

Structure des communautés d'abeilles sauvages au sein du paysage montois :

Etude en vue de l'élaboration d'un plan d'action.

Mémoire de fin d'études présenté par **William Fiordaliso** en vue
de l'obtention du diplôme de Master en Sciences Biologiques

Laboratoire de Zoologie

Directeur de mémoire : **Denis Michez**

2019-2020

Résumé :

Fiordaliso William (2020) Structure des communautés d'abeilles sauvages au sein du paysage montois : Etude en vue de l'élaboration d'un plan d'action. Master en biologie des organismes et écologie à finalité spécialisée dans les métiers de l'éco-conseil. Université de Mons.

De nombreuses études se sont penchées sur la question de l'écologie des abeilles sauvages en ville. Cette littérature n'offre cependant aucun consensus sur le degré de menace que pourrait représenter l'urbanisation. Selon certains auteurs, les paysages urbains pourraient même, pour des degrés intermédiaires de perturbation, se révéler plus propices à l'apifaune que des paysages soumis à une agriculture intensive.

Par rapport aux localités figurant déjà dans la littérature, Mons dispose d'un contexte original, son urbanisation étant caractérisée par une faible intensité et une grande dispersion. La première étape de notre recherche a consisté à cartographier et inventorier les espèces d'abeilles de la commune. Pour ce faire, nous avons réuni de nombreuses sources et avons-nous-même procédé à un échantillonnage standardisé le long d'un gradient d'urbanisation.

Les données ainsi obtenues nous ont permis de décrire les spécificités de l'assemblage, aussi bien du point de vue des groupes taxonomiques que de leurs caractéristiques écologiques. Nous avons ensuite soumis les données récoltées à différentes analyses statistiques. Nous avons notamment tenté de modéliser plusieurs indices de biodiversité en utilisant pour prédicteurs les informations obtenues sur le paysage et sur la flore. D'autre part, nous avons cherché à évaluer les corrélations pouvant lier les traits fonctionnels des espèces étudiées aux variables paysagères.

Au total, 160 espèces ont été recensées dans notre inventaire. Nos modèles n'associent pas l'imperméabilisation du sol à une perte de diversité. Les espèces menacées à l'échelle nationale se concentrent toutefois à l'extérieur des zones urbanisées. Nous avons également mis en évidence plusieurs relations entre les traits fonctionnels et le taux d'urbanisation. Ainsi, les espèces eusociales seraient moins fréquentes à l'intérieur de la ville, et il en irait de même pour les abeilles dotées d'une longue période d'activité.

Mots-clés : Abeilles sauvages - Conservation -Atlas - Paysage - Urbanisation -Traits fonctionnels

Remerciements

Le document que vous vous apprêtez à lire n'aurait jamais pu voir le jour sans la didactique et l'enthousiasme du Professeur Pierre Rasmont. Ses cours auront été pour moi la source d'une passion nouvelle et peu commune : l'écologie des abeilles sauvages. Si sa contribution est déterminante dans mon parcours, n'oublions pas pour autant les autres professeurs de l'université, à qui je dois le développement de mon esprit scientifique.

Mes remerciements s'adressent désormais au professeur Denis Michez, promoteur et initiateur de ce projet. Son encadrement et ses conseils avisés auront été essentiels au déroulement de cette étude. Naturellement, je me dois de mentionner ici Morgane, Maxime, Thomas et Sara pour leur investissement considérable dans mon travail. Sans eux, l'identification des spécimens entomologiques et la correction de mon mémoire n'auraient pas été possibles. Je présente également ma gratitude à l'ensemble du laboratoire pour son accueil chaleureux. Toujours dans le monde universitaire, mais en dehors de Mons, je tiens à citer le professeur Nicolas Vereecken pour sa formation en statistique, celle-ci ayant été plus qu'utile au développement de mes résultats.

Les lecteurs attentifs s'apercevront rapidement que la masse de travail déployée sur le terrain ne pouvait être l'œuvre d'un seul homme. Ici je m'adresse directement à mon père, sans qui toutes ces collectes auraient tout bonnement été impossibles. Son titre de « Roi des Osmies » n'aura pas été usurpé. Mon camarade Sébastien peut également être crédité à la capture de mes spécimens, ainsi qu'au soutien des troupes. Je remercie bien évidemment l'ensemble de mes amis et de ma famille pour leur bienveillance et leur soutien.

Sommaire

1. Introduction	6
Avant-propos : une promenade parmi les abeilles montoises	6
1.1. Les abeilles sauvages.....	7
1.1.1. Présentation	7
1.1.2. Une fonction écologique : la pollinisation	10
1.1.3. Diversité écologique.....	13
1.1.4. Les communautés d'espèces	17
1.1.5. Le déclin des abeilles	20
1.2. L'urbanisation	25
1.2.1. Les environnements urbains	25
1.2.2. Effets négatifs supposés.....	27
1.2.3. Effets positifs supposés.....	29
1.2.4. Structuration écologique.....	30
2. Objectifs et questions de recherche	34
3. Matériel et méthode.....	35
3.1. Site d'étude : le paysage montois	35
- 3.2. Agrégation des données historiques.....	38
3.3. Description des sites de collecte	39
3.3.1. Choix des sites	39
3.3.2. Relevés botaniques	42
3.3.3. Analyse du paysage	43
3.4. Méthode d'échantillonnage	44
3.5. Mise en collection et identification.....	48
3.6. Description des communautés d'abeilles sauvages.....	48
3.6.1. Complétude de l'échantillonnage	49
3.6.2. Indices de biodiversité	49
3.6.3. Raréfaction	51
3.6.4. Diversité bêta.....	52
3.7. Structuration des communautés	53
3.7.1. Autocorrélation spatiale.....	53
3.7.2. Modélisation des effets de l'urbanisation sur la diversité	55
3.7.3. Sélection du meilleur modèle et model averaging	59
3.7.4. Diversité bêta et urbanisation	61
3.7.5. Analyse de la relation traits-environnement.....	62

4. Résultats	66
4.1. Inventaire et atlas des abeilles de la région de Mons	66
4.2. Composition des communautés	68
4.2.1. Complétude de l'échantillonnage	68
4.2.2. Description de l'assemblage	69
4.2.3. Nombres de Hill raréfiés.....	73
4.3. Facteurs structurant l'assemblage.....	75
4.3.1. Modélisation de la biodiversité alpha et de l'abondance.....	75
4.3.2. Diversité bêta et urbanisation	76
4.3.3. Relation traits-environnement.....	78
5. Discussion	83
5.1. Inventaire et atlas des abeilles montoises	83
5.2. Caractéristiques des communautés d'abeilles sauvages dans la région de Mons	84
5.3. Effets de l'urbanisation sur les communautés d'abeilles	87
5.3.1. Biodiversité alpha et abondance	87
5.3.2. Diversité bêta.....	90
5.3.3. Traits fonctionnels	90
6. Conclusion	91
7. Perspectives.....	92
8. Bibliographie.....	94
9. Annexes.....	117
9.1. Atlas	117
9.2. Inventaire.....	197
9.3. Calendrier de récolte.....	199
9.4. Exemple de relevé botanique.....	200
9.5. Sites et variables associées	202
9.6. Matrice des traits écologiques	203
9.7. Autocorrélation spatiale.....	206
9.8. Choix du rayon d'analyse	208
9.9. Diagnostic des modèles linéaires généralisés	208
9.10. Effets interannuels	210

1. Introduction

Avant-propos : une promenade parmi les abeilles montoises

Nous sommes au village de Spiennes, au cœur de la campagne montoise. Là, un cimetière trône en solitaire, au-dessus des champs. Aux yeux du promeneur, l'hiver y aurait, selon toute vraisemblance, triomphé de la nature. Et pourtant, à la surface des vieilles tombes, le sable s'agite, laissant émerger de mystérieuses silhouettes. A y regarder de plus près, ce petit peuple prend des allures bien étranges : six pattes, quatre ailes, deux antennes et un manteau de fourrure... Plus de doutes : ce sont bien des abeilles ! Mais pas n'importe lesquelles.

A propos des abeilles, nos souvenirs et nos livres n'évoqueront bien souvent qu'une seule image ; celles de créatures rayées bâtissant d'impressionnantes ruches et travaillant sans relâche à la confection de notre miel. Mais alors, que sont ces créatures solitaires s'échappant du sol ? Un savant répondrait par un nom latin : *Colletes cunicularius*, la collète lapin. Comme son nom l'indique, elle s'attellera prochainement à la construction d'un nouveau terrier. Celui-ci sera tapissé d'une membrane transparente, originalité parmi d'autres dans le vaste monde des insectes.

Non loin de là, une créature menaçante est à l'affût : la grande sphécote à labre blanc. Avec ses allures de guêpes, sa teinte sombre et son abdomen écarlate, qui aurait cru qu'il s'agissait, là aussi, d'une abeille ? Plus étrange encore : si la collète s'envole vers un saule tout proche pour le butiner, la sphécote pénétrera dans son nid. Une fois à l'intérieur, elle accomplira son funeste dessein : détruire la progéniture de son hôte pour l'échanger avec la sienne. Autrement dit, les abeilles disposent, comme les oiseaux, de leurs propres coucous. Ce spectacle si impressionnant, serait-il l'apanage du monde rural ? Rejoignons le centre-ville pour nous en assurer.

Nous sommes désormais au pied d'une géante de pierre, la collégiale Sainte-Waudru. Dans ce monde minéral d'un gris monotone, la main de l'homme a disséminé quelques couleurs. Autour du square Saint-Germain, c'est notamment une touche de rouge qui attire notre attention. En observant ces groseillers, on lève le voile sur un univers foisonnant. Les reines de bourdons, avec leur vol bruyant, s'agitent avant de fonder leur propre colonie : elles ont besoin de ressources pour nourrir leurs futures ouvrières. A leurs côtés, les osmies rousses et cornues ne sont pas moins travailleuses. Elles rejoindront bientôt les cannes creuses d'un hôtel à insecte

disposé non loin de là par quelque âme bienveillante. Après y avoir introduit le fruit de leur récolte et pondu leur œuf, elles condamneront l'entrée d'un bouchon d'argile.

Au milieu de ces mères dévouées, une autre créature zigzague avec un objectif bien différent en ligne de mire. Cet éclair blanc, c'est le mâle de l'anthophore plumeuse. Bientôt, ses potentielles conquêtes apparaîtront à leur tour. Pour pouvoir prétendre à leurs faveurs, il lui faudra s'assurer un riche territoire, raison pour laquelle nous le retrouvons ici en pleine patrouille. Aux alentours, un ennemi discret, vêtu de noir et de blanc, attend lui aussi l'émergence des femelles : la mélècte est, à l'instar de la sphécode, un redoutable parasite.

L'expérience est donc frappante : loin d'être mortes, nos villes peuvent se faire le berceau d'une faune remarquable. Celui qui souhaiterait poursuivre son parcours pourrait trouver bien d'autres curiosités dans notre belle commune. Les abords du canal, aux environs du village d'Obourg, abritent ainsi des osmies aux mœurs singulières. En lieu et place d'une canne, ces originales pondront leurs œufs dans des coquilles d'escargots vides. A quelque pas de là, le parc municipal est survolé par des nuées d'andrènes gravides tout justes sorties de leur long sommeil hivernal.

Et ce n'est pas tout ! En tournant les pages de notre calendrier, nous renouvellerions constamment les acteurs de cet incroyable spectacle. Plus d'une centaine d'espèces pourront ainsi être aperçues au fil des saisons dans notre commune, peuplant notre quotidien de leur présence. L'étude proposée ci-après cherchera à décrire et cartographier l'ensemble de cette diversité et à déceler les relations liant cette dernière à notre paysage.

1.1. Les abeilles sauvages

1.1.1. Présentation

Les abeilles, taxon riche d'au moins 17000 espèces (Michener, 2007) appartiennent à l'ordre des insectes hyménoptères ; ordre dont l'une des caractéristiques réside dans le port de crochets ou « hamules » couplant les ailes postérieures et antérieures. Les guêpes, ichneumons et fourmis ne constituent que quelques représentants de cet ensemble au sein duquel près de 125 000 espèces auraient été décrites à ce jour (Lecointre & Le Guyader, 2017). Selon certaines estimations, ce nombre se placerait bien au-dessous de la réalité, surtout en considérant les myriades d'espèces parasites encore méconnues du monde scientifique. En tenant compte de ce déficit, les hyménoptères apparaîtraient alors comme l'ordre le plus diversifié de tout le règne animal (Forbes et al., 2018).

Au sein de ce dédale systématique, penchons-nous sur une super-famille en particulier, celle des apoïdes. Outre les abeilles, ce taxon comporte de nombreuses guêpes prédatrices telles que les cercéris, les ammophiles ou les philanthes, toutes regroupées sous le nom de « sphégiens ». Les anthophiles, les abeilles véritables, s'en distinguent par différentes caractéristiques dont la morphologie de leur pilosité. Celle-ci présente en effet une structure ramifiée originale, comparable aux barbes d'une plume. Il a été conjecturé qu'une telle propriété pouvait faciliter le transport du pollen, cependant cette fonction semble n'être apparue que secondairement, ces poils ayant probablement servi en premier lieu d'isolant en milieu aride (Michener, 2007).

Les sphégiens auraient donné naissance aux abeilles il y a environ 128 millions d'années, à peu près au moment où les angiospermes (plantes à fleurs) se diversifiaient avec l'apparition des eudicotylédones. Cette synchronicité évolutive souligne l'intime relation liant les deux groupes depuis leurs origines (Cardinal & Danforth, 2013 ; Sann et al., 2018). En effet, contrairement à la progéniture carnassière des guêpes, les larves d'abeilles ne se nourrissent que de pollen, de nectar ou d'huiles végétales récoltés par des butineuses (Michener, 2007).

L'espèce d'anthophile la plus ancienne a été découverte dans de l'ambre birman âgé d'environ 100 ma. Il s'agit de *Melittosphex burmensis*, un membre de la famille aujourd'hui éteinte des Melittosphexidae. (Poinar & Danforth, 2006) Plus récemment, des nids sous-terrain découverts en Patagonie ont été attribués à l'Halictidae *Cellicalichnus krausei*. Également datées de 100 ma, ces traces laissent sous-entendre que les familles actuelles d'abeilles seraient apparues très précocement (Genise et al., 2020). Ces familles sont aujourd'hui au nombre de sept et sont traditionnellement partagées en deux guildes distinctes, discriminées d'après la morphologie de la langue. En fonction des rapports de taille existant entre les différentes pièces buccales — et non pas en référence à la longueur totale de l'organe — on parlera ainsi d'abeilles à langues courtes ou d'abeilles à langues longues, même si ce critère semble avoir perdu de sa légitimité au regard de la phylogénie actuelle (Michez et al., 2019). Dans l'état de nos connaissances, le groupe le plus ancien — et donc le frère de tous les autres — semble être celui des Melittidae. Parmi les familles restantes, on distingue un premier ensemble composé d'abeilles à langues longues, à savoir les Apidae et les Megachilidae, et un second ensemble regroupant des abeilles à langues courtes : les Andrenidae, les Halictidae, les Stenotritidae et les Colletidae (Hedtke et al., 2013).

Commençons par aborder le taxon des Melittidae (3 genres et 9 espèces en Belgique, cf. Drossart et al., 2019). Ces abeilles à langues courtes possèdent des régimes alimentaires très restreints en termes de choix floraux (Michez et al., 2008). D'un point de vue morphologique, on reconnaîtra facilement les femelles du genre *Dasypoda* grâce à l'épaisse pilosité recouvrant leurs pattes arrière. Les mâles *Macropis*, genre intimement lié aux fleurs de lysimaque, présentent quant à eux des renflements typiques sur les fémurs et tibias postérieurs. Enfin, les *Melitta* affichent des morphologies beaucoup plus quelconques, si ce n'est que les derniers articles de leurs tarses sont le plus souvent renflés et de couleur rougeâtre. Tous ces genres nichent exclusivement dans le sol et ne présentent aucune forme de socialité (Michez et al., 2019).

Les Apidae (13 genres et 101 espèces belges cf. Drossart et al., 2019) comprennent les espèces disposant très certainement de la meilleure publicité auprès du grand public, c'est-à-dire l'abeille mellifère (*Apis mellifera*) et les bourdons (*Bombus sp.*). Outre ces deux genres sociaux, on recense également des genres solitaires courants, très diversifiés et pourtant méconnus. C'est par exemple le cas des rapides anthophores, des minuscules cératines ou encore des énormes xylocopes. En outre, nombreux sont les genres composés d'espèces parasites aux allures vespiformes comme les *Nomada* ou les *Thyreus* (Michez et al., 2019).

Les Megachilidae (12 genres et 76 espèces belges cf. Drossart et al., 2019) représentent la majeure partie des visiteurs observables dans les hôtels à insectes. Ces abeilles solitaires exploitent les matériaux de leur environnement pour bâtir des nids ou cloisonner des cavités tubulaires. Contrairement à la plupart des autres anthophiles, la scopa (brosse servant à récolter le pollen) se situe non pas sur les pattes mais sous l'abdomen des femelles. En dehors des genres *Osmia*, *Hoplitis*, *Chelostoma*, *Heriades*, *Anthidium* et *Megachile*, on retrouvera également plusieurs groupes parasites moins fréquents, comme les *Stelis* ou les *Coelioxys* (Michez et al., 2019).

Les Andrenidae (2 genres et 93 espèces belges cf. Drossart et al., 2019) du genre *Andrena* sont de petites abeilles solitaires très abondante dans nos parcs et jardins au printemps. Les nids souterrains peuvent être isolés, regroupés localement en de grandes « bourgades » ou, plus rarement, partagés par un groupe d'individus élevant leur couvain séparément (Michener, 2007). Ce mode de vie, par exemple observable chez *Andrena carantonica*, définit les espèces dites « communales ». On retrouvera également cette organisation chez certaines Andrenidae du genre *Panurgus* comme *Panurgus calcaratus* (Paxton et al., 1999). Ces petites abeilles

noires, beaucoup moins diversifiées que les andrènes, émergent des sols sablonneux lors de l'été pour butiner les fleurs d'astéracées (Bellmann, 2019).

Les Halictidae (7 genres et 86 espèces belges cf. Drossart et al., 2019) disposent d'une pilosité peu marquée en comparaison des familles abordées jusqu'ici. La plupart des espèces croisées en Belgique présentent une morphologie plutôt homogène quoique leur taille puisse varier énormément. Les genres *Halictus* et *Lasioglossum* sont associés à un net dimorphisme sexuel caractérisé, en autres choses, par l'existence d'un sillon glabre à l'extrémité de l'abdomen des femelles (Michez et al., 2019). Ces abeilles creusent leurs galeries dans le sol et vivent, selon les espèces et les régions, en solitaires ou en colonies véritablement sociales. Les femelles sont fécondées par les mâles en été, passent l'hiver dans le sol avant d'entamer la construction de leur nid l'année suivante (Amiet et al., 2001). La famille abrite aussi des espèces parasites, les *Sphecodes*, reconnaissables à leur abdomen de couleur rouge (Michez et al., 2019).

Les Colletidae (2 genres et 38 espèces belges cf. Drossart et al., 2019) sont représentées en Belgique par les genres *Colletes* et *Hylaeus*. L'une des caractéristiques principales de cette famille réside dans le caractère bifide de la glosse, un fait unique chez les abeilles. Les espèces de *Colletes* de nos régions sont difficilement identifiables sur base de leur seule morphologie. La tâche peut toutefois être facilitée en prenant note de leur phénologie et de leurs habitudes alimentaires, souvent très typiques. Les femelles forment d'importantes bourgades et tapissent leur nid sous-terrain d'une membrane imperméable à l'apparence de cellophane (Amiet et al., 2007). Les *Hylaeus*, quant à elles, sont de minuscules abeilles noires dépourvues de poils de collecte. A la place, ces dernières transportent la nourriture destinée à leur couvain dans un jabot, avant de la régurgiter au nid. Celui-ci est réalisé dans des tiges creuses, dont l'orifice est bouché par une sorte de cellophane sécrétée par les femelles (Michez et al., 2019).

Enfin, les Stenotritidae seraient phylogénétiquement plus proches des Colletidae que des autres groupes (Hedtke et al., 2013). Leur répartition se cantonne à l'Australie (Michez et al., 2019), raison pour laquelle nous ne nous étendrons pas à leur sujet.

1.1.2. Une fonction écologique : la pollinisation

Les plantes sont incapables de se déplacer pour se reproduire. La rencontre entre le grain de pollen mâle et le stigmate femelle d'un autre individu est donc nécessairement l'œuvre d'un médium extérieur comme le vent, l'eau ou les animaux. C'est ce processus de transport que nous appelons « pollinisation ». Lorsqu'elle est exécutée par des insectes, ce qui est le cas pour

87,5% des espèces de plantes à fleurs (Ollerton et al., 2011), cette pollinisation sera dite « entomophile ».

A première vue, la pollinisation est un exemple de mutualisme, c'est-à-dire de relation bénéfique pour tous les partis impliqués. En effet, les abeilles ne visitent pas les fleurs par hasard : elles y trouvent une source de nourriture non seulement dans le pollen, mais aussi dans le nectar sécrété par les nectaires et utilisé comme récompense. Le premier fournit protéines et stéroïdes indispensables à la production des œufs et à la croissance des larves, là où le second contient des sucres couvrant les dépenses énergétiques des adultes (Vanderplanck et al., 2014 ; Westerkamp, 1996). Plus rarement, des abeilles comme *Macropis europaea* utiliseront les huiles de leur plante hôte — ici, la lysimaque — pour imperméabiliser leurs galeries et alimenter leurs stocks de nourriture (Bassin et al., 2011).

Dans les faits, la pollinisation est un processus souvent beaucoup plus nuancé et les besoins de ses acteurs ne sont pas identiques. Les abeilles sont avant tout des herbivores à la recherche d'une importante quantité de ressources pour élever leur couvain (Müller et al., 2006) ; au cours de l'évolution, leur capacité à prélever et accumuler le pollen s'est donc accrue en accord avec leurs besoins. Chez certaines espèces comme *Chelostoma rapunculi*, un spécialiste des campanules, l'efficacité de la récolte est telle que 95,5% du pollen produit par les fleurs visitées sera apporté aux nids alors que seulement 3,7% parviendront jusqu'aux stigmates (Schlindwein et al., 2005).

A contrario, les plantes capables de limiter les quantités de pollen emportées par chaque visiteur ont minimisé leurs pertes et ont donc été sélectionnées au cours du temps. Ce mécanisme pourrait expliquer la présence de composés toxiques ou indigestes dans le pollen produit par certains groupes (Brochu et al., 2020 ; Rivest et al., 2020 ; Vanderplanck et al., 2019). Une autre adaptation mieux documentée réside dans la faculté de charger le pollen sur les abeilles sans que celui-ci ne soit récupérable par ces dernières. C'est par exemple le cas des fleurs « nototribes » dont les anthères, placées en position haute, fixent leur contenu sur des emplacements du dos plus difficiles d'accès (Müller, 1996).

Parfois, la complexité de ces relations s'avère encore plus troublante, comme dans le cas des orchidées pratiquant une forme de « pollinisation par tromperie ». Chez ces fleurs, le pollen est collé aux abeilles mâles lors d'un simulacre d'accouplement induit par différents signaux mimétiques (forme, couleur, odeur, ...). Ces espèces économisent ainsi une production de nectar

et de pollen qui leur aurait été autrement plus couteuse (Gaskett, 2010 ; Willmer, 2011). De leur côté, certaines abeilles percent les corolles de leur hôte pour en dérober les récompenses. En contournant les anthères, ces espèces ne participent plus au processus de pollinisation (Inouye, 1980 in Willmer, 2011).

Au regard des différents éléments présentés ici, on comprendra que toutes les interactions ne sont pas nécessairement favorables aux fleurs entomophiles. Les adaptations permettant de filtrer la communauté pollinisatrice ont dès-lors pu constituer des avantages évolutifs pour les végétaux. Par exemple, les arômes émis par une espèce de fleur auront tendance à repousser les insectes néfastes ou inefficaces. Ils attireront en revanche les pollinisateurs les plus performants (Junker & Blüthgen, 2010). Chez les Solanacées (tomates et pommes de terre), des anthères poricides restreignent l'accès au pollen. En effet, seuls certains visiteurs comme les bourdons s'avèrent capables d'extraire efficacement celui-ci en générant des vibrations adéquates (King, 1993 ; Mesquita-Neto et al., 2018).

Si le processus de pollinisation entomophile est indispensable auprès des écosystèmes, l'est-il également auprès des sociétés humaines ? Plusieurs études ont tenté d'évaluer la part de la productivité agricole internationale dépendant de l'activité des pollinisateurs (117 milliards de dollars annuels selon Costanza et al., 1997 ; 153 milliards d'euros par an pour Gallai et al., 2009). L'estimation la plus récente a rapporté, pour l'année 2009, un montant compris entre 235 et 577 milliards de dollars américains de 2015 (Potts, et al., 2016 ; d'après les données de Lautenbach et al., 2012). Si ces chiffres peuvent paraître modestes au regard de l'économie mondiale et s'ils ne concernent pas les cultures céréalières — représentant tout de même 60% du volume des récoltes (Klein et al., 2007) — on rappellera cependant que les fruits et légumes ici concernés constituent des éléments irremplaçables de notre diète. Sans ces derniers, nous serions notamment privés de 98% de la vitamine C et de plus de 70% de la vitamine A disponibles dans l'alimentation d'origine végétale (Eilers et al., 2011). Ces carences occasionneraient de sévères contrecoups. Elles favoriseraient des maladies comme le diabète, les troubles cardio-vasculaires et certains cancers ; un phénomène qui se traduirait alors par une hausse du taux de mortalité et une diminution de l'espérance de vie en bonne santé (Smith et al., 2015).

Pour polliniser ses plantations, l'homme peut également faire appel à des abeilles domestiquées appartenant à des espèces comme *Apis mellifera* — la plus usitée —, *Bombus terrestris*, *Megachile rotundata*, *Osmia bicornis* ou encore *Nomia melanderi* (Potts, et al.,

2016). Dans ces conditions, nous pourrions nous interroger sur la nécessité de protéger les espèces sauvages. Toutefois, gardons à l'esprit que pour la majorité des cultures, la productivité serait davantage liée à la présence des pollinisateurs spontanés qu'à celle de l'abeille mellifère, pour laquelle le nombre de visites florales se corrèlerait plus faiblement au taux de mise à fruit (Mallinger & Gratton, 2015 ; Garibaldi et al., 2013 ; Winfree et al., 2008 ; cependant, Park et al., 2016 fournissent des résultats contradictoires dans l'état de New York). Ces résultats s'associent à la théorie stipulant qu'une plus grande diversité d'espèces permettrait d'obtenir de meilleurs rendements (Garibaldi et al. 2013 ; Grab et al., 2019 ; Hoehn et al., 2008 ; Klein et al., 2003 ; Mallinger & Gratton, 2015). Pour expliquer ce phénomène, on avance la possibilité que des pollinisateurs aux mœurs différentes puissent occuper l'espace et le temps de manière complémentaire (Blüthgen & Klein, 2011 ; Blitzer et al., 2016 ; Chagnon et al., 1993 ; Hoehn et al., 2008). Avec une plus grande biodiversité, la communauté des abeilles serait également plus résiliente face aux perturbations environnementales (Kleijn et al., 2015). En effet, si certaines espèces subissent des pertes à cause d'un facteur précis, il n'est pas dit que toutes s'y montrent aussi sensibles, certains taxons pouvant même présenter des réponses opposées (Winfree & Kremen, 2009). Cette capacité de résilience pourrait s'avérer des plus utiles face à un changement climatique aujourd'hui bien avéré (Bartomeus et al., 2013).

On reconsidèrera cependant cet argumentaire à la lumière des faits suivants : dans le monde, 80% des services de pollinisation seraient assurés par 2% des espèces d'abeilles. Parmi ces quelques pourcents, on retrouvera énormément de taxons communs, mais très peu d'espèces rares (Kleijn et al., 2015). La conservation de la biodiversité ne saurait donc se limiter à un simple discours économique. En conséquence, nous insistons sur la nécessité d'envisager celle-ci comme la défense d'un patrimoine naturel participant de l'épanouissement humain.

1.1.3. Diversité écologique

Contrairement aux idées reçues, la majeure partie des abeilles ne vit ni sous l'égide d'une reine ni à l'intérieur d'une ruche. Dans les faits, l'écologie de ce groupe est infiniment plus variée et les mœurs d'*Apis mellifera* y font plutôt figure d'exception.

Comme nous avons déjà pu le constater en passant en revue chaque famille, le phénomène de socialité est totalement absent chez un grand nombre d'anthophiles (61% des espèces belges sont solitaires, cf. Drossart et al., 2019). Toutefois, la coopération entre individus existe bel et bien au sein du groupe et y adopte des formes extrêmement variables. Chez les abeilles

communales, l'entraide se limite au partage d'une galerie souterraine commune à partir de laquelle seront construites des structures individuelles. Pour les abeilles quasi-sociales, cette situation se prolonge par la mise en commun des soins apportés au couvain. Si l'une des sœurs est la seule à pouvoir se reproduire, l'espèce est alors semi-sociale (Michener, 1969 ; Michez et al., 2019). Dans toutes ces organisations « parasociales », la progéniture élevée par le groupe n'interviendra pas dans les tâches de la colonie et aucune caste ne sera établie. Ce cas de figure est en effet réservé aux espèces « eusociales » (11,5% des espèces belges, cf. Drossart et al., 2019). Parmi ces dernières, on distinguera des organisations « primitives » (les bourdons) et « évoluées » (l'abeille mellifère). Chez les premiers, la reine fonde sa communauté en solitaire. Cette fondatrice, bien que dotée d'une taille plus imposante, demeure très similaire à ses ouvrières. Au contraire, la reine d'*Apis mellifera* essaime en compagnie d'une escorte dont elle est anatomiquement différenciée (Michener, 1969 ; Michez et al., 2019). Fait remarquable, certaines espèces comme *Halictus sexcinctus* sont douées d'un polymorphisme social. Elles adopteront donc, selon les régions, des comportements sociaux ou solitaires (Richards, 2001).

Il serait tout à fait inexact de placer les espèces sociales sur un piédestal par rapport à leurs proches parentes solitaires. D'un point de vue biologique, on préférera mettre en parallèle ces deux stratégies, chacune étant dotée de ses propres avantages et inconvénients. Si les espèces sociales sont capables d'exploiter très efficacement leur environnement grâce à leur nombre et leur organisation, leurs colonies nécessitent la présence de ressources tout au long de l'année. Les espèces solitaires, pour leur part, ne volent souvent que sur de très courtes périodes. Elles pourront donc se contenter du bref fleurissement d'une ou plusieurs plantes hôtes avec lesquelles coïncide leur cycle de vie (Danforth et al., 2019).

Les préférences alimentaires des abeilles constituent un autre aspect extrêmement variable de leur écologie. Toutefois, en listant les fleurs potentiellement associées au régime de telle ou telle espèce, on remarque bien vite l'existence de deux tendances contraires. D'une part, nombreuses sont les espèces caractérisées par une spécialisation alimentaire monolectique ou oligolectique, c'est-à-dire respectivement restreinte à l'exploitation d'une seule ou d'un petit nombre d'essences végétales appartenant à une même famille (21,5% des espèces belges appartiennent à l'une de ces catégories, cf. Drossart et al., 2019). D'autre part, les abeilles polylectiques semblent pouvoir visiter pratiquement toutes les ressources à leur disposition. Précisons ici que les mœurs des abeilles s'inscrivent dans un continuum complexe et non pas

dans un ensemble de catégories discrètes ; un partitionnement plus rigoureux pourrait donc décrire de nombreux états intermédiaires (Cane & Sipes, 2006).

Les abeilles pondent leurs œufs dans un nid dont la construction suit des procédures parfois très originales. Chez les espèces terricoles, soit 49% des espèces belges (Drossart et al., 2019), les cellules larvaires seront bâties sous terre. On distinguera des taxons capables d'exploiter plusieurs types de sols et d'autres inféodés à des milieux plus restreints (Danforth et al. 2019). Ainsi des espèces sabulicoles comme *Dasypoda hirtipes* (Melittidae) ou *Panurgus calcaratus* (Andrenidae) n'investiront que les milieux sablonneux. (Levermann & Wagner, 2000). *Colletes davesianus*, elle, n'excavera son nid que dans des substrats beaucoup plus durs et verticaux comme des falaises de grès ou des joints de maçonnerie (Scheloske, 1973). Dans un autre registre, la majorité des Megachilidae de Belgique construisent leur nid dans des cavités préexistantes (espèces « cavicoles »), et en particulier dans des tiges creuses (espèces caulicoles). Ces espaces sont cloisonnés et obturés par différents matériaux comme de la résine, de l'argile, des fibres végétales ou du gravier. Quand les tiges sont encore pleines et que les insectes y creusent la moelle — c'est notamment le cas des cératines (Apidae) —, la nidification est alors « rubicole ». Quant aux espèces capables de creuser le bois comme *Xylocopa violacea* ou *Anthophora furcata* (Apidae), on les qualifiera de « xylicoles ». Un dernier cas plus singulier concerne les espèces « hélicicoles » exploitant les coquilles d'escargots, à l'instar d'*Osmia bicolor* et d'*Osmia spinulosa* (Vereecken, 2017).

Les abeilles ont développé différents rapports au temps au cours de leur évolution. Pour une espèce solitaire typique, dite « univoltine », un cycle de vie complet s'accomplit le plus souvent sur une période d'un an ; année au cours de laquelle seules quelques semaines seront vécues à l'état d'adultes mobiles. Le calendrier de vol sera le plus souvent calqué sur celui des floraisons dont ces espèces dépendent. Ainsi, *Andrena vaga* et *Colletes cunicularius* se manifestent aux premiers jours du printemps, à peu près au même moment où fleurissent les chatons de saules (Bischoff, 2003). Au contraire *Colletes hederæ* fera son apparition à l'automne et dépendra presque exclusivement des fleurs de lierre (Bischoff et al., 2005). Selon les cas, l'hiver sera ensuite traversé par la génération à venir sous la forme de pré-pupes (dernier stade larvaire, par exemple chez *Melitta leporina* cf. Celary, 2006) ou d'adultes (chez de nombreuses andrènes, osmies et collètes des régions tempérées cf. Danforth et al., 2019). Hiverner en tant qu'imago (c'est-à-dire sous forme adulte) permettrait d'émerger plus

rapidement lorsque les conditions s'y prêtent (Danforth et al., 2019). Toutefois, ce gain serait acquis au prix d'un métabolisme plus énergivore (Kemp et al., 2004).

Certaines espèces produisent deux populations chronologiquement distinctes sur une même année. Ce « bivoltisme » peut engendrer des comportements dissemblables d'une saison à l'autre. Ainsi, les spécimens d'*Andrena bicolor* nés au cours du printemps se nourrissent de plantes très variées. Au contraire, la génération estivale semble limitée à une diète plus étroite, essentiellement prélevée sur des fleurs de campanules (Milet-Pinheiro et al., 2016).

Chez *Megachile rotundata* le cycle de vie est mixte. La plupart des larves nées en été traverseront l'hiver pour émerger l'année suivante. D'autres cependant, ne rentreront pas en dormance. A la place, elles engendreront une seconde génération plus tardive (Pitts-Singer & Bosch, 2010). Le succès reproductif de ces individus est en général moindre, mais il permet à l'espèce de profiter d'un éventuel prolongement de la belle saison (Danforth et al., 2019).

Chez les Halictidae, les femelles fécondées pendant les mois d'été hivernent dans des cavités diverses desquelles elles émergeront au printemps suivant. S'il s'agit d'espèces sociales, les fondatrices seront alors assistées par leur jeune couvain afin d'élever les générations plus tardives (Michener, 2007).

De la même manière, les reines de bourdons, après leur accouplement, passent l'hiver à l'abri d'un hibernaculum. Elles s'envoleront au début du printemps pour chercher un lieu de nidification convenable, rassembleront des réserves qui permettront de gérer les débuts de leurs colonies, puis élèveront leurs premières ouvrières. Une fois celles-ci prêtes à assurer le maintien du nid, les reines y demeureront cloîtrées jusqu'à la mort. Les butineuses poursuivront leur travail jusqu'à l'automne, et les nouvelles générations de reproducteurs émergeront du printemps à l'été (Goulson, 2010).

Enfin, abordons le cas des très nombreuses « abeilles coucous » ou abeilles parasites (26% des espèces belges, cf. Drossart et al., 2019). Ces dernières ne construisent pas de nid et ne rassemblent aucunes réserves pour nourrir leur progéniture. A la place, elles exploitent le travail effectué par d'autres et s'approprient leur butin. Ainsi, les cleptoparasites du genre *Nomada* s'introduisent dans des cellules en cours d'approvisionnement afin d'y pondre leurs œufs. Les larves parasites sont dotées de mandibules impressionnantes leur permettant de se débarrasser des plus jeunes stades de l'hôte. Une fois ce travail accompli, elles auront le loisir d'engloutir les réserves réunies sur place (Danforth et al., 2019). Chez les Sphecodes, les

cellules visitées sont déjà closes. Les adultes doivent donc s'y introduire de force et mettre à mort le couvain par elles-mêmes (Danforth et al., 2019). Certaines espèces de ce genre s'attaquent aussi bien à des taxons solitaires qu'à des taxons sociaux. C'est par exemple le cas de *Sphecodes monilicornis* (Bogusch et al., 2006) dont la stratégie d'intrusion dans les colonies sociales de *Lasioglossum malachurum* est celle de la guerre totale. Pour avoir le champ libre, une unique femelle sera capable de terrasser l'ensemble des occupants du nid (Sick et al., 1994).

Le genre *Bombus* abrite plusieurs parasites facultatifs ou obligatoires dont le mode opératoire consiste à détourner une colonie étrangère à leur profit. Ainsi, une femelle psithyre, incapable d'engendrer des ouvrières par elle-même, se fraiera un passage dans le nid d'une autre espèce de bourdon pour y évincer la reine légitime ou, dans certains cas, entrer en cohabitation avec celle-ci. Une fois cette étape franchie, les ouvrières hôtes élèveront la descendance de leur envahisseur à leur dépens (Goulson, 2010 ; Lhomme & Hines, 2019).

1.1.4. Les communautés d'espèces

En écologie, une communauté peut être définie comme étant l'ensemble des espèces vivant au sein d'un même environnement (Morin, 2012). Cette expression est par ailleurs reprise dans de nombreuses recherches se focalisant sur l'étude d'un groupe taxonomique plus précis (ici, les abeilles). Dans ce cas de figure, le terme « assemblage » serait en réalité plus adéquat (Fauth et al., 1996).

Contrairement à ce que laisserait croire la définition proposée ci-dessus, le concept de communauté n'est pas l'objet d'un consensus dans le monde scientifique. Selon l'approche holistique, une communauté est construite comme pourrait l'être un organisme vivant. Elle est donc composée d'organes indispensables — les espèces — dont les interactions aboutissent à la constitution d'un tout cohérent et inséparable. Au contraire, les théories individualistes supposent que plantes et animaux ne se répartissent pas dans des zones bien délimitées mais plutôt le long de gradients définis par des exigences propres à leur biologie. Les cooccurrences d'espèces ne se produiraient donc que lorsque ces gradients se superposent, c'est-à-dire uniquement sur une portion plus ou moins importante des aires de distribution. (McIntosh, 1995).

Parmi les facteurs pouvant déterminer la composition d'une communauté, nous commencerons par aborder les relations interspécifiques. Les scientifiques classent ces dernières dans plusieurs catégories comme le mutualisme, la prédation, la concurrence ou le

parasitisme. Chez les abeilles, une concurrence pourrait s'installer dès lors que des ressources alimentaires ou de nidification — présentes en quantité limitées — se retrouvent partagées. Ce phénomène concernerait autant les espèces sauvages indigènes (Inouye, 1978 ; McFrederick & LeBuhn, 2006) que l'abeille mellifère (Geslin et al., 2017 ; Ropars et al., 2019) ou les espèces invasives (Morales et al., 2013 ; McQuillan & Hingston, 1999 ; Geslin et al., 2017 ; Geslin et al., 2020 ; Goulson, 2003, Graham et al., 2019).

Le principe de Gause, aujourd'hui largement contesté, prédit que deux espèces concurrentes et taxonomiquement proches s'excluront toujours l'une l'autre. Si cette théorie se vérifiait rigoureusement, alors l'environnement ne pourrait accueillir qu'un nombre restreint d'espèces du même genre. Celles-ci surmonteraient alors la compétition en se partageant le spectre des ressources disponibles (Den Boer, 1986). Ainsi, on a observé dans bien des cas qu'une même région n'abritaient que trois à quatre espèces de bourdons butinant respectivement les fleurs à corolles courtes, moyennes et profondes. La quatrième espèce éventuellement relevée est soit capable de dérober du nectar, soit décalée phénologiquement (Inouye, 1977 ; Willmer, 2011). Si l'un de ces espèces est artificiellement retirée du lot, une autre pourra élargir son régime alimentaire en conséquence. On prouve ainsi que la délimitation de ces niches n'est pas le fruit d'une incapacité anatomique mais bien l'œuvre d'une compétition poussant chaque taxon à se cantonner aux fleurs qu'il exploite le plus efficacement (Bowers, 1985 ; Inouye, 1978 ; Graham & Jones, 1996).

Néanmoins, des stratégies de partitionnement plus complexes ont déjà été décrites dans la littérature et expliqueraient la coexistence d'espèces d'abeilles aux mœurs quasiment identiques. Ces concurrentes potentielles cohabiteraient en étant actives à différentes heures de la journée (Blüthgen & Klein, 2011 ; Levermann & Wagner, 2000 pour *Dasypoda hirtipes* et *Panurgus calcaratus*), en disposant de phénologies légèrement décalées et de préférences différentes au niveau de l'habitat (Bassin et al., 2011 pour *Macropis europaea* et *Macropis fulvipes*) ou en ciblant des regroupements de fleurs aux patterns distincts (Johnson & Hubbell, 1975, chez deux espèces néotropicales). En outre, selon la théorie d'Hanski, si la concurrence organise bien les communautés autour d'un groupe d'espèces dominantes aux niches bien délimitées — le noyau — ; celles-ci côtoient en général un grand nombre de taxons beaucoup plus rares — les satellites — dont les niches peuvent se superposer à celles des autres espèces (Hanski, 1982). Si cette vision est plus souple que celle proposée par Inouye, elle ne permet toujours pas d'éclaircir le mystère entourant certaines régions du monde peuplées par une

remarquable diversité de bourdons. Ces dérogations à la règle générale seraient liées à des conditions environnementales instables accroissant de manière imprévisible les taux de mortalité. Ainsi, les importantes variations climatiques observées d'une année à l'autre dans les Pyrénées désatureraient les communautés locales et contrecarreraient les effets limitant de la concurrence (Rasmont et al., 2000).

L'autre relation majeure pouvant lier les abeilles entre elles est le parasitisme. Celui-ci pourrait, comme la prédation, exercer un rôle de régulation des groupes dominants. En réduisant la pression que ceux-ci exercent sur le reste de l'assemblage, il atténuerait les effets de la concurrence et permettraient à la communauté de se diversifier (Sheffield et al., 2013). A la manière des grands prédateurs, les abeilles parasites auront tendance à être toujours beaucoup moins populeuses que leurs victimes, raison pour laquelle elles seront surreprésentées parmi les espèces les plus rares. Comme leur mode de vie dépend directement du succès des autres taxons, on peut s'attendre à ce que les perturbations de l'environnement se répercutent en premier lieu sur leurs populations. Pour toutes ces raisons, il a été proposé d'ériger les représentants de cette guilde au rang de bioindicateurs (Sheffield et al., 2013).

Bien sûr, les communautés d'abeilles sont avant tout façonnées par leur environnement. Comme déjà mentionné précédemment, de nombreuses espèces entretiennent des rapports plus ou moins étroits avec les communautés végétales alors que d'autres auront des préférences marquées pour des substrats de nidification spécifiques. Il a d'ailleurs été observé qu'au plus la variété et la couverture des fleurs étaient grandes, au plus la diversité des pollinisateurs était à son tour conséquente (Ebeling et al., 2008 ; Fründ et al., 2010 ; Potts et al., 2003). De même, l'abondance des tiges creuses, de cavités diverses et de sols accessibles expliquerait en partie la structure des assemblages (Potts et al., 2005).

Lorsqu'une communauté est scindée en sous-groupes sur bases de traits écologiques, on se réfèrera au terme de « guildes » (Fauth et al., 1996). Ainsi l'assemblage des abeilles peut être étudié en distinguant des guildes sociale et solitaire. Sous les tropiques, la première domine largement l'écosystème, probablement car les ressources abondent tout au long de l'année et permettent de soutenir les besoins de colonies importantes. Dans les milieux arides et méditerranéens, la guilde solitaire est en revanche la plus représentée car mieux adaptées à des floraisons plus saisonnières ou conditionnées par des sécheresses imprévisibles (Danforth et al., 2019). Pour les mêmes raisons, la guilde oligolectique composera jusqu'à 66 % de la richesse spécifique des anthophiles collectées dans un désert contre seulement 5% dans une forêt

tropicale. Les milieux tempérés constitueraient une situation intermédiaire, comportant entre 20 et 30 % d'espèces spécialistes (Danforth et al., 2019).

1.1.5. Le déclin des abeilles

Le déclin des pollinisateurs est un phénomène dont l'existence est aujourd'hui largement relayée par les médias. Pour autant, la menace qui pèse sur les abeilles est difficile à chiffrer à grande échelle car les données sont absentes ou trop peu nombreuses dans la plupart des pays du monde. A titre d'exemple, nous manquons cruellement d'informations pour 56,7 % des taxons repris dans la liste rouge des abeilles d'Europe (Nieto et al., 2014). Au contraire, nous disposons en Belgique d'un examen de la situation assez complet que pour statuer sur les risques d'extinction de 90,6% des espèces. Le verdict qui ressort de cette analyse est le suivant : dans notre pays, une abeille sur trois serait actuellement menacée ou en voie de l'être, et une sur dix n'aurait plus été observée depuis les années 90 (Drossart et al., 2019).

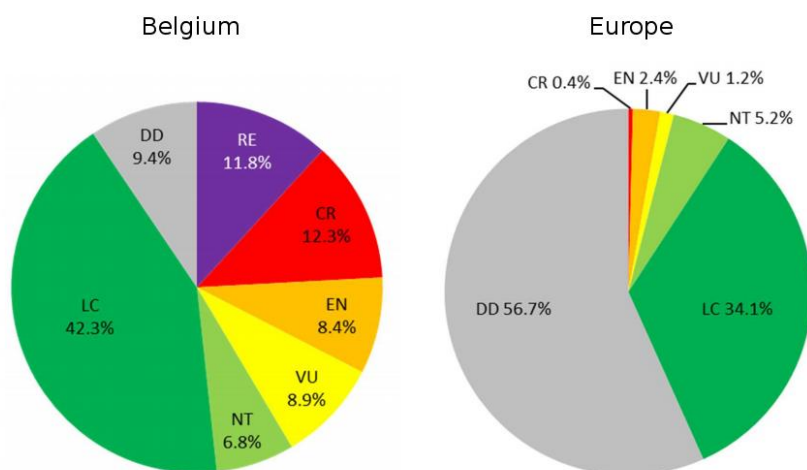


FIG 1 Distribution des espèces d'abeilles sauvages dans les catégories UICN en Belgique (Drossart et al., 2019) et en Europe (Nieto et al., 2014). DD = Données insuffisantes, RE = Disparue au niveau régional, CR = En danger critique, EN = En danger, VU = Vulnérable, NT = Quasi menacée, LC = Préoccupation mineure.

En dépit d'une certaine publicité, le public demeure assez peu instruit des causes sous-tendant cette situation. En effet, l'emploi abusif des pesticides, souvent pointé du doigt, n'en constitue pas la seule et unique origine. Nous nous attarderons donc à décrire ici les pièces manquantes de ce puzzle.

La disparition des abeilles est fréquemment décrite comme l'une des conséquences de la fragmentation de nos paysages (Potts et al, 2010). D'après une méta-analyse (Winfree et al., 2009), la perte des espaces naturels et semi-naturels serait le seul effet anthropique pour lequel

nous pourrions déjà démontrer un rôle négatif. Pour être exact, cette mutation environnementale se caractérise certes par le remplacement progressif des étendues naturelles ou semi-naturelles, mais aussi par l'accroissement du nombre d'habitats isolés, eux-mêmes sujets à un rétrécissement et à un éloignement croissant (Fahrig, 2003). Afin d'expliquer les effets attendus, on ajoutera à l'amenuisement des ressources disponibles (Müller et al., 2006 ; Potts et al., 2010), la fragilisation des populations confinées dans les espaces relictuels. Cet affaiblissement viendrait de ce que de petites communautés déconnectées les unes des autres seraient largement plus susceptibles de disparaître à cause de fluctuations démographiques (Burkey, 1999) ou d'une hausse de la consanguinité (Whitehorn et al., 2009 ; Zayed, 2009).

La détérioration du monde naturel est directement attribuable à des activités humaines comme l'agriculture (voir plus bas), l'urbanisation (un point y sera consacré) et la sylviculture. Si l'on observe aujourd'hui une progression des espaces boisés en Europe, on précisera que les forêts de conifères plantées pour des raisons économiques ne présentent que peu d'intérêts pour les pollinisateurs, ces derniers étant plutôt à la recherche d'environnements dégagés. De surcroît, l'extension des exploitations forestières participe de la disparition des landes à bruyères, l'un des habitats les plus accueillants pour les abeilles des milieux tempérés (Osborne & Corbet, 1991). Le développement de la couverture forestière en Belgique aurait largement profité aux espèces de bourdons sylvoles comme *Bombus hypnorum* ou *Bombus sylvestris* mais, à l'inverse, se serait montré plus défavorable pour les habitants des milieux ouverts comme *Bombus veteranus* ou *Bombus ruderalis* (Rasmont & Mersch, 1988 ; Rollin et al., 2020).

Dans nos régions, l'intensification des pratiques agricoles constitue un facteur prédominant de détérioration des habitats. Avant l'apparition des monocultures intensives, nos paysages étaient dominés par un système de rotation qui laissait périodiquement place à de grandes étendues de légumineuses destinées à nourrir le bétail et fertiliser les sols (Rasmont, 2006). D'autre part, les herbicides n'existaient pas encore, et le tri du grain était imparfait. Pour ces raisons, les champs étaient parsemés de plantes opportunistes, les « messicoles », dont la floraison accompagnait les moissons (Bretagnolle et al., 2015 ; Lemoine et al., 2018). En Belgique, les disparitions de ces deux sources de nourriture auraient concouru au déclin des bourdons (Rasmont & Mersch, 1988 ; Rasmont et al., 2005, Rasmont et al., 2006 ; Vray et al., 2019).

Les pesticides viennent ternir encore un peu plus ce tableau en menaçant plus ou moins directement la survie des pollinisateurs. La mortalité par intoxication imputable aux insecticides a été évaluée pour une série de substances, la plupart du temps avec *Apis mellifera* comme sujet. Or, les abeilles sauvages arpentant les paysages agricoles seraient elles aussi exposées à une multitude d'agents chimiques (Hladik et al., 2016). Les quelques études abordant la question ont pu témoigner de la toxicité de ces molécules pour certaines espèces comme *Bombus terrestris* (Barbosa et al., 2015), *Osmia cornuta* (Tesoriero et al., 2003) ou *Megachile rotundata* (Torchio, 1983). Même en présence de doses sublétales, cette exposition induirait des effets indirects, en particulier en altérant les capacités cognitives des insectes. De nombreuses recherches rapportent de tels handicaps : troubles dans l'acquisition des préférences alimentaires, dans les interactions sociales, la construction de nids et la sonication chez *Bombus impatiens* (Crall et al., 2018 ; Phelps et al., 2018 ; Switzer & Combes, 2016), perturbation des comportements de récolte et de l'orientation chez *Bombus terrestris* (Feltham & Goulson, 2014 ; Lämsä et al., 2018 ; Stanley et al., 2016), affectation de la mémoire spatiale chez *Osmia cornuta* (Jin et al., 2015), ... Les fongicides et herbicides (et leurs adjuvants), bien que destinés à des organismes très éloignés, représenteraient eux-aussi de potentiels facteurs de stress. Ils pourraient modifier la flore microbienne des abeilles et répercuter ces effets sur l'immunité et la nutrition de celles-ci (Motta et al., 2018) ; altérer la capacité des femelles à reconnaître leur nid (Artz, & Pitts-Singer, 2015) ou encore diminuer la fertilité des reines, la productivité des colonies et la résistance aux pathogènes chez les bourdons (Bernauer et al., 2015 ; McArt et al., 2017). En outre, la combinaison de ces substances s'avère souvent plus néfaste que leur application séparée (Wang et al., 2020).

Les pesticides ne constituent malheureusement pas l'unique classe d'agents artificiels pesant sur la balance du déclin. Les engrais azotés ont été conçus pour enrichir les sols et doper le rendement des cultures, cependant, l'action de ces intrants ne se limite pas aux terres ciblées par les agriculteurs, leur dispersion sur de très grandes distances par lessivage ou volatilisation étant un fait avéré (Bouwman et al., 1997 ; Galloway et al., 2004). En Europe, la Belgique occuperait la deuxième place des pays consommant le plus d'engrais par hectare de terres agricoles (synthétiques et d'origine animale) (Jensen et al., 2011). A ceci, nous additionnerons l'explosion, au cours du 20^{ème} siècle, des retombées atmosphériques d'azote assimilable liées à la combustion des énergies fossiles, phénomène particulièrement important dans nos régions (Galloway & Cowling, 2002 ; Galloway et al., 2004). Une fois dans l'environnement, cet azote assimilable excédentaire peut subsister pendant plusieurs décennies, voire plusieurs siècles

(Galloway et al., 2003). Conséquemment à ces phénomènes, les sols pauvres ont eu tendance à disparaître au fur et à mesure du temps et, avec eux, la riche flore qu'ils abritaient. En a résulté une homogénéisation des paysages botaniques en faveur des plantes nitrophiles et au détriment des espèces plus oligotrophes (Carvell et al., 2006 ; Dise et al., 2011 ; McClean et al., 2011 ; Rasmont, 2006). Cette perte de diversité se serait avérée plus que dommageable pour l'ensemble des pollinisateurs et expliquerait au moins en partie les bouleversements écologiques survenus depuis le siècle dernier en Europe (Carvalho et al., 2020 ; Carvell et al., 2006 ; Kleijn et al., 2009 ; Rasmont, 2006).

L'agriculture a également favorisé l'expansion rapide d'abeilles domestiquées en dehors de leur territoire d'origine. Or, il est à craindre que la présence de ces espèces exotiques puisse engendrer une pression compétitive plus ou moins dommageable pour leurs homologues indigènes (se référer au chapitre consacré aux communautés). D'autre part, la propagation de pathogènes issus d'abeilles d'élevage est largement confirmée dans le cas des bourdons et pourrait s'avérer problématique dans certaines régions du monde (Colla et al., 2006 ; Otterstatter & Thomson, 2008 ; Szabo et al., 2012).

Toutes ces préoccupations ne doivent pas nous faire oublier les effets, déjà prégnants, du changement climatique. Sur le long terme, les populations d'abeilles se déplaceront progressivement vers les pôles ou en altitude, conséquence directe de la migration des isothermes. Une incapacité à suivre ce mouvement pourrait s'avérer problématique pour certains taxons comme les bourdons. Ce processus condamnerait également les espèces adaptées aux climats les plus froids, dont l'habitat risque tout simplement de disparaître dans les décennies à venir (Kerr et al., 2015 ; Martinet et al., 2015b ; Rasmont et al., 2015). Cette problématique ne concerne toutefois qu'une fraction des espèces, les abeilles étant avant tout des animaux thermophiles (Michener, 2007).

D'autre part, le changement climatique s'accompagne — sur le court terme cette fois —, d'une hausse du nombre d'événements climatiques extrêmes (Easterling et al., 2000). Or, si les canicules sont en général assez courtes, les maxima enregistrés lors de ces périodes suffisent à placer les abeilles en condition de létalité (Martinet et al., 2015a ; Rasmont et al., 2000, Zambra et al., 2020). De manière plus indirecte, des températures inhabituelles pourraient affecter les capacités de survie des pollinisateurs et de leurs plantes hôtes en désynchronisant leur émergence, en décalant leurs distributions ou en altérant leurs traits écologiques (Mayer & Kuhlmann, 2004 ; Bartomeus et al., 2011 ; Gérard et al., 2020).

Enfin, ces différents facteurs pourraient très bien agir de concert en produisant des synergies. Par exemple, la diminution de la qualité des ressources florales pourrait être plus dommageable pour des espèces déjà soumise à un stress thermique (Vanderplanck et al., 2019) et ce dernier serait plus difficile à affronter pour des individus ou des colonies dont les capacités de thermorégulation seraient détériorées par une exposition aux pesticides (Crall et al., 2018 ; Tosi et al., 2016). De surcroît, le changement climatique pourrait interagir avec l'altération de la couverture paysagère (Marshall et al., 2018), et en particulier avec l'une de ses composantes majeures, c'est-à-dire l'urbanisation (Hamblin et al., 2017 ; Hamblin et al., 2018).

1.2. L'urbanisation

1.2.1. Les environnements urbains

Est « urbain » ce qui a trait à la Ville (en latin : *urbs*). Intuitivement, nous pourrions donc décrire l'urbanisation comme l'expansion et la multiplication des cités humaines. Toutefois, une telle définition nous impose de délimiter plus précisément ce qu'est la Ville, et en quoi celle-ci s'opposerait au monde rural. Or, chaque pays a défini ce concept selon ses propres seuils et critères (Francis & Chadwick, 2012 ; Ritchie & Roser, 2018). Pour sa part, la Commission européenne a développé une typologie en trois catégories. Selon celle-ci, un centre urbain est composé d'au moins 50 000 habitants et sa densité atteint au minimum 1500 individus par kilomètre carré. Les villes, plus petites, sont peuplées par plus de 5000 habitants et leur densité minimale est de 300 individus par kilomètre carré. Enfin, les zones rurales regroupent tous les espaces exclus par ces critères. En se référant à cette définition, 85% des êtres humains habitaient dans un milieu urbain en 2015 ; les villes couvraient alors 7,6% des surfaces émergées (Pesaresi et al., 2016). En Europe, la croissance de ces zones urbaines aurait été l'un des facteurs d'altération du paysage les plus importants depuis 1950 (Fuchs et al., 2013).

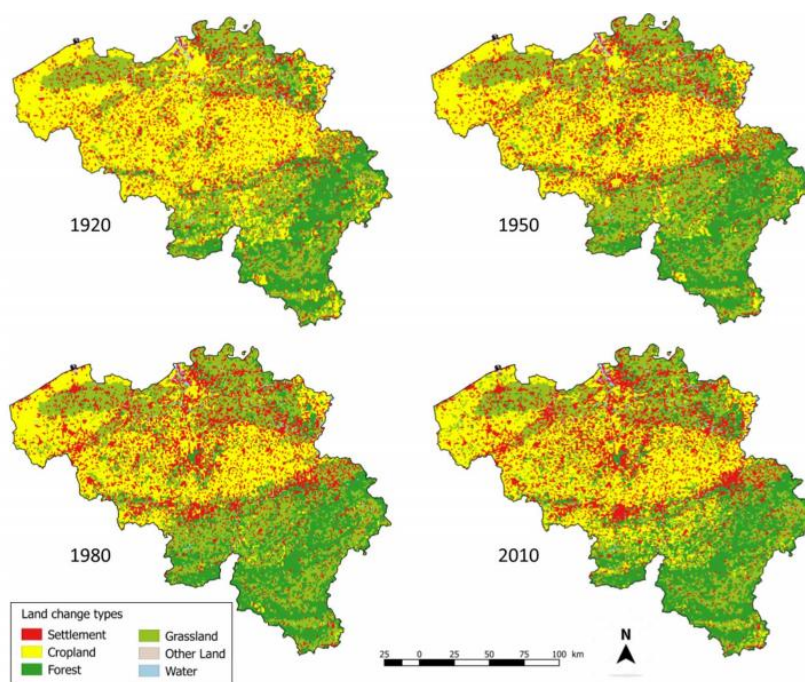


FIG 2 Evolution du paysage belge entre 1920 et 2010 (Fuchs et al., 2013 & 2014 in Drossart et al., 2019). La couleur rouge représente les espaces urbanisés.

La structure des tissus urbanisés est hétéroclite mais cette diversité n'est que rarement considérée par les biologistes (McIntyre et al., 2000). Dans un tissu continu — en centre-ville par exemple —, les maisons s'organisent en rangées ne présentent que deux façades visibles ; dans un tissu semi-ouvert, les bâtiments comportent en général trois façades, comme dans le cas d'immeubles jumeaux ou de maisons accolées ; enfin, dans un tissu complètement ouvert, les villas ou les appartements isolés forment la majorité de l'habitat. Ces vastes catégories peuvent encore être subdivisées grâce à différents critères comme la densité du maillage viaire, la hauteur du bâti ou l'âge des constructions (Le Fort et al., 2014). On verra dans ces multiples faciès l'action d'une urbanisation au développement variable. Si l'expansion « classique » grignote les espaces environnants en établissant des banlieues concentriques, un étalement urbain moins contrôlé agira plus diffusément (Antrop, 2004). Ce dernier mode est bien représenté par le développement en rubans — très commun en Belgique — qui procède le long des grandes voiries traversant les campagnes (Verbeek et al., 2014), ou encore par l'extension des villages avoisinant les villes et destinés à former de nouveaux noyaux urbanisés (Antrop, 2004). Au final, le milieu urbain ne se présente pas sous la forme d'un territoire aux frontières bien tranchées ; il s'agit plutôt d'une mosaïque hétérogène en continuum avec le monde rural (Antrop, 2004 ; McIntyre et al., 2000 ; Pickett et al., 2001).

En écologie, un grand flou a longtemps régné dans les recherches traitant d'urbanisation. La plupart du temps, l'appartenance d'un site à telle ou telle catégorie n'était établie qu'à priori ou sur bases de considérations démographiques. Plus rarement, la proportion de terrain couverte par des constructions imperméables a été calculée, notamment dans l'optique d'étudier des « gradients d'urbanisation » (Buchholz & Egerer, 2020 ; Francis & Chadwick, 2012 ; McIntyre et al., 2000). Quoique plus fine, cette analyse est loin d'être exhaustive. En effet, les écosystèmes urbains sont intimement liés aux phénomènes de sociétés et gagneraient donc à être envisagés sous cet aspect (McIntyre et al., 2000). Par exemple, la présence de la flore y serait positivement corrélée au revenu, à l'âge et au niveau d'éducation des ménages (Grove & Burch, 1997 ; Hope et al., 2003). Cet « effet de luxe » s'observerait également chez les oiseaux (Melles, 2005), les chauves-souris, les lézards (Leong et al., 2018) ou les pollinisateurs (Baldock et al., 2019).

A la manière des grandes forêts, les métropoles influencent sensiblement les conditions climatiques à l'intérieur de leur territoire et aux alentours de celui-ci. Par exemple, la pollution émise depuis les cités inhiberait la formation de la pluie et de la neige au sein des nuages

(Rosenfeld, 2000). En Europe, les précipitations touchant ces zones seraient réduites de 19% en été et augmentées de 8% en hiver (Trusilova et al., 2008). En moyenne, les températures nocturnes sont plus élevées en ville que dans les milieux naturels. En revanche, aucune tendance claire ne se distingue vis-à-vis des températures maximales enregistrées en plein jour. Dans tous les cas, les amplitudes thermiques quotidiennes y seraient significativement amoindries. Cette propension des environnements urbains à constituer des « ilots de chaleur » aurait pour causes un albédo moins élevé, une grande couverture des surfaces imperméables, une plus faible évapotranspiration et un excédent de chaleur généré par les activités humaines (Hamdi et al., 2009 ; Pickett et al., 2001; Trusilova et al., 2008). Une conséquence intéressante de ce microclimat serait que les plantes ne fleurissent pas simultanément à la campagne et en ville. Les fleurs printanières apparaîtraient plus tôt, alors que les espèces automnales bourgeonneront plus tardivement (Neil et al., 2010).

