intérêt écologique comme les chiroptères, les amphibiens et les reptiles (Salgueiro *et al.*, 2020; Seleck *et al.*, 2022). Les pollinisateurs et plantes natives subissent déjà la perte d'habitat mais en plus celle causée par l'activité des carrières (*i.e.*, destruction et compaction des sols) (Palmer *et al.*, 2010). En effet, ces écosystèmes sont déjà soumis à de nombreuses pressions, parmi lesquelles l'expansion des espèces exotiques invasives représente une menace majeure. En raison des perturbations et de la pauvreté des sols, les carrières offrent des conditions favorables à l'établissement et à la prolifération de ces espèces (Pitz *et al.*, 2019). Plusieurs plantes exotiques invasives colonisent ces milieux, notamment le Sénéçon du Cap (*Senecio inaequidens*) (Bossdorf *et al.*, 2008; Monty *et al.*, 2019), la Renouée du Japon (*Reynoutria japonica*) (Van Wallendael *et al.*, 2018), le Cotonéaster rampant (*Cotoneaster horizontalis*) (Boer, 2014), le Robinier faux-acacia (*Robinia pseudoacacia*) (Vítková *et al.*, 2017) et le Cerisier tardif (*Prunus serotina*) (Closset-Kopp *et al.*, 2011). Sans gestion adaptée, ces espèces peuvent altérer durablement la structure et le fonctionnement écologique des carrières (Seleck *et al.*, 2022).

Les impacts des espèces exotiques invasives dans les carrières sont multiples. Elles modifient le cycle des nutriments, réduisent la richesse spécifique des plantes natives et altèrent les successions écologiques en limitant la recolonisation des espèces pionnières (Gentili *et al.*, 2015; du Preez, 2019; Maebe *et al.*, 2021). À proximité des cours d'eau, elles accentuent l'érosion et augmentent le risque d'inondation (Benitez *et al.*, 2012). Certaines, comme la Berce du Caucase (*Heracleum mantegazzianum*), représentent un danger sanitaire direct en provoquant des réactions cutanées graves (Horan, 2021). En modifiant la composition végétale, elles influencent également les interactions biotiques, notamment les réseaux de pollinisation, en modifiant la disponibilité des ressources et en exerçant une compétition avec les plantes natives pour les pollinisateurs (Stout, 2011; Teixeira *et al.*, 2020).

Malgré l'importance de ces enjeux peu spécifiques aux carrières, les conséquences de l'invasion des plantes exotiques invasives sur les interactions plantes-pollinisateurs dans ces milieux restent peu à non étudiées. Dans la liste des espèces les plus problématiques en carrières, on retrouve *Buddleja davidii* qui y demeure toutefois peu documenté, bien qu'il soit fréquemment observé en forte densité dans ces milieux perturbés. Son abondance pourrait modifier l'attractivité du site pour les pollinisateurs et potentiellement altérer les interactions au sein des réseaux de pollinisation. Cependant, on ignore encore dans quelle mesure cette espèce influence la diversité spécifique et l'abondance des communautés pollinisatrices et florales natives. Ainsi, ce mémoire vise à combler ces lacunes en explorant les interactions entre *B. davidii*, ses visiteurs, les communautés de plantes et de pollinisateurs natifs dans les carrières belges. Cela permettra de mieux comprendre l'impact des plantes exotiques invasives sur la pollinisation dans ces milieux et d'apporter des éléments d'aide à la gestion et à la conservation de ces écosystèmes d'intérêt mais fragiles.

## 2. Questions biologiques

Par son invasion, *Buddleja davidii* pourrait influencer les communautés natives de plantes et pollinisateurs des carrières ainsi que leurs interactions allant jusqu'à impacter les réseaux de pollinisations. Dans ce contexte, le projet SOBIS (*Save Our Bees from Invasive Species*) auquel ce mémoire est rattaché, tente d'approfondir nos connaissances sur les plantes exotiques invasives et leurs impacts sur ces pollinisateurs et leurs interactions. Au vu du manque de connaissances des impacts de *B. davidii* dans les carrières, ce mémoire se concentre sur les questions biologiques suivantes:

### **I. Quel est l'impact du gradient d'invasion de *B. davidii* sur l'abondance et la diversité botanique des carrières?**

Nous formulons l'hypothèse que l'augmentation du gradient d'invasion de *B. davidii* est associée à une diminution de l'abondance botanique en raison de la compétition pour l'espace et les ressources avec les plantes natives. Cette plante exotique invasive pourrait restreindre la disponibilité des niches écologiques (*i.e.*, niche pionnière) pour d'autres espèces végétales, compromettant ainsi l'abondance botanique générale des sites étudiés.

### **II. Quels pollinisateurs visitent les fleurs de *B. davidii* dans les carrières, et quelle est la diversité ainsi que l'abondance relative de ces pollinisateurs (abeilles, papillons diurnes et syrphes)?**

Nous formulons l'hypothèse que *B. davidii*, avec ses fleurs attractives (*i.e.*, forte production de nectar, odeur et couleur vive), attire principalement des papillons diurnes. Ces caractéristiques pourraient aussi favoriser les pollinisateurs généralistes comme les bourdons et des syrphes, capables de s'adapter à cette ressource florale, au détriment des pollinisateurs spécialistes.

### **III. Quel est l'impact du gradient d'invasion de *B. davidii* sur: (a) l'abondance et la diversité des principales catégories de pollinisateurs, (b) l'abondance des espèces de pollinisateurs les plus abondantes?**

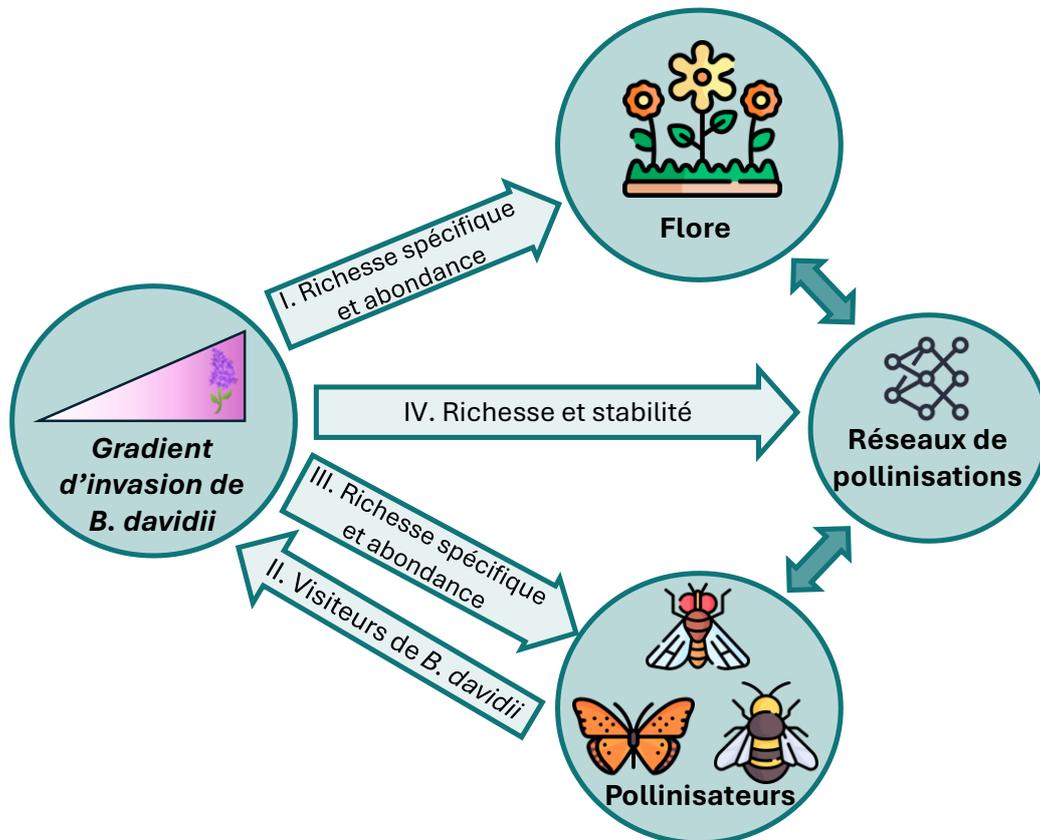
(a) Une invasion importante de *B. davidii* pourrait entraîner une augmentation de l'abondance des pollinisateurs attirés par cette ressource florale abondante. Cependant, sur le long terme, la

réduction de la diversité florale pourrait entraîner une diminution de la diversité des pollinisateurs, notamment des espèces spécialistes qui dépendent des plantes natives.

(b) Nous formulons l'hypothèse que certaines espèces de pollinisateurs généralistes, comme *Bombus* spp., soient favorisées par la dominance de *B. davidii*, tandis que les espèces plus spécialisées ou non pollinisatrices de *B. davidii* pourraient être désavantagées.

#### IV. Quel est l'impact du gradient d'invasion de *B. davidii* sur la diversité des interactions, la stabilité et la spécialisation des interactions d'interactions des réseaux plantes pollinisateurs dans les carrières?

La dominance de *B. davidii* pourrait modifier les interactions au sein des réseaux de pollinisation, en réduisant la connectance des plantes natives avec leurs pollinisateurs spécifiques. Cela pourrait altérer la stabilité des réseaux, en rendant la communauté plus dépendante d'une seule espèce florale, augmentant ainsi la vulnérabilité du système aux perturbations environnementales.



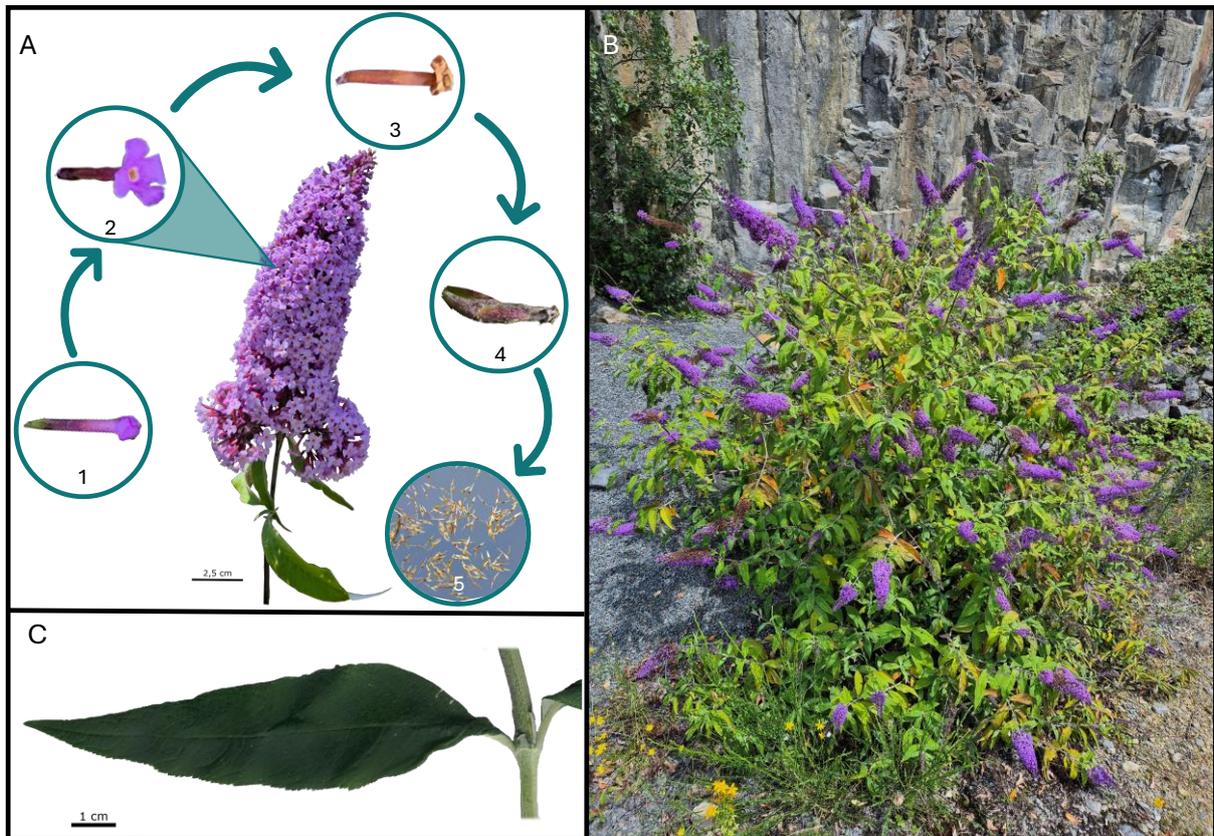
**Figure 5: Résumé des questions biologiques de ce travail.** Ce schéma illustre les principales hypothèses testées concernant les effets du gradient d'invasion de *Buddleja davidii* sur la flore, les communautés de pollinisateurs et les réseaux de pollinisation dans les carrières.

### 3. Matériel et méthodes

#### 3.1. Espèce modèle: *Buddleja davidii*

L'étude des espèces exotiques invasives est essentielle pour comprendre leur impact sur la biodiversité locale et les interactions écologiques. *Buddleja davidii* Franch., 1887 (Scrophulariaceae) est une espèce modèle idéale pour ces questions en raison de sa forte capacité d'invasion, de son abondance dans les carrières et de son interaction marquée avec les pollinisateurs (Davis, 1982; Whild *et al.*, 2006; Tallent-Halsell & Watt, 2009; Thompson & Abbott, 2013; Lombardi *et al.*, 2015; Mavric & Krajsek, 2017; Boršić, 2018; Jogan, 2018; Monty *et al.*, 2019; Pitz *et al.*, 2019; Still, 2023). Son abondance dans les milieux perturbés en fait un excellent sujet d'étude pour évaluer les effets des plantes exotiques invasives sur la pollinisation et la dynamique des communautés natives de plantes et de pollinisateurs. Parmi le grand nombre d'espèces exotiques invasives présentes dans les carrières, *Buddleja davidii* reste l'une des plus répandues. Aussi appelé « arbre aux papillons », cet arbuste vivace et semi-caducue de la famille des Scrophulariaceae est originaire de Chine et a été introduit en Europe à des fins ornementales. Son introduction remonterait à 1869 par l'intermédiaire du Père David (missionnaire botaniste du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris au 19<sup>ème</sup> siècle), mais sa propagation significative n'a réellement commencé qu'à partir des années 1930, notamment à partir de populations horticoles et avec le développement des infrastructures de transport, comme les chemins de fer (Tallent-Halsell & Watt, 2009; Boršić, 2018). Son potentiel d'invasion repose sur plusieurs facteurs: une production massive de graines, une croissance rapide et une maturité précoce, lui permettant de coloniser efficacement les milieux ouverts en début de succession écologique (Ebeling & Tallent-Halsell, 2022). En Belgique, *B. davidii* est classé comme une espèce invasive de catégorie B3, ce qui signifie qu'il a un impact environnemental modéré et est présent sur l'ensemble du territoire (Branquart *et al.*, 2007). Depuis sa naturalisation, il exerce une compétition avec les espèces de plantes natives (Branquart *et al.*, 2007). Il pourrait également alterner la stœchiométrie N:P (azote: phosphore) des sols, influençant ainsi la succession primaire des communautés végétales et des écosystèmes (Bellingham *et al.*, 2005). L'un de ses principaux atouts est sa floraison prolongée, qui s'étend du début de l'été jusqu'aux premières gelées, ainsi que son fort pouvoir attractif sur les pollinisateurs, en particulier les bourdons, syrphes et papillons, grâce à son odeur florale intense et à ses couleurs vives (Chen *et al.*, 2012; Garbuzov *et al.*, 2015; Still, 2023). *Buddleja davidii* est également connu pour son impact sur la dynamique de reforestation, en remplaçant

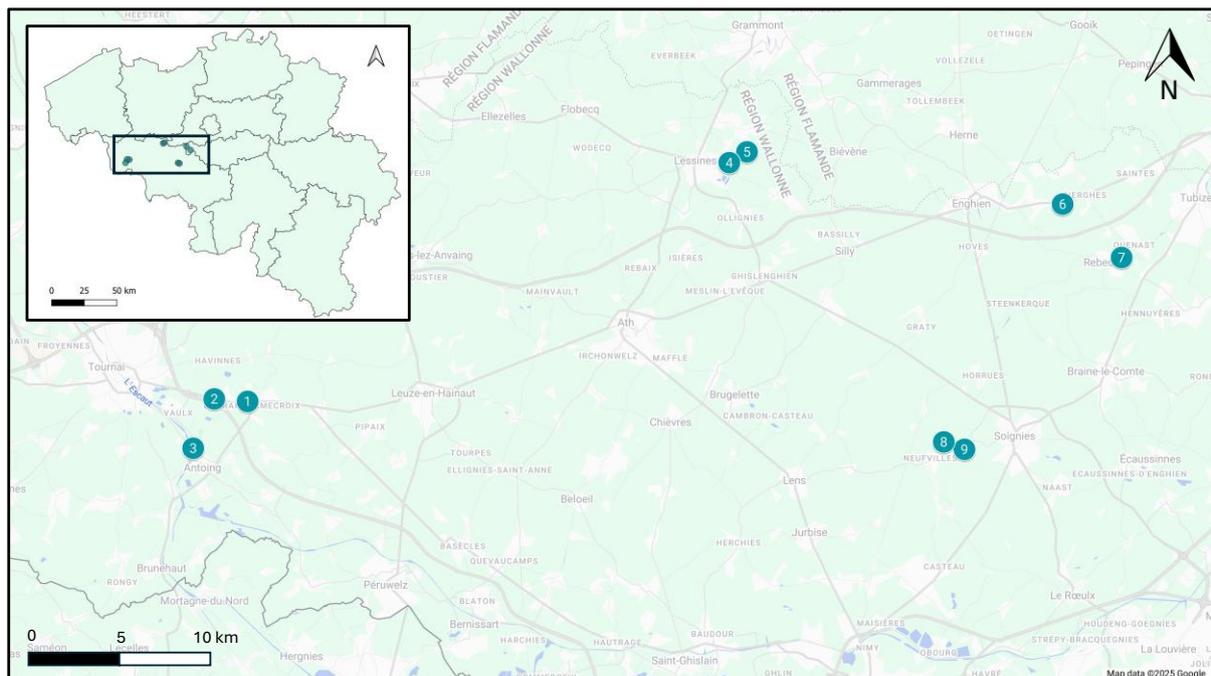
rapidement les espèces de plantes pionnières natives sur les sites perturbés. Il colonise rapidement les sites perturbés et forme des peuplements denses à court terme, qui peuvent temporairement ralentir la succession forestière, en particulier si les conditions du milieu restent instables ou si les perturbations se répètent (Smale, 1990). Dans certains cas, cette dynamique peut limiter l'installation d'espèces ligneuses pérennes, empêchant la progression vers des communautés forestières matures. Toutefois, les effets à long terme de sa naturalisation restent encore mal compris et nécessitent des recherches plus approfondies (Tallent-Halsell & Watt, 2009).



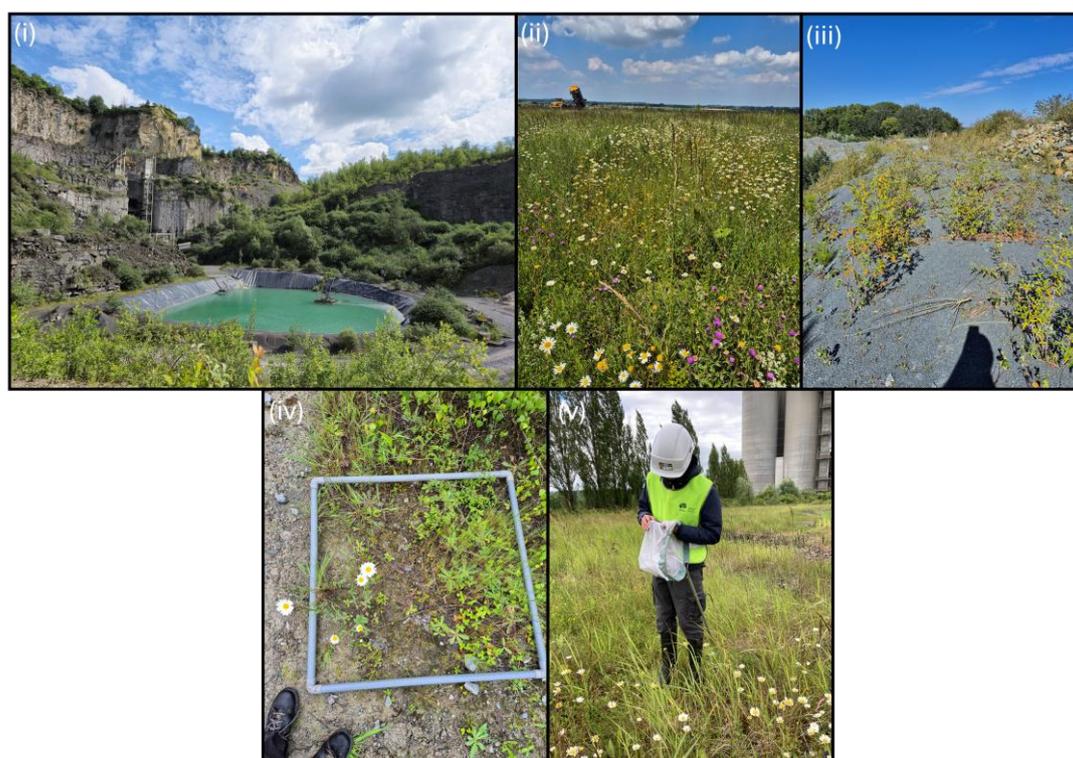
**Figure 6: Détails anatomiques et vue d'ensemble d'un spécimen de *Buddleja davidii* in natura.** (A) Inflorescence de *B. davidii* et cycle de sa fleur: (1) De fin mai à début juin, on retrouve les bourgeons de fleurs. (2) De mi-juin à début septembre, avec un pic de floraison entre juillet et août, on retrouve les fleurs ouvertes. (3) De fin août à septembre, les fleurs commencent graduellement à faner. (4) De septembre à octobre, on retrouve des fruits en capsules. (5) Les capsules sèchent et libèrent les graines qui sont disséminées par anémochorie, surtout à l'automne (modifiée d'après Gmihail, 2012). (B) Individu adulte de *B. davidii*. (C) Feuille de *B. davidii* (modifié d'après Forest & Kim Starr, 2000).

### 3.2. Design expérimental et sites d'échantillonnages

Les échantillonnages réalisés dans le cadre de ce mémoire ont été effectués dans neuf carrières actives situées dans le Hainaut et Brabant Wallon, en Belgique. Ces sites, sélectionnés pour leur diversité écologique et leur représentativité des milieux miniers, présentent des niveaux variables d'invasion par *B. davidii*, ce qui permet d'explorer l'impact de cette plante exotique invasive sur la flore et les pollinisateurs spécifiques des carrières. Toutes ces carrières participent au projet « *Life in Quarries* » (2015-2021), un projet qui a réuni acteurs privés, pouvoirs publics et ONG pour développer des mesures scientifiquement fondées, légalement acceptables et bénéfiques pour la biodiversité locale et les exploitants industriels (Seleck *et al.*, 2022). Les résultats ont montré que les carrières, grâce à la diversité des habitats créés par l'extraction, constituent des refuges pour une biodiversité exceptionnelle, accueillant des espèces pionnières et rares comme certaines abeilles solitaires, libellules, amphibiens et oiseaux, tout en renforçant la connectivité écologique à l'échelle du paysage (Seleck *et al.*, 2022). Trois sites de 1000 mètres carrés ont été délimités par carrière pour un total de 27 sites étudiés sur neuf carrières et représentant un gradient d'invasion de *B. davidii* dans chaque carrière. La surface de collecte, d'environ 1000 m<sup>2</sup>, était balisée avec des jalons, dont l'emplacement était enregistré sur l'application « QField » pour assurer la reproductibilité des collectes. Lors de chaque session, la surface d'invasion du site par *B. davidii*, son stade de floraison et les données météorologiques (couverture nuageuse, température, vent, exposition locale obtenus d'après « Ventusky » (application web de visualisation météorologique interactive) étaient consignées dans une fiche de terrain standardisée. Chaque site a été échantillonné cinq fois entre mai et septembre 2024 avec un écart d'un mois entre chaque collecte, pour un total de 135 événements de collecte.