1.2.2. Effets négatifs supposés

Comme évoqué précédemment, l'accroissement exponentiel des milieux urbains menacerait de nombreux groupes taxonomiques (Piano et al., 2019). En dépit des réserves que nous détaillerons au point suivant, les pollinisateurs ne semblent pas échapper à ce constat (Papillons diurnes : Ramírez-Restrepo & MacGregor-Fors, 2017 ; abeilles et syrphes : Bates et al., 2011 et Geslin et al., 2013 ; abeilles : Collado et al., 2019). Ainsi, l'imperméabilisation du terrain serait négativement corrélée à la diversité des abeilles sauvages (Ahrne et al., 2009 ; Birdshire et al., 2020, Burdine & McCluney, 2019 ; Geslin et al., 2016 ; Hamblin et al., 2018 ; Matteson et al., 2008 ; Zanette et al., 2005). Le bétonnement du sol toucherait plus gravement les espèces terricoles (qui ne peuvent exploiter ces surfaces pour nidifier), comme en témoignent les échantillonnages réalisés à New-York (Matteson et al., 2008) ou à Paris (Geslin et al., 2016). D'après une étude récente, si la richesse spécifique d'un site urbain est, en moyenne, comparable à celle d'un site rural ; les espèces retrouvées en ville ne représenteraient qu'une fraction de la diversité existant dans la matrice environnante (Banaszak-Cibicka & Żmihorski, 2020).

En ville, l'absence de continuité au sein des espaces verts serait nuisible aux animaux floricoles. En s'intéressant au comportement des différents visiteurs de l'astéracée *Crepis sancta*, les scientifiques ont noté que les butineurs urbains visitaient moins souvent les capitules que leurs homologues ruraux. Ils y passaient en revanche beaucoup plus de temps. La discussion de ces résultats nous fournit l'hypothèse suivante : les insectes vivant dans des milieux

fragmentés parcourent des distances plus longues ; ils consacreront donc plus de temps aux fleurs visitées afin de contrebalancer les pertes d'énergies occasionnées par leur voyage. Malgré cette apparente faculté d'adaptation, les pollinisateurs seraient désavantagés par l'existence de telles contraintes (Andrieu et al., 2009, Zurbuchen et al., 2010a). Autre conséquence de la fragmentation des paysages urbains, l'éroitesse des habitats lèserait les abeilles spécialistes de grande taille. Dans leur cas, l'installation de populations viables requiert en effet une importante quantité de fleurs appartenant à des groupes très précis, ce que l'on observera rarement sur de petites surfaces (Cane et al., 2006 ; Müller et al., 2006).

Les fleurs plantées dans ces parcs et jardins présenteraient un autre désavantage, celui de la surreprésentation des espèces exotiques. Ces étrangères s'avéreraient moins attrayantes que leurs concurrentes indigènes (Chrobock et al., 2013 ; Corbet et al., 2001 ; Fortel, 2014 ; Frankie et al., 2005 ; Pellissier et al., 2013), du moins lorsqu'elles ne sont pas déjà naturalisées (Pyšek et al., 2011). Deuxièmement, les abeilles des guildes mono- et oligolectiques tirent difficilement parti de ces nouvelles ressources qui se substituent aux essences dont elles dépendaient (Bartomeus et al., 2016 ; Frankie et al., 2005). Enfin, les variétés ornementales — fleurs péloriques, à corolle double, ou sans éperon — seraient, selon les cas, moins généreuses en ressources ou plus difficiles d'accès que leurs équivalents sauvages (Comba et al., 1999 ; Corbet et al., 2001 ; Frankie et al., 2005).

La pollution des sols est une composante supplémentaire pour laquelle nous disposons de peu d'informations (Moroń et al., 2012). Parmi les travaux qui se sont penchés sur les gradients de contamination aux métaux lourds, tous n'ont pu déceler d'altérations notables chez les espèces étudiées (*Osmia bicornis* : Szentgyörgyi et al., 2017 ; *Bombus spp.* : Szentgyoergyi et al., 2011). D'autres investigations ont toutefois donné des résultats plus inquiétants. En Pologne et au Royaume-Uni, le taux de survie des larves d'*Osmia bicornis* et le nombre d'œufs déposés par les femelles de cette espèce chuteraient au sein des sites pollués (Moroń et al., 2014). Dans ces mêmes pays, une étude avait déjà montré que le taux de survie de *Megachile ligniseca*, de même que la diversité et l'abondance des abeilles solitaires, était négativement corrélé à la présence de métaux lourds (Moroń et al., 2012). Cependant, aucune de ces recherches ne s'inscrivait dans le domaine de l'écologie urbaine. Une étude plus récente aurait toutefois révélé une corrélation positive entre le taux d'urbanisation, l'exposition au plomb et la réduction de la taille des colonies de bourdons (Sivakoff et al., 2020).

L'omniprésence des voitures ne serait pas non plus sans conséquences. D'après une étude menée au Canada (Baxter-Gilbert et al., 2015), en été, un peu plus de 26 hyménoptères meurent chaque jour d'une collision par kilomètre d'autoroute. Bien évidemment, ces chiffres ne peuvent s'appliquer au trafic citadin en dehors des grands axes routiers. D'autre part, les voies de transport jouent un rôle dissuasif vis-à-vis insectes volants et isoleraient les populations situées autour de leur tracé (Andersson et al., 2017 ; Bhattacharya et al., 2003). Ces transports, de concert avec l'industrie, génèrent de nombreux polluants atmosphériques. Parmi eux, très peu de composants ont véritablement été testés sur les abeilles. Nous savons toutefois que le dioxyde de soufre peut, à des concentrations relativement faibles, diminuer l'activité des abeilles domestiques et sauvages (Ginevan & Greenberg, 1980). L'ozone, quant à lui, peut interférer avec les signaux chimiques émis par les fleurs et les rendre plus difficilement repérables (Fuentes et al., 2016).

1.2.3. Effets positifs supposés

Beaucoup d'études contredisent, au moins en partie, les constats dressés dans le chapitre précédent. Ainsi, le succès reproductif des colonies de bourdons établies en villes égalerait ou surpasserait celui des colonies rurales (Samuelson et al., 2018 ; Vaidya et al., 2018). Dans le même ordre d'idées, on aurait fréquemment relevé, en banlieue ou en centre-ville, des diversités d'abeilles égales ou supérieures à celles des paysages environnants ; ces derniers pouvant être aussi bien composés d'éléments ruraux (Baldock et al., 2015 ; Fortel, 2014 ; Fowler, 2015 ; Martins et al., 2017 ; Sirohi et al., 2015 ; Theodorou et al., 2017 ; Theodorou et al., 2020) que naturels (Carper et al., 2014 ; Fetridge et al., 2008 ; Kearns & Oliveras, 2009 ; McFrederick & LeBuhn, 2006 ; Winfree et al., 2007). Toutefois, ces observations sont à considérer avec précaution, la richesse spécifique des assemblages d'abeilles pouvant varier sensiblement d'une ville à une autre (Wenzel et al., 2019).

Comment expliquer une telle disparité dans les résultats obtenus ? Tout d'abord, les milieux catégorisés comme « urbains » embrassent de nombreuses réalités différentes (McIntyre et al., 2000). Les effets positifs évoqués ci-dessus seraient surtout le fait de périphéries urbaines moyennement imperméabilisées et représentant un degré d'hétérogénéité optimal (Fetridge et al., 2008 ; Fortel, 2014 ; Wenzel et al., 2019). En outre, ces comparaisons seront nécessairement influencées par le référent utilisé. Ainsi, il semblerait que les banlieues soient plus accueillantes que les milieux ruraux mais pas autant que les espaces naturels (Collado et al., 2019 ; Wenzel et al., 2019). De même, mettre côte à côte des parcs urbains et

une forêt tempérée — un milieu couvert et donc peu engageant pour les abeilles — ne revient absolument pas à comparer une ville et le désert qui lui sert de matrice — un véritable point chaud pour les abeilles sauvages (Carper et al., 2014 ; Winfree et al., 2007).

Quels seraient les atouts distinguant les milieux urbains de la campagne qui les entoure ? Premièrement, les pesticides y seraient moins répandus (Botías, et al., 2017). Ensuite, la diversité et l'abondance des fleurs y seraient localement beaucoup plus élevées qu'en terrain agricole (Fortel, 2014 ; Fowler, 2015 ; Theodorou et al., 2017). Or, l'abondance de ces sources de nourriture pourrait être un facteur plus décisif que l'urbanisation en elle-même (Bates et al., 2011 ; Burdine & McCluney, 2019 ; Fortel, 2014 ; Fowler, 2015 ; Kearns & Oliveras, 2009 ; Lowenstein et al., 2014). Les espèces exotiques, bien que décrites par certains auteurs, contribueraient malgré tout aux bienfaits prodigués par les fleurs de nos villes (Baldock et al., 2019 ; Martins et al., 2017 ; Salisbury et al., 2015). En combinaison avec le réchauffement urbain, elles étendraient significativement les périodes de floraison (Neil et al., 2010 ; Salisbury et al., 2015 ; Wenzel et al., 2019) ; au point de rendre viables des générations de bourdons hivernales (Stelzer et al., 2010). Les températures plus élevées, quoique potentiellement néfastes pour les espèces intolérantes à la chaleur (Hamblin et al., 2017 ; Hamblin et al., 2018) pourraient favoriser la diversité des assemblages, la majeure partie des abeilles étant adaptée aux climats secs et chauds (Danforth et al., 2019).

Pour finir, les villes assureraient un rôle de « refuge » grâce à une série diversifiée de micro-habitats attractifs. Parmi ces « hotspots », nous retrouverons certains jardins résidentiels, des potagers communautaires, des jardins botaniques, de grands parcs et des terres enfrichées (Baldock et al., 2019 ; Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012 ; Collado et al., 2019 ; Hofmann et al., 2018 ; Lemoine, 2016 ; Martins et al., 2017 ; McFrederick & LeBuhn, 2006 ; Normandin et al., 2017 ; Pauly, 2019a ; Pauly, 2019b ; Tommasi et al., 2004 ; Twerd & Banaszak-Cibicka 2019). Des espaces plus modestement fleuris — on citera le cas des toitures végétalisées (Colla et al., 2009 ; Sonnay & Pellet, 2016 ; Tonietto et al., 2011) des pelouses extensives (Larson et al., 2014 ; Lerman & Milam, 2016) ou des cimetières (Baldock et al., 2019 ; Normandin et al., 2017) — pourront également abriter un certain nombre de pollinisateurs.

1.2.4. Structuration écologique

S'il est si difficile d'évaluer l'impact de l'urbanisation, c'est probablement parce que celle-ci n'affecte pas toutes les abeilles équitablement. En d'autres termes, il existerait des

groupes « urbanophiles », capables d'exploiter les environnements urbains, et d'autres, « urbanophobes », disparaissant de nos villes faute de pouvoir en faire autant. Comme beaucoup de taxons semblent favorisés par un étalement urbain d'intensité intermédiaire, nous serons amenés, pour les décrire, à utiliser l'expression « d'espèces modérément urbanophiles ». Plus généralement, les animaux vivant à proximité immédiate de l'homme seront dits « synanthropiques ». Ceux-ci forment une communauté singulière car en voie d'homogénéisation à l'échelle mondiale ; phénomène rendu possible par le biais d'introductions volontaires ou accidentelles (McKinney, 2006). Si ces espèces se spécialisent au point de préférer l'environnement urbain à tout autre type d'habitat, on les qualifiera alors de « synurbiques » (Francis & Chadwick, 2012).

Les guildes écologiques pourraient nous aider à comprendre les différentes réactions des abeilles face à l'urbanisation. Ainsi, comme les villes sont parsemées de nombreuses anfractuosités mais de relativement peu de sols nus, les groupes nidifiant dans des cavités seront souvent favorisés par rapport aux espèces terricoles (Cane et al. 2006 ; Fortel, 2014 ; Fowler, 2015 ; Geslin et al., 2016 ; Hinnens et al., 2012 ; Matteson et al. 2008 ; Wenzel et al., 2019 ; Wilson & Jamieson, 2019 ; Zanette et al. 2005 ; voir Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012 et Sirohi et al., 2015 pour des exemples contradictoires). Notons toutefois que certaines espèces excavatrices pourraient exploiter le mortier des vieux murs ou les interstices des trottoirs (Pauly, 2019b, Sirohi et al., 2015). L'abondance de fleurs exotiques et la raréfaction de certaines essences locales joueraient quant à elles en faveur des espèces polylectiques, au détriment des taxons spécialistes (Bartomeus et al., 2016 ; Cane et al., 2006 ; Frankie et al., 2005 ; Normandin et al., 2017 ; Wenzel et al., 2019 ; mais voir Hinnens et al., 2012 pour un contreexemple). Les fameux « ilots de chaleurs » structureraient également les communautés, cette-fois au bénéfice d'espèces thermotolérantes (Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012 ; Hamblin et al., 2017).

L'effet de la taille et de la sociabilité des abeilles sont plus difficilement appréciables. D'une part, des abeilles minuscules — à l'instar de nombreuses Halictidae — peuvent assurer leur survie dans des habitats qui le seront tout autant (Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012 ; Cane et al., 2006 ; Hinnens et al., 2012). En revanche, leur portée de vol limitée (Gathmann & Tscharncke, 2002) les contraindrait dans la conquête de territoires isolés, ce qui serait attesté par leur raréfaction dans certaines études urbaines (Geslin et al., 2013 ; Geslin et al., 2016). Cet argument est toutefois contredit par le fait qu'une minorité d'individus parcourait des distances largement supérieures à celles prédites par les scientifiques (Zurbuchen et al., 2010b). Si des

abeilles plus corpulentes peuvent explorer des zones bien plus vastes et seraient donc moins inquiétées par la fragmentation du paysage (Fowler 2015 ; Geslin et al., 2013 ; Geslin et al., 2016 ; Wenzel et al., 2019), leurs besoins énergétiques plus conséquents requerront davantage de fleurs (Cane et al., 2006 ; Hinners et al., 2012 ; Wenzel et al., 2019). L'eusocialité de certaines espèces de grand gabarit — les bourdons — leur conférerait également une meilleure capacité d'adaptation (Wenzel et al., 2019). Selon certains, ce facteur, en association avec une distance de vol étendue et un régime alimentaire opportuniste, expliquerait pourquoi certaines espèces du genre *Bombus* dominent les villes tempérées (Fowler, 2015 ; Reeher et al., 2020). En outre, plusieurs études semblent indiquer que les abeilles sociales seraient généralement à leur avantage dans les milieux urbains (Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012 ; Fetridge et al., 2008 ; Fowler, 2015 ; Hinners et al., 2012 ; Matteson et al., 2008 ; contreexemple dans Wilson & Jamieson, 2019).

Les potentiels effets des différentes stratégies phénologiques ne sont que peu documentés. Une étude a révélé un appauvrissement des taxons printaniers et bivoltins au profit des espèces estivales ou à plus longue période d'activité (Fowler, 2015). D'autres auraient en revanche relevé des abondances et des diversités supérieures lors du printemps (Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012 ; Sirohi et al., 2015 ; Tommasi et al., 2004). Si certaines villes s'avèrent tout de même assez riches en espèces printanières alors que d'autres semblent en manquer, c'est peut-être parce que les secondes ne proposent pas assez de fleurs plus tôt dans l'année (Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012 ; Matteson et al., 2008 ; Sirohi et al., 2015).

Enfin, les abeilles cleptoparasites seraient retrouvées en plus faibles proportions dans les environnements urbains (Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012 ; Frankie et al., 2005 ; Matteson et al., 2008). Cette observation reflèterait peut-être une plus faible abondance des populations hôtes (Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012), et corroborerait dès-lors la thèse selon laquelle cette guilda représenterait un indicateur écologique particulièrement sensible aux fluctuations du reste de la communauté (Sheffield et al., 2013).

Les apparentes contradictions retrouvées dans ces travaux sont-elles le signe que l'approche « par traits » serait inopérante ? En effet, celle-ci ne trouverait, au mieux, que de faibles corrélations entre l'écologie des espèces et leur capacité à survivre dans différents milieux. La raison de cet insuccès serait multiple. En premier lieu, les traits ne sont pas indépendants du groupe taxonomique. Ainsi, si certains bourdons dominent les milieux urbains, il apparaîtra que les espèces grandes et les espèces sociales y sont plus représentées. Généraliser

le succès de ces taxons à d'autres espèces partageant l'un de ces deux traits constitue dès lors un biais potentiel. Deuxièmement, l'interaction entre ces différentes caractéristiques joue certainement un rôle majeur ; rôle qui ne pourra être compris tant que celles-ci seront considérées isolément. Enfin, les traits utilisés par les chercheurs sont issus d'une sélection subjective et ne sont pas nécessairement aptes à nous fournir des réponses ; seule l'accumulation d'essais nous permettra de juger de leur intérêt (Bartomeus et al., 2018 ; Buchholz & Egerer, 2020).

2. Objectifs et questions de recherche

Dans le cadre de ce mémoire de fin d'étude, nous nous sommes fixé les objectifs suivants :

1 : Concevoir l'inventaire et l'atlas des abeilles sauvages de la commune de Mons, sur base d'observation standardisées récentes et d'observations historiques opportunistes.

2 : Décrire la composition de l'assemblage montois sur base des traits écologiques, des groupes taxonomiques, du statut UICN et de différents indices de diversité.

3 : Comprendre les facteurs structurant les assemblages d'abeilles : étudier les effets de l'imperméabilisation des sols, de la diversité de la flore et de la composition du paysage sur la diversité des assemblages et des traits écologiques des abeilles.

Perspective : cette étude espère constituer un état des lieux utile à l'élaboration de futures mesures de conservation au sein de la commune.

Thèse : la commune de Mons est dotée d'une urbanisation de faible intensité et sa matrice est de nature essentiellement agricole. Parmi les localités étudiées dans la littérature, Mons est certainement l'une des moins peuplées. Les grands espaces verts y sont avant tout composés de forêts à priori peu attractives pour les abeilles, et les espaces ouverts semi-naturels y sont somme toute assez rares (se référer à la présentation du site d'étude). Ce contexte bien particulier nous amène à penser que l'assemblage urbain y serait aussi diversifié et abondant que celui récolté en dehors de la ville ; ce qui avait déjà été suggéré par une étude antérieure (Cosse, 2019). En suivant les hypothèses actuellement appuyées par les biologistes et mentionnées dans l'introduction, nous nous attendons à ce que l'écosystème soit dominé par quelques espèces de bourdons opportunistes. Les groupes terricoles et les spécialistes floraux pourraient s'accommoder de certains parcs urbains mais devraient essentiellement se retrouver dans les espaces plus faiblement imperméabilisés (Hernandez et al., 2009). Enfin, les quelques sites semi-naturels que nous avons sélectionnés pourraient proposer une faune originale, contrastant nettement avec les abeilles retrouvées ailleurs dans la commune.

3. Matériel et méthode

3.1. Site d'étude : le paysage montois

Mons est localisé dans la Région Wallonne de Belgique, au sein de la province du Hainaut. Cette commune s'étend sur 147,46 km² (Iweps & SPW, 2019) et appartient à la région bioclimatique des Plaines et Vallées Scaldisiennes (jours de végétation par an : 187, précipitations annuelles : 859 mm, température moyenne : 10,4°C, températures maximales et minimales : 36,2°C et -14,5°C, cf. Van der Perre et al., 2017). La zone agro-géographique est celle du sillon industriel, une région regroupant de grandes agglomérations fortement urbanisées telles que Liège, Namur ou Charleroi (SPW/SG-2015). Ainsi, Mons dispose d'un taux d'imperméabilisation assez élevé relativement à la moyenne wallonne (25,3% contre 14,1%, Iweps & SPW, 2019). Toutefois, en comparaison d'autres villes dont les communautés d'abeilles ont déjà été étudiées, le contexte montois est caractérisé par une densité démographique extrêmement faible. En effet, la commune ne dénombre que 648 habitants par km² (Iweps & SPW, 2019).

Localité	Habitants /km ²	Etude	Source
Mons, Belgique	648	Fiordaliso, 2020	Iweps & SPW, 2019
Toledo, USA	806	Burdine & McCluney, 2019	Burdine & McCluney, 2019
Ile-de-France, France	1022	Geslin et al., 2013, 2016	https://www.citypopulation.de/
Québec, Canada	1205	Normandin et al., 2017	https://www.citypopulation.de/
Tucson, USA	1500	Cane et al., 2006	Cane et al., 2006
Poznań, Pologne	2048	Banaszak-Cibicka & Żmihorski, 2012,2020	https://www.citypopulation.de/
Lyon, France	2519	Fortel, 2014	Fortel, 2014
Northampton, UK	2788	Sirohi et al., 2015	https://www.citypopulation.de/
Montréal, Canada	4112	Normandin et al., 2017	https://www.citypopulation.de/
Birmingham, UK	4262	Fowler, 2015. Bates et al., 2011.	https://www.citypopulation.de/
Vancouver, Canada	5966	Tommasi et al., 2004	https://www.citypopulation.de/
Région bruxelloise, Belgique	7506	Pauly, 2019b	https://www.citypopulation.de/
New York City, USA	10716	Matteson et al., 2008	https://www.citypopulation.de/

TAB 1 Densités de population pour plusieurs localités ou régions ayant déjà été l'objet d'une étude. Si disponibles, les chiffres sont issus des articles correspondants. Lorsque l'information est absente, les données sont récupérées sur le site <https://www.citypopulation.de/>, en considérant les chiffres les plus récents (consultation : mai 2020).

L'étalement urbain est ici représenté dans toute sa diversité : un centre-ville dont la périphérie s'est étendue, des routes bordées d'habitations et des villages plus ou moins étalés.

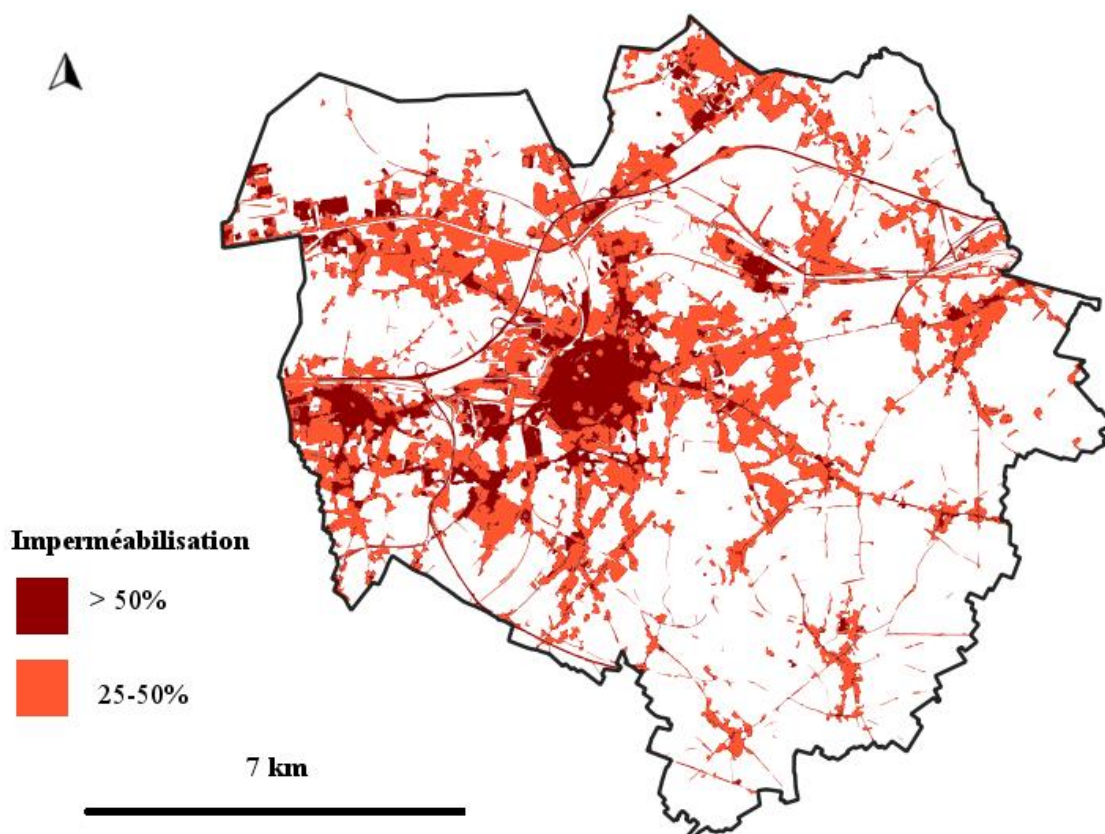


FIG 3 Cartographie de la commune mettant en évidence les espaces imperméabilisés. Au centre de l'image, le centre-ville de Mons et sa périphérie sont clairement visibles. Plusieurs villages forment des noyaux secondaires d'urbanisation, dont le plus important se situe à l'ouest de la région. Des zones résidentielles construites en rubans le long des routes apparaissent également par endroits (LifeWatch - Ecotopes (v.2.9-2015), Radoux et al., 2017).

La matrice paysagère est essentiellement composée de parcelles agricoles, celles-ci représentant pas moins de 43,6% de la surface communale (Iweps & SPW, 2019). Plusieurs espaces forestiers sont présents dans la localité (14,1% de la superficie, Iweps & SPW, 2019), en particulier au nord avec les bois de Ghlin et de Baudour (constitués de plantations de résineux, de hêtraies à jacinthe, de chênaies-hêtraies acidophiles et, par endroits, d'anciennes aulnaies) et à l'est avec les bois d'Havré (chênaie-hêtraie à jacinthe) et du Rapois (chênaie-frênaie à jacinthes, classée Natura 2000) (GIREA, 1997).

Les zones semi-naturelles n'y sont pas nombreuses (6,3% de la surface, Iweps & SPW, 2019), mais la commune compte malgré tout plusieurs réserves naturelles, dont certaines gérées par l'association Natagora. Celles-ci ont été visitées lors de notre échantillonnage et incluaient

une prairie humide ou mégaphorbiaie (les Prés du Village), une prairie sablonneuse située en lisière forestière (L'Espace Tilou), un verger planté non loin d'une ancienne carrière de craie phosphatée (Ronveaux) et une lande à callune entourée de forêts et bordée par une roselière (Les Burettes).

De nombreux cours d'eau parcourent ce territoire. La Haine, dont le lit est fortement artificialisé, circule d'est en ouest, accompagnée sur son tracé par les canaux du centre et de Nimy-Blaton. Ce dernier débouche sur un vaste bassin artificiel utilisé comme port de plaisance : Le Grand Large. Plus au sud, la Trouille et ses affluents forment une plaine alluviale classée zone Natura 2000. Au nord du canal, des ruisseaux d'importance moindre comme l'Aubrecheuil ou l'Erbisoeul traversent respectivement les villages d'Obourg et de Ghlin (GIREA, 1997).

Le caractère minier de la région apparaît au travers des multiples terrils et carrières de craies (certaines à l'abandon) ponctuant le paysage. Ces éléments particulièrement intéressants pourraient fournir des habitats propices pour de nombreuses abeilles sauvages (Krauss et al., 2009, Rasmont et al., 1990).

Plusieurs initiatives de protection de la nature existent au sein de la commune. Celle-ci est notamment dotée d'un PCDN (Plan Communal de Développement de la Nature) subsidié par la région. Ce plan est une association citoyenne réunissant différents acteurs locaux et dédiée à l'amélioration et à la protection de l'environnement¹. En outre, Mons adhère au plan Maya (SPW, 2013) et s'est donc engagé à suivre un ensemble de mesures favorables aux pollinisateurs². Celles-ci impliquent notamment la plantation de haies mellifères indigènes, l'utilisation de plantes mellifères au sein des espaces publics et la sensibilisation des citoyens à la biodiversité, par exemple en encourageant la réalisation de jardins refuges. Toujours dans le cadre de ce programme, certains bords de routes sont gérés selon la convention « bords de route - Fauchage tardif » visant à faucher les fleurs plus tard dans l'année³. En ce qui concerne les abeilles, cette disposition permettrait d'épargner les nids de certaines espèces, ainsi que les fleurs qui les nourriront une fois l'été venu (Francois & Le Féon, 2017). La commune bénéficie également de mesures « Zérophyto » interdisant l'utilisation des pesticides dans les espaces

¹ <https://www.mons.be/vivre-a-mons/territoire/environnement/pcdn>

² <https://www.mons.be/vivre-a-mons/territoire/environnement/campagnes-de-sensibilisation/plan-maya>

³ <http://biodiversite.wallonie.be/fr/la-convention.html?IDC=3661>

publics⁴. Cette règle est d'application pour les cimetières, qui disposent parfois d'aménagements fleuris, comme c'est le cas à Havré.

Enfin, le campus universitaire (dispersé dans le centre-ville et ses alentours) est pourvu de prés fleuris et de nombreux hôtels à insectes spécialement conçus pour accueillir la faune pollinisatrice. En outre, le laboratoire de zoologie de l'université de Mons dispose d'un jardin expérimental abritant des fleurs particulièrement attractives pour les abeilles. Ces différents espaces représentent des points d'intérêts pour l'apifaune locale (Cosse, 2019).

- 3.2. Agrégation des données historiques

Avec un effort de collecte limité à une année et deux collecteurs, il était évident que notre étude ne pouvait, à elle seule, répertorier toutes les espèces du territoire et encore moins couvrir l'intégralité de sa surface. Pour cette raison, nous avons réuni plusieurs sources supplémentaires lors de la réalisation de l'atlas et de l'inventaire :

1.) La Banque de Données Fauniques Gembloux & Mons (BDFGM) réunit de très nombreuses observations disposant d'une caution scientifique. Sa fondation est l'œuvre du laboratoire de zoologie de l'Université de Mons (Pr P. Rasmont) et de la faculté d'agronomie de l'Université de Gembloux (Pr. E. Haubruge). D'autres organismes apportent aujourd'hui leur collaboration à cet édifice. Contribution : 965 spécimens. Dernière version interrogée : juin 2018. Lien : <http://www.atlashymenoptera.net/>

2.) SAPOLL est un projet interrégional européen associant la Belgique et le nord de la France dans la conservation des pollinisateurs. L'organisation nous a fourni un certain nombre de données qui étaient destinées à rejoindre la BDFGM. Contribution : 112 spécimens. Lien : <http://sapoll.eu/>

3.) Observations.be est une plateforme internet permettant aux naturalistes de partager leurs observations en ligne. Chaque donnée encodée peut être confirmée ou infirmée par les experts consultant le site. Celui-ci est le fruit d'une collaboration entre les associations Natagora et Natuurpunt. Dernière version interrogée : janvier 2020. Contribution : 1129 spécimens. Lien : <https://observations.be/>

4.) Trois travaux universitaires n'étaient pas encore encodés dans la BDFGM. Les thèses de F. Badot et C. Toubeau (1989, uniquement au format papier) concernent l'entomofaune

⁴ <https://www.mons.be/ma-commune/administration/documents/environnement/zero-phyto.pdf>

particulièrement riche du terroir de l'Heribus. Enfin, le mémoire de M. Cosse, bien plus récent (Cosse, 2019), présente un protocole standardisé et une liste de sites relativement similaire à la nôtre (n° des sites partagés : 2, 4, 6, 8, 10, 11, 13, 15, 16, 19, 20, 21, 27, 28, 29, 30, 31, 33, 34, 35, 36, 37). Contributions : 68 spécimens (Toubeau, 1989), 119 spécimens (Badot, 1989), 786 spécimens (Cosse, 2019 : captures), 3784 spécimens (Cosse, 2019 : observations sur hôtels à insecte).

3.3. Description des sites de collecte

3.3.1. Choix des sites

La désignation des sites de collecte a été pensée pour répondre à différents objectifs :

1.) Evaluer les effets de l'urbanisation : nous avons obtenu un gradient d'imperméabilisation en sélectionnant nos sites parmi les différents faciès paysagers de la commune (centre-ville, périphérie, villages, rubans urbanisés, zones agricoles et semi-naturelles).

2.) Réalisation d'un atlas : nous avons découpé le territoire étudié à l'aide d'un quadrillage UTM de dimensions 1x1 km. Nous avons ensuite cherché à investiguer la plus grande proportion de mailles qu'il nous était possible d'atteindre. On notera cependant que les espaces agricoles du sud-est de la commune n'ont pas pu être échantillonnés de manière standardisée, faute de sites accessibles.

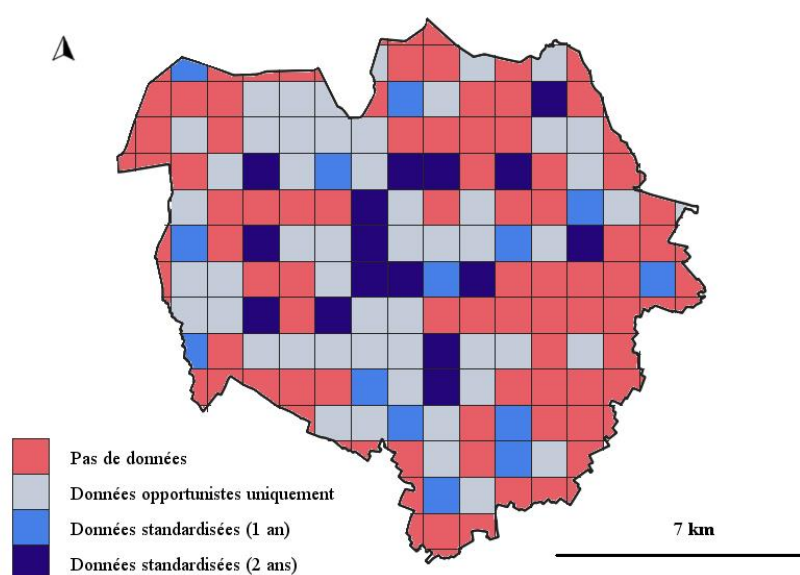


FIG 4 Découpage de la commune de Mons (quadrillage UTM 1x1 km) et couverture de l'étude. Les mailles non échantillonnées sont représentées en rouge. Les différents bleus correspondent, du plus clair au plus foncé, à des zones ne disposant que de données opportunistes (BDFGM, SAPOLL ou, Observations.be), à des zones visitées

au moins un an dans le cadre d'un protocole standardisé (Cosse, 2019 ou Fiordaliso, 2020) et à des zones visitées pendant deux années consécutives dans le cadre d'un protocole standardisé.

3.) Comme nous désirions dresser une liste d'espèces exhaustive, nous avons pris soin de représenter la diversité des habitats existant dans la commune. A cet égard, nous avons investigué l'ensemble des réserves naturelles gérées par l'association Natagora, plusieurs zones classées Natura 2000, quelques terrains liés à l'activité minière et un petit nombre d'espaces enrichis. Certains points d'intérêts comme le terril de l'Héribus ont toutefois été mis à l'écart car nous disposions déjà de très nombreuses données historiques les concernant.

4.) Un travail récent ayant déjà investigué la localité avec une méthodologie similaire à la nôtre (Cosse, 2019), nous avons jugé pertinent de conserver la plupart des sites utilisés dans cette étude afin de contribuer à une base de données qui, à terme, permettrait de discuter de la variabilité interannuelle des assemblages. Les sites choisis de cette manière contenaient de nombreux habitats urbains d'intérêt : parcs, cimetières, potagers, ... En particulier, quatre prés fleuris et un jardin expérimental plantés par l'Université de Mons constituent des candidats potentiels pour évaluer l'efficacité des mesures de conservations en ville. Nous assumons d'ores et déjà la possibilité que ces sites puissent augmenter le nombre d'espèces recensées en milieu urbain.

Nom	N°	Coordonnées du centroïde ⁵ (WGS84)	Surface (m ²)	Descriptif
Beaulieu	1	50.4498°N 4.0607°E	4927	Lisière forestière en bord de route, fossé humide.
Cimetière d'Havré	2	50.4549°N 4.0447°E	7219	Cimetière sans pesticides, prés fleuris.
Château d'Havré	3	50.4645°N 4.0392°E	35630	Pelouses, douves inondées.
Parc d'Obourg	4	50.472°N 4.0078°E	4410	Parc urbain.
Bois d'Havré	5	50.4563°N 4.0124°E	6524	Clairière et bois.
Epinlieu	6	50.4531°N 3.9914°E	399	Pelouse résidentielle.
Prés du village	7	50.4459°N 3.9683°E	46277	Prés humides, réserve naturelle.
Abbaye de St-Denis	8	50.494°N 4.0204°E	491	Potagers communautaires en lisière de bois. Cours d'eau
Centre Tilou	9	50.4968°N 3.9654°E	23884	Lisière forestière, prairies. Réserve naturelle.
PEMH Obourg	10	50.4756°N 3.9791°E	2015	Friche, cours d'eau.
Cimetière de Nimy	11	50.4748°N 3.9644°E	5444	Cimetière sans pesticides, pelouses rases.
Grand Large	12	50.4746°N 3.9365°E	13974	Pelouses, grande étendue d'eau.
Parc Bonaert	13	50.4762°N 3.9074°E	30957	Arborétum.
Les Burettes	14	50.4981°N 3.8857°E	28942	Lande à bruyère. Réserve naturelle.

⁵ Les coordonnées initiales figurant sur l'étiquette des spécimens représentaient des points de repères au sein des zones de collecte et pouvaient donc être situés à leur périphérie. Les coordonnées des centroïdes apparaissent donc plus pertinentes pour représenter nos sites lors des analyses paysagères. Notons que dans de rares cas, les centroïdes sont situés à l'extérieur de la zone parcourue, à des endroits normalement inaccessibles (ex : plans d'eau).

Arsenal de Cuesmes	15	50.442°N 3.9377°E	3739	Lisière d'un bosquet humide, cours d'eau, zone industrielle.
Ruches de Cuesmes	16	50.4419°N 3.9171°E	663	Potagers, jardins.
Ravel 98	17	50.4306°N 3.8892°E	4098	Flancs de terri boisés, pelouses et friches.
Parc de Jemappes	18	50.4558°N 3.8843°E	37931	Arborétum.
Géothermia	19	50.4616°N 3.9146°E	5160	Friche.
Mont Panisel	20	50.433°N 3.98°E	2813	Lisière de bois, cultures agricoles.
Cimetière de Spiennes	21	50.4237°N 3.9818°E	2651	Cimetière sans pesticides, prairies et champs.
Ronveaux	22	50.4206°N 3.9478°E	3992	Ancienne carrière de craie phosphatée. Pelouse et verger en lisière de bois. Réserve naturelle.
Pont du Prince	23	50.4153°N 3.9707°E	4823	Cours d'eau, jardins et pelouses.
Eglise d'Harveng	24	50.3954°N 3.9872°E	2262	Place bétonnée, cimetière et quelques pelouses.
La Trouille	25	50.4055°N 4.0133°E	3814	Cours d'eau, terrains agricoles.
Carrière Omya	26	50.4134°N 4.0058°E	2315	Remblais calcaires en bord de route.
Village des abeilles	27	50.4627°N 3.9553°E	472	Jardin universitaire dédié à la conservation des abeilles.
Vésale	28	50.4627°N 3.9536°E	2134	Prés fleuris au sein du campus universitaire.
B6	29	50.4646°N 3.9555°E	4030	Prés fleuris au sein du campus universitaire.
Place du Parc	30	50.4581°N 3.9524°E	5980	Petit parc urbain, plaine de jeux.
Siège social	31	50.4585°N 3.9511°E	2647	Petit parc ornemental au sein du campus universitaire.
Sainte Waudru	32	50.4535°N 3.9473°E	14043	Parterres fleuris en centre-ville.
Beffroi	33	50.4544°N 3.9493°E	5138	Petit parc ornemental en centre-ville.
Jardin suspendu	34	50.4468°N 3.9501°E	2576	Parc-potager placé sur le toit d'un bâtiment.
Epargne	35	50.4463°N 3.9568°E	4278	Prés fleuris au sein du campus universitaire.
Stievenart	36	50.445°N 3.9582°E	19807	Prés fleuris et pelouses au sein du campus universitaire.
Waux-Hall	37	50.452°N 3.9638°E	12805	Grand parc urbain.

TAB 2 Descriptif et emplacement des sites de récolte.

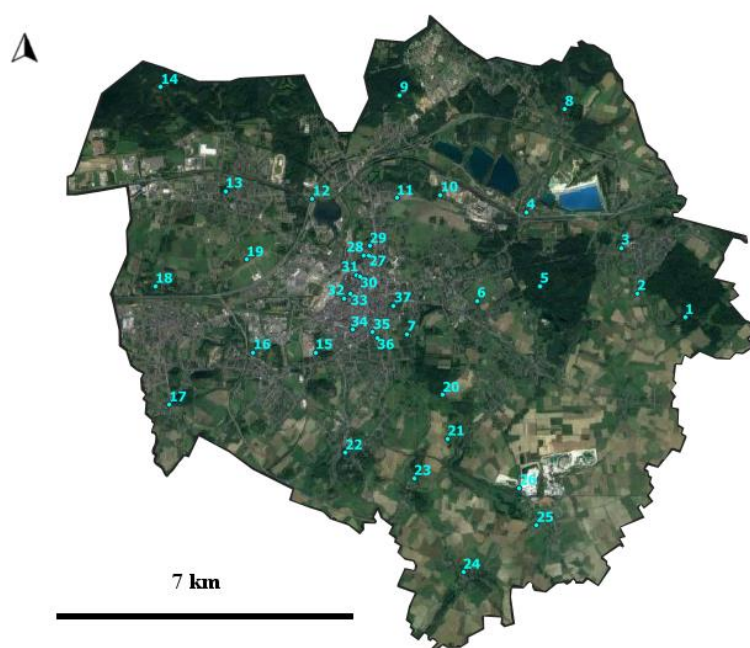


FIG 5 Géolocalisation des 37 sites de collecte (fond de carte : Google. (n.d.). [Google Maps, satellite view of Mons]. Retrieved May, 2019, from <https://www.google.be/maps>)

Idéalement, les sites choisis devraient être distants d'au moins un kilomètre afin d'éviter une trop grande superposition de leurs populations (les distances de vol de différentes espèces sont décrites dans Zurbuchen et al., 2010b). Cependant, l'étroitesse du centre urbain et le nombre limité d'emplacements accessibles nous ont amené à sélectionner des emplacements parfois très proches les uns des autres (distances entre plus proches voisins : minimum = 102 m, maximum = 2882 m, moyenne = 1168 m). Toutefois, comme les paires de stations proches étaient le plus souvent composées d'espaces urbains isolés (par des routes ou des bâtiments) et présentant des flores contrastées, cette disposition nous donnait l'opportunité de contrôler la variation des assemblages sur de courtes distances peut-être plus représentatives de l'hétérogénéité urbaine. Ces hypothèses seront vérifiées plus loin dans notre méthodologie, lorsque nous aborderons la question de l'autocorrélation spatiale (section 3.7.1.).

Les surfaces des sites échantillonnés étaient des plus variables (minimum = 399 m², maximum = 46277 m², moyenne = 10643 m²). En effet, de nombreux espaces verts étaient déjà délimités par des clôtures, des routes, des accès interdits ou des façades. En pareil cas, ces obstacles ont directement déterminé les surfaces à considérer. En d'autres circonstances, les lieux parcourus ne disposaient pas de barrières pouvant faire obstruction à notre passage ; nous avons alors cherché à conserver des zones homogènes d'un point de vue écologique (lisière forestière, clairières, prairies, vergers...). Le protocole de collecte (décrit au point suivant) limite le temps de capture et par ce fait, impose l'investigation d'un nombre restreint de micro-habitats pour chaque station. Cette contrainte a donc participé à définir l'aire de collecte pour chaque site. Enfin, notons que pour rester cohérent avec nos analyses paysagères, chaque station devait pouvoir s'inscrire dans un disque de rayon 250m (se référer au chapitre consacré).

3.3.2. Relevés botaniques

Les zones de récoltes ont fait l'objet de relevés botaniques à chaque visite ; relevés lors desquels nous avons identifié toutes les espèces en fleur (clé : Lambinon et al., 2012) en suivant la méthode de Braun-Blanquet (Delassus, 2015). En balayant l'intégralité de la surface étudiée et en attribuant des indices d'abondances qualitatifs comme prévu par ce protocole, nous avons maximisé le nombre d'espèces découvertes au détriment des mesures concernant leur abondance (Szigeti et al., 2016). Pour cette raison, l'abondance des fleurs ne sera pas utilisée

comme variable explicative. En utilisant différentes références⁶ (Guillot & Eyssartier, 2015 ; Lambinon et al., 2012), nous avons déterminé quelles espèces pouvaient constituer des ressources alimentaires pour les pollinisateurs et écarté les autres plantes de notre jeu de données. Ainsi, le nombre d'essences pouvant fournir nectar, pollen ou huiles végétales constitue l'un des facteurs intervenant dans nos modèles statistiques. Grâce à la Flore Bleue de Belgique (Lambinon et al., 2012), nous avons également calculé la proportion de plantes indigènes parmi l'ensemble des ressources florales. Pour terminer, précisons, pour justifier l'emploi de ces variables, que la diversité des plantes à fleur n'est pas nécessairement dépendante de l'étendue des espaces verts ou du taux d'imperméabilisation (Fitch et al., 2019 ; Wenzel et al., 2019).

Un exemple de relevé botanique est disponible en annexe (9.4.).

3.3.3. Analyse du paysage

La confection de l'Atlas et les analyses portant sur la composition du paysage ont été conduites grâce au logiciel QGIS (version 3.4.4). La couche d'information géographique nécessaire au calcul de la couverture paysagère est issue de la base de données « LifeWatch-WB ecotope, v2.9 »⁷. La plus haute résolution fournie par cette dernière (2 m sur 2 m) provient de données LIDAR et de photographies aériennes et satellites (Radoux et al., 2017). A cette échelle, dix types de terrains sont distingués :

Abréviation	Descriptif
BroadLV	Arbres feuillus
NeedLV	Conifères
Plowed	Terres arables
MGrain	Couverture monospécifique de graminées
NOpen	Prairies sèches
WOpen	Prairies humides
Water	Plans d'eau
Bare	Roche nue
Artif	Sols imperméabilisés
COpen	Prairies en voie de recolonisation forestière

TAB 3 Typologie des couvertures de sols associée la grille de haute résolution (Radoux et al., 2017).

⁶ Liens complémentaires : <http://www.florabeilles.org/> ; http://environnement.wallonie.be/publi/education/praires_fleuries_fr.pdf ; <https://agriculture.gouv.fr/decouvrez-la-liste-des-plantes-attractives-pour-les-abeilles> ; <https://www.beeswales.co.uk/File/51/en-GB>

⁷ <http://www.lifewatch.be/fr/project-infrastructure-lifewatch-en-belgique>

Les contours des différents sites de récoltes ont été dessinés dans le logiciel, puis les centroïdes des polygones résultants ont été calculés. Trois tampons, de rayons 250, 500 et 1000 m, ont été créés autour de chacun de ces points. Ces chiffres rendent compte des distances parcourues par les abeilles depuis leur nid jusqu'aux ressources florales, la portée de vol pouvant varier sensiblement en fonction de la taille des espèces (Greenleaf et al., 2007 ; Zurbuchen et al., 2010b). Ces trois ordres de grandeur nous permettront d'évaluer l'échelle à laquelle le paysage possède le plus d'influence sur les assemblages. Précisons que nous avons choisi de ne pas utiliser des rayons de plus d'un kilomètre car les disques correspondants auraient été plus larges que certaines structures géographiques d'importance (en particulier : le centre-ville).

Pour calculer les variables paysagères, nous avons :

- déterminé la proportion de terrain correspondant à chaque classe de couverture du sol au sein des tampons considérés (en utilisant la typologie associée à la grille de haute résolution),
- éliminé la variable « Water » et recalculé toutes les autres proportions pour que leur somme soit de nouveau égale à 100%. Cette manipulation est nécessaire afin de ne conserver que les habitats terrestres potentiellement exploitables par les abeilles (le cas échéant, des sites comme le Grand Large auraient été sujets à un biais considérable),
- remplacé les variables jugées trop similaires par la somme de leurs valeurs. Ainsi : NOpen + COpen + WOpen = Open (l'ensemble des milieux semi-naturels ouverts), BroadLV + NeedlLV = Trees (la couverture forestière) et MGrain + Plowed = Agri (la proportion de surfaces agricoles).

Nous obtenons donc 5 variables quantitatives par rayon d'analyse : Artif, Trees, Open, Agri et Bare. Bare ne sera pas utilisé dans nos analyses étant donné qu'un seul site (n°26) présente une quantité notable de roche nue.

3.4. Méthode d'échantillonnage

Dans la littérature, les deux méthodes d'échantillonnage les plus communément utilisées sont la collecte au filet et la disposition de pièges colorés contenant de l'eau savonneuse (« pan traps » en anglais). Une fois couplées, ces deux approches détermineraient la composition des assemblages de manière plus exhaustive (Nielsen et al., 2011 ; Popic et al., 2013 ; Westphal et al., 2008). Malheureusement, des contraintes logistiques nous ont poussé à ne choisir que l'une

d'entre elles. Nous avons opté pour la collecte au filet car celle-ci permettrait la détection d'un plus grand nombre de taxons (Cane et al., 2000 ; Nielsen et al., 2011 ; Popic et al., 2013 ; Prendergast et al., 2020 ; cependant voir Westphal et al., 2008 pour des résultats contraires). Précisons toutefois que certaines espèces, souvent de petite taille, seraient largement sous-représentée par cette méthode (Grundel et al., 2011 ; Westphal et al., 2008 ; Wilson et al., 2008 ; cependant Prendergast et al., 2020 et Roulston et al., 2007 montrent que le phénomène n'est pas systématique). De plus, le résultat de ces captures serait nettement influencé par l'identité et l'expérience du collecteur (Nielsen et al., 2011 ; Portman et al., 2020 ; Westphal et al., 2008). Si les pan traps se montrent plus objectifs (Nielsen et al., 2011 ; Westphal et al., 2008 ; Wilson et al., 2008) et tiennent plus facilement compte de la variabilité journalière (Westphal et al., 2008), leur utilisation présente elle aussi de nombreux biais. Les espèces appartenant aux genres *Bombus spp.*, *Colletes spp.*, ou à la famille Megachilidae seraient sous-représentés par cette approche, alors que les Halictidae y seraient nettement plus abondants (Cane et al., 2000 ; Grundel et al., 2011 ; McCravy et al., 2019 Popic et al., 2013 ; Portman et al., 2020 ; Wilson et al., 2008). La composition de ces échantillons se révélerait particulièrement stable d'un site à l'autre et, pour cette raison, échouerait à révéler les variations spatiales structurant les assemblages (Nielsen et al., 2011). A cela, on ajoutera que l'efficacité des pièges serait inversement proportionnelle à la quantité de fleurs les entourant. En conséquence, leur déploiement serait contre-indiqué dans des lieux plus intensément fleuris (Baum & Wallen, 2011 ; Cane et al., 2000 ; Roulston et al., 2007 ; Wilson et al., 2008). Enfin, il était à craindre que ces dispositifs, laissés sans surveillance, soient vandalisés dans les milieux urbains les plus fréquentés.

Pour pouvoir comparer nos résultats, il était impératif de standardiser le processus de récolte employé. Dans le contexte montois, la standardisation spatiale s'est avérée particulièrement difficile à mettre en place. L'utilisation de transects (parcours le long d'une section linéaire) était défendue par la géométrie complexe de nos sites, ceux-ci étant généralement entourés d'espaces privés ou inaccessibles leur conférant un aspect irrégulier. Un autre problème associé à cette méthode est que de nombreux éléments d'intérêts répartis de manière hétérogène — fleurs, sites de nidification — peuvent être situés en dehors du corridor parcouru (Kadlec et al., 2012 ; Westphal et al., 2008). La désignation aléatoire d'un nombre défini de quadrats (de petites surfaces de collecte) était également proscrite par la nature hétérogène des sites les plus urbains, pour lesquels les espaces fleuris étaient extrêmement localisés. Au final, la démarche utilisée pourrait être qualifiée d'« exploratoire », les espaces

étant balayés de manière à repérer les micro-habitats où se concentraient les abeilles. Notre regard s’est porté à la fois au niveau du sol — afin de détecter la présence de nids —, à hauteur des massifs floraux et en direction des branches d’arbres accessibles. L’échantillonnage consistait donc à visiter l’ensemble des points jugés pertinents. Une telle procédure pourrait s’avérer plus productive que les transects standardisés, cependant son succès dépendrait plus fortement de l’expérience du collecteur (Kadlec et al., 2012 ; Westphal et al., 2008).

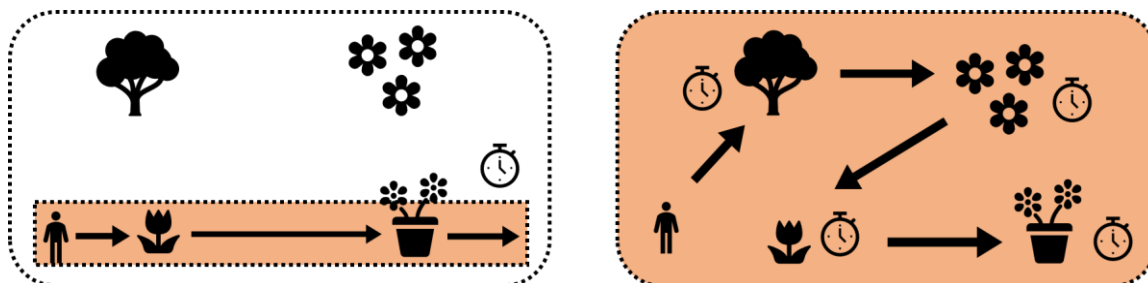


FIG 6 : représentation des modes d’échantillonnages par transect (à gauche) et par exploration libre (à droite).
Source : travail personnel.

La standardisation de nos échantillons s’est focalisée sur la dimension temporelle plutôt que sur la dimension spatiale. Une fois la première abeille capturée, la collecte devait se maintenir pendant 20 minutes, sans prendre en compte les trajets entre micro-habitat, ni la mise à mort des spécimens ou la prise de notes. Si aucune abeille n’était observée après avoir parcouru l’ensemble du site et attendu 10 minutes, l’échantillon était abandonné et considéré comme nul.

Toutes les abeilles rencontrées pendant ces laps de temps — à l’exception d’*Apis mellifera* qui ne fut jamais dénombrée — ont été capturées et mises à mort à l’aide d’acétate d’éthyle. Précisons, dans un souci d’éthique, que ces mises à mort ne constitueraient pas une pression significativement dommageable pour les populations d’abeilles⁸ (Gezon et al., 2015). Dans certains cas, des spécimens ont été manqués ou se sont échappés après capture. Lorsque l’identification de ces pertes était possible, celles-ci furent comptabilisées dans le carnet de récolte. Le cas contraire, ces données ont été considérées comme perdues. Pour éviter que certains micro-habitats plus riches en spécimens ne monopolisent les 20 minutes réglementaires, nous avons choisi de limiter le temps consacré à chaque emplacement de façon à parcourir la totalité de chaque site. Pour augmenter la quantité de spécimens capturés et limiter les biais liés au collecteur, nous avons réalisé chaque échantillon en binôme (LeBuhn et al.,

⁸ Les dérogations nécessaires à la collecte des abeilles protégées en Région Wallonne nous ont été accordées au préalable.

2003). Une telle coopération facilitait également la détection des points d'intérêt. Ces duos étaient composés de l'auteur de cette étude et d'une personne supplémentaire.

Dans la mesure du possible, les intervalles d'échantillonnages étaient fixés à un mois. Nous avons malheureusement été contraints à reporter ou à avancer nos activités en certaines occasions (se référer au calendrier en annexe 9.3.), en particulier lorsque les conditions météorologiques étaient défavorables. Chaque station fut visitée à six reprises entre la fin mars et la mi-septembre de l'année 2019 afin de capturer l'ensemble de la variabilité saisonnière (Westphal et al., 2008 ; Williams et al., 2001). Ces sorties furent réalisées par beau temps : faible nébulosité, températures supérieures à 15°C, absence de vents violents et de pluie (LeBuhn et al., 2003 ; Westphal et al., 2008). En général, la journée de récolte débutait après 10h et se terminait avant 17h, c'est-à-dire pendant la période d'activité des espèces visées (Williams et al., 2001). Au total, chaque station a bénéficié d'un effort de collecte équivalent à 4 heures x personnes. Au niveau communal, nos 37 sites représentent donc un effort de 148 heures x personnes.

Idéalement, chaque visite mensuelle aurait dû se composer non pas d'une mais de deux séances de collectes par station — une première au matin, puis une seconde l'après-midi — car toutes les espèces d'abeilles ne sont pas actives aux mêmes périodes de la journée (LeBuhn et al., 2003 ; Levermann & Wagner, 2000 ; Williams et al., 2001). De plus, les intervalles de collecte auraient gagné à être plus courts (une à deux semaines) afin d'atténuer les variations engendrées par les conditions météorologiques (William et al., 2001). Un quadruplement de l'effort de collecte aurait cependant été difficile à soutenir au niveau organisationnel. Nous devons donc tenir compte de ces biais lors de notre discussion.

Dans l'objectif de maximiser le nombre d'espèces découvertes, nous avons également installé 22 pièges-nids (« hôtels à insectes ») répartis dans les stations n° 2, 4, 6, 8, 10, 11, 13, 15, 16, 19, 20, 21, 27, 28, 29, 30, 31, 33, 34, 35, 36 et 37. Ces sites sont ceux pour lesquels des pièges similaires avaient déjà été installés lors d'une étude précédente (Cosse, 2019). Ces boîtes en bois, remplies avec une centaine de tiges en bambou creuses, permettent le relevé d'espèces cavicoles qui pourraient autrement passer inaperçues (Westphal et al., 2008). L'idée initiale était de récupérer ces hôtels et de les incuber à des températures plus élevées afin d'accélérer l'éclosion des abeilles qu'ils pouvaient contenir. Cependant, la crise sanitaire engendrée par l'arrivée du COVID-19 en Belgique nous a contraint à rapatrier ces dispositifs dans un lieu où

une telle incubation n’était pas envisageable. En conséquence, le jeu de donnée lié à ces hôtels à insecte demeure incomplet et ne peut être l’objet d’une étude statistique.

3.5. Mise en collection et identification

Après chaque journée de récolte, les abeilles ont été épinglées et étalées sommairement afin de mettre en évidence certains détails anatomiques (Michez et al., 2019). Les organes sexuels mâles ont notamment été extraits pour faciliter la détermination. Après séchage et étiquetage, l’auteur a classé les spécimens par familles et par genres à l’aide d’une clé dichotomique (Terzo & Rasmont, 2016). L’identification au niveau spécifique a ensuite été confiée à différents experts :

Pierre Rasmont	Famille Apidae
Denis Michez	Famille Melittidae
Morgane Folschweiller	Famille Megachilidae
Thomas James Wood	Familles Andrenidae, Halictidae, Colletidae et Apidae (genres <i>Nomada</i> et <i>Epeolus</i>)
Maxime Drossart	Famille Andrenidae

Une fois l’identification terminée, les spécimens furent encodés dans une base de données virtuelle grâce au logiciel Data Fauna-Flora (Barbier et al., 2000). Les noms d’espèces retenus sont ceux de la liste rouge de Belgique (Drossart et al., 2019). En particulier, *Andrena scotica*, *Andrena sabulosa* et *Andrena jacobii* sont ici considérés comme des synonymes d’*Andrena carantonica*.

Remarque : deux espèces de bourdons apparentées, *Bombus terrestris* et *Bombus lucorum*, présentent des ouvrières pratiquement indistinguables (Rasmont et Terzo, 2011). Celles-ci, de même que les reines et les mâles, furent regroupées dans l’atlas et les statistiques, en étant désignés sous l’appellation *Terrestribombus sp.* L’inventaire reprend toutefois ces deux espèces sous leurs appellations propres.

3.6. Description des communautés d’abeilles sauvages

Avant de poursuivre notre méthodologie, précisons que l’ensemble des analyses statistiques décrites ci-après seront conduites grâce au logiciel R, version 3.6.2 (Team, R. C., 2017).

3.6.1. Complétude de l'échantillonnage

La complétude, qui pourrait être définie comme la proportion d'espèces découvertes dans un lieu donné, dépend notamment de l'effort et de la qualité de la récolte. Ainsi, l'abondance des spécimens et leur diversité seront souvent fortement corrélées entre elles (Gotelli & Colwell, 2001).

Pour déterminer à quel point un inventaire d'espèce est complet, le biologiste peut faire appel à une courbe d'accumulation. Celle-ci est construite en accumulant les unités d'échantillonnages au fur et à mesure, et en calculant le nombre d'espèces recensées à chaque étape. Dans un premier temps, cette fonction s'accroît très rapidement car de nombreuses espèces restent à découvrir. Par la suite, en attraper de nouvelles devient de moins en moins probable et l'accroissement de la courbe diminue jusqu'à devenir indétectable. Arrivé à ce stade quasi asymptotique, l'inventaire peut être considéré comme complet (Gotelli & Colwell, 2001). Lorsqu'un échantillon est incomplet, nous pouvons extrapoler la courbe d'accumulation pour déterminer le nombre d'espèces correspondant à l'asymptote. Plusieurs fonctions existent pour ce faire, donnant autant d'estimateurs différents. Ces extrapolations se basent sur le nombre d'espèces représentées par une seule unité d'échantillonnage (singletons), deux unités (doubletons), etc (Chao & Chiu, 2014). La fonction `specpool()` du package `vegan` (Oksanen et al., 2007) nous permet de calculer les estimateurs `Jackknife1` (et son erreur standard), `Jackknife2` (sans l'erreur associée), l'estimateur de Chao (avec son erreur) et l'estimateur `bootstrap` (avec son erreur).

Pour évaluer la qualité de notre échantillonnage au niveau communal, nous tracerons une courbe d'accumulation représentant le nombre d'espèces observées en fonction du nombre de sites investigués. Bien évidemment, l'allure de la courbe dépend de l'ordre dans lequel les sites seront accumulés. Pour obtenir un rendu lissé, la fonction `specaccum()` du package `vegan` (Oksanen et al., 2007) répète le processus d'accumulation un très grand nombre de fois dans un ordre aléatoire (ici : 999 itérations). Nous utiliserons ensuite la fonction `specpool()` afin d'estimer le nombre véritable d'espèces présentes dans la commune. Celui-ci sera à comparer avec les nombres obtenus dans nos différents jeux de données.

3.6.2. Indices de biodiversité

La mesure la plus simple pour décrire la biodiversité d'un lieu est celle de la « richesse spécifique », à savoir, le nombre total d'espèces qui y sont recensées. Quoique pratique, cet

indice ne nous renseigne en rien sur l'abondance relative des espèces considérées : une localité ne comptant qu'une seule espèce abondante et énormément d'espèces peu fréquentes ne se distinguera pas d'une localité où un nombre équivalent d'espèces pourrait être aisément observé. Pour cette raison, de nombreux indices de biodiversité plus complexes sont également utilisés par les écologistes. L'un des plus célèbres est l'indice de Shannon H :

$$H = - \sum_{i=1}^q p_i \log(p_i)$$

Où q = le nombre d'espèces recensées et p_i = la fréquence relative de l'espèce i . Si H augmente avec q , il est important de souligner que sa valeur est maximale lorsque les espèces possèdent des fréquences relatives identiques. Ainsi, l'indice de Shannon tient compte de l'équitabilité de la distribution des fréquences. Initialement, H a été défini comme une mesure de l'entropie informationnelle contenue dans un ensemble d'objets. On peut se le représenter comme étant le nombre minimum de questions binaires à poser pour déterminer l'état de l'un de ces objets. En conséquence, H s'exprime en bit (Legendre & Legendre, 2012).

Simpson a, quant à lui, défini un indice λ construit comme la probabilité que deux individus tirés au hasard (sans remise) soient conspécifiques. Lorsque le nombre d'individus est assez grand, λ peut être approximé par :

$$\lambda = \sum_{i=1}^q p_i^2$$

λ est un indice de concentration et non pas de diversité. Son complément : $D = 1 - \lambda$ (l'indice de Gini-Simpson) est quant à lui un véritable indice de diversité, puisqu'il mesure la probabilité que deux individus tirés au sort appartiennent à des espèces différentes. Notons que D est plus fortement influencé par les fréquences des espèces dominantes que H (Legendre & Legendre, 2012).

Selon Hill ces indices peuvent être vus comme des cas particuliers d'une équation plus générale :

$$H_a = \frac{1}{1-a} \log \sum_{i=1}^q p_i^a$$

Où a est l'ordre de la mesure de diversité. On s'aperçoit facilement que pour $a = 0$, $H_0 = \log q$ et que pour $a = 2$, $H_2 = -\log \lambda$. L'équation n'est pas définie lorsque $a = 1$, toutefois, la limite de $H_{a \rightarrow 1}$ égale l'indice de Shannon (Legendre & Legendre, 2012).

Dans ce cadre unifié, Hill a également défini d'autres mesures plus pratiques : les nombres de diversité. Ceux-ci s'expriment comme :

$$N_a = e^{H_a}$$

L'intérêt des nombres de Hill réside dans le fait que ceux-ci représenteront toujours un nombre d'espèces, et non plus une entropie ou une probabilité. N_0 est la richesse spécifique, N_1 correspond au nombre d'espèces qui seraient retrouvées dans un échantillon doté du même indice de Shannon, mais où l'équitabilité serait parfaite et N_2 suivrait la même logique vis-à-vis de λ (Legendre & Legendre, 2012). De manière plus approximative, N_1 pourrait être interprété comme étant le nombre d'espèces abondantes et N_2 comme étant le nombre d'espèces particulièrement abondantes dans l'assemblage (Hill, 1973). Au plus l'équitabilité sera faible, au plus N_a décroîtra rapidement en fonction de l'ordre utilisé (Chao et al, 2014).

Ces nombres de Hill serviront de variables réponses au sein des modèles construits plus loin, cependant nous ne pouvons les utiliser tels quels, comme nous le verrons au point suivant.

3.6.3. Raréfaction

Comme dit précédemment, les mesures de diversité dépendent grandement de la complétude de notre échantillonnage, et donc de l'abondance des captures. Pour pouvoir comparer nos échantillons à complétudes égales, une standardisation est donc nécessaire. Dans cette optique, la procédure à suivre est celle de la raréfaction. Une courbe de raréfaction, à l'opposé d'une courbe d'accumulation, est construite de manière rétrograde (elle sert donc à l'interpolation et non pas à l'extrapolation). En retirant une unité d'échantillonnage aléatoirement de notre jeu de données, nous diminuons potentiellement sa richesse spécifique. La richesse spécifique moyenne résultant de ce retrait comptera pour un point de la courbe. En répétant ce processus pour le retrait de deux échantillons, puis trois et ainsi de suite, nous pourrions décrire une relation liant le nombre d'espèces au nombre de spécimens capturés (Gotelli & Colwell, 2001). Ces courbes seront utilisées pour comparer visuellement les richesses spécifiques de nos différents sites en tenant compte de leur niveau de complétude. Cette tâche est accomplie par l'intermédiaire de la fonction `rarecurve()` de `vegan`.

Pour obtenir des variables réponses standardisées en fonction de la complétude des échantillons, encore faut-il définir une mesure pertinente de la complétude. L'approche classique consiste à réduire l'abondance de chaque échantillon à celle de l'échantillon comptant le moins de spécimens (c'est-à-dire, celui qu'on suppose être le moins complet). Cependant, cette méthode entraîne la perte d'une part importante du jeu de données et ne tient pas compte du fait qu'un petit échantillon peut suffire à caractériser un assemblage pauvre, alors qu'un assemblage riche ne pourra être décrit qu'avec un grand nombre de spécimens (Chao & Jost, 2012). Pour cette raison, il peut être judicieux de préférer une autre mesure de la complétude : la couverture. La couverture est la proportion du nombre total d'individus d'un assemblage appartenant à des espèces découvertes dans un échantillon de cet assemblage. Une estimation fiable de ce ratio peut être calculée à partir du nombre de singletons et de doubletons présents dans l'échantillon. Une raréfaction opérée en fonction de la couverture conserverait un nombre plus important de spécimens et permettrait une caractérisation plus fidèle de la biodiversité (Chao & Jost, 2012). Grâce aux travaux de Chao et al., (2014), cette interpolation ne se limite plus à seule la richesse spécifique, tous les nombres de Hill pouvant désormais être standardisés. La fonction utilisée pour raréfier les indices de diversité en fonction de la couverture des échantillons est `estimateD()` du package `iNEXT` (Hsieh et al., 2016).

3.6.4. Diversité bêta

La diversité alpha est une mesure locale de la biodiversité, représentée par un indice dont le calcul est indépendant des résultats obtenus pour les autres échantillons. Dans notre étude cette grandeur a déjà été mesurée par l'intermédiaire des nombres de Hill. Ce point de vue ne permet cependant pas de juger de la similarité des assemblages étudiés, l'identité des espèces n'intervenant pas dans les équations utilisées. Au contraire, les analyses de la diversité bêta évaluent les variations affectant la composition des assemblages d'un site à un autre. Cette variation peut être représentée à l'aide d'une mesure de dissimilarité, à l'instar de l'indice de Bray-Curtis :

$$BrayCurtis(A, B) = 1 - \frac{2 \sum_{i=1}^q \min(n_{iA}, n_{iB})}{\sum_{i=1}^q n_{iA} + \sum_{i=1}^q n_{iB}}$$

n_{iA} et n_{iB} correspondent respectivement à l'abondance de l'espèce i aux sites A et B, et q est le nombre total d'espèces observées dans l'ensemble des sites. Notons que la valeur

renvoyée est bornée entre 0, pour des assemblages identiques, et 1, pour des assemblages très dissimilaires (Legendre et Legendre, 2012).

L'indice de Bray Curtis est doté d'une propriété essentielle : ajouter une espèce présente à la fois sur A et sur B diminue la dissimilarité entre ces sites, tandis qu'ajouter une espèce absente à la fois sur A et sur B n'ajoutera aucune information (propriété d'asymétrie). En effet, l'absence simultanée de deux espèces signifie que les deux écosystèmes ne disposent pas des caractéristiques nécessaires à leur survie, en revanche, elle ne nous permet pas de juger de la similarité de ces écosystèmes, les raisons de cette absence pouvant être extrêmement différentes d'un lieu à un autre (Legendre et Legendre, 2012). Cette distance peut être calculée grâce à la fonction `vegdist()` de `vegan` (Oksanen et al., 2007).

3.7. Structuration des communautés

3.7.1. Autocorrélation spatiale

Avant de modéliser une relation entre nos variables réponses et nos variables prédictives, il est important de s'assurer que les échantillonnages réalisés sur nos différents sites soient bien indépendants les uns des autres. En effet, une corrélation entre la distance séparant deux sites et les mesures qui y sont effectuées pourraient biaiser nos modèles. Comme, les valeurs mesurées pour un échantillon pourraient être prédites par les valeurs mesurées chez ses plus proches voisins, nous disposerions de pseudo-répliques violant les hypothèses nécessaires à la validité de la plupart des tests statistiques (Borcard et al., 2018).

On peut tester la corrélation spatiale d'une variable réponse en effectuant un test statistique sur l'indice I de Moran. Le calcul nécessite tout d'abord la création d'une matrice de poids, déterminée en fonction du voisinage des sites. En comparant le I observé à la valeur attendue en cas de non-corrélation, nous pourrions tester l'hypothèse nulle selon laquelle nos données ne présentent pas de corrélation spatiale (Borcard et al., 2018).

Avec la fonction `sp.correlogram()` du package `spdep` (Bivand et al., 2015), les étapes nécessaires au déroulement du test sont :

- créer une matrice de voisinage à partir d'une matrice de distance géographique. Pour un rayon de voisinage déterminé, nous assignerons une valeur de 1 aux paires de sites voisins et de 0 aux paires de sites distants (fonction `dnearneigh()` du même package).

- le réseau des sites voisins est ensuite utilisé pour construire un corrélogramme. Celui-ci présente la valeur de l'indice de Moran en fonction de la valeur du « lag ». Le lag est le nombre minimal de liens nécessaires pour relier deux sites dans le réseau de voisinage. Par exemple, si A est connecté à B et C est connecté à B, alors le « lag » de A et C est égal à 2. Chaque test est effectué en considérant comme voisins des sites connectés au niveau de lag considéré.
- comme le nombre de tests est potentiellement élevé, une correction de leur p value est nécessaire. Celle-ci est réalisée par la méthode de Holm (Borcard et al., 2018).

S'il peut mesurer la corrélation spatiale pour chacune de nos variables réponses, l'indice de Moran ne peut évaluer la corrélation spatiale affectant notre matrice de communauté (c'est-à-dire la table de contingence reprenant le nombre de spécimens de chaque espèce collectés sur chaque site). Pour une analyse multivariée de la corrélation spatiale, une autre méthode existe : le corrélogramme de Mantel. La statistique de Mantel mesure la corrélation existant entre deux matrices de distances : d'une part la matrice des distances géographiques, et d'autre part la matrice des dissimilarités entre assemblages (Borcard et al., 2018). Cette distance entre l'assemblage d'un site A et d'un site B peut être représentée à l'aide de l'indice de Bray-Curtis évoqué à la section précédente. Le corrélogramme de Mantel peut être calculé grâce à la fonction `mantel.correlog()` du package `vegan` (Oksanen et al., 2007). Le graphique obtenu indique, pour des classes de distances choisies par l'utilisateur, la valeur de la corrélation spatiale, de même que la significativité de cette mesure (corrigée par la méthode de Holm).

Avant de se lancer dans les analyses de corrélation décrites ci-dessus, une condition doit être vérifiée : les données doivent respecter une stationnarité du second ordre (Borcard et al., 2018). Si une régression des variables réponses sur une combinaison linéaire de leur coordonnées X et Y — obtenues depuis les coordonnées géographiques grâce à la fonction `geoXY()` du package `SoDa` (Chambers, 2013) — parvient à expliquer une part significative de leur variance, alors les données ne sont pas stationnaires. Cette condition peut être vérifiée par un modèle linéaire lorsqu'une seule variable est testée, et par une RDA (analyse des redondances) lorsque la réponse est une matrice. Au cas où une tendance serait détectée, les résidus de ces modèles devraient remplacer les variables initiales, de manière à respecter l'hypothèse de stationnarité (Borcard et al., 2018).

Le résultat de ces analyses est disponible dans les annexes (9.7.).

3.7.2. Modélisation des effets de l'urbanisation sur la diversité

Pour modéliser les effets du paysage et de la flore sur la biodiversité et l'abondance des abeilles, nous avons eu recours à des modèles linéaires généralisés. Précisons ici les différentes variables employées⁹ :

- Variables réponses : 1° l'abondance des abeilles retrouvées sur chaque site, 2° la richesse spécifique raréfiée, c'est-à-dire le nombre de Hill d'ordre nul raréfié en fonction de la couverture (N_{0r}), 3° le nombre d'espèces relativement abondantes sur le site, c'est-à-dire le nombre de Hill d'ordre 1 raréfié en fonction de la couverture (N_{1r}) et 4° le nombre d'espèces très abondantes sur le site, c'est-à-dire le nombre de Hill d'ordre 2 raréfié en fonction de la couverture (N_{2r}).
- Prédicteurs : 1° le nombre total d'espèces de fleurs nourricières recensées sur le site lors des collectes, 2° la proportion de ces fleurs pouvant être qualifiée d'indigène selon la Flore Bleue de Belgique (Lambinon et al., 2012), 3° la proportion de terrain imperméabilisée (en %) contenue dans un disque de rayon 250 m centré sur le centroïde de chaque site de collecte (Artif250), 4° la même proportion, cette fois appliquée aux terrains de nature agricole (Agri250) et 5° la même proportion, pour les terrains constitués de prairies semi-naturelles (Open250). Nous expliquerons dans cette section la raison nous ayant poussé à exclure la variable Trees250 de notre jeu de prédicteurs et, dans la section suivante, la raison pour laquelle le rayon de 250 m a été retenu.

Nos variables réponses correspondent toutes à un dénombrement d'espèces ou d'individus. Nous avons donc affaire à des variables quantitatives entières, positives et non bornées. Pour modéliser au mieux la composante aléatoire de ces variables, nous devrions choisir des lois de probabilités respectant ces caractéristiques. L'utilisation d'un modèle linéaire simple (associé à une loi normale) est donc exclue. En revanche, un modèle linéaire généralisé permet le choix de n'importe quelle loi appartenant à la famille des EDM (modèles exponentiels de dispersion). Parmi ces lois, la distribution de Poisson correspond parfaitement à la modélisation d'un dénombrement (Dunn & Smyth, 2018 ; Fox, 2015).

⁹ Une matrice reprenant les valeurs de ses variables pour chaque site est disponible en annexe (9.5.).

Les modèles linéaires généralisés sont constitués de deux composantes : une composante aléatoire et une composante déterministe :

- Soit y_i la valeur de la variable réponse y observée au site i . Pour une même association de variables prédictives (c'est-à-dire, pour un même site i), de nombreuses autres valeurs de y_i auraient pu être mesurées. La moyenne de ces valeurs peut être notée μ_i . Ici, nous supposons que y_i suit une loi de Poisson de moyenne μ_i , il s'agit de la composante aléatoire de notre modèle.
- La composante déterministe spécifie la relation entre les valeurs μ et l'ensemble des variables prédictives x_i . Dans un modèle linéaire généralisé, cette relation n'est pas forcément linéaire car une fonction « lien » relie la variable réponse à une combinaison linéaire des variables prédictives. La fonction associée par défaut à la régression de Poisson est la fonction logarithme (celle-ci nous assure que μ est positif en tout point de la courbe). On a donc :

$$\log \mu = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \beta_3 x_3 + \dots + \beta_k x_k$$

Les β_i sont les paramètres du modèle et sont évalués par la méthode du maximum de vraisemblance : pour des valeurs données de β_i , il nous est possible d'estimer les valeurs de μ_i et les distributions de Poisson correspondantes. Une fois ces distributions de probabilités générées, nous pouvons calculer la vraisemblance de chaque y_i , c'est-à-dire la probabilité que la distribution de Poisson de moyenne μ_i soit celle ayant généré la valeur y_i . De nombreuses combinaisons de paramètres sont ensuite générées et les mêmes calculs effectués. Les paramètres conservés sont ceux pour lesquels la vraisemblance du modèle est maximale (Dunn & Smyth, 2018 ; Fox, 2015).

En dépit de ses qualités, la distribution de Poisson est liée à une contrainte forte et difficile à respecter : sa moyenne et sa variance sont identiques. En écologie, il est très fréquent que les données soient sur-dispersées et que la variance excède nettement la moyenne (Dunn & Smyth, 2018). Cette sur-dispersion peut exprimer une autocorrélation entre les observations ou bien la présence de réponses radicalement différentes pour des valeurs de x_i pourtant proches (Dunn & Smyth, 2018 ; Fox, 2015). Une fois un modèle de Poisson construit grâce à la fonction `glm()` de R, il est possible de vérifier cette condition grâce à un test de sur-dispersion dont l'hypothèse nulle est l'absence de sur-dispersion. Ce test est conduit grâce à la fonction `dispersiontest()` du

package AER (Kleiber & Zeileis, 2008). Dans le cas où cette hypothèse serait rejetée, plusieurs options s'offrent à nous :

- utiliser une régression « quasi-poisson » identique à la précédente, mais où la relation moyenne-variance est spécifiée par une relation linéaire (dans ce cas les paramètres β_i demeurent identiques mais les erreurs correspondantes sont réévaluées). L'inconvénient de cette approche est qu'aucune distribution n'est rattachée à nos données et qu'il devient dès-lors impossible de calculer une vraisemblance pour notre modèle. Une fonction de « quasi-vraisemblance » se substitue donc aux analyses classiques (Dunn & Smyth, 2018 ; Fox, 2015),
- utiliser une loi de distribution proche de la loi de Poisson. Dans la littérature, la loi binomiale négative est le choix de référence. Pour cette distribution, la variance est une fonction quadratique de la moyenne ($var[y_i] = \mu_i + \mu_i^2 / k$). Par rapport à la solution précédente, la loi binomiale négative autorise le calcul d'une vraisemblance. Toutefois, cette distribution n'appartient pas à la famille des EDM, raison pour laquelle la fonction `glm()` de R ne permet pas son application. On peut cependant montrer que pour une valeur de k donnée, la loi binomiale négative est une EDM. Une régression binomiale négative est donc parfaitement légitime à condition d'évaluer la valeur de k (Dunn & Smyth, 2018). La fonction `glm.nb()` du package MASS permet cette estimation grâce à la méthode du maximum de vraisemblance (Ripley, 2011).

Plusieurs éléments doivent être inspectés une fois le modèle construit :

- Une hypothèse importante concernant les prédicteurs du modèle est l'absence de multicolinéarité : aucun prédicteur ne doit pouvoir être obtenu par une combinaison linéaire des autres x_i . Si une telle situation était avérée, le calcul d'erreur associé à chaque paramètre serait plus ou moins biaisé. La multicolinéarité peut être appréciée grâce au facteur d'inflation de la variance ou VIF. Le VIF d'un prédicteur peut être calculé à partir du R^2 de sa régression linéaire sur l'ensemble des autres x_i :

$$VIF = \frac{1}{1 - R^2}$$

Le VIF de la variable x_i exprime l'inflation de l'erreur associée à β_i causée par la multicolinéarité des prédicteurs. Ce facteur est calculé par la fonction `vif()` du package car (Fox & Weisberg, 2018). Un VIF devient véritablement problématique pour une

valeur supérieure à 10 (Fox et al., 2007). Notons qu'utiliser l'ensemble de nos variables paysagères (dont la somme est toujours égale à 100%) aboutira mécaniquement à l'obtention d'un VIF très important. L'abandon d'au moins une variable est par conséquent nécessaire. La variable Bare étant pratiquement toujours nulle, sa suppression (se référer aux analyses géographiques) ne parviendra pas à résoudre le problème. Nous devons donc éliminer la variable la moins pertinente au regard de la question adressée. En ce sens, les forêts ne présentent qu'un intérêt limité en ce qui concerne la conservation des abeilles (voir l'introduction), contrairement aux espaces ouverts représentés par Open et Agri (Artif est quant à lui l'objet de cette étude). Nous supprimerons donc la variable Trees.

- Analyse de déviance : la déviance de chaque valeur de y_i est une mesure de sa distance par rapport à μ_i , construite sur base de sa vraisemblance. La déviance résiduelle du modèle est la somme de toutes les déviations des y_i . Celle-ci est à comparer avec la déviance du modèle nul, c'est-à-dire le modèle ne contenant aucun prédicteur et β_0 pour seul paramètre (Dunn & Smyth, 2018). La perte de déviance engendrée par l'ajout des variables x_i au modèle nul, divisée par la déviance de ce dernier, est une mesure analogue au R^2 de la régression linéaire. Elle s'interprète comme la proportion de déviance expliquée par le modèle (Fox, 2015 ; Mittlböck & Waldhör, 2000). Pour une régression de Poisson, la différence entre la déviance nulle et la déviance résiduelle permet de tester l'hypothèse nulle selon laquelle tous les β_i seraient égaux à 0. Cette différence suit approximativement une loi du χ^2 avec un nombre de degrés de libertés égal au nombre de prédicteurs (Dunn & Smyth, 2018 ; Fox, 2015 ; Mittlböck & Waldhör, 2000). Ce test est un « test du rapport des vraisemblances » et peut être appelée par la fonction `lrtest()`¹⁰ du package `lmtest` (Hothorn et al., 2019).

- Des graphiques diagnostiques permettent d'apprécier visuellement différentes caractéristiques attendues des résidus. Les résidus de la variable réponse ne se révèlent pas d'une grande utilité dans le cadre d'une composante aléatoire non normale, on leur préférera donc des mesures alternatives. L'utilisation de *Randomized Quantile Residuals*¹¹ est recommandée pour les lois de probabilité associées à des

¹⁰ Cette fonction permet également de tester des modèles binomiaux négatifs, pour lesquels les calculs diffèrent de ceux mentionnés dans ce paragraphe.

¹¹ La traduction vers le français est incertaine.

dénombrements (Dunn & Smyth, 2018). Ceux-ci sont obtenus grâce à la fonction `qresiduals()` du package `statmod` (Smyth et al., 2013). La construction de ces résidus est telle que leur distribution est nécessairement normale si la composante aléatoire a été correctement choisie. Ces résidus ne doivent pas présenter de tendance sur un graphique les opposant aux x_i ou à μ . Le cas échéant, la composante systématique serait sous-optimale et une modification des prédicteurs ou de la fonction lien s'avérerait nécessaire. En outre, leur variance est constante lorsque la loi de probabilité du modèle est adéquate (Dunn & Smyth, 2018).

3.7.3. Sélection du meilleur modèle et model averaging

Il serait impossible de tester l'intégralité des modèles issus d'une combinaison de nos prédicteurs. Une démarche raisonnée doit donc nous guider dans la modélisation de nos données. La première étape de ce processus consistera à sélectionner notre rayon d'analyse. Les variables paysagères étant significativement corrélées d'un rayon à l'autre, il serait peu recommandé de mélanger les prédicteurs 250, 500 et 1000 mètres (se référer à la notion de VIF dans la section consacrée aux modèles linéaires généralisés). Suivant une méthodologie préexistante (voir le matériel supplémentaire fourni par Samuelson et al., 2018), nous tenterons d'isoler le rayon d'analyse le plus pertinent pour chaque variable réponse. Pour ce faire, nous commencerons par composer des modèles complets pour tous les rayons d'analyses (les prédicteurs étant : la diversité des plantes nourricières, la proportion de plantes indigènes, Artif, Agri et Open). Lorsque des modèles ne diffèrent que par la combinaison des prédicteurs utilisés, une comparaison est envisageable par l'intermédiaire du critère d'information d'Akaike ou AIC. L'AIC synthétise la précision et la parcimonie d'un modèle par un unique indice. Il est une fonction du nombre de paramètres utilisés et de la vraisemblance. L'AIC diminue lorsque la vraisemblance augmente et s'accroît avec le nombre de paramètres ; les valeurs les plus basses désigneront donc les modèles de plus grande qualité (Dunn & Smyth, 2018). Pour de petits échantillons, on recommande l'utilisation de l'AICc, une version corrigée du critère (Burnham & Anderson, 2002 ; Fox, 2015). Étant donné qu'une certaine incertitude existe autour de cet indice, il serait difficile d'affirmer que l'AICc le plus petit correspond véritablement au meilleur choix. On considère généralement qu'une différence de deux points vis-à-vis de l'AICc le plus bas ne suffit pas à discréditer un modèle (Burnham & Anderson, 2002 ; Fox, 2015 ; Symonds & Moussalli, 2011). De ce fait, nous suivrons le raisonnement suivant pour chaque variable réponse : si le meilleur modèle est pourvu d'un AICc suffisamment inférieur

(plus de deux points d'écart), le rayon correspondant sera maintenu lors des analyses ultérieures. Le cas échéant, le modèle concurrent ($\Delta AICc < 2$)¹² disposant du rayon le plus bas sera retenu car il s'agit de l'analyse géographique la plus parcimonieuse. Le résultat de cette comparaison est disponible en annexe (9.8.). A l'issue de celle-ci, le rayon de 250 m a été conservé pour l'ensemble des modèles.

Le rayon étant désormais fixé, nous pouvons sélectionner les prédicteurs les plus pertinents. Face à la quantité de combinaisons possibles, un algorithme de dredging sera utilisé. Celui-ci composera un grand nombre de modèles pour ensuite les ordonner par rang d'AICc (fonction dredge() du package MuMIn, Barton & Barton, 2015). Encore une fois, nous devons veiller à ce que plusieurs modèles ne puissent se disputer les premiers rangs. Si le cas se présentait, ne sélectionner que le premier modèle de la liste constituerait un biais considérable (Fox, 2015). Une solution à ce problème réside dans l'utilisation d'un modèle intermédiaire obtenue par la méthode du *model averaging* (Fox, 2015 ; Symonds & Moussalli, 2011) : après avoir choisi les modèles les plus pertinents ($\Delta AICc < 2$), la valeur de chaque β_i est corrigée en utilisant les estimations proposées par les modèles retenus. La contribution de chaque modèle à ce calcul dépendra de sa valeur d'AICc, les modèles aux valeurs les plus hautes contribuant moins que les modèles aux valeurs les plus basses. La variance associée à ces paramètres peut également être corrigée afin de tester leur significativité. La reconstruction des paramètres peut suivre deux procédures distinctes : dans un premier cas, seules les variables utilisées par le premier modèle sont retenues. Les paramètres sont ensuite reconstruits en ignorant les modèles qui ne les contiennent pas. L'autre choix consiste à garder l'ensemble des variables apparaissant dans les modèles utilisés, et à recalculer leurs paramètres en utilisant tous les modèles retenus, y compris ceux ne les contenant pas (on considère que ces derniers estiment les valeurs des paramètres manquants comme étant égales à 0). Cette dernière méthode est à privilégier à moins qu'une forte certitude ne soit associée au modèle doté de l'AICc le plus bas, ce qui n'est pas le cas ici (Symonds & Moussalli, 2011). Pour construire ce modèle intermédiaire, nous utiliserons la fonction model.avg() du package MuMIn (Barton & Barton, 2015).

Les analyses portant sur la qualité de l'ajustement ne peuvent être conduites sur l'ensemble des modèles comparés par AICc. A la place, elles devront être effectuées sur le modèle complet. Si celui-ci s'adapte bien au jeu de données, le même constat devrait

¹² Le $\Delta AICc$ est la différence entre l'AICc du modèle considéré et l'AICc la plus basse.

s'appliquer pour des modèles plus parcimonieux obtenus par les méthodes décrites plus haut (Burnham & Anderson, 2002).

Urbanisation et diversité bêta

3.7.4. Diversité bêta et urbanisation

Dans cette section, nous chercherons à savoir si les dissimilarités entre assemblages peuvent s'expliquer par la nature des paysages dans lesquels ceux-ci ont été échantillonnés. Nous avons déjà utilisé la statistique de Mantel pour comparer les dissimilarités de Bray-Curtis à une matrice des distances géographiques. De la même manière, nous pouvons utiliser le test de Mantel pour comparer la variation des assemblages aux écarts d'urbanisation. Ce test, dont l'hypothèse nulle est une absence de corrélation entre les deux matrices, est mené grâce à la fonction `mantel()`¹³ du package `spdep` (Bivand et al., 2015).

Afin de visualiser les dissemblances entre assemblages, nous utiliserons une méthode d'ordination appelée NMDS (pour *Non-Metric Multidimensional Scaling*). Celle-ci produit une représentation graphique dans laquelle une proximité spatiale traduit une similarité dans la composition des assemblages. Contrairement à d'autres méthodes d'ordination, la NMDS n'impose pas le choix de la distance à préserver entre les points, rendant ainsi possible l'utilisation de la dissimilarité de Bray-Curtis. En outre, cette technique est adaptée aux indices semi-métriques (la distance de Bray-Curtis ne respectant pas l'inégalité triangulaire). Le rendu final est obtenu par un processus itératif dont l'objectif est de minimiser une fonction de « stress » mesurant la fidélité des distances représentées par rapport aux mesures de dissimilarités initiales (Borcard et al., 2018). Pour une valeur de stress inférieure à 0,2, la représentation peut être considérée comme relativement fidèle, cependant ce critère ne suffirait pas à fournir une évaluation fiable (Dexter et al., 2018). Le diagramme de Shepard est un diagnostic supplémentaire opposant les distances initiales aux distances représentées, la relation entre celles-ci devant être d'apparence linéaire (le R^2 d'une régression est fourni par la fonction `stressplot()`). Au cas où les diagnostics donneraient des résultats médiocres, le nombre de dimensions représentées peut être augmenté pour améliorer la fidélité de l'ordination (Borcard et al., 2018). Une fois la représentation finale entre nos mains, nous pourrions colorer les différentes stations en fonction de leur taux d'urbanisation. De la sorte, nous serons en mesure

¹³ Le nombre de permutations effectuées pour le calcul de la signifiante est de 999 et la mesure de corrélation utilisée est celle de Spearman.

de constater si oui ou non, les sites les plus imperméabilisés partagent des communautés similaires. L'algorithme utilisé pour la NMDS est monoMDS¹⁴ du package vegan (Oksanen et al., 2007).

3.7.5. Analyse de la relation traits-environnement

Jusqu'ici, nos modèles ont été conçus pour déceler des corrélations éventuelles entre le paysage et la diversité spécifique des communautés. Cependant, cette approche ne fournit que très peu d'indices concernant les processus écologiques qui pourraient sous-tendre les phénomènes observés. Pour pallier ce manque, nombreuses sont les études ayant investigué les traits écologiques qui auraient été sélectionnés chez les espèces urbanophiles (se référer à la section concernant la structuration écologique des assemblages).

Avant de recourir à de telles analyses, nous devrions tout d'abord définir avec précision les « traits fonctionnels » auxquels nous ferons appel. L'épithète « fonctionnel » nous renseigne ici sur la nécessité de choisir des critères de distinctions pertinents vis-à-vis du rapport qu'entretient l'animal avec son environnement. Ainsi, seuls les traits pouvant affecter la survie, la croissance ou la reproduction des organismes devraient être considérés (Violle et al., 2007). Nous avons sélectionné les attributs le plus souvent cités dans la littérature abordant la question de l'urbanisation (Buchholz & Egerer, 2020), à l'exception de la taille des espèces¹⁵ :

- le mode de nidification : « sous le sol » (espèces terricoles et espèces cavicoles utilisant des cavités souterraines) ou « au-dessus du sol » (pour les espèces cavicoles n'utilisant pas de cavité souterraine, les espèces rubicoles, hélicicoles et xylicoles). Certaines espèces cavicoles peuvent adopter l'un ou l'autre état de caractère en fonction des circonstances, on leur attribuera la valeur « variable ». Les espèces capables de creuser le mortier des murs n'entrent pas dans cette catégorie et conservent leur statut « sous le sol ». Les espèces parasites sont rattachées au mode de nidification de leur hôte. Si les hôtes ne partagent pas un même mode de nidification, alors le parasite aura une nidification « variable ».
- la socialité : « eusocial primitif », « solitaire », « parasite social » ou « cleptoparasite ». Les espèces d'Halictidae (hors parasites) dont le comportement

¹⁴ Le départ du processus itératif étant aléatoire, des minimums locaux peuvent être atteints par la fonction de stress. Pour éviter une solution sous-optimale, nous répétons l'algorithme à 999 reprises.

¹⁵ L'information nécessiterait des mesures sur un matériel plus conséquent.

social est variable ont été considérées comme eusociales. En revanche, les espèces communales sont considérées comme étant solitaires. Les *Sphecodes* capables de parasiter à la fois des espèces sociales et solitaires sont considérées comme « cleptoparasites » (le parasitisme social impliquerait une cohabitation entre les espèces, ce qui n'est pas le cas ici).

- le lectisme : nous ne distinguons ici que les deux extrémités du continuum, avec les catégories « oligolectique » et « polylectique ». Celles-ci correspondent aux classes « spécialisé » et « opportuniste » de la liste rouge de Belgique (Drossart et al., 2019).
- la phénologie : quoique moins souvent reprise dans les études liées à l'urbanisation, la phénologie pourrait mettre en évidence certaines structures liées au fleurissement urbain. Celle-ci est modélisée par l'intermédiaire de deux variables : la durée (en mois) de la période d'activité et le mois central de cette période (Hofmann et al., 2019). Par exemple, une espèce active d'avril à mai se verra attribuer une valeur de 2 pour la variable « durée », et de 4,5 pour la variable « centre de la période d'activité ». Pour les espèces bivoltines, le mois central est placé entre le début de la première phase d'émergence et la fin de la seconde (il peut donc se situer en dehors de la véritable période d'activité).

La matrice des traits (disponible en annexe, 9.6.) a été composée à partir des sources suivantes : la base de données fauniques de l'université de Mons (Atlashymenoptera, 2020), le site internet de la *Bees, Wasps & Ants Recording Society* (BWARS, 2020), la liste rouge des abeilles de Belgique (Drossart et al., 2019) ainsi que l'inventaire des abeilles des Pays-Bas (Peeters et al., 2012).

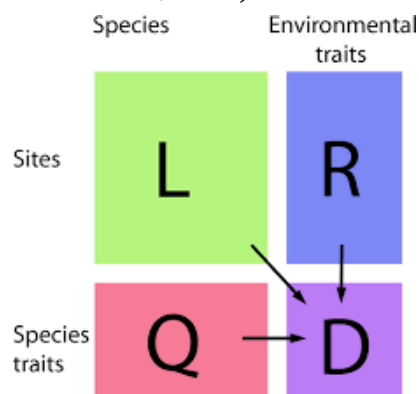


FIG 7 Représentation schématique du problème du quatrième coin (Brown et al., 2014)

Nous disposons désormais d'une matrice de traits écologiques (Q) et d'une matrice de variables environnementales (R) reliées par l'intermédiaire d'une table de contingence décrivant le résultat de notre collecte (L). Le problème consistant à calculer D, la matrice des corrélations entre les variables de R et de Q, est appelé « problème du quatrième coin ». Legendre et al., (1997), ont proposé une solution mêlant divers types d'indices en

fonction des paires de variables à comparer. Dans notre cas de figure, ces paires seront toujours formées d'une variable quantitative et d'une variable qualitative ou bien de deux variables

	Espèce 1	Espèce 2	Espèce 3	Var1	...
Site 1	1	0	0	50	
Site 2	0	2	1	10	
Site 3	0	1	0	90	
Trait 1	A	A	B		
Trait 2	12.2	6.3	1.5		
...					



	Espèce	Site	Var1	Trait 1_A	Trait 1_B	Trait 2
Individu 1	Espèce 1	Site1	50	1	0	12.2
Individu 2	Espèce 2	Site2	10	1	0	6.3
Individu 3	Espèce 2	Site2	10	1	0	6.3
Individu 4	Espèce 3	Site2	10	0	1	1.5
Individu 5	Espèce 2	Site3	90	1	0	6.3

FIG 8 Résolution du problème du quatrième coin : la première étape consiste à générer une unique matrice à partir de R, L et Q (adapté depuis Dray & Legendre, 2008).

quantitatives (dans le cas des traits phénologiques). La première étape de l'analyse consiste à dérouler la table L, en créant une nouvelle matrice pour laquelle chaque ligne correspond à une case non nulle de la matrice L. Ces lignes sont ensuite répliquées un nombre de fois identique au nombre d'individus contenus dans les cases de L correspondantes. Les valeurs des variables environnementales et des traits écologiques associées à cette case peuvent alors être jointes à ces lignes.

Dans ce procédé, les variables qualitatives contenant un certain nombre de niveaux sont transformées en autant de variables indicatrices (Dray & Legendre, 2008).

Pour une variable paysagère numérique et un trait écologique qualitatif, l'analyse consiste tout d'abord à déterminer si au moins un des niveaux de la variable qualitative est significativement différent des autres par rapport à la variable numérique envisagée. Pour ce faire, une statistique de type F est testée. Ensuite, pour chaque niveau de la variable qualitative, nous pouvons déterminer un ratio de corrélation η^2 , défini comme le rapport de la somme des carrés à l'intérieur du niveau et de la somme des carrés calculée pour tous les niveaux de la variable qualitative (Dray & Legendre, 2008). Une mesure de la corrélation entre la variable indicatrice et la variable quantitative peut également s'obtenir en calculant le coefficient de Pearson r sur ces deux variables centrées et réduites (Legendre et al., 1997). Pour deux variables numériques, la situation peut être traitée plus simplement, en se limitant à la mesure de la corrélation de Pearson (Dray & Legendre, 2008).

Ces résultats doivent maintenant voir leur degré de signifiante évalué par l'intermédiaire d'un test. Cette partie du procédé est celle qui aura le plus longtemps posé problème. La méthode du quatrième coin proposée par Legendre utilise un grand nombre de permutations sur

les lignes ou les colonnes de la matrice L afin de générer des modèles correspondant à différentes hypothèses nulles. L'auteur ayant défini 5 types de permutations, 5 modèles peuvent

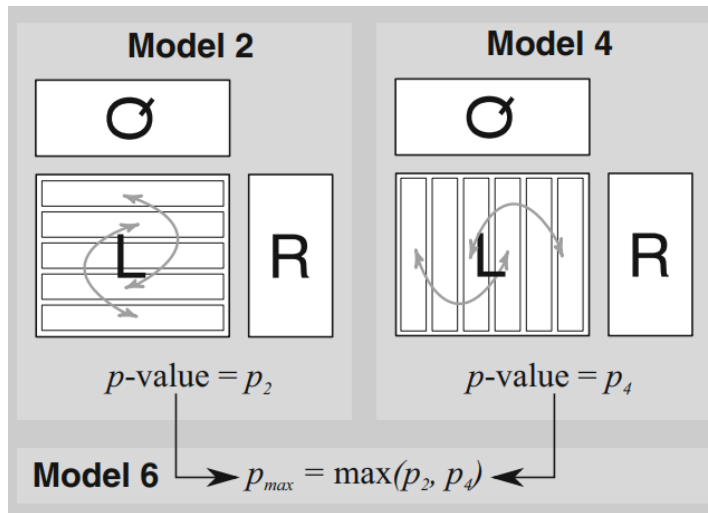


FIG 9 Modèles de permutations employées pour tester la significativité des valeurs obtenues dans la matrice D (Thioulouse et al., 2018).

être évalués. L'incertitude qui pesait sur le choix du modèle a été levée dans une publication plus récente du même auteur. Celui-ci propose l'évaluation d'un 6^{ème} modèle, construit sur base des modèles n° 2 et 4 (Dray & Legendre, 2008). Le modèle n°2 est généré en intervertissant les sites de la matrice L. Son hypothèse nulle considère donc que la répartition des espèces est indépendante de l'environnement dans lequel elles

évoluent. D'autre part, le modèle n°4 permute les espèces au sein de la table de contingence. L'hypothèse nulle correspondante est que la distribution des taxons est indépendante de leurs traits écologiques. Evaluer le modèle 6 revient à conserver la p value la plus haute (la valeur la moins significative) pour les deux modèles précédents. Il a été montré que ce modèle fournissait un contrôle de l'erreur de type 1 bien meilleur que ceux proposés jusqu'alors (Dray & Legendre, 2008). Etant donné le grand nombre de tests à effectuer, une correction de Holm est nécessaire pour ajuster les p values obtenues. Dans R, le package ade4 (Chessel et al., 2009) permet la mise en application de l'analyse du quatrième coin grâce à la fonction fourthcorner(). Un test de significativité global pour l'analyse (en évaluant le modèle 6) peut être mené en utilisant la fonction randtest() du même package. Etant donné la taille des matrices employées, un nombre très élevé de permutations est ici nécessaire (nous avons choisi d'en effectuer 49999, comme recommandé par Borcard et al., 2018). Précisons que le choix de cet outil d'analyse, opposé à des méthodes plus courantes comme la régression sur les moyennes pondérées des traits pour chaque site (CWMr), est guidé par sa meilleure capacité à contrôler l'erreur de type 1, les autres analyses déclarant souvent des résultats significatifs là où il n'y aurait pas lieu de le faire (Miller et al., 2019).

4. Résultats

4.1. Inventaire et atlas des abeilles de la région de Mons

Commençons la revue des résultats par une inspection de notre inventaire. En particulier, prêtons attention à la distribution temporelle des nombreuses observations réunies.

Distribution temporelle des données

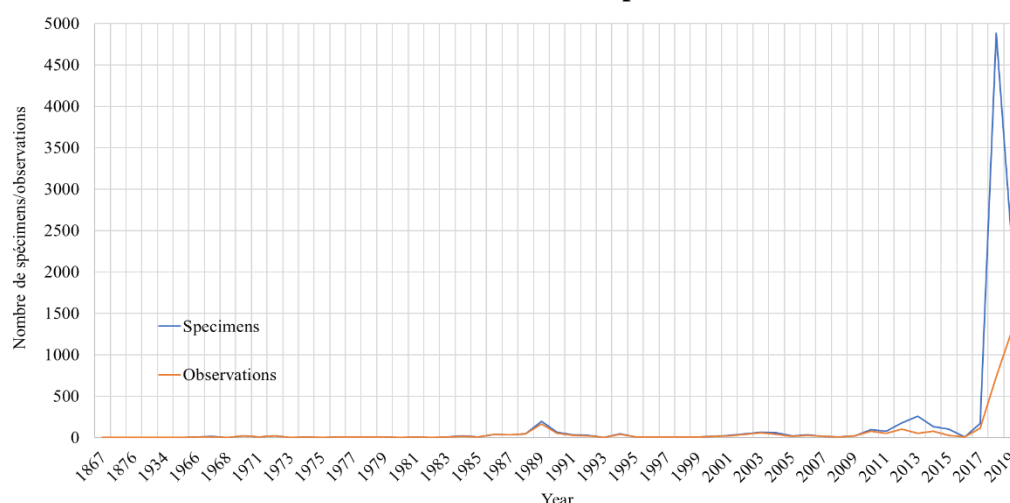


FIG 10
Accumulation des données au cours du temps pour l'ensemble des sources utilisées. En orange : le nombre d'observations, en bleu : le nombre de spécimens.

On note une intensification de l'effort de collecte pour les années 2018 et 2019, sans aucune comparaison possible avec les données historiques réunies jusque-là. Le léger pic enregistré en 1889 correspond aux études menées sur le terroir de l'Héribus (Badot, 1889 ; Toubeau, 1889). Décrivons maintenant la couverture géographique de cet inventaire :

Distribution spatiale des données

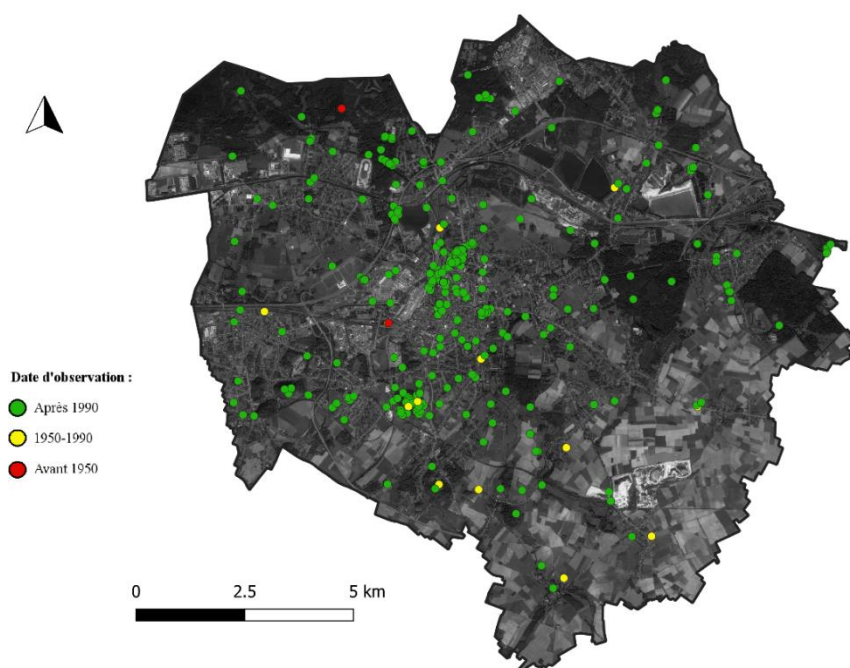


FIG 11 Couverture géographique de l'inventaire. En vert : observations ultérieures à 1990, en jaune, les observations comprises entre 1950 et 1990, en rouge : les observations antérieures à 1950.

Une densification des observations est notable dans le centre-ville et à proximité du campus universitaire (amas de points central), et aux alentours du terril de l’Héribus (au sud-ouest de l’amas central). Les observations sont plus dispersées ailleurs dans la commune, en particulier dans sa partie sud-est. Les résultats de l’inventaire, en nombre d’espèces et d’observations, sont fournis dans le tableau suivant. On y précise également le nombre de taxons pour lesquels aucune observation récente n’est disponible. En effet, *Bombus humilis*, *Bombus ruderarius*, *Chelostoma campanularum*, *Chelostoma rapunculi*, *Megachile circumcincta* et *Nomada stigma* ont disparu entre 1950 et 1990, et *Melecta luctuosa* avant 1950.

Nombre total d’espèces	Nombre d’observations	Spécimens observés	Espèces disparues entre 1950 et 1990	Espèces disparues avant 1950
160	3361	9232	6	1

TAB 4 Description de l’inventaire. Les espèces « disparues » n’ont plus été observées depuis les dates indiquées.

Nous pouvons ensuite décrire la composition taxonomique de cet assemblage, en spécifiant pour chaque famille, la proportion d’espèces menacées.

Familles et statut UICN								
Famille	Total	CR	EN	VU	NT	LC	DD	% menacé
Andrenidae	30	0	0	0	3	24	3	0.0
Halictidae	38	1	0	3	1	33	0	10.5
Colletidae	12	0	0	0	0	9	3	0.0
Melittidae	5	0	0	0	0	5	0	0.0
Apidae	42 (+4)	1 (+2)	3 (+1)	3	5	30 (+1)	0	16.7
Megachilidae	26 (+3)	2	0 (+1)	0	2	22 (+2)	0	7.7
Total	153 (+7)	4 (+2)	3 (+2)	6	11	123 (+3)	6	6.8

TAB 5 Répartition des espèces entre les 6 familles d’abeilles et les différents statuts UICN. CR = Critically Endangered, EN = Endangered, VU = Vulnerable, NT = Near Threatened, LC = Least Concern, DD = Data Deficient. Le pourcentage d’espèces menacées correspond à $(CR+EN+VU)/(Total-DD)$. Les espèces localement éteintes (entre parenthèses) n’interviennent pas dans le calcul. Les statuts sont fournis par Drossart et al., 2019.

En faisant abstraction des taxons disparus, le pourcentage d’espèces menacées est de 6.8%. La famille la plus représentée à Mons est celle des Apidae, avec un total de 42 espèces. Il s’agit également du groupe le plus en danger, 16,7% des taxons d’Apidae étant menacés à l’échelle nationale. En deuxième position arrivent les Halictidae, avec 38 espèces dont 4 menacées, suivis par les Andrenidae (30 espèces, aucune n’étant menacée) et les Megachilidae (26 espèces, dont deux en état critique). Les Colletidae comptent douze espèces et aucune

d'entre elles ne font pas l'objet d'un statut de menace. Enfin, les Melittidae forment le groupe le moins diversifié avec seulement 5 espèces, et ne présentent pas d'espèces menacées.

L'atlas pourra être consulté dans les annexes de ce document (9.1.). Celui-ci permet notamment la localisation des taxons les plus rares et des sites d'intérêts où se concentrent les espèces menacées (le cimetière de Spiennes, le terail de l'Héribus, le campus de Nimy, les carrières d'Harmignies ...). Notons toutefois que pour de nombreuses espèces, les données obtenues se réduisent à une poignée de localisations, voire à une localisation unique.

4.2. Composition des communautés

Nos collectes personnelles menées sur l'ensemble de l'année 2019 sont décrites ci-après. Celles-ci serviront à décrire et comprendre la composition des communautés d'abeilles sauvages dans la région de Mons.

4.2.1. Complétude de l'échantillonnage

La complétude de notre jeu de données peut être évaluée à l'aide de la courbe d'accumulation présentée dans la figure 12. Celle-ci ne semble pas avoir atteint le stade asymptotique, comme le suggèrent les extrapolations du nombre maximal d'espèces fournies dans la table 6. En effet, on peut estimer qu'entre 78 et 89% des espèces attendues ont été collectées.

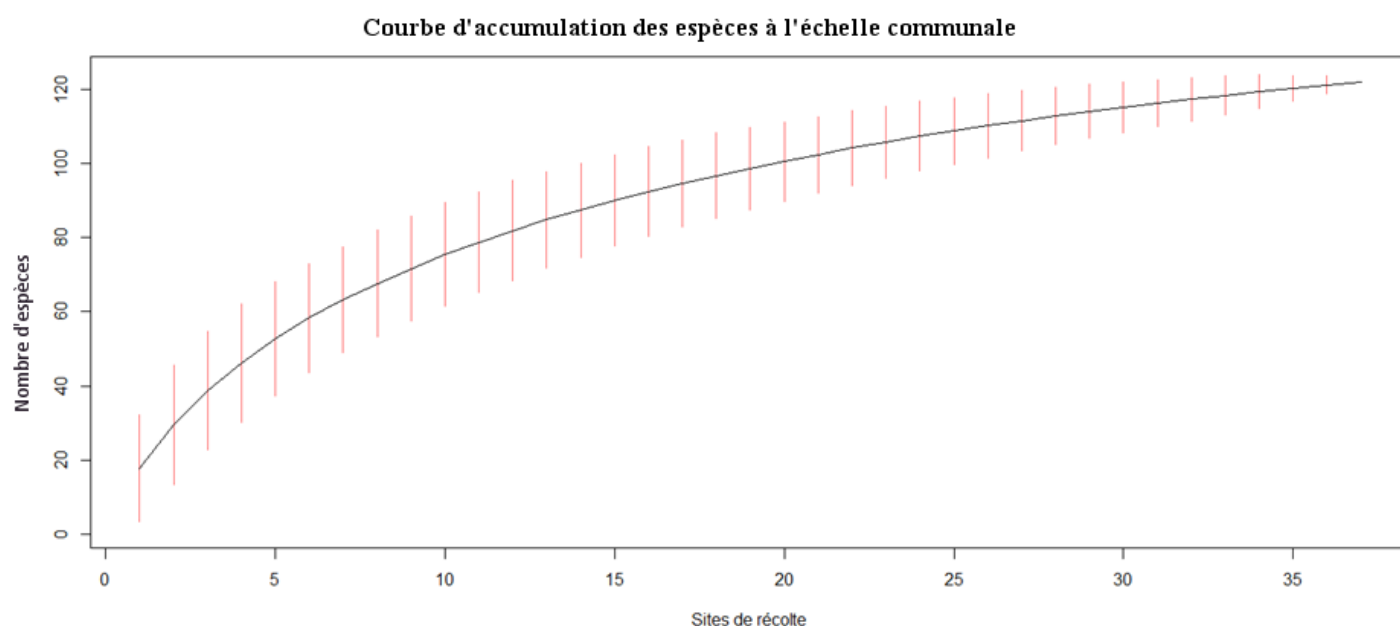


FIG 12 Evaluation de la complétude de l'échantillonnage à l'échelle communale : courbe d'accumulation des espèces par sites (intervalle de confiance obtenu par 999 permutations aléatoires des unités d'échantillonnage).

Espèces observées	Chao $\pm$ se	Jack1 $\pm$ se	Jack2	Bootstrap $\pm$ se
122	139 $\pm$ 8	152 $\pm$ 9	156	137 $\pm$ 6

TAB 6 : Evaluation de la complétude de l'échantillonnage à l'échelle communale : estimateurs de la richesse spécifique totale.

4.2.2. Description de l'assemblage

La distribution des différentes espèces sur chaque site est illustrée par une carte de chaleur (FIG 13). Celle-ci permet l'identification de quelques tendances assez nettes. Dans un premier temps, il apparaît clairement que l'ensemble des espèces de bourdons se démarque du reste du tableau du fait de son omniprésence et de son abondance. Les taxons les plus dominants sont *Terrestribombus* sp., *Bombus pascuorum*, *Bombus pratorum*, et *Bombus lapidarius*.

De même, *Andrena gravida* et *Andrena flavipes* apparaissent sur pratiquement tous les sites, parfois en très grand nombre (exemples : cimetière de Nimy pour *Andrena flavipes*, Parc d'Obourg pour *Andrena gravida*). *Andrena vaga* est beaucoup plus localisée, mais présente, elle aussi, de remarquable pics de population (exemples : cimetière de Spiennes, ruches de Cuesmes, collégiale Sainte-Waudru). Les andrènes sont les hôtes les plus fréquents du genre *Nomada*, celui-ci constituant par ailleurs le groupe cleptoparasite le plus répandu et le plus abondant dans la commune.

Chez les *Colletes*, l'espèce la plus répandue est *Colletes daviesanus*. L'espèce présentant le pic de population le plus remarquable est cependant *Colletes hederæ*, grâce à la découverte d'un important site de nidification dans la réserve « Tilou ». Un seul *Hylaeus* présente des populations relativement importantes (du moins, dans nos collectes), il s'agit d'*Hylaeus signatus*, l'Hylée du réséda.

Chez les Halictidae, *Halictus scabiosae* est de loin l'espèce d'*Halictus* la plus abondante et la plus répandue. Quant au genre *Lasioglossum* pris dans son ensemble, celui-ci est présent dans la plupart des sites investigués. Les très nombreuses espèces sont cependant moins répandues une fois considérées isolément. Parmi celles-ci, deux ont fait l'objet de collectes particulièrement abondantes : *Lasioglossum morio* (site du Pont du Prince) et *Lasioglossum laticeps* (site de l'église d'Harveng). Les *Sphecodes* parasites sont quant à elles beaucoup plus localisées. Les Megachilidae présentent assez peu d'espèces extrêmement répandues ou abondantes, à l'exception des deux osmies printanières : *Osmia cornuta* et *Osmia bicornis*.

Abondance des abeilles sauvages dans la commune de Mons

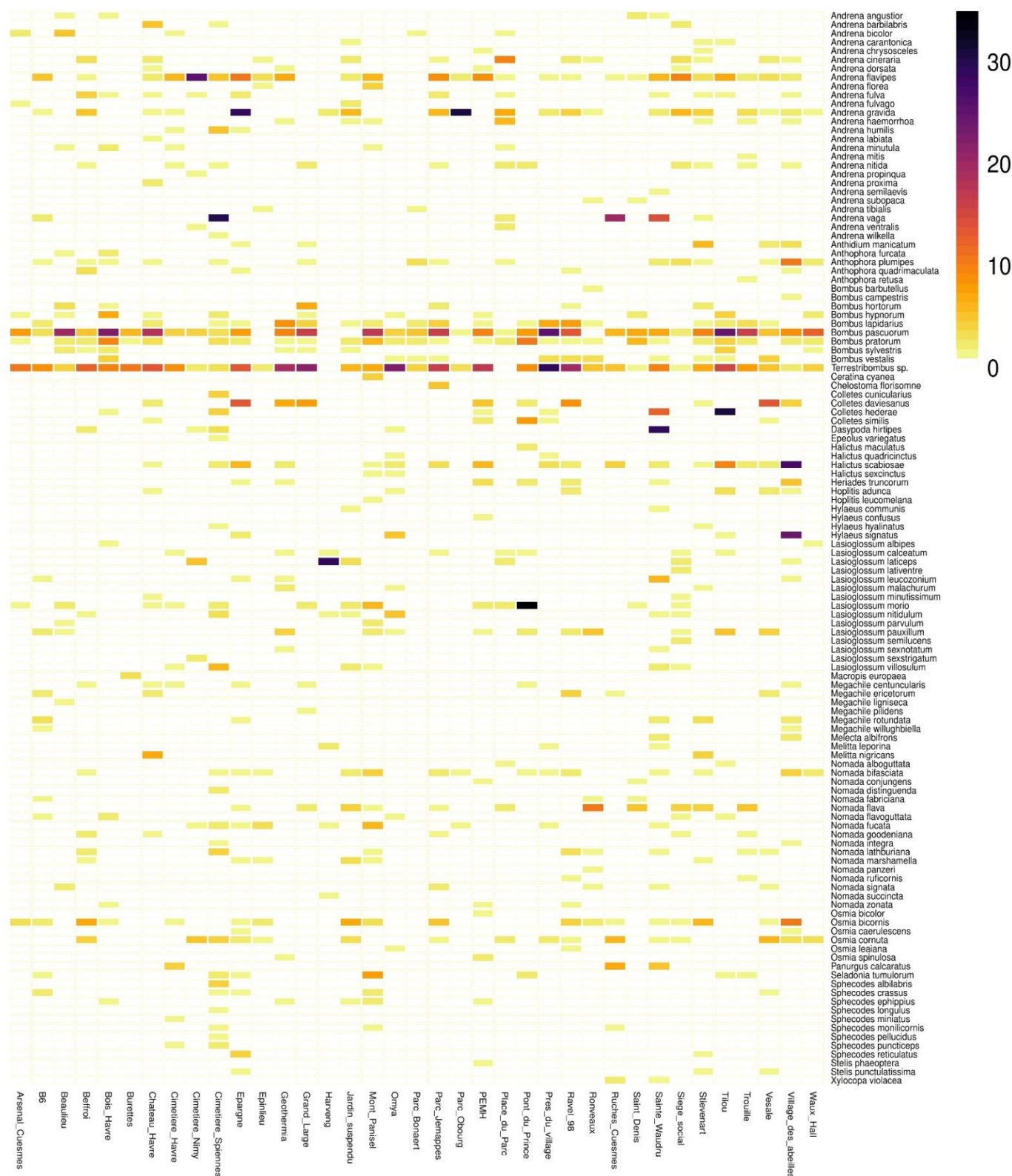


FIG 13 Heatmap représentant les communautés d'abeilles échantillonnées sur chaque site. Le gradient de couleur indique le nombre de spécimens capturés. Le package R utilisé est pheatmap (Kolde & Kolde, 2015).

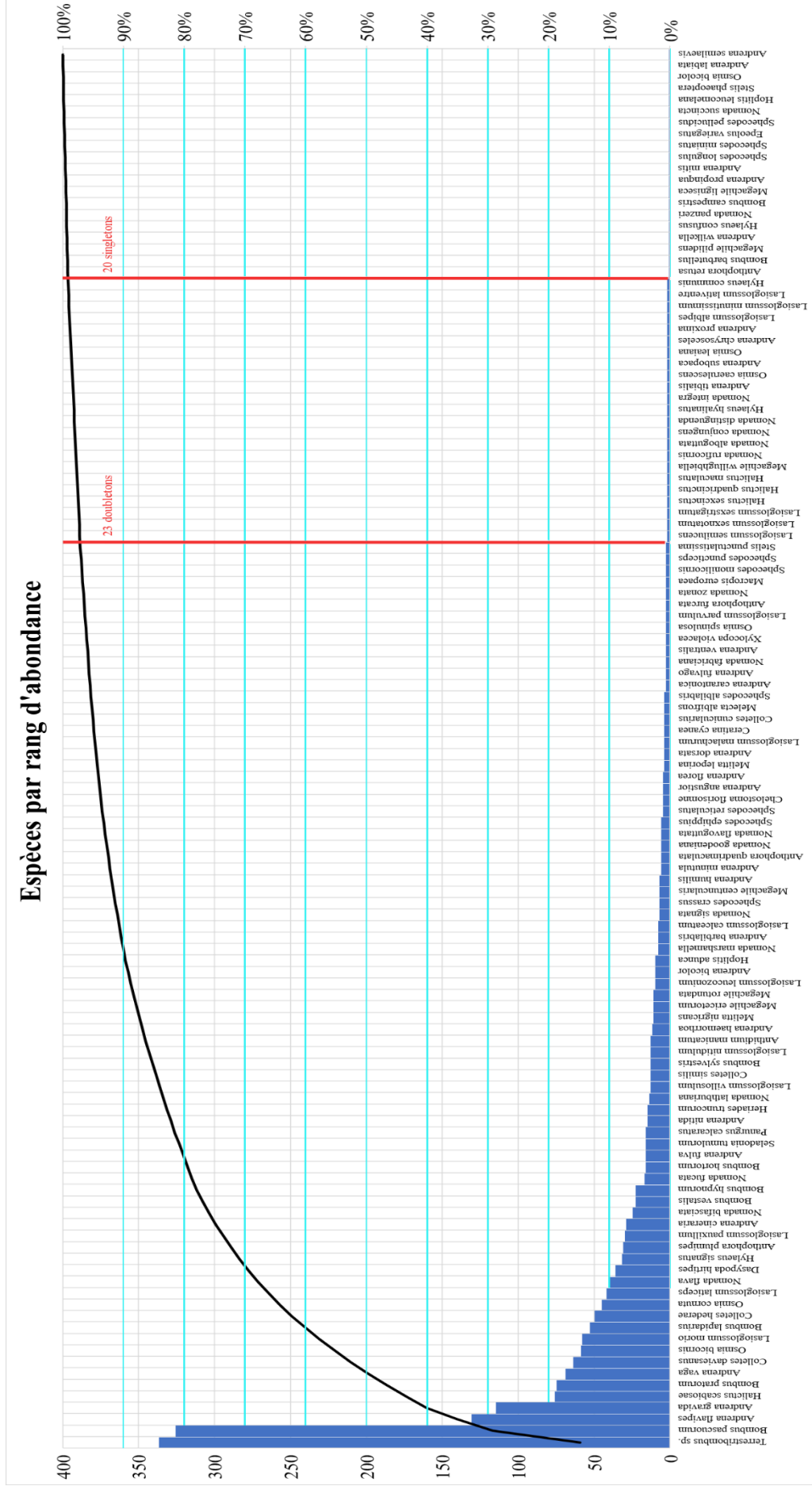


FIG 14 Représentation des rangs d'abondance et courbe de Pareto pour l'ensemble des espèces capturées dans la commune. Le quadrillage bleu est associé à l'axe indiquant le pourcentage cumulé des effectifs. 20 singletons ont été capturés, et 23 espèces ne sont représentées que par deux spécimens. Deux espèces de bourdons opportunistes dominent nettement l'assemblage (34% des spécimens). 5 espèces sont nécessaires pour représenter 50% des effectifs.

La figure 14 représente les 122 taxons identifiés en 2019, classés par rang d'abondance. On remarque que 7 espèces suffisent à accumuler 50% des effectifs collectés. Celles-ci sont, dans l'ordre : *Terrestribombus* sp., *Bombus pascuorum*, *Andrena flavipes*, *Andrena gravida*, *Halictus scabiosae*, *Bombus pratorum* et *Andrena vaga*. La figure 14 nous permet également de compter le nombre de singletons (20) et de doubletons (23) présents dans l'ensemble des échantillons. Le graphique qui suit (FIG 15), réitère la figure précédente mais en regroupant cette fois les individus par genres. Les genres *Bombus* et *Andrena* dominent clairement ces classements.

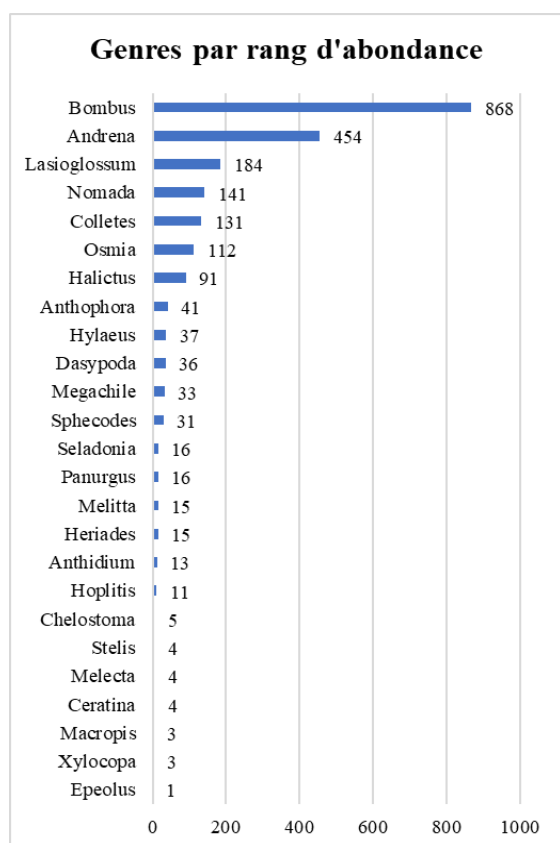


FIG 15 Répartition des spécimens capturés au sein des 25 genre recensés pendant l'étude.

Le tableau de la répartition des traits (TAB 7) nous fournit la proportion d'individus et d'espèces présentant l'un ou l'autre état de caractère. Les abeilles solitaires dépassent ici largement les abeilles eusociales en nombre d'espèces mais la relation est inversée vis-à-vis de l'abondance. La proportion d'espèces représentée par le groupe cleptoparasite est elle aussi relativement importante compte tenu du nombre d'individus collectés.

En ce qui concerne la nidification, les espèces à nids souterrains sont à la fois beaucoup plus abondantes et plus diversifiées que les groupes nidifiant au-dessus du sol. Au niveau des préférences alimentaires, les espèces oligolectiques apparaissent comme beaucoup moins

nombreuses que les espèces polylectiques, aussi bien au niveau de l’abondance que de la diversité.

Socialité				
Solitaire		Eusocial primitif		Parasite social
42.0 56.6		48.4 15.6		1.7 3.3
Lectisme		Nidification		
Oligolectique	Polylectique	Au-dessus du sol		Sous le sol
14.5 22.1	85.5 77.9	25.3 21.3		70.1 74.6
				4.5 4.1

TAB 7 Traits écologiques pour le jeu de données obtenu en 2019. En noir : pourcentage des individus présentant les états de caractère étudiés. En rouge : pourcentage des espèces présentant les états de caractère étudiés.

Enfin, le graphique XXX décrit la proportion d’individus appartenant à des espèces menacées à l’échelle nationale. On y remarque l’absence de taxons menacés pour les plus hauts niveaux d’urbanisation.