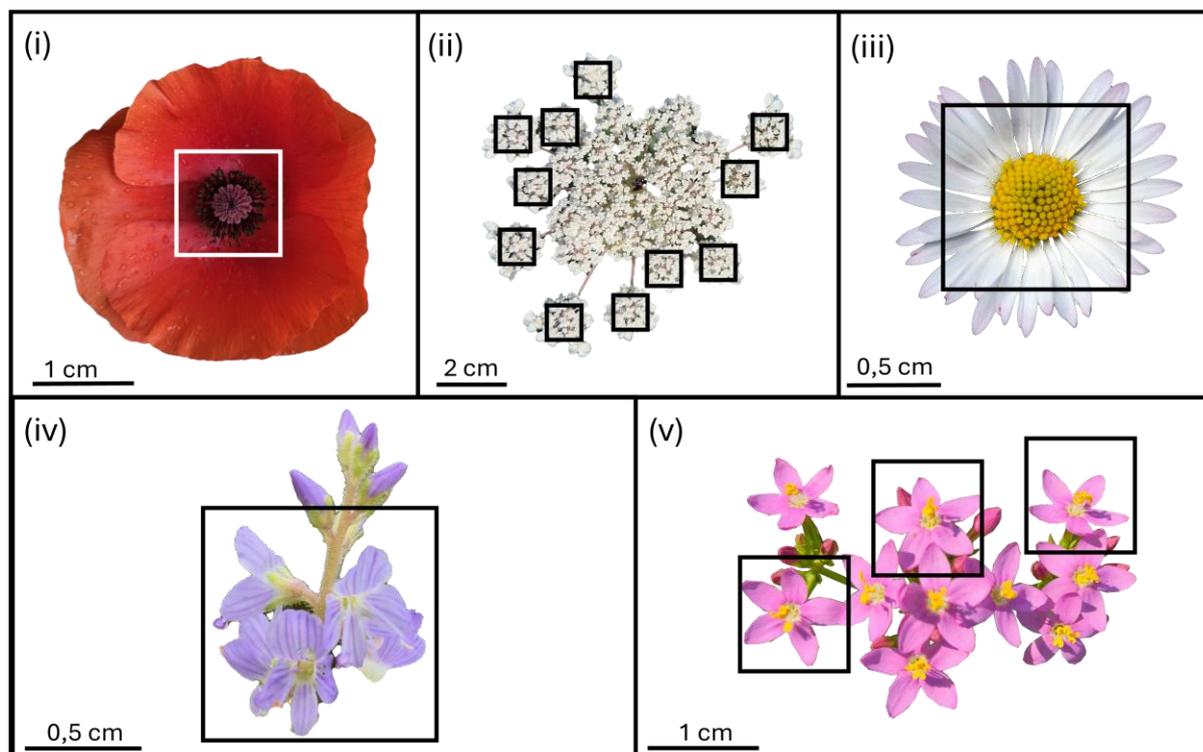
**Figure 7: Carte représentant les différentes carrières échantillonnées.** (1) Carrière de Gaurain, (2) carrière du Milieu, (3) carrière d'Antoing, (4) carrière de Lessines, (5) carrière de l'Ermitage, (6) carrière de Bierghes, (7) carrière de Quenast, (8) carrière du Clypot et (9) carrière du Hainaut. Toutes ces carrières participent au projet *Life in Quarries* en Wallonie.



**Figure 8: Illustration des conditions de terrain.** (i) Vue générale d'une carrière (Antoing); (ii) site non envahi par *B. davidii*; (iii) site fortement envahi par *B. davidii*; (iv) quadrat de 1 m<sup>2</sup> utilisé pour les relevés d'unités florales; (v) échantillonnage des pollinisateurs avec filet entomologique (Photographie: Jacques Wuelche).

### 3.3. Inventaire botanique

La caractérisation de la flore impliquait deux étapes principales: (i) un relevé floral global dans la zone de 1000 m<sup>2</sup>, incluant un inventaire des espèces végétales en fleur et une estimation de leur couverture respective, et (ii) une quantification des ressources florales par espèce via des quadrats (voir Figure 8.iv). Sur chaque site, 15 quadrats d'1 m<sup>2</sup> ont été positionnés aléatoirement. Pour chaque quadrat, quatre relevés ont été réalisés afin de couvrir une surface totale de 4 m<sup>2</sup> par point. Toutes les espèces de plantes à fleurs présentes dans chaque quadrat ont été identifiées. Pour chacune d'elle, le nombre d'unités florales (*i.e.*, fleur, capitule, inflorescence) était comptabilisé. La quantification des unités florales a été standardisée en suivant l'approche décrite par Cavailheiro *et al.* (2008; 2014). Chaque unité florale a été comptabilisée selon des critères précis basés sur sa taille et son organisation en inflorescence: (i) Si une fleur unique mesure plus de 1 cm<sup>2</sup>, elle est considérée comme une unité florale (Unité florale = fleur). (ii) Si une fleur mesure moins d'un cm<sup>2</sup> mais fait partie d'une inflorescence dépassant un cm<sup>2</sup>, alors l'unité florale est normalisée à un cm<sup>2</sup> (Unité florale = un cm<sup>2</sup>). (iii) Si une fleur mesure moins d'un cm<sup>2</sup> et se trouve dans un capitule inférieur à 1 cm<sup>2</sup>, l'unité florale correspond au capitule (Unité florale = capitule). (iv) Si une fleur mesure moins d'un cm<sup>2</sup> et fait partie d'une autre inflorescence de moins d'un cm<sup>2</sup>, l'unité florale est l'inflorescence (Unité florale = inflorescence). (v) Enfin, si une fleur de moins d'un cm<sup>2</sup> est isolée, elle est considérée individuellement comme une unité florale (Unité florale = fleur isolée). Cette méthodologie permet d'uniformiser la quantification des ressources florales et de garantir une meilleure comparabilité des données sur les fleurs disponibles pour les pollinisateurs. Les espèces florales étaient déterminées grâce à la flore « *Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes) (7e édition)* » (Verloove & Van Rossum, 2024).

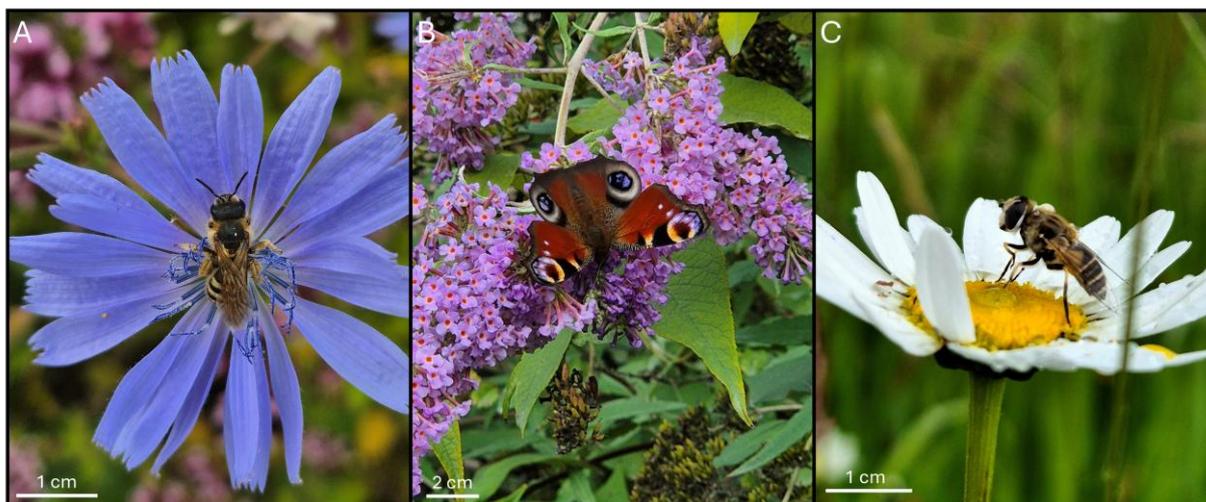


**Figure 9: Différents cas de standardisation des unités florales utilisées.** (i) *Papaver rhoeas* pour lequel une unité florale = une fleur. (ii) *Daucus carota* où une unité florale = un cm<sup>2</sup>. (iii) *Bellis perennis* où une unité florale = un capitule. (iv) *Veronica officinalis* où une unité florale = une inflorescence. (v) *Centaurium erythraea* où une unité florale = une fleur isolée. Les carrés représentent, pour chaque image, 1 cm<sup>2</sup>.

### 3.4. Inventaire des pollinisateurs

La collecte des pollinisateurs a été réalisée avec des filets entomologiques et une technique de fauchage. Seuls les pollinisateurs posés sur une fleur, activement en train de se nourrir, de récolter du pollen ou du nectar, étaient collectés. Les fleurs de toutes les espèces du site étaient inspectées. Chaque groupe de pollinisateurs (*i.e.*, abeilles, syrphes et papillons) était collecté pendant 40 minutes, avec arrêt du chronomètre lors de la manipulation des spécimens. Des permissions du SPW (Service public de Wallonie) ont été obtenues pour pouvoir collecter tous ces pollinisateurs. Les papillons étaient capturés et identifiés visuellement sur le terrain, photographiés ou tués pour être identifiés en laboratoire si nécessaire (*e.g.*, pour les *Pyrgus* spp.). Les papillons étaient stockés dans une cage adaptée sur le terrain, et ensuite relâchés à la fin des 40 minutes pour éviter les doubles comptages. Les abeilles et les syrphes, en revanche, étaient capturés et tués à l'aide d'acétate d'éthyle (utilisé pour asphyxier rapidement les insectes sans les dégrader: Loru *et al.*, 2010), à l'exception d'*Apis mellifera*, qui n'a volontairement pas été collectée. Cette exclusion repose sur des considérations méthodologiques et écologiques

précises. D'une part, *A. mellifera* est une espèce domestique, en grande partie maintenue par l'apiculture, et ne connaît pas actuellement de déclin comparable à celui observé chez de nombreuses espèces d'abeilles sauvages. Elle ne constitue donc pas un bon indicateur de la sensibilité des pollinisateurs face aux changements environnementaux étudiés ici. D'autre part, sa présence est étroitement corrélée à l'emplacement de ruches à proximité des sites et non à des facteurs écologiques locaux tels que l'intensité d'invasion par *B. davidii*. En conséquence, l'abondance d'*A. mellifera* peut fortement varier entre deux sites similaires, uniquement en raison de la présence ou non de ruches, introduisant ainsi un biais dans l'analyse des effets du *B. davidii*. Pour éviter ce biais et se concentrer sur les dynamiques des communautés de pollinisateurs sauvages, seuls les taxons non domestiqués ont été pris en compte. Les spécimens étaient placés dans des pots distincts pour chaque espèce de plantes et sites. Les collectes ont été effectuées par deux à trois collecteurs, identiques pour l'ensemble des sites et des périodes d'échantillonnage, afin de minimiser les biais liés à la variabilité inter-collecteur. Les collectes ont été effectuées dans des conditions météorologiques optimales entre 10h et 17h (pas de vent ni de pluie) pour s'intégrer dans les périodes d'activités des pollinisateurs étudiés (Barkmann *et al.*, 2023). Les spécimens collectés étaient épinglés, et pour les mâles, les genitalia étaient extraits. Les identifications finales des insectes à l'espèce ont été effectuées par des collaborateurs taxonomistes (*i.e.*, Thomas Brau pour les Halictus, Frédéric Carion pour les Nomada, Romain Le Divelec pour les Hylaeus, William Fiordalisio pour les Andrena et les syrphes, Simone Flaminio pour les Lasioglossum et Clément Tourbez pour les autres taxons). Tous les taxons de pollinisateurs ont été identifiés au niveau spécifique, à l'exception de certains individus pour lesquels une identification plus fine n'a pas pu être réalisée. Ces cas particuliers ont été traités comme suit: (i) *Bombus sensu stricto*: les individus de ce sous-genre ont été regroupés à ce niveau en raison de la forte similarité morphologique entre espèces (*i.e.*, *Bombus terrestris*, *Bombus magnus*, *Bombus lucorum* et *Bombus cryptarum*), difficile à départager sans dissection ou analyse moléculaire. (ii) *Nomada cf. panzeri*: cette mention correspond à une identification probable mais non confirmée. (iii) *Nomada* sp. 1: désigne un morphotype distinct non attribuable à une espèce précise, identifié uniquement au genre. (iv) *Platycheirus* sp.: ces syrphes ont été identifiés uniquement au genre, les espèces de ce groupe étant difficilement discernables sans examen approfondi des genitalia. Les étiquettes ont été préparées avec le logiciel « Entomolabels ».



**Figure 10: Principaux types pollinisateurs collectés.** A: *Halictus scabiosae* (Anthophila) sur *Cichorium intybus*. B: *Aglais io* (Papilionoidea) sur *Buddleja davidii*. C: *Eristalis* sp. (Syrphidae) sur *Leucanthemum vulgare*.

### 3.5. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées sous RStudio v. 4.3.1 (R Core team, 2023). Les graphiques ont été générés avec les packages ggplot2 v. 3.4.4 (Wickham *et al.*, 2016). Les données sont restreintes à la période mai-août 2024 en raison de l'absence d'un site en septembre. Les métriques calculées pour répondre à nos questions biologiques consistent en: (i) le gradient d'invasion de *B. davidii* (%) sur les différents sites avec les pourcentages d'invasions de *B. davidii* de juillet (pic de floraison). (ii) La richesse spécifique (*i.e.*, nombre d'espèces différentes) de chaque groupe de pollinisateurs et totale ainsi que celle de la flore. (iii) L'abondance (*i.e.*, nombre total d'organismes) de chaque groupe de pollinisateurs et totale, des plantes natives (hors *B. davidii*), de *B. davidii* et de l'ensemble de la flore. (iv) L'indice de Shannon (*i.e.*, probabilité de l'occurrence d'une observation en fonction de la richesse spécifique d'un milieu et de l'abondance des individus au sein de ces espèces) pour les plantes natives (hors *B. davidii*) et l'ensemble de la flore.

Pour étudier ces paramètres, des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) ont été utilisés avec la fonction glmmTMB du R package glmmTMB v. 1.1.8 (Brooks *et al.*, 2017). Pour extraire les *estimate*, *Std. Error* et *p.value*, la fonction *summary* du package R *base* (R Core team, 2023) a été utilisée. Des GLMM ont été utilisés à la place de modèles linéaires généralisés (GLM), car des données ont été collectées sur plusieurs sites localisés dans une même carrière. Ces sites peuvent partager des caractéristiques écologiques similaires (*e.g.*, composition du sol, niveau de perturbation, communautés de pollinisateurs, structure de la

végétation), ce qui introduit une non-indépendance entre les observations. Afin de tenir compte de ceci et d'éviter de biaiser les résultats, un paramètre aléatoire a été introduit (*i.e.*, la carrière). Cela permet de modéliser la variation non expliquée au niveau spatial, et de mieux isoler l'effet des variables explicatives comme l'invasion par *B. davidii*. Dans le cas d'utilisation de GLMM, les distributions Poisson et négative binomiale I ont été sélectionnées, et dans le cas de l'utilisation d'un LMM (*Linear Mixed Model*), la distribution Gaussienne a été sélectionnée. Les conditions d'existence de chaque modèle sont vérifiées et permettent de choisir la distribution adéquate avec le package DHARMA v. 0.4.6 (Hartig, 2022).

Afin d'explorer le jeu de données, des tableaux de synthèse descriptifs ont été établis, présentant: (i) les sites de chaque carrière ainsi que leurs coordonnées et leur pourcentage d'invasion de *B. davidii*. (ii) Les espèces de plantes ainsi que leurs familles, répartition sur les sites et temporellement, ainsi que l'unité florale utilisée et leur nombre. (iii) Les espèces de pollinisateurs ainsi que leurs familles, répartition sur les sites et temporellement, et leur abondance. Pour l'étude de la première question (*i.e.*, l'impact du gradient d'invasion de *B. davidii* sur les plantes), le pourcentage d'invasion a été utilisé comme variable explicative. Une variable réponse distincte a été testée dans chaque modèle, selon la distribution adaptée à la nature des données: (i) la richesse spécifique (distribution négative binomiale I), (ii) l'abondance florale de *B. davidii* (distribution négative binomiale I), (iii) l'abondance florale des espèces natives (hors *B. davidii*) (distribution de Poisson), (iv) l'abondance florale totale (espèces natives + *B. davidii*) (distribution de Poisson), (v) la diversité de Shannon des espèces natives (hors *B. davidii*) (distribution normale), (vi) la diversité de Shannon totale (espèces natives + *B. davidii*) (distribution normale). Pour la seconde question (*i.e.*, les visiteurs floraux de *B. davidii*), l'abondance des espèces de pollinisateurs observées sur *B. davidii* entre mai et août 2024 a été prise en compte, et la proportion de chaque groupe taxonomique (abeilles, syrphes, papillons) a été calculée.

Pour la partie (a) de la troisième question (*i.e.*, l'impact du gradient d'invasion sur l'abondance et la diversité des pollinisateurs), le pourcentage d'invasion de *B. davidii* a été utilisé comme variable explicative. Les variables réponses incluaient la richesse spécifique et l'abondance pour chacun des grands groupes de pollinisateurs (abeilles, syrphes, papillons). Toutefois, ces modèles ne permettent pas de distinguer clairement les effets directs du gradient d'invasion sur les pollinisateurs des effets indirects, potentiellement

médiés par la flore ou d'autres facteurs environnementaux. En effet, *B. davidii* impacte significativement l'abondance et la diversité de Shannon des plantes natives, en les réduisant, ce qui pourrait indirectement influencer la diversité et la distribution des pollinisateurs.

Pour éviter ces effets sur les plantes natives qui peuvent affecter indirectement les pollinisateurs, il est essentiel d'adopter une approche multifactorielle. Le gradient d'invasion de *B. davidii*, la richesse spécifique de la flore et l'abondance florale (espèces natives hors *B. davidii*) sont utilisés comme variables explicatives dans les modèles. Cependant, comme ces variables sont exprimées dans des unités différentes (*i.e.*, indice, unité florale, pourcentage), il est nécessaire de les mettre à la même échelle pour qu'elles soient comparables dans le modèle. Pour cela, on applique un centrage via la fonction *scale* du package R *base* 4.3.1 (R Core team, 2023). Cette opération transforme chaque variable pour qu'elle ait une moyenne de 0 et un écart-type de 1, assurant ainsi que chaque facteur a le même poids statistique dans l'analyse. Chaque modèle inclut une seule variable réponse, correspondant soit à la richesse spécifique, soit à l'abondance (par groupe de pollinisateurs ou pour l'ensemble), modélisée selon une distribution de Poisson ou une distribution négative binomiale I, en fonction de la dispersion des données. Cela permet d'éliminer les effets indirects possibles via la flore du *B. davidii* et de n'avoir que les effets directs réels du *B. davidii* sur les pollinisateurs.

Pour la partie (b) de la troisième question (*i.e.*, impact du gradient d'invasion sur l'abondance des espèces de pollinisateurs les plus abondantes), une Permanova (*Permutational Multivariate Analysis of Variance*) a été effectuée afin de tester si la composition des communautés de pollinisateurs varie significativement en fonction du gradient d'invasion de *B. davidii* en utilisant la fonction *adonis* du package *vegan* v. 2.6-8 (Oksanen *et al.*, 2024). Cette méthode a permis de détecter des changements dans la structure de la communauté (PERMANOVA,  $SumsOfSqs = 0,459$ ,  $R^2 = 0,083$ ,  $p.value = 0,009$ ). Pour poursuivre l'analyse, seules les espèces disposant d'un nombre de données suffisant ont été retenues. Plus précisément, seules celles ayant reçu plus de 10 visites sur *B. davidii* ont été sélectionnées, afin de garantir un niveau de robustesse statistique suffisant.

Les tests statistiques ayant été répétés sur plusieurs espèces, une correction pour comparaisons multiples a été appliquée afin de limiter le risque de faux positifs (erreurs de

type I). Pour cela, une correction FDR (*False Discovery Rate*) selon la méthode de Benjamini & Hochberg (1995) a été utilisée. Cette approche permet de contrôler la proportion attendue de fausses découvertes parmi l'ensemble des résultats déclarés significatifs, contrairement à la correction de Bonferroni qui contrôle la probabilité d'au moins une erreur de type I mais de façon plus conservatrice. La FDR offre ainsi un compromis entre sensibilité et rigueur statistique. Les *p-values* ajustées ont été calculées à l'aide de la fonction *p.adjust* du package *stats* v. 4.3.1 (R Core Team, 2023), et seules les espèces présentant les *p-values* ajustées les plus significatives ont été retenues pour l'interprétation.