Proportion d’individus appartenant à des espèces menacées en fonction du taux d’imperméabilisation :

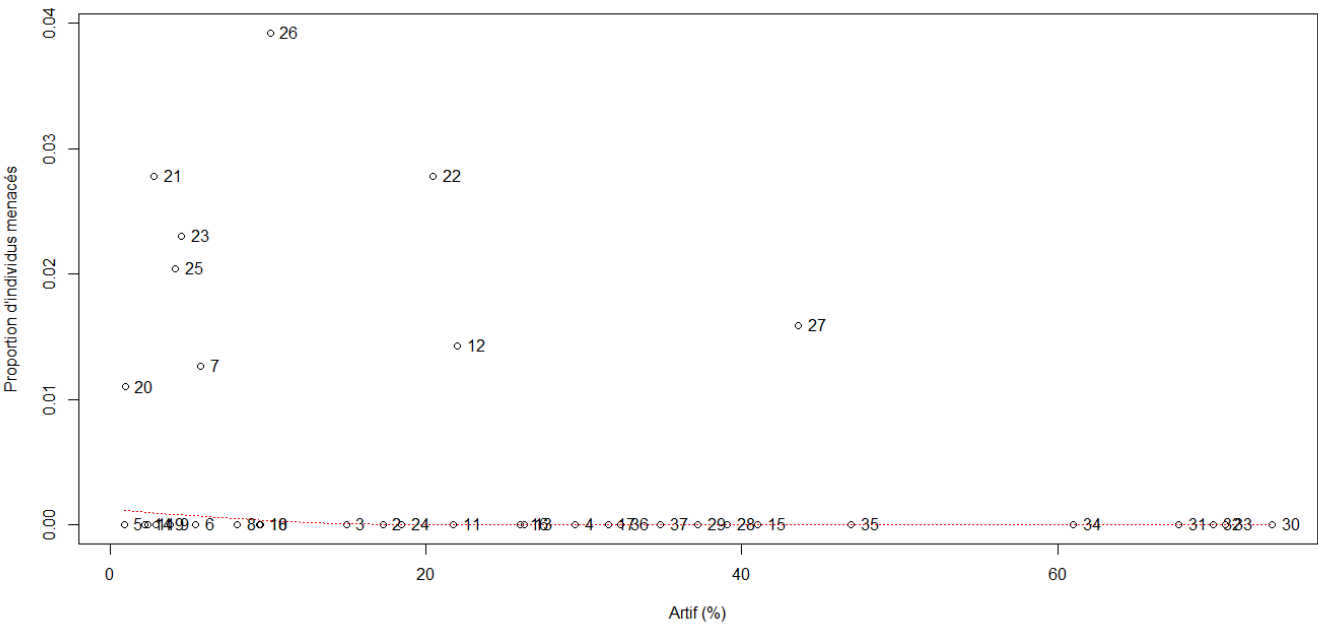


FIG 16 Les ordonnées représentent la proportion de spécimens rares capturés sur les différents sites. L’axe des abscisses décrit le taux d’imperméabilisation dans un rayon de 250m.

4.2.3. Nombres de Hill raréfiés

Le nombre d’espèces retrouvées sur chaque site peut être comparé en fonction de l’abondance grâce aux courbes de raréfaction de la figure 17. Les couleurs représentées ici

permettent d'afficher le taux d'urbanisation associé à chaque station. En observant le graphique, on remarque que la plupart des sites caractérisés par une imperméabilisation élevée (à l'exception du site n°15 : arsenal de Cuesmes) accroissent leur nombre d'espèces assez rapidement en fonction de l'effort d'échantillonnage. Les sites à plus forte croissance correspondent aux numéros 36 (Stievenart), 21 (Cimetière de Spiennes) et 31 (Siège social). Les sites 32 (Sainte-Waudru), 35 (Epargne) et 27 (Village des abeilles) disposent d'une richesse spécifique élevée, cependant celle-ci est associée à une collecte plus intense, l'abondance des spécimens y étant particulièrement importante.

Courbes de raréfaction des sites de collecte

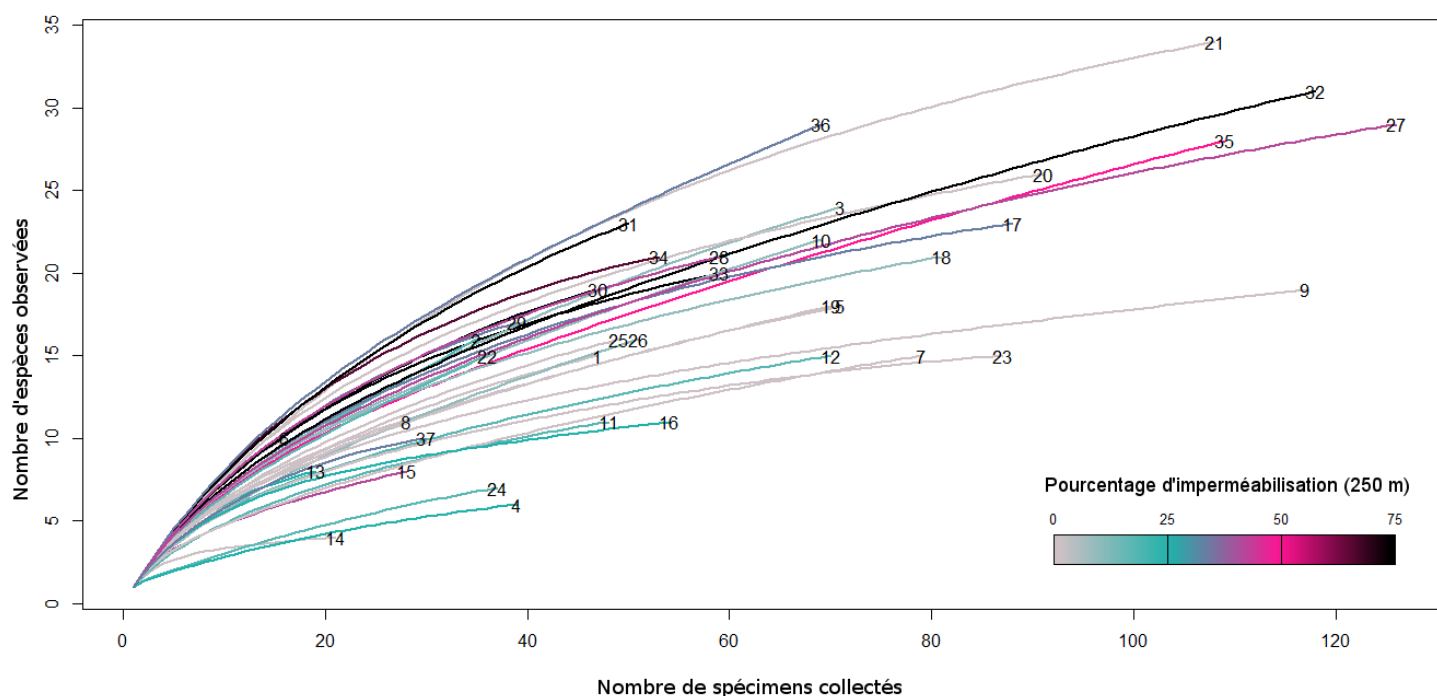


FIG 17 Courbes de raréfaction interpolant le nombre d'espèces observées en fonction du nombre de spécimens collectés. Le gradient de couleur indique le taux d'imperméabilisation. Celui-ci est calculé dans un rayon de 250 mètres autour du centroïde des sites d'échantillonnage. L'allure de la courbe nous renseigne sur la complétude des échantillons¹⁶.

Compte tenu des écarts de complétude observés (les courbes présentent des allures variables), une raréfaction des différents nombres de Hill a été opérée. Celle-ci est construite sur base du taux de couverture, dont la distribution entre nos différents sites est renseignée à la figure 18. Ce graphique suggère une couverture nettement inférieure pour 3 sites : Epinlieu, le cimetière d'Havré et la réserve « Ronveaux ». La matrice présentant les nombres de Hill après raréfaction est disponible en annexe (9.5.).

¹⁶ Note : le site n°6, peu visible, est situé à l'extrême gauche du graphique, à proximité du site n°13.

Couverture des échantillons

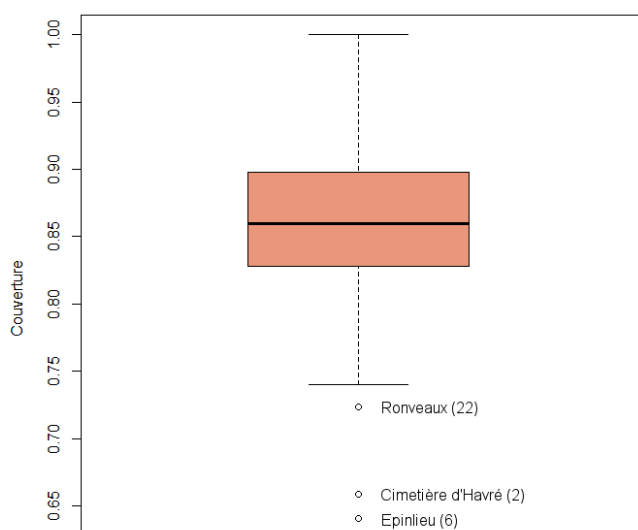


FIG 18 Boxplot représentant la distribution de la couverture des échantillons. La couverture est la proportion des individus d'un assemblage appartenant aux espèces découvertes dans un échantillon de cet assemblage. La couverture médiane est de 85.97 %. Les trois sites mis en évidence présentent une couverture médiocre : 64.1% pour Epinlieu, 65.9% pour le cimetière d'Havré et 72,4% pour Ronveaux.

Les sites disposant des nombres de Hill raréfiés les plus élevés sont le Stievenart ($N_1 = 15$, $N_2 = 12$), le Siège social ($N_1 = 14$, $N_2 = 11$), le cimetière de Spiennes ($N_1 = 13$, $N_2 = 9$), le Jardin suspendu ($N_1 = 12$, $N_2 = 11$) et le Mont Panisel ($N_1 = 11$, $N_2 = 9$).

4.3. Facteurs structurant l'assemblage

4.3.1. Modélisation de la biodiversité alpha et de l'abondance

Les graphiques diagnostiques disponible en annexes (9.9.) appuient l'emploi des modèles présentés ici. Joint à ces derniers, on retrouvera également les valeurs de VIF liées à nos prédicteurs. Celles-ci ne signalent aucune inflation problématique de l'erreur associée aux paramètres. Nous pouvons maintenant inspecter les résultats obtenus pour les différents modèles linéaires généralisés issus du processus de model averaging.

Résultats des modèles finaux

Abondance (binomiale négative)

	Nombre d'espèces de fleurs nourricières	Proportion de fleurs indigènes	Artif	Agri	Open
Estimation du paramètre	0.017234	X	0.003966	0.003162	0.004767
P value	0.00375 **	X	0.44756	0.46830	0.75607

Pseudo R^2 : 0.305 (p value : 0.01652 *)

N₀ raréfié (Poisson)

	Nombre d'espèces de fleurs nourricières	Proportion de fleurs indigènes	Artif	Agri	Open
Estimation du paramètre	0.006517	X	0.014782	0.010144	X
P value	0.257230	X	5.9e-05 ***	0.002472 **	X

Pseudo R² : 0.260 (p value : 0.0003838 ***)

N₁ raréfié (Poisson)

	Nombre d'espèces de fleurs nourricières	Proportion de fleurs indigènes	Artif	Agri	Open
Estimation du paramètre	0.009066	X	0.014820	0.008816	X
P value	0.077101	X	0.000191 ***	0.016991 *	X

Pseudo R² : 0.289 (p value : 0.001885 **)

N₂ raréfié (Poisson)

	Nombre d'espèces de fleurs nourricières	Proportion de fleurs indigènes	Artif	Agri	Open
Estimation du paramètre	0.010213	X	0.014651	0.008168	X
P value	0.070251	X	0.000771 ***	0.044844 *	X

Pseudo R² : 0.321 (p value : 0.006401 **)

TAB 8 Chaque sous-table correspond à la modélisation d'une variable réponse différente (abondance et nombres de Hill). N₀ est la richesse spécifique, N₁ est le nombre d'espèces relativement abondantes dans l'échantillon et N₂ le nombre d'espèces très abondantes. A côté du nom de la variable figure la distribution retenue pour le modèle grâce au test de dispersion. Les variables prédictives non sélectionnées à l'issue du dredging sont signalées par « X » (aucun modèle dont le $\Delta AICc$ était inférieur à 2 ne contenait cette variable). Les p values sont indiquées en gras lorsqu'elles sont significatives. La proportion de la déviance nulle expliquée par le modèle complet est mentionnée sous chaque table (Pseudo R²). Le résultat du test du ratio de vraisemblance est indiqué à côté de cette valeur.

Il ressort de ces tableaux que le seul paramètre pouvant expliquer l'abondance des abeilles de manière significative est la diversité florale (association positive). En ce qui concerne les différents ordres de diversité, cette précédente association n'est pas maintenue. En revanche, les proportions de surfaces agricoles et imperméabilisées expliquent ces grandeurs de manière significative (association positive dans tous les cas). L'estimation du paramètre est toujours plus élevée pour la variable Artif que pour la variable Agri, en particulier pour N₁ et N₂.

4.3.2. Diversité bêta et urbanisation

La diversité bêta nous renseigne sur les dissimilarités d'assemblage séparant les stations entre elles. Dans cette étude, cette dissimilarité a été évaluée par le calcul de la distance de

Bray-Curtis. Une première analyse — un test de Mantel —, a permis d'évaluer la significativité de la corrélation entre la matrice des dissimilarités de Bray-Curtis et la matrice des écarts d'urbanisation. Dans notre cas, l'hypothèse nulle exprimant l'absence de corrélation ne peut être rejetée au seuil d'erreur de 5% (valeur de la corrélation de Mantel : 0.14 ; p value : 0.078).

Un autre usage est également envisageable pour la distance de Bray-Curtis : l'ordination. Celle-ci a été concrétisée sous la forme d'une NMDS en trois dimensions afin de représenter au mieux les dissimilarités existant entre les sites. L'objectif consistait à déterminer si la proximité des stations en termes d'urbanisation correspondait à leur proximité en termes d'assemblage. Aucun pattern de ce type n'est visible sur la figure 19. La qualité de la représentation fournie par la NMDS peut être évaluée grâce à la figure 20.

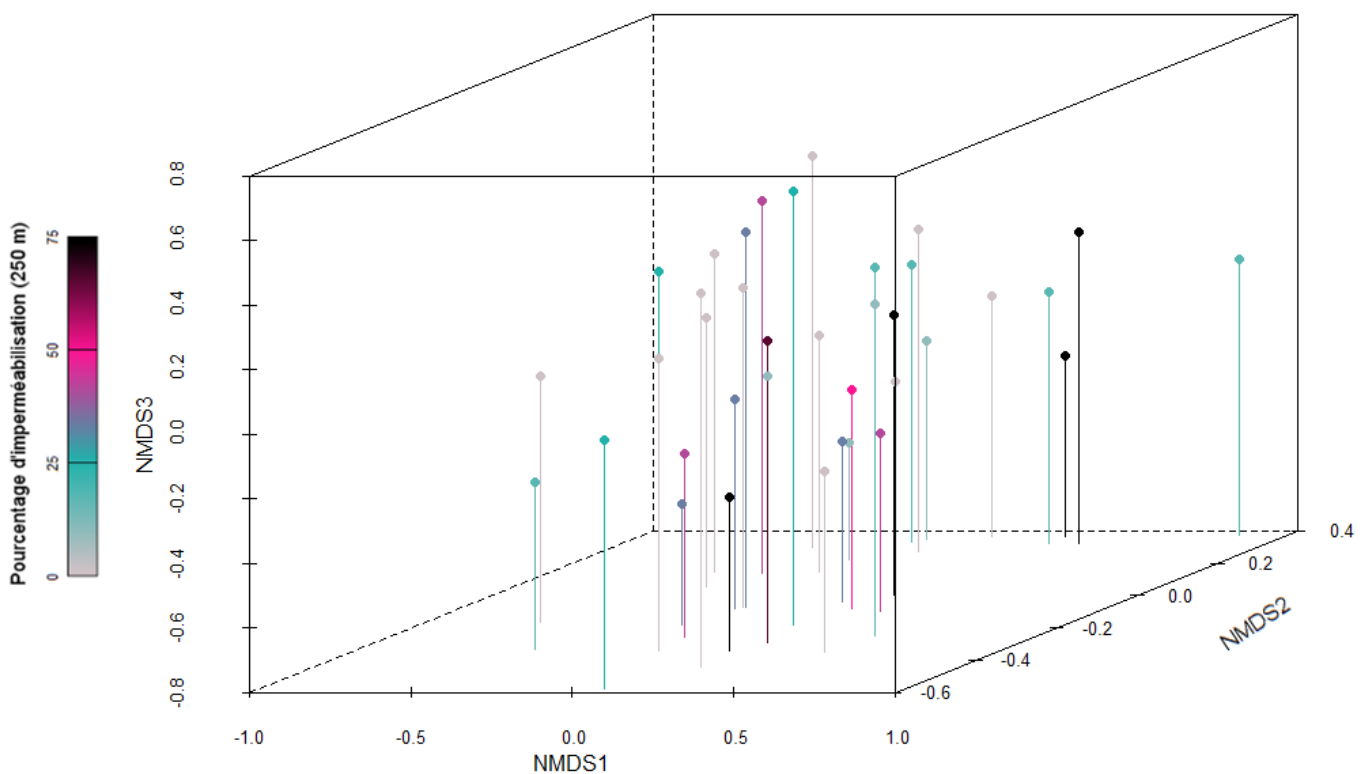


FIG 19 La NMDS a produit un espace en trois dimensions au sein duquel des points proches disposent d'assemblages moins dissimilaires que des points éloignés. La couleur des points renvoie au taux d'imperméabilisation. Le choix d'une représentation en 3D a été contraint par les valeurs de stress médiocres obtenues en deux dimensions. L'ajout d'un troisième axe permet l'obtention d'un stress égal à 0.186.

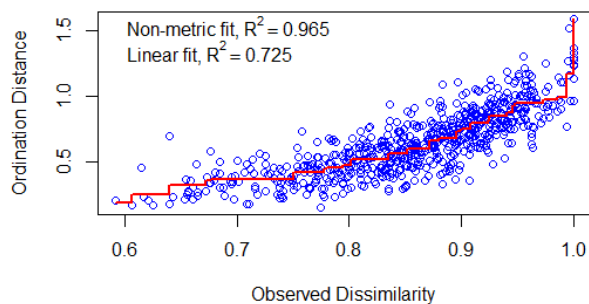


FIG 20 Le diagramme de Shepard présenté à gauche permet d'évaluer la qualité de la représentation fournie par la NMDS. Celui-ci oppose les distances figurant sur le graphique aux dissimilarités initiales. La relation entre ces deux grandeurs peut être quantifiée par l'intermédiaire d'une régression (un R^2 est donné pour une relation linéaire, et un autre pour une relation non linéaire).

4.3.3. Relation traits-environnement

La figure 22 (en fin de section) permet de visualiser la proportion d'individus présentant le trait considéré en fonction du taux d'imperméabilisation des sols. La figure 23 nous renseigne quant à elle sur les caractéristiques phénologiques moyennes des individus le long du gradient d'urbanisation. Des courbes de lissage facilitent la visualisation de ces données (elles ne présentent toutefois aucune validité statistique). Celles-ci suggèrent notamment un plus grand nombre d'individus solitaires pour des taux d'imperméabilisation supérieurs, et un rapport inverse pour les espèces eusociales. Le nombre de mois d'activité moyen semble lui aussi diminuer avec l'artificialisation des sols (FIG 23). Le mois central moyen de la période d'activité apparaît quant à lui plus précoce en ville, à l'exception notable du site n°32 (Sainte-Waudru).

Avant de fournir les résultats de l'analyse du quatrième coin, assurons-nous de sa validité en examinant les résultats obtenus pour les différents modèles de permutation. Le modèle n°2 correspond à une distribution des espèces indépendante de l'environnement. Cette hypothèse est rejetée par une p value égale à 0.002. Le modèle n°4 est issu de permutations générant une distribution des espèces indépendante de leurs traits écologiques. Cette hypothèse est également rejetée par une p value égale à 0.001. Le modèle n°6 conserve la p value la plus haute parmi les deux précédentes, la significativité globale de l'analyse est donc assurée.

Analyse du quatrième coin

		Artif	Trees	Open	Agri
Lectisme	Oligolectique				
	Polylectique				
Nidification	Au-dessus du sol				
	Sous le sol				
	Variable				
Socialité	Cleptoparasite				
	Eusocial primitif				
	Parasite social				
	Solitaire				
Phénologie	Mois central de la période d'activité				
	Durée de la période d'activité				

FIG 21 L'analyse du quatrième coin permet d'évaluer la corrélation entre les variables environnementales et les traits écologiques des espèces étudiées. Les cases grisées représentent une absence de corrélation significative. Les cases orange et vertes représentent des corrélations significatives et respectivement négatives ou positives. Le nombre de permutation effectuées est de 49999 et la correction employée pour les tests multiples est celle de Holm.

Le test visant à déterminer si l'un des niveaux de la variable « Socialité » présentait un taux d'imperméabilisation différent des autres a rejeté l'hypothèse d'une urbanisation

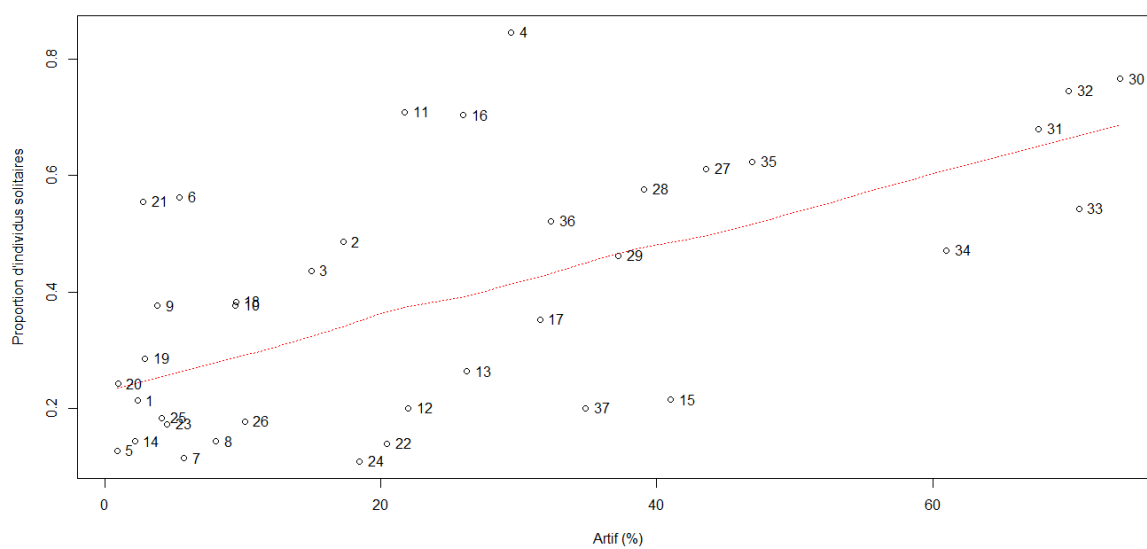
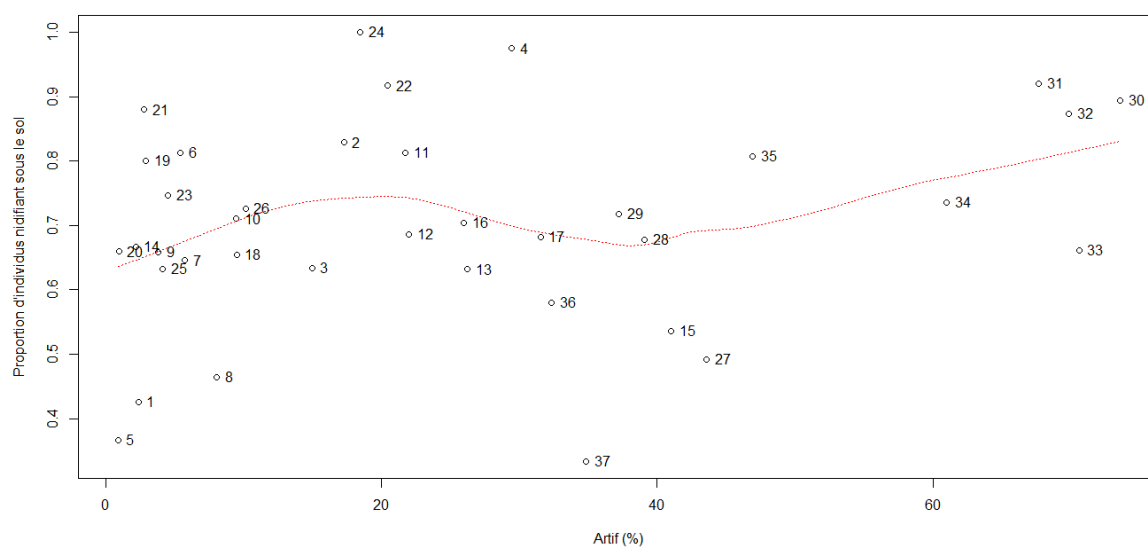
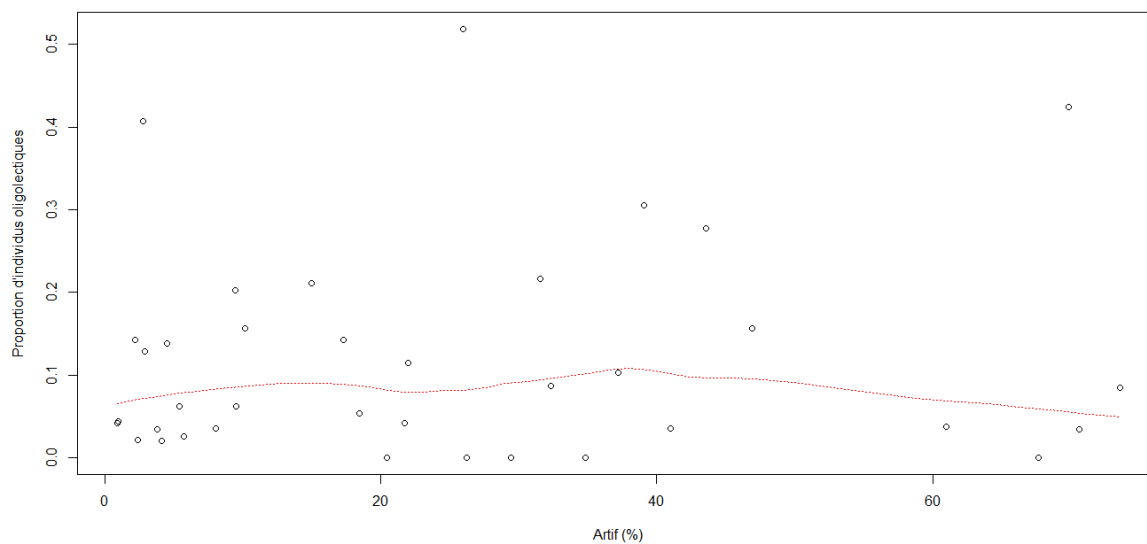
homogène entre les différents niveaux de cette variable (p value = 0.00280 **). Parmi ces derniers, un test de corrélation a identifié deux corrélations significatives : les abeilles solitaires sont positivement corrélées au niveau d'urbanisation (p = 0.00117 **), à l'inverse des espèces eusociales (p = 0.00117 **). Une corrélation négative (p value = 0.00352 **) est également détectée entre la durée de la période d'activité et l'imperméabilisation du sol. Enfin, aucun niveau des variables qualitative n'est significativement homogène (aucun ne minimise la variance intra-groupe par rapport à la variance inter-groupes).

Le tableau suivant fournit des données pouvant soutenir le résultat proposé par l'analyse du quatrième coin. On y apprend que les plus grandes concentrations de bourdons se sont observées dans des sites peu urbanisés, sur des plantes typiques de la campagne montoise. Les résultats sont cependant moins frappants pour l'autre grand genre d'abeilles eusociales, les *Lasioglossum*.

Espèce	Plantes les plus visitées	Sites comptabilisant le plus de captures
<i>Bombus pascuorum</i>	<i>Lamium album</i> (43), <i>Symphytum officinale</i> (34), <i>Lamium purpureum</i> (21), <i>Clinopodium vulgare</i> (20), <i>Trifolium repens</i> (15)	Prés du village (29), Tilou (23), Bois d'Havré (22), Beaulieu (20), Château d'Havré (18)
<i>Terrestribombus sp.</i>	<i>Symphytum officinale</i> (45), <i>Rubus sp.</i> (31), <i>Echium vulgare</i> (23), <i>Lamium album</i> (19), <i>Onobrychis viciifolia</i> (17)	Prés du village (25), Omya (24), Grand Large (23), Ravel 98 (20), Géothermia (19)
<i>Lasioglossum morio</i>	<i>Sedum spectabile</i> (20), <i>Arctium sp.</i> (5), <i>Symphoricarpos albus</i> (5), <i>Verbena officinalis</i> (5), <i>Rubus sp.</i> (4)	Pont du Prince (38), Mont Panisel (6) PEMH (2), Cimetière de Spiennes (2), Jardin suspendu (2)
<i>Lasioglossum laticeps</i>	<i>Bellis perennis</i> (7), <i>Hypochaeris radicata</i> . (2), <i>Hypericum inodorum</i> (1), <i>Papaver rhoeas</i> (1), <i>Lapsana communis</i> (1)	Harveng (29), Cimetière de Nimy (5) Jardin suspendu (3), Place du parc (2), Siège social (2)

TAB 9 Plantes et sites pour lesquels les espèces les plus communes de *Bombus* et de *Lasioglossum* ont été capturées en plus grand nombre. Toutes ces espèces sont eusociales primitives. Entre parenthèses figure le nombre de captures. Les sites listés ici possèdent tous un caractère rural et/ou boisé, à l'exception du Ravel 98, du Jardin suspendu, de la Place du parc et du Siège social.

Répartition des différents traits par sites en fonction le leur pourcentage d'imperméabilisation (rayon = 250m)



Répartition des différents traits par sites en fonction le leur pourcentage d'imperméabilisation (suite)

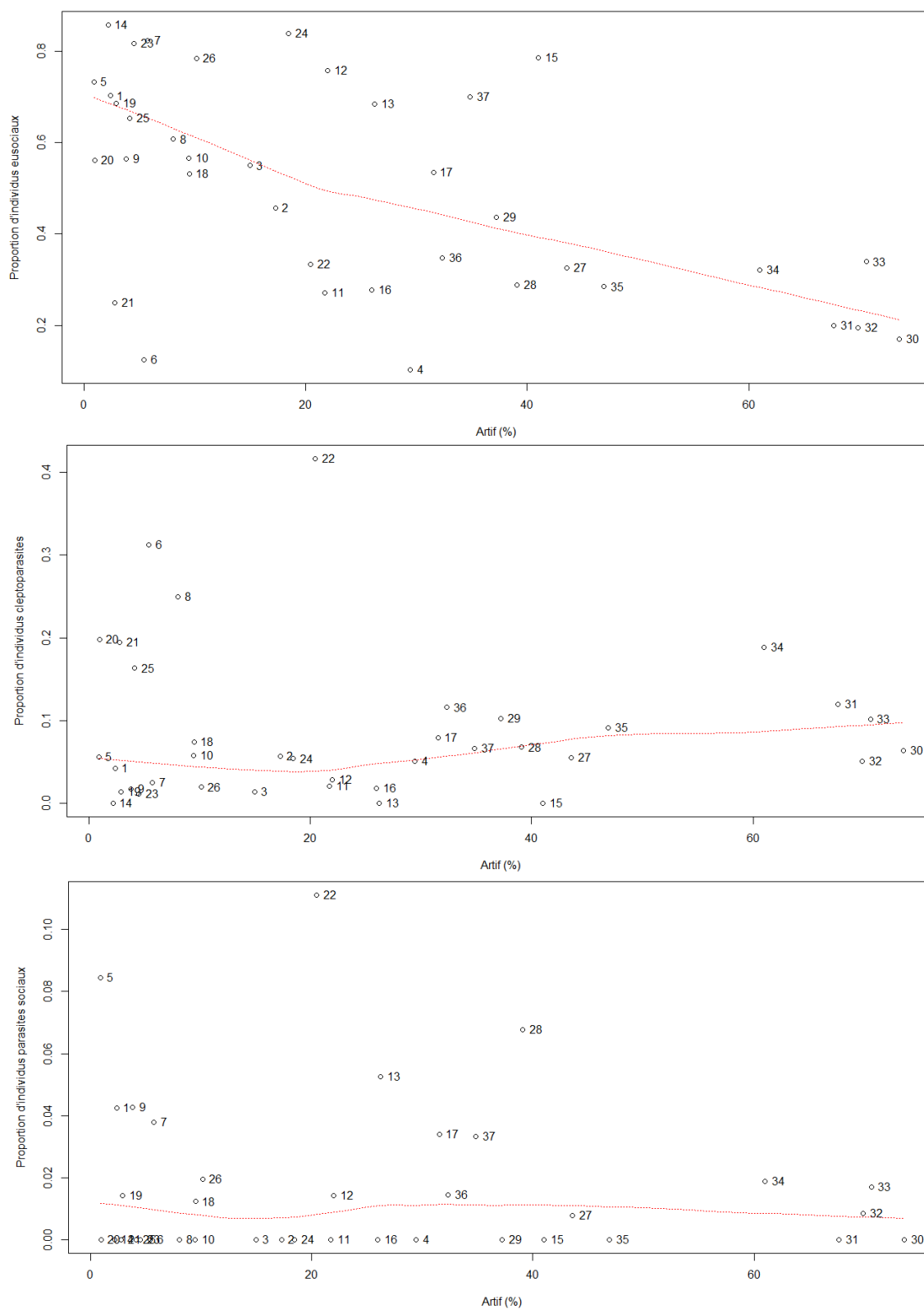


FIG 22 Ces graphiques représentent la proportion d'individus doté d'un trait précis pour chaque site, en fonction du pourcentage de surface imperméabilisée dans un rayon de 250m. Une courbe de lissage Loess permet de visualiser plus aisément une éventuelle tendance (fonction `scatter.smooth` intégrée à R). Celle-ci n'est pas doté d'une significativité statistique.

Mois d'émergence moyen et durée moyenne de la période d'activité en fonction du taux d'urbanisation (250m)

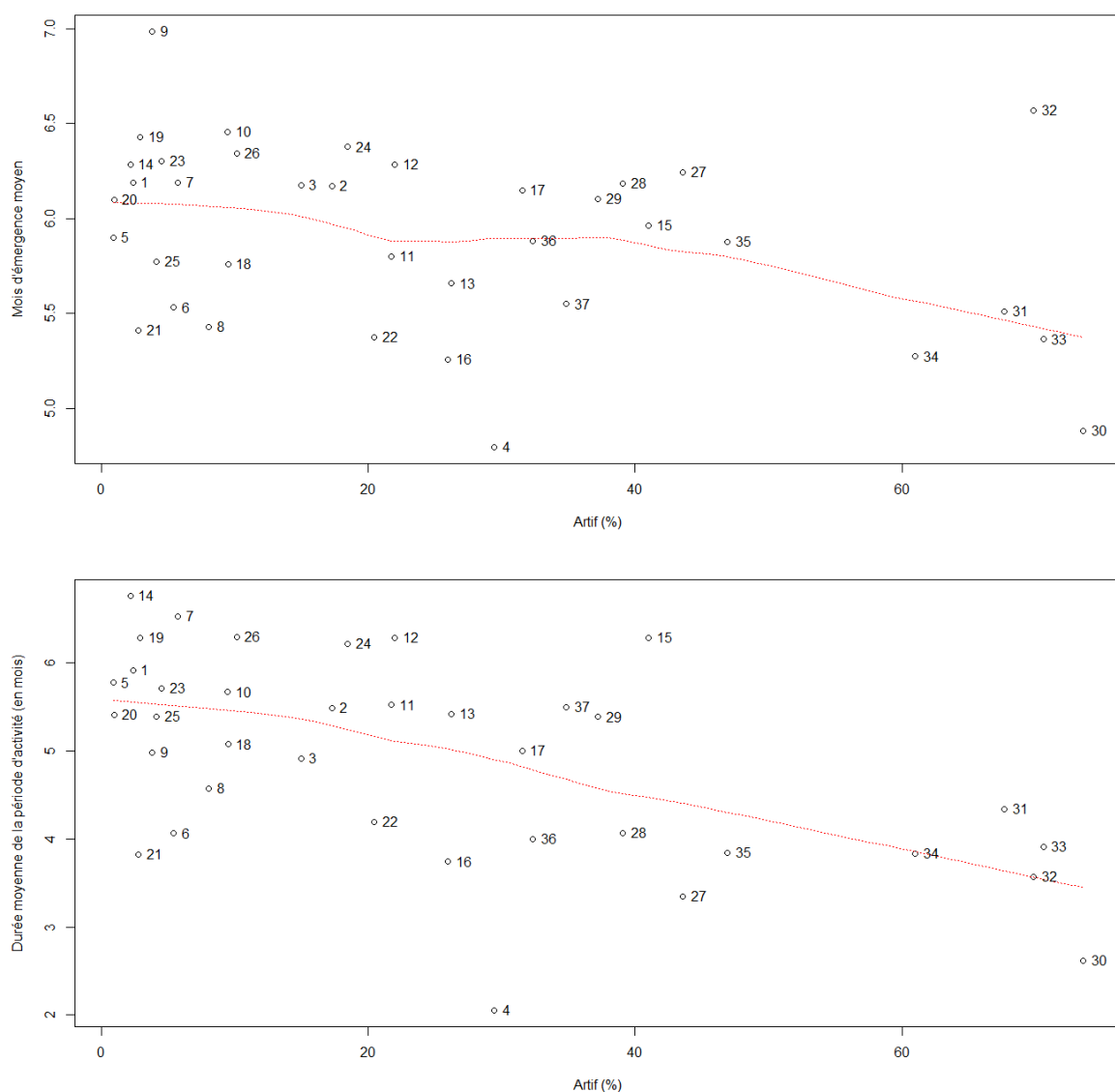


FIG 23 Le graphique supérieur représente la moyenne des mois centraux d'activités de chaque espèce, pondérée par l'abondance de ces espèces au site donné. Le graphique inférieur représente la durée moyenne de la période d'activité des espèces, pondérée par l'abondances de chacune d'entre elles. L'axe des abscisses correspond au taux d'urbanisation calculé pour un rayon de 250m. Une courbe de lissage Loess permet de visualiser plus aisément une éventuelle tendance (fonction `scatter.smooth` intégrée à R). Celle-ci n'est pas doté d'une significativité statistique.

5. Discussion

5.1. Inventaire et atlas des abeilles montoises

L'étude présentée ici a permis la récolte de 2269 spécimens répartis entre 122 espèces. Parmi elles, 28 n'avaient jamais été relevées par les autres sources à notre disposition. En combinant ces informations, 160 espèces auront été recensées dans la commune de Mons (146 km²), soit 42% de la diversité des abeilles de Belgique (Drossart et al., 2019). Cette valeur surpasse légèrement la richesse spécifique totale maximale extrapolée à partir de notre propre jeu de données, ce qui suggère une très grande complétude de notre inventaire. Ce rapprochement pourrait s'expliquer par l'utilisation de données anciennes. En effet, *Bombus humilis* (CR), *Bombus ruderarius* (EN), *Chelostoma campanularum* (LC), *Chelostoma rapunculi* (LC), *Megachile circumcincta* (EN) et *Nomada stigma* (LC) ont disparu de la municipalité entre 1950 et 1990, et *Melecta luctuosa* (CR) antérieurement à 1950 (entre parenthèses, statut UICN pour la Belgique, cf. Drossart et al., 2019)¹⁷.

En Belgique, une diversité comparable à déjà été observée dans la commune de Beersel (130 espèces, cf. D'Haeseleer et al., 2015, sur une surface de 30 km²), la commune de Louvain (140 espèces cf. D'Haeseleer, 2014, sur une surface de 56 km²), le village de Han-sur-Lesse (131 espèces cf. Pauly & Vereecken, 2018, pour 9,4 km²), ou dans la région bruxelloise (plus de 150 espèces cf. wildbnb¹⁸, pour 161 km²). Ces résultats suggèrent une certaine homogénéité de la richesse spécifique à l'échelle belge et ce, indépendamment de la proportion des surfaces bâties (37% à Bruxelles cf. Vanhuyse et al., 2006 ; contre 6% à Rochefort, la commune à laquelle appartient Han-sur-Lesse¹⁹). Précisons que pour opérer une véritable comparaison, les efforts de collecte devraient tout d'abord être standardisés, aussi bien en termes de surface que de complétude. En outre, nous pourrions aussi tenir compte des chiffres obtenus dans de plus grandes métropoles situées non loin de notre pays. Ainsi, la ville de Paris ne compterait que 87 espèces d'abeilles (Ropars et al., 2018, pour une surface de 105 km²). Ce contraste pourrait être

¹⁷ Si la disparition d'espèces en déclin au niveau national ne devrait pas nous étonner, celle de trois taxons placés au rang de préoccupations mineures (LC) pose question. Ces espèces étant représentées par un seul (*Chelostoma campanularum*) ou deux (*Chelostoma rapunculi*, *Nomada stigma*) individus, nous ne pourrions interpréter leur absence dans les données plus récentes comme étant le résultat d'une véritable tendance, les observations initiales étant peut-être accidentelles. En effet, en se référant aux données fournies par la BDFGM (Atlas hyménoptères, 2020), aucune autre occurrence de ces espèces n'est à signaler dans les alentours de la commune. Ce faible nombre d'observations pourrait cependant s'expliquer par le manque de données disponibles pour ces périodes.

¹⁸ <https://www.wildbnb.brussels/>

¹⁹ https://walstat.iweps.be/walstat-catalogue.php?niveau_agre=C&theme_id=1&indicateur_id=215700&sel_niveau_catalogue=T&ordre=0

lié à une urbanisation plus dense, toutefois, gardons à l'esprit que seulement 1081 spécimens ont été identifiés à Paris, contre 9232 pour la commune de Mons. Une autre capitale européenne, la ville de Berlin, compterait un nombre bien plus important d'espèces (298 espèces cf. Saure, 2005, pour 892 km²). La comparaison entre ces villes est cependant risquée, notamment en raison de la distance géographique les séparant (Ropars et al., 2018) et de la différence entre les surfaces investiguées.

L'assemblage montois est caractérisé par une faible proportion d'espèces menacées (6,8%). Si la ville de Louvain présente un ratio similaire de 3.8% (calculé grâce à Drossart et al., 2019, sans tenir compte des espèces DD²⁰), une localité moins anthropisée comme celle d'Han-sur-Lesse présente 26.4% de taxons menacés (également recalculé). Nous pourrions donc présenter l'apifaune de ces localités urbaines comme étant à la fois riche et banale. Ce constat serait une conséquence probable de l'uniformisation des paysages entraînée par la modernisation des pratiques agricoles. En effet, l'emploi massif d'intrants azotés dans les cultures intensives a favorisé le développement d'une flore plus homogène, adaptée à la présence d'une importante quantité d'azote assimilable dans les sols (Carvalho et al., 2020 ; Carvell et al, 2006 ; Kleijn et al., 2009 ; Rasmont, 2006). Pour appuyer cette idée, nous pouvons nous intéresser aux fleurs sur lesquelles le plus grand nombre d'individus a été capturé lors de nos récoltes (TAB 10). On s'aperçoit que celles-ci sont effectivement des essences extrêmement communes et le plus souvent nitrophiles (Botanica, 2020).

Espèce	Abeilles capturées	Nombre d'espèces capturées
<i>Symphytum officinale</i>	102	8
<i>Taraxacum sp.</i>	101	29
<i>Lamium album</i>	81	7
<i>Bellis perennis</i>	63	15
<i>Rubus sp.</i>	62	15
<i>Tanacetum vulgare</i>	60	8

TAB 10 Ces six espèces de fleurs sont celles sur lesquelles le plus grand nombre d'individus a été collecté.

5.2. Caractéristiques des communautés d'abeilles sauvages dans la région de Mons

L'effort de collecte fourni en 2019 n'a pas été suffisant pour découvrir l'intégralité des espèces de la commune. Les résultats obtenus semblent malgré tout respectables, la complétude

²⁰ Espèces pour lesquelles les données sont insuffisantes pour une évaluation du risque d'extinction.

estimée étant comprise entre 78 et 89%. A notre connaissance, la littérature ne fournit pas d'exemple où un échantillonnage, même intensif, ait pu atteindre un stade asymptotique (Birdshire et al., 2020 ; Fortel, 2014 ; Normandin et al., 2017 ; Russo et al., 2015).

La couverture individuelle de chaque site étant assez élevée, nous pouvons considérer que les stations ont été relativement bien échantillonnées. Trois exceptions doivent cependant être mentionnées : la réserve de Ronveaux, le cimetière d'Havré et le site « Epinlieu ». Nous pensons que cette incomplétude pourrait avoir été occasionnée par l'existence de zones d'intérêt inaccessibles (barrières, murs, propriétés privées, ...), ou par la présence d'arbres fruitiers dont les fleurs étaient hors d'atteinte. Notons que malgré ces taux de couverture plutôt élevés, une très forte variation a été enregistrée par rapport aux collectes menées en 2018 (Cosse, 2019)²¹. Toutefois, au regard des résultats obtenus ailleurs (Normandin et al., 2017 ; Oertli et al., 2005 ; Rollin et al., 2015 ; Russo et al., 2015), une telle instabilité des assemblages au cours du temps ne devrait pas nous étonner. En effet, d'une année à l'autre, les abeilles sauvages peuvent voir leurs effectifs et leur période d'activité sensiblement affectés par le climat ou la dynamique naturelle de leurs populations. Combinés à des dates d'échantillonnages changeantes, ces facteurs produisent d'importantes variations dans les jeux de données (Oertli et al., 2005 ; Russo et al., 2015 ; Williams et al., 2001).

Un autre moyen d'expliquer cette variation consisterait à souligner la présence d'un important nombre de singletons dans les études menées sur les abeilles. A Mons, en 2018, 25% (19/76) des espèces collectées étaient des singletons contre 16% en 2019 (20/122). Notons que cette légère diminution pourrait être liée à l'échantillonnage d'un plus grand nombre de spécimens (Williams et al., 2001). Des proportions semblables ou plus grande encore ont été relevées dans d'autres inventaires : 38% pour Geslin et al., (2016), 20% pour Fortel, (2014), 22,5% pour Rollin et al., (2015), etc. Selon Williams et al. (2001), ce ratio resterait important quel que soit l'effort de collecte ou la méthodologie employée. L'existence d'un grand nombre d'espèces rares serait donc un phénomène écologique omniprésent au sein des assemblages d'abeilles.

A l'opposé des taxons décrits précédemment, sept espèces accaparent à elles seules 50% des effectifs recensés. En premier lieu, nous retrouvons des bourdons appartenant au complexe *Terrestribombus* et à l'espèce *Bombus pascuorum* (constituant ensemble 29% des spécimens).

²¹ Un aperçu de la variabilité interannuelle est disponible en annexe (9.10.). La méthodologie est celle employée par Normandin et al., 2017.

Ces bourdons, parmi les plus abondants et les plus ubiquistes de Belgique, doivent leur succès à leur opportunisme alimentaire et à une grande capacité d'adaptation (Folschweiller et al., 2020). Ceux-ci parviennent à maintenir des effectifs importants en ville, alors que d'autres espèces du même genre semblent incapables d'y demeurer (Folschweiller et al., 2020 ; Fowler, 2015 ; Pauly, 2019b ; Ropars et al., 2018). Il est intéressant de constater que *Bombus hypnorum*, d'ordinaire surreprésenté dans les milieux urbains (Folschweiller et al., 2020 ; Fowler, 2015), ne figure pas parmi les espèces les plus abondantes de la commune. En troisième et quatrième positions, on retrouve deux espèces d'andrènes taxonomiquement proches : *Andrena flavipes* et *Andrena gravida*. Celles-ci sont répandues et localement très populeuses, à la fois à la campagne et en ville. Leur alimentation s'accommode d'une vaste gamme de fleurs, dont les pissenlits (Michez et al. 2019). L'exploitation d'une ressource alimentaire aussi commune explique probablement leur remarquable abondance à la surface de nos gazons. En cinquième position, *Halictus scabiosae* est une abeille sociale thermophile et grande consommatrice de chardons (Michez et al. 2019), un groupe de plantes très abondant à la campagne et dans la périphérie urbaine. Les deux dernières espèces dominantes sont *Bombus pratorum* (communément retrouvé en ville cf. Folschweiller et al., 2020) et *Andrena vaga*. Cette dernière dispose d'une distribution plutôt localisée, probablement car il s'agit là d'une espèce oligolectique inféodée aux saules et aux milieux sablonneux. Pourtant, celle-ci n'en demeure pas moins très abondante dans nos paysages, certainement grâce à sa propension à former des bourgades extrêmement denses sur des surfaces parfois minuscules (Bellmann et al., 2019).

En comparaison, les données réunies à Paris semblent bien différentes : dans la capitale française, les espèces les plus abondantes appartenaient toutes au genre *Lasioglossum* (Ropars et al., 2018). Si cette tendance n'est pas un biais lié à l'utilisation de pan traps (Portman et al., 2020), alors les deux communautés présenteraient une distinction forte, potentiellement liée au processus d'urbanisation.

La répartition des différents traits écologiques au sein des 122 espèces inventoriées en 2019 est comparable à celle des autres inventaires réalisés en Belgique. 22% des taxons se caractérisent par un régime oligolectique, soit un peu moins que pour Louvain (28%) et Beersel (31%). 25% des espèces étaient cleptoparasites, un nombre très proche de celui obtenu à Louvain (24%). Enfin, 21% des espèces possédaient des nids enfouis sous le sol, contre 17% à Louvain et Beersel (D'Haeseleer et al., 2014, 2015). Il ressort donc de ces études une certaine constance dans la proportion des traits écologiques. Selon Danforth et al. (2019), ces

distributions seraient globalement déterminées par le type de climat (se référer à l'introduction). Les chiffres obtenus ici correspondent à la gamme fournie par l'auteur en ce qui concerne les milieux tempérés (Danforth et al. 2019).

Enfin, terminons cette section en évoquant les conclusions tirées de nos différents corrélogrammes. Lors de l'élaboration de notre protocole, la proximité des sites urbains était à la fois une nécessité pratique (la ville étant particulièrement étroite) et une source d'inquiétude vis-à-vis d'un possible biais d'autocorrélation spatiale. Il est ressorti de nos analyses qu'aucune corrélation significative n'existait entre nos différents sites, y compris pour de très petites distances. Une telle hétérogénéité des communautés pourrait surprendre, cependant il ne s'agirait pas d'un cas isolé dans la littérature (Normandin et al., 2017 ; Williams et al., 2001). Nous illustrerons ce phénomène par un exemple tiré de notre étude : les sites du Beffroi et de la collégiale Sainte-Waudru, pourtant voisins, se démarquent radicalement l'un de l'autre. L'assemblage retrouvé à proximité de l'église est caractérisé par l'abondance et la diversité des espèces sabulicoles tout au long de l'année (*Andrena vaga* au printemps, *Dasypoda hirtipes* et *Panurgus calcaratus* en été, puis *Colletes hederæ* au début de l'automne). Il est assez impressionnant de constater que toutes les colonies associées à ces espèces nidifient sur une seule et même parcelle de terrain n'occupant que quelques mètres carrés. Au printemps, les abords de la collégiale sont également pourvus de nombreux anthophores (*Anthophora plumipes*), parasités par une abeille peu commune : *Melecta albifrons*. Ces deux espèces se concentrent sur quelques buissons à floraison précoce (*Ribes sanguineum*) et nidifient probablement dans les vieux murs jouxtant le parc (Pauly, 2019b). D'autre part, les espèces dominant le jardin du Beffroi sont beaucoup plus communes, il s'agit notamment de *Bombus terrestris*, *Osmia bicornis*, *Bombus pascuorum* et *Andrena gravida*. En été, ce site se vide progressivement, la floraison du parc y étant minimale. Cependant, sur les parois de la butte sur laquelle repose le jardin, une abeille peut être aperçue en train de butiner l'une de ses plantes de prédilection, la vipérine. Cette espèce capable de nidifier dans les vieux murs est *Anthophora quadrimaculata* un taxon relativement rare. En résumé, si nous devions lister les éléments ayant engendré une telle divergence entre ces deux sites, ceux-ci apparaîtraient comme étant des plus triviaux : la présence d'un petit lopin de sable, la croissance de quelques vipérines sur les murailles du Beffroi, et le choix des plantes ornementales entourant Sainte-Waudru.

5.3. Effets de l'urbanisation sur les communautés d'abeilles

5.3.1. Biodiversité alpha et abondance

Les modèles linéaires généralisés présentés ci-après doivent être discutés en prenant connaissance de leurs pseudo- R^2 . En l'occurrence, les valeurs observées sont plutôt faibles (environ 30%), ce qui signifie qu'une part importante de la déviance nulle reste inexpliquée. Nous pourrions en déduire que des variables clés sont absentes de notre composante systématique (type de sol, présence de pesticides, connectivité des habitats, etc). Néanmoins, nos tests sur le ratio des vraisemblances indiquent que les prédicteurs utilisés réduisent la déviance nulle de manière significative. Leur pertinence ne peut donc être infirmée.

L'analyse de la diversité alpha et de l'abondance par l'intermédiaire des modèles linéaires généralisés a donné des résultats plutôt surprenants. Si l'on pouvait s'attendre à ce que la diversité des fleurs bénéficie aux abeilles et accroissent leur abondance de manière significative, il est tout à fait inattendu que cette variable n'exerce aucune influence sur les différentes mesures de diversité (Ebeling et al., 2008 ; Fründ et al., 2010 ; Potts et al., 2003). La source de cette incongruité est à chercher dans notre méthodologie botanique, le nombre d'essences florales recensées n'étant pas nécessairement le meilleur moyen de rendre compte de l'association entre la flore et les pollinisateurs. En effet, l'éventail des visiteurs attirés par une communauté botanique dépendra avant tout des différents traits floraux présentés par les espèces qui la compose (Campbell et al., 2012 ; Rowe et al. 2020). Par exemple, le décompte de quatre espèces de chardons sur une même station n'équivaut pas au décompte de quatre espèces appartenant à des familles séparées et présentant des traits floraux bien distincts. On ajoutera qu'aucune raréfaction de la diversité botanique n'a été effectuée pour standardiser nos données, or nous ne pouvons garantir que la complétude de nos relevés fut constante. Enfin, pour de nombreuses stations, des zones parfaitement accessibles aux abeilles ne l'étaient absolument pas pour nous. Les fleurs qui y étaient dissimulées pourraient avoir joué un rôle difficile à quantifier.

La deuxième mesure florale utilisée était la proportion de fleurs indigènes. L'absence de ce prédicteur dans les modèles sélectionnés nous indique que celui-ci ne disposait pas d'un bon pouvoir explicatif. Cette information s'oppose donc aux conclusions d'une partie de la littérature (Chrobock et al., 2013 ; Corbet et al., 2001 ; Fortel, 2014 ; Frankie et al., 2005 ; Pellissier et al., 2013) selon laquelle les fleurs exotiques seraient comparativement moins attrayantes pour la faune locale. Nos résultats corroborent plutôt ceux d'autres auteurs (Baldock et al., 2019 ; Martins et al., 2017 ; Salisbury et al., 2015) pour qui la présence d'une importante

quantité de fleur en ville constituerait toujours un facteur positif, peu importe l'origine des plantes utilisées.

Intéressons-nous maintenant aux paramètres significatifs et positifs décelés à la fois pour la variable d'urbanisation (Artif) et la variable représentant la couverture agricole (Agri). Grâce à ces résultats, nous pouvons appuyer l'idée selon laquelle une urbanisation légère à modérée (le gradient montois ne couvrant pas des niveaux extrêmes d'urbanisation) n'entraîne pas une diminution de la richesse spécifique des abeilles. Au contraire, les estimations des paramètres sont légèrement plus élevées pour la variable Artif que pour la variable Agri, en particulier pour les nombres de Hill d'ordres supérieurs. Ces chiffres laissent penser qu'une augmentation de la couverture urbaine déboucherait sur une hausse de la diversité plus importante que celle générée par un accroissement équivalent des surfaces agricoles. Par exemple, une hausse de 10% de la surface agricole entraînerait une augmentation de N_{1r} égale à environ 8%, contre 16% pour des surfaces imperméabilisées. Cette conclusion contredit les résultats d'autres études ayant observé, au contraire, un effet délétère de l'urbanisation (Ahrne et al., 2009 ; Birdshire et al., 2020, Burdine & McCluney, 2019 ; Geslin et al., 2016 ; Hamblin et al., 2018 ; Matteson et al., 2008 ; Zhanette et al., 2005). Toutefois, de nombreuses recherches font état d'une plus grande richesse spécifique pour des niveaux d'imperméabilisation intermédiaires (Baldock et al., 2015 ; Carper et al., 2014 ; Fetridge et al., 2008 ; Fortel, 2014 ; Fowler, 2015 ; Kearns & Oliveras, 2009 ; Martins et al., 2017 ; McFrederick & LeBuhn, 2006 ; Sirohi et al., 2015 ; Theodorou et al., 2017 ; Theodorou et al., 2020 ; Winfree et al., 2007). Mons, de par la faible intensité de son urbanisation, s'accorderaient avec les conclusions tirées par ces dernières.

L'interprétation de ces paramètres devient plus évidente lorsque l'on se souvient que la couverture forestière a, pour des raisons pratiques, été enlevée de chaque modèle. En augmentant la surface forestière, un autre type de terrain devra mécaniquement diminuer en proportion et, selon notre modèle, entraîner une baisse de N_{0r} , N_{1r} et N_{2r} . En conséquence, nous suspectons la couverture forestière de jouer un rôle négatif vis-à-vis de la biodiversité. Ce serait là une hypothèse cohérente, les abeilles étant avant tout un groupe associé aux milieux ouverts (Danforth et al., 2019 ; Michener, 2007 ; Osborne & Corbet, 1991).

L'absence de significativité pour la variable Open — les espaces ouverts semi-naturels — paraît contre-intuitive, ce biotope devant normalement constituer un habitat plus que favorable pour les abeilles (Danforth et al., 2019 ; Michener, 2007). Nous fournirons un élément de réflexion à ce sujet : ces espaces de végétation ouverte n'occupent jamais plus de 14% de la

surface de nos tampons d'analyse, contre 74% pour la variable Artif et 85% pour la variable Agri. Ce type de terrain représente donc toujours une composante mineure du paysage, ce qui pourrait expliquer son manque d'influence.

Enfin, un élément de nuance important reste à incorporer à notre raisonnement. En effet, nous n'avons pas considéré jusqu'ici la rareté (au sens du statut UICN) des espèces récoltées. Le graphique XXX met en évidence l'absence d'abeilles menacées pour de hauts niveaux d'urbanisation, et une concentration de ces dernières pour les niveaux les plus bas. Cette observation pourrait refléter une certaine banalisation des taxons urbains, malgré une richesse spécifique localement comparable ou supérieure à celle retrouvée en campagne (Banaszak-Cibicka & Żmihorski, 2020).

5.3.2. Diversité bêta

Avec une telle hétérogénéité spatiale en ville, nous pouvions nous attendre à ne pas déceler de pattern dans notre NMDS, les sites y étant dispersés indépendamment de leur degré d'urbanisation. Un constat similaire avait déjà été fourni pour les données récoltées en 2018 (Cosse, 2019).

5.3.3. Traits fonctionnels

La distribution de l'ensemble des espèces serait sous-tendue par leurs différents traits fonctionnels et par la structure du paysage. Cette conclusion ne s'applique toutefois qu'à une seule catégorie de couverture du sol : les surfaces imperméabilisées.

Tout d'abord, les espèces solitaires seraient significativement corrélées à des taux d'urbanisation plus élevés, à l'inverse des espèces eusociales primitives. Ce type de résultats, bien que contraire à la plupart des observations antérieures (Banaszak-Cibicka & Żmihorski 2012 ; Fetrige et al., 2008 ; Fowler, 2015 ; Hinnert et al., 2012 ; Matteson et al., 2008), a déjà été rapporté dans d'autres études (Glaum et al., 2017 ; Wilson & Jamieson, 2019). Dans ces dernières, les analyses menées sur les données florales mettaient en évidence un plus grand besoin en ressources alimentaires pour les espèces vivant en colonies. En transposant cette situation à la commune de Mons, nous pourrions supposer que des espèces comme les bourdons soient plus populeuses en dehors de la ville, là où abondent des plantes nourricières comme la consoude, les ronces ou le lamier, ce qui fut suggéré par le tableau 9. Le même constat ne semble toutefois pas s'appliquer au genre *Lasioglossum*, un autre groupe eusocial largement représenté dans la commune. Cependant, n'oublions pas que l'hypothèse nulle concernant

hétérogénéité du niveau « eusocial » n'a pas pu être rejetée. En conséquence, il serait tout à fait possible que certaines espèces répondent différemment par rapport à la majorité du groupe.

L'autre trait pour lequel une corrélation significative a été détectée est la durée de la période d'activité. Selon notre analyse, celle-ci serait significativement plus courte en ville. Nous avançons deux propositions pour expliquer ce phénomène. Premièrement, celui-ci pourrait n'être que le corolaire de la diminution du nombre de bourdons en ville, ces abeilles étant généralement dotées d'une longue période d'activité en comparaison des espèces solitaires. Deuxièmement, les zones urbaines se caractérisent par des périodes de floraison en partie contraintes par la main de l'homme. En général, on y retrouvera des pics à des périodes très précises de l'année, entrecoupées par des périodes moins fournies. Or, les cycles de vie courts constitueraient un avantage sélectif lorsque les floraisons seraient plus ponctuelles (Danforth et al., 2019).

6. Conclusion

L'inventaire des abeilles sauvages de la commune semble avoir atteint une complétude extrêmement satisfaisante, avec pas moins de 160 espèces recensées au sein de la localité. En outre, pour chacun de ces taxons, une carte de distribution a été réalisée. Cependant de nombreuses espèces ne sont connues que d'une poignée de localisation seulement, ce qui semble annoncer que des efforts de collecte supplémentaires seraient nécessaires afin d'améliorer nos connaissances à leur sujet.

En ce qui concerne les effets de l'urbanisation, les résultats de nos analyses laissent entendre qu'aucune perte de diversité ne peut directement être attribuée à l'imperméabilisation des sols. Au contraire, les indices de diversité alpha s'accroissent plus rapidement le long du gradient d'urbanisation que le long d'un gradient de terres agricoles. Deuxièmement, si les sites urbains concentrent autant, voire plus d'espèces que les sites ruraux, ils ne comptent en revanche que très peu de taxons menacés. Troisièmement, la ville de Mons semble opérer une sélection sur l'assemblage des abeilles. Le groupe eusocial, en particulier en ce qui concerne les bourdons, y est moins représenté que dans les milieux ruraux, peut-être en raison d'une plus faible abondance en plantes nourricières. Enfin, les abeilles à longue période d'activité seraient également moins fréquentes en ville. Ce phénomène pourrait être une conséquence de la raréfaction des bourdons ou, sans nécessairement contredire l'hypothèse précédente, le signe d'un fleurissement urbain beaucoup plus localisé dans le temps.

7. Perspectives

L'apifaune montoise, quoique moins originale en comparaison d'autres localités, présente tout de même treize espèces menacées à l'échelle nationale. A l'avenir, un ensemble de mesures pourrait être mis en place afin d'assurer leur conservation. Pour faciliter l'élaboration de telles mesures, nous fournissons ici quelques pistes et conseils émanant des résultats issus de notre étude.

Tout d'abord, dressons la liste des espèces à cibler en priorité, car menacées à l'échelle du pays. Les informations écologiques proviennent de l'inventaire des abeilles des Pays-Bas (Peeters et al., 2012) et de l'atlas des bourdons de Belgique (Folschweiller et al., 2020). Les informations sur la distribution proviennent directement de notre atlas. Les fleurs visitées proviennent à la fois des sources susmentionnées et de nos propres observations.

Anthophora retusa (EN) : cette espèce n'a été observée qu'à deux localisations éloignées (1° : vallée de la Trouille, 2° Bois d'Hasnon - carrières d'Obourg). Milieu : lisières, forestières, carrières. Fleurs visitées : *Lotus corniculatus*, *Glechoma hederacea*, *Vicia sp*, etc

Bombus barbutellus (CR) : parasite de *Bombus hortorum* (ce dernier apprécie linaires, trèfle, liseron, lamiers, consoude, etc). Milieux boisés. Une unique observation à Ciply (réserve naturelle « Ronveaux »). La préservation de cette espèce pourrait éventuellement intégrer les objectifs de conservation de cette réserve. Cibler l'hôte, lui-même presque menacé, pourrait constituer une stratégie.

Bombus campestris (VU) : parasite du très commun *Bombus pascuorum* (cibler l'hôte n'est donc pas pertinent). Les observations se situent toutes aux alentours de Nimy. Le campus universitaire pourrait donc être l'objet d'une entreprise de conservation ciblant cette espèce.

Bombus soroeensis (VU) : une observation au terroir de l'Héribus. Fleurs visitées : nombreuses. Préférence notable pour les campanules, le cirse des marais. Milieux boisés. Cette espèce semble n'avoir jamais été très fréquente dans nos régions.

Halictus maculatus (VU) : une observation au site du Pont du Prince (près de la Wampe). Milieux : prairies calcaires, berges de cours d'eau. Polylectique (les spécimens collectés ont été trouvés sur de la symphorine et de la tanaïsie).

Halictus quadricinctus (CR) : prairies calcaires sèches. Sur chardons et cirses. Localisation : réserve « Prés du village » (réserve naturelle péri-urbaine) et environs des carrières de craies à Harmignies.

Halictus sexcinctus (VU) : prairies calcaires sèches. Sur chardons et cirses. Localisation : Mont Panisel et environs des carrières de craies à Harmignies.

Megachile lagopoda (CR) : prairies sèches, carrières. Sur les Asteraceae, en particulier sur les chardons. Vue à Nimy uniquement.

Megachile pilidens (CR) : aperçue uniquement au Grand Large. Prairies calcaires sèches, carrières. Fleurs de prédilection : luzerne, trèfle.

Nomada distinguenda (EN) : uniquement au cimetière de Spiennes. Habitat : milieux secs, carrières. Hôtes : *Lasioglossum villosulum*, *Lasioglossum parvulum*.

Nomada integra (VU) : uniquement au cimetière de Spiennes et sur le campus de Nimy. Hôtes : *Andrena humilis*, *Andrena fulvago*. Habitat : prairies sèches.

Seladonia confusa (VU) : milieux sablonneux, dunes, landes. Polylectique. Une seule observation près des chemins de fer, à la gare de Mons.

Thyreus orbatus (EN) : majoritairement en ville et autour. Hôte : *Anthophora quadrimaculata* (même distribution). L'hôte apprécie les vieux murs pour sa nidification. Les plantes consommées par ce dernier sont : vipérine, Fabaceae, Lamiaceae, ...

On remarque que beaucoup de ces espèces affectionnent les prairies calcaires. Ce type de milieu (bien présent dans le sud de la commune), lorsqu'il fait déjà l'objet d'une forme de protection, devrait intégrer des objectifs de conservation en lien avec les espèces d'abeilles listées ici. Notons également que plusieurs espèces rares consomment des chardons. Limiter l'échardonnage pourrait donc favoriser ces taxons. Enfin, on aura remarqué que plusieurs sites reviennent systématiquement dans la liste : le cimetière de Spiennes, la carrière de craie d'Harmignies, le campus de Nimy, etc. En communiquant avec les propriétaires de ces lieux, des actions ciblées pourraient être envisagées.

8. Bibliographie

Ahrne, K., Bengtsson, J., & Elmqvist, T. (2009). Bumble bees (*Bombus* spp) along a gradient of increasing urbanization. *PloS one*, 4(5).

Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A. & Neumeyer, R. (2001). *Fauna Helvetica 5 : Apidae 3 (Halictus, Lasioglossum)*. Neuchâtel, Suisse : Centre suisse de cartographie de la faune Schweizerische Entomologische Gesellschaft.

Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A. & Neumeyer, R. (2004). *Fauna Helvetica 9 : Apidae 4 (Anthidium, Chelostoma, Coelioxys, Dioxys, Heriades, Lithurgus, Megachile, Osmia, Stelis)*. Neuchâtel, Suisse : Centre suisse de cartographie de la faune Schweizerische Entomologische Gesellschaft.

Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A. & Neumeyer, R. (2007). *Fauna Helvetica 20 : Apidae 5 (Ammobates, Ammobatoides, Anthophora, Biastes, Ceratina, Dasypoda, Epeloides, Epeolus, Eucera, Macropis, Melecta, Melitta, Nomada, Pasites, Tetralonia, Thyreus, Xylocopa)*. Neuchâtel, Suisse : Centre suisse de cartographie de la faune Schweizerische Entomologische Gesellschaft.

Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A. & Neumeyer, R. (2010). *Fauna Helvetica 26 : Apidae 6 (Andrena, Melitturga, Panurginus, Panurgus)*. Neuchâtel, Suisse : Centre suisse de cartographie de la faune Schweizerische Entomologische Gesellschaft.

Amiet, F., Mueller, A., Praz, C. (1996). *Insecta Helvetica Fauna 12 : Apidae 1 (Apis, Bombus, Psithyrus)*. Neuchâtel, Suisse : Centre suisse de cartographie de la faune Schweizerische Entomologische Gesellschaft.

Amiet, F., Müller, A., Neumeyer, R. (1999). *Fauna Helvetica 4 : Apidae 2 (Colletes, Dufourea, Hylaeus, Nomia, Nomioidea, Rhophitoides, Rophites, Sphecodes, Systropha)*. Neuchâtel, Suisse : Centre suisse de cartographie de la faune Schweizerische Entomologische Gesellschaft.

Andersson, P., Koffman, A., Sjödin, N. E., & Johansson, V. (2017). Roads may act as barriers to flying insects: species composition of bees and wasps differs on two sides of a large highway. *Nature Conservation*, 18, 47.

Andrieu, E., Dornier, A., Rouifed, S., Schatz, B., & Cheptou, P. O. (2009). The town Crepis and the country Crepis: How does fragmentation affect a plant–pollinator interaction?. *acta oecologica*, 35(1), 1-7.

Antrop, M. (2004). Landscape change and the urbanization process in Europe. *Landscape and urban planning*, 67(1-4), 9-26.

Artz, D. R., & Pitts-Singer, T. L. (2015). Effects of fungicide and adjuvant sprays on nesting behavior in two managed solitary bees, *Osmia lignaria* and *Megachile rotundata*. *PloS one*, 10(8).

Atlashymenoptera, (2020). Mons University Zoology's laboratory (Prof. P. Rasmont) <http://www.atlashymenoptera.net/> [Accessed Date (year 2020)]

Badot, F. (1989). Etude de l'entomofaune circulante des versants NE et SE du terroir l'Héribus. (Odonates, Lépidoptères, Diptères (Syrphides), Hyménoptères, Coléoptères et

Hétéroptères aquatiques) Mémoire de licence en Zoologie. Mons, Belgium: Université de l'Etat à Mons.

Baldock, K. C. R., Goddard, M. A., Hicks, D. M., Kunin, W. E., Mitschunas, N., Osgathorpe, L. M., Potts, S. G., Robertson, K. M., Scott, A. V., Stone, G. N., Vaughan, I. P., & Memmott, J. (2015). Where is the UK's pollinator biodiversity? The importance of urban areas for flower-visiting insects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1803), 20142849.

Baldock, K. C. R., Goddard, M. A., Hicks, D. M., Kunin, W. E., Mitschunas, N., Morse, H., Osgathorpe, L. M., Potts, S. G., Robertson, K. M., Scott, A. V., Staniczenko, P. P. A., Stone, G. N., Vaughan, I. P., & Memmott, J. (2019). A systems approach reveals urban pollinator hotspots and conservation opportunities. *Nature Ecology & Evolution*, 3(3), 363-373.

Banaszak-Cibicka W, Żmihorski M (2012) Wild bees along an urban gradient: winners and losers. *J Insect Conserv* 16:331–343. <https://doi.org/10.1007/s10841-011-9419-2>

Banaszak-Cibicka, W., & Żmihorski, M. (2020). Are cities hotspots for bees? Local and regional diversity patterns lead to different conclusions. *Urban Ecosystems*, 1-10.

Barbier, Y., Rasmont, P., Dufrêne, M., & Sibert, J. M. (2000). Data Fauna-Flora. Guide d'utilisation. University Mons-Hainaut: Mons, Belgium.

Barbosa, W. F., De Meyer, L., Guedes, R. N. C., & Smagghe, G. (2015). Lethal and sublethal effects of azadirachtin on the bumblebee *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae). *Ecotoxicology*, 24(1), 130-142.

Bartomeus, I., Ascher, J. S., Wagner, D., Danforth, B. N., Colla, S., Kornbluth, S., & Winfree, R. (2011). Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(51), 20645-20649.

Bartomeus, I., Cariveau, D. P., Harrison, T., & Winfree, R. (2018). On the inconsistency of pollinator species traits for predicting either response to land-use change or functional contribution. *Oikos*, 127(2), 306-315.

Bartomeus, I., Fründ, J., & Williams, N. M. (2016). Invasive plants as novel food resources, the pollinators' perspective. *Biological Invasions and Animal Behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, 119-132.

Bartomeus, I., Park, M. G., Gibbs, J., Danforth, B. N., Lakso, A. N., & Winfree, R. (2013). Biodiversity ensures plant–pollinator phenological synchrony against climate change. *Ecology letters*, 16(11), 1331-1338.

Barton, K., & Barton, M. K. (2015). Package 'MuMIn'. Version, 1, 18.

Bassin, L., Alvarez, N., Pellissier, L., & Triponez, Y. (2011). Ecological niche overlap in sister species: how do oil-collecting bees *Macropis europaea* and *Macropis fulvipes* (Hymenoptera: Melittidae) avoid hybridization and competition?. *Apidologie*, 42(5), 579-595.

Bates, A. J., Sadler, J. P., Fairbrass, A. J., Falk, S. J., Hale, J. D., & Matthews, T. J. (2011). Changing bee and hoverfly pollinator assemblages along an urban-rural gradient. *PloS one*, 6(8).

Baum, K. A., & Wallen, K. E. (2011). Potential bias in pan trapping as a function of floral abundance. *Journal of the Kansas entomological society*, 84(2), 155-159.

Baxter-Gilbert, J. H., Riley, J. L., Neufeld, C. J., Litzgus, J. D., & Lesbarrères, D. (2015). Road mortality potentially responsible for billions of pollinating insect deaths annually. *Journal of Insect Conservation*, 19(5), 1029-1035.

Bellmann, H., Dubourg. & Dronneau, C. (2019). Abeilles, bourdons, guêpes et fourmis d'Europe : identification, comportement, habitat. Paris: Delachaux et Niestle.

Bernauer, O. M., Gaines-Day, H. R., & Steffan, S. A. (2015). Colonies of bumble bees (*Bombus impatiens*) produce fewer workers, less bee biomass, and have smaller mother queens following fungicide exposure. *Insects*, 6(2), 478-488.

Bhattacharya, M., Primack, R. B., & Gerwein, J. (2003). Are roads and railroads barriers to bumblebee movement in a temperate suburban conservation area?. *Biological Conservation*, 109(1), 37-45.

Birdshire, K. R., Carper, A. L., & Briles, C. E. (2020). Bee community response to local and landscape factors along an urban-rural gradient. *Urban Ecosystems*, 1-14.

Bischoff, I. (2003). Foraging Strategy and Pollen Preferences of *Andrena vaga* (Panzer) and *Colletes cunicularius* (L.)(Hymenoptera: Apidae). *INTERNATIONAL SOCIETY OF HYMENOPTERISTS*, 12(2), 220-237.

Bischoff, I., Eckelt, E., & Kuhlmann, M. (2005). On the biology of the ivy-bee *Colletes hederæ* Schmidt & Westrich, 1993 (Hymenoptera, Apidae). *Bonner Zoologische Beiträge*, 53, 27-36.

Bivand, R., Altman, M., Anselin, L., Assunção, R., Berke, O., Bernat, A., & Blanchet, G. (2015). Package ‘spdep’.

Blitzer, E. J., Gibbs, J., Park, M. G., & Danforth, B. N. (2016). Pollination services for apple are dependent on diverse wild bee communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 221, 1-7.

Blüthgen, N., & Klein, A. M. (2011). Functional complementarity and specialisation: the role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology*, 12(4), 282-291.

Bogusch, P., Kratochvíl, L., & Straka, J. (2006). Generalist cuckoo bees (Hymenoptera: Apoidea: Sphecodes) are species-specialist at the individual level. *Behavioral ecology and sociobiology*, 60(3), 422-429.

Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2018). *Numerical ecology with R*. Springer.

Botanica, T. (2020). Tela Botanica: Le réseau de la botanique francophone. <https://www.tela-botanica.org/> [Accessed Date (year 2020)]

Botías, C., David, A., Hill, E. M., & Goulson, D. (2017). Quantifying exposure of wild bumblebees to mixtures of agrochemicals in agricultural and urban landscapes. *Environmental pollution*, 222, 73-82.

Bouwman, A. F., Lee, D. S., Asman, W. A. H., Dentener, F. J., Van Der Hoek, K. W., & Olivier, J. G. J. (1997). A global high-resolution emission inventory for ammonia. *Global biogeochemical cycles*, 11(4), 561-587.

Bowers, M. A. (1985). Experimental analyses of competition between two species of bumble bees (Hymenoptera: Apidae). *Oecologia*, 67(2), 224-230.

Bretagnolle, V., & Gaba, S. (2015). Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(3), 891-909.

Brochu, K. K., van Dyke, M. T., Milano, N. J., Petersen, J. D., McArt, S. H., Nault, B. A., ... & Danforth, B. N. (2020). Pollen defenses negatively impact foraging and fitness in a generalist bee (*Bombus impatiens*: Apidae). *Scientific Reports*, 10(1), 1-12.

Brown, A. M., Warton, D. I., Andrew, N. R., Binns, M., Cassis, G., & Gibb, H. (2014). The fourth-corner solution—using predictive models to understand how species traits interact with the environment. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(4), 344-352.

Buchholz, S., Egerer, M.H. (2020). Functional ecology of wild bees in cities: towards a better understanding of trait-urbanization relationships. *Biodivers Conserv.* <https://doi.org/10.1007/s10531-020-02003-8>

Burdine, J. D., & McCluney, K. E. (2019). Interactive effects of urbanization and local habitat characteristics influence bee communities and flower visitation rates. *Oecologia*, 190(4), 715-723.

Burkey, T. V. (1999). Extinction in Fragmented Habitats Predicted from Stochastic Birth–death Processes with Density Dependence. *Journal of Theoretical Biology*, 199(4), 395–406.

Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). A practical information-theoretic approach. *Model selection and multimodel inference*, 2nd ed. Springer, New York, 2.

BWARS, Bees, Wasps & Ants Recording Society, (2020). <http://www.bwars.com> [Accessed Date (year 2020)]

Campbell, A. J., Biesmeijer, J. C., Varma, V., & Wäckers, F. L. (2012). Realising multiple ecosystem services based on the response of three beneficial insect groups to floral traits and trait diversity. *Basic and Applied Ecology*, 13(4), 363-370.

Cane, J. H., & Sipes, S. (2006). Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*, 99-122.

Cane, J. H., Minckley, R. L., & Kervin, L. J. (2000). Sampling bees (Hymenoptera: Apiformes) for pollinator community studies: pitfalls of pan-trapping. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 225-231.

Cane, J. H., Minckley, R. L., Kervin, L. J., Roulston, T. A. H., & Williams, N. M. (2006). Complex responses within a desert bee guild (Hymenoptera: Apiformes) to urban habitat fragmentation. *Ecological Applications*, 16(2), 632-644.

Cardinal, S., & Danforth, B. N. (2013). Bees diversified in the age of eudicots. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1755), 20122686.

Carvalho, L.G., Biesmeijer, J.C., Franzén, M., Aguirre-Gutiérrez, J., Garibaldi, L.A., Helm, A., Michez, D., Pöyry, J., Reemer, M., Schweiger, O., Leon van den, B., WallisDeVries, M.F. and Kunin, W.E. (2020), Soil eutrophication shaped the composition of pollinator assemblages during the past century. *Ecography*, 43: 209-221.

Carvell, C., Roy, D. B., Smart, S. M., Pywell, R. F., Preston, C. D., & Goulson, D. (2006). Declines in forage availability for bumblebees at a national scale. *Biological conservation*, 132(4), 481-489.

Celary, W. (2006). Biology of the Solitary Ground-nesting Bee *Melitta leporina* (Panzer, 1799) (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 79(2), 136-145.

Chagnon, M., Gingras, J., & DeOliveira, D. (1993). Complementary Aspects of Strawberry Pollination by Honey and IndigenQus Bees (Hymenoptera). *Journal of Economic Entomology*, 86(2), 416-420.

Chambers, J. (2013). SoDA: Functions and Examples for "Softwarefor Data Analysis". R package version 1.0-6.<https://CRAN.R-project.org/package=SoDA>

Chao, A., & Chiu, C. H. (2014). Species richness: estimation and comparison. *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*, 1-26.

Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological monographs*, 84(1), 45-67.

Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533-2547.

Chessel, D., Dufour, A. B., & Dray, S. (2009). Analysis of ecological data: exploratory and Euclidean methods in environmental sciences. Version 1.4-14. 2 October 2010; 1: 4, 11.

Chrobock, T., Winiger, P., Fischer, M., & van Kleunen, M. (2013). The cobblers stick to their lasts: pollinators prefer native over alien plant species in a multi-species experiment. *Biological invasions*, 15(11), 2577-2588.

Colla, S. R., Otterstatter, M. C., Gegear, R. J., & Thomson, J. D. (2006). Plight of the bumble bee: pathogen spillover from commercial to wild populations. *Biological conservation*, 129(4), 461-467.

Colla, S. R., Willis, E., & Packer, L. (2009). Can green roofs provide habitat for urban bees (Hymenoptera: Apidae)? *Cities and the Environment (CATE)*, 2(1), 4.

Collado, M. Á., Sol, D., & Bartomeus, I. (2019). Bees use anthropogenic habitats despite strong natural habitat preferences. *Diversity and Distributions*, 25(6), 924-935.

Comba, L., Corbet, S. A., Barron, A., Bird, A., Collinge, S., Miyazaki, N., & Powell, M. (1999). Garden flowers: insect visits and the floral reward of horticulturally-modified variants. *Annals of Botany*, 83(1), 73-86.

Corbet, S., Bee, J., Dasmahapatra, K., Gale, S., Gorringer, E., La Ferla, B., Moorhouse, T., Trevaill, A., Van Bergen & Y., Vorontsova, M. (2001) Native or Exotic? Double or Single? Evaluating Plants for Pollinator-friendly Gardens, *Annals of Botany*, Volume 87, Issue 2, February 2001, Pages 219-232.

Cosse M. (2019). Etude des communautés d'abeilles sauvages en fonction d'un gradient d'urbanisation au sein de la commune de Mons, Hainaut, Belgique. Mémoire de Master 2 en Sciences biologiques, Université de Mons, Mons, 95p.

Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., ... & Raskin, R. G. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *nature*, 387(6630), 253-260.

Crall, J. D., Switzer, C. M., Oppenheimer, R. L., Versypt, A. N. F., Dey, B., Brown, A., ... & de Bivort, B. L. (2018). Neonicotinoid exposure disrupts bumblebee nest behavior, social networks, and thermoregulation. *Science*, 362(6415), 683-686.

Danforth, B. N., Minckley, R. L., Neff, J. L., & Fawcett, F. (2019). *The solitary bees: biology, evolution, conservation*. Princeton University Press.

Delassus L. (2015). Guide de terrain pour la réalisation des relevés phytosociologiques. Brest : Conservatoire botanique national de Brest, 25 p., annexes (document technique).

Den Boer, P. J. (1986). The present status of the competitive exclusion principle. *Trends in Ecology & Evolution*, 1(1), 25–28. doi:10.1016/0169-5347(86)90064-9

Dexter, E., Rollwagen-Bollens, G., & Bollens, S. M. (2018). The trouble with stress: A flexible method for the evaluation of nonmetric multidimensional scaling. *Limnology and Oceanography: Methods*, 16(7), 434-443.

D'Haeseleer, J. (2014). *Wilde bijen in Leuven. Onderzoek naar voorkomen van wilde bijensoorten in het Leuvense stadscentrum*. Rapport Natuurpunt Studie 2014/17, Mechelen.

D'Haeseleer, J., Veraghtert, W., & De Grave, D. (2015). *BIJvriendelijk Beersel. Wildbeijen in Beersel: diversiteit, hotspots, behoud*. Rapport Natuurpunt Studie, 14.

Leuvense stadscentrum. Rapport Natuurpunt Studie 2014/17, Mechelen.

Dise N. B., Ashmore M., Belyazid S., Bleeker A., Bobbink R. et al. 2011. Nitrogen as a threat to European terrestrial biodiversity. In: Sutton MA et al (eds) *The European nitrogen assessment*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 463–494

Dray, S., & Legendre, P. (2008). Testing the species traits–environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology*, 89(12), 3400-3412.

Drossart M., Rasmont P., Vanormelingen P., Dufrêne M., Folschweiller M., Pauly A., Vereecken N. J., Vray S., Zambra E., D'Haeseleer J. & Michez D. (2019). Belgian Red List of Bees. Belgian Science Policy 2018 (BRAIN-be - (Belgian Research Action through Interdisciplinary Networks). Mons: Presse universitaire de l'Université de Mons. 140 p

Dunn, P. K., & Smyth, G. K. (2018). *Generalized linear models with examples in R*. New York, NY: Springer.

Easterling, D. R., Meehl, G. A., Parmesan, C., Changnon, S. A., Karl, T. R., & Mearns, L. O. (2000). Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *science*, 289(5487), 2068-2074.

Ebeling, A., Klein, A. M., Schumacher, J., Weisser, W. W., & Tschardt, T. (2008). How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits?. *Oikos*, 117(12), 1808-1815.

Eggenberger, H., Frey, D., Pellissier, L., Ghazoul, J., Fontana, S., & Moretti, M. (2019). Urban bumblebees are smaller and more phenotypically diverse than their rural counterparts. *Journal of Animal Ecology*, 88(10), 1522-1533.

Eilers, E. J., Kremen, C., Greenleaf, S. S., Garber, A. K., & Klein, A. M. (2011). Contribution of pollinator-mediated crops to nutrients in the human food supply. *PLoS one*, 6(6).

Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34(1), 487-515.

Fauth, J. E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits Jr, W. J., Van Buskirk, J., & McCollum, S. A. (1996). Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*, 147(2), 282-286.

Feltham, H., Park, K., & Goulson, D. (2014). Field realistic doses of pesticide imidacloprid reduce bumblebee pollen foraging efficiency. *Ecotoxicology*, 23(3), 317-323.

Fetridge, E. D., Ascher, J. S., & Langellotto, G. A. (2008). The bee fauna of residential gardens in a suburb of New York City (Hymenoptera: Apoidea). *Annals of the entomological Society of America*, 101(6), 1067-1077.

Fitch, G., Glaum, P., Simao, M. C., Vaidya, C., Matthijs, J., Iuliano, B., & Perfecto, I. (2019). Changes in adult sex ratio in wild bee communities are linked to urbanization. *Scientific reports*, 9(1), 1-10.

Folschweiller M., Hubert B., Rey G., Barbier Y., D’Haeseleer Y., Drossart M., Lemoine G., Proesmans W., Rousseau-Piot J.S., Vanappelghem C., Vray S., Rasmont P., (2020). Atlas des bourdons de Belgique et du nord de la France, 151pp.

Forbes, A. A., Bagley, R. K., Beer, M. A., Hippee, A. C., & Widmayer, H. A. (2018). Quantifying the unquantifiable: why Hymenoptera, not Coleoptera, is the most speciose animal order. *BMC ecology*, 18(1), 21.

Fortel, L. (2014) *Écologie et conservation des abeilles sauvages le long d’un gradient d’urbanisation*. Sciences agricoles. Université d’Avignon, 2014. Français. ffNNT : 2014AVIG0663ff. fftel-01159781f. 209 pp.

Fowler, R. E. (2015). An investigation into bee assemblage change along an urban-rural gradient (Doctoral dissertation, University of Birmingham).

Fox, J. (2015). *Applied regression analysis and generalized linear models*. Sage Publications.

Fox, J., & Weisberg, S. (2018). *An R companion to applied regression*. Sage publications.

Francis, R. A., & Chadwick, M. A. (2012). What makes a species synurbic? *Applied Geography*, 32(2), 514–521. doi:10.1016/j.apgeog.2011.06.013

François, D., & Le Féon, V. (2017). Abeilles sauvages et dépendances vertes routières: Pourquoi et comment développer la capacité d'accueil des dépendances vertes routières en faveur des abeilles sauvages. Marne-la-Vallée : Ifsttar, 201. Ouvrages scientifiques, OSI2, 120 pages, ISBN 978-2-85782-733-7

Frankie, G. W., Thorp, R. W., Schindler, M., Hernandez, J., Ertter, B., & Rizzardi, M. (2005). Ecological patterns of bees and their host ornamental flowers in two northern California cities. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 78(3), 227-246.

Fründ, J., Linsenmair, K. E., & Blüthgen, N. (2010). Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos*, 119(10), 1581-1590.

- Fuentes, J. D., Chamecki, M., Roulston, T., Chen, B., & Pratt, K. R. (2016). Air pollutants degrade floral scents and increase insect foraging times. *Atmospheric Environment*, 141, 361–374.
- Gallai, N. & Salles, J. & Settele, J. & Vaissière, B. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted to pollinator decline. *Ecological Economics*. 68. 810-821. 10.1016/j.ecolecon.2008.06.014.
- Galloway, J. N., & Cowling, E. B. (2002). Reactive nitrogen and the world: 200 years of change. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 31(2), 64-71.
- Galloway, J. N., Aber, J. D., Erisman, J. W., Seitzinger, S. P., Howarth, R. W., Cowling, E. B., & Cosby, B. J. (2003). The nitrogen cascade. *Bioscience*, 53(4), 341-356.
- Galloway, J. N., Dentener, F. J., Capone, D. G., Boyer, E. W., Howarth, R. W., Seitzinger, S. P., Asner, G. P., Cleveland, C. C., Green, P. A., Holland, E. A., Karl, D. M., Michaels, A. F., Porter, J. H., Townsend, A. R., & Vörösmarty, C. J. (2004). Nitrogen cycles: Past, present, and future. *Biogeochemistry*, 70(2), 153-226.
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. A., Bommarco, R., Cunningham, S. A., ... Klein, A. M. (2013). Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science*, 339(6127), 1608–1611.
- Gaskett, A. C. (2010). Orchid pollination by sexual deception: pollinator perspectives. *Biological Reviews*, 86(1), 33–75.
- Gathmann, A., & Tschardtke, T. (2002). Foraging ranges of solitary bees. *Journal of animal ecology*, 71(5), 757-764.
- Genise, J. F., Bellosi, E. S., Sarzetti, L. C., Krause, J. M., Dinghi, P. A., Sánchez, M. V., ... & Jicha, B. R. (2020). 100 Ma sweat bee nests: Early and rapid co-diversification of crown bees and flowering plants. *PloS one*, 15(1), e0227789.
- Gérard, M. & Vanderplanck, M. & Wood, T. & Michez, D. (2020). Global warming and plant-pollinator mismatches. *Emerging Topics in Life Sciences*. 10.1042/ETLS20190139.
- Geslin, B., Gachet, S., Deschamps-Cottin, M., Flacher, F., Ignace, B., Knoploch, C., ... & Le Féon, V. (2020). Bee hotels host a high abundance of exotic bees in an urban context. *Acta Oecologica*, 105, 103556.
- Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., Henry, M., ... & Vereecken, N. J. (2017). Massively introduced managed species and their consequences for plant–pollinator interactions. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 57, pp. 147-199). Academic Press.
- Geslin, B., Gauzens, B., Thebault, E., & Dajoz, I. (2013). Plant pollinator networks along a gradient of urbanisation. *PloS one*, 8(5).
- Geslin, B., Le Féon, V., Folschweiller, M., Flacher, F., Carmignac, D., Motard, E., ... & Dajoz, I. (2016). The proportion of impervious surfaces at the landscape scale structures wild bee assemblages in a densely populated region. *Ecology and evolution*, 6(18), 6599-6615.
- Gezon, Z. J., Wyman, E. S., Ascher, J. S., Inouye, D. W., & Irwin, R. E. (2015). The effect of repeated, lethal sampling on wild bee abundance and diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9), 1044-1054.

Ginevan, M. E., Lane, D. D., & Greenberg, L. (1980). Ambient air concentration of sulfur dioxide affects flight activity in bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 77(10), 5631-5633.

GIREA (1997) Schéma de structure et PCDN de Mons, phase 1, étape 2. Chapitre 3: le patrimoine naturel, paysager et bâti. COOPARCH -R.U. sclr. 38 pp.

Glaum, P., Simao, M. C., Vaidya, C., Fitch, G., & Iulinao, B. (2017). Big city *Bombus*: using natural history and land-use history to find significant environmental drivers in bumble-bee declines in urban development. *Royal Society open science*, 4(5), 170156.

Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters*, 4(4), 379-391.

Goulson, D. (2003). Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 1-26.

Goulson, D. (2010). *Bumblebees: behaviour, ecology, and conservation*. Oxford University Press on Demand.

Grab, H., Branstetter, M. G., Amon, N., Urban-Mead, K. R., Park, M. G., Gibbs, J., ... & Danforth, B. N. (2019). Agriculturally dominated landscapes reduce bee phylogenetic diversity and pollination services. *Science*, 363(6424), 282-284.

Graham, L., & Jones, K. N. (1996). Resource partitioning and per-flower foraging efficiency in two bumble bee species. *American Midland Naturalist*, 401-406.

Graham, K. K., Eaton, K., Obrien, I., & Starks, P. T. (2019). *Anthidium manicatum*, an invasive bee, excludes a native bumble bee, *Bombus impatiens*, from floral resources. *Biological invasions*, 21(4), 1089-1099.

Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., & Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153(3), 589-596.

Grove, J. M., & Burch, W. R. (1997). A social ecology approach and applications of urban ecosystem and landscape analyses: a case study of Baltimore, Maryland. *Urban Ecosystems*, 1(4), 259-275.

Grundel, R., Frohnapple, K. J., Jean, R. P., & Pavlovic, N. B. (2011). Effectiveness of bowl trapping and netting for inventory of a bee community. *Environmental Entomology*, 40(2), 374-380.

Guillot, G. and Eyssartier, G., (2015). *Guide Des Fleurs Du Jardin*. [Paris]: Belin.

Hamblin, A. L., Youngsteadt, E., & Frank, S. D. (2018). Wild bee abundance declines with urban warming, regardless of floral density. *Urban Ecosystems*, 21(3), 419-428.

Hamblin, A. L., Youngsteadt, E., López-Urbe, M. M., & Frank, S. D. (2017). Physiological thermal limits predict differential responses of bees to urban heat-island effects. *Biology letters*, 13(6), 20170125.

Hamdi, R., Deckmyn, A., Termonia, P., Demarée, G. R., Baguis, P., Vanhuyse, S., & Wolff, E. (2009). Effects of historical urbanization in the Brussels Capital Region on surface air temperature time series: a model study. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 48(10), 2181-2196.

Hanski, I. (1982) Communities of bumblebees: testing the core-satellite species hypothesis. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 65-73). Finnish Academy of Sciences.

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), 138.

Hernandez, J. L., Frankie, G. W., & Thorp, R. W. (2009). Ecology of urban bees: a review of current knowledge and directions for future study. *Cities and the Environment (CATE)*, 2(1), 3.

Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2), 427-432.

Hinners, S. J., Kearns, C. A., & Wessman, C. A. (2012). Roles of scale, matrix, and native habitat in supporting a diverse suburban pollinator assemblage. *Ecological Applications*, 22(7), 1923-1935.

Hladik, M. L., Vandever, M., & Smalling, K. L. (2016). Exposure of native bees foraging in an agricultural landscape to current-use pesticides. *Science of the Total Environment*, 542, 469-477.

Hoehn, P., Tschardt, T., Tylianakis, J. M., & Steffan-Dewenter, I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1648), 2283-2291.

Hope, D., Gries, C., Zhu, W., Fagan, W. F., Redman, C. L., Grimm, N. B., Nelson, A. L., Martin, C. & Kinzig, A. (2003). Socioeconomics drive urban plant diversity. *Proceedings of the national academy of sciences*, 100(15), 8788-8792.

Hofmann, M. M., Fleischmann, A., & Renner, S. S. (2018). Changes in the bee fauna of a German botanical garden between 1997 and 2017, attributable to climate warming, not other parameters. *Oecologia*, 187(3), 701-706.

Hofmann, M. M., Zohner, C. M., & Renner, S. S. (2019). Narrow habitat breadth and late-summer emergence increases extinction vulnerability in Central European bees. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1898), 20190316.

Hothorn, T., Zeileis, A., Farebrother, R. W., Cummins, C., Millo, G., Mitchell, D., & Zeileis, M. A. (2019). Package ‘lme4’.

Inouye, D. (1977). Species Structure of Bumblebee Communities in North America and Europe. *The Role of Arthropods in Forest Ecosystems*, 35–40. doi:10.1007/978-3-642-88448-1_4

Inouye, D. W. (1978). Resource partitioning in bumblebees: experimental studies of foraging behavior. *Ecology*, 59(4), 672-678.

Inouye, D. W. (1980). The terminology of floral larceny. *Ecology*, 61(5), 1251-1253.

Iweeps, & Service public de Wallonie. (2019). WalStat - Détail de l'entité MONS (commune). Retrieved May 13, 2019, from https://walstat.iweeps.be/walstat-fiche-entite.php?entite_id=53053

Jensen, L. S., Schjørring, J. K., van Der Hoek, K. W., Poulsen, H. D., Zevenbergen, J. F., Pallière, C., ... & Van Grinsven, H. (2011). Benefits of nitrogen for food, fibre and industrial production (pp. 32-61). Cambridge University Press.

Jin, N., Klein, S., Leimig, F., Bischoff, G., & Menzel, R. (2015). The neonicotinoid clothianidin interferes with navigation of the solitary bee *Osmia cornuta* in a laboratory test. *Journal of Experimental Biology*, 218(18), 2821-2825.

Johnson, L. K., & Hubbell, S. P. (1975). Contrasting foraging strategies and coexistence of two bee species on a single resource. *Ecology*, 56(6), 1398-1406.

Junker, R. R., & Blüthgen, N. (2010). Floral scents repel facultative flower visitors, but attract obligate ones. *Annals of botany*, 105(5), 777-782.

Kadlec, T., Tropek, R., & Konvicka, M. (2012). Timed surveys and transect walks as comparable methods for monitoring butterflies in small plots. *Journal of Insect Conservation*, 16(2), 275-280.

Kearns, C. A., & Oliveras, D. M. (2009). Environmental factors affecting bee diversity in urban and remote grassland plots in Boulder, Colorado. *Journal of Insect Conservation*, 13(6), 655-665.

Kemp W.P., Bosch J., Dennis B. (2004) Oxygen consumption during the life cycles of the prepupawintering bee *Megachile rotundata* and the adultwintering bee *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae), *Ann. Entomol. Soc. Am.* 97, 161– 170.

Kerr, J. T., Pindar, A., Galpern, P., Packer, L., Potts, S. G., Roberts, S. M., ... Pantoja, A. (2015). Climate change impacts on bumblebees converge across continents. *Science*, 349(6244), 177–180. doi:10.1126/science.aaa7031

King, M. J. (1993). Buzz foraging mechanism of bumble bees. *Journal of Apicultural Research*, 32(1), 41–49.

Kleiber, C., & Zeileis, A. (2008). *Applied econometrics with R*. Springer Science & Business Media.

Kleijn, D., Kohler, F., Báldi, A., Batáry, P., Concepción, E. D., Clough, Y., ... & Kovács, A. (2009). On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*, 276(1658), 903-909.

Kleijn, D., Winfree, R., Bartomeus, I., Carvalheiro, L. G., Henry, M., Isaacs, R., ... & Ricketts, T. H. (2015). Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nature communications*, 6(1), 1-9.

Klein, A. M., Steffan–Dewenter, I., & Tscharntke, T. (2003). Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1518), 955-961.

Klein, A. M., Vaissiere, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*, 274(1608), 303-313.

Krauss, J., Alfert, T., & Steffan-Dewenter, I. (2009). Habitat area but not habitat age determines wild bee richness in limestone quarries. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 194-202.

Lambinon, J., Delvosalle, L., Duvigneaud, J. & Verloove, F. (2012). Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines

ptéridophytes et spermatophytes. Sixième édition. Meise: Editions du Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique.

Lämsä, J., Kuusela, E., Tuomi, J., Juntunen, S., & Watts, P. C. (2018). Low dose of neonicotinoid insecticide reduces foraging motivation of bumblebees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1883), 20180506.

Larson, J. L., Kesheimer, A. J., & Potter, D. A. (2014). Pollinator assemblages on dandelions and white clover in urban and suburban lawns. *Journal of insect conservation*, 18(5), 863-873.

Lautenbach S, Seppelt R, Liebscher J, Dormann CF (2012) Spatial and Temporal Trends of Global Pollination Benefit. *PLoS ONE* 7(4): e35954. doi:10.1371/journal.pone.0035954

Le Fort, B., Vanderstraeten, P., & Hanin, Y. (2014). " Typologie des tissus urbanisés wallons-Méthode d'identification des tissus urbanisés wallons appliquée à la commune d'Ath. Territoire (s): revue scientifique en ligne spécialisée en développement territorial et en aménagement du territoire, Vol. 0, no.3, p. 1-27 (octobre 2014)

LeBuhn, G., Griswold, T., Minckley, R., Droege, S., Roulston, T. A., Cane, J., ... & Kremen, C. (2003). A standardized method for monitoring bee populations—the bee inventory (BI) plot. Accessed, 16, 15.

Lecointre, G., & Guyader Hervé Le. (2017). Classification phylogénétique du vivant (4th ed., Vol. 2). Paris: Belin. 339-340.

Legendre, P., Galzin, R., & Harmelin-Vivien, M. L. (1997). Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology*, 78(2), 547-562.

Legendre, P., & Legendre, L. F. (2012). *Numerical ecology*, third edition. Elsevier.

Lemoine, C & Sérusiaux, E & Mahy, G & Piqueray, J. (2018). Agro-environmental scheme for segetal plant conservation in Wallonia (Belgium): An assessment in conventional and organic fields. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment*. 22. 35-44.

Lemoine, G. (2016). Flores et pollinisateurs des villes et friches urbaines... Entre nature temporaire et biodiversité en mouvement. *Bull. Soc. Bot. N. Fr*, 69(1-4), 103-116.

Leong, M., Dunn, R. R., & Trautwein, M. D. (2018). Biodiversity and socioeconomics in the city: a review of the luxury effect. *Biology letters*, 14(5), 20180082.

Lerman, S. B., & Milam, J. (2016). Bee fauna and floral abundance within lawn-dominated suburban yards in Springfield, MA. *Annals of the Entomological Society of America*, 109(5), 713-723.

Levermann, E. M., Bischoff, I., & Wagner, T. (2000). Species-specific foraging strategies of the syntopical and synchronous bees *Panurgus calcaratus* (Scopoli, 1763) and *Dasypoda hirtipes* (Fabricius, 1793) (Hymenoptera: Apidae). *Beiträge zur Entomologie= Contributions to Entomology*, 50(1), 179-191.

Lhomme, P., & Hines, H. M. (2019). Ecology and evolution of cuckoo bumble bees. *Annals of the Entomological Society of America*, 112(3), 122-140.

Lowenstein, D. M., Matteson, K. C., Xiao, I., Silva, A. M., & Minor, E. S. (2014). Humans, bees, and pollination services in the city: the case of Chicago, IL (USA). *Biodiversity and conservation*, 23(11), 2857-2874.

MacIvor, J. S., & Moore, A. E. (2013). Bees collect polyurethane and polyethylene plastics as novel nest materials. *Ecosphere*, 4(12), 1-6.

Mallinger, R. E., & Gratton, C. (2015). Species richness of wild bees, but not the use of managed honeybees, increases fruit set of a pollinator-dependent crop. *Journal of Applied Ecology*, 52(2), 323-330.

Marshall, L., Biesmeijer, J. C., Rasmont, P., Vereecken, N. J., Dvorak, L., Fitzpatrick, U., ... & Pawlikowski, T. (2018). The interplay of climate and land use change affects the distribution of EU bumblebees. *Global change biology*, 24(1), 101-116.

Martinet B, Lecocq T, Smet J, Rasmont P (2015a) A Protocol to Assess Insect Resistance to Heat Waves, Applied to Bumblebees (*Bombus* Latreille, 1802). *PLoS ONE* 10(3): e0118591. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118591>

Martinet, B., Rasmont, P., Cederberg, B., Evrard, D., Ødegaard, F., Paukkunen, J., & Lecocq, T. (2015b). Forward to the north: two Euro-Mediterranean bumblebee species now cross the Arctic Circle. In *Annales de la Société entomologique de France (NS)* (Vol. 51, No. 4, pp. 303-309). Taylor & Francis.

Martins, K. T., Gonzalez, A., & Lechowicz, M. J. (2017). Patterns of pollinator turnover and increasing diversity associated with urban habitats. *Urban Ecosystems*, 20(6), 1359-1371.

Matteson, K. C., Ascher, J. S., & Langellotto, G. A. (2008). Bee richness and abundance in New York City urban gardens. *Annals of the Entomological Society of America*, 101(1), 140-150.

Mayer, C., & Kuhlmann, M. (2004). Synchrony of pollinators and plants in the winter rainfall area of South Africa—observations from a drought year. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 59(2), 55-57.

McArt, S. H., Urbanowicz, C., McCoshum, S., Irwin, R. E., & Adler, L. S. (2017). Landscape predictors of pathogen prevalence and range contractions in US bumblebees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1867), 20172181.

McClean, C. J., Van den Berg, L. J., Ashmore, M. R., & Preston, C. D. (2011). Atmospheric nitrogen deposition explains patterns of plant species loss. *Global Change Biology*, 17(9), 2882-2892.

McCravy, K. W., Geroff, R. K., & Gibbs, J. (2019). Bee (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila) functional traits in relation to sampling methodology in a restored tallgrass prairie. *Florida Entomologist*, 102(1), 134-140.

McFrederick, Q. S., & LeBuhn, G. (2006). Are urban parks refuges for bumble bees *Bombus* spp.(Hymenoptera: Apidae)?. *Biological conservation*, 129(3), 372-382.

McIntosh, R. P. (1995). HA Gleason's 'individualistic concept'and theory of animal communities: a continuing controversy. *Biological Reviews*, 70(2), 317-357.

McIntyre, N. E., Knowles-Yáñez, K., & Hope, D. (2000). Urban ecology as an interdisciplinary field: differences in the use of “urban” between the social and natural sciences. In *Urban Ecology* (pp. 49-65). Springer, Boston, MA.

McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological conservation*, 127(3), 247-260.

McQuillan, P. B., & Hingston, A. B. (1999). Displacement of Tasmanian native megachilid bees by the recently introduced bumblebee *Bombus terrestris* (Linnaeus, 1758)(Hymenoptera: Apidae). *Australian Journal of Zoology*, 47(1), 59-65.

Melles, S. J. (2005). Urban bird diversity as an indicator of human social diversity and economic inequality in Vancouver, British Columbia. *Urban Habitats*, 3(1), 25-48.

Mesquita-Neto, J. N., Blüthgen, N., & Schlindwein, C. (2018). Flowers with poricidal anthers and their complex interaction networks - disentangling legitimate pollinators and illegitimate visitors. *Functional Ecology*. doi:10.1111/1365-2435.13204

Michener, C. D. (1969). Comparative Social Behavior of Bees. *Annual Review of Entomology*, 14(1), 299-342.

Michener, C. D. (2007). *The bees of the world* (2nd ed.). Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Michez, D., Patiny, S., Rasmont, P., Timmermann, K., & Vereecken, N. J. (2008). Phylogeny and host-plant evolution in Melittidae sl (Hymenoptera: Apoidea). *Apidologie*, 39(1), 146-162.

Michez, D., Rasmont, P., Terzo, M., & Vereecken, N. (2019). *Abeilles d'Europe*. Verrières-le-Buisson: NAP éditions. 547 pp.

Milet-Pinheiro, P., Herz, K., Dötterl, S., & Ayasse, M. (2016). Host choice in a bivoltine bee: how sensory constraints shape innate foraging behaviors. *BMC ecology*, 16(1), 20.

Miller, J. E., Damschen, E. I., & Ives, A. R. (2019). Functional traits and community composition: a comparison among community-weighted means, weighted correlations, and multilevel models. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(3), 415-425.

Mittlböck, M., & Waldhör, T. (2000). Adjustments for R²-measures for Poisson regression models. *Computational statistics & data analysis*, 34(4), 461-472.

Morales, C. L., Arbetman, M. P., Cameron, S. A., & Aizen, M. A. (2013). Rapid ecological replacement of a native bumble bee by invasive species. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(10), 529-534.

Morin, P. J. (2012). *Community ecology* (2nd ed.). Chichester: Wiley-Blackwell A John Wiley & Sons.

Moroń, D., Grześ, I. M., Skorka, P., Szentgyörgyi, H., Laskowski, R., Potts, S. G., & Woyciechowski, M. (2012). Abundance and diversity of wild bees along gradients of heavy metal pollution. *Journal of Applied Ecology*, 49(1), 118-125.

Moroń, D., Szentgyörgyi, H., Skórka, P., Potts, S. G., & Woyciechowski, M. (2014). Survival, reproduction and population growth of the bee pollinator, *Osmia rufa* (Hymenoptera: Megachilidae), along gradients of heavy metal pollution. *Insect Conservation and Diversity*, 7(2), 113-

Motta, E. V., Raymann, K., & Moran, N. A. (2018). Glyphosate perturbs the gut microbiota of honey bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(41), 10305-10310.

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.

Müller, A., Diener, S., Schnyder, S., Stutz, K., Sedivy, C., & Dorn, S. (2006). Quantitative pollen requirements of solitary bees: implications for bee conservation and the evolution of bee–flower relationships. *Biological conservation*, 130(4), 604-615.

Neil, K. L., Landrum, L., & Wu, J. (2010). Effects of urbanization on flowering phenology in the metropolitan Phoenix region of USA: Findings from herbarium records. *Journal of Arid Environments*, 74(4), 440-444.

Nielsen, A., Steffan-Dewenter, I., Westphal, C., Messinger, O., Potts, S. G., Roberts, S. P. M., ... Petanidou, T. (2011). Assessing bee species richness in two Mediterranean communities: importance of habitat type and sampling techniques. *Ecological Research*, 26(5), 969–983. doi:10.1007/s11284-011-0852-1

Nieto, A., Roberts, S.P.M., Kemp, J., Rasmont, P., Kuhlmann, M., García Criado, M., Biesmeijer, J.C., Bogusch, P., Dathe, H.H., De la Rúa, P., De Meulemeester, T., Dehon, M., Dewulf, A., Ortiz-Sánchez, F.J., Lhomme, P., Pauly, A., Potts, S.G., Praz, C., Quaranta, M., Radchenko, V.G., Scheuchl, E., Smit, J., Straka, J., Terzo, M., Tomozii, B., Window, J. and Michez, D. (2014). *European Red List of bees*. Luxembourg: Publication Office of the European Union. 96 pp.

Normandin, É., Vereecken, N. J., Buddle, C. M., & Fournier, V. (2017). Taxonomic and functional trait diversity of wild bees in different urban settings. *PeerJ*, 5, e3051.

Oertli, S., Müller, A., & Dorn, S. (2005). Ecological and seasonal patterns in the diversity of a species-rich bee assemblage (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes). *European Journal of Entomology*, 102(1), 53-63.

Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Stevens, M. H. H., Oksanen, M. J., & Suggests, M. A. S. S. (2007). The vegan package. *Community ecology package*, 10(631-637), 719.

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

Osborne, J. L., Williams, I. H., & Corbet, S. A. (1991). Bees, Pollination and Habitat Change in the European Community. *Bee World*, 72(3), 99–116. doi:10.1080/0005772x.1991.11099088

Otterstatter, M. C., & Thomson, J. D. (2008). Does pathogen spillover from commercially reared bumble bees threaten wild pollinators?. *PloS one*, 3(7).

Park, M. G., Raguso, R. A., Losey, J. E., & Danforth, B. N. (2016). Per-visit pollinator performance and regional importance of wild *Bombus* and *Andrena* (*Melandrena*) compared to the managed honey bee in New York apple orchards. *Apidologie*, 47(2), 145-160.

Pauly A. & Belval S., (2017). - Atlas des Halictidae de France (Hymenoptera: Apoidea). *Belgian Journal of Entomology*, 53: 1-34.

Pauly A. (2019a). Les abeilles sauvages du Jardin Botanique "Jean Massart" à Bruxelles (Hymenoptera: Apoidea). *Belgian Journal of Entomology*, 78: 1-86.

Pauly A. (2019b). Contribution à l'inventaire des abeilles sauvages de la Région Bruxelloise et de la Forêt de Soignes (Hymenoptera: Apoidea). *Belgian Journal of Entomology*, 79: 1-160.

Pauly, A., & Vereecken, N. (2018). Les abeilles sauvages des pelouses calcaires de Han-sur-Lesse (Hymenoptera: Apoidea). *Belgian Journal of Entomology*, 61, 1-39.

Paxton, R. J., Kukuk, P. F., & Tengö, J. (1999). Effects of familiarity and nestmate number on social interactions in two communal bees, *Andrena scotica* and *Panurgus calcaratus* (Hymenoptera, Andrenidae). *Insectes Sociaux*, 46(2), 109–118.

Peeters, T. M., Nieuwenhuijsen, H., Smit, J., van der Meer, F. R. A. N. K., Raemakers, I. P., Heitmans, W. R., ... & Roos, M. E. R. V. Y. N. (2012). *De Nederlandse bijen* (No. 11). Naturalis Biodiversity Center & European Invertebrate Survey.

Pellissier, V., Maurel, N., & Machon, N. (2013). Multi-scale assessment of pollination of *Lotus corniculatus* (L.) in a peri-urban fringe. *Plant Ecology & Diversity*, 6(2), 195–203.

Pesaresi, M., Melchiorri, M., Siragusa, A., & Kemper, T. (2016). Atlas of the human planet—Mapping human presence on earth with the global human settlement layer. JRC103150. Publications Office of the European Union. Luxembourg (Luxembourg): European Commission, DG JRC

Phelps, J. D., Strang, C. G., Gbylik-Sikorska, M., Sniegocki, T., Posyniak, A., & Sherry, D. F. (2018). Imidacloprid slows the development of preference for rewarding food sources in bumblebees (*Bombus impatiens*). *Ecotoxicology*, 27(2), 175-187.

Piano, E., Souffreau, C., Merckx, T., Baardsen, L. F., Backeljau, T., Bonte, D., ... & Decaestecker, E. (2019). Urbanization drives cross-taxon declines in abundance and diversity at multiple spatial scales. *Global change biology*.

Pickett, S. T., Cadenasso, M. L., Grove, J. M., Nilon, C. H., Pouyat, R. V., Zipperer, W. C., & Costanza, R. (2001). Urban ecological systems: linking terrestrial ecological, physical, and socioeconomic components of metropolitan areas. *Annual review of ecology and systematics*, 32(1), 127-157.

Pitts-Singer, T. L., & Bosch, J. (2010). Nest establishment, pollination efficiency, and reproductive success of *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae) in relation to resource availability in field enclosures. *Environmental entomology*, 39(1), 149-158.

Poinar, G. O., & Danforth, B. N. (2006). A fossil bee from Early Cretaceous Burmese amber. *Science*, 314(5799), 614-614.

Popic, T. J., Davila, Y. C., & Wardle, G. M. (2013). Evaluation of common methods for sampling invertebrate pollinator assemblages: net sampling out-perform pan traps. *PloS one*, 8(6).

Portman, Z. M., Bruninga-Socular, B., & Cariveau, D. P. (2020). The State of Bee Monitoring in the United States: A Call to Refocus Away From Bowl Traps and Towards More Effective Methods. *Annals of the Entomological Society of America*.

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.

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

Potts, S. G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., & Willmer, P. (2003). Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities?. *Ecology*, 84(10), 2628-2642.

Potts, S. G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G., & Willmer, P. (2005). Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecological Entomology*, 30(1), 78-85.

Prendergast, K. S., Menz, M. H., Dixon, K. W., & Bateman, P. W. (2020). The relative performance of sampling methods for native bees: an empirical test and review of the literature. *Ecosphere*, 11(5), e03076.

Pyšek, P., Jarošík, V., Chytrý, M., Danihelka, J. Í., Kühn, I., Pergl, J., ... & Settele, J. (2011). Successful invaders co-opt pollinators of native flora and accumulate insect pollinators with increasing residence time. *Ecological Monographs*, 81(2), 277-293.

Radoux, J., Coppée, T., Bourdouxhe, A., Dufrêne, M. and Defourny P (2017) . Lifewatch-WB geodatabase (v2.9): attribute description.

Ramírez-Restrepo, L., & MacGregor-Fors, I. (2017). Butterflies in the city: a review of urban diurnal Lepidoptera. *Urban ecosystems*, 20(1), 171-182.

Rasmont, P., Barbier, Y., & Pauly, A. (1990). Faunistique comparée des Hyménoptères Apoïdes de deux terils du Hainaut occidental. *Notes fauniques de Gembloux*, 21, 39-58.

Rasmont P., Franzén M., Lecocq T., Harpke A., Roberts S.P.M., Biesmeijer J.C., Castro L., Cederberg B., Dvorák L., Fitzpatrick Ú., Gonseth Y., Haubruge E., Mahé G., Manino A., Michez D., Neumayer J., Ødegaard F., Paukkunen J., Pawlikowski T., Potts S.G., Reemer M., J. Settele, J. Straka, Schweiger O. (2015) Climatic Risk and Distribution Atlas of European Bumblebees. *Biorisk* 10 (Special Issue), 246 pp.

Rasmont, P. (2006). La régression massive des espèces d'abeilles sauvages et de bourdons d'Europe: un effet de la perturbation mondiale du cycle de l'azote. In *Actes Colloq. Insectes et Biodiversité* (Vol. 6, pp. 43-60).

Rasmont, P., & Iserbyt, S. (2012). The Bumblebees Scarcity Syndrome: Are heat waves leading to local extinctions of bumblebees (Hymenoptera: Apidae: Bombus)?. In *Annales de la Société entomologique de France* (Vol. 48, No. 3-4, pp. 275-280). Taylor & Francis Group.

Rasmont, P., & Mersch, P. (1988). Première estimation de la dérive faunique chez les bourdons de la Belgique (Hymenoptera: Apidae). In *Annales de la Société Royale zoologique de Belgique* (Vol. 118, No. 2, pp. 141-147).

Rasmont, P., & Terzo, M. (2017). Catalogue et clé des sous-genres et espèces du genre *Bombus* de Belgique et du nord de la France (Hymenoptera, Apoidea). 2ème édition réalisée dans le cadre du projet SAPOLL.

Rasmont, P., Durieux, E. A., Iserbyt, S., & Baracetti, M. (2000). Why are there so many bumblebees species in Eyne (France, Pyrénées-Orientales, Cerdagne). In *Insect Pollination in*

Greenhouses: Proceedings of the Specialists' Meeting held in Soesterberg, The Netherlands (Vol. 30, pp. 83-92).

Rasmont, P., Pauly, A., Terzo, M., Patiny, S., Michez, D., Iserbyt, S., ... & Haubruge, E. (2005). The survey of wild bees (Hymenoptera, Apoidea) in Belgium and France. Food and Agriculture Organisation, Rome, 18.

Reeher, P., Novotny, J. L., & Mitchell, R. J. (2020). Urban bumble bees are unaffected by the proportion of intensely developed land within urban environments of the industrial Midwestern USA. *Urban Ecosystems*, 1-9.

Richards, M. H. (2001). Nesting biology and social organization of *Halictus sexcinctus* (Fabricius) in southern Greece. *Canadian Journal of Zoology*, 79(12), 2210–2220.

Ripley, B. (2011). MASS: support functions and datasets for Venables and Ripley's MASS. R package version, 7, 3-29.

Ritchie, H., & Roser, M. (2018). Urbanization. Our World in Data.

Rivest, S., & Forrest, J. R. (2020). Defence compounds in pollen: why do they occur and how do they affect the ecology and evolution of bees?. *New Phytologist*, 225(3), 1053-1064.

Rollin, O., Bretagnolle, V., Fortel, L., Guilbaud, L., & Henry, M. (2015). Habitat, spatial and temporal drivers of diversity patterns in a wild bee assemblage. *Biodiversity and Conservation*, 24(5), 1195-1214.

Rollin, O., Vray, S., Dendoncker, N. et al. Drastic shifts in the Belgian bumblebee community over the last century. *Biodivers Conserv* (2020). <https://doi.org/10.1007/s10531-020-01988-6>

Ropars, L., Dajoz, I., & Geslin, B. (2018). La diversité des abeilles parisiennes. *OSMIA*, (7), 14-19.

Ropars, L., Dajoz, I., Fontaine, C., Muratet, A., & Geslin, B. (2019). Wild pollinator activity negatively related to honey bee colony densities in urban context. *PLoS One*, 14(9).

Rosenfeld, D. (2000). Suppression of Rain and Snow by Urban and Industrial Air Pollution. *Science*, 287(5459), 1793–1796.

Roulston, T. A. H., Smith, S. A., & Brewster, A. L. (2007). A comparison of pan trap and intensive net sampling techniques for documenting a bee (Hymenoptera: Apiformes) fauna. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 80(2), 179-181.

Rowe, L., Gibson, D., Bahlai, C. A., Gibbs, J., Landis, D. A., & Isaacs, R. (2020). Flower traits associated with the visitation patterns of bees. *Oecologia*.

Russo, L., Park, M., Gibbs, J., & Danforth, B. (2015). The challenge of accurately documenting bee species richness in agroecosystems: bee diversity in eastern apple orchards. *Ecology and Evolution*, 5(17), 3531-3540.

Salisbury, A., Armitage, J., Bostock, H., Perry, J., Tatchell, M., & Thompson, K. (2015). EDITOR'S CHOICE: Enhancing gardens as habitats for flower-visiting aerial insects (pollinators): should we plant native or exotic species?. *Journal of Applied Ecology*, 52(5), 1156-1164.

Samuelson, A. E., Gill, R. J., Brown, M. J., & Leadbeater, E. (2018). Lower bumblebee colony reproductive success in agricultural compared with urban environments. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1881), 20180807.

Sann, M., Niehuis, O., Peters, R. S., Mayer, C., Kozlov, A., Podsiadlowski, L., Bank, S., Meusemann, K., Misof, B., Bleidorn, C. & Ohl, M. (2018). Phylogenomic analysis of Apoidea sheds new light on the sister group of bees. *BMC Evolutionary Biology*, 18(1), 71.

Saure, C. (2005) Rote Liste und Gesamtartenliste der Bienen und Wespen (Hymenoptera part.) von Berlin mit Angaben zu den Ameisen. Rote Listen der gefährdeten Pflanzen und Tiere von Berlin (ed. by J. Schwarz), pp. 1–61.

Scheloske, H. W. (1973). Die Seidenbiene *Colletes daviesanus* Sm., ein Gebäudeschädling. *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzen-und Umweltschutz*, 46(8), 113-117.

Schindwein, C., Wittmann, D., Martins, C. F., Hamm, A., Siqueira, J. A., Schiffler, D., & Machado, I. C. (2005). Pollination of *Campanula rapunculus* L. (Campanulaceae): How much pollen flows into pollination and into reproduction of oligolectic pollinators?. *Plant Systematics and Evolution*, 250(3-4), 147-156.

Sheffield, C. S., Pindar, A., Packer, L., & Kevan, P. G. (2013). The potential of cleptoparasitic bees as indicator taxa for assessing bee communities. *Apidologie*, 44(5), 501-510.

Sick, M., Ayasse, M., Tengö, J., Engels, W., Lübke, G., & Francke, W. (1994). Host-parasite relationships in six species of Sphecoid bees and their halictid hosts: Nest intrusion, intranidal behavior, and Dufour's gland volatiles (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of Insect Behavior*, 7(1), 101–117.

Sirohi, M. H., Jackson, J., Edwards, M., & Ollerton, J. (2015). Diversity and abundance of solitary and primitively eusocial bees in an urban centre: a case study from Northampton (England). *Journal of Insect Conservation*, 19(3), 487-500.

Sivakoff, F. S., Prajzner, S. P., & Gardiner, M. M. (2020). Urban heavy metal contamination limits bumble bee colony growth. *Journal of Applied Ecology*.

Smith, M. R., Singh, G. M., Mozaffarian, D., & Myers, S. S. (2015). Effects of decreases of animal pollinators on human nutrition and global health: a modelling analysis. *The Lancet*, 386(10007), 1964-1972.

Smyth, G., Hu, Y., Dunn, P., Phipson, B., & Chen, Y. (2013). statmod: Statistical modeling. R package version, 1(4), 17.

Sonnay, V., & Pellet, J. (2016). Inventaire des pollinisateurs d'une toiture végétalisée urbaine. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 95, 6.

SPW (2013). Plan Maya : un bon plan pour protéger nos abeilles. SPW | Éditions, Bonnes pratiques. Édité par la Direction générale opérationnelle de l'Agriculture, des Ressources naturelles et de l'Environnement (DGO3). 20pp

Stanley, D. A., Russell, A. L., Morrison, S. J., Rogers, C., & Raine, N. E. (2016). Investigating the impacts of field-realistic exposure to a neonicotinoid pesticide on bumblebee foraging, homing ability and colony growth. *Journal of Applied Ecology*, 53(5), 1440-1449.

Stelzer, R. J., Chittka, L., Carlton, M., & Ings, T. C. (2010). Winter active bumblebees (*Bombus terrestris*) achieve high foraging rates in urban Britain. *PLoS One*, 5(3).

Switzer, C. M., & Combes, S. A. (2016). The neonicotinoid pesticide, imidacloprid, affects *Bombus impatiens* (bumblebee) sonication behavior when consumed at doses below the LD50. *Ecotoxicology*, 25(6), 1150-1159.

Symonds, M. R., & Moussalli, A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 13-21.

Szabo, N. D., Colla, S. R., Wagner, D. L., Gall, L. F., & Kerr, J. T. (2012). Do pathogen spillover, pesticide use, or habitat loss explain recent North American bumblebee declines?. *Conservation Letters*, 5(3), 232-239.

Szentgyörgyi, H., Blinov, A., Eremeeva, N., Luzyanin, S., Grzes, I. M., & Woyciechowski, M. (2011). BUMBLEBEES(BOMBIDAE) ALONG POLLUTION GRADIENT- HEAVY METAL ACCUMULATION, SPECIES DIVERSITY, AND NOSEMA BOMBI INFECTION LEVEL. *Polish Journal of Ecology*, 59(3), 599-610.

Szentgyörgyi, H., Morón, D., Nawrocka, A., Tofilski, A., & Woyciechowski, M. (2017). Forewing structure of the solitary bee *Osmia bicornis* developing on heavy metal pollution gradient. *Ecotoxicology*, 26(8), 1031-1040.

Szigeti, V., Kőrösi, Á., Harnos, A., Nagy, J., & Kis, J. (2016, September). Comparing two methods for estimating floral resource availability for insect pollinators in semi-natural habitats. In *Annales de la Société entomologique de France (NS)* (Vol. 52, No. 5, pp. 289-299). Taylor & Francis.

Team, R. C. (2017). R: A Language and Environment for Statistical Computing. 887 R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www>, 888.

Terzo, M., & Rasmont, P. (2016). Clé des genres d'apoïdes d'Europe Occidentale.

Tesoriero, D., Maccagnani, B., Santi, F., & Celli, G. (2003). Toxicity of three pesticides on larval instars of *Osmia cornuta*: preliminary results. *Bulletin of Insectology*, 56(1), 169-171.

Theodorou, P., Albig, K., Radzevičiūtė, R., Settele, J., Schweiger, O., Murray, T. E., & Paxton, R. J. (2017). The structure of flower visitor networks in relation to pollination across an agricultural to urban gradient. *Functional Ecology*, 31(4), 838-847.

Theodorou, P., Radzevičiūtė, R., Lentendu, G., Kahnt, B., Husemann, M., Bleidorn, C., ... & Murray, T. E. (2020). Urban areas as hotspots for bees and pollination but not a panacea for all insects. *Nature Communications*, 11(1), 1-13.

Thioulouse, J., Dray, S., Dufour, A. B., Siberchicot, A., Jombart, T., & Pavoine, S. (2018). Multivariate analysis of ecological data with ade4. New York, Dordrecht, London, Heidelberg: Springer.

Tommasi, D., Miro, A., Higo, H. A., & Winston, M. L. (2004). Bee diversity and abundance in an urban setting. *The Canadian Entomologist*, 136(6), 851-869.

Tonietto, R., Fant, J., Ascher, J., Ellis, K., & Larkin, D. (2011). A comparison of bee communities of Chicago green roofs, parks and prairies. *Landscape and Urban Planning*, 103(1), 102-108.

Torchio, P. F. (1983). The effects of field applications of naled and trichlorfon on the alfalfa leafcutting bee, *Megachile rotundata* (Fabricius). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 62-68.

Tosi, S., Démares, F. J., Nicolson, S. W., Medrzycki, P., Pirk, C. W., & Human, H. (2016). Effects of a neonicotinoid pesticide on thermoregulation of African honey bees (*Apis mellifera scutellata*). *Journal of Insect Physiology*, 93, 56-63.

Toubeau, C. (1989). L'entomofaune circulante du versant sud du terroir Héribus. (Orthoptères, Lépidoptères, Diptères Syrphidae, Hyménoptères) 1ère contribution. Mémoire de licence en Zoologie. Mons, Belgium: Université de l'Etat à Mons.

Trusilova, K., Jung, M., Churkina, G., Karstens, U., Heimann, M., & Claussen, M. (2008). Urbanization impacts on the climate in Europe: Numerical experiments by the PSU-NCAR Mesoscale Model (MM5). *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 47(5), 1442-1455.