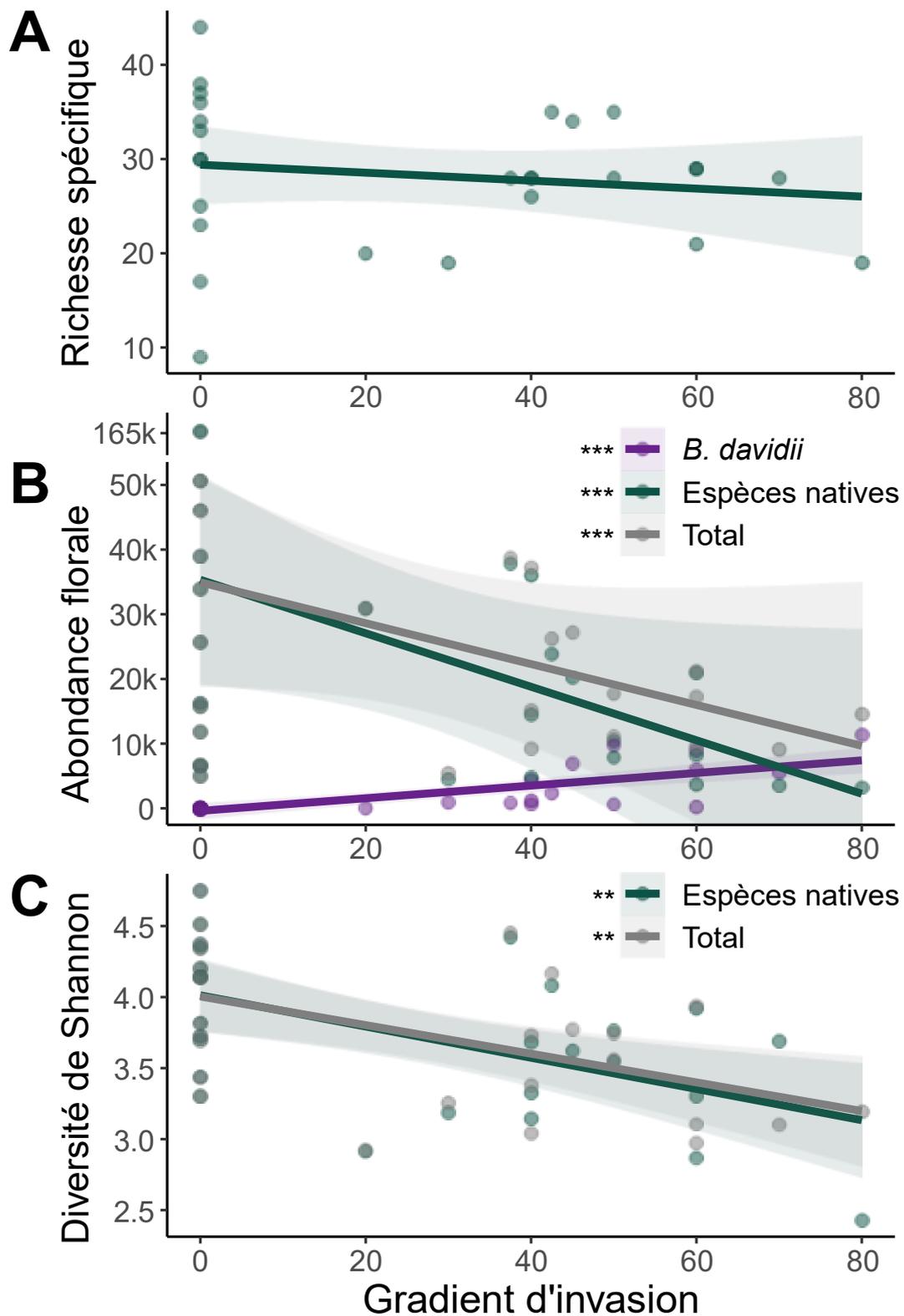
La quatrième question (*i.e.*, impact du gradient d'invasion de *B. davidii* sur la diversité des interactions, la *robustness* et la spécialisation des interactions des réseaux d'interactions plantes pollinisateurs) porte sur l'effet de l'invasion de *B. davidii* à l'échelle des réseaux de pollinisation. Pour chaque site, une matrice d'interaction a été créée, où les espèces de plantes sont en lignes et les espèces de pollinisateurs en colonnes. La valeur de chaque cellule est proportionnelle au nombre d'observations d'interactions entre les deux espèces. Ce nombre est donc toujours basé sur des interactions entre espèces différentes. Le total de ces interactions uniques est défini comme la diversité des interactions. Deux autres métriques ont été extraites à partir de ces matrices à l'aide du package *bipartite* v.2.20 (Dormann *et al.*, 2009; Dormann, 2011): (i) la *robustness* du réseau, calculée avec la fonction *robustness*, reflète la capacité du réseau à maintenir ses interactions fonctionnelles malgré la perte d'espèces. Pour l'évaluer, on simule la disparition progressive d'espèces de manière aléatoire. À chaque déletion, on observe l'effet sur l'ensemble du réseau, notamment la perte d'interactions et les cascades d'extinctions secondaires (*e.g.*, une plante sans pollinisateurs ou un pollinisateur sans plantes devient aussi fonctionnellement « éteint »). Un réseau est considéré comme robuste s'il faut éliminer un grand nombre d'espèces avant que sa structure ou sa fonctionnalité ne s'effondre significativement. À l'inverse, un réseau est fragile s'il suffit de peu de disparitions pour entraîner une forte diminution des interactions ou une réaction en chaîne d'extinctions secondaires. (ii) La spécialisation au niveau du réseau a été mesurée à l'aide de l'indice  $H2'$ , proposé par Blüthgen *et al.* (2006). Cet indice, dérivé de l'entropie de Shannon, permet de quantifier le degré de spécialisation des interactions dans l'ensemble du réseau. Il mesure dans quelle mesure les interactions sont réparties de façon restreinte (spécialisation) ou étendue (généralisme) entre les espèces. Normalisé entre 0 (réseau totalement généraliste) et 1 (réseau totalement spécialiste),  $H2'$

permet de comparer différents réseaux, même de tailles ou d'efforts d'échantillonnage différents. Il a été calculé ici à l'aide de la fonction *networklevel*, afin d'évaluer si les réseaux étudiés étaient dominés par des interactions généralistes ou spécialisées (Blüthgen *et al.*, 2006). Ces trois métriques ont ensuite été utilisées comme variables réponses en fonction du gradient d'invasion de *B. davidii*.

## 4. Résultats

### 4.1. Impact sur les plantes

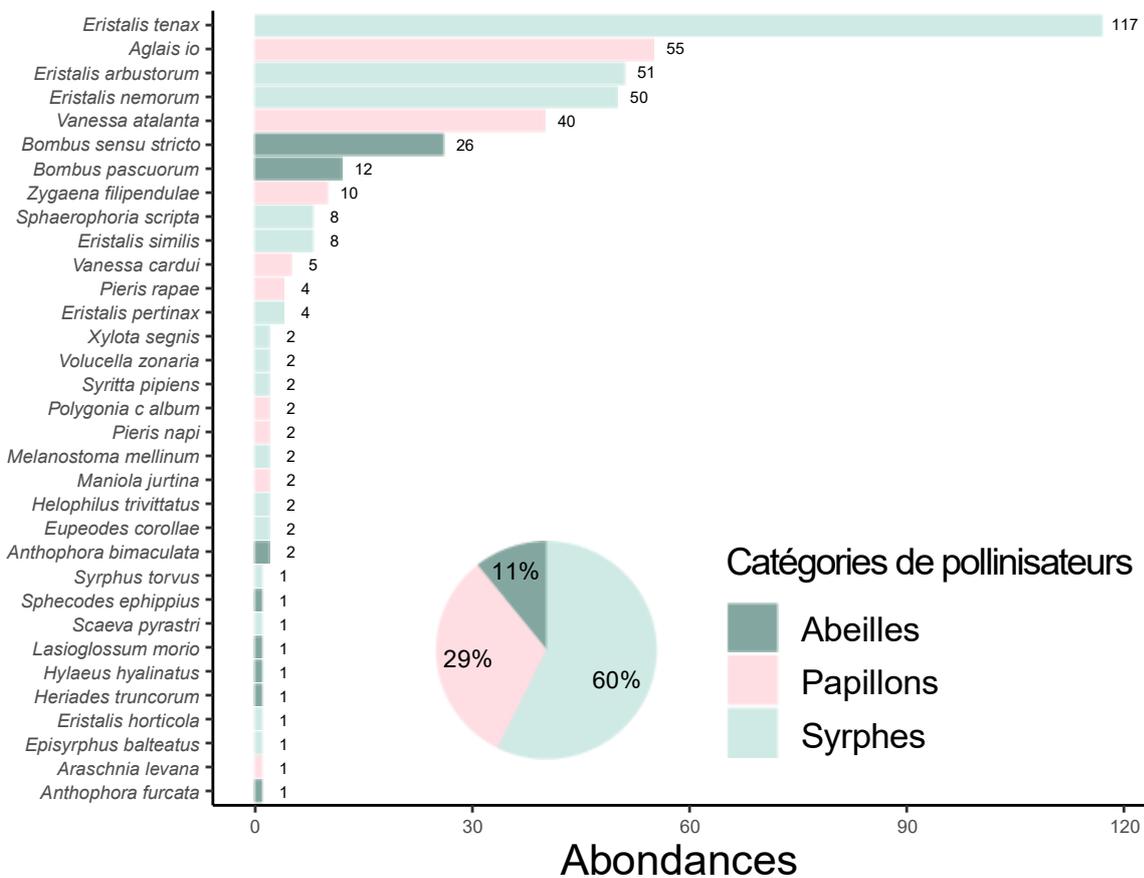
Un total de 158 espèces réparties en 104 genres et 29 familles botaniques ont été recensées entre mai et août 2024. Les espèces de plantes avec la plus grande abondance d'unité florale sont *Trifolium repens* (121185), *Daucus carota* (111365) et *Lotus corniculatus* (87543). Celles avec la plus grande répartition sur les sites sont *Hypericum perforatum* (24/27), *Picris hieracioides* (22/27), *Rubus* spp. (22/27). *Buddleja davidii* était présent sur 15 des 27 sites, avec une abondance florale totale de 60132 et un pic de floraison en juillet. L'analyse statistique montre que le gradient d'invasion de *B. davidii* n'exerce pas d'effet significatif sur la richesse spécifique des plantes natives (GLMM, *Estimate* = -0,001: *Std. Error* = 0,002: *p.value* = 0,573: Fig. 11A). En revanche, ce gradient est significativement et positivement associé à l'abondance florale de *B. davidii* (GLMM, *Estimate* = 0,063: *Std. Error* = 0,008: *p.value* < 0,0001: Fig. 11B), indiquant une augmentation attendue de sa couverture florale le long du gradient d'invasion. À l'inverse, des effets négatifs significatifs du gradient d'invasion ont été mis en évidence pour plusieurs variables liées à la flore: (i) abondance florale des espèces natives (GLMM, *Estimate* = -0,030: *Std. Error* = > 0,0001: *p.value* < 0,0001: Fig. 11B), (ii) abondance florale totale (GLMM, *Estimate* = -0,019: *Std. Error* = > 0,0001: *p.value* < 0,0001: Fig. 11B), (iii) diversité de Shannon des espèces florales natives (LMM, *Estimate* = -0,011: *Std. Error* = 0,003: *p.value* = 0,001: Fig. 11C), (iv) diversité de Shannon florale totale (LMM, *Estimate* = -0,010: *Std. Error* = 0,003: *p.value* = 0,002: Fig. 11C).



**Figure 11: Impact du gradient d'invasion de *Buddleja davidii* sur la flore dans les carrières belges investiguées dans le cadre de cette étude. (A) La richesse spécifique de la flore native en fonction du gradient d'invasion. (B) L'abondance florale de *B. davidii*, des espèces natives et totale en fonction du gradient d'invasion. (C) La diversité de Shannon des espèces natives et totale en fonction du gradient d'invasion. Dans les graphiques, \* =  $P \leq 0.05$ , \*\* =  $P \leq 0.01$  et \*\*\* =  $P \leq 0.001$ .**

## 4.2. Visiteurs de *Buddleja davidii*

La récolte des pollinisateurs de *B. davidii* a permis de décrire la proportion des différentes catégories de pollinisateurs, pour un total de 420 visites (Fig. 11). Les syrphes sont les pollinisateurs qui visitent le plus *B. davidii* (60%), suivis des papillons (29%) et des abeilles (11%) (Fig. 11). Les pollinisateurs les plus abondants dans ces visites sont *Eristalis tenax* (n = 117), *Eristalis arbustorum* (n = 51) et *Eristalis nemorum* (n = 50) pour les syrphes, *Aglais io* (n = 55) et *Vanessa atalanta* (n = 40) pour les papillons et *Bombus sensu stricto* (n = 26) et *Bombus pascuorum* (n = 12) pour les abeilles (Fig. 12).



**Figure 12. Diversité des visiteurs floraux de *Buddleja davidii* dans les carrières belges investiguées dans le cadre de cette étude.** Les différentes espèces de pollinisateurs sont réparties en trois groupes (*i.e.*, abeilles, papillons, syrphes) en fonction de leur abondance de visite sur *B. davidii*.

## 4.3. Impact sur les pollinisateurs

Un total de 4092 (ajusté à 3990 pour nos trois groupes d'étude), pollinisateurs ont été capturés et 3748 conservés pour les analyses (mai – août 2024). Ils sont répartis en trois groupes que sont les Anthophila, Papilionoidea et Syrphidae. Pour les Anthophila, 1219

spécimens répartis sur six familles, 26 genres et 85 espèces ont été collectés (Annexe 3). Pour les Papilionoidea, 321 spécimens ont été collectés avec six familles, 19 genres et 25 espèces (Annexe 3). Pour les Syrphidae, 2177 spécimens ont été collectés pour une famille, 23 genres et 41 espèces (Annexe 3). Ces pollinisateurs ont également visité 85 espèces de plantes.

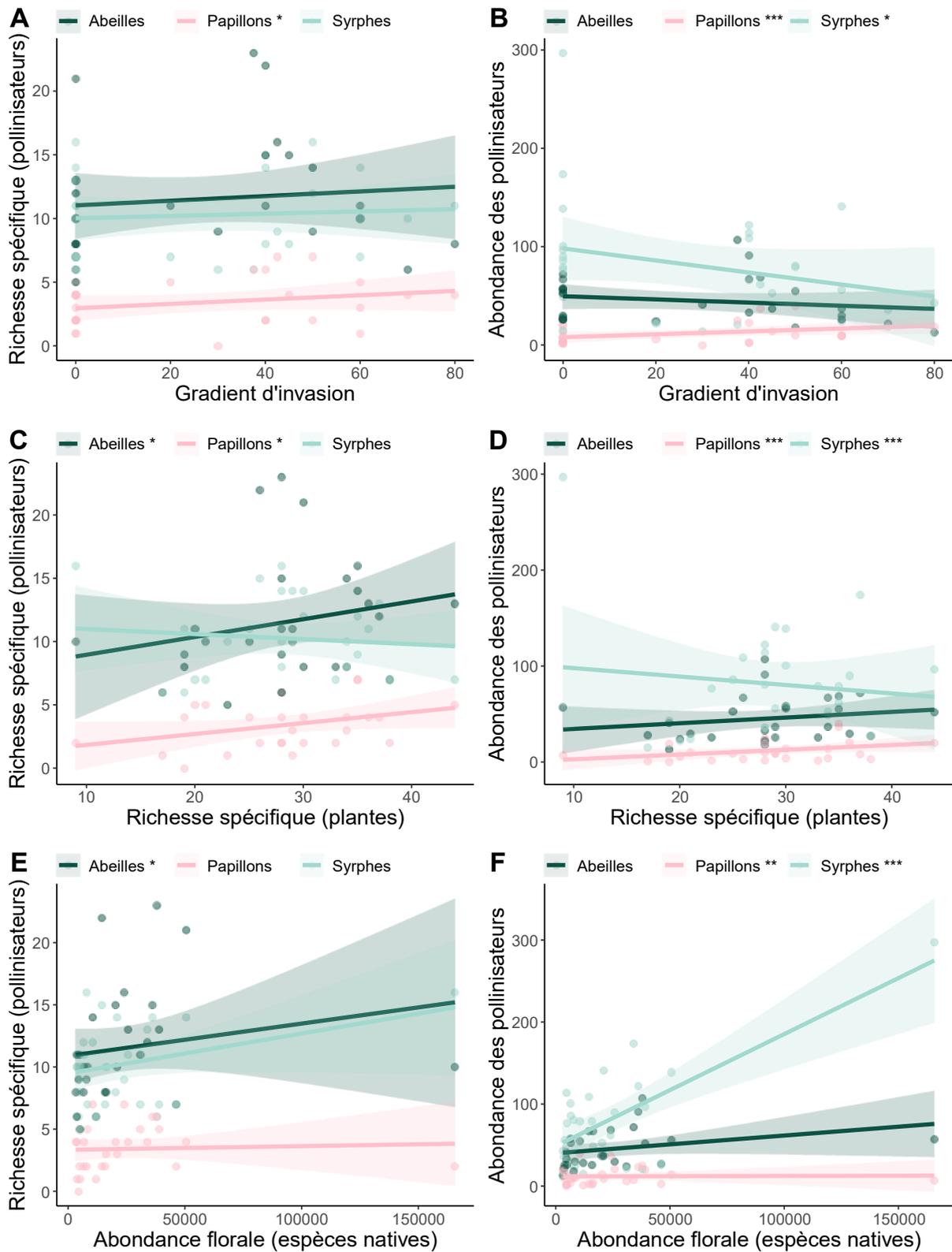
Pour répondre à la partie (a) de la troisième question, des modèles statistiques globaux, avec les effets directs et indirects du gradient, ont été réalisés et indiquent que le gradient d'invasion de *B. davidii* n'a pas d'effet significatif sur la richesse spécifique des différents groupes de pollinisateurs étudiés: (i) abeilles (GLMM, *Estimate* = 0,001: *Std. Error* = 0,002: *p.value* = 0,665: Annexe 5). (ii) Syrphes (GLMM, *Estimate* = 0,001: *Std. Error* = 0,002: *p.value* = 0,701: Annexe 5). (iii) Papillons (GLMM, *Estimate* = 0,005: *Std. Error* = 0,004: *p.value* = 0,206: Annexe 5). (iv) Richesse spécifique totale (GLMM, *Estimate* = 0,002: *Std. Error* = 0,002: *p.value* = 0,336: Annexe 5). Concernant l'abondance des pollinisateurs, aucune relation significative n'a été détectée avec le gradient d'invasion pour les abeilles, les syrphes ou l'abondance totale: (i) abeilles (GLMM, *Estimate* = -0,004: *Std. Error* = 0,003: *p.value* = 0,168: Annexe 5). (ii) Syrphes (GLMM, *Estimate* = -0,005: *Std. Error* = 0,005: *p.value* = 0,302: Annexe 5). (iii) Abondance totale (GLMM, *Estimate* = -0,003: *Std. Error* = 0,003: *p.value* = 0,370: Annexe 5). En revanche, un effet positif et hautement significatif a été mis en évidence pour les papillons, dont l'abondance augmente significativement le long du gradient d'invasion (GLMM, *Estimate* = 0,010: *Std. Error* = 0,003: *p.value* < 0,0001: Annexe 5).

Les effets exclusivement directs du gradient d'invasion de *Buddleja davidii*, mis en avant avec l'utilisation d'autres modèles, sur la richesse spécifique et l'abondance des pollinisateurs montrent des réponses différenciées selon les groupes. Concernant la richesse spécifique des pollinisateurs, un effet non significatif est observé pour les abeilles (*Estimate* = 0,134: *Std. Error* = 0,072: *p.value* = 0,061: Fig. 13A) et pour les syrphes (*Estimate* = 0,073: *Std. Error* = 0,070: *p.value* = 0,296: Fig. 13A), tandis que l'effet est significatif pour les papillons (*Estimate* = 0,279: *Std. Error* = 0,129: *p.value* = 0,030: Fig. 13A) et pour la richesse spécifique totale (*Estimate* = 0,125: *Std. Error* = 0,045: *p.value* = 0,006: Annexe 6). En ce qui concerne l'abondance des pollinisateurs, le gradient d'invasion exerce un effet négatif significatif sur les syrphes (*Estimate* = 0,089: *Std. Error* = 0,035: *p.value* = 0,011: Fig. 13B) et un effet hautement significatif positif sur les papillons (*Estimate* = 0,653: *Std.*

*Error* = 0,160: *p.value* < 0,0001: Fig. 13B). Aucune relation n'est détectée pour les abeilles (*Estimate* = -0,031: *Std. Error* = 0,096: *p.value* = 0,750: Fig. 13B) ni pour l'abondance totale (*Estimate* = 0,067: *Std. Error* = 0,088: *p.value* = 0,441: Annexe 6).

L'effet de la richesse spécifique des plantes sur la richesse spécifique et l'abondance des pollinisateurs (Fig. 13C & 13D) est également différencié selon les groupes. Elle influence significativement la richesse spécifique des abeilles (*Estimate* = 0,167: *Std. Error* = 0,067: *p.value* = 0,013: Fig. 13C), des papillons (*Estimate* = 0,307: *Std. Error* = 0,122: *p.value* = 0,012: Fig. 13C) et des pollinisateurs au total (*Estimate* = 0,121: *Std. Error* = 0,043: *p.value* = 0,005: Annexe 6), mais pas celle des syrphes (*Estimate* = 0,021: *Std. Error* = 0,067: *p.value* = 0,752: Fig. 13C). Pour ce qui est de l'abondance des pollinisateurs, la richesse spécifique des plantes exerce un effet très significatif chez les papillons (*Estimate* = 0,569: *Std. Error* = 0,146: *p.value* < 0,0001: Fig. 13D) et les syrphes (*Estimate* = 0,225: *Std. Error* = 0,030: *p.value* < 0,0001: Fig. 13D), ainsi qu'un effet significatif sur l'abondance totale (*Estimate* = 0,153: *Std. Error* = 0,073: *p.value* = 0,036: Annexe 6), mais aucun effet n'est détecté pour les abeilles (*Estimate* = 0,129: *Std. Error* = 0,086: *p.value* = 0,133: Fig. 13D).

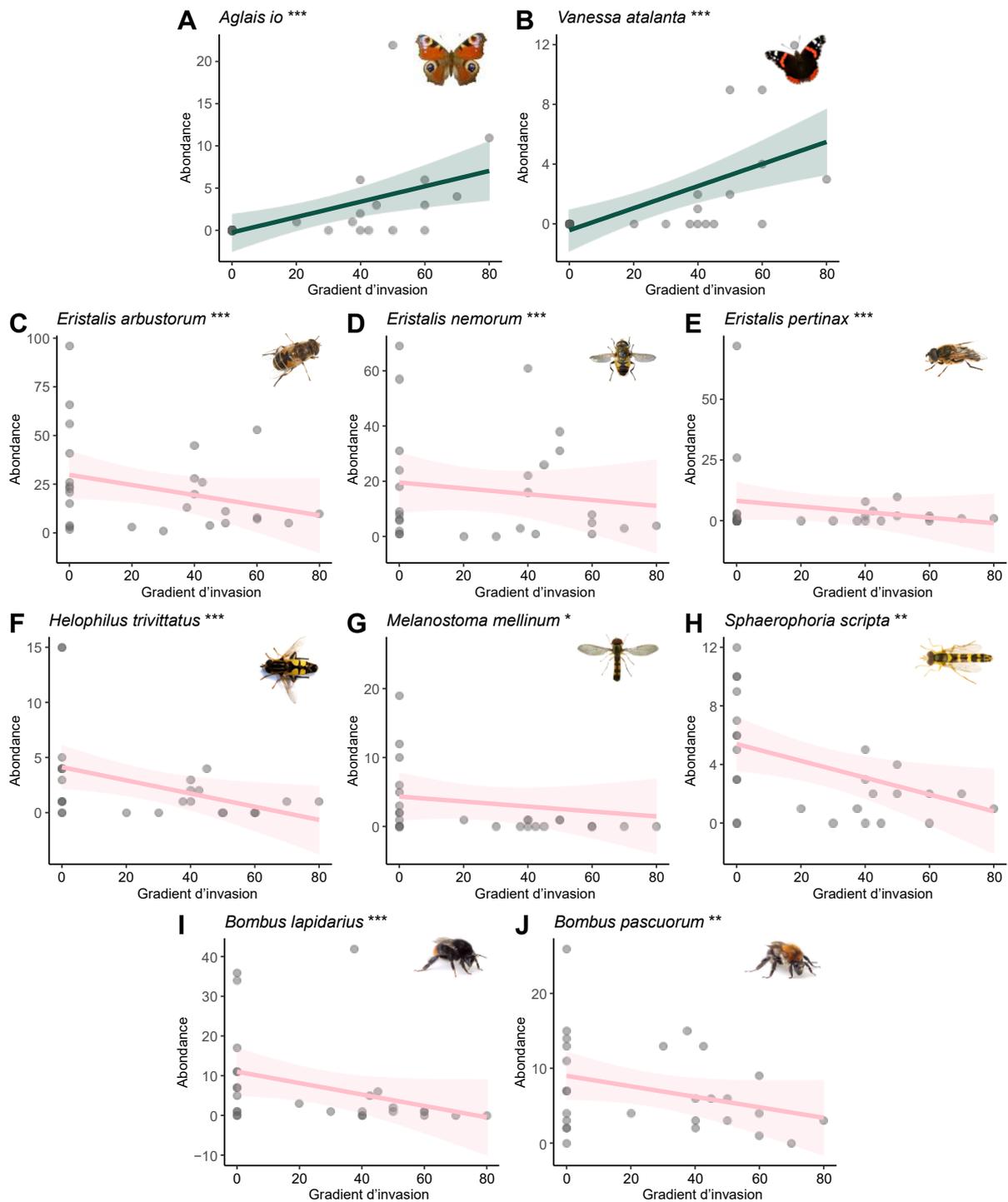
Enfin, l'abondance florale des espèces natives influence de manière significative la richesse spécifique des abeilles (*Estimate* = 0,170: *Std. Error* = 0,073: *p.value* = 0,019: Fig. 13E) et la richesse spécifique totale des pollinisateurs (*Estimate* = 0,151: *Std. Error* = 0,044: *p.value* < 0,001: Annexe 6). Aucun effet significatif n'est observé pour les papillons (*Estimate* = 0,220: *Std. Error* = 0,135: *p.value* = 0,104: Fig. 13E) ni pour les syrphes (*Estimate* = 0,116: *Std. Error* = 0,065: *p.value* = 0,072: Fig. 13E). En revanche, concernant l'abondance des pollinisateurs, l'abondance florale native exerce un effet très significatif sur les syrphes (*Estimate* = 0,493: *Std. Error* = 0,035: *p.value* < 0,0001: Fig. 13F) et les pollinisateurs au total (*Estimate* = 0,320: *Std. Error* = 0,072: *p.value* < 0,0001: Annexe 6), ainsi qu'un effet significatif chez les papillons (*Estimate* = 0,475: *Std. Error* = 0,157: *p.value* = 0,002: Fig. 13F). L'effet est non significatif pour les abeilles (*Estimate* = 0,157: *Std. Error* = 0,088: *p.value* = 0,075: Fig. 13F).