Twerd, L., & Banaszak-Cibicka, W. (2019). Wastelands: their attractiveness and importance for preserving the diversity of wild bees in urban areas. *Journal of insect conservation*, 23(3), 573-588.

Van der Perre, R., Bythell, S., Bogaert, P., Claessens, H., Ridremont, F., Tricot, C., Vincke, C. & Ponette, Q. (2017) La carte bioclimatique de Wallonie : un nouveau découpage écologique du territoire pour le choix des essences forestières. FORÊT.NATURE n° 135, Avril-mai-Juin 2015.

Vanderplanck, M., Moerman, R., Rasmont, P., Lognay, G., Wathelet, B., Wattiez, R., & Michez, D. (2014). How does pollen chemistry impact development and feeding behaviour of polylectic bees?. *PloS one*, 9(1).

Vanderplanck, M., Martinet, B., Carneiro, L. G., Rasmont, P., Barraud, A., Renaudeau, C., & Michez, D. (2019). Ensuring access to high-quality resources reduces the impacts of heat stress on bees. *Scientific reports*, 9(1), 1-10.

Vanderplanck, M., Gilles, H., Nonclercq, D., Duez, P., & Gerbaux, P. (2020). Asteraceae Paradox: Chemical and Mechanical Protection of *Taraxacum* Pollen. *Insects*, 11(5), 304.

Vanhuyse S, Depireux J, Wolff E. (2006). Etude de l'évolution de l'imperméabilisation du sol en région de Bruxelles-Capitale. Université Libre de Bruxelles, IGEAT: Brussels, Belgium; 60.

Verbeek, T., Boussauw, K., & Pisman, A. (2014). Presence and trends of linear sprawl: Explaining ribbon development in the north of Belgium. *Landscape and urban planning*, 128, 48-59.

Vereecken, N. (2017). Découvrir & protéger nos abeilles sauvages. Grenoble: Glénat.

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.

Vray, S., Rollin, O., Rasmont, P., Dufrêne, M., Michez, D., & Dendoncker, N. (2019). A century of local changes in bumblebee communities and landscape composition in Belgium. *Journal of insect conservation*, 23(3), 489-501.

Wang, Y., Zhu, Y. C., & Li, W. (2020). Interaction patterns and combined toxic effects of acetamiprid in combination with seven pesticides on honey bee (*Apis mellifera* L.). *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 190, 110100.

Wenzel, A., Grass, I., Belavadi, V. V., & Tscharntke, T. (2019). How urbanization is driving pollinator diversity and pollination—A systematic review. *Biological Conservation*, 108321.

Westerkamp, C. H. (1996). Pollen in bee-flower relations some considerations on melittophily. *Botanica Acta*, 109(4), 325-332.

Westphal, C., Bommarco, R., Carré, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T., ... & Vaissière, B. E. (2008). Measuring bee diversity in different European habitats and biogeographical regions. *Ecological monographs*, 78(4), 653-671.

Whitehorn, P. R., Tinsley, M. C., Brown, M. J., Darvill, B., & Goulson, D. (2009). Impacts of inbreeding on bumblebee colony fitness under field conditions. *BMC Evolutionary Biology*, 9(1), 152.

Williams, N. M., Minckley, R. L., & Silveira, F. A. (2001). Variation in native bee faunas and its implications for detecting community changes. *Conservation ecology*, 5(1).

Willmer, P. (2011). *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press.

Wilson, C. J., & Jamieson, M. A. (2019). The effects of urbanization on bee communities depends on floral resource availability and bee functional traits. *PloS one*, 14(12).

Wilson, J. S., Griswold, T., & Messinger, O. J. (2008). Sampling bee communities (Hymenoptera: Apiformes) in a desert landscape: are pan traps sufficient?. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 81(3), 288-300.

Winfree, R., & Kremen, C. (2009). Are ecosystem services stabilized by differences among species? A test using crop pollination. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1655), 229-237.

Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D. P., LeBuhn, G., & Aizen, M. A. (2009). A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, 90(8), 2068-2076.

Winfree, R., Griswold, T., & Kremen, C. (2007). Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation biology*, 21(1), 213-223.

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.

Wojcik, V. A. (2009). *Bees in urban landscapes: An investigation of habitat utilization* (Doctoral dissertation, UC Berkeley).

Zambra, E. & Martinet, B. & Brasero, N. & Michez, D. & Rasmont, P. (2020). Hyperthermic stress resistance of bumblebee males: Test case of Belgian species. *Apidologie*. Accepted.

Zanette, L. R. S., Martins, R. P., & Ribeiro, S. P. (2005). Effects of urbanization on Neotropical wasp and bee assemblages in a Brazilian metropolis. *Landscape and Urban Planning*, 71(2-4), 105-121.

Zayed, A. (2009). Bee genetics and conservation. *Apidologie*, 40(3), 237-262.

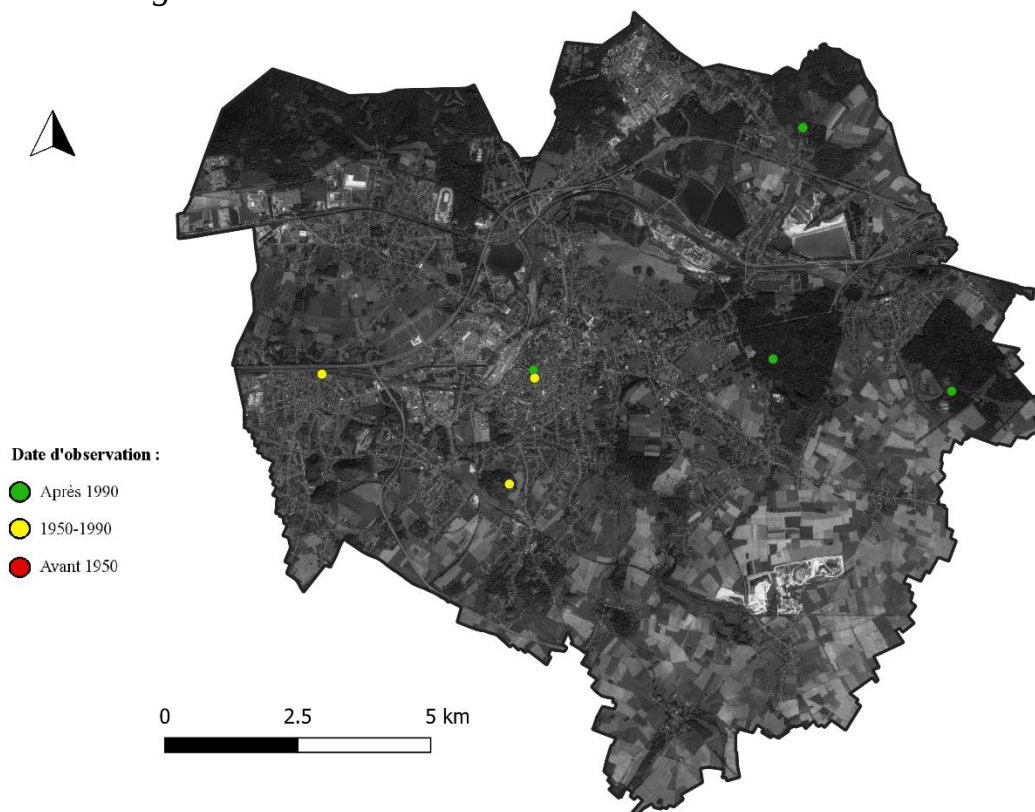
Zurbuchen, A., Cheesman, S., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., & Dorn, S. (2010a). Long foraging distances impose high costs on offspring production in solitary bees. *Journal of Animal Ecology*, 79(3), 674-681.

Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., & Dorn, S. (2010b). Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation*, 143(3), 669-676.