**Figure 13: Impact direct de *Buddleja davidii* sur les différentes catégories de pollinisateurs dans les carrières belges investiguées dans le cadre de cette étude. (A) Impact du gradient d'invasion de *B. davidii* sur la richesse spécifique des pollinisateurs. (B) Impact du gradient d'invasion de *B. davidii* sur l'abondance des pollinisateurs. (C) Impact de la richesse spécifique des plantes sur la richesse spécifique des pollinisateurs. (D) Impact**

de la richesse spécifique des plantes sur l'abondance des pollinisateurs. (E) Impact de l'abondance florale des espèces natives sur la richesse spécifique des pollinisateurs. (F) Impact de l'abondance florale des espèces natives sur l'abondance des pollinisateurs. Dans les graphiques, \* =  $P \leq 0.05$ , \*\* =  $P \leq 0.01$  et \*\*\* =  $P \leq 0.001$ .

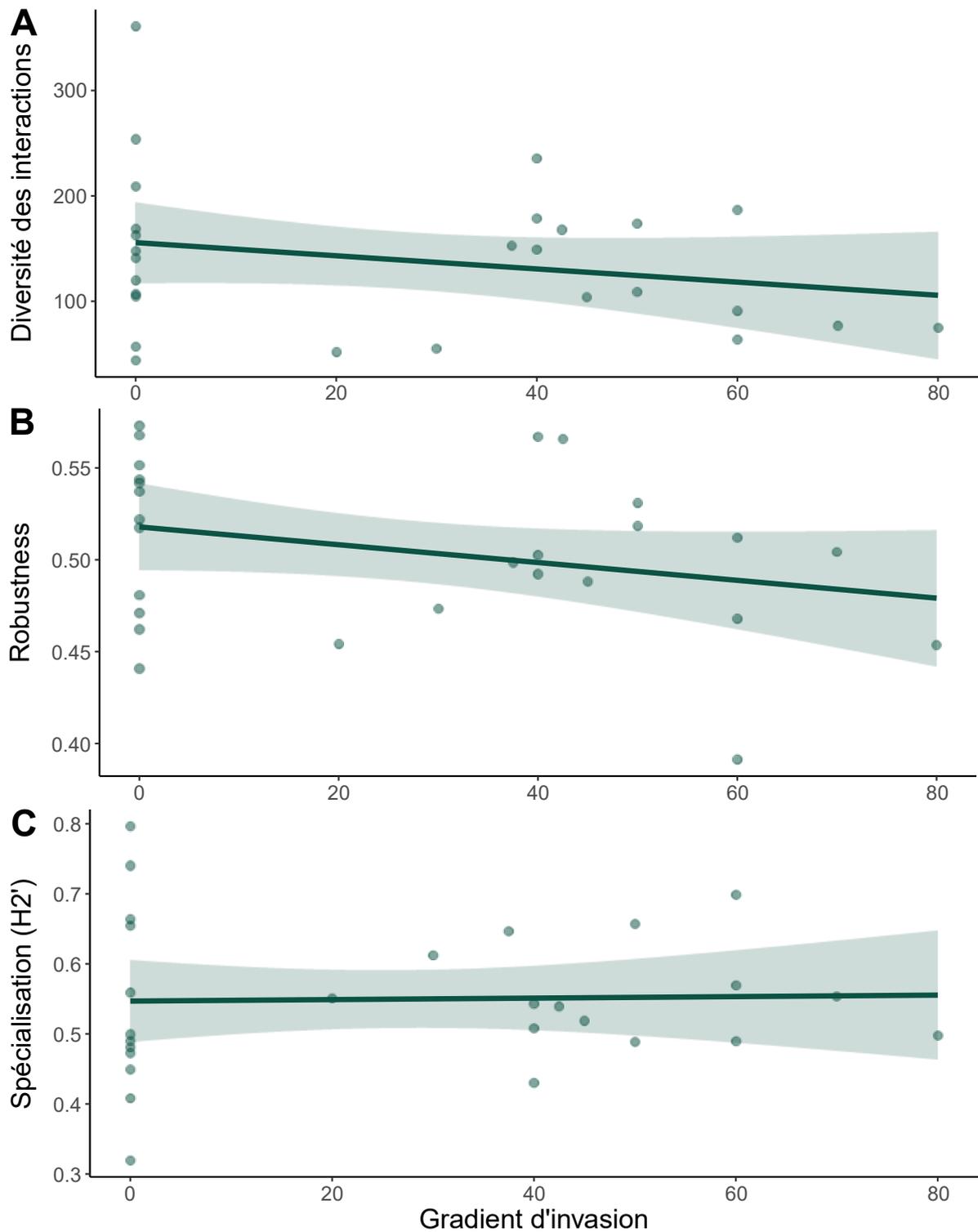
Pour la partie (b) de la troisième question, certaines espèces de papillons réagissent positivement au gradient d'invasion. En particulier, *Aglais io* montre une augmentation significative de l'abondance en fonction du pourcentage d'invasion ( $p.value (FDR Adjusted) < 0,0001$ , N = 59: Fig. 14A). De même, *Vanessa atalanta* présente une tendance similaire avec une relation hautement significative ( $p.value (FDR Adjusted) < 0,0001$ , N = 42: Fig. 14B). En revanche, plusieurs espèces de syrphes voient leur abondance diminuer avec le gradient d'invasion. *Eristalis arbustorum*, une espèce très abondante (N = 616), affiche une baisse significative ( $p.value (FDR Adjusted) < 0,0001$ : Fig. 14C). Il en va de même pour *Eristalis nemorum* ( $p.value (FDR Adjusted) < 0,0001$ , N = 451: Fig. 14D) et *Eristalis pertinax* ( $p.value (FDR Adjusted) < 0,0001$ , N = 137: Fig. 14E). *Helophilus trivittatus* ( $p.value (FDR Adjusted) < 0,0001$ , N = 68: Fig. 14F) suit également cette dynamique décroissante. Pour *Melanostoma mellinum*, la baisse est significative ( $p.value (FDR Adjusted) = 0,042$ , N = 91: Fig. 14G), finalement *Sphaerophoria scripta* montre également une diminution significative ( $p.value (FDR Adjusted) = 0,003$ , N = 104: Fig. 14H). Du côté des abeilles, deux espèces du genre *Bombus* montrent une réduction significative de leur abondance avec le gradient d'invasion. *Bombus lapidarius* est particulièrement touché ( $p.value (FDR Adjusted) < 0,0001$ , N = 193: Fig. 14I), tandis que *Bombus pascuorum* suit la même tendance ( $p.value (FDR Adjusted) = 0,005$ , N = 192: Fig. 14J). Dans les pollinisateurs visitant *B. davidii*, au nombre de 33 espèces, avec une abondance supérieure à dix, 14 espèces d'abeilles, cinq espèces de papillons et sept espèces de syrphes n'ont pas d'effets significatifs (Annexe 7).



**Figure 14: Impact du gradient d'invasion de *Buddleja davidii* sur ses pollinisateurs les plus abondants dans les carrières belges investiguées dans le cadre de cette étude.** Impact du gradient d'invasion sur l'abondance de: (A) *Aglais io*, (B) *Vanessa atalanta*, (C) *Eristalis arbustorum*, (D) *Eristalis nemorum*, (E) *Eristalis pertinax*, (F) *Helophilus trivittatus*, (G) *Melanostoma mellinum*, (H) *Sphaerophoria scripta*, (I) *Bombus lapidarius* et (J) *Bombus pascuorum*. Dans les graphiques, \* =  $P \leq 0.05$ , \*\* =  $P \leq 0.01$  et \*\*\* =  $P \leq 0.001$ .

#### 4.4. Impact sur les réseaux

Une légère tendance décroissante de la diversité des interactions est observée en fonction du gradient d'invasion de *B. davidii*, mais cette relation n'est pas significative (*Estimate* = -0,003; *Std. Error* = 0,003; *p.value* = 0,37; Fig. 15A). Pour la robustesse du réseau, la relation n'est pas significative mais aussi décroissante (*Estimate* = -0,0005; *Std. Error* = 0,0003; *p.value* = 0,113; Fig. 15B). Enfin, l'évolution de la spécialisation du réseau ( $H2'$ ) en fonction du gradient d'invasion ne montre aucune tendance significative (*Estimate* = 0,0001; *Std. Error* = 0,001; *p.value* = 0,851; Fig. 15C).



**Figure 15: Effets du gradient d'invasion de *Buddleja davidii* sur trois métriques des réseaux de pollinisation dans les carrières belges investiguées dans le cadre de cette étude.** Chaque point représente un site échantillonné, et la ligne correspond à la tendance issue d'un modèle linéaire ou négatif binomial, avec son intervalle de confiance à 95 %. De haut en bas: (A) diversité des interactions (B) robustesse du réseau et (C) spécialisation du réseau ( $H2'$ ).

## 5. Discussion

### 5.1. Impact de *Buddleja davidii* sur la flore des carrières

*Buddleja davidii* n'a pas entraîné de diminution significative du nombre d'espèces végétales natives dans les carrières étudiées. La richesse florale native reste globalement constante le long du gradient d'invasion, contredisant l'idée qu'une forte invasion réduirait la diversité comme c'est le cas pour d'autres plantes exotiques invasives (e.g., Hejda *et al.*, 2009). Plusieurs facteurs peuvent expliquer ce maintien a priori peu intuitif. D'abord, ces carrières forment un habitat en mosaïque: *B. davidii* colonise surtout les zones les plus ouvertes ou perturbées, laissant des refuges où des plantes natives subsistent ailleurs sur le site. Ainsi, des espèces rudérales pionnières (e.g., *Hypericum perforatum*, *Picris hieracioides*) se maintiennent même dans des sites fortement envahis. Ensuite, l'invasion par *B. davidii* est encore récente et partielle: même nos sites les plus touchés ne sont pas totalement envahis (i.e., 80 % de couverture). La diversité spécifique n'a peut-être pas encore eu le temps d'être impactée. Néanmoins, *B. davidii* altère déjà la structure de la communauté végétale. On observe une forte diminution de l'abondance florale des plantes natives à mesure que *B. davidii* progresse: les mêmes espèces persistent mais avec beaucoup moins d'unités florales dans les sites envahis. La quantité totale d'unités florales décroît également, signe que l'invasion de *B. davidii* ne compense pas la perte d'unités florales natives. Cette absence de compensation s'explique par plusieurs facteurs écologiques. Premièrement, *B. davidii* tend à former des peuplements monospécifiques et denses, qui suppriment la stratification verticale (e.g., des herbes au sol, des buissons intermédiaires et parfois des arbustes ou arbres) et la cohabitation d'espèces végétales variées. Dans des communautés végétales plus diversifiées, une même surface peut héberger successivement différentes espèces à floraison échelonnée, assurant ainsi une continuité et diversité temporelle des ressources. En revanche, *B. davidii* présente une floraison massive mais courte, concentrée en juillet, ce qui entraîne une diminution de la période de disponibilité florale. Ainsi, malgré sa grande production concentrée d'inflorescences, l'espèce ne parvient pas à assurer un apport continu de ressources sur l'ensemble de la saison. Cette homogénéisation temporelle et spécifique des ressources florales contribue à la réduction globale du nombre d'unités florales mesurées à l'échelle du gradient d'invasion. La diversité florale spécifique (indice de Shannon) diminue significativement, indiquant une homogénéisation de la flore envahie. Quelques espèces dominent désormais le couvert floral dans les sites très envahis, tandis que les plantes moins compétitives ne subsistent plus qu'en petits nombres. Ce schéma rejoint celui souvent

observé lorsque des plantes exotiques invasives structurantes remodelent une communauté sans provoquer d'extinction locale immédiate (Pyšek *et al.*, 2012). Ainsi, l'hypothèse d'une baisse de diversité florale est partiellement confirmée: on observe une perte d'équité et une domination accrue de *B. davidii*, même si le nombre total d'espèces natives ne baisse pas. Cela traduit une résilience initiale de la flore face à l'invasion: de nombreuses plantes rudérales tolèrent la concurrence ou survivent via leur banque de graines malgré la dominance de *B. davidii*. Cependant, cette résilience pourrait n'être que temporaire. Si *B. davidii* continue son expansion jusqu'à couvrir la quasi-totalité de la surface, elle pourrait finir par exclure localement certaines espèces plus spécialisées ou moins tolérantes (Morales & Traveset, 2009; Rojas-Sandoval *et al.*, 2022).

Il faut noter que l'impact de *B. davidii* dépend fortement du contexte écologique. Contrairement à sa réputation exclusivement néfaste, quelques études suggèrent qu'il peut jouer un rôle facilitateur pour la croissance et l'installation d'autres plantes, notamment dans des milieux fortement dégradés. Par exemple, en Nouvelle-Zélande, *B. davidii* a contribué à la revégétalisation de berges perturbées en améliorant progressivement la qualité du sol (notamment la disponibilité en phosphore), ce qui a bénéficié à des espèces végétales natives ultérieures (Smale, 1990; Bellingham *et al.*, 2005). De même, sur un site industriel minier au Royaume-Uni, sa présence a été associée à une richesse et une diversité végétale significativement plus élevées sous son couvert que dans les zones sans ombrage, suggérant une fonction de plante facilitatrice dans des conditions extrêmes (Griffiths, 2023). Ces cas particuliers montrent que l'effet d'une espèce exotique invasive varie selon le degré de dégradation du milieu. Dans nos carrières initialement riches en flore pionnière, *B. davidii* semble au contraire agir en monopolisateur de ressources plutôt qu'en facilitateur. L'arbuste accapare la majorité du couvert et de la ressource florale, reléguant les autres plantes. Sans provoquer la perte d'espèces, il affaiblit les populations natives (*i.e.*, beaucoup moins de fleurs produites, donc probablement moins de graines) et pourrait à terme entraîner un déclin de la richesse botanique si aucune gestion n'est entreprise. En somme, *B. davidii* transforme la communauté végétale en réduisant fortement l'abondance des plantes natives sans perdre d'espèces. Son impact s'opérerait en deux temps: d'abord une raréfaction des espèces natives (moins de reproduction), puis possiblement leur disparition progressive à long terme. Reconnaître ce mode d'action en deux phases est crucial pour adapter la gestion de cette plante exotique invasive.

## 5.2. Attractivité de *Buddleja davidii* pour les pollinisateurs

Malgré son surnom d'arbre à papillons, *B. davidii* est principalement visité par des syrphes (*i.e.*, 60 % des visites dans nos relevés), contre 29 % par des papillons diurnes et 11 % par des abeilles. Ce profil de pollinisateurs montre que *B. davidii* exerce un fort pouvoir attractif global, mais au bénéfice de certains groupes plus que d'autres. Les syrphidés, en tant que pollinisateurs généralistes, exploitent une large diversité de fleurs, y compris celles des espèces exotiques invasives et peuvent intégrer ces ressources florales sans difficulté (Albrecht *et al.*, 2014; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2022). Les inflorescences de *B. davidii* offrent un nectar abondant et accessible avec des fleurs tubulaires entre neuf et 12 millimètres de long (Bruner *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2014), ainsi que du pollen dont nombre de syrphes se nourrissent pour leurs besoins protéiques (Pinheiro *et al.*, 2015; Gonzalez *et al.*, 2024). Les espèces de syrphes communément observées (*e.g.*, *Eristalis*, *Melanostoma* et *Helophilus*) prolifèrent dans les milieux ouverts riches en fleurs pour les imagos et en matière organique en décomposition pour leurs larves, alors que les larves de *Sphaerophoria scripta* se nourrissent de pucerons (Wojciechowicz-Żytko & Dobińska-Graczyk, 2025). La longueur du proboscis chez les syrphes est généralement inférieure à un centimètre: environ 2 mm chez *Melanostoma mellinum*, 5,3 mm chez *Eristalis arbustorum*, 6,5 mm chez *E. pertinax* et 7,3 mm chez *E. tenax* (Lindsey, 2006; Lucas *et al.*, 2018). Ces syrphes pourraient donc avoir du mal à récolter le nectar au fond de la corolle, à moins que celui-ci ne déborde ou soit accessible d'une autre manière, mais sans problèmes pour le pollen. De plus, les éristales forment un mimétisme batésien avec *Apis mellifera* qui visite aussi *B. davidii*, ce qui peut leur conférer un avantage au niveau de la prédation (Golding & Edmunds, 2000).

*Buddleja davidii* constitue une ressource nectarifère attractive pour les papillons adultes, en particulier pour des espèces généralistes comme *Aglais io* et *Vanessa atalanta*, qui ont représenté à elles seules 29 % des visites sur *B. davidii* (Di Mauro *et al.*, 2007; Dennis *et al.*, 2014). Toutefois, bien qu'il fournisse un nectar abondant, *B. davidii* n'offre aucune ressource pour les stades larvaires, ce qui limite son rôle écologique global. Les femelles de ces papillons doivent pondre sur des plantes-hôtes spécifiques telles que *Urtica dioica* pour *A. io* et *Urtica sp.* ou *Parietaria sp.* pour *V. atalanta* (Schäpers *et al.*, 2016). Or, ces plantes peuvent se raréfier dans les zones fortement envahies par *B. davidii*, ce qui soulève la possibilité d'un piège écologique (Bergerot *et al.*, 2010): *B. davidii* attire les adultes pour le nectar, mais ne permet pas de soutenir leur cycle de vie complet. Ainsi, bien qu'il puisse favoriser temporairement la

fréquentation du site par des papillons généralistes, il ne contribue pas nécessairement à la viabilité de leurs populations à long terme, et pourrait se faire au détriment d'espèces plus spécialisées.

Les abeilles sauvages étaient les moins fréquentes sur *B. davidii*. Nous n'y avons noté que quelques bourdons communs (*i.e.*, *Bombus sensu stricto* et *B. pascuorum*), tandis que les abeilles solitaires étaient quasiment absentes. Plusieurs facteurs expliquent ce faible attrait. Premièrement, la corolle tubulaire de *B. davidii* est difficile d'accès pour les abeilles à langue courte, qui peinent à atteindre le nectar au fond du tube (Inouye, 1980). Seuls certains bourdons à langue longue peuvent exploiter ces fleurs dans notre cas. Deuxièmement, bien que *B. davidii* fournit des ressources florales abondantes, les valeurs nutritives peuvent s'avérer inadaptées pour certaines abeilles. En effet, son pollen présente une teneur réduite en acides aminés essentiels, notamment en proline, comparé à celui de plantes natives, ce qui pourrait compromettre la nutrition larvaire (Drossart *et al.*, 2017). Des travaux récents ont montré que *Bombus terrestris* préfère nettement les régimes polliniques mixtes à ceux composés d'un seul type de pollen, et que des ratios protéines/lipides suboptimaux entraînent un développement larvaire limité ou nul (Zhou *et al.*, 2024). Ce constat souligne que les colonies pourraient éviter ou sous-exploiter les ressources peu équilibrées sur le plan nutritionnel, même si celles-ci sont disponibles en grande quantité. Une alimentation exclusive ou dominante en *B. davidii* pourrait ainsi entraîner une sous-nutrition larvaire ou des performances réduites au niveau de la colonie. Troisièmement, l'invasion par *B. davidii* réduit drastiquement la diversité des fleurs natives disponibles sur le site. Or les abeilles ont besoin d'une grande variété de plantes pour couvrir tous les besoins et une invasion complète de *B. davidii*, dont le pic de floraison est concentré en été, ne compense pas la disparition des floraisons de printemps et de fin d'été. Dans un milieu floral uniformisé, les abeilles spécialistes perdent leurs ressources, et même les espèces généralistes peuvent être défavorisées dans leur établissement ou leur persistance, en raison d'une offre florale trop homogène et temporellement restreinte.

### 5.3. Effets de *Buddleja davidii* sur les communautés de pollinisateurs

Nos résultats suggèrent que le gradient d'invasion de *B. davidii* n'a pas induit de modification significative de la richesse spécifique des pollinisateurs, que ce soit pour les abeilles, les syrphes ou les papillons, ni de la richesse totale de la communauté. De même, l'abondance totale des pollinisateurs et celle des abeilles et des syrphes ne varient pas significativement le long du

gradient d'invasion. En revanche, on observe un effet hautement significatif sur les papillons, dont l'abondance augmente nettement avec le gradient de *B. davidii*. Ainsi, l'invasion par *B. davidii* n'entraîne pas de diminution généralisée de la diversité des pollinisateurs, contrairement aux inquiétudes souvent évoquées pour les plantes exotiques invasives. Au contraire, la communauté semble intégrer cette nouvelle ressource florale: de nombreux pollinisateurs généralistes continuent d'exploiter le milieu envahi sans perte de richesse spécifique. Cette tendance a été documentée dans la méta-analyse de Pyšek *et al.* (2012), qui souligne que les effets sur la richesse et la diversité dépendent fortement des traits de la plante exotique invasive et du milieu envahi. Les papillons en tirent même un bénéfice important en termes d'abondance. Ce dernier résultat concorde avec la littérature pour la forte attractivité de *B. davidii* pour les papillons (Shackleton & Ratnieks, 2016). L'absence d'effet négatif sur la richesse spécifique des pollinisateurs le long du gradient d'invasion pourrait refléter une capacité d'adaptation importante de la communauté locale, composée en grande partie d'espèces généralistes et opportunistes. Ces dernières semblent en mesure d'intégrer *B. davidii* à leur régime floral sans pour autant délaisser totalement les plantes natives. Ce comportement flexible, déjà documenté dans d'autres systèmes envahis (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2022), contribue probablement à limiter les effets destructurants d'une invasion floristique sur le fonctionnement global du réseau de pollinisation. Il est d'ailleurs reconnu que la présence de pollinisateurs généralistes renforce la résilience des communautés végétales, en assurant une continuité des interactions malgré les perturbations (Fontaine *et al.*, 2006).

Lorsqu'on examine les effets directs de l'invasion, c'est-à-dire en contrôlant les variables liées aux ressources florales natives, on met cependant en évidence des réponses contrastées selon les groupes. En isolant l'influence propre de *B. davidii*, un effet positif significatif du gradient d'invasion apparaît sur la richesse spécifique des papillons, ainsi qu'un effet très significatif sur la richesse globale en pollinisateurs. En revanche, la richesse en abeilles et en syrphes n'est pas significativement affectée de manière directe par *B. davidii*. Du côté des abondances, on observe une diminution significative de l'abondance des syrphes et une hausse très significative de celle des papillons avec l'invasion. Aucune influence directe n'est décelée sur l'abondance des abeilles ni sur l'abondance totale des pollinisateurs. Ces effets directs suggèrent que *B. davidii* constitue bel et bien une ressource additionnelle pour certains pollinisateurs. En particulier, la disponibilité de son nectar semble favoriser directement les papillons et défavoriser les syrphes qui sont pourtant ses pollinisateurs les plus abondants, indépendamment des changements de la flore environnante. Les papillons, dotés de longs

proboscis, profitent pleinement de ce nectar abondant, ce qui se traduit par une diversification et une augmentation de leurs abondances en présence de *B. davidii*. En revanche, le fait que les abeilles ne bénéficient pas directement de l'invasion renforce l'idée que les ressources offertes par *B. davidii* ne comblent pas l'ensemble de leurs besoins nutritionnels. Plusieurs facteurs peuvent l'expliquer: une qualité nutritive de son pollen possiblement suboptimale pour le développement des colonies, notamment en raison de déséquilibres entre protéines, lipides et acides aminés essentiels (Vaudo *et al.*, 2016). Il est bien établi que la composition du pollen influe directement sur la physiologie, la reproduction et la performance des abeilles, en particulier chez les espèces sociales et généralistes. Ainsi, les effets indirects de l'invasion semblent, via la diminution de la diversité et de l'abondance des plantes natives, contrebalancer les bénéfices directs pour certains groupes. La stabilité apparente de la richesse totale en pollinisateurs dans les modèles globaux masque donc une compensation entre des gains directs (*i.e.*, apport de nouvelles ressources aux pollinisateurs opportunistes) et des pertes indirectes (*i.e.*, réduction des habitats et ressources pour les espèces moins résistantes). Ce compromis dynamique est cohérent avec les observations faites dans d'autres écosystèmes envahis, où les pollinisateurs répondent de manière différenciée à la présence d'une plante exotique invasive (Stout & Morales, 2009).

En complément, les modèles contrôlés montrent que la richesse spécifique des plantes influence significativement la richesse spécifique des abeilles et des papillons, ainsi que celle des pollinisateurs au total. Ces résultats soulignent l'importance de la diversité florale disponible pour structurer les communautés de pollinisateurs, indépendamment de l'invasion par *B. davidii*. Ce résultat confirme que la richesse des ressources florales est un déterminant clé de la richesse en espèces pollinisatrices, en particulier pour les groupes nécessitant des fleurs variées dans leur diète ou leur cycle biologique. Les abeilles, notamment, étant dépendantes de sources variées de pollen pour la nutrition larvaire, montrent une réponse particulièrement marquée à la diversité florale. Ceci est cohérent avec les observations faites dans d'autres milieux perturbés, où la richesse florale a été identifiée comme un facteur structurant majeur des communautés de pollinisateurs (Ebeling *et al.*, 2008).

De plus, l'abondance florale des plantes natives a un effet positif significatif sur l'abondance des abeilles et celle des pollinisateurs dans leur ensemble. Ce lien indique que, malgré l'apport en ressources de *B. davidii*, les abeilles continuent de dépendre fortement des plantes natives pour leur subsistance (Ebeling *et al.*, 2008). En effet, plusieurs espèces d'abeilles, même

généralistes, présentent des préférences marquées pour des ressources spécifiques, et ne substituent pas totalement leur alimentation au profit d'une seule plante exotique invasive, surtout si le pollen de celle-ci est de qualité moindre. En revanche, chez les syrphes et les papillons, aucune relation significative n'a été détectée entre leur abondance et celle des fleurs natives, ce qui pourrait refléter une plus grande plasticité écologique ou une dépendance moindre à la diversité florale. Les papillons, strictement nectarivores à l'âge adulte, semblent davantage influencés par la disponibilité de quelques espèces florales très nectarifères, telles que *B. davidii*, plutôt que par la diversité globale de la flore (Bjerknes *et al.*, 2007; Dennis, 2009). Quant aux syrphes, leur large spectre trophique adulte et leur capacité à se déplacer efficacement dans le paysage pour trouver des ressources (Sommaggio, 1999), ainsi que la diversité de leurs habitats larvaires, pourraient expliquer leur moindre sensibilité apparente à l'abondance florale native. Ainsi, ces résultats montrent que si *B. davidii* peut favoriser directement certains pollinisateurs, la richesse spécifique et l'abondance des plantes natives restent des facteurs fondamentaux pour maintenir les communautés pollinisatrices les plus diversifiées et équilibrées (Stout & Morales, 2009; Montero-Castaño & Vilà, 2012). L'invasion peut ainsi masquer, mais non compenser, la perte fonctionnelle associée à la dégradation de la flore native.

Au niveau des pollinisateurs les plus abondants de *B. davidii*, l'impact du gradient d'invasion de *B. davidii* apparaît fortement variable, avec des gagnants et des perdants. Du côté des pollinisateurs favorisés, on retrouve avant tout des espèces généralistes et ubiquistes. Par exemple, les deux papillons les plus communs sur *B. davidii*, *Aglais io* (Paon-de-jour) et *Vanessa atalanta* (Vulcain), voient leur abondance augmenter significativement en fonction du pourcentage d'invasion, témoignant de leur affinité particulière pour les fleurs de *B. davidii*. Opportunistes des milieux rudéraux, ces deux Nymphalidés profitent amplement du nectar fourni par *B. davidii*, ce qui explique qu'ils soient parmi les visiteurs les plus fréquents sur cette plante et ils sont même totalement absents des sites lorsqu'il n'y a pas de *B. davidii* (Bjerknes *et al.*, 2007). À l'inverse, plusieurs espèces abondantes de syrphes subissent un déclin marqué le long du gradient d'invasion. C'est le cas des syrphes du genre *Eristalis*, notamment *E. arbustorum*, *E. nemorum* et *E. pertinax*, dont l'abondance diminue de manière significative dans les sites fortement envahis. D'autres syrphes, comme *Helophilus trivittatus*, *Melanostoma mellinum* ou *Sphaerophoria scripta*, présentent la même tendance négative significative. Ces espèces, bien que présentes sur les inflorescences de *B. davidii*, pourraient pâtir de la morphologie des fleurs de cette plante: leur proboscis relativement court limite l'accès au nectar

au fond des corolles tubulaires (Stang *et al.*, 2006). Si *B. davidii* remplace une partie des plantes natives à fleurs plus accessibles, ces syrphes perdent une source de nourriture facilement utilisable et voient leurs populations diminuer malgré sa présence. Du côté des abeilles, nos résultats montrent également une baisse significative de l'abondance de deux bourdons communs, *Bombus lapidarius* et *B. pascuorum*, dans les zones envahies. Bien que généralistes, ces abeilles sociales semblent ne pas trouver sur *B. davidii* de quoi maintenir leur population, probablement en raison de l'absence de certaines ressources (*i.e.*, pollen diversifié, floraisons étalées du printemps à l'automne) indispensables à leur cycle de vie (Vaudo *et al.*, 2015). En revanche, de nombreuses autres espèces parmi les plus fréquentes n'affichent pas de réaction significative vis-à-vis du gradient d'invasion (14 espèces d'abeilles, 5 papillons et 7 syrphes sur les 33 espèces analysées). Cette absence d'effet chez une proportion importante des pollinisateurs indique que certains taxons tolèrent ou contournent la domination de *B. davidii* sans que leur abondance en soit affectée. On peut supposer que ces espèces, souvent polylectiques, parviennent à exploiter à la fois *B. davidii* et les plantes natives restantes, maintenant ainsi leurs populations même en milieu envahi (Williams & Kremen, 2007).

L'invasion par *B. davidii* exerce des effets contrastés sur les communautés de pollinisateurs dans les carrières belges. D'un point de vue global, elle n'entraîne ni effondrement ni enrichissement majeur de la diversité pollinisatrice, la perte de certaines espèces étant compensée par le succès d'autres, selon un effet de remplacement fonctionnel déjà observé dans d'autres contextes d'invasion végétale (Montero-Castaño & Vilà, 2012). Une fraction de papillons diurnes bénéficie directement de la présence de *B. davidii*, tandis que certains syrphes et bourdons déclinent, vraisemblablement en lien avec la raréfaction de la flore native, dont dépend étroitement la nutrition larvaire des abeilles (Dennis, 2009; Vaudo *et al.*, 2015). Les effets directs de l'invasion sont donc réels mais partiels, et ne doivent pas masquer le rôle fondamental joué par la richesse et l'abondance des plantes natives, qui influencent fortement la structure des communautés pollinisatrices (Potts *et al.*, 2003; Ebeling *et al.*, 2008). Les résultats montrent clairement que le maintien d'une flore native diversifiée reste un levier central pour soutenir une diversité élevée d'abeilles et de papillons.

Toutefois, il est important de souligner que notre gradient d'étude s'arrête à une couverture maximale de 80% de surface envahie, ce qui pourrait ne pas capturer l'ensemble de la dynamique des impacts le long d'un gradient complet d'invasion. En effet, plusieurs travaux ont montré que les effets écologiques des plantes exotiques invasives ne sont pas toujours

linéaires, mais peuvent présenter des seuils critiques à partir desquels les impacts deviennent particulièrement marqués (Heneghan *et al.*, 2006; Gaertner *et al.*, 2014; O’Loughlin *et al.*, 2021). Par exemple, O’Loughlin *et al.* (2021) ont mis en évidence un seuil de 20% de couverture de *Tradescantia fluminensis* (une plante exotique invasive en Australie) au-delà duquel la richesse et l’abondance des espèces végétales natives chutent de manière significative. D’autres études soulignent que les impacts peuvent continuer à s’amplifier jusqu’à une couverture de 100%, lorsque la plante exotique invasive domine complètement la communauté végétale. Cela suggère que les réponses observées dans notre travail pourraient sous-estimer l’intensité des impacts potentiellement plus marqués à des niveaux d’invasion supérieurs à ceux que nous avons pu observer. Enfin, les espèces de pollinisateurs les plus abondantes observées sur *B. davidii* sont typiquement des généralistes opportunistes, adaptés aux milieux ouverts et rudéraux, confirmant que cette plante s’intègre dans le réseau de pollinisation en profitant avant tout à des espèces déjà favorisées par les perturbations (Stout & Morales, 2009). L’impact global de cette plante exotique invasive reste donc ambivalent: ressource nectarifère ponctuelle pour certains groupes, mais potentiellement néfaste à plus long terme via la dégradation des communautés florales natives (Bjerknes *et al.*, 2007).

#### 5.4. Altération des réseaux d’interactions plantes-pollinisateurs

Le quatrième objectif visait à évaluer si le gradient d’invasion par *B. davidii* modifie la structure des réseaux d’interactions entre plantes et pollinisateurs dans les carrières. Nous avons analysé plusieurs métriques de réseau (diversité des interactions, robustesse, spécialisation  $H2'$ ), et aucun effet significatif de l’invasion n’a été détecté sur ces paramètres. Les réseaux de pollinisation des sites fortement envahis conservent des caractéristiques globales comparables à ceux des sites peu ou pas envahis. Plus précisément, on note tout au plus une légère tendance à la baisse du nombre d’interactions distinctes et de la robustesse lorsque le recouvrement de *B. davidii* augmente, suggérant un appauvrissement potentiel des liens mutualistes dans les milieux très envahis, mais ces tendances restent statistiquement non confirmées dans notre échantillon. Nous n’avons donc pas mis en évidence de réduction formelle du nombre d’interactions liée à l’invasion. De même, la robustesse des réseaux ne varie pas significativement selon le taux d’invasion. Autrement dit, sur la base de notre échantillonnage local, les communautés fortement envahies par *B. davidii* ne seraient pas plus vulnérables à des extinctions en cascade que les communautés non envahies, malgré la domination d’une seule plante exotique invasive. Enfin, le niveau de spécialisation global du réseau ( $H2'$ ) demeure

inchangé en présence de *B. davidii*. Le degré de spécialisation des interactions reste similaire entre sites envahis et non envahis, ce qui suggère que l'introduction de *B. davidii* n'a pas entraîné de reconfiguration majeure vers des liens plus exclusifs ni vers un réseau plus généralisé. Cette stabilité apparente du réseau malgré l'invasion est cohérente avec d'autres études montrant que les réseaux mutualistes peuvent conserver leur structure globale même lorsque la composition des espèces change, notamment grâce à la redondance fonctionnelle des pollinisateurs et à la flexibilité comportementale de nombreuses espèces généralistes (Tylianakis *et al.*, 2010; Heleno *et al.*, 2012). Cela souligne que les réseaux d'interactions peuvent être relativement résilients à certaines formes de perturbations, du moins à court terme. Cependant, il est également possible que certains effets de l'invasion sur la structure des réseaux ne se manifestent que sur des échelles temporelles plus longues, ou à des gradients d'invasions plus élevés (maximum 80% dans notre cas). Des modifications subtiles ou différées pourraient ainsi être sous-estimées dans le cadre de notre étude, comme cela a été suggéré pour d'autres plantes exotiques invasives dans des réseaux d'interactions (Traveset & Richardson, 2014). Enfin, la relative stabilité du niveau de spécialisation observée pourrait s'expliquer par la dominance d'espèces pollinisatrices généralistes dans notre système, capables d'intégrer rapidement une ressource florale abondante et accessible comme *B. davidii*, sans perturber fortement l'architecture globale du réseau (Fontaine *et al.*, 2011). Nos résultats suggèrent que, dans les conditions écologiques et temporelles considérées ici, *B. davidii* ne provoque pas de reconfiguration significative du réseau plantes-pollinisateurs, bien que de premiers signes de simplification apparaissent. Le maintien de cette résilience fonctionnelle pourrait néanmoins masquer une dégradation progressive des interactions plus fines, en particulier pour les espèces spécialisées ou moins abondantes.

## 5.5. Conclusion

Notre étude sur l'invasion de *Buddleja davidii* dans des carrières belges a mis en évidence trois résultats principaux. Premièrement, cette plante exotique invasive peut réduire la diversité spécifique de la flore native. Bien que le nombre d'espèces natives reste relativement stable, l'abondance et la diversité des fleurs natives chutent avec l'intensité de l'invasion, entraînant une homogénéisation de la communauté végétale dominée par *B. davidii*. Deuxièmement, *B. davidii* est fortement attractif pour certains pollinisateurs, notamment les papillons, dont l'abondance augmente dans les sites envahis. En revanche, les abeilles sauvages en profitent peu, tandis que les syrphes déclinent. Ce paradoxe, entre la fréquentation élevée des syrphes

sur *B. davidii* et leur raréfaction, pourrait refléter un piège écologique lié à la diminution des ressources nécessaires aux stades larvaires et à la flore native. L'avantage lié à la présence de *B. davidii* semble donc principalement bénéficier à des pollinisateurs généralistes. Troisièmement, l'invasion tend à réduire la diversité des interactions plantes-pollinisateurs et à simplifier les réseaux de pollinisation. Même si la baisse du nombre total d'interactions n'est pas significative, une perte de complexité est observée, suggérant une diminution de la robustesse du système à long terme.

Ces résultats soulignent que l'invasion de *B. davidii* exerce des effets contrastés, masquant parfois une perte de diversité par le remplacement fonctionnel de certaines espèces par d'autres. Les pollinisateurs généralistes peuvent maintenir un certain niveau d'activité, mais au prix d'une homogénéisation des communautés et d'un appauvrissement des fonctions écologiques associées à la diversité native. De plus, notre étude n'a examiné l'invasion que jusqu'à un niveau de couverture de 80 %, et il est probable que des effets plus marqués apparaissent dans des situations où *B. davidii* devient totalement dominante. Ces tendances soulèvent des inquiétudes quant à la résilience des communautés écologiques dans des milieux pionniers comme les carrières. En monopolisant l'espace et les pollinisateurs, cette espèce exotique invasive pourrait affaiblir les interactions au détriment des plantes natives.

Plusieurs recommandations peuvent être formulées à partir de ces constats. Il est essentiel de mettre en place un suivi régulier de l'expansion des espèces exotiques invasives afin de détecter précocement les impacts potentiels. Dans les sites sensibles ou abritant des espèces rares, la réduction de la couverture de *B. davidii* pourrait contribuer à préserver la flore native et à soutenir des communautés de pollinisateurs plus diversifiées. Des actions de restauration ciblées peuvent permettre de réintroduire des plantes locales et de rétablir des réseaux d'interactions plus complexes. Un suivi à long terme des réseaux de pollinisation dans les sites envahis permettrait de détecter d'éventuels effets différés de l'invasion et de vérifier si la résilience observée à court terme perdure. Enfin, des recherches complémentaires seraient utiles pour évaluer le succès reproducteur des plantes natives dans les milieux envahis, ainsi que l'évolution des réseaux de pollinisation à long terme. Une gestion réfléchie repose sur la compréhension fine des effets, qu'ils soient positifs ou négatifs, afin de concilier les enjeux de biodiversité et de résilience dans ces écosystèmes anthropisés.

## 5.6. Perspectives

De nombreuses pistes de recherche émergent: mise en place d'un suivi temporel pour capter les effets retardés de l'invasion, une analyse plus fine des réseaux de pollinisations avec la récolte des pollens sur les pollinisateurs, si *B. davidii* peut être toxique dans la diète des pollinisateurs ou pour d'autres plantes, étudier une gamme de gradient plus complète, expérimentations de gestion pour tester l'efficacité de l'éradication partielle ou de la restauration de plantes natives, études plus fines des interactions spécifiques (compétition ou facilitation de pollinisation), extension à d'autres groupes d'organismes (autres mutualismes ou antagonismes impliquant *B. davidii*), et comparaisons entre différents contextes écologiques d'invasion. Ces perspectives convergent vers un même objectif: mieux comprendre les multiples facettes de l'impact de *Buddleja davidii* sur les écosystèmes, afin de pouvoir anticiper et atténuer ses effets négatifs tout en tirant parti, le cas échéant, de certains effets positifs ponctuels (comme le soutien aux papillons) de manière éclairée.

# Références

Ackerman, J. D. (2000). Abiotic pollen and pollination: ecological, functional, and evolutionary perspectives. *Pollen and pollination*, 167-185. [https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6306-1\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6306-1_9)

Afreen, T., Rajak, P., & Singh, H. (2023). Invasion by *Hyptis suaveolens* modifies the effects of altered rainfall variability on nutrient cycling across seasons in a dry tropical grassland experiment. *Ecoscience*, 30(3-4), 170-186. <https://doi.org/10.1080/11956860.2024.2311824>

Aizen, M. A., Morales, C. L., & Morales, J. M. (2008). Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS biology*, 6(2), e31. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060031>

Akhalkatsi, M., Arabuli, G., & Togonidze, N. (2018). Plant species composition and diversity on the calcareous soils in around the limestone quarry in Georgia, Caucasus region. *MOJ Food Processing & Technology*, 6(3), 251-256. <https://doi.org/10.15406/mojfpt.2018.06.00172>

Albrecht, M., Padrón, B., Bartomeus, I., & Traveset, A. (2014). Consequences of plant invasions on compartmentalization and species' roles in plant–pollinator networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1788), 20140773. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0773>

Alston, K. P., & Richardson, D. M. (2006). The roles of habitat features, disturbance, and distance from putative source populations in structuring alien plant invasions at the urban/wildland interface on the Cape Peninsula, South Africa. *Biological Conservation*, 132(2), 183-198. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.03.023>

Ballesteros, M., Vítovcová, K., Řehouňková, K., Müllerová, A., Janečková, P., Pospíšilová, P., & Prach, K. (2021). Alien species in vegetation succession: participation, temporal trends and determining factors in various central European series. *Biological Invasions*, 23(11), 3435-3445. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02587-4>

Barkmann, F., Huemer, P., Tappeiner, U., Tasser, E., & Rüdiger, J. (2023). Standardized butterfly surveys: comparing transect counts and area-time counts in insect

monitoring. *Biodiversity and Conservation*, 32(3), 987-1004. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02534-2>

Bartomeus, I., Vila, M., & Santamaría, L. (2008). Contrasting effects of invasive plants in plant–pollinator networks. *Oecologia*, 155, 761–770. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0946-1>

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(16), 9383-9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>

Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38(1), 567-593. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>

Bascompte, J., & Scheffer, M. (2023). The resilience of plant–pollinator networks. *Annual Review of Entomology*, 68(1), 363-380. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120120-102424>

Basilio, A. M., Medan, D., Torretta, J. P., & Bartoloni, N. J. (2006). A year-long plant-pollinator network. *Austral Ecology*, 31(8), 975-983. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01666.x>

Bellingham, P. J., Peltzer, D. A., & Walker, L. R. (2005). Contrasting impacts of a native and an invasive exotic shrub on flood-plain succession. *Journal of Vegetation Science*, 16(1), 135-142. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02347.x>

Benitez, D. M., Loh, R., Tunison, T., Zimmer, N. G., Makaike, J., Mattos, R., & Casali, M. (2012). The distribution of invasive plant species of concern in the Kīlauea and Mauna Loa strip areas of Hawai ‘i Volcanoes National Park, 2000-2010.

Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal statistical society: series B (Methodological)*, 57(1), 289-300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>

Bergerot, B., Fontaine, B., Renard, M., Cadi, A., & Julliard, R. (2010). Preferences for exotic flowers do not promote urban life in butterflies. *Landscape and Urban Planning*, 96(2), 98-107. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.02.007>

Bétard, F. (2013). Patch-scale relationships between geodiversity and biodiversity in hard rock quarries: case study from a disused quartzite quarry in NW France. *Geoheritage*, 5(2), 59-71. <https://doi.org/10.1007/s12371-013-0078-4>

Bjerknes, A. L., Totland, Ø., Hegland, S. J., & Nielsen, A. (2007). Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species?. *Biological conservation*, 138(1-2), 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.04.015>

Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC ecology*, 6, 1-12. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>

Boer, E. (2014). *Risk assessment Cotoneaster*. Naturalis biodiversity center.