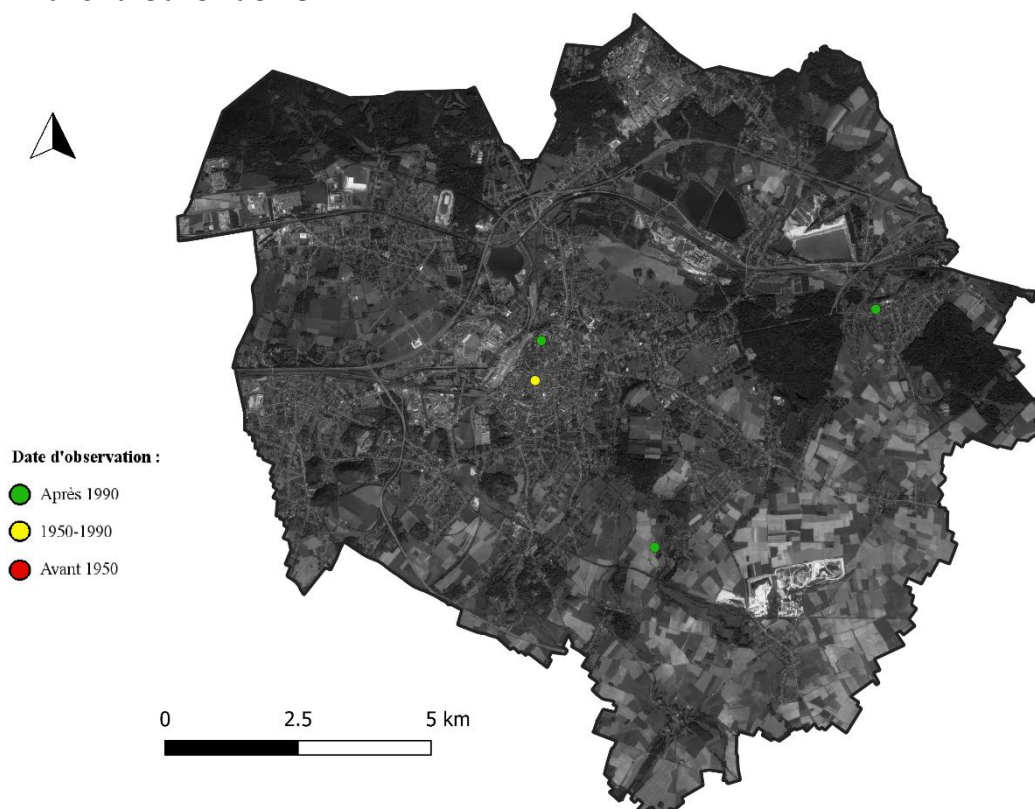
9. Annexes

9.1. Atlas

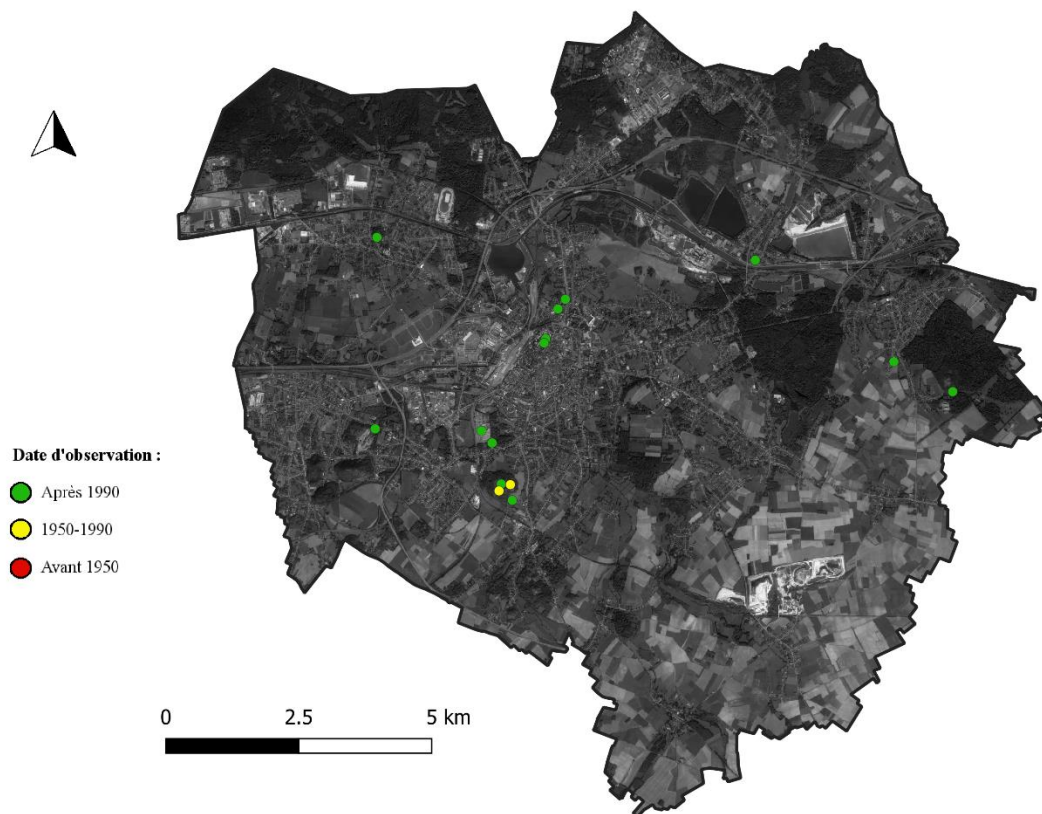
Andrena angustior



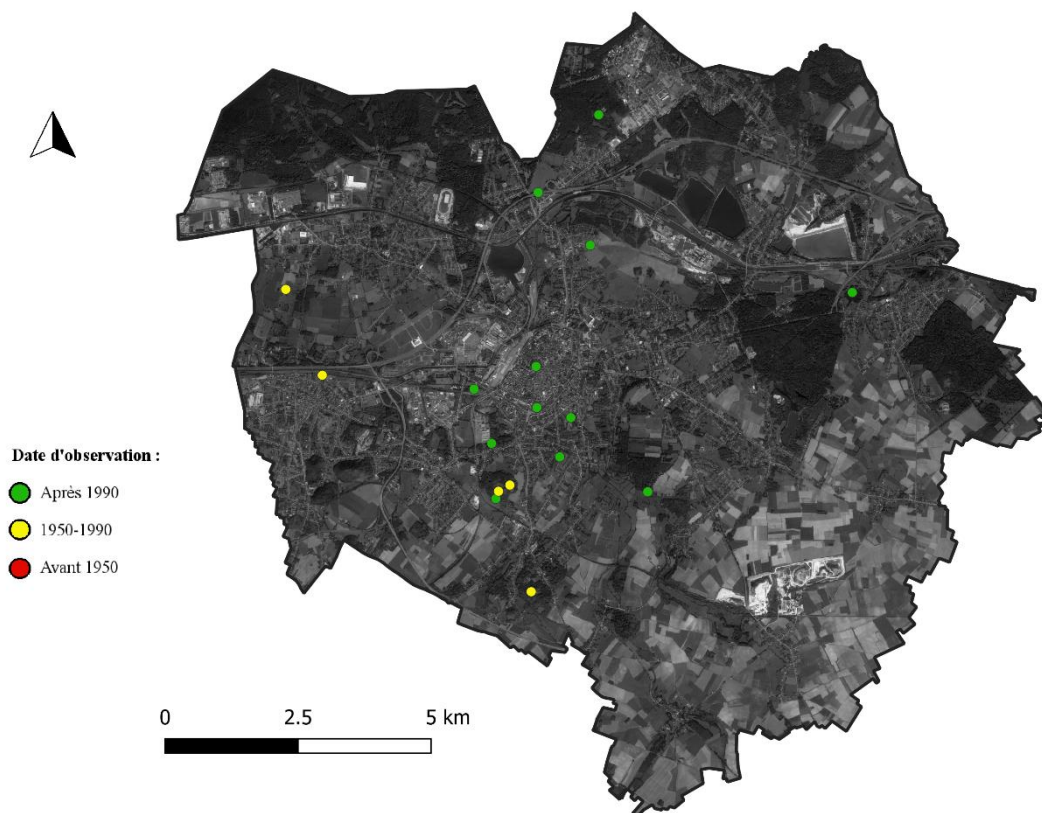
Andrena barbilabris



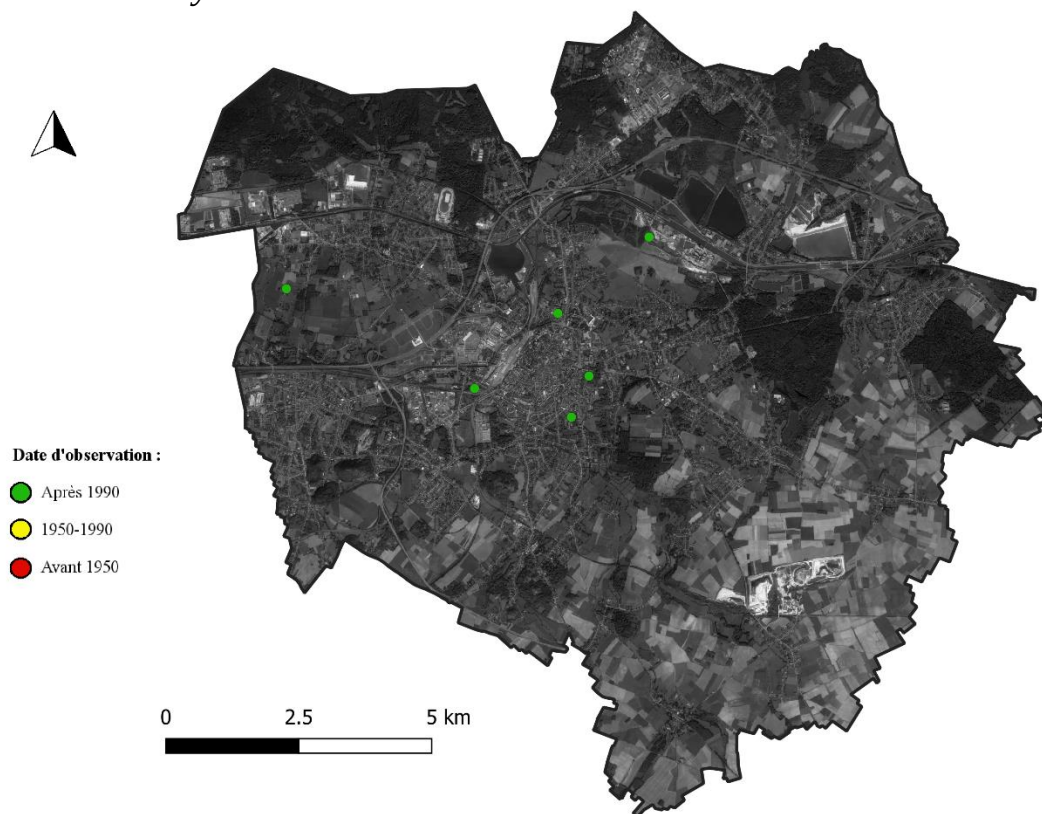
Andrena bicolor



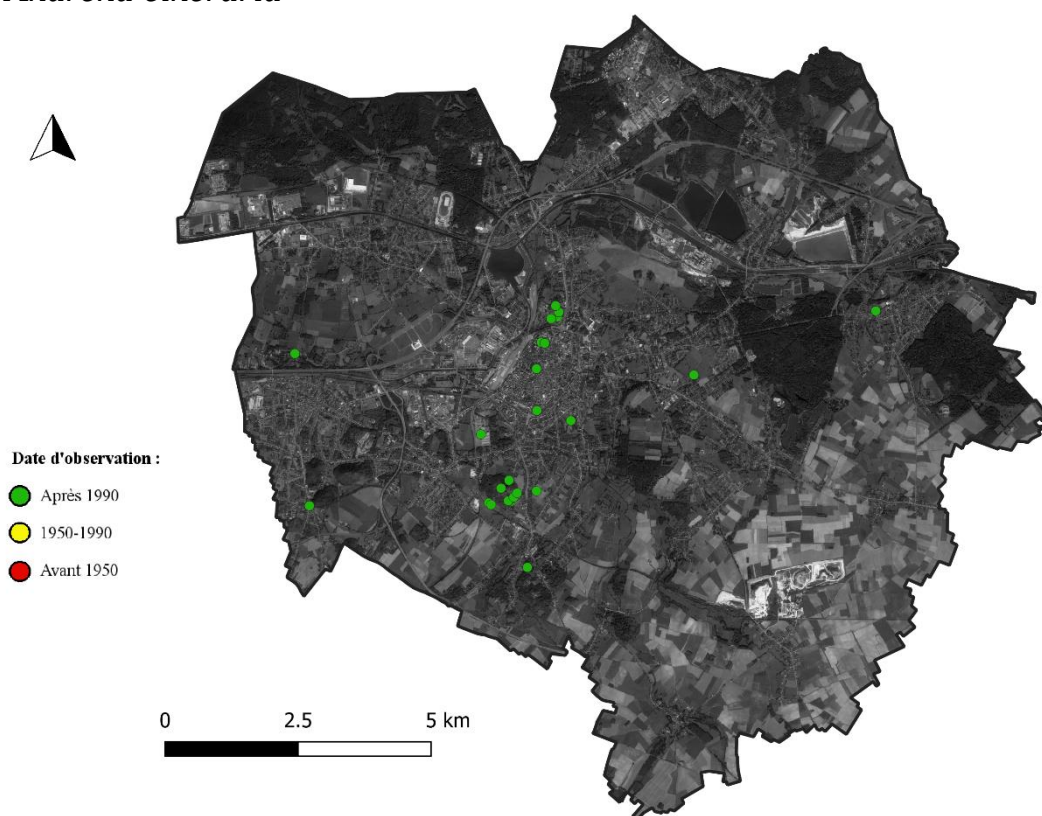
Andrena carantonica



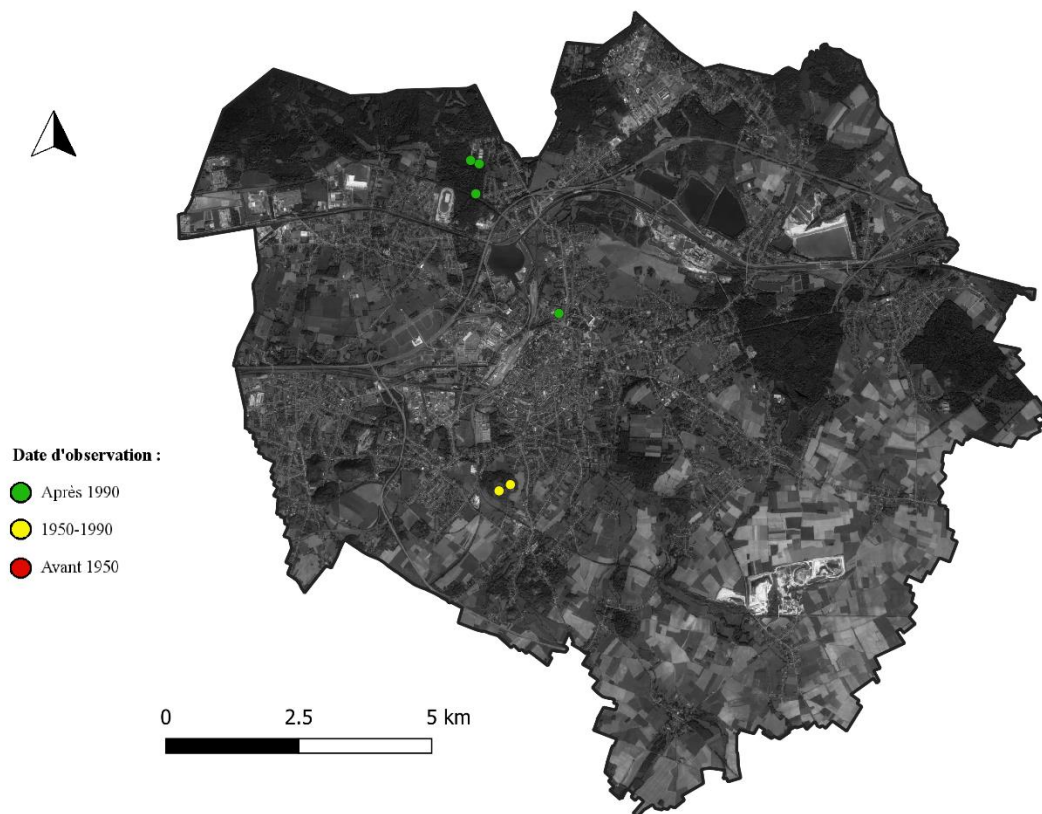
Andrena chrysosceles



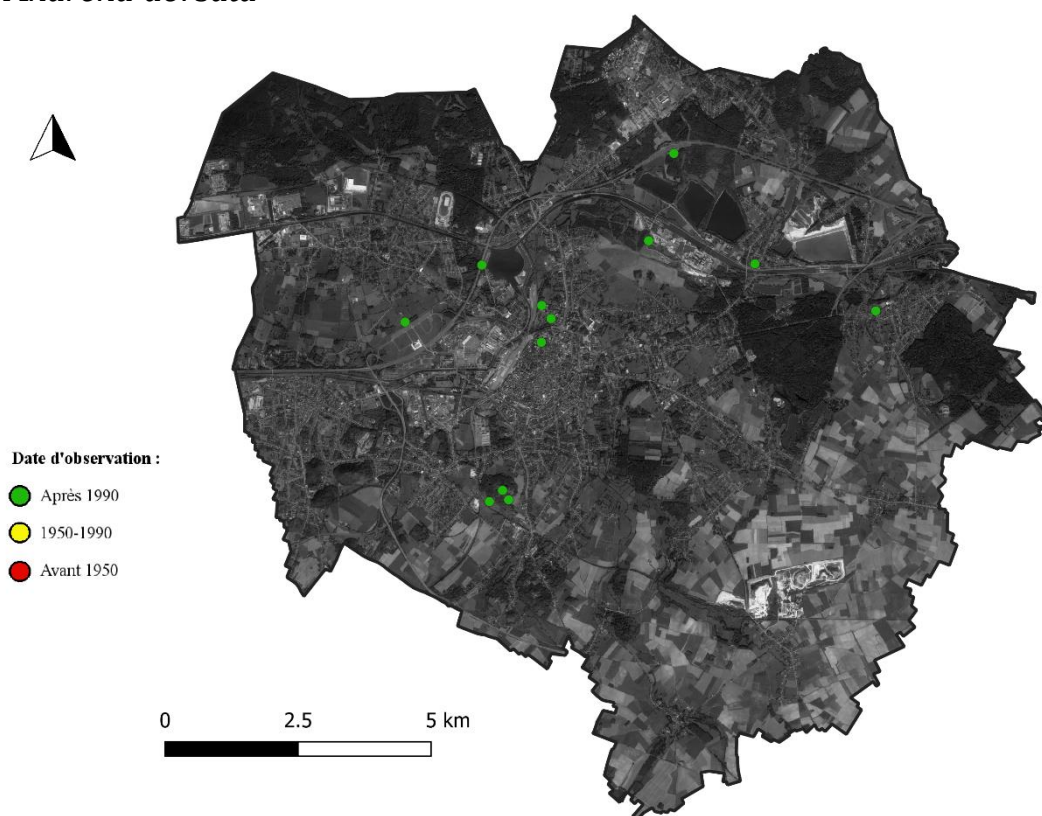
Andrena cineraria



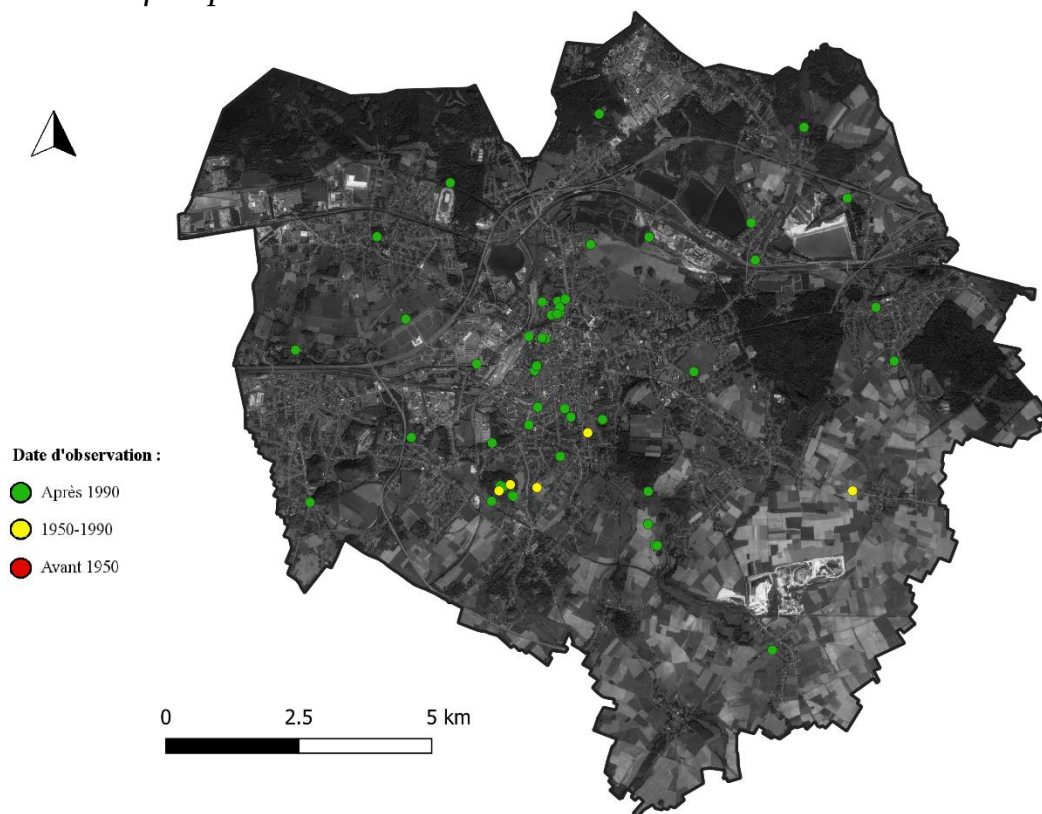
Andrena clarkella



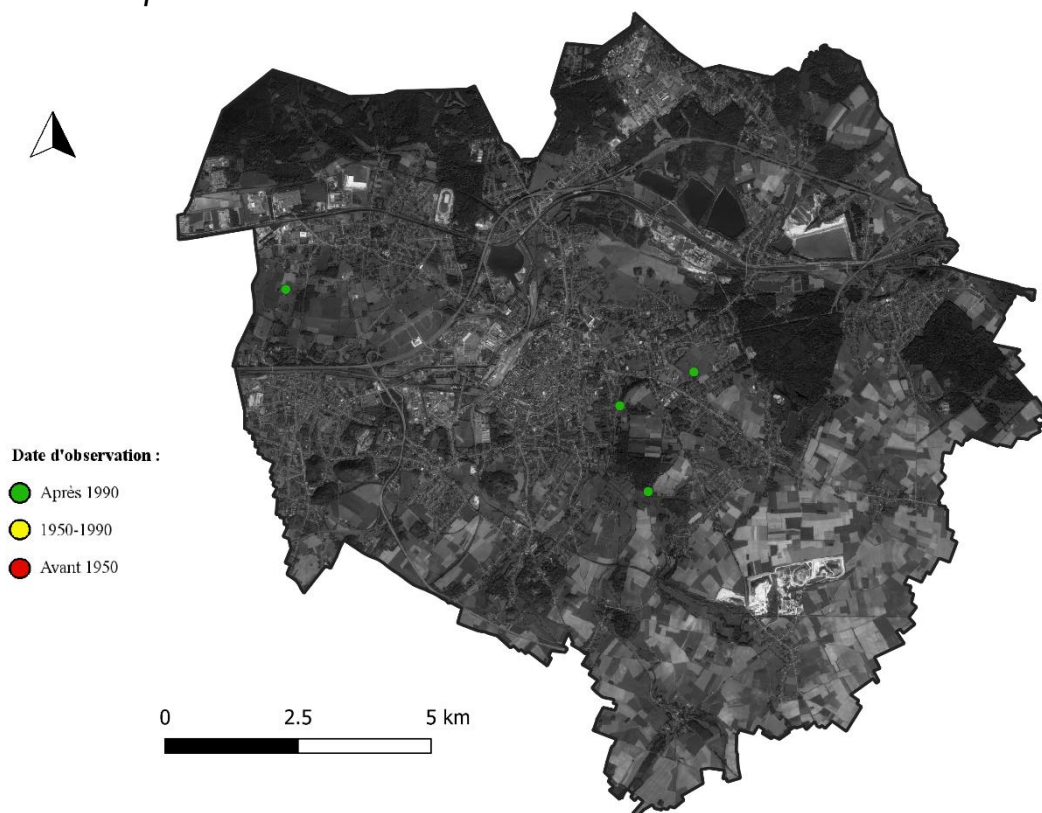
Andrena dorsata



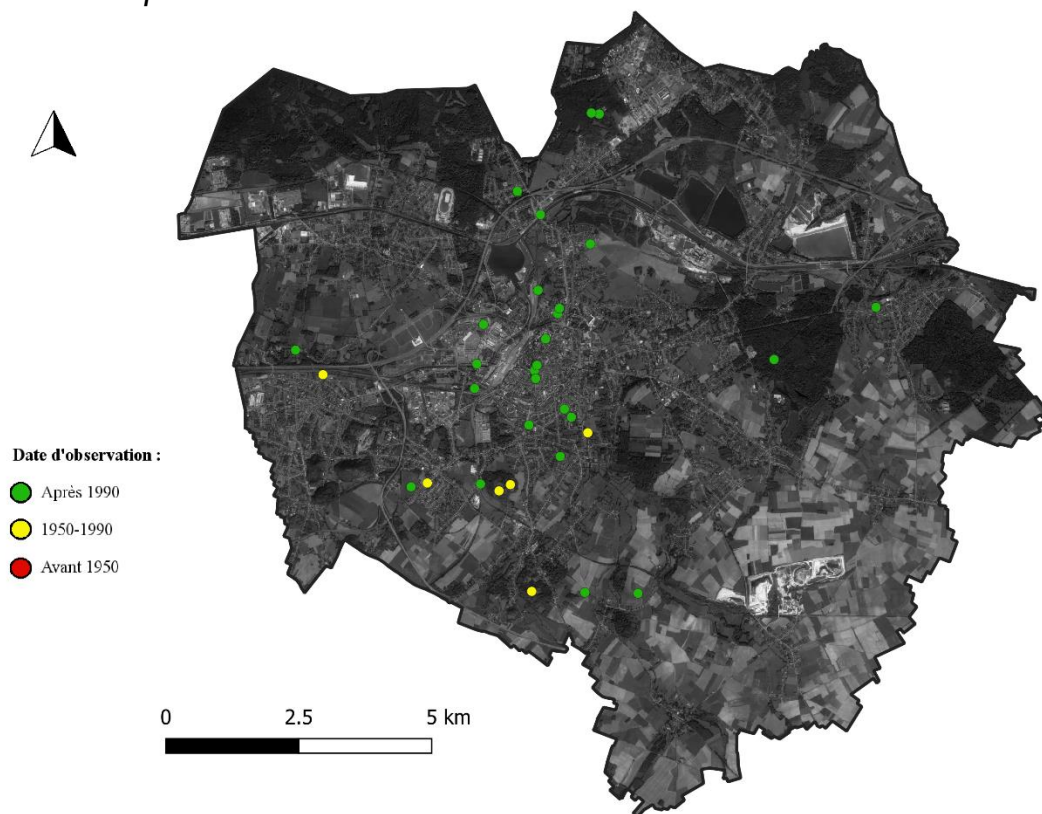
Andrena flavipes



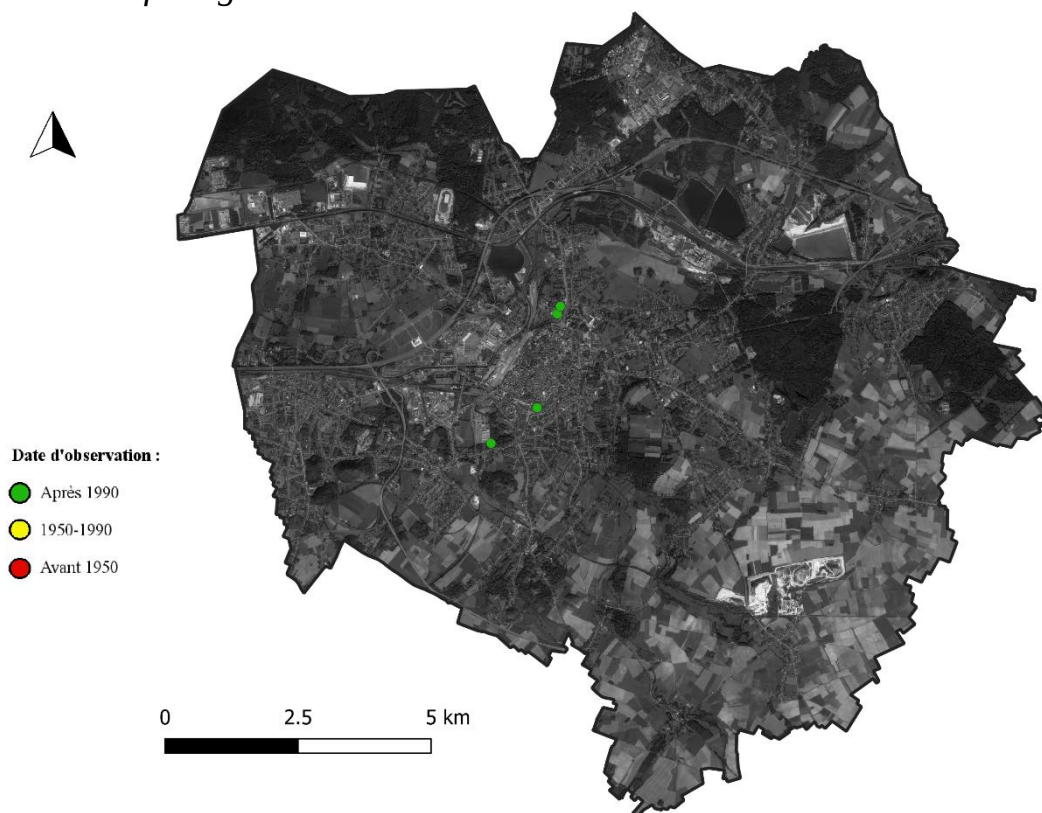
Andrena florea



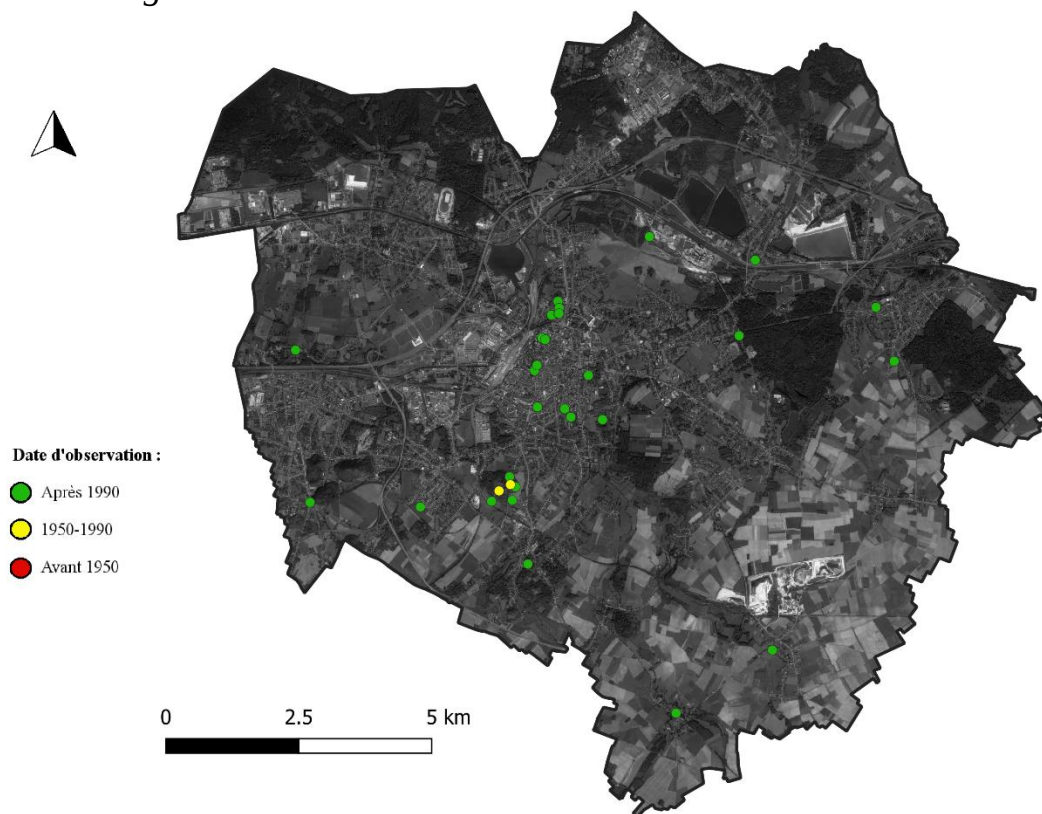
Andrena fulva



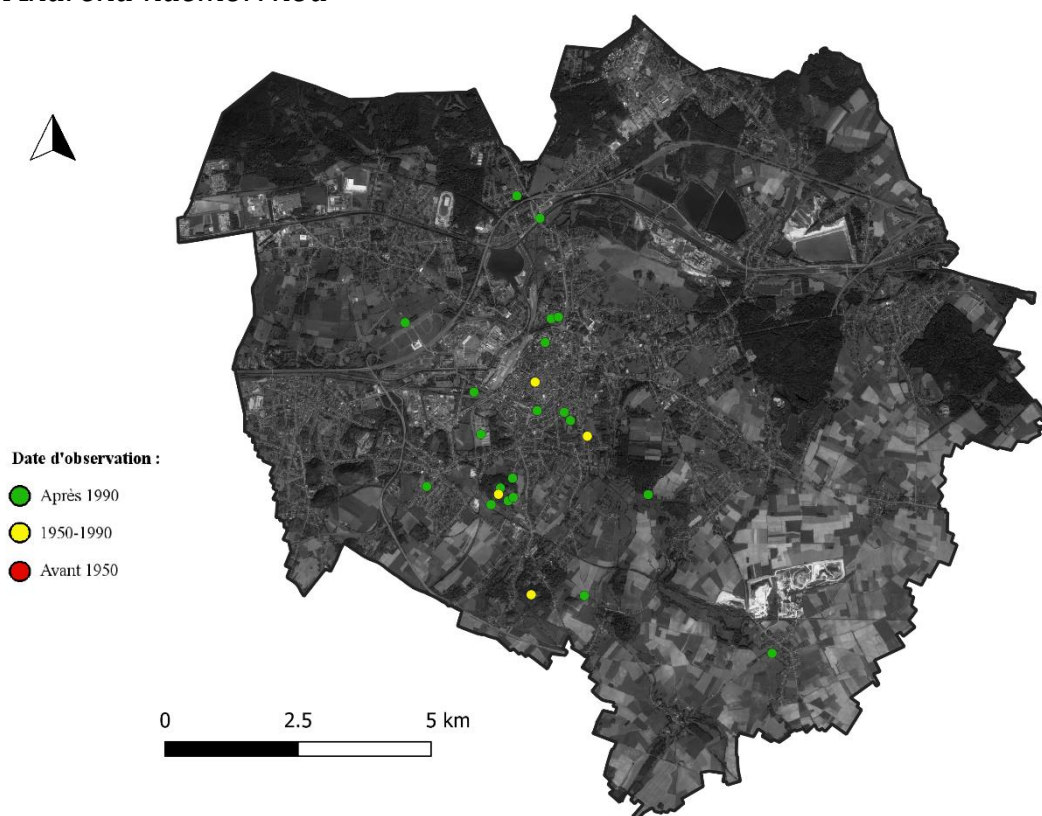
Andrena fulvago



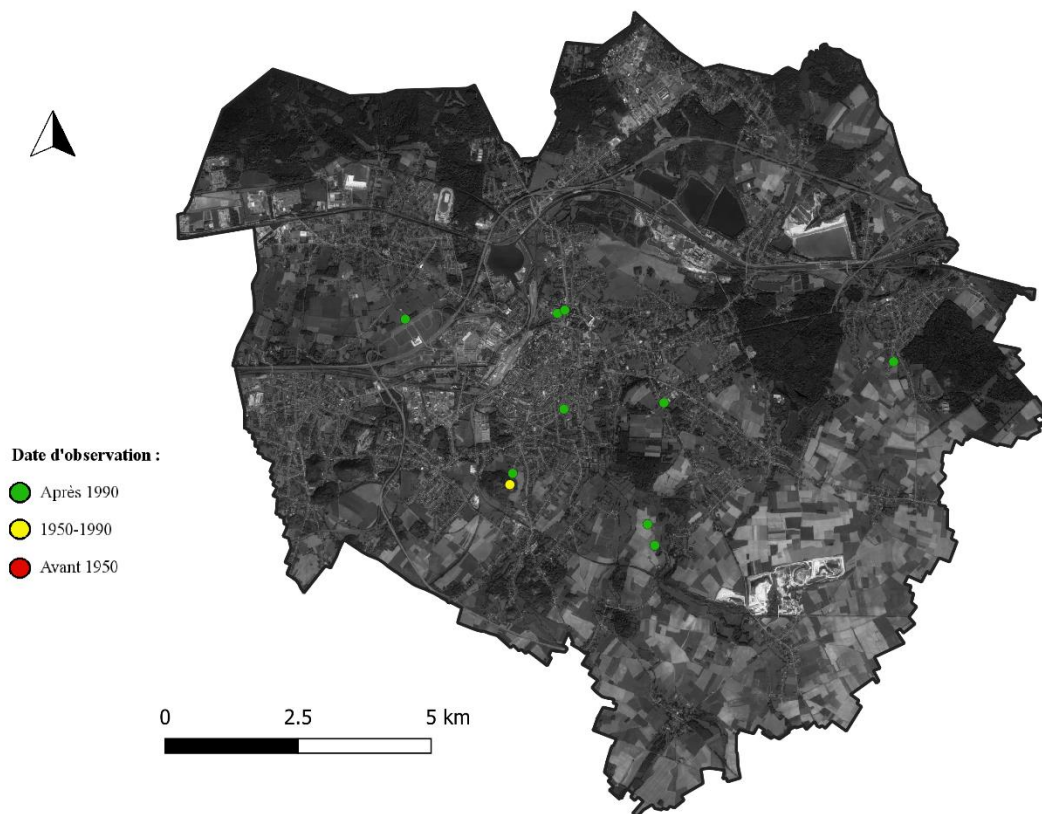
Andrena gravida



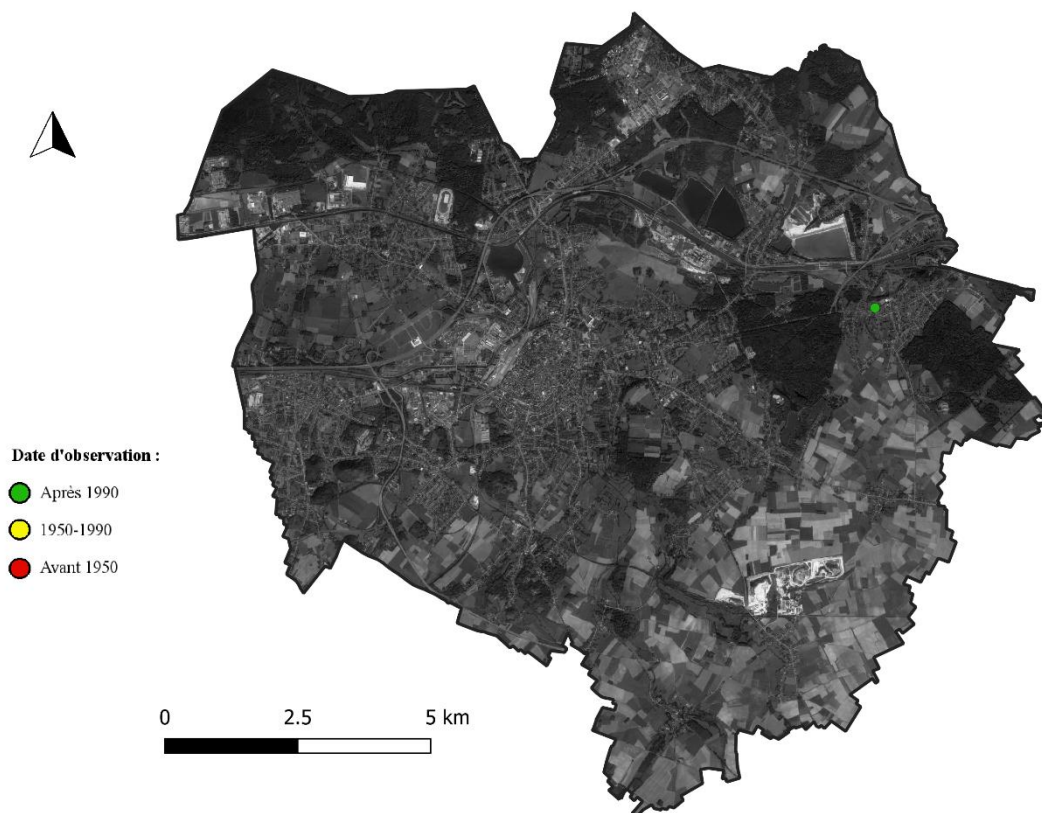
Andrena haemorrhoa



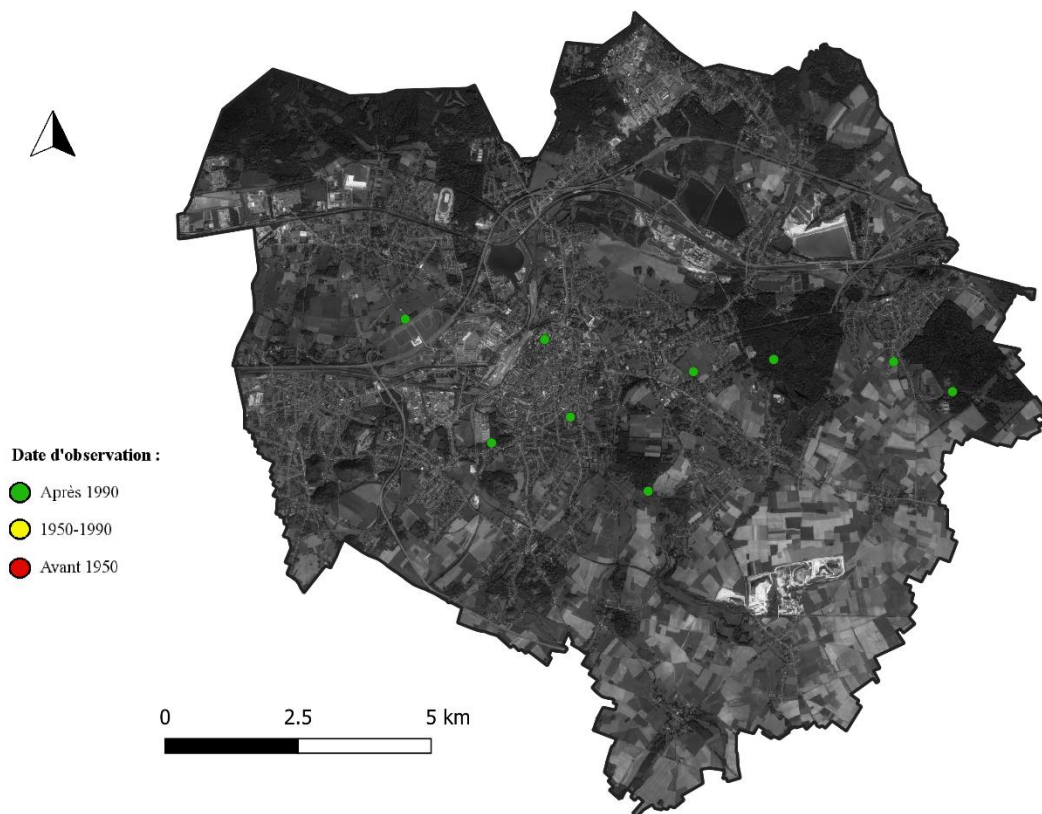
Andrena humilis



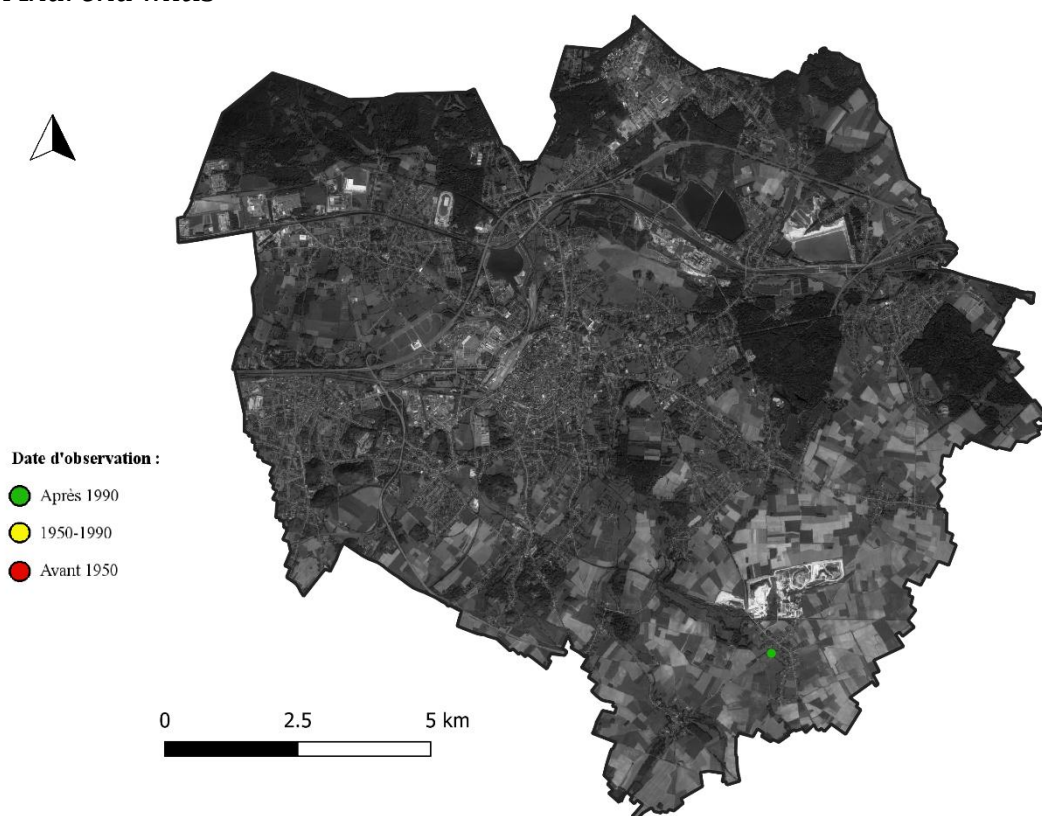
Andrena labiata



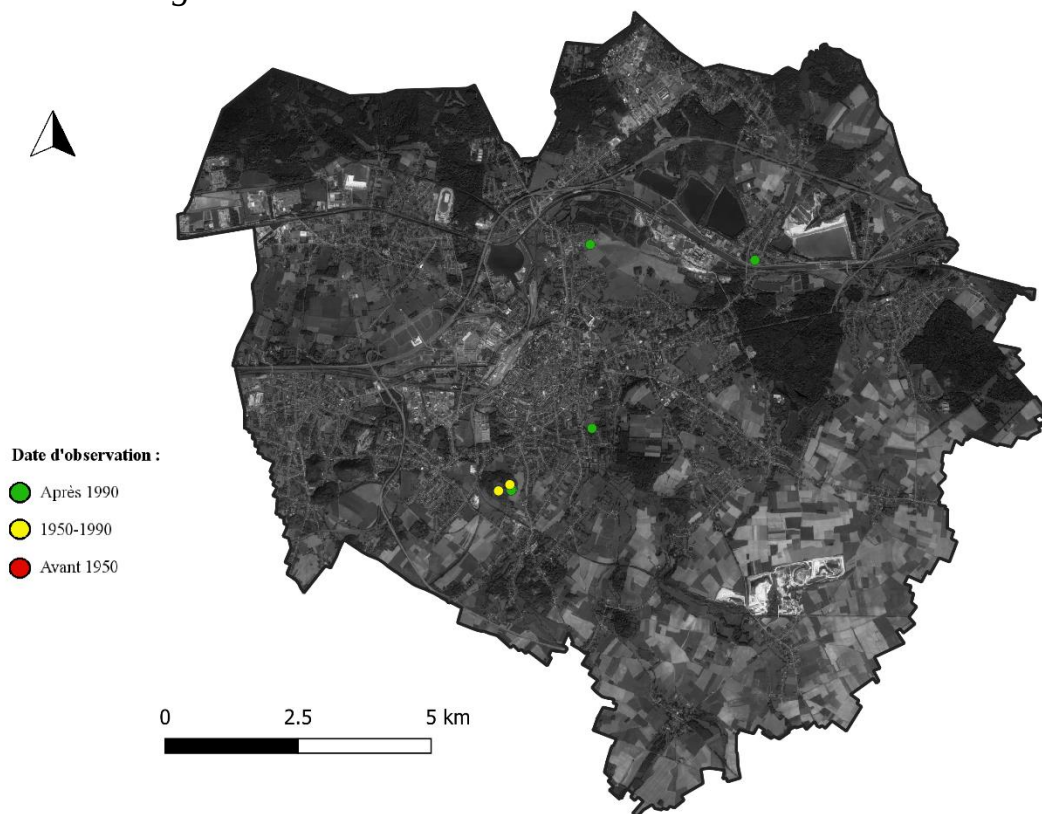
Andrena minutula



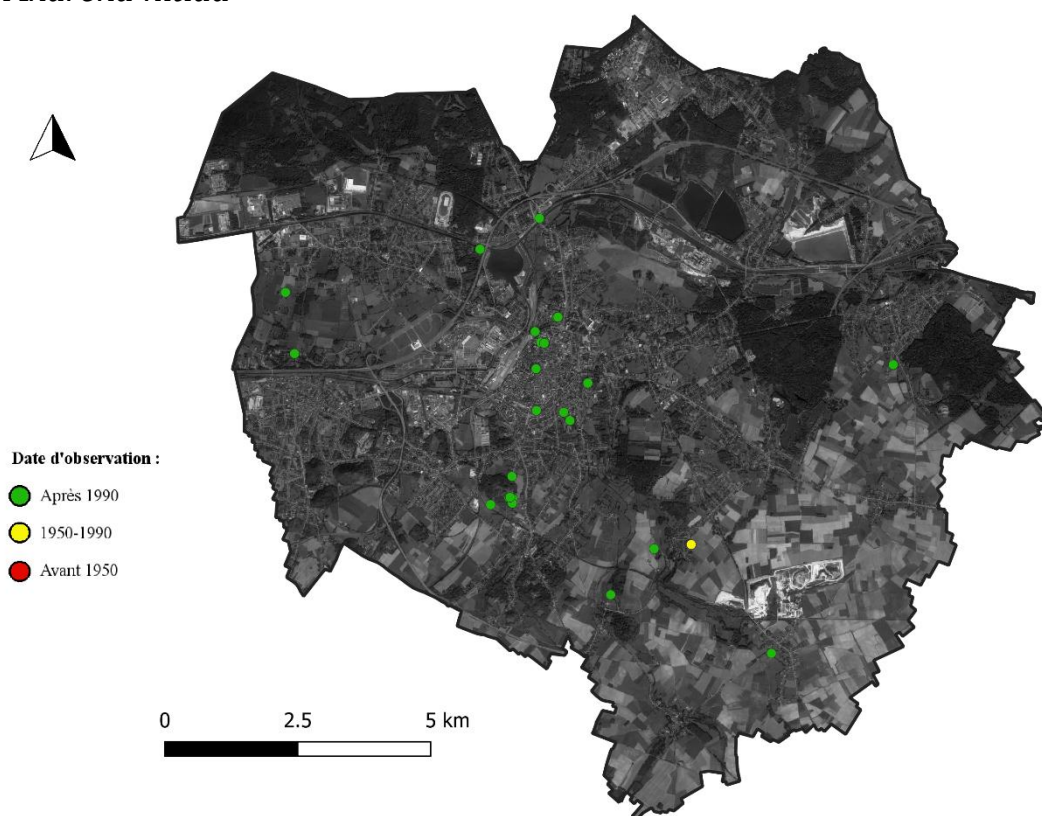
Andrena mitis



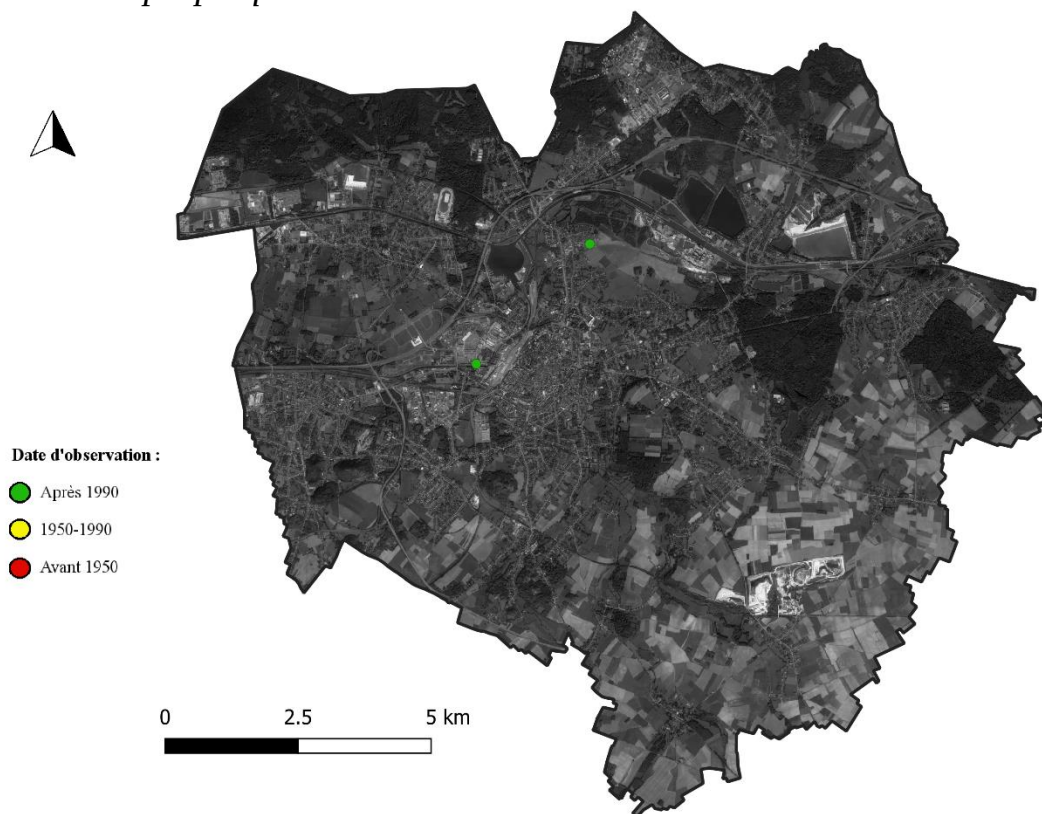
Andrena nigroaenea



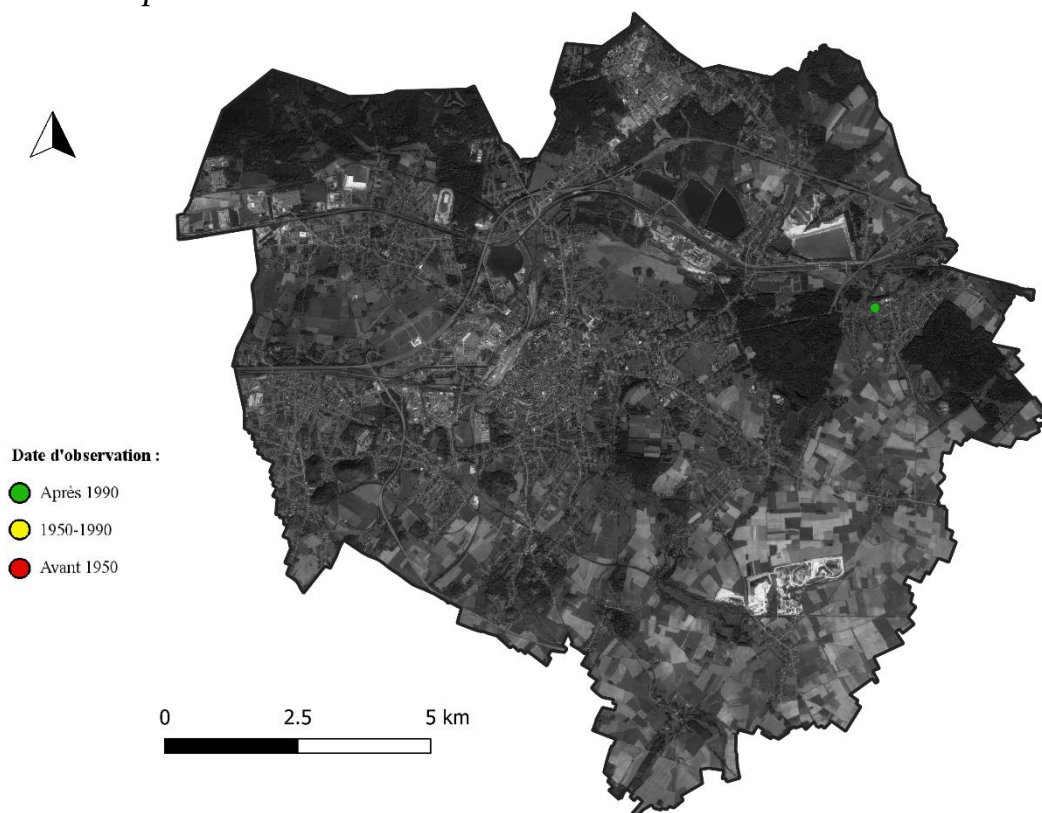
Andrena nitida



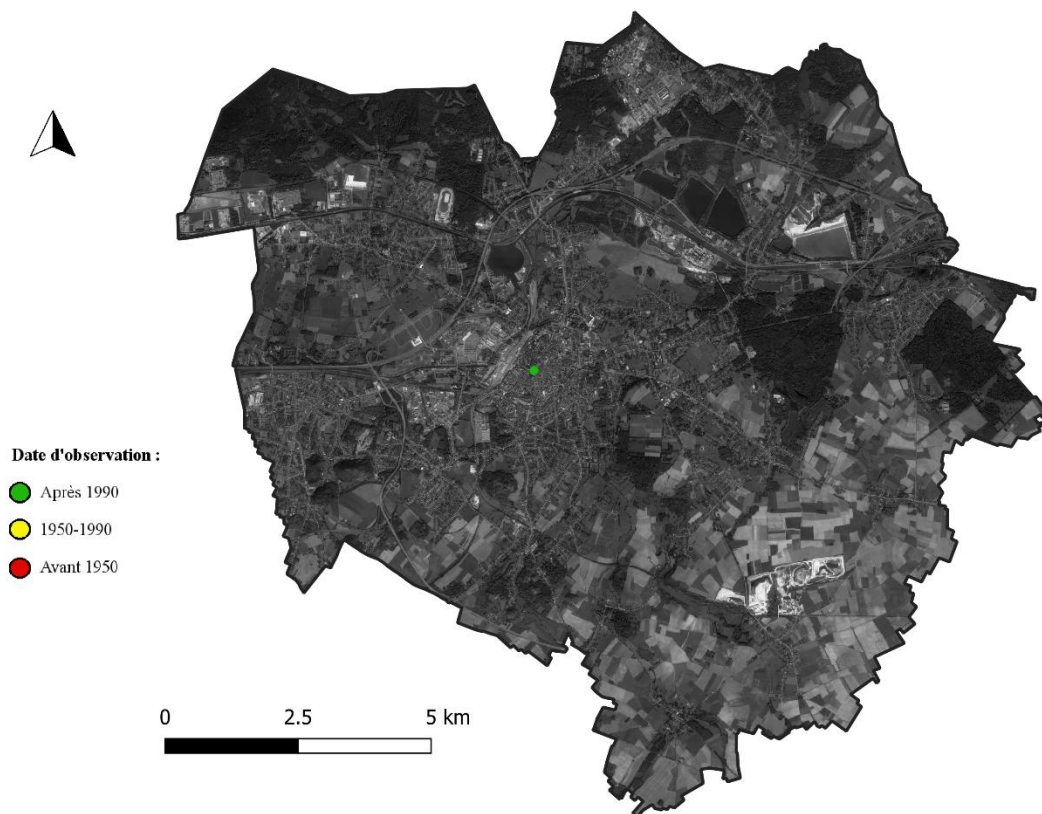
Andrena propinqua



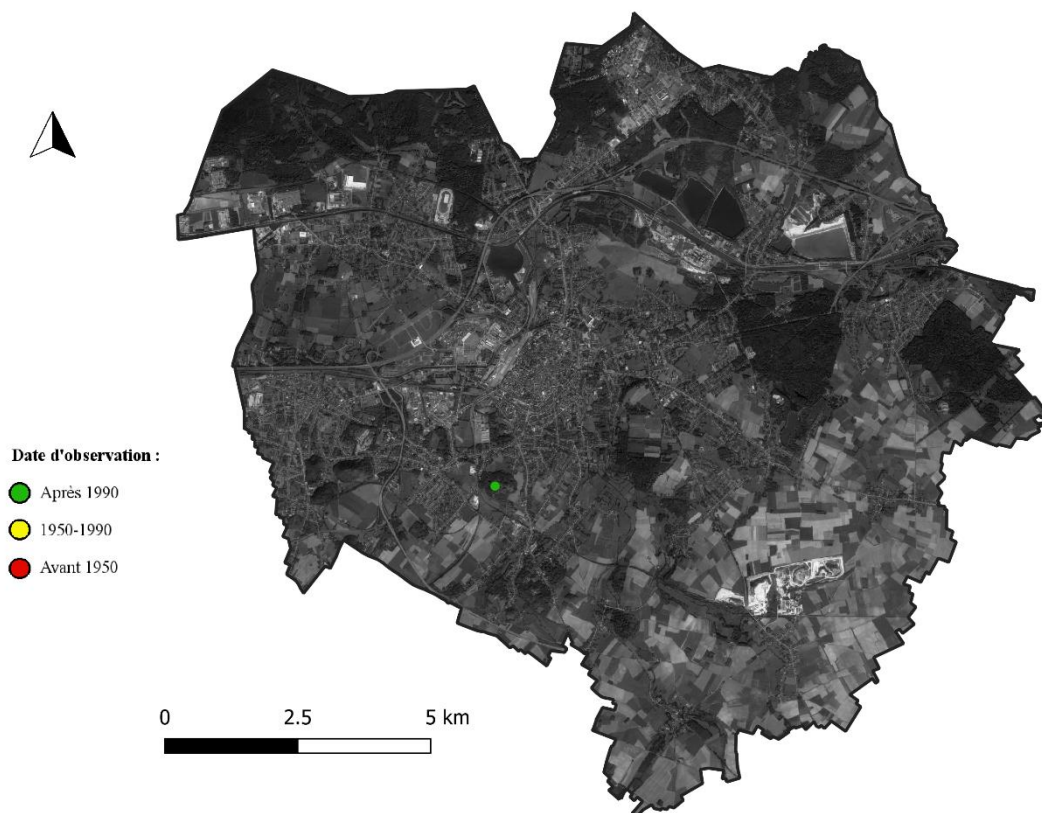
Andrena proxima



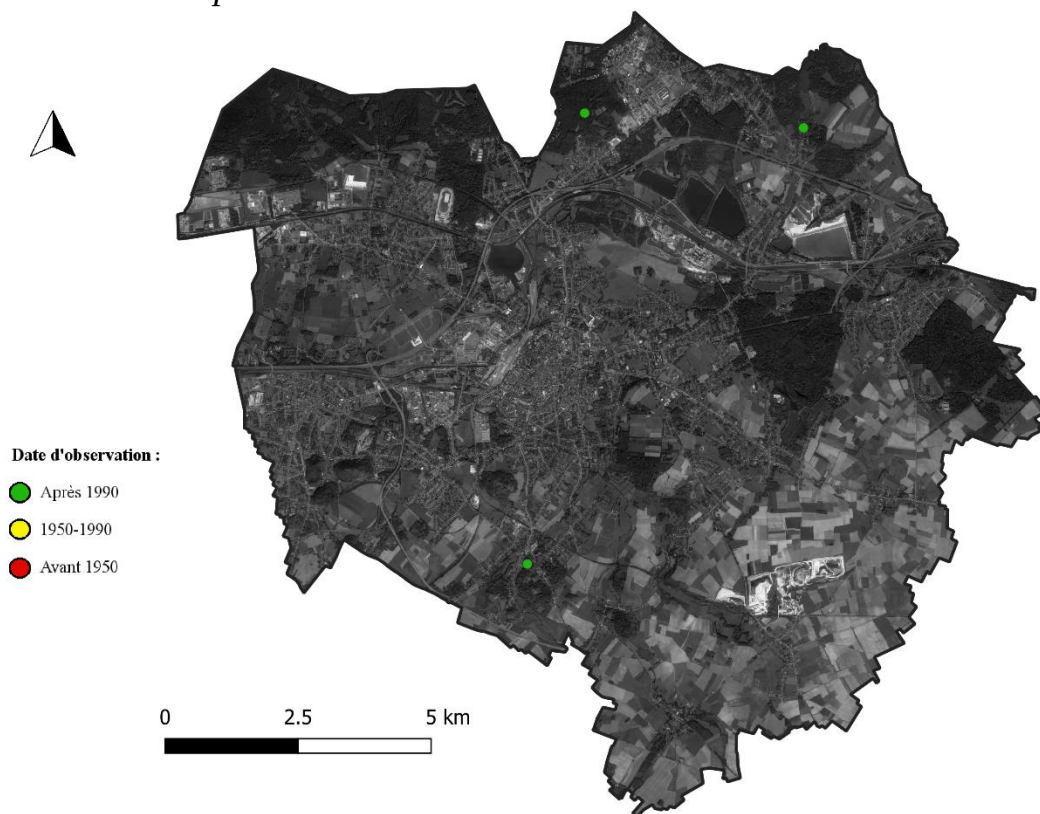
Andrena semilaevis



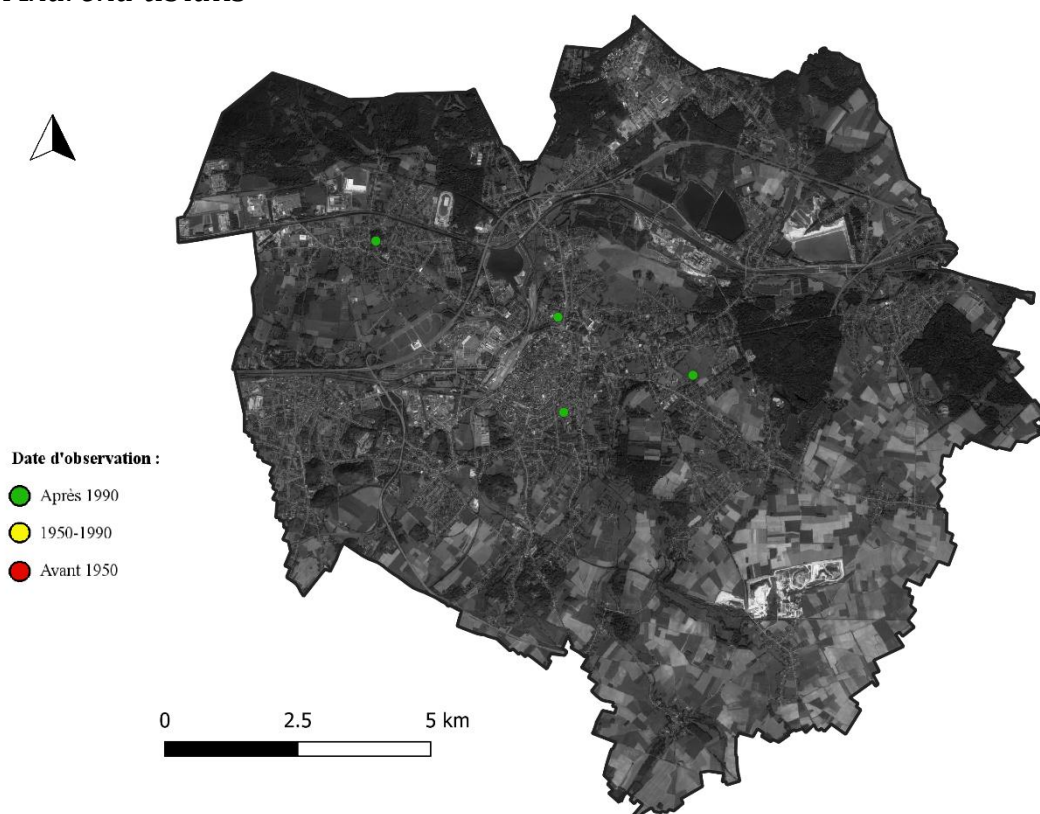
Andrena strohmei



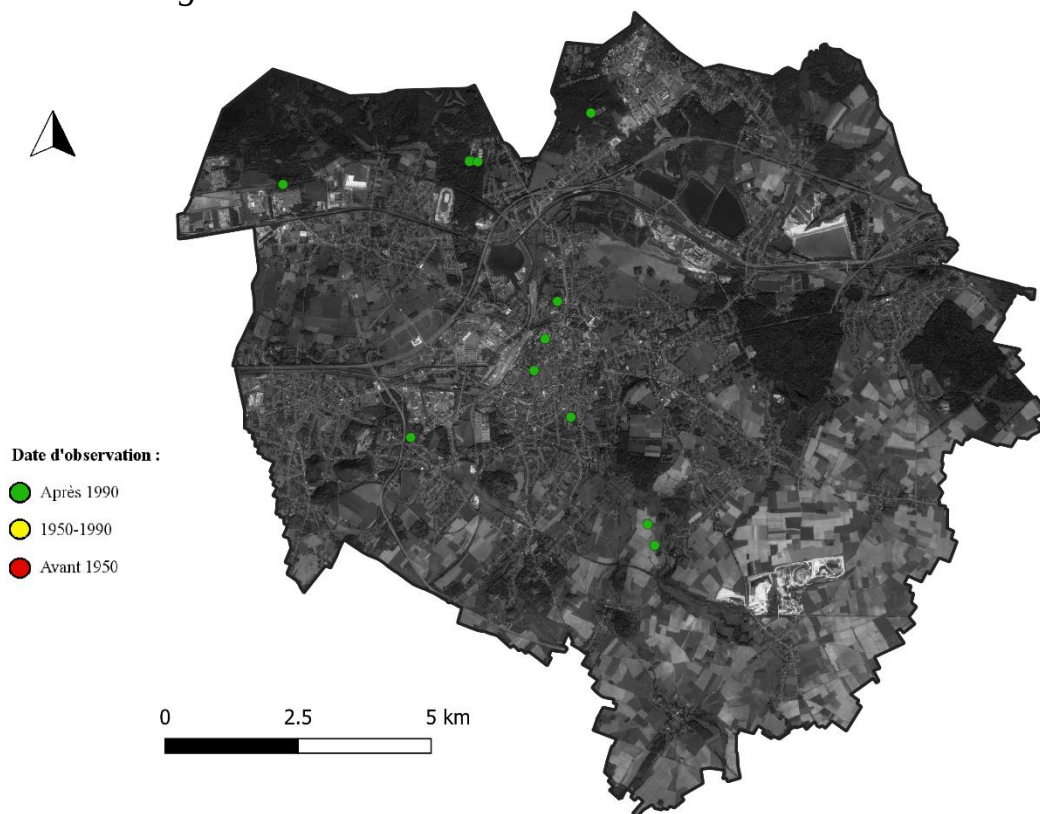
Andrena subopaca



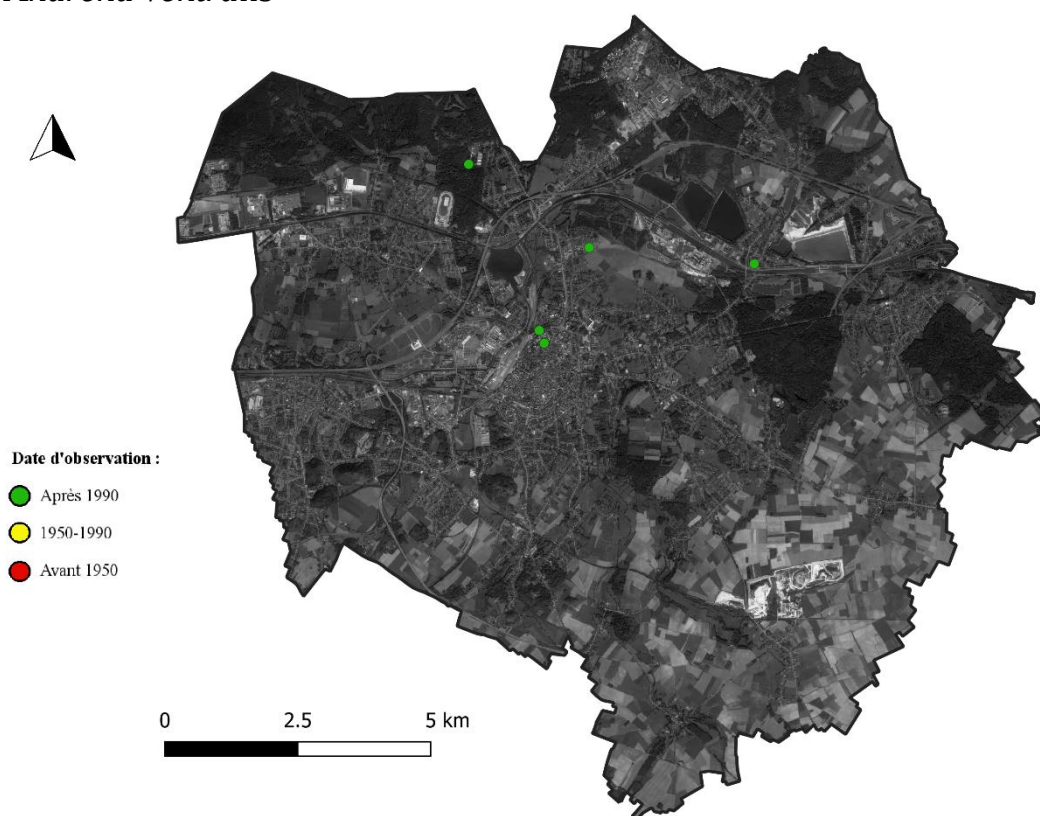
Andrena tibialis



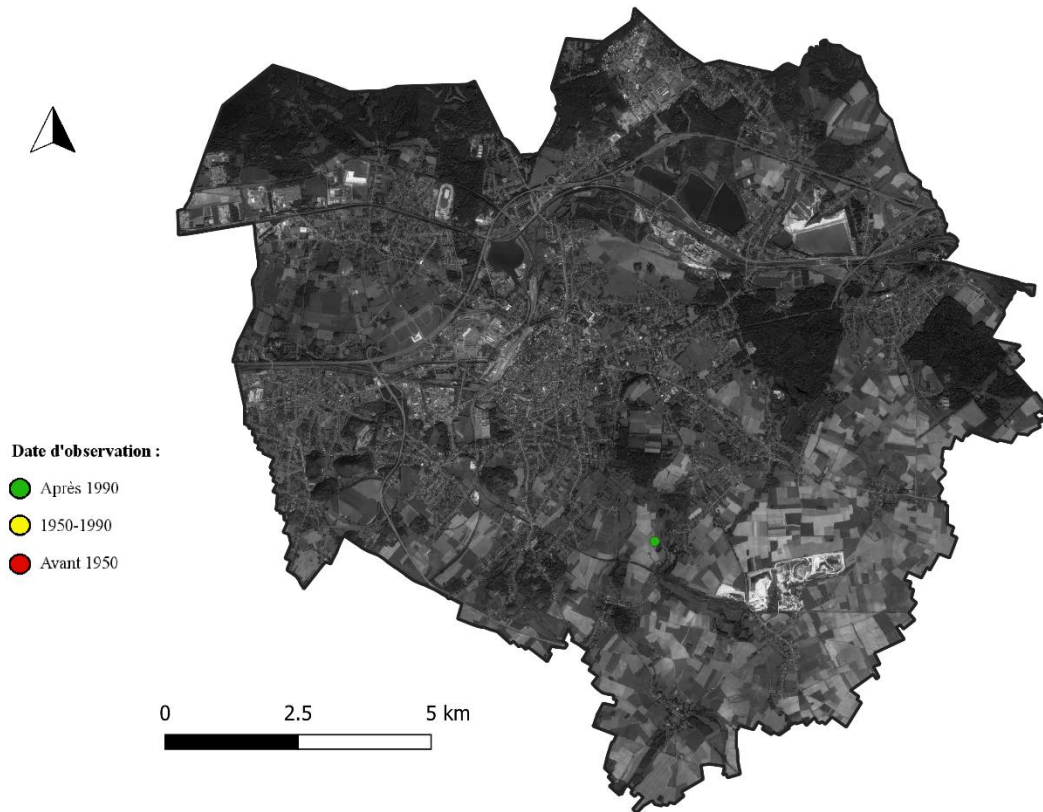
Andrena vaga



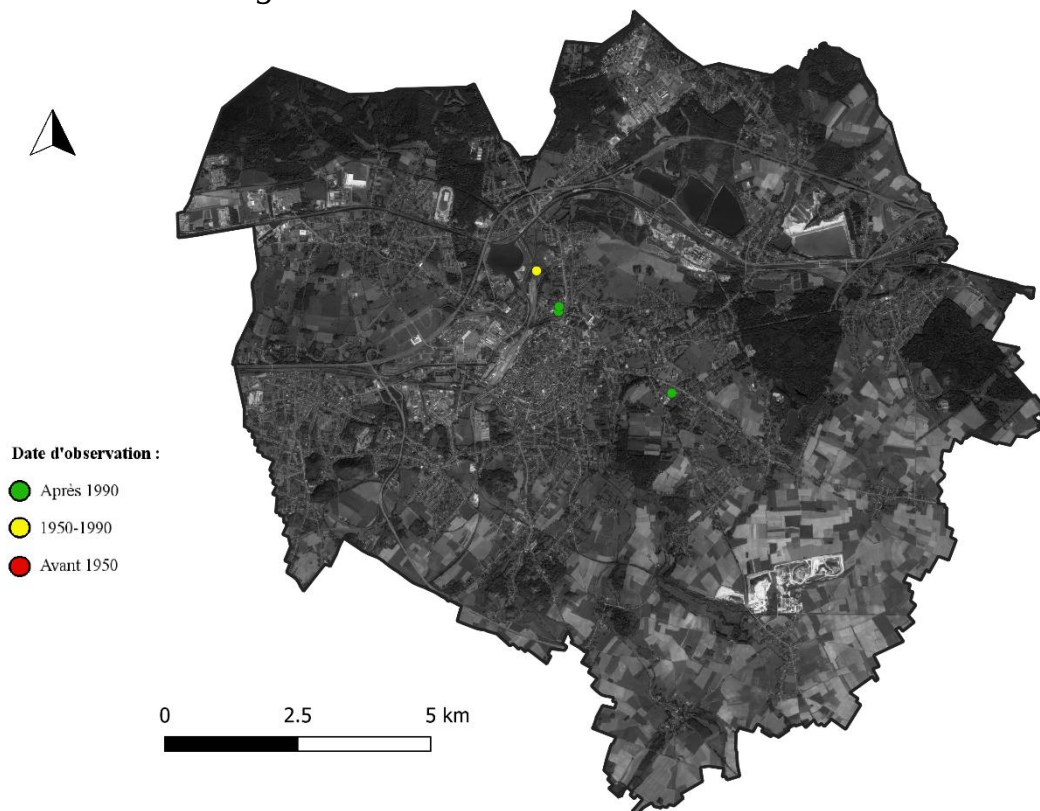
Andrena ventralis



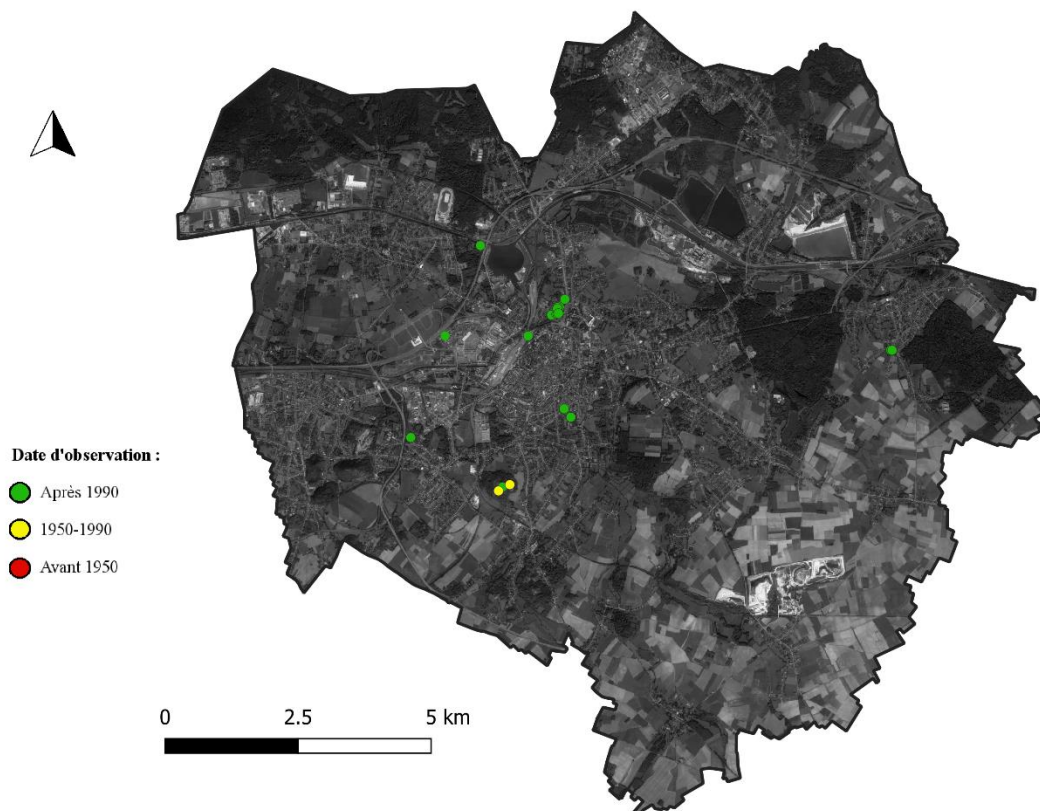
Andrena wilkella



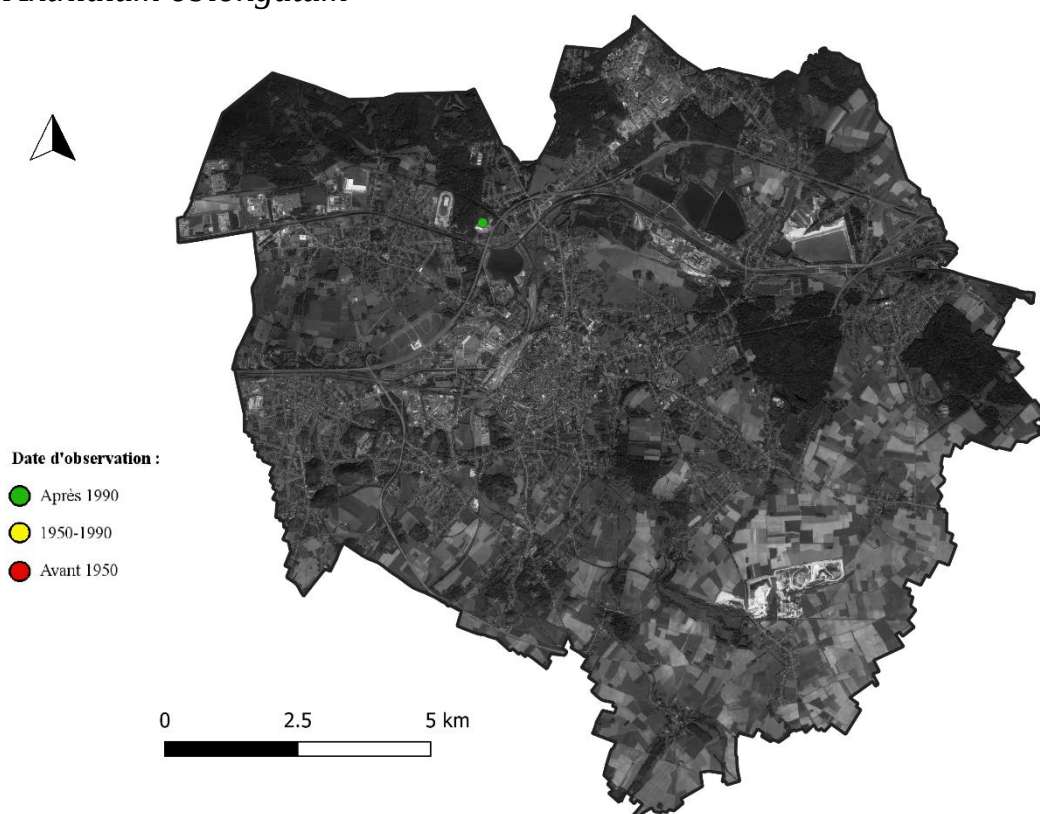
Anthidiellum strigatum



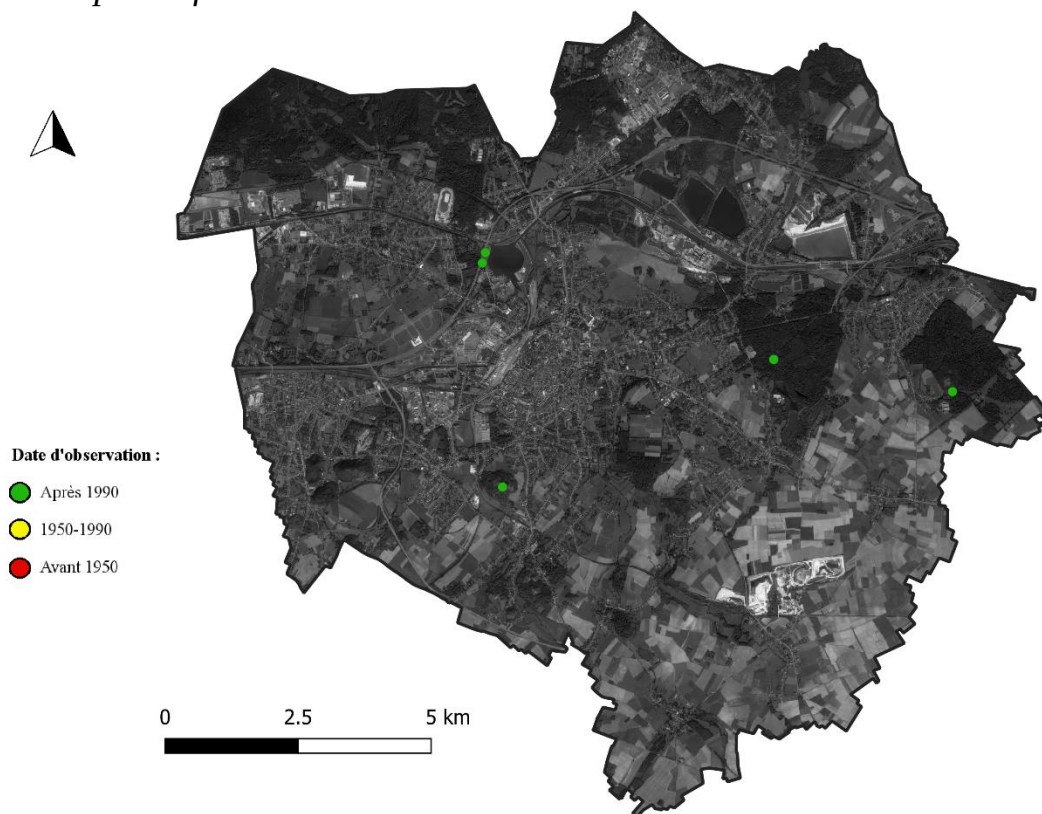
Anthidium manicatum



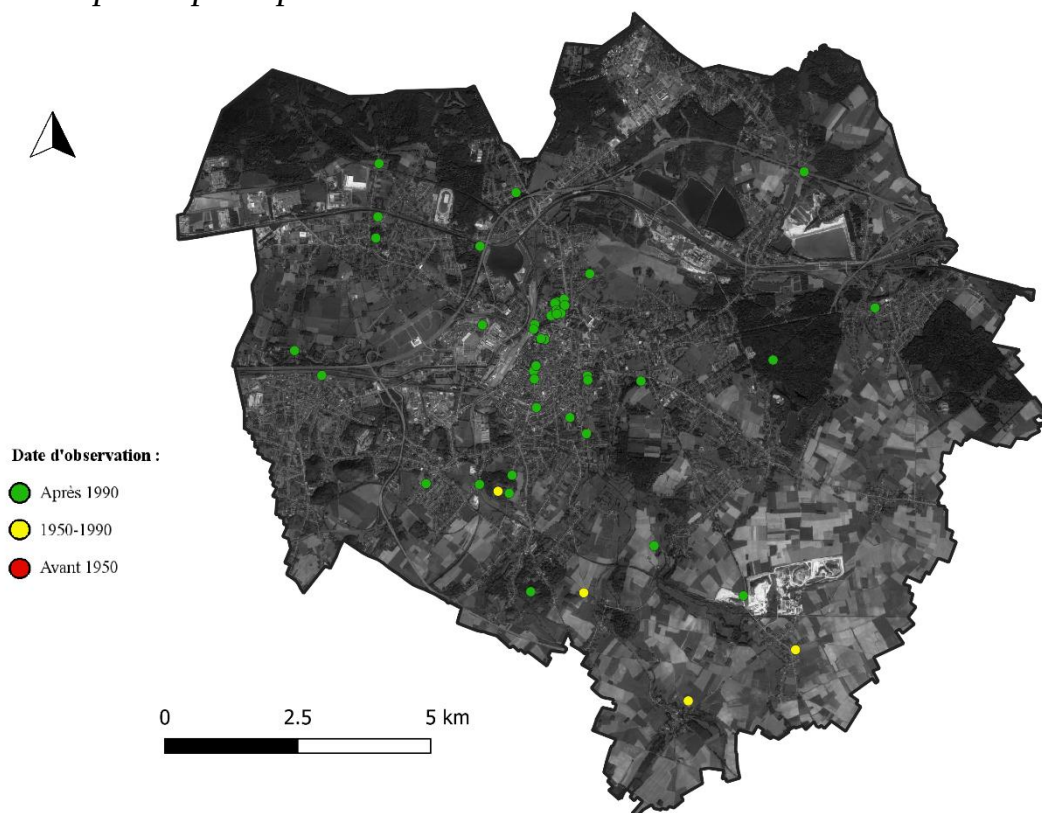
Anthidium oblongatum



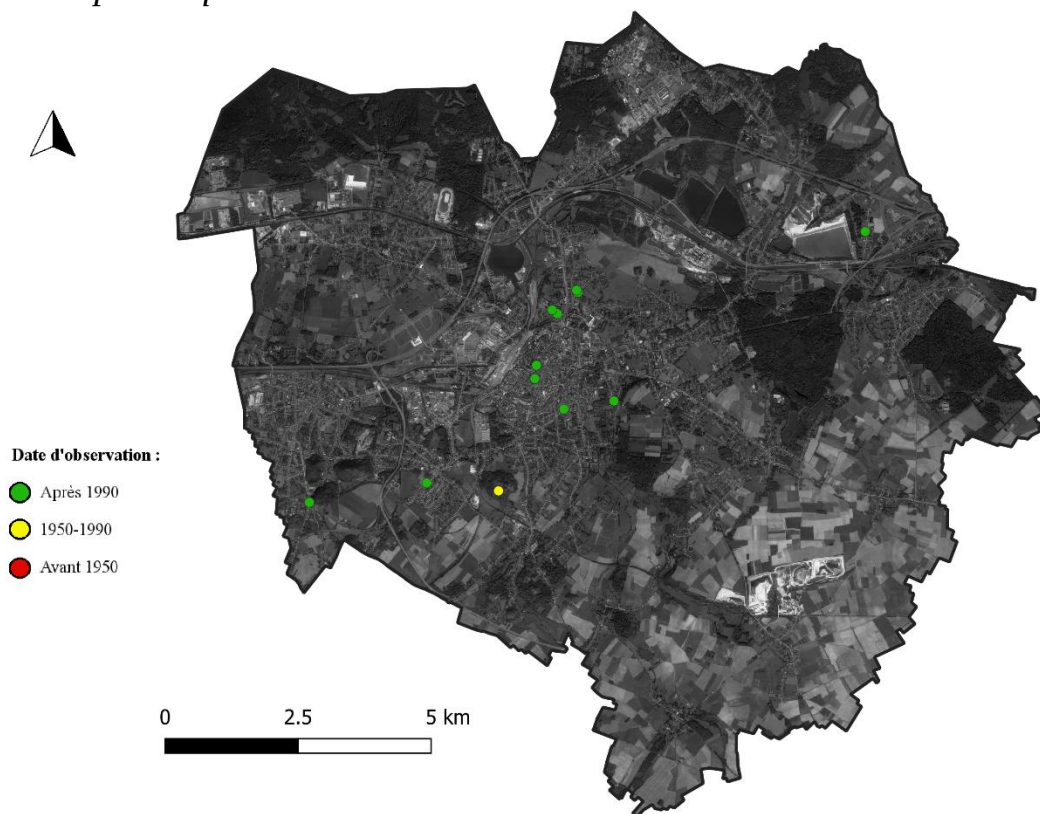
Anthophora furcata



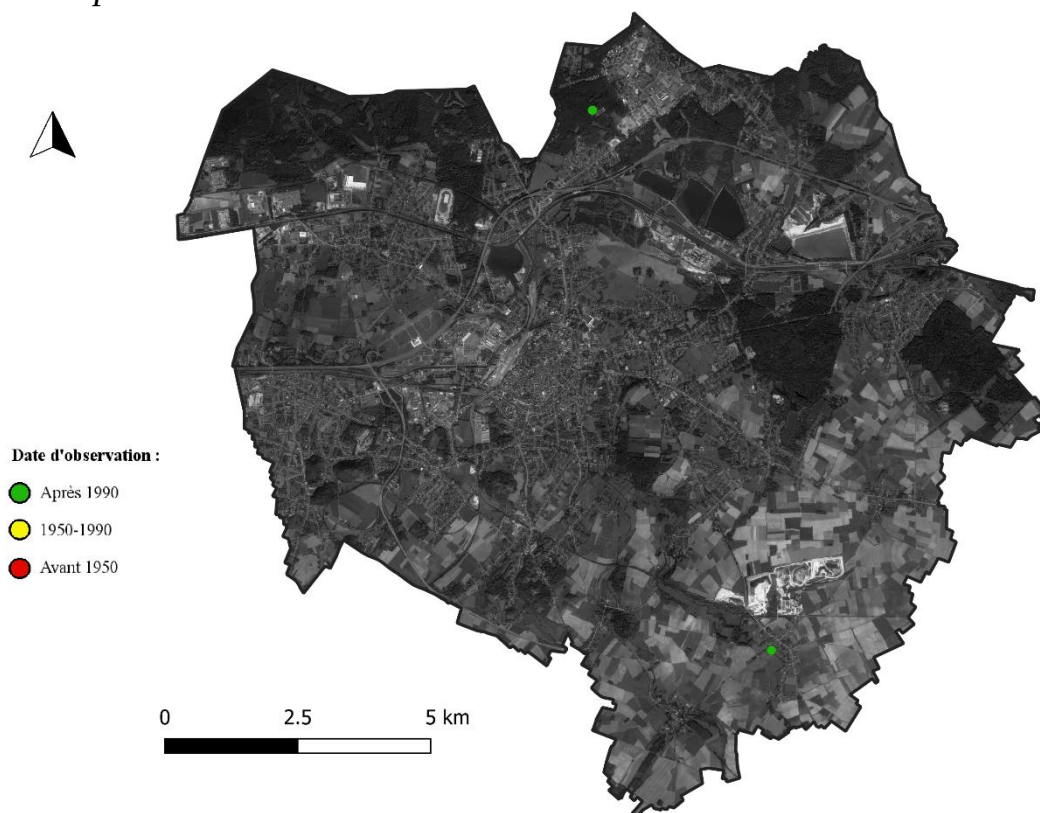