Bomanowska, A. N. N. A., & Adamowski, W. O. J. C. I. E. C. H. (2012). Alien plant species in secondary succession. *Thaiszia, Journal of Botany*, 22, 121-142. <http://www.bz.upjs.sk/thaiszia>

Bond, W. J. (1994). Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 344(1307), 83-90. <https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0055>

Boršić, I. (2018). Querries in Smerovišće (Zagreb County, Croatia)-where *Buddleja davidii* Franch. went wild. *Glasnik Hrvatskog botaničkog društva*, 6(1), 12-17. <https://hrcak.srce.hr/196414>

Boscutti, F., Vianello, A., Bozzato, F., & Casolo, V. (2017). Vegetation structure, species life span, and exotic status elucidate plant succession in a limestone quarry reclamation. *Restoration ecology*, 25(4), 595-604. <https://doi.org/10.1111/rec.12476>

Bossdorf, O., Lipowsky, A., & Prati, D. (2008). Selection of preadapted populations allowed *Senecio inaequidens* to invade Central Europe. *Diversity and Distributions*, 14(4), 676-685. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00471.x>

*Buddleja davidii* Franch. in GBIF Secretariat (2023). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei>

Branquart E., Vanderhoeven S., Van Landuyt W., Van Rossum F., Verloove F (2007). Invasive Alien Species in Belgium: Buddleja davidii. <https://ias.biodiversity.be/species/show/44>

Breeze, T. D., Bailey, A. P., Balcombe, K. G., & Potts, S. G. (2011). Pollination services in the UK: How important are honeybees? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 142(3-4), 137-143. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.03.020>

Brooks, M. L., D'antonio, C. M., Richardson, D. M., Grace, J. B., Keeley, J. E., DiTomaso, J. M., ... & Pyke, D. (2004). Effects of invasive alien plants on fire regimes. *BioScience*, 54(7), 677-688. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0677:EOIAP0\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0677:EOIAP0]2.0.CO;2)

Brown, B. J., Mitchell, R. J., & Graham, S. A. (2002). Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. *Ecology*, 83(8), 2328-2336. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2328:CFPBAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2328:CFPBAI]2.0.CO;2)

Brown, M. J., & Paxton, R. J. (2009). The conservation of bees: a global perspective. *Apidologie*, 40(3), 410-416. <https://doi.org/10.1126/science.1255957>

Brown, M. J. (2022). Complex networks of parasites and pollinators: moving towards a healthy balance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 377(1853), 20210161. <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0161>

Bruner, L. L., Eakes, D. J., Keever, G. J., Baier, J. W., Stuart Whitman, C., Knight, P. R., & Altland, J. E. (2006). Butterfly feeding preferences for Buddleja selections in the landscape. *Journal of Environmental Horticulture*, 24(1), 39-44. <https://doi.org/10.24266/0738-2898-24.1.39>

Campbell, C., Yang, S., Albert, R., & Shea, K. (2011). A network model for plant–pollinator community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(1), 197-202. <https://doi.org/10.1073/pnas.1008204108>

Carvalho, L. G., Barbosa, E. R. M., & Memmott, J. (2008). Pollinator networks, alien species and the conservation of rare plants: *Trinia glauca* as a case study. *Journal of Applied Ecology*, 45(5), 1419-1427. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01518.x>

Carvalho, L. G., Biesmeijer, J. C., Benadi, G., Fründ, J., Stang, M., Bartomeus, I., ... & Kunin, W. E. (2014). The potential for indirect effects between co-flowering plants via shared pollinators depends on resource abundance, accessibility and relatedness. *Ecology letters*, 17(11), 1389-1399. <https://doi.org/10.1111/ele.12342>

Carvalho, C., Oliveira, A., Caeiro, E., Miralto, O., Parrinha, M., Sampaio, A., ... & Salgueiro, P. A. (2022). Insect pollination services in actively and spontaneously restored quarries converge differently to natural reference ecosystem. *Journal of Environmental Management*, 318, 115450. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.115450>

Charles, H., & Dukes, J. S. (2007). Impacts of invasive species on ecosystem services. *Biological invasions*, 217-237.

Chen, G., Gong, W. C., Ge, J., Dunn, B. L., & Sun, W. B. (2012). Floral scents of typical *Buddleja* species with different pollination syndromes. *Biochemical Systematics and Ecology*, 44, 173-178. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2012.05.010>

Chen, G., Gong, W., Ge, J., Dunn, B. L., & Sun, W. (2014). Inflorescence scent, color, and nectar properties of “butterfly bush” (*Buddleja davidii*) in its native range. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(3-4), 172-178. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.02.003>

Chengxu, W., Mingxing, Z., Xuhui, C., & Bo, Q. (2011). Review on allelopathy of exotic invasive plants. *Procedia Engineering*, 18, 240-246. <https://doi.org/10.1016/j.proeng.2011.11.038>

Christenhusz, M. J., & Byng, J. W. (2016). The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*, 261(3), 201-217. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.261.3.1>

Closset-Kopp, D., Saguez, R., & Decocq, G. (2011). Differential growth patterns and fitness may explain contrasted performances of the invasive *Prunus serotina* in its exotic range. *Biological Invasions*, 13, 1341-1355. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9893-6>

Connell, J. H., & Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The american naturalist*, 111(982), 1119-1144.

Council, I. U. C. N. (2000, February). Guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. In Prepared by the IUCN/ SSC Invasive Species Specialist Group (ISSG) and approved by the 51st Meeting of the IUCN Council, Gland Switzerland.

Crane, P. R., Friis, E. M., & Pedersen, K. R. (1995). The origin and early diversification of angiosperms. *Nature*, 374(6517), 27-33. <https://doi.org/10.1038/374027a0>

Crepet, W. L. (1984). Advanced (constant) insect pollination mechanisms: pattern of evolution and implications vis-à-vis angiosperm diversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 607-630. <https://doi.org/10.2307/2399041>

Dagnelie, C. (2023). Diversité et valeur conservatoire des communautés végétales en milieux pionniers dans les friches urbaines et périurbaines de Liège et Charleroi. <http://hdl.handle.net/2268.2/19347>

Davis, B. N. K. (1982). *Ecology of quarries: the importance of natural vegetation* (Vol. 11). NERC/ITE.

Davis, M. A., Grime, J. P., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of ecology*, 88(3), 528-534. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>

Dennis, R. L. (2009). Ecology of butterflies in Europe—where are we now and where to go?. <https://nora.nerc.ac.uk/id/eprint/8315>

Dennis, R. L., Dennis, M. P., & Hardy, P. B. (2014). The importance of proximate nectar and mate location resources for the generalist butterfly *Aglais io* (Linnaeus, 1758)(Lepidoptera: Nymphalidae). *Entomologist's Gazette*, 65, 233-238.

Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Hutchison, M. A., Ewers, R. M., & Gemmill, N. J. (2005). Are invasive species the drivers of ecological change?. *Trends in ecology & evolution*, 20(9), 470-474. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.006>

Donaldson, J. E., Hui, C., Richardson, D. M., Robertson, M. P., Webber, B. L., & Wilson, J. R. (2014). Invasion trajectory of alien trees: the role of introduction pathway and planting history. *Global Change Biology*, 20(5), 1527-1537. <https://doi.org/10.1111/gcb.12486>

Dostál, P., Müllerová, J., Pyšek, P., Pergl, J., & Klínerová, T. (2013). The impact of an invasive plant changes over time. *Ecology letters*, 16(10), 1277-1284. <https://doi.org/10.1111/ele.12166>

Drossart, M., Michez, D., & Vanderplanck, M. (2017). Invasive plants as potential food resource for native pollinators: A case study with two invasive species and a generalist bumble bee. *Scientific Reports*, 7(1), 16242. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-16054-5>

Dukes, J. S., & Mooney, H. A. (1999). Does global change increase the success of biological invaders?. *Trends in ecology & evolution*, 14(4), 135-139. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01554-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01554-7)

Ebeling, A., Klein, A. M., Schumacher, J., Weisser, W. W., & Tschardtke, T. (2008). How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits?. *Oikos*, 117(12), 1808-1815. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16819.x>

Ebeling, Susan and Tallent-Halsell, Nita, *cabicompendium.10314*, CABI Compendium, CABI International, *Buddleja davidii* (butterfly bush), (2022) <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.10314>

Engineers, A. C. M., & Colloty, B. (2019). MT COKE QUARRY, KING WILLIAMS TOWN IN THE EASTERN CAPE PROVINCE AQUATIC IMPACT ASSESSMENT.

Environmental, G., & West, S. (2019). AROAMS QUARRY.

Ewel, J. J., & Putz, F. E. (2004). A place for alien species in ecosystem restoration. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(7), 354-360. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0354:APFASI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0354:APFASI]2.0.CO;2)

Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., & Thomson, J. D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 35(1), 375-403. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347>

Fiedler, A. K., Landis, D. A., & Arduser, M. (2012). Rapid shift in pollinator communities following invasive species removal. *Restoration Ecology*, 20(5), 593-602. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2011.00820.x>

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(1), e1. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040001>

Fontaine, C., Guimarães Jr, P. R., Kéfi, S., Loeuille, N., Memmott, J., van Der Putten, W. H., ... & Thébault, E. (2011). The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks. *Ecology letters*, 14(11), 1170-1181. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01688.x>

Forest & Kim Starr. (2000, 6 juillet). *Buddleia de David*. [https://fr.wikipedia.org/wiki/Buddleia\\_de\\_David#/media/Fichier:Starr-000706-9001-Buddleja\\_davidii-flowers-Kula-Maui\\_\(24448103401\).jpg](https://fr.wikipedia.org/wiki/Buddleia_de_David#/media/Fichier:Starr-000706-9001-Buddleja_davidii-flowers-Kula-Maui_(24448103401).jpg)

Funk, J. L. (2013). The physiology of invasive plants in low-resource environments. *Conservation physiology*, 1(1), cot026. <https://doi.org/10.1093/conphys/cot026>

Gaertner, M., Biggs, R., Te Beest, M., Hui, C., Molofsky, J., & Richardson, D. M. (2014). Invasive plants as drivers of regime shifts: identifying high-priority invaders that alter feedback relationships. *Diversity and Distributions*, 20(7), 733-744. <https://doi.org/10.1111/ddi.12182>

Garbuzov, M., Samuelson, E. E., & Ratnieks, F. L. (2015). Survey of insect visitation of ornamental flowers in Southover Grange garden, Lewes, UK. *Insect Science*, 22(5), 700-705. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12162>

Garibaldi, L. A., Gomez Carella, D. S., Nabaes Jodar, D. N., Smith, M. R., Timberlake, T. P., & Myers, S. S. (2022). Exploring connections between pollinator health and human health. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 377(1853), 20210158. <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0158>

Garratt, M. P., Breeze, T. D., Jenner, N., Polce, C., Biesmeijer, J. C., & Potts, S. G. (2014). Avoiding a bad apple: Insect pollination enhances fruit quality and economic

value. *Agriculture, ecosystems & environment*, 184, 34-40.  
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.10.032>

Gentili, R., Gilardelli, F., Ciappetta, S., Ghiani, A., & Citterio, S. (2015). Inducing competition: intensive grassland seeding to control *Ambrosia artemisiifolia*. *Weed Research*, 55(3), 278-288. <https://doi.org/10.1111/wre.12143>

Gérard, M., Vanderplanck, M., Wood, T., & Michez, D. (2020). Global warming and plant–pollinator mismatches. *Emerging topics in life sciences*, 4(1), 77-86.  
<https://doi.org/10.1042/ETLS20190139>

Gerlach, G., & Schill, R. (1991). Composition of orchid scents attracting euglossine bees. *Botanica Acta*, 104(5), 379-384. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1991.tb00245.x>

Geslin, B., Gauzens, B., Thébault, E., & Dajoz, I. (2013). Plant pollinator networks along a gradient of urbanisation. *PloS one*, 8(5), e63421. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063421>

Gioria, M., & Osborne, B. A. (2014). Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs. *Frontiers in plant science*, 5, 501.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00501>

Gmihail. (2012, 30 avril). *File : Buddleja davidii seeds.jpg - Wikimedia Commons*.  
[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Buddleja\\_davidii\\_seeds.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Buddleja_davidii_seeds.jpg)

Godínez-Álvarez, H. É. C. T. O. R. (2004). Pollination and seed dispersal by lizards: a review. *Revista chilena de historia natural*, 77(3), 569-577.

Golding, Y. C., & Edmunds, M. (2000). Behavioural mimicry of honeybees (*Apis mellifera*) by droneflies (Diptera: Syrphidae: *Eristalis* spp.). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1446), 903-909. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1088>

Gonzalez, N., Fournier, M., Buitenhuis, R., & Lucas, E. (2024). Artificial Adult Diet as a New Tool for Improving a Biocontrol Program with Predatory Hoverflies. *Agriculture*, 14(4), 527. <https://doi.org/10.3390/agriculture14040527>

Goulson, D., & Hughes, W. O. (2015). Mitigating the anthropogenic spread of bee parasites to protect wild pollinators. *Biological Conservation*, *191*, 10-19. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.06.023>

Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., & Rotheray, E. L. (2015). Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, *347*(6229), 1255957. <https://doi.org/10.1126/science.1255957>

Gottsberger, G. (1977). Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. In *Flowering Plants: Evolution and Classification of Higher Categories Symposium, Hamburg, September 8–12, 1976* (pp. 211-226). Vienna: Springer Vienna. [https://doi.org/10.1007/978-3-7091-7076-2\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-7091-7076-2_14)

Griffiths, Paul. (2023). Buddleja davidii's Role in Facilitation in an Emergent Novel Ecosystem in Cornwall's China Clay Landscape. <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.2.11162.04803>

Gunarathna, M. D. A. M., & Ranwala, S. M. W. (2017). Assessment of Impacts Caused by Granite Quarries on Vegetation: A Case Study in the Kalutara District. In *Proceedings of International Forestry and Environment Symposium* (Vol. 22). <https://doi.org/10.31357/fesympo.v22i0.3399>

Hahn, M., & Brühl, C. A. (2016). The secret pollinators: an overview of moth pollination with a focus on Europe and North America. *Arthropod-Plant Interactions*, *10*, 21-28. <https://doi.org/10.1007/s11829-016-9414-3>

Hedtke, S. M., Patiny, S., & Danforth, B. N. (2013). The bee tree of life: a supermatrix approach to apoid phylogeny and biogeography. *BMC evolutionary biology*, *13*, 1-13. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-138>

Heinrich, B., & Raven, P. H. (1972). Energetics and pollination ecology: the energetics of pollinators may have wide implications in floral biology and community ecology. *Science*, *176*(4035), 597-602. <https://doi.org/10.1126/science.176.4035.597>

Hejda, M., Pyšek, P., & Jarošík, V. (2009). Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of ecology*, *97*(3), 393-403. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01480.x>

Heleno, R., Devoto, M., & Pocock, M. (2012). Connectance of species interaction networks and conservation value: is it any good to be well connected?. *Ecological indicators*, *14*(1), 7-10. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.06.032>

Heneberg, P., Bogusch, P., & Řehounek, J. (2013). Sandpits provide critical refuge for bees and wasps (Hymenoptera: Apocrita). *Journal of Insect Conservation*, *17*, 473-490. <https://doi.org/10.1007/s10841-012-9529-5>

Heneberg, P., Bogusch, P., Černý, J., Žáček, P., & Karlík, P. (2025). Invasive plant serves as an important complementary food resource for diverse pollinators in anthropogenic environments at the end of the flowering season. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *387*, 109627. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2025.109627>

Heneghan, L., Fatemi, F., Umek, L., Grady, K., Fagen, K., & Workman, M. (2006). The invasive shrub European buckthorn (*Rhamnus cathartica*, L.) alters soil properties in Midwestern US woodlands. *Applied Soil Ecology*, *32*(1), 142-148. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.03.009>

Horan, S. (2021). The Ecology and Management of Ballybrack woods and Beaumont quarry: an exercise in urban greenspace management. <https://hdl.handle.net/10468/12135>

Horn, H. S. (1974). The ecology of secondary succession. *Annual review of ecology and systematics*, 25-37. <https://www.jstor.org/stable/2096878>

Huang, H., Tu, C., & D'Odorico, P. (2021). Ecosystem complexity enhances the resilience of plant-pollinator systems. *One Earth*, *4*(9), 1286-1296. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.08.008>

Inouye, D. W. (1980). The effect of proboscis and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by bumblebees. *Oecologia*, *45*, 197-201. <https://doi.org/10.1007/BF00346460>

Jogan, N. (2018). When did *Buddleja davidii* become invasive in Slovenia?. *Natura Sloveniae*, 20(1), 5-17. <https://doi.org/10.14720/ns.20.1.5-17>

Kaiser-Bunbury, C. N., Muff, S., Memmott, J., Müller, C. B., & Caflisch, A. (2010). The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology letters*, 13(4), 442-452. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01437.x>

Kalusová, V., Čeplová, N., Danihelka, J., Večeřa, M., Pyšek, P., Albert, A., ... & Axmanová, I. (2024). Alien plants of Europe: an overview of national and regional inventories. *Preslia*, 96(2), 149-182. <https://dx.doi.org/10.23855/preslia.2024.149>

Karise, R. (2007). *Foraging behaviour and physiology of bees: impact of insecticides* (Doctoral dissertation, Eesti Maaülikool).

Keith Lindsey, J. (2006). *Ecology of Commanster - Eristalis pertinax*. Ecology of Commanster.

<https://www.commanster.eu/Commanster/Insects/Flies/SpFlies/Eristalis.pertinax.html>

Keith Lindsey, J. (2007). *Ecology of Commanster - Melanostoma mellinum*. Ecology of Commanster.

<https://www.commanster.eu/Commanster/Insects/Flies/SpFlies/Melanostoma.mellinum.html>

King, J. R., & Brooks, R. M. (1947). The terminology of pollination. *Science*, 105(2728), 379-380. <https://doi.org/10.1126/science.105.2728.379>

King, V. M., & Sargent, R. D. (2012). Presence of an invasive plant species alters pollinator visitation to a native. *Biological Invasions*, 14, 1809-1818. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0191-3>

Klein, A. M., Vaissière, 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(1608), 303-313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>

Knudsen, J. T., Eriksson, R., Gershenzon, J., & Ståhl, B. (2006). Diversity and distribution of floral scent. *The botanical review*, 72(1), 1-120. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2006\)72\[1:DADOFS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2006)72[1:DADOFS]2.0.CO;2)

Kovács-Hostyánszki, A., Szigeti, V., Miholcsa, Z., Sándor, D., Soltész, Z., Török, E., & Fenesi, A. (2022). Threats and benefits of invasive alien plant species on pollinators. *Basic and Applied Ecology*, 64, 89-102. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.07.003>

Kumschick, S., Bacher, S., Dawson, W., Heikkilä, J., Sendek, A., Pluess, T., ... & Kuhn, I. (2012). A conceptual framework for prioritization of invasive alien species for management according to their impact. doi:10.3897/neobiota.15.3323. Labandeira, C. C. (2010). The pollination of mid Mesozoic seed plants and the early history of long-proboscid insects 1, 2, 3. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 97(4), 469-513. <https://doi.org/10.3417/2010037>

Larson, D. L., Rabie, P. A., Droege, S., Larson, J. L., & Haar, M. (2016). Exotic plant infestation is associated with decreased modularity and increased numbers of connectors in mixed-grass prairie pollination networks. *PLoS One*, 11(5), e0155068. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155068>

Liu, J. H., Wan, J. S., Rutherford, S., Al-Namazi, A., Liu, H., Dai, Z. C., ... & Du, D. L. (2022). Are iron-rich calcareous mine sites easily invaded by invasive plant species?. *Diversity*, 14(11), 986. <https://doi.org/10.3390/d14110986>

Lombardi, T., Palestini, V., & Bertacchi, A. (2015). Floristic and vegetational characterization of degraded areas in the province of Pisa: the case of a dismissed quarry and the neighboring territory (Municipality of Vecchiano). In *110° Congresso della Società Botanica Italiana: abstracts, keynote lectures, communications, posters* (pp. 137-137). Società Botanica Italiana. <https://hdl.handle.net/11568/755765>

Loru, L., Sassu, A., Fois, X., & Pantaleoni, R. A. (2010, January). Ethyl acetate: a possible alternative for anaesthetizing insects. In *Annales de la Société entomologique de France* (Vol. 46, No. 3-4, pp. 422-424). Taylor & Francis Group. <https://doi.org/10.1080/00379271.2010.10697677>

Loy, X., & Brosi, B. J. (2022). The effects of pollinator diversity on pollination function. *Ecology*, 103(4), e3631. <https://doi.org/10.1002/ecy.3631>

Lu, C., Hung, Y. T., & Cheng, Q. (2020). A review of sub-lethal neonicotinoid insecticides exposure and effects on pollinators. *Current Pollution Reports*, 6, 137-151. <https://doi.org/10.1007/s40726-020-00142-8>

Lucas, A., Bodger, O., Brosi, B. J., Ford, C. R., Forman, D. W., Greig, C., ... & De Vere, N. (2018). Generalisation and specialisation in hoverfly (Syrphidae) grassland pollen transport networks revealed by DNA metabarcoding. *Journal of Animal Ecology*, 87(4), 1008-1021. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12828>

Maebe, L., Gillet, L., Mercken, K., Seleck, M., Dufrière, M., Boeraeve, F., & Mahy, G. (2021). Ecosystem services assessment in the Extractive sector-Lessons from the Life in Quarries project. <https://hdl.handle.net/2268/266158>

Maggi, T., Pardo, L., & Chreil, R. (2024). Pollinator Diversity: Essential for Ecosystem Health and Food Security. *Pollinators*, 7, 41-58.

Martins, A. C., Melo, G. A., & Renner, S. S. (2014). The corbiculate bees arose from New World oil-collecting bees: Implications for the origin of pollen baskets. *Molecular phylogenetics and evolution*, 80, 88-94. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.07.003>

MAVRIČ, A., & KRAJŠEK, S. S. (2017). Razširjenost in razmnoževanje Davidove budleje (*Buddleja davidii*) v Sloveniji. *Hladnikia*, 40.

Memmott, J., & Waser, N. M. (2002). Integration of alien plants into a native flower–pollinator visitation web. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1508), 2395-2399. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2174>

Memmott, 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(1557), 2605-2611. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2909>

Middleton, B. A. (2019). Invasive plant species. *Encyclopedia of Ecology, 2nd ed.; Fath, B., Ed*, 431-440.

Mollie E. Brooks, Kasper Kristensen, Koen J. van Benthem, Arni Magnusson, Casper W. Berg, Anders Nielsen, Hans J. Skaug, Martin Maechler and Benjamin M. Bolker (2017).

glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2), 378-400. doi: 10.32614/RJ-2017-066.

Montagnani, C., Gentili, R., Brundu, G., Caronni, S., & Citterio, S. (2022). Accidental introduction and spread of top invasive alien plants in the European Union through human-mediated agricultural pathways: What should we expect?. *Agronomy*, 12(2), 423. <https://doi.org/10.3390/agronomy12020423>

Montero-Castaño, A., & Vilà, M. (2012). Impact of landscape alteration and invasions on pollinators: A meta-analysis. *Journal of Ecology*, 100(4), 884–893. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.01968.x>

Monty, A., Jorion, A., Pitz, C., Géron, C., & Mahy, G. (2019). Alien invasive plants in Belgian limestone quarries. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*. <https://hdl.handle.net/2268/244627>

Morales, C. L., & Traveset, A. (2009). A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecology letters*, 12(7), 716-728. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01319.x>

Müller, A. (1996). Convergent evolution of morphological specializations in Central European bee and honey wasp species as an adaptation to the uptake of pollen from nototribic flowers (Hymenoptera, Apoidea and Masaridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 57(3), 235-252. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1996.tb00311.x>

Municipality, T. L., & District, W. (2024). TERRESTRIAL BIODIVERSITY COMPLIANCE STATEMENT FOR THE PROPOSED RUIGTEVLEY QUARRY PROJECT.

Novianti, V. (2020, April). Can pioneer become invasive?. In *AIP Conference Proceedings* (Vol. 2231, No. 1). AIP Publishing. <https://doi.org/10.1063/5.0002489>

O'Loughlin, L. S., Panetta, F. D., & Gooden, B. (2021). Identifying thresholds in the impacts of an invasive groundcover on native vegetation. *Scientific Reports*, 11(1), 20512. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-98667-5>

Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Carvalho G,

Chirico M, De Caceres M, Durand S, Evangelista H, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill M, Lahti L, McGlenn D, Ouellette M, Ribeiro Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak C, Weedon J (2024). *\_vegan: Community Ecology Package\_*. R package version 2.6-8, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(50), 19891-19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>

Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos*, *120*(3), 321-326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>

Olynyk, M., Westwood, A. R., & Koper, N. (2021). Effects of natural habitat loss and edge effects on wild bees and pollination services in remnant prairies. *Environmental Entomology*, *50*(3), 732-743. <https://doi.org/10.1093/ee/nvaa186>

Orford, K. A., Vaughan, I. P., & Memmott, J. (2015). The forgotten flies: the importance of non-syrphid Diptera as pollinators. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*, *282*(1805), 20142934. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2934>

Padrón, B., Traveset, A., Biedenweg, T., Díaz, D., Nogales, M., & Olesen, J. M. (2009). Impact of alien plant invaders on pollination networks in two archipelagos. *PLoS One*, *4*(7), e6275. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006275>

Palmer, M. A., Bernhardt, E. S., Schlesinger, W. H., Eshleman, K. N., Foufoula-Georgiou, E., Hendryx, M. S., ... & Wilcock, P. R. (2010). Mountaintop mining consequences. *Science*, *327*(5962), 148-149. <https://doi.org/10.1126/science.1180543>

Parra-Tabla, V., Angulo-Pérez, D., Albor, C., Campos-Navarrete, M. J., Tun-Garrido, J., Sosenski, P., ... & Arceo-Gómez, G. (2019). The role of alien species on plant-floral visitor network structure in invaded communities. *PLoS One*, *14*(11), e0218227. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0218227>

Parra-Tabla, V., & Arceo-Gómez, G. (2021). Impacts of plant invasions in native plant–pollinator networks. *New Phytologist*, *230*(6), 2117-2128. <https://doi.org/10.1111/nph.17339>

Pearson, D. E. (2009). Invasive plant architecture alters trophic interactions by changing predator abundance and behavior. *Oecologia*, *159*(3), 549-558. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1241-5>

Petanidou, T., Kallimanis, A. S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S. P., & Pantis, J. D. (2008). Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology letters*, *11*(6), 564-575. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01170.x>

Pinheiro, L. A., Torres, L. M., Raimundo, J., & Santos, S. A. (2015). Effects of pollen, sugars and honeydew on lifespan and nutrient levels of *Episyrphus balteatus*. *BioControl*, *60*, 47-57. <https://doi.org/10.1007/s10526-014-9621-8>

Pitz, C., Mahy, G., Harzé, M., Uyttenbroeck, R., & Monty, A. (2019). Comparison of mining spoils to determine the best substrate for rehabilitating limestone quarries by favoring native grassland species over invasive plants. *Ecological engineering*, *127*, 510-518. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.10.004>

Porto, R.G., de Almeida, R.F., Cruz-Neto, O. *et al.* Pollination ecosystem services: A comprehensive review of economic values, research funding and policy actions. *Food Sec.* **12**, 1425–1442 (2020). <https://doi.org/10.1007/s12571-020-01043-w>

Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in ecology & evolution*, *25*(6), 345-353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>

Potts, S. G., Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, H. T., Biesmeijer, J. C., Breeze, T. D., Dicks, L. V., ... & Vanbergen, A. J. (2016). *The assessment report on pollinators, pollination and food production: summary for policymakers*. Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.

du Preez, P. J. (2019). Proposed expansion of an existing rock quarry on the farm Driefontein 243, Mossel Bay district, Western Cape Province.

Proesmans, W., Albrecht, M., Gajda, A., Neumann, P., Paxton, R. J., Pioz, M., ... & Vanbergen, A. J. (2021). Pathways for novel epidemiology: plant–pollinator–pathogen

networks and global change. *Trends in ecology & evolution*, 36(7), 623-636. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.03.006>

Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P. E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U., & Vilà, M. (2012). A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global change biology*, 18(5), 1725-1737. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x>

Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., ... & Richardson, D. M. (2020). Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*, 95(6), 1511-1534. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>

R Core Team (2023). *\_R: A Language and Environment for Statistical Computing\_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>

Rader, R., Cunningham, S. A., Howlett, B. G., & Inouye, D. W. (2020). Non-bee insects as visitors and pollinators of crops: Biology, ecology, and management. *Annual review of entomology*, 65(1), 391-407. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025055>

Rafferty, N. E., & Ives, A. R. (2011). Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant–pollinator interactions. *Ecology letters*, 14(1), 69-74. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01557.x>

Rai, P. K., & Singh, J. S. (2020). Invasive alien plant species: Their impact on environment, ecosystem services and human health. *Ecological indicators*, 111, 106020. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.106020>

Ream, J. (2006). *Production and invasion of butterfly bush (Buddleja davidii) in Oregon*. Oregon, Oregon, United States, (Administrative Boundary): Oregon State University.

Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmanek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions*, 6(2), 93-107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>

Ritchie, A. D., Ruppel, R., & Jha, S. (2016). Generalist behavior describes pollen foraging for perceived oligolectic and polylectic bees. *Environmental Entomology*, 45(4), 909-919. <https://doi.org/10.1093/ee/nvw032>

Rodney, S., & Purdy, J. (2020). Dietary requirements of individual nectar foragers, and colony-level pollen and nectar consumption: a review to support pesticide exposure assessment for honey bees. *Apidologie*, *51*(2), 163-179. <https://doi.org/10.1007/s13592-019-00694-9>

Rojas-Sandoval, J., Ackerman, J. D., Marcano-Vega, H., & Willig, M. R. (2022). Alien species affect the abundance and richness of native species in tropical forests: The role of adaptive strategies. *Ecosphere*, *13*(12), e4291. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4291>

Rosas-Guerrero, V., Aguilar, R., Martén-Rodríguez, S., Ashworth, L., Lopezaraiza-Mikel, M., Bastida, J. M., & Quesada, M. (2014). A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators?. *Ecology letters*, *17*(3), 388-400. <https://doi.org/10.1111/ele.12224>

Roy, H. E., Pauchard, A., Stoett, P., Truong, T. R., Bacher, S., Galil, B. S., ... & Vandvik, V. (2023). IPBES invasive alien species assessment: summary for policymakers. *IPBES*. <https://doi.org/10.5281/zenodo.10127924>

Salgueiro, P. A., Prach, K., Branquinho, C., & Mira, A. (2020). Enhancing biodiversity and ecosystem services in quarry restoration—challenges, strategies, and practice. *Restoration Ecology*, *28*(3), 655-660. <https://doi.org/10.1111/rec.13160>

Schäpers, A., Nylin, S., Carlsson, M. A., & Janz, N. (2016). Specialist and generalist oviposition strategies in butterflies: maternal care or precocious young?. *Oecologia*, *180*, 335-343. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3376-5>

Schiestl, F. P., & Schlüter, P. M. (2009). Floral isolation, specialized pollination, and pollinator behavior in orchids. *Annual review of entomology*, *54*(1), 425-446. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.54.110807.090603>

Schweiger, O., Biesmeijer, J. C., Bommarco, R., Hickler, T., Hulme, P. E., Klotz, S., ... & Settele, J. (2010). Multiple stressors on biotic interactions: how climate change and alien species interact to affect pollination. *Biological Reviews*, *85*(4), 777-795. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00125.x>

Seleck, M., De Neve, V., Taymans, J., Gauquie, B., Mahy, G., & Calozet, M. (2022). *LIFE in Quarries (LIFE14 NAT/BE/000364) - Final Report*. Mont Saint Guibert, Belgium: Fédération de l'Industrie Extractive - FEDIEX. <https://orbi.uliege.be/handle/2268/293119>

Shackleton, K., & Ratnieks, F. L. (2016). Garden varieties: How attractive are recommended garden plants to butterflies?. *Journal of Insect Conservation*, 20, 141-148. <https://doi.org/10.1007/s10841-015-9827-9>

Shuttleworth, A., & Johnson, S. D. (2009). The importance of scent and nectar filters in a specialized wasp-pollination system. *Functional Ecology*, 23(5), 931-940. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01573.x>

Sih, A., Jonsson, B. G., & Luikart, G. (2000). Habitat loss: ecological, evolutionary and genetic consequences. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(4), 132-134. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01799-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01799-1)

Simberloff, D., & Rejmanek, M. (Eds.). (2014). *Bioinvasions in a changing world*. Washington, DC: U.S. Department of the Interior. Retrieved from [https://www.doi.gov/sites/doi.gov/files/uploads/bioinvasions\\_in\\_a\\_changing\\_world\\_2014.pdf](https://www.doi.gov/sites/doi.gov/files/uploads/bioinvasions_in_a_changing_world_2014.pdf)

Smale, M. C. (1990). Ecological role of buddleia (*Buddleja davidii*) in streambeds in Te Urewera National Park. *New Zealand Journal of Ecology*, 1-6. <https://www.jstor.org/stable/24053305>

Soltis, D., Soltis, P., Endress, P., Chase, M., Manchester, S., Judd, W., ... & Mavrodiev, E. (2018). *Phylogeny and Evolution of the Angiosperms*. University of Chicago Press.

Specht, C. D., & Bartlett, M. E. (2009). Flower evolution: the origin and subsequent diversification of the angiosperm flower. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 40, 217-243. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120203>

Ssymank, A., Kearns, C. A., Pape, T., & Thompson, F. C. (2008). Pollinating flies (Diptera): a major contribution to plant diversity and agricultural production. *Biodiversity*, 9(1-2), 86-89. <https://doi.org/10.1080/14888386.2008.9712892>

Stang, M., Klinkhamer, P. G., & Van Der Meijden, E. (2006). Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant–flower visitor web. *Oikos*, 112(1), 111-121. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14199.x>

Stiles, F. G. (1978). Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *American Zoologist*, 18(4), 715-727. <https://doi.org/10.1093/icb/18.4.715>

Still, C. M. (2023). Fingerprinting, reproductive behavior and pollinator dynamics of *Buddleja davidii* and interspecific hybrids. [https://ir.library.oregonstate.edu/concern/graduate\\_thesis\\_or\\_dissertations/4j03d724r](https://ir.library.oregonstate.edu/concern/graduate_thesis_or_dissertations/4j03d724r)

Stout, J. C., & Morales, C. L. (2009). Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie*, 40(3), 388-409. <https://doi.org/10.1051/apido/2009023>

Stout, J. C. (2011, December). Plant invasions: their threats in an Irish context. In *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* (pp. 135-141). Royal Irish Academy. <https://www.jstor.org/stable/23188044>

Suryanarayanan, S., & Kleinman, D. L. (2013). Be(e)coming experts: The controversy over insecticides in the honey bee colony collapse disorder. *Social Studies of Science*, 43(2), 215-240. <https://doi.org/10.1177/0306312712466186>

Sussman, R. W., & Raven, P. H. (1978). Pollination by lemurs and marsupials: an archaic coevolutionary system. *Science*, 200(4343), 731-736. <https://doi.org/10.1126/science.200.4343.731>

Szigeti, V., Fenesi, A., Soltész, Z., Berki, B., & Kovács-Hostyánszki, A. (2020). Neutral effect of an invasive plant species with specialized flower structure on native pollinator communities. *Biological Invasions*, 22, 3017-3030. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02305-6>

Tallent-Halsell, N. G., & Watt, M. S. (2009). The invasive *Buddleja davidii* (butterfly bush). *The Botanical Review*, 75, 292-325. <https://doi.org/10.1007/s12229-009-9033-0>

Thébault, E., & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329(5993), 853-856. <https://doi.org/10.1126/science.1188321>

Thompson, R. L., & Abbott, J. R. (2013). History, Dispersal, and distribution of *Buddleja davidii* (Scrophulariaceae) in Kentucky. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 495-505. <https://www.jstor.org/stable/24621099>

Tomlinson, S., Matthes, U., Richardson, P. J., & Larson, D. W. (2008). The ecological equivalence of quarry floors to alvars. *Applied Vegetation Science*, 11(1), 73-82. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2008.tb00206.x>

Traveset, A., & Richardson, D. M. (2014). Mutualistic interactions and biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 89-113. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091857>

Triponez, Y., Arrigo, N., Espíndola, A., & Alvarez, N. (2015). Decoupled post-glacial history in mutualistic plant–insect interactions: insights from the yellow loosestrife (*Lysimachia vulgaris*) and its associated oil-collecting bees (*Macropis europaea* and *M. fulvipes*). *Journal of Biogeography*, 42(4), 630-640. <https://doi.org/10.1111/jbi.12456>

Tropek, R., Kadlec, T., Karesova, P., Spitzer, L., Kocarek, P., Malenovsky, I., ... & Konvicka, M. (2010). Spontaneous succession in limestone quarries as an effective restoration tool for endangered arthropods and plants. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), 139-147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01746.x>

Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., & Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology letters*, 11(12), 1351-1363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>

Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological conservation*, 143(10), 2270-2279. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.004>

Vanbergen, A. J., Espíndola, A., & Aizen, M. A. (2018). Risks to pollinators and pollination from invasive alien species. *Nature ecology & evolution*, 2(1), 16-25. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0412-3>

Van der Kooi, C. J., & Ollerton, J. (2020). The origins of flowering plants and pollinators. *Science*, 368(6497), 1306-1308. <https://doi.org/10.1126/science.aay3662>

Van der Sluijs, J. P., Simon-Delso, N., Goulson, D., Maxim, L., Bonmatin, J. M., & Belzunces, L. P. (2013). Neonicotinoids, bee disorders and the sustainability of pollinator services. *Current opinion in environmental sustainability*, 5(3-4), 293-305. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.05.007>

Van Kleunen, M., Essl, F., Pergl, J., Brundu, G., Carboni, M., Dullinger, S., ... & Dehnen-Schmutz, K. (2018). The changing role of ornamental horticulture in alien plant invasions. *Biological reviews*, 93(3), 1421-1437. <https://doi.org/10.1111/brv.12402>

Van Wallendael, A., Hamann, E., & Franks, S. J. (2018). Evidence for plasticity, but not local adaptation, in invasive Japanese knotweed (*Reynoutria japonica*) in North America. *Evolutionary ecology*, 32, 395-410. <https://doi.org/10.1007/s10682-018-9942-7>

Vaudo, A. D., Tooker, J. F., Grozinger, C. M., & Patch, H. M. (2015). Bee nutrition and floral resource restoration. *Current opinion in insect science*, 10, 133-141. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.05.008>

Vilà, M., Bartomeus, I., Dietzsch, A. C., Petanidou, T., Steffan-Dewenter, I., Stout, J. C., & Tscheulin, T. (2009). Invasive plant integration into native plant–pollinator networks across Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1674), 3887-3893. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1076>

Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., ... & Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology letters*, 14(7), 702-708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>

Vítková, M., Müllerová, J., Sádlo, J., Pergl, J., & Pyšek, P. (2017). Black locust (*Robinia pseudoacacia*) beloved and despised: A story of an invasive tree in Central Europe. *Forest ecology and management*, 384, 287-302. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.057>

Von der Lippe, M., & Kowarik, I. (2007). Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions. *Conservation Biology*, 21(4), 986-996. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00722.x>

Weidenhamer, J. D., & Callaway, R. M. (2010). Direct and indirect effects of invasive plants on soil chemistry and ecosystem function. *Journal of chemical ecology*, 36, 59-69. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9735-0>

Wester, P., Stanway, R., & Pauw, A. (2009). Mice pollinate the Pagoda Lily, *Whiteheadia bifolia* (Hyacinthaceae)—First field observations with photographic documentation of rodent pollination in South Africa. *South African Journal of Botany*, 75(4), 713-719. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2009.07.005>

Whild, S., Lockton, A., & Godfrey, M. (2006). *The Flora of Haughmond Hill*. Shropshire Botanical Society.

Whittall, J. B., & Hodges, S. A. (2007). Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers. *Nature*, 447(7145), 706-709. <https://doi.org/10.1038/nature05857>

Wietzke, A., Westphal, C., Gras, P., Kraft, M., Pfohl, K., Karlovsky, P., ... & Smit, I. (2018). Insect pollination as a key factor for strawberry physiology and marketable fruit quality. *Agriculture, ecosystems & environment*, 258, 197-204. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.01.036>

Williams, N. M., & Kremen, C. (2007). Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. *Ecological applications*, 17(3), 910-921. <https://doi.org/10.1890/06-0269>

Willis, C. G., Ruhfel, B. R., Primack, R. B., Miller-Rushing, A. J., Losos, J. B., & Davis, C. C. (2010). Favorable climate change response explains non-native species' success in Thoreau's woods. *PloS one*, 5(1), e8878. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008878>

Winfree, R., Williams, N. M., Gaines, H., Ascher, J. S., & Kremen, C. (2008). Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA. *Journal of applied ecology*, 45(3), 793-802. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01418.x>

Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D. P., LeBuhn, G., & Aizen, M. A. (2009). A meta-analysis of responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, 90(8), 2068-2076. <https://doi.org/10.1890/08-1245.1>

Winfree, R. (2010). The conservation and restoration of wild bees. *Annals of the New York academy of sciences*, 1195(1), 169-197. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05449.x>

Wojciechowicz-Żytka, E., & Dobińska-Graczyk, M. (2025). Urban Green Space as a Reservoir of Predatory Syrphids (Diptera, Syrphidae) for Aphid Control in Cities. *Agronomy*, 15(4), 953. <https://doi.org/10.3390/agronomy15040953>

Zhao, Z., Yuan, L., Li, W., Tian, B., & Zhang, L. (2020). Re-invasion of *Spartina alterniflora* in restored saltmarshes: Seed arrival, retention, germination, and establishment. *Journal of environmental management*, 266, 110631. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110631>

Zhao, H., Li, G., Cui, X., Wang, H., Liu, Z., Yang, Y., & Xu, B. (2022). Review on effects of some insecticides on honey bee health. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 188, 105219. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2022.105219>

Zhou, Z., Zhang, H., Mashilingi, S. K., Jie, C., Guo, B., Guo, Y., ... & An, J. (2024). *Bombus terrestris* Prefer Mixed-Pollen Diets for a Better Colony Performance: A Laboratory Study. *Insects*, 15(4), 285. <https://doi.org/10.3390/insects15040285>



# Annexes

Carrière	Commune	Site	Latitude	Longitude	Altitude	Couverture <i>B. davidii</i> (%)
Gaurain	Tournai	Les Bassins	50,61002	3,47266	38	60
		Gare de l'Est	50,60661	3,48822	43	0
		Accès banc de sable	50,60713	3,48414	44	20
Milieu	Tournai	Prairie à bouleaux	50,5929	3,45896	78	60
		Prairie à chevreuil	50,5946	3,45361	83	37,5
		Motte du bébé chevreuil	50,58561	3,4737	63	0
Antoing	Tournai	Mare à calamite	50,58157	3,4486	96	0
		Plateau du terril	50,57764	3,44882	37	42,5
		Source de la carrière	50,57558	3,45166	-62	30
Lessines	Lessines	Friche Gouret	50,71371	3,84568	22	40
		Stock Lenoir	50,70056	3,85587	43	0
		Site à deux étages	50,71677	3,8534	-4	40
Ermitage	Lessines	Verger du merlon	50,70776	3,8672	40	45
		Fossé à ballast	50,70756	3,86587	44	50
		Plateau du merlon	50,70862	3,86319	45	0
Bierghes	Rebecq	Friche isolée nord	50,68455	4,09442	67	40
		Prairie à tussilage	50,68518	4,104388	79	80
		Clairière à Apis	50,68345	4,1082	101	0
Quenast	Rebecq	Prairie fauchée	50,65899	4,16129	98	0
		Buddleia en forêt	50,6549	4,14786	95	50
		Convoyeur à bande	50,66633	4,15026	70	60
Clypot	Soignies	Pré de fauche S-O	50,57837	3,99714	89	0
		Sommet de la motte	50,5819	4,01049	110	0
		Merlon Sud	50,97471	3,9978	94	0
Hainaut	Soignies	Motte de sable temp	50,56395	4,04098	94	70
		Chemin de Fer	50,56332	4,04625	96	0
		Motte semée	50,56077	4,03538	123	0

**Annexe 1: Localisation des sites d'échantillonnage et gradient d'invasion de *Buddleja davidii*.** Tableau présentant les carrières étudiées, les sites d'échantillonnage associés, ainsi que leurs coordonnées géographiques (latitude, longitude), l'altitude (en mètres) et le pourcentage de couverture de *Buddleja davidii*. Ces données permettent de situer les sites le long d'un gradient d'invasion (0 % à 80 %).

Famille	Espèce	Unité florale	N (Site)	Total Unité florale	M	J	J	A
Apiaceae	<i>Chaerophyllum temulum</i>	1 cm <sup>2</sup>	1 /27	2				
	<i>Daucus carota</i>	1 cm <sup>2</sup>	21 /27	111365				
	<i>Heracleum sphondylium</i>	1 cm <sup>2</sup>	4 /27	6290				
	<i>Torilis japonica</i>	1 cm <sup>2</sup>	3 /27	2041				
Asteraceae	<i>Achillea millefolium</i>	1 cm <sup>2</sup>	8 /27	1766				
	<i>Achillea nobilis</i>	1 cm <sup>2</sup>	1 /27	323				
	<i>Artemisia vulgaris</i>	1 cm <sup>2</sup>	1 /27	26				
	<i>Bellis perennis</i>	Capitule	2 /27	22				

Asteraceae	<i>Centaurea jacea</i>	Capitule	9 /27	1765	
	<i>Centaurea scabiosa</i>	1 cm <sup>2</sup>	3 /27	475	
	<i>Cichorium intybus</i>	Capitule	2 /27	106	
	<i>Cirsium arvense</i>	Capitule	10 /27	377	
	<i>Cirsium palustre</i>	Capitule	1 /27	175	
	<i>Cirsium vulgare</i>	1 cm <sup>2</sup>	16 /27	4182	
	<i>Crepis biennis</i>	Capitule	1 /27	12	
	<i>Crepis capillaris</i>	Capitule	13 /27	372	
	<i>Erigeron acris</i>	Capitule	2 /27	20	
	<i>Erigeron annuus</i>	Capitule	3 /27	13	
	<i>Erigeron canadensis</i>	1 cm <sup>2</sup>	2 /27	9	
	<i>Erigeron sumatrensis</i>	1 cm <sup>2</sup>	9 /27	65	
	<i>Eupatorium cannabinum</i>	1 cm <sup>2</sup>	4 /27	869	
	<i>Helminthotheca echioides</i>	1 cm <sup>2</sup>	4 /27	148	
	<i>Hypochaeris radicata</i>	Capitule	14 /27	963	
	<i>Jacobaea vulgaris</i>	Capitule	10 /27	3144	
	<i>Lapsana communis</i>	Capitule	1 /27	2	
	<i>Leontodon saxatilis</i>	Capitule	1 /27	2	
	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Capitule	12 /27	3146	
	<i>Matricaria chamomilla</i>	Capitule	3 /27	265	
	<i>Pentanema squarrosom</i>	Capitule	1 /27	5	
	<i>Picris hieracioides</i>	Capitule	22 /27	1711	
	<i>Pilosella officinarum</i>	Capitule	1 /27	11	
	<i>Pulicaria dysenterica</i>	Capitule	3 /27	59	
	<i>Senecio inaequidens</i>	Capitule	17 /27	979	
	<i>Sonchus asper</i>	Capitule	3 /27	5	
	<i>Sonchus oleraceus</i>	Capitule	2 /27	3	
<i>Symphotrichum lanceolatum</i>	Capitule	1 /27	84		
<i>Tanacetum vulgare</i>	Capitule	4 /27	497		
<i>Taraxacum sp.</i>	1 cm <sup>2</sup>	1 /27	8		
<i>Tripleurospermum maritimum</i>	Capitule	5 /27	71		
Boraginaceae	<i>Echium vulgare</i>	Flower	12 /27	23856	
	<i>Myosotis arvensis</i>	Inflorescence	18 /27	2613	
	<i>Myosotis ramosissima</i>	Inflorescence	1 /27	13	
	<i>Symphytum officinale</i>	Flower	1 /27	58	
Brassicaceae	<i>Alliaria petiolata</i>	1 cm <sup>2</sup>	1 /27	55	
	<i>Cardamine flexuosa</i>	Inflorescence	1 /27	22	
	<i>Cardamine hirsuta</i>	Inflorescence	1 /27	10	
	<i>Diplotaxis tenuifolia</i>	Flower	1 /27	4	
	<i>Sinapis arvensis</i>	1 cm <sup>2</sup>	2 /27	1280	
	<i>Sisymbrium officinale</i>	1 cm <sup>2</sup>	1 /27	260	
Campanulaceae	<i>Campanula rapunculus</i>	Flower	3 /27	13	
	<i>Campanula trachelium</i>	Flower	1 /27	15	
	<i>Jasione montana</i>	1 cm <sup>2</sup>	2 /27	1708	
Caprifoliaceae	<i>Centranthus ruber</i>	1 cm <sup>2</sup>	2 /27	1221	
	<i>Dipsacus fullonum</i>	1 cm <sup>2</sup>	7 /27	7012	

Caryophyllaceae	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	Inflorescence	3 /27	52		
	<i>Cerastium fontanum</i>	Flower	9 /27	216		
	<i>Cerastium semidecandrum</i>	1 cm <sup>2</sup>	1 /27	42		
	<i>Dianthus armeria</i>	Flower	3 /27	57		
	<i>Petrorhagia prolifera</i>	Flower	2 /27	25		
	<i>Silene dioica</i>	Flower	2 /27	176		
	<i>Silene gallica</i>	Flower	1 /27	3		
	<i>Silene vulgaris</i>	Flower	1 /27	107		
	<i>Spergularia rubra</i>	Flower	1 /27	12		
Convolvulaceae	<i>Calystegia sepium</i>	Flower	4 /27	16		
Crassulaceae	<i>Sedum acre</i>	Flower	1 /27	64		
	<i>Sedum album</i>	1 cm <sup>2</sup>	2 /27	922		
Fabaceae	<i>Anthyllis vulneraria</i>	1 cm <sup>2</sup>	6 /27	3470		
	<i>Cytisus scoparius</i>	Flower	2 /27	1049		
	<i>Lathyrus hirsutus</i>	Flower	2 /27	596		
	<i>Lathyrus pratensis</i>	Flower	1 /27	262		
	<i>Lotus corniculatus</i>	Flower	15 /27	87543		
	<i>Lotus pedunculatus</i>	Flower	3 /27	64620		
	<i>Lotus tenuis</i>	Flower	3 /27	18510		
	<i>Medicago lupulina</i>	Inflorescence	10 /27	1973		
	<i>Medicago sativa</i>	1 cm <sup>2</sup>	4 /27	430		
	<i>Melilotus albus</i>	1 cm <sup>2</sup>	10 /27	45032		
	<i>Melilotus officinalis</i>	1 cm <sup>2</sup>	3 /27	2558		
	<i>Onobrychis viciifolia</i>	Flower	1 /27	843		
	<i>Trifolium arvense</i>	Inflorescence	5 /27	738		
	<i>Trifolium campestre</i>	Inflorescence	13 /27	2737		
	<i>Trifolium dubium</i>	Inflorescence	13 /27	9730		
	<i>Trifolium hybridum</i>	1 cm <sup>2</sup>	1 /27	56		
	<i>Trifolium pratense</i>	1 cm <sup>2</sup>	7 /27	21817		
	<i>Trifolium repens</i>	1 cm <sup>2</sup>	13 /27	121185		
	Gentianaceae	<i>Blackstonia perfoliata</i>	Flower	1 /27	1	
		<i>Centaurium erythraea</i>	Flower	10 /27	4204	
<i>Centaurium pulchellum</i>		Flower	2 /27	8		
Geraniaceae		<i>Geranium columbinum</i>	Flower	2 /27	50	
		<i>Geranium dissectum</i>	Flower	13 /27	446	
	<i>Geranium molle</i>	Flower	2 /27	14		
	<i>Geranium robertianum</i>	Flower	8 /27	302		
Hypericaceae	<i>Hypericum maculatum</i>	Flower	1 /27	91		
	<i>Hypericum perforatum</i>	Flower	24 /27	3825		
	<i>Hypericum tetrapterum</i>	Flower	1 /27	1		
Lamiaceae	<i>Clinopodium vulgare</i>	Flower	6 /27	2474		
	<i>Glechoma hederacea</i>	Flower	1 /27	9		

	<i>Mentha aquatica</i>	1 cm <sup>2</sup>	1 /27	427	
	<i>Origanum vulgare</i>	1 cm <sup>2</sup>	9 /27	30212	
Lamiaceae	<i>Prunella vulgaris</i>	Flower	14 /27	9374	
	<i>Stachys arvensis</i>	Flower	1 /27	6	
	<i>Stachys palustris</i>	1 cm <sup>2</sup>	1 /27	38	
	<i>Stachys sylvatica</i>	Flower	2 /27	114	
	<i>Teucrium scorodonia</i>	1 cm <sup>2</sup>	1 /27	110	
Lythraceae	<i>Lythrum salicaria</i>	Flower	1 /27	368	
Malvaceae	<i>Malva moschata</i>	Flower	5 /27	43	
	<i>Chamaenerion angustifolium</i>	Flower	1 /27	249	
	<i>Circaea lutetiana</i>	1 cm <sup>2</sup>	1 /27	120	
	<i>Epilobium brachycarpum</i>	Flower	1 /27	1580	
Onagraceae	<i>Epilobium ciliatum</i>	Flower	4 /27	352	
	<i>Epilobium hirsutum</i>	Flower	8 /27	616	
	<i>Epilobium parviflorum</i>	Flower	8 /27	1154	
	<i>Epilobium tetragonum</i>	Flower	17 /27	739	
	<i>Oenothera deflexa</i>	Flower	2 /27	8	
Orobanchaceae	<i>Odontites vernus</i>	1 cm <sup>2</sup>	1 /27	96	
	<i>Ceratocarpus claviculata</i>	1 cm <sup>2</sup>	1 /27	3	
Papaveraceae	<i>Papaver hybridum</i>	Flower	1 /27	1	
	<i>Papaver rhoeas</i>	Flower	2 /27	7	
	<i>Digitalis purpurea</i>	Flower	1 /27	15	
	<i>Linaria vulgaris</i>	Flower	2 /27	30	
	<i>Plantago lanceolata</i>	Inflorescence	12 /27	2217	
Plantaginaceae	<i>Veronica arvensis</i>	Inflorescence	4 /27	41	
	<i>Veronica officinalis</i>	Inflorescence	1 /27	1	
	<i>Veronica peregrina</i>	Inflorescence	1 /27	1	
	<i>Veronica persica</i>	Flower	2 /27	7	
	<i>Veronica verna</i>	Inflorescence	1 /27	4	
Polygonaceae	<i>Persicaria maculosa</i>	1 cm <sup>2</sup>	1 /27	72	
	<i>Reynoutria japonica</i>	1 cm <sup>2</sup>	1 /27	460	
Primulaceae	<i>Lysimachia arvensis</i>	Flower	3 /27	66	
	<i>Primula veris</i>	Flower	1 /27	7	
Ranunculaceae	<i>Clematis vitalba</i>	Flower	1 /27	32	
	<i>Ranunculus flammula</i>	Flower	2 /27	3	
	<i>Ranunculus repens</i>	Flower	15 /27	2049	
	<i>Ranunculus sardous</i>	Flower	1 /27	22	
Resedaceae	<i>Reseda lutea</i>	1 cm <sup>2</sup>	2 /27	3936	
	<i>Reseda luteola</i>	1 cm <sup>2</sup>	2 /27	1316	
	<i>Agrimonia eupatoria</i>	1 cm <sup>2</sup>	4 /27	799	
Rosaceae	<i>Argentina anserina</i>	Flower	1 /27	4	
	<i>Fragaria vesca</i>	Flower	11 /27	319	
	<i>Geum urbanum</i>	Flower	5 /27	48	
	<i>Potentilla argentea</i>	Flower	1 /27	7	
	<i>Potentilla norvegica</i>	Flower	2 /27	8	
	<i>Poterium sanguisorba</i>	1 cm <sup>2</sup>	9 /27	2192	

Rosaceae	<i>Rosa canina</i>	Flower	8 /27	56				
	<i>Rosa multiflora</i>	Flower	1 /27	6				
	<i>Rubus</i> sp.	Flower	22 /27	1227				
Rubiaceae	<i>Galium aparine</i>	Inflorescence	5 /27	228				
	<i>Galium mollugo</i>	Inflorescence	3 /27	868				
	<i>Galium verum</i>	Inflorescence	2 /27	858				
Saxifragaceae	<i>Saxifraga tridactylites</i>	Flower	1 /27	145				
Scrophulariaceae	<i>Buddleja davidii</i>	1 cm <sup>2</sup>	15 /27	60132				
	<i>Scrophularia nodosa</i>	Flower	1 /27	9				
Verbenaceae	<i>Verbena officinalis</i>	Inflorescence	2 /27	140				

**Annexe 2: Abondance florale des espèces végétales par famille dans les carrières belges investiguées dans le cadre de cette étude.** Tableau récapitulatif des espèces florales observées sur les sites d'échantillonnage. Pour chaque espèce sont indiqués la famille botanique, le type d'unité florale utilisé pour le comptage, le nombre de sites sur lesquels l'espèce est présente (N/27), le total d'unités florales recensées, et leur phénologie approximative par mois (M: mai, J: juin, J: juillet, A: août).

Groupe	Famille	Espèce	N (Site)	Total individu	M	J	J	A
	Andrenidae	<i>Andrena bicolor</i>	1 /27	4				
	Andrenidae	<i>Andrena dorsata</i>	2 /27	3				
	Andrenidae	<i>Andrena flavipes</i>	6 /27	8				
	Andrenidae	<i>Andrena fulvago</i>	1 /27	2				
	Andrenidae	<i>Andrena labialis</i>	3 /27	6				
	Andrenidae	<i>Andrena ovatula</i>	1 /27	1				
	Andrenidae	<i>Andrena wilkella</i>	5 /27	7				
	Andrenidae	<i>Panurgus calcaratus</i>	4 /27	7				
	Apidae	<i>Anthophora bimaculata</i>	2 /27	8				
	Apidae	<i>Anthophora furcata</i>	2 /27	2				
Anthophila	Apidae	<i>Anthophora plumipes</i>	1 /27	1				
	Apidae	<i>Anthophora quadrimaculata</i>	5 /27	9				
	Apidae	<i>Anthophora retusa</i>	1 /27	1				
	Apidae	<i>Bombus hortorum</i>	4 /27	6				
	Apidae	<i>Bombus hypnorum</i>	12 /27	33				
	Apidae	<i>Bombus lapidarius</i>	20 /27	193				
	Apidae	<i>Bombus pascuorum</i>	25 /27	192				
	Apidae	<i>Bombus pratorum</i>	12 /27	35				
	Apidae	<i>Bombus sensu stricto</i>	25 /27	278				
	Apidae	<i>Bombus sylvestris</i>	3 /27	3				
	Apidae	<i>Bombus vestalis</i>	2 /27	3				





	Syrphidae	<i>Cheilosia vernalis</i>	2 /27	2	
	Syrphidae	<i>Episyrphus balteatus</i>	14 /27	28	
	Syrphidae	<i>Eristalinus sepulchralis</i>	2 /27	2	
	Syrphidae	<i>Eristalis arbustorum</i>	27 /27	616	
	Syrphidae	<i>Eristalis horticola</i>	1 /27	1	
	Syrphidae	<i>Eristalis intricana</i>	1 /27	2	
	Syrphidae	<i>Eristalis nemorum</i>	25 /27	451	
	Syrphidae	<i>Eristalis pertinax</i>	15 /27	137	
	Syrphidae	<i>Eristalis similis</i>	12 /27	21	
	Syrphidae	<i>Eristalis tenax</i>	27 /27	514	
	Syrphidae	<i>Eumerus strigatus</i>	1 /27	1	
	Syrphidae	<i>Eupeodes corollae</i>	13 /27	21	
	Syrphidae	<i>Eupeodes latifasciatus</i>	2 /27	2	
	Syrphidae	<i>Eupeodes luniger</i>	3 /27	3	
	Syrphidae	<i>Helophilus pendulus</i>	10 /27	31	
	Syrphidae	<i>Helophilus trivittatus</i>	18 /27	68	
	Syrphidae	<i>Heringia heringi</i>	2 /27	2	
	Syrphidae	<i>Lejogaster metallina</i>	3 /27	10	
	Syrphidae	<i>Melanostoma mellinum</i>	15 /27	91	
	Syrphidae	<i>Melanostoma scalare</i>	3 /27	3	
	Syrphidae	<i>Meliscaeva auricollis</i>	1 /27	1	
Syrphidae	Syrphidae	<i>Myathropa florea</i>	2 /27	3	
	Syrphidae	<i>Paragus haemorrhous</i>	1 /27	1	
	Syrphidae	<i>Paragus pecchiolii</i>	1 /27	1	
	Syrphidae	<i>Paragus quadrifasciatus</i>	1 /27	1	
	Syrphidae	<i>Parhelophilus versicolor</i>	1 /27	1	
	Syrphidae	<i>Pipizella viduata</i>	3 /27	4	
	Syrphidae	<i>Platycheirus albimanus</i>	1 /27	1	
	Syrphidae	<i>Platycheirus</i> sp.	2 /27	2	
	Syrphidae	<i>Riponnensia splendens</i>	2 /27	3	
	Syrphidae	<i>Scaeva pyrastris</i>	2 /27	2	
	Syrphidae	<i>Sphaerophoria scripta</i>	21 /27	104	
	Syrphidae	<i>Syritta pipiens</i>	22 /27	45	
	Syrphidae	<i>Syrphus ribesii</i>	3 /27	4	
	Syrphidae	<i>Syrphus torvus</i>	2 /27	2	
	Syrphidae	<i>Syrphus vitripennis</i>	1 /27	1	
	Syrphidae	<i>Volucella bombylans</i>	2 /27	4	
	Syrphidae	<i>Volucella zonaria</i>	3 /27	3	
	Syrphidae	<i>Xylota segnis</i>	3 /27	3	

**Annexe 3: Fréquence d'observation des pollinisateurs par espèce et par groupe taxonomique dans les carrières belges investiguées dans le cadre de cette étude.** Tableau listant les espèces de pollinisateurs capturées sur les 27 sites d'étude, réparties par groupe (Anthophila, Syrphidae, Papilionoideae) et par famille. Sont précisés pour chaque espèce:

le nombre de sites où elle a été observée (N/27), le nombre total d'individus capturés, ainsi que sa phénologie mensuelle (M: mai, J: juin, J: juillet, A: août).

Variable réponse	Distribution	Estimate	Std. Error	p.value
Richesse spécifique	Négative binomiale	-0,001	0,002	0,573
Abondance florale ( <i>B. davidii</i> )	Négative binomiale	0,063	0,008	> <b>0,0001</b>
Abondance florale (espèces natives)	Poisson	-0,030	> 0,0001	> <b>0,0001</b>
Abondance florale (totale)	Poisson	-0,019	> 0,0001	> <b>0,0001</b>
Diversité de Shannon (espèces natives)	Gaussienne	-0,011	0,003	<b>0,001</b>
Diversité de Shannon (totale)	Gaussienne	-0,010	0,003	<b>0,002</b>

**Annexe 4: Effets du gradient d'invasion de *Buddleja davidii* sur les communautés végétales dans les carrières belges investiguées dans le cadre de cette étude.** Résultats des modèles généralisés mixtes évaluant l'effet du gradient de couverture de *Buddleja davidii* sur différentes variables de la communauté végétale: richesse spécifique, abondance florale (totale, *B. davidii*, espèces natives), et diversité de Shannon (totale et pour les espèces natives). Les modèles utilisent des distributions appropriées selon la nature des variables (négative binomiale, poisson ou gaussienne). Les coefficients d'estimation (*Estimate*), erreurs standards (*Std. Error*) et valeurs de signification (*p.value*) sont reportées. Les effets significatifs ( $p < 0,05$ ) sont en gras.

Variable réponse	Distribution	Estimate	Std. Error	p.value	
Richesse spécifique	Abeilles	Poisson	0,001	0,002	0,665
	Syrphes	Poisson	0,001	0,002	0,701
	Papillons	Poisson	0,005	0,004	0,206
	Totale	Négative binomiale	0,002	0,002	0,336
Abondance	Abeilles	Négative binomiale	-0,004	0,003	0,168
	Syrphes	Négative binomiale	-0,005	0,005	0,302
	Papillons	Poisson	0,010	0,003	> <b>0,0001</b>
	Totale	Négative binomiale	-0,003	0,003	0,37

**Annexe 5: Effets globaux du gradient d'invasion de *Buddleja davidii* sur la richesse spécifique et l'abondance des pollinisateurs dans les carrières belges investiguées dans le cadre de cette étude.** Résultats des modèles généralisés mixtes testant l'effet de la couverture en *Buddleja davidii* sur la richesse spécifique et l'abondance des abeilles sauvages, syrphes, papillons et de l'ensemble des pollinisateurs. Les modèles sont ajustés avec des distributions de Poisson ou négative binomiale selon la nature des données. Les colonnes indiquent les estimations des coefficients (*Estimate*), les erreurs standards (*Std. Error*) et la significativité (*p.value*). Les effets significatifs ( $p < 0,05$ ) sont indiqués en gras.

Variable réponse	Variable explicative	Distribution	Estimate	Std. Error	p.value	
Richesse spécifique	Abeilles	Poisson	Gradient d'invasion	0,134	0,072	0,061
			Richesse spécifique	0,167	0,067	<b>0,013</b>
			Abondance florale (espèces natives)	0,170	0,073	<b>0,019</b>
	Syrphes	Poisson	Gradient d'invasion	0,073	0,070	0,296
			Richesse spécifique	0,021	0,067	0,752
			Abondance florale (espèces natives)	0,116	0,065	0,072
	Papillons	Poisson	Gradient d'invasion	0,279	0,129	<b>0,030</b>
			Richesse spécifique	0,307	0,122	<b>0,012</b>
			Abondance florale (espèces natives)	0,220	0,135	0,104
	Totale	Poisson	Gradient d'invasion	0,125	0,045	<b>0,006</b>
			Richesse spécifique	0,121	0,043	<b>0,005</b>
			Abondance florale (espèces natives)	0,151	0,044	<b>&gt;0,001</b>
Abondance	Abeilles	Négative binomiale	Gradient d'invasion	-0,031	0,096	0,750
			Richesse spécifique	0,129	0,086	0,133
			Abondance florale (espèces natives)	0,157	0,088	0,075
	Syrphes	Poisson	Gradient d'invasion	0,089	0,035	<b>0,011</b>
			Richesse spécifique	0,225	0,030	<b>&gt;0,0001</b>
			Abondance florale (espèces natives)	0,493	0,035	<b>&gt;0,0001</b>
	Papillons	Négative binomiale	Gradient d'invasion	0,653	0,160	<b>&gt;0,0001</b>
			Richesse spécifique	0,569	0,146	<b>&gt;0,0001</b>
			Abondance florale (espèces natives)	0,475	0,157	<b>0,002</b>
	Totale	Négative binomiale	Gradient d'invasion	0,067	0,088	0,441
			Richesse spécifique	0,153	0,073	<b>0,036</b>
			Abondance florale (espèces natives)	0,320	0,072	<b>&gt;0,0001</b>

**Annexe 6: Effets du gradient d'invasion de *Buddleja davidii*, de la richesse florale et de l'abondance florale native sur la richesse spécifique et l'abondance des pollinisateurs dans les carrières belges investiguées dans le cadre de cette étude.** Résultats des modèles généralisés mixtes évaluant l'effet combiné du gradient d'invasion de *Buddleja davidii*, de la richesse florale totale et de l'abondance florale des espèces natives sur la richesse spécifique et l'abondance des pollinisateurs (abeilles, syrphes, papillons, total). Les modèles utilisent des distributions de Poisson ou binomiale négative selon la variable réponse. Les coefficients (*Estimate*), erreurs standards (*Std. Error*) et valeurs de p (*p.value*) sont reportées pour chaque combinaison de variables. Les effets statistiquement significatifs ( $p < 0,05$ ) sont indiqués en gras.

Groupe	Espèces	<i>p.value (FDR Adjusted)</i>	N
Anthophila	<i>Bombus lapidarius</i>	> <b>0,0001</b>	193
	<i>Bombus pascuorum</i>	<b>0,005</b>	192
	<i>Lasioglossum morio</i>	0,098	15
	<i>Hylaeus signatus</i>	0,164	23
	<i>Hylaeus brevicornis</i>	0,347	12
	<i>Bombus sensu stricto</i>	0,383	278
	<i>Halictus quadricinctus</i>	0,402	32
	<i>Hoplitis adunca</i>	0,686	12
	<i>Megachile argentata</i>	0,869	11
	<i>Dasygaster hirtipes</i>	0,940	17
	<i>Osmia spinulosa</i>	0,994	11
	<i>Bombus pratorum</i>	0,994	35
	<i>Lasioglossum laticeps</i>	0,998	15
	<i>Bombus hypnorum</i>	0,999	33
	<i>Halictus scabiosae</i>	0,999	73
	<i>Lasioglossum villosulum</i>	0,999	37
Papilionoidea	<i>Aglais io</i>	> <b>0,0001</b>	59
	<i>Vanessa atalanta</i>	> <b>0,0001</b>	42
	<i>Polyommatus icarus</i>	0,091	84
	<i>Zygaena filipendulae</i>	0,869	38
	<i>Maniola jurtina</i>	0,940	15
	<i>Coenonympha pamphilus</i>	0,994	11
	<i>Leptidea sinapis</i>	0,994	14
Syrphidae	<i>Eristalis pertinax</i>	> <b>0,0001</b>	137
	<i>Eristalis arbustorum</i>	> <b>0,0001</b>	616
	<i>Eristalis nemorum</i>	> <b>0,0001</b>	451
	<i>Helophilus trivittatus</i>	> <b>0,0001</b>	68
	<i>Sphaerophoria scripta</i>	<b>0,003</b>	104
	<i>Melanostoma mellinum</i>	<b>0,042</b>	91
	<i>Eristalis similis</i>	0,869	21
	<i>Helophilus pendulus</i>	0,994	31
	<i>Syrphoctonus pipiens</i>	0,998	45
	<i>Cheilosia bergenstammi</i>	0,999	15
	<i>Episyrphus balteatus</i>	0,999	28
	<i>Eristalis tenax</i>	0,999	514
	<i>Eupeodes corollae</i>	0,999	21

**Annexe 7: Réponses individuelles des espèces de pollinisateurs les plus abondantes (N>10) au gradient d'invasion de *Buddleja davidii* dans les carrières belges investiguées dans le cadre de cette étude.** Tableau présentant les résultats des tests d'effet du *B. davidii* sur l'abondance de chaque espèce de pollinisateur (abeilles, papillons et syrphes). Pour chaque espèce sont indiqués le groupe taxonomique, le nombre total d'individus observés (N) et la valeur de p ajustée pour le taux de fausse découverte (*FDR adjusted*). Les espèces présentant une réponse significative ( $p < 0,05$ ) sont indiquées en gras.

Variable réponse	Distribution	Estimate	Std. Error	p.value
Diversité des interactions	Négative binomiale	-0,003	0,003	0,370
<i>Robustness</i>	Gaussienne	-0,0005	0,0003	0,113
Spécialisation ( <i>H2'</i> )	Gaussienne	0,0001	0,001	0,851

**Annexe 8: Effets du gradient d'invasion de *Buddleja davidii* sur les propriétés des réseaux de pollinisation dans les carrières belges investiguées dans le cadre de cette étude.** Résultats des modèles testant l'effet du gradient de couverture en *Buddleja davidii* sur trois indicateurs des réseaux plantes-pollinisateurs: la diversité des interactions, la robustesse, et la spécialisation globale du réseau (*H2'*). Les modèles utilisent des distributions adaptées (négative binomiale ou gaussienne). Aucune des variables ne présente d'effet significatif ( $p > 0,05$ ).