Anthophora plumipes



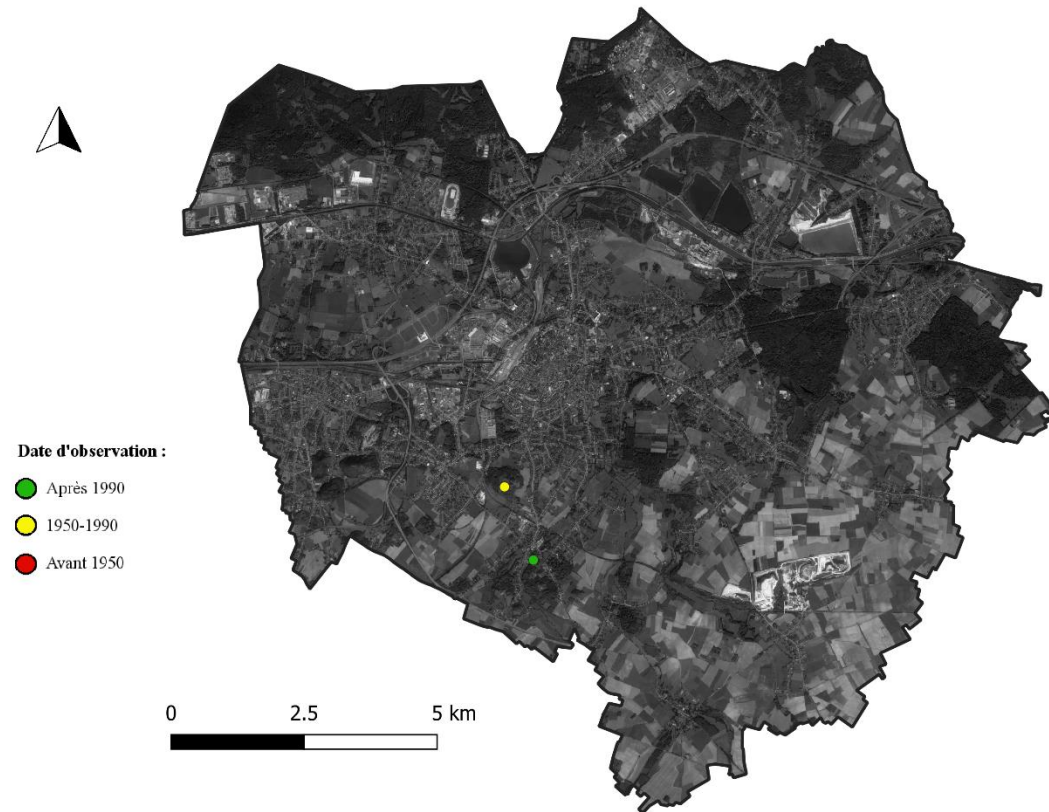
Anthophora quadrimaculata



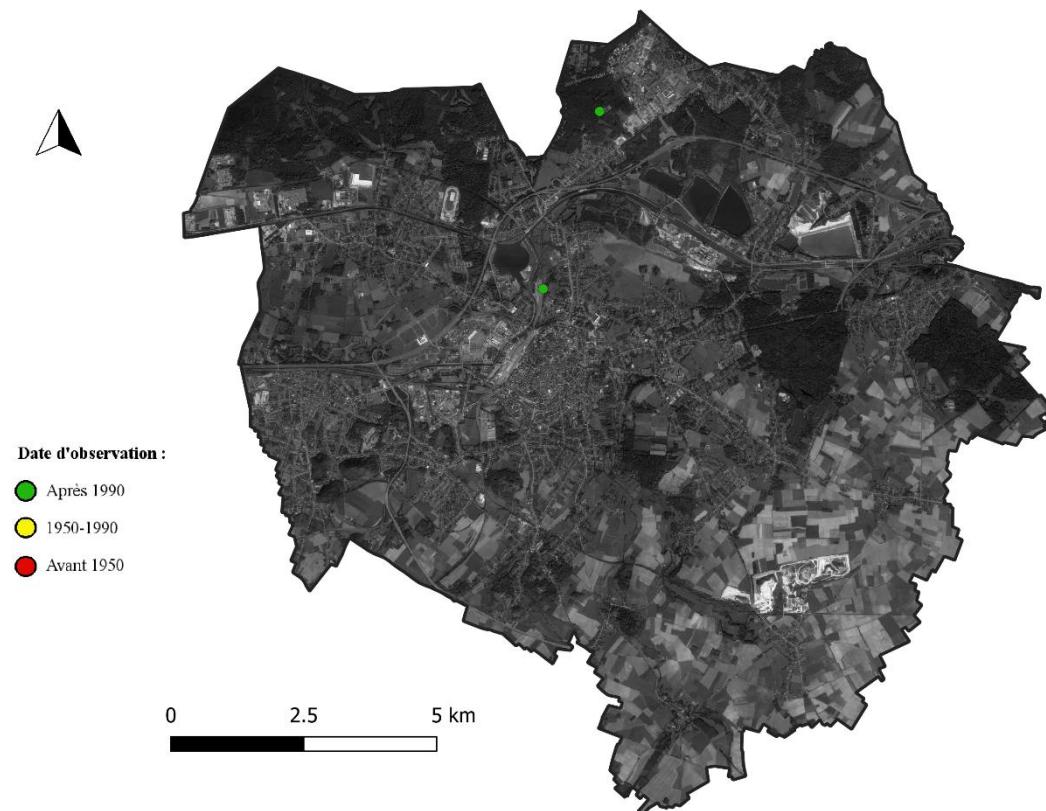
Anthophora retusa



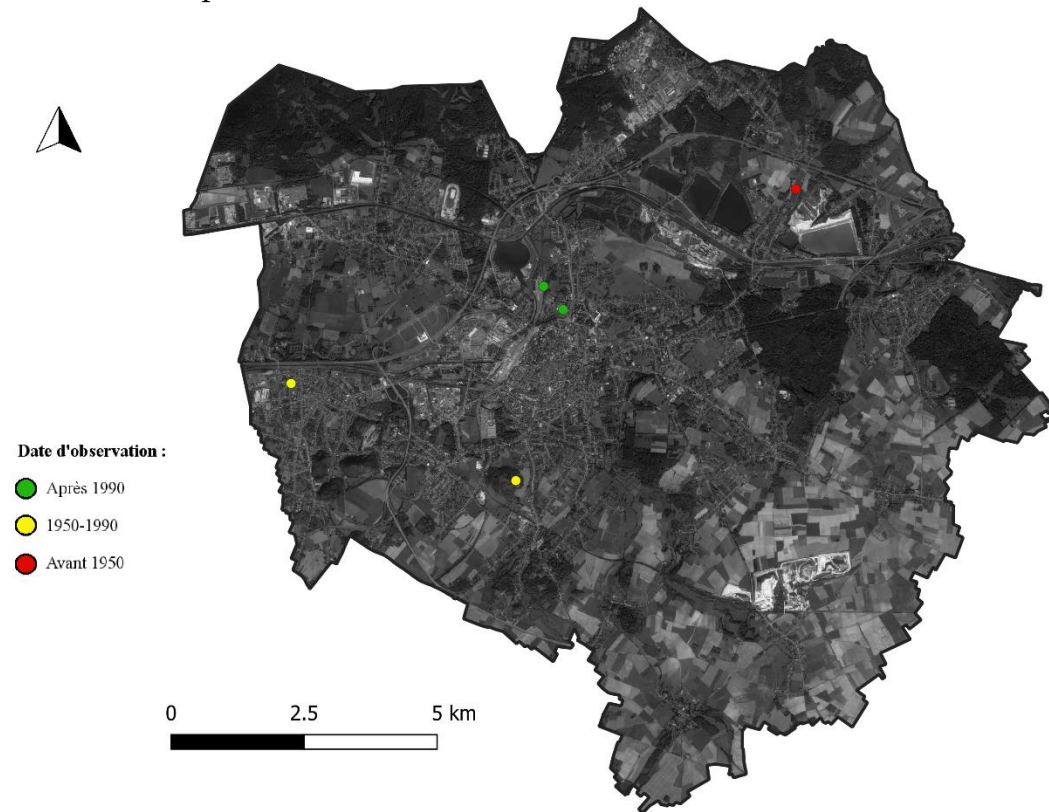
Bombus barbutellus



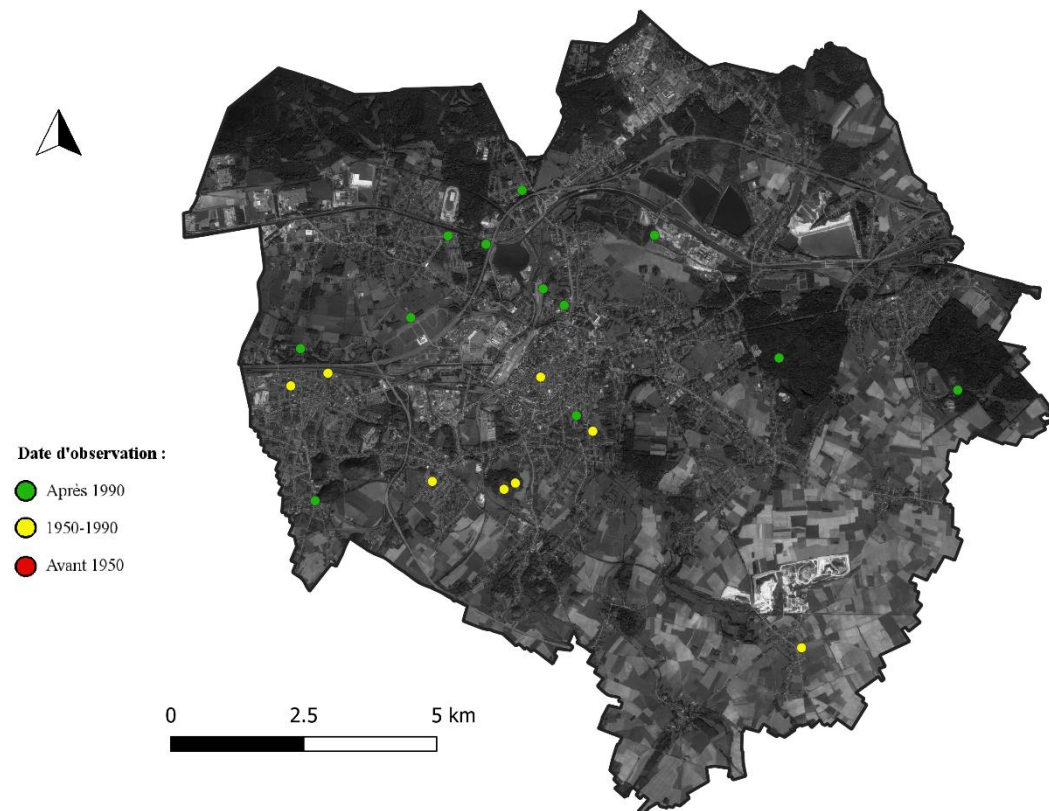
Bombus bohemicus



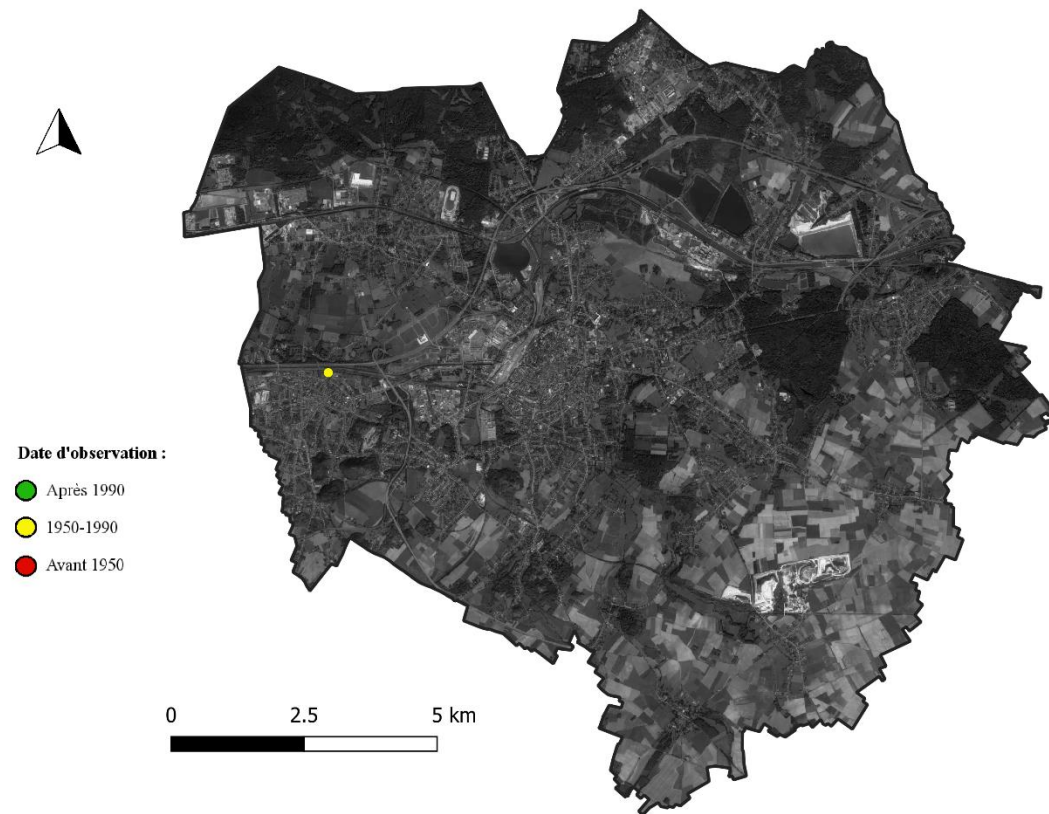
Bombus campestris



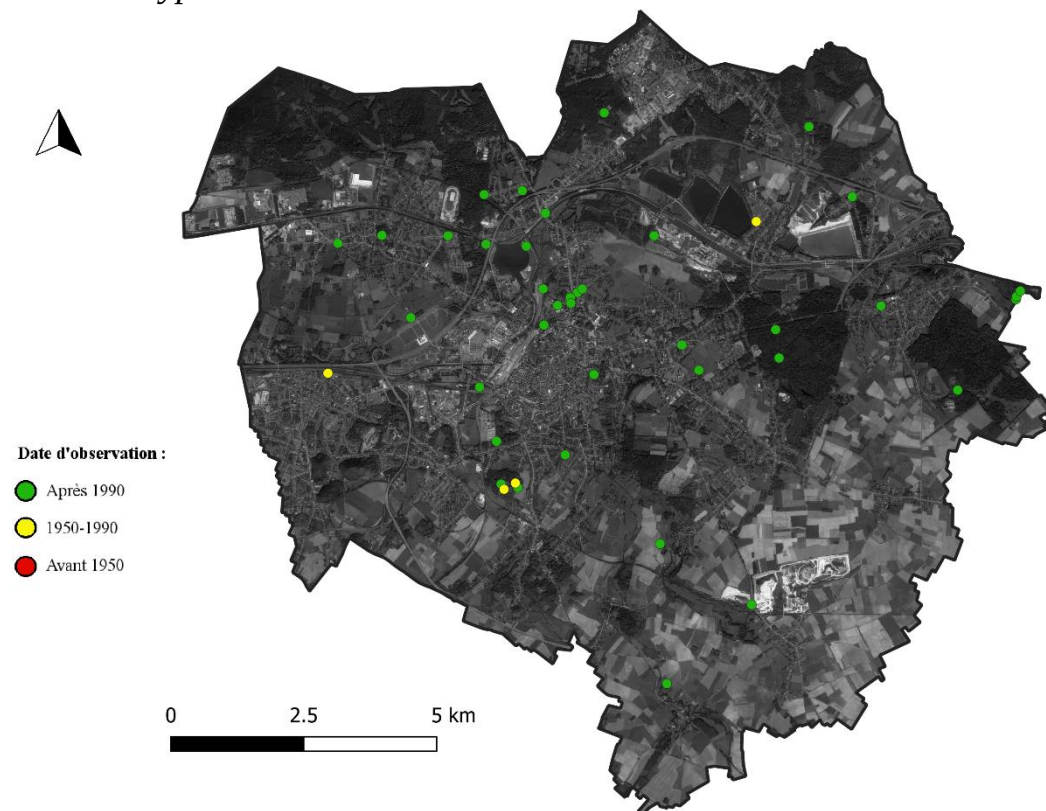
Bombus hortorum



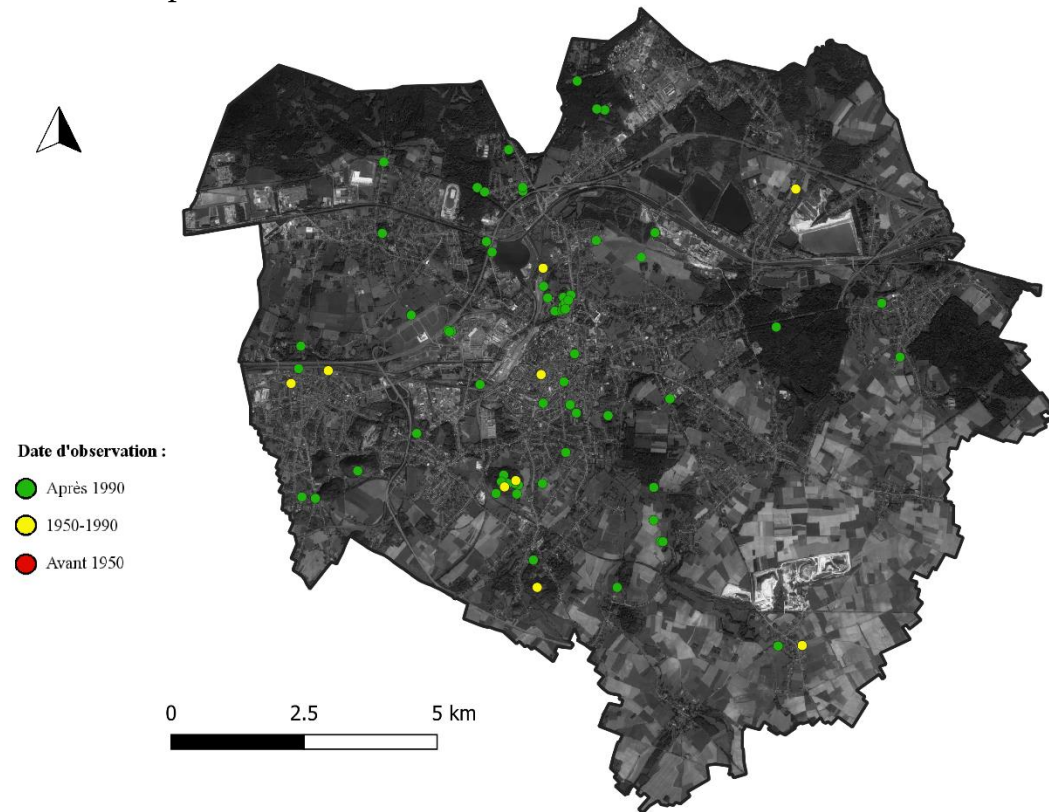
Bombus humilis



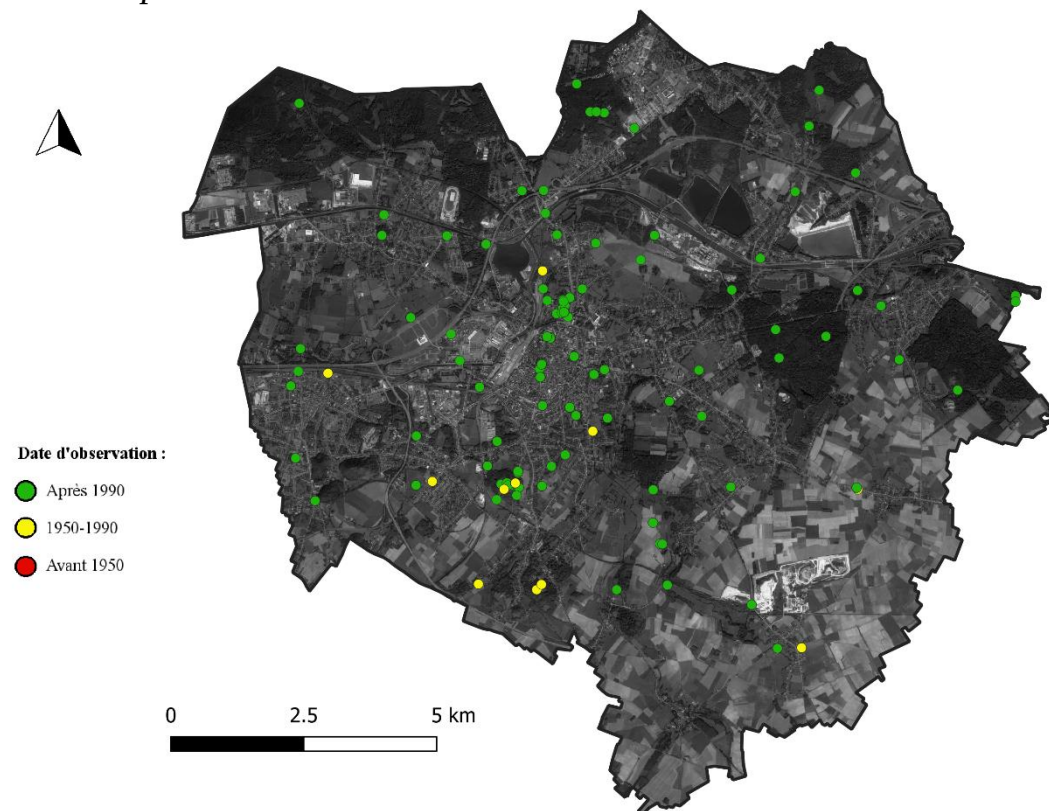
Bombus hypnorum



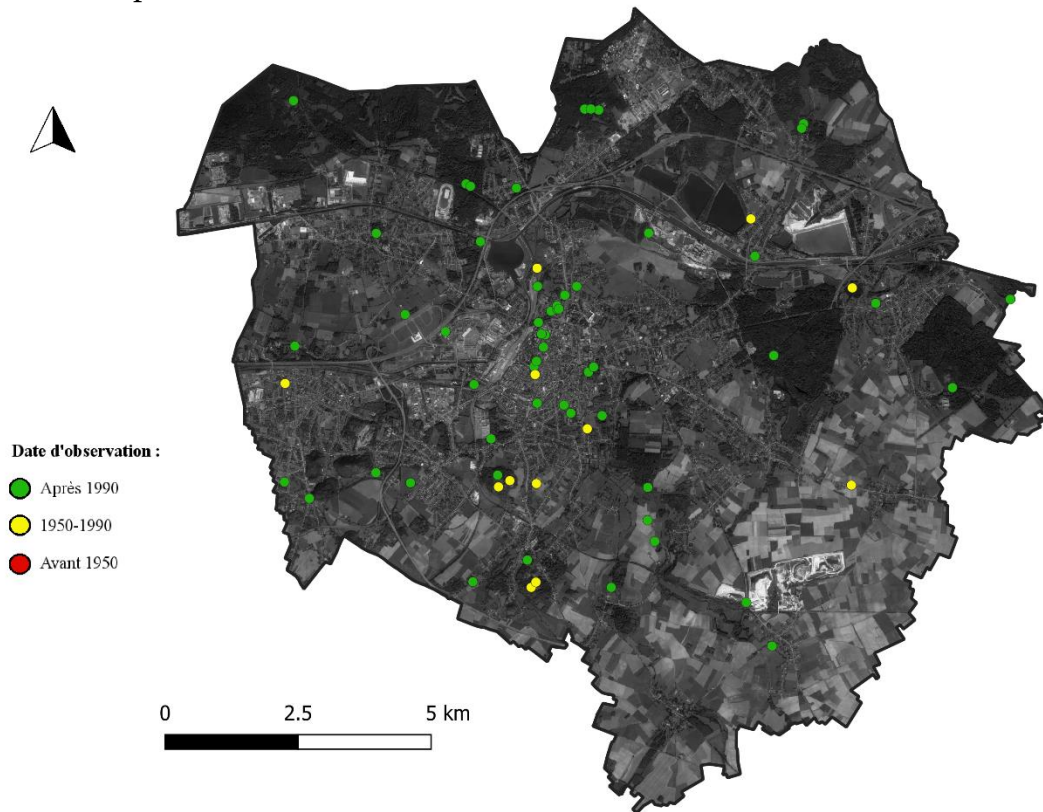
Bombus lapidarius



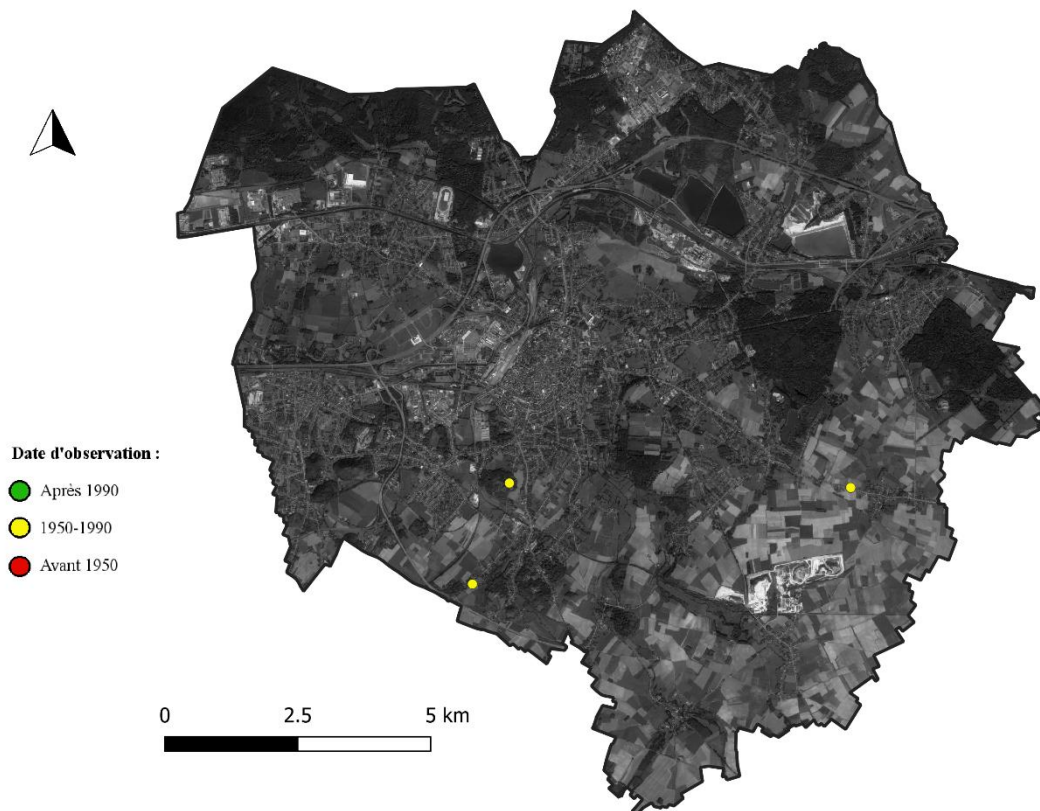
Bombus pascuorum



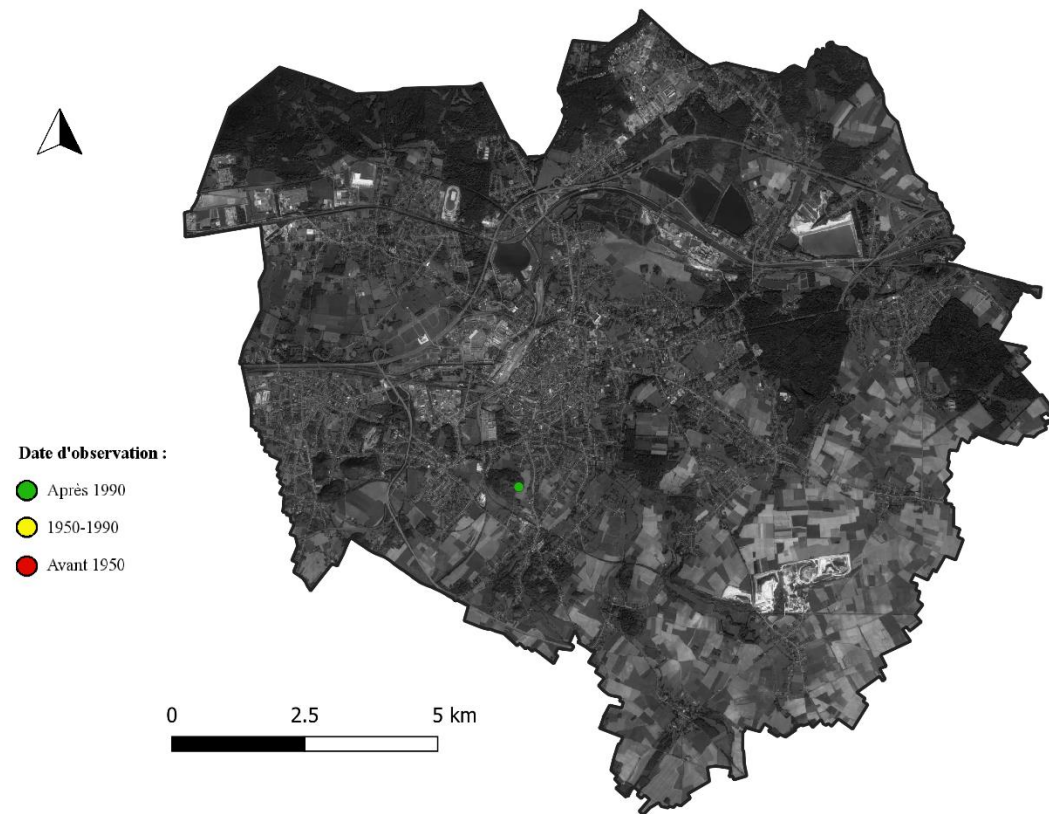
Bombus pratorum



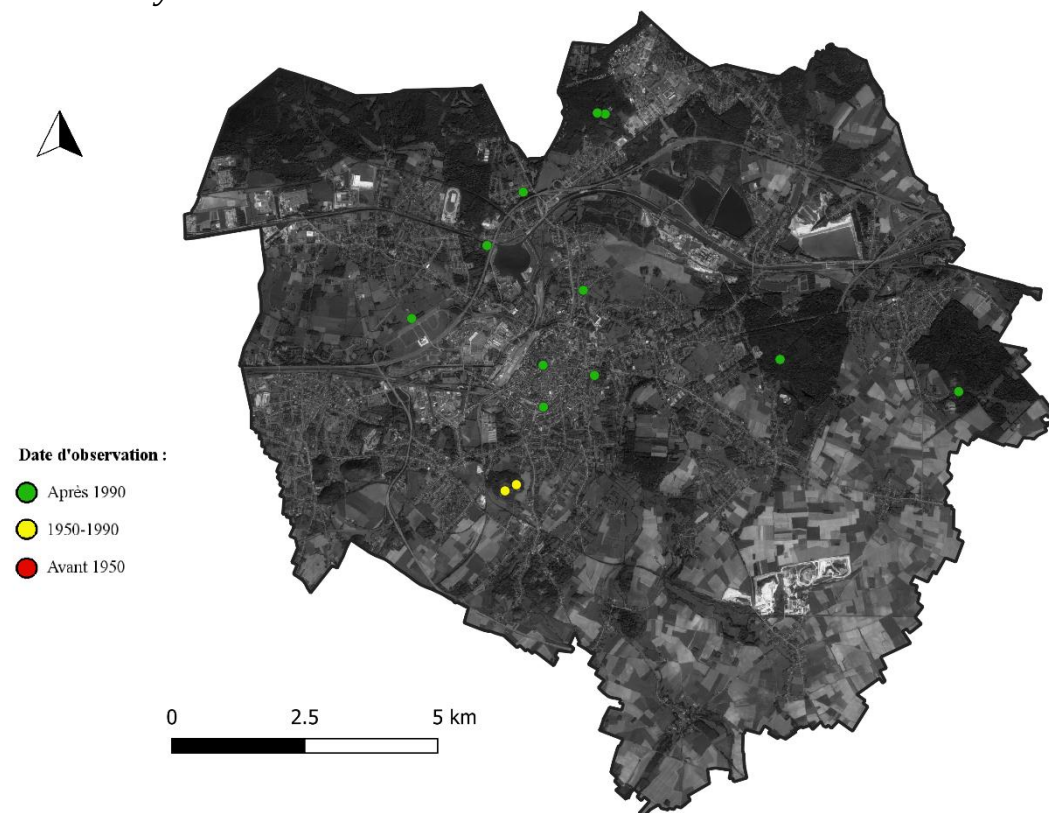
Bombus ruderarius



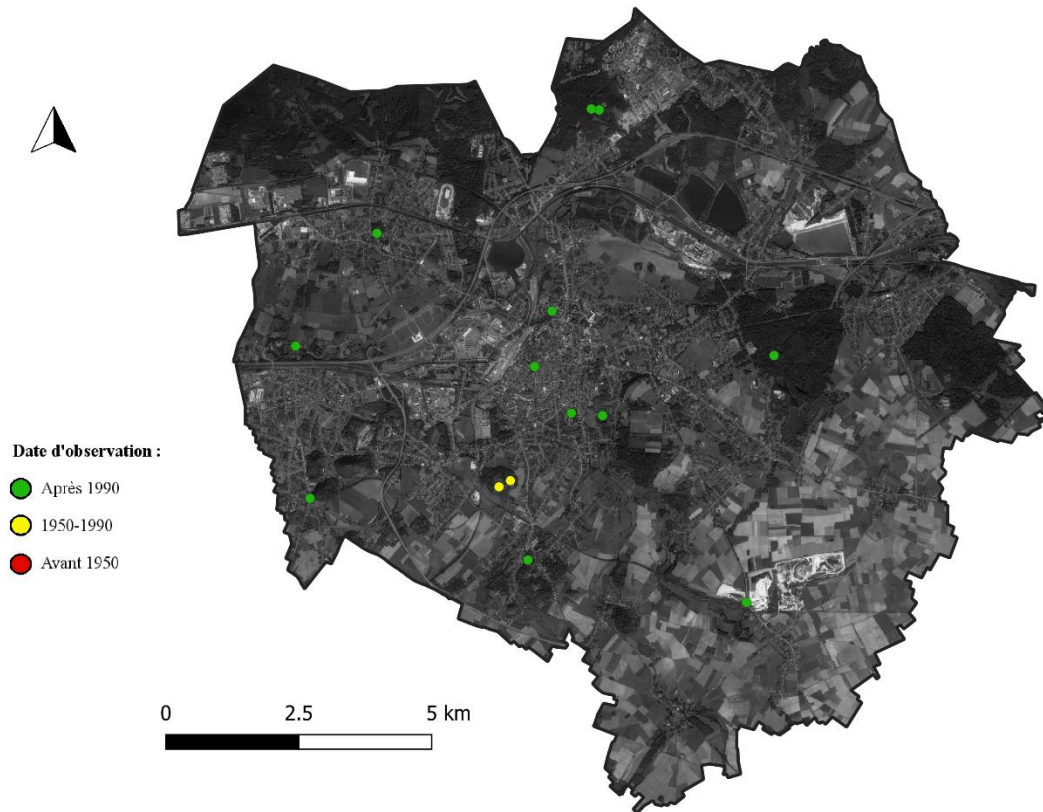
Bombus soroeensis



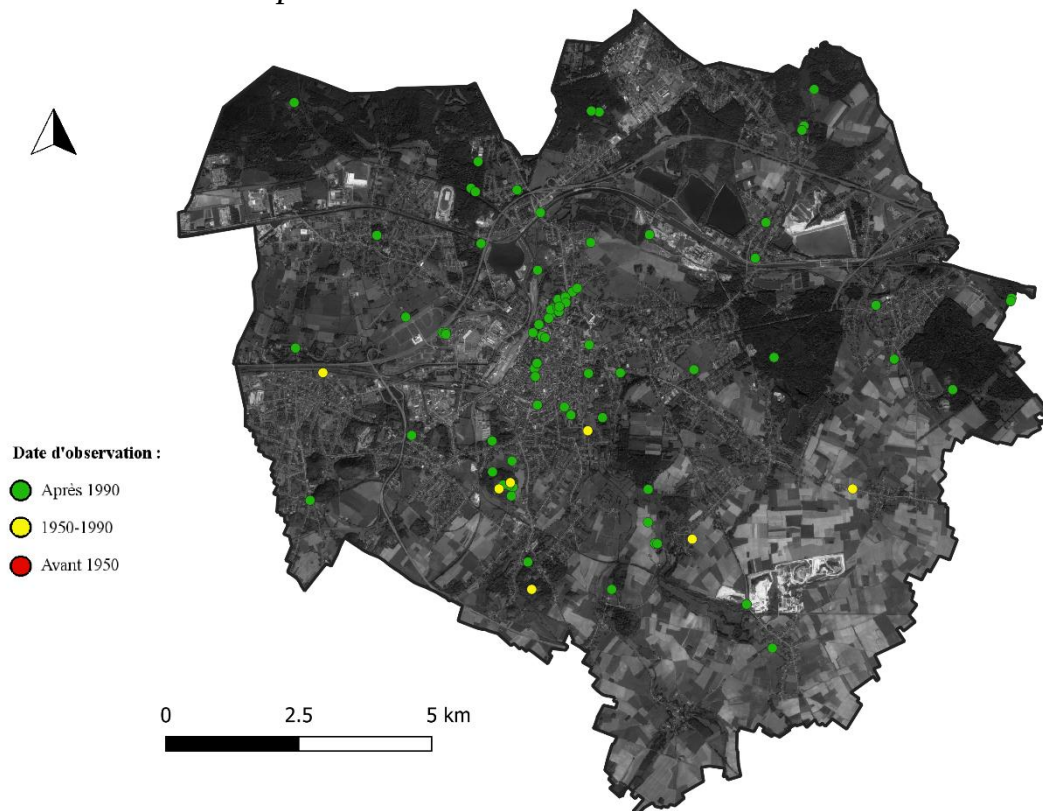
Bombus sylvestris



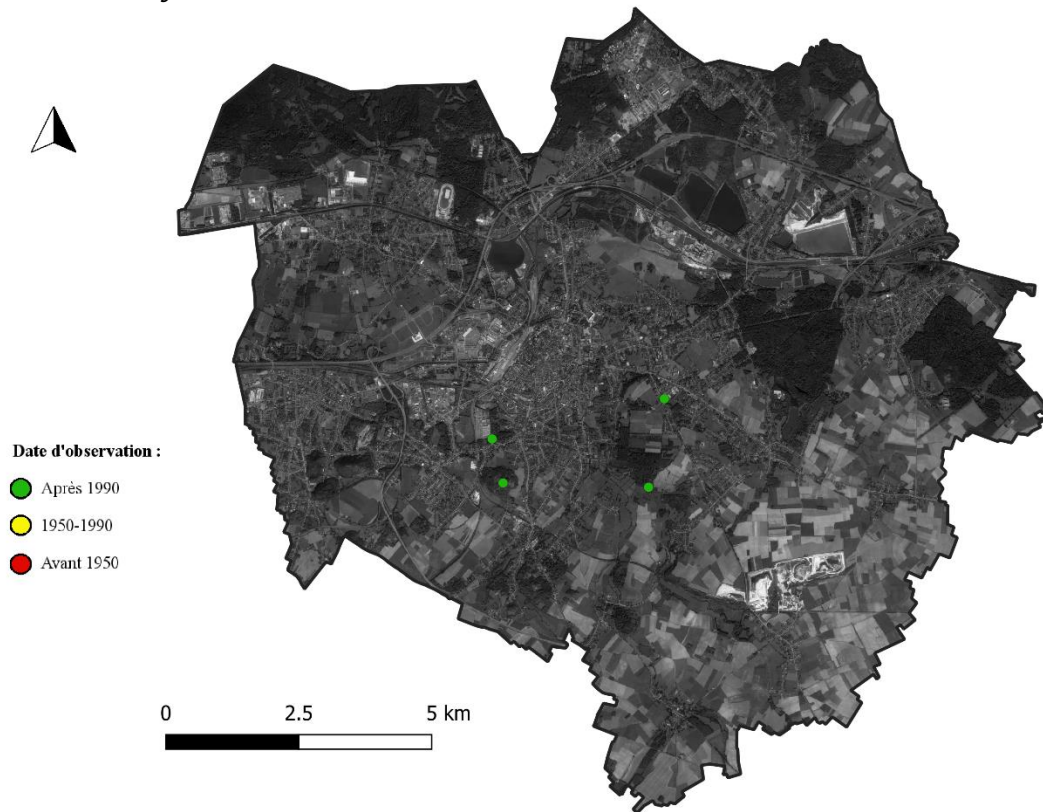
Bombus vestalis



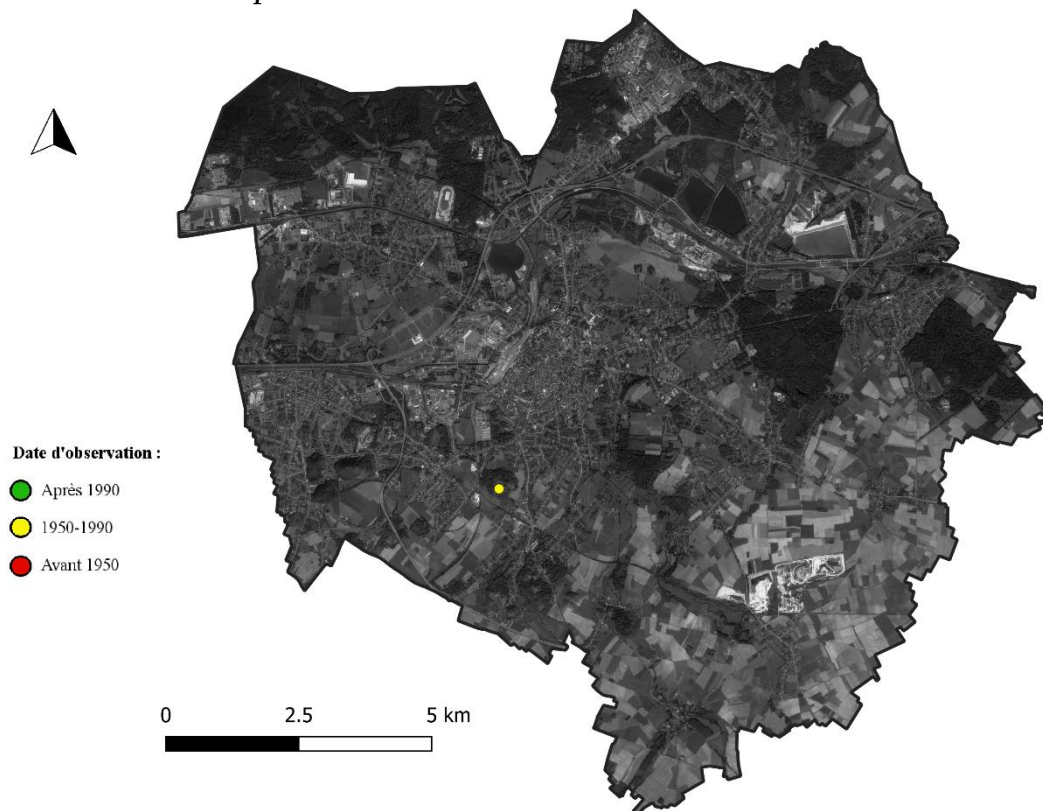
Terrestribombus sp.



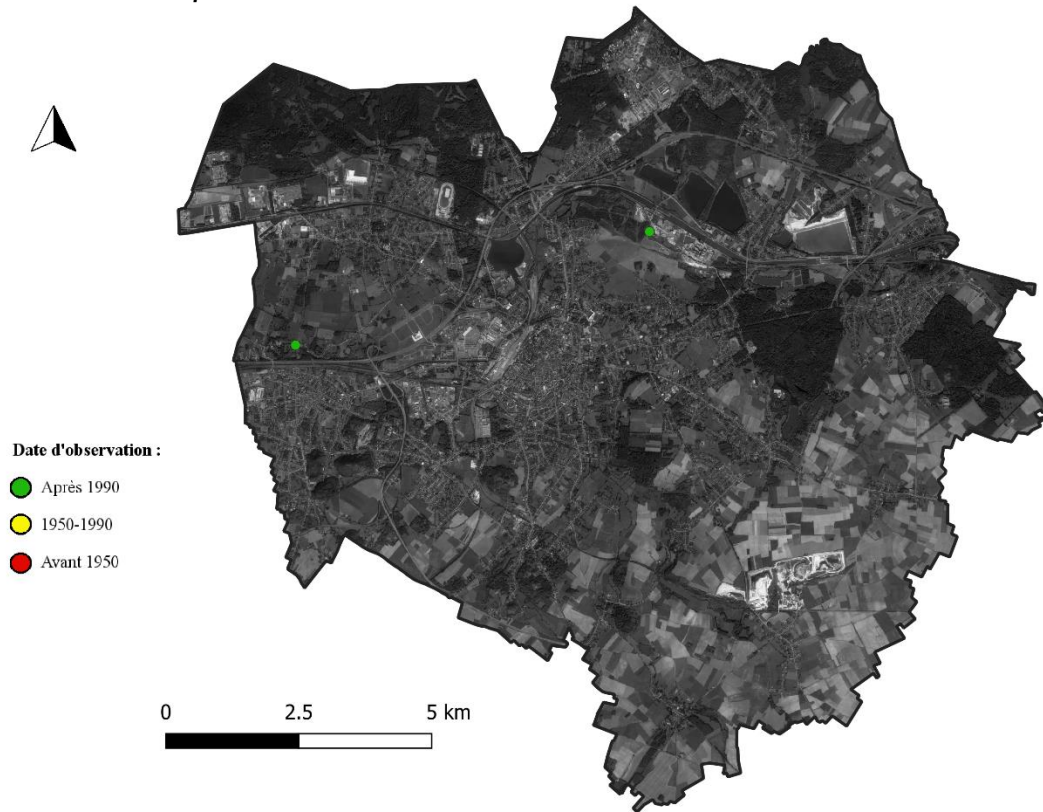
Ceratina cyanea



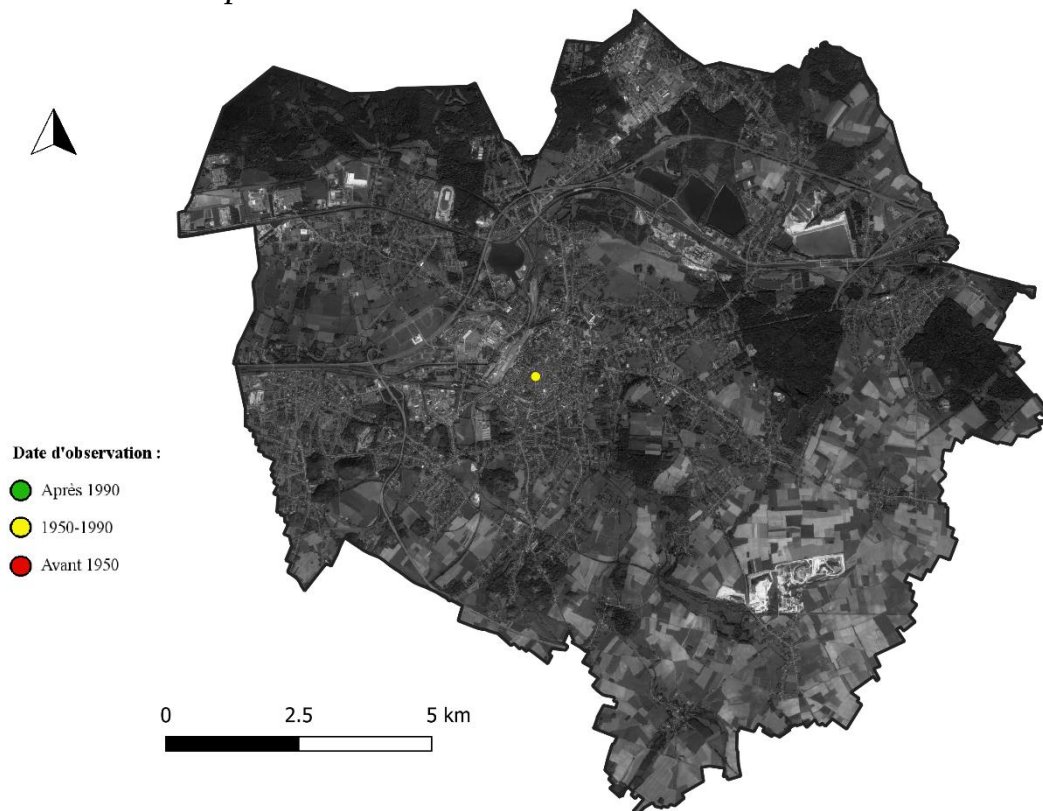
Chelostoma campanularum



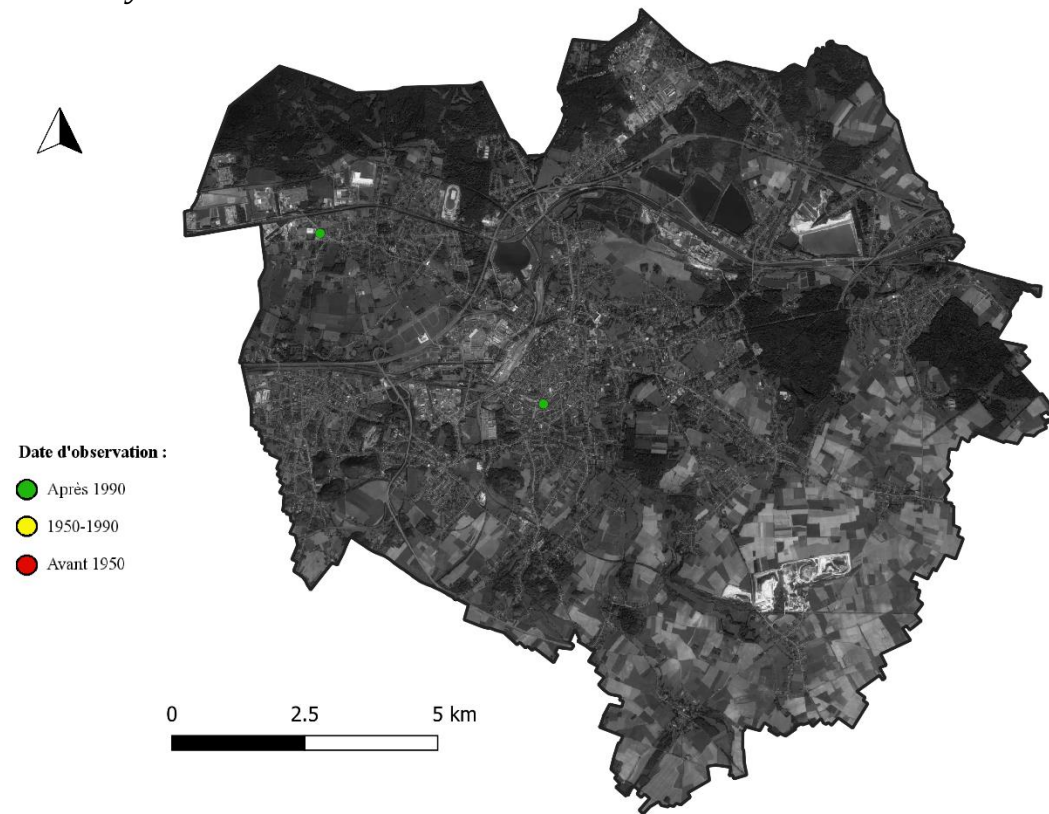
Chelostoma florissomne



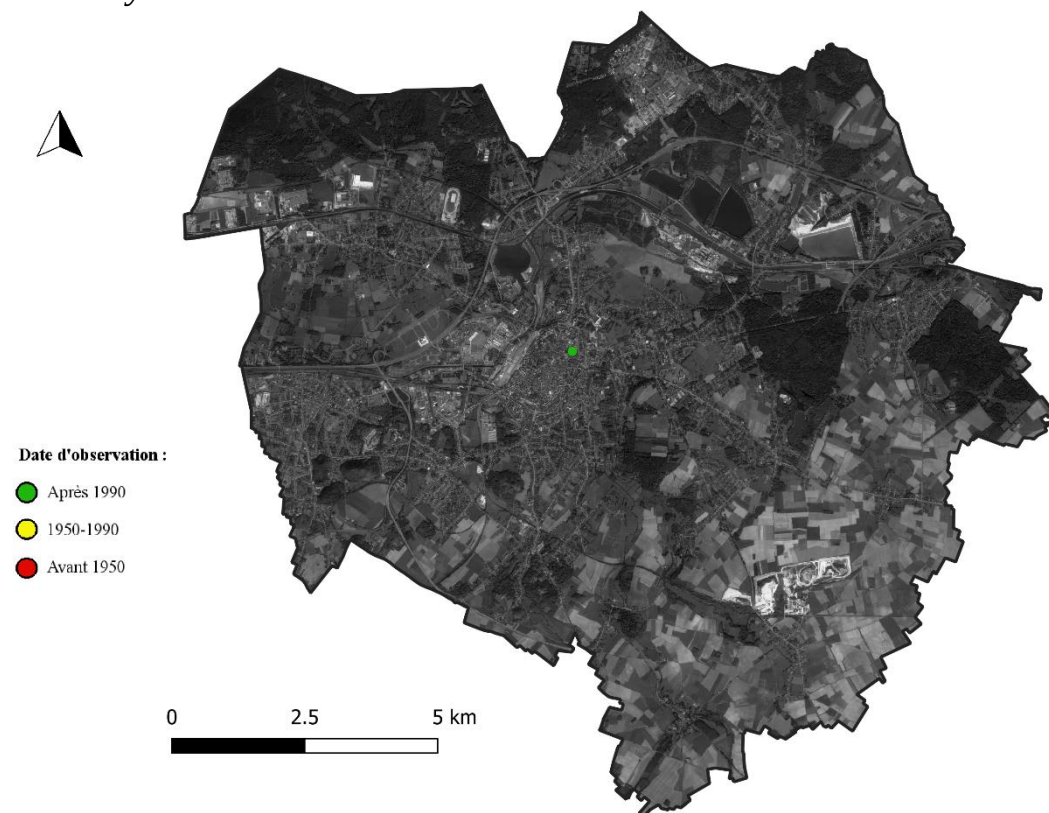
Chelostoma rapunculi



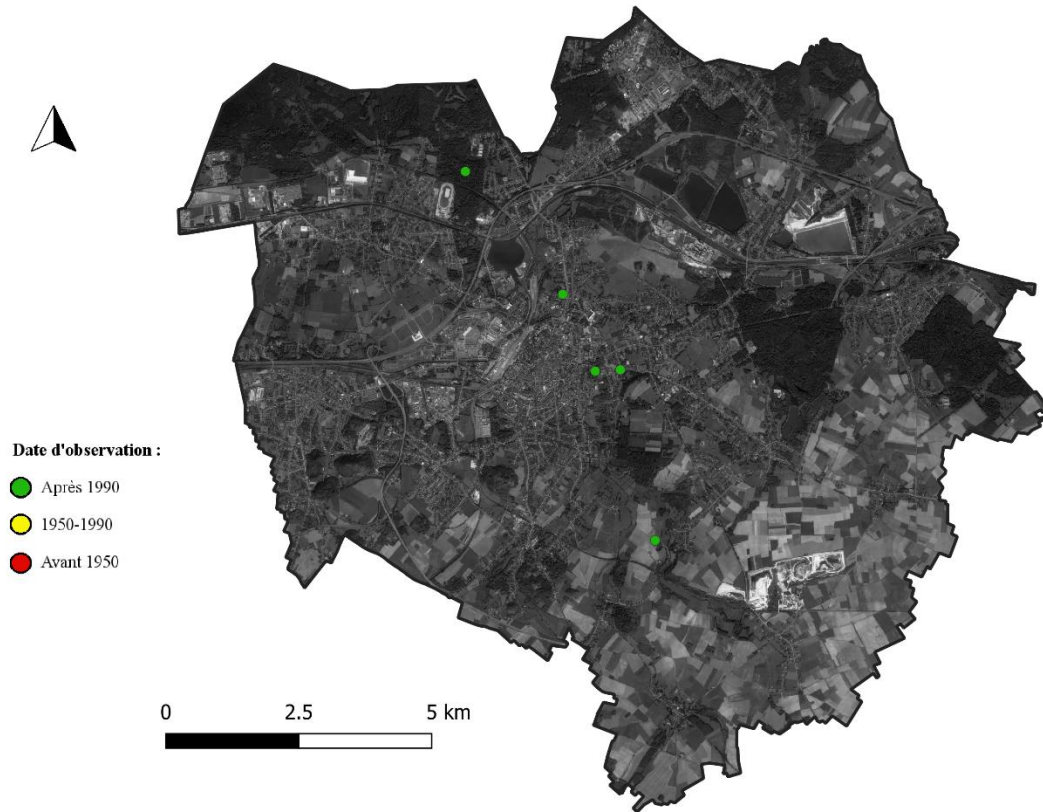
Coelioxys aurolimbata



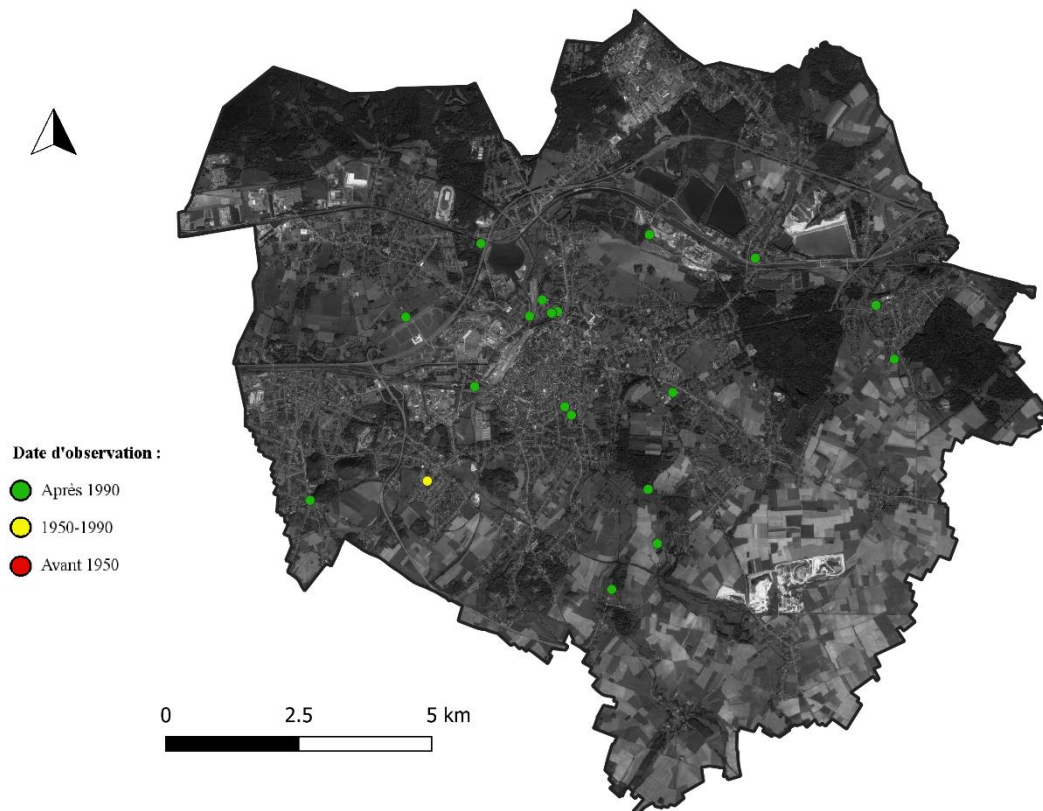
Coelioxys inermis



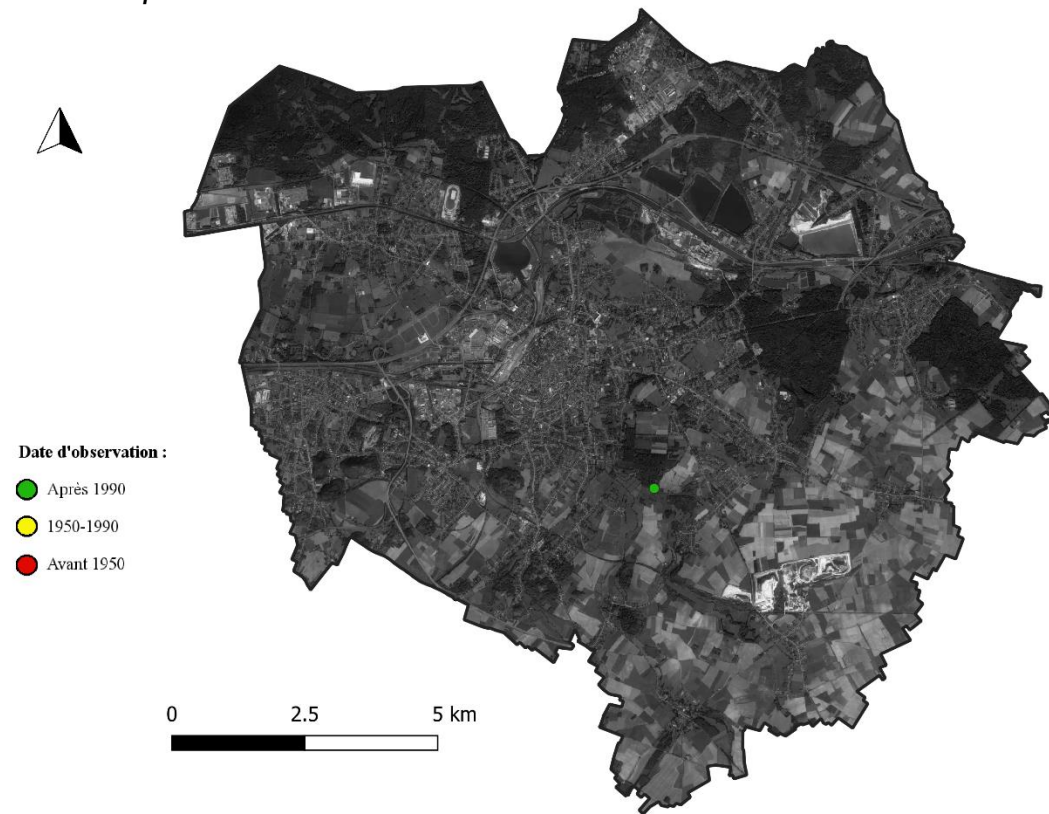
Colletes cunicularius



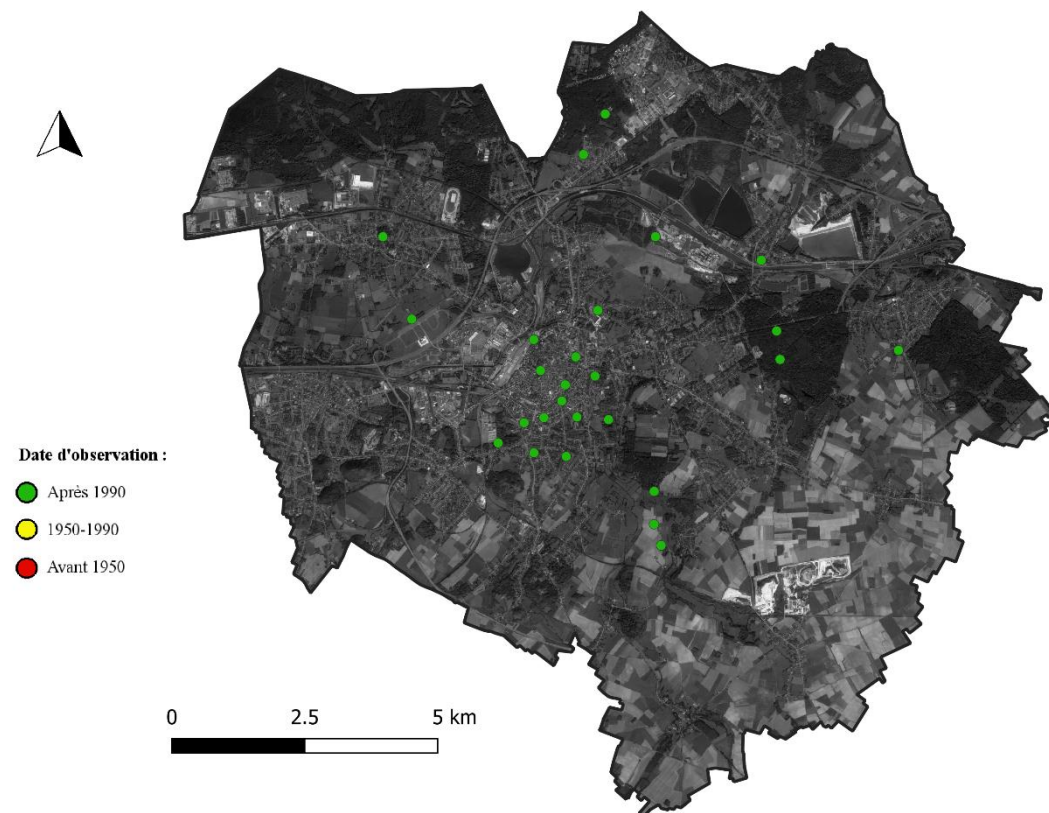
Colletes daviesanus



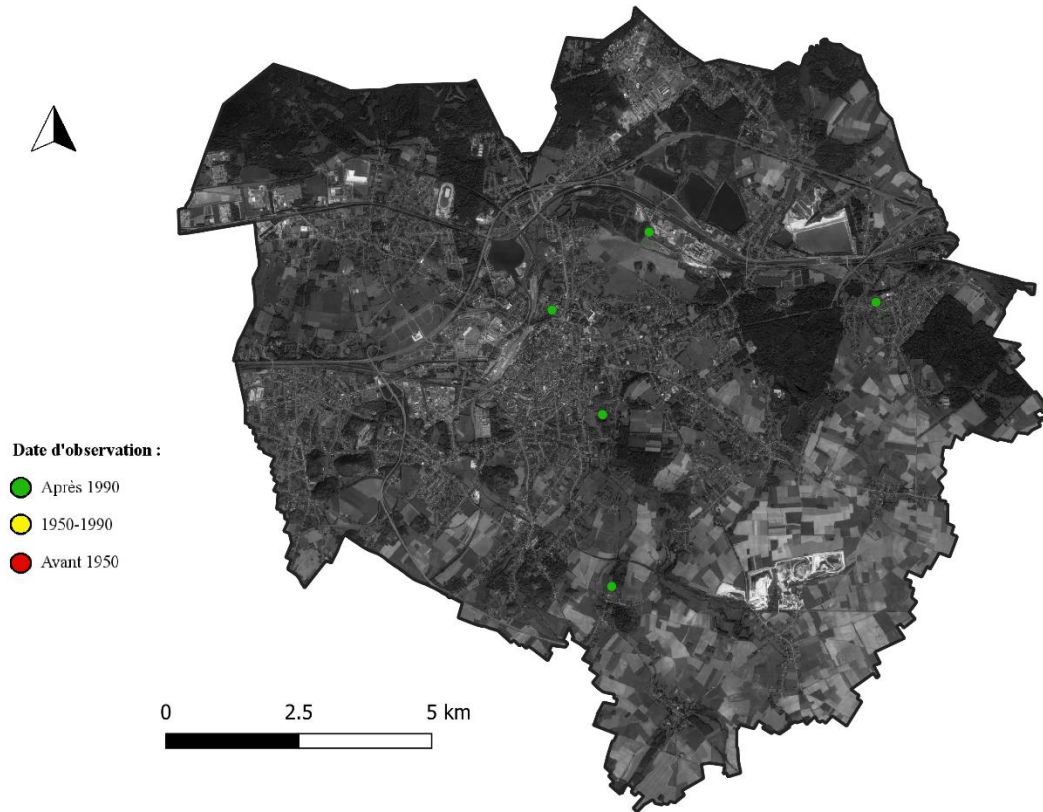
Colletes fodiens



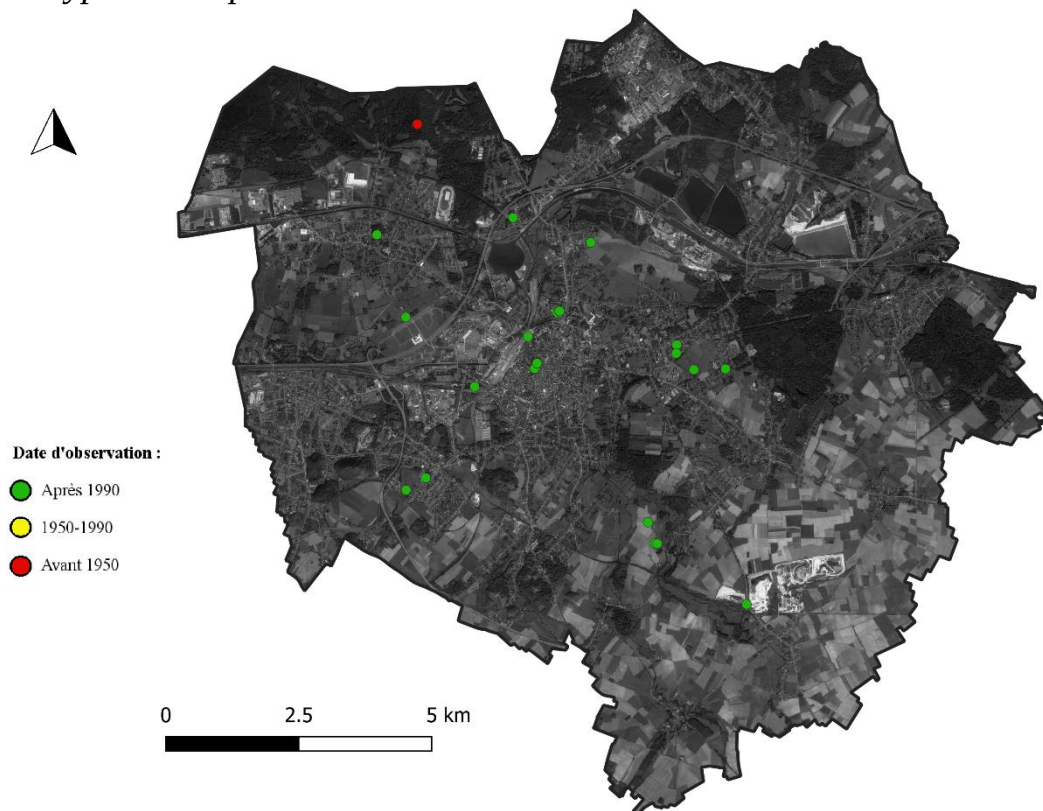
Colletes hederæ



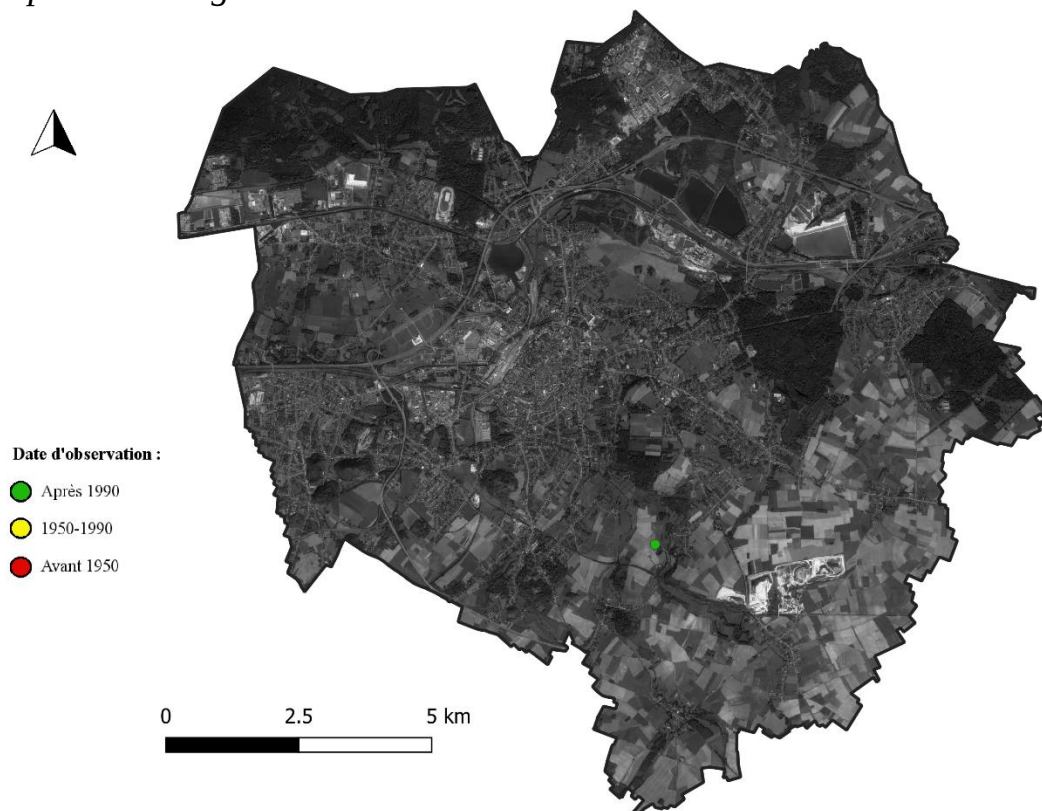
Colletes similis



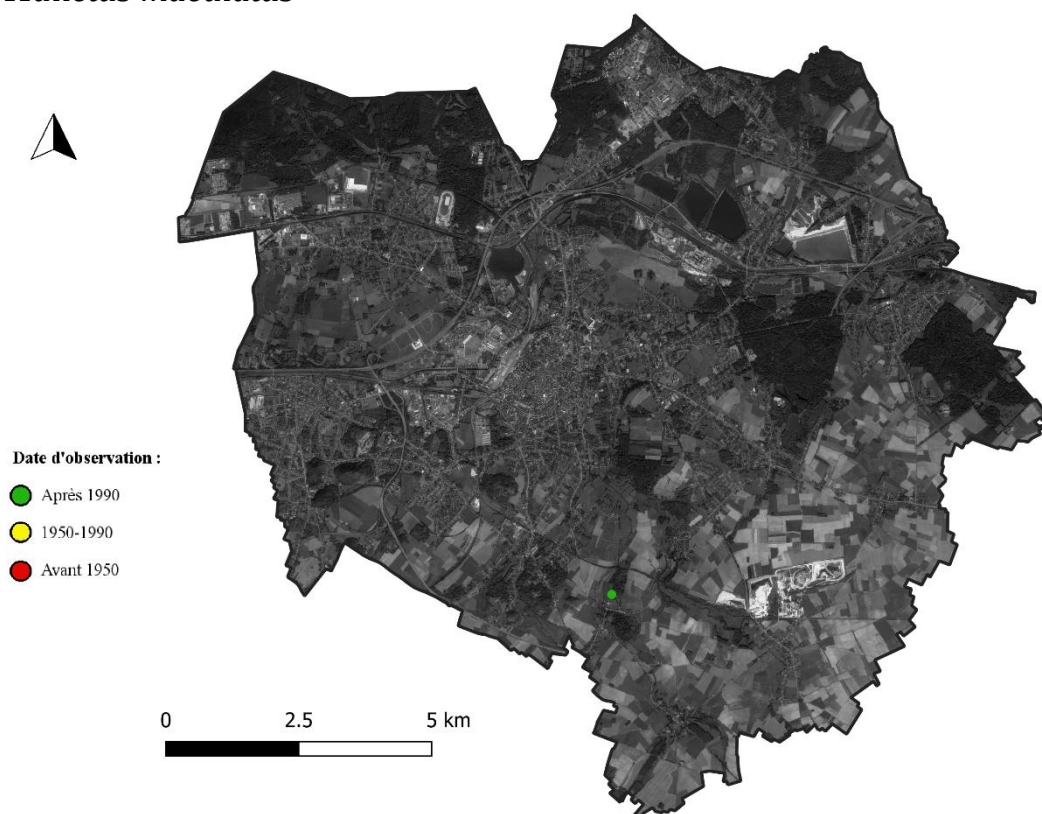
Dasypoda hirtipes



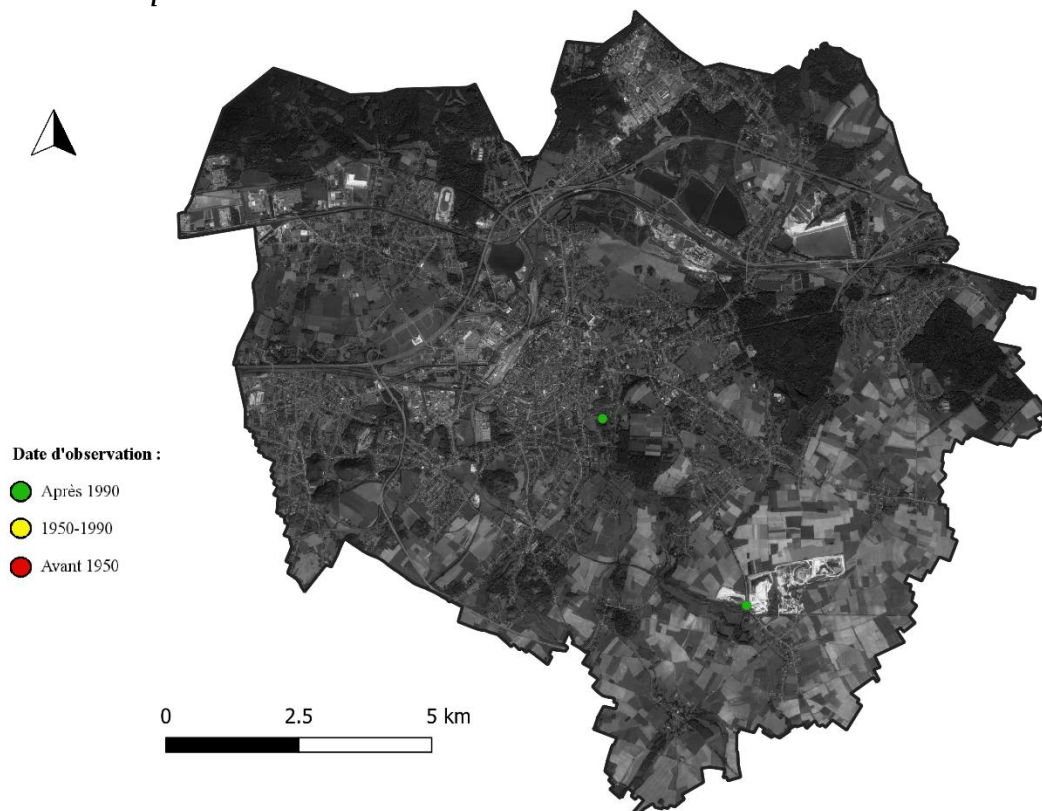
Epeolus variegatus



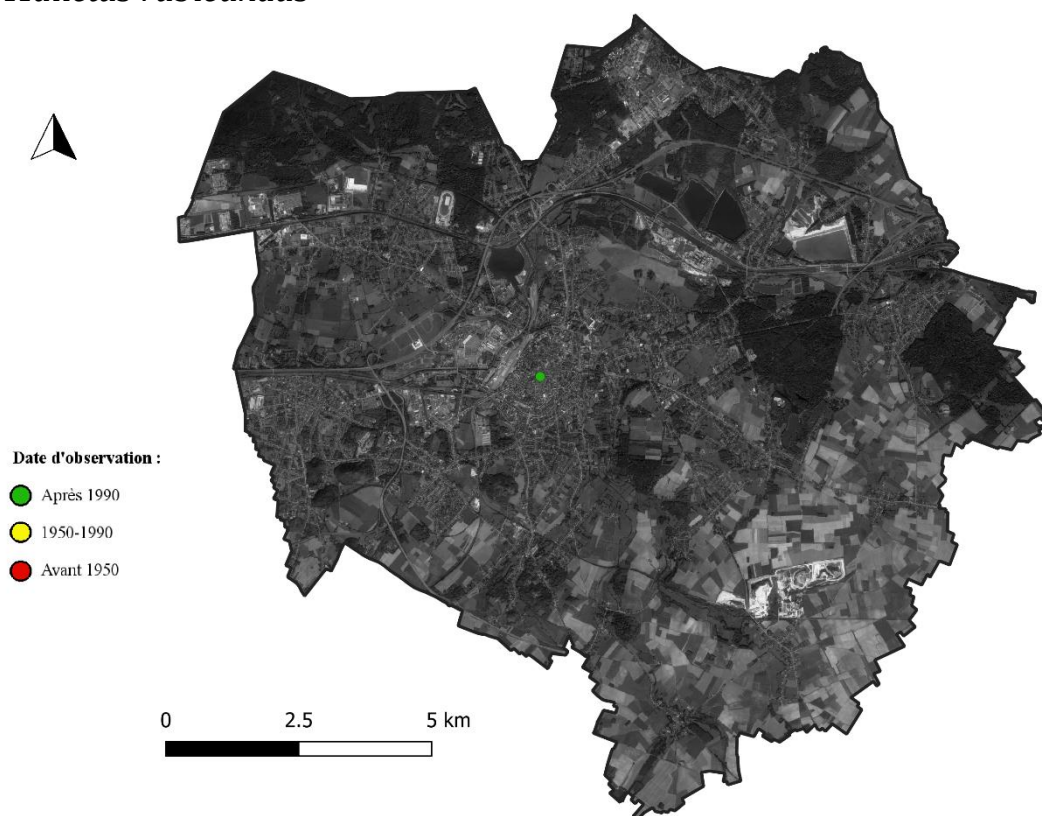
Halictus maculatus



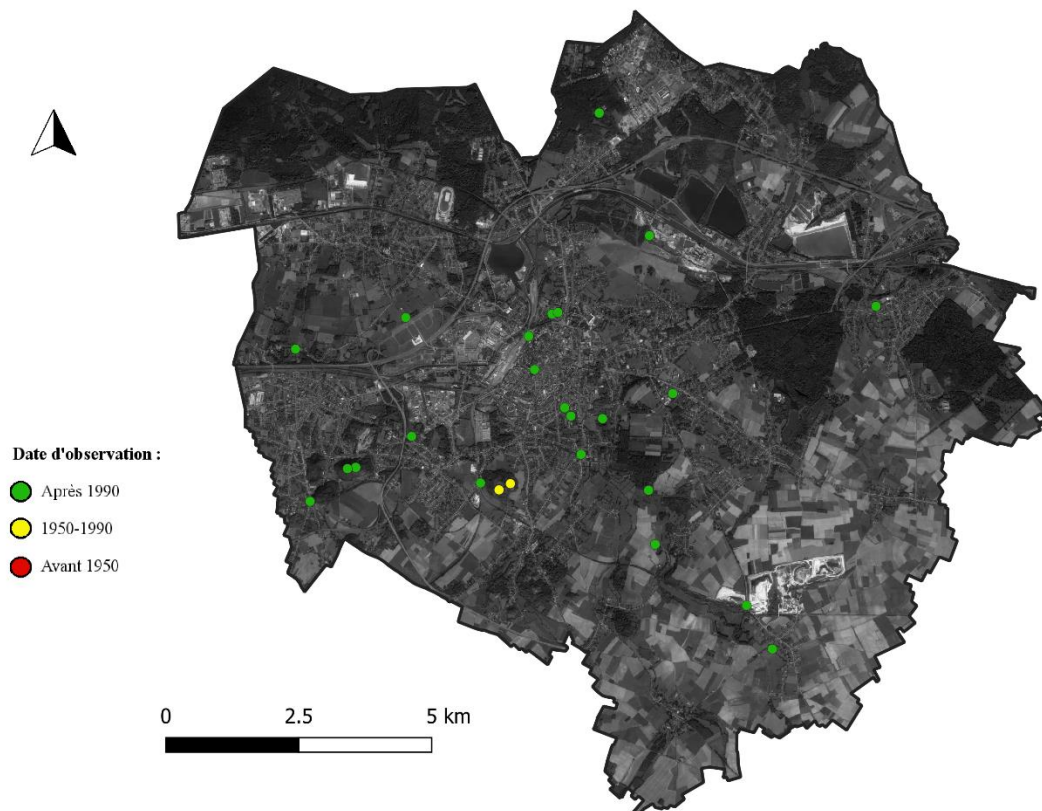
Halictus quadricinctus



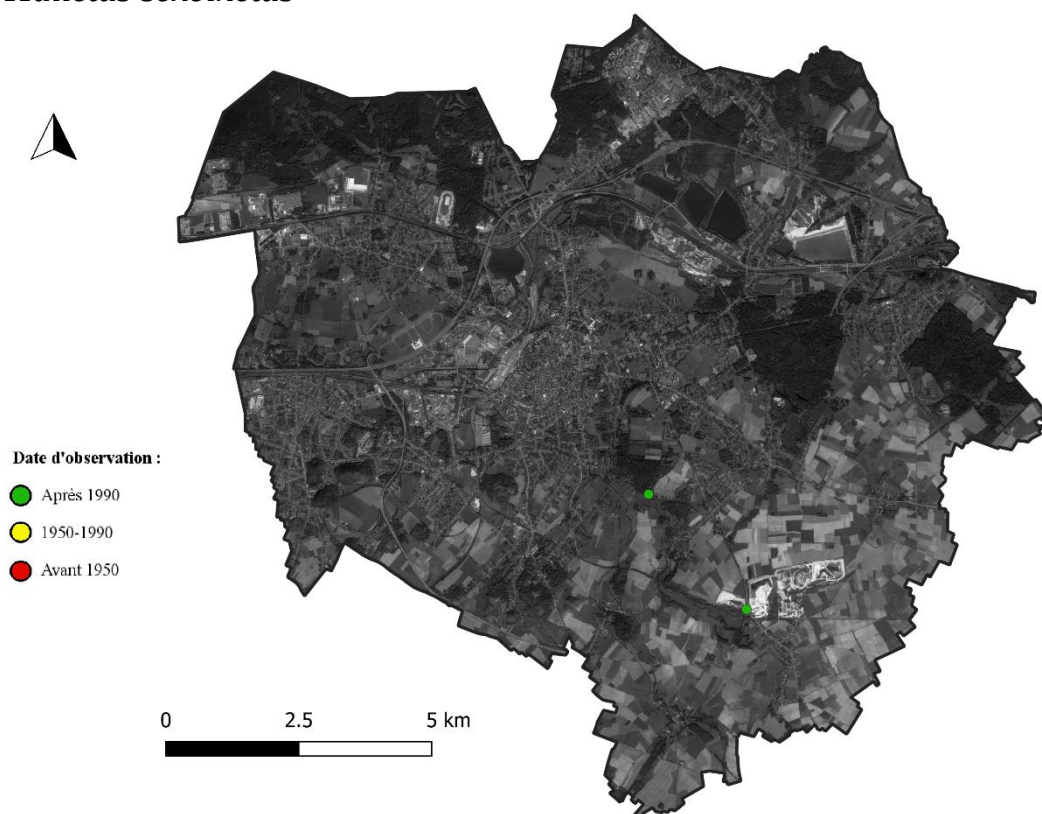
Halictus rubicundus



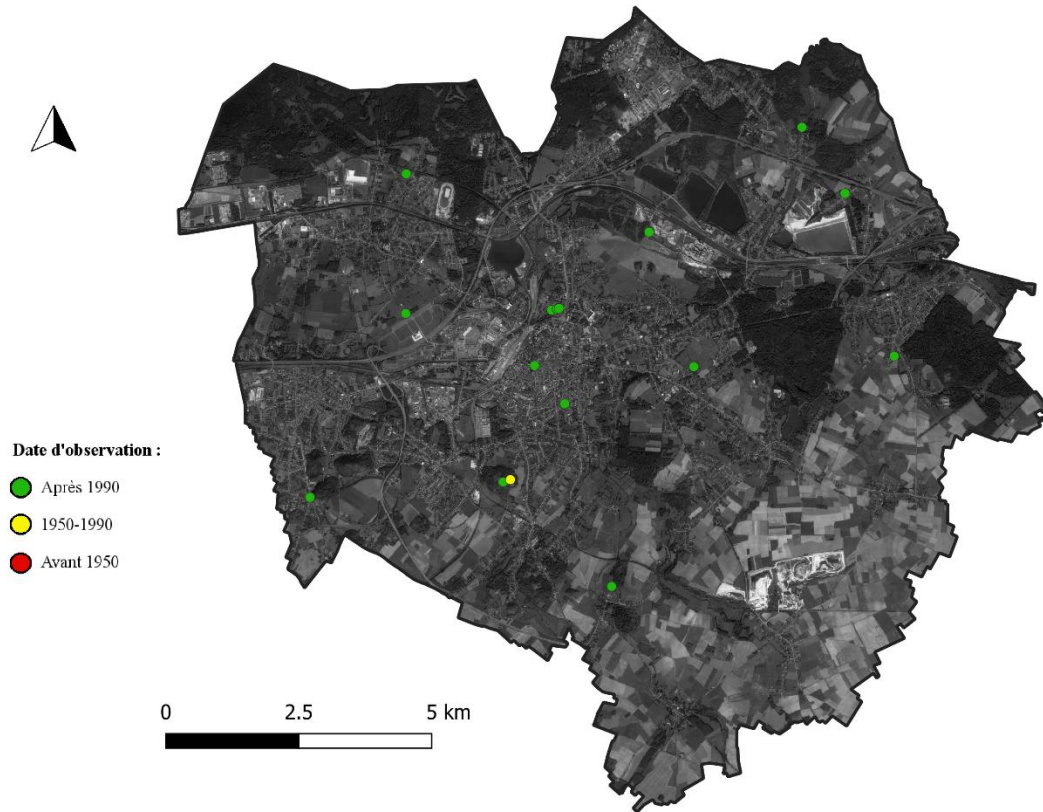
Halictus scabiosae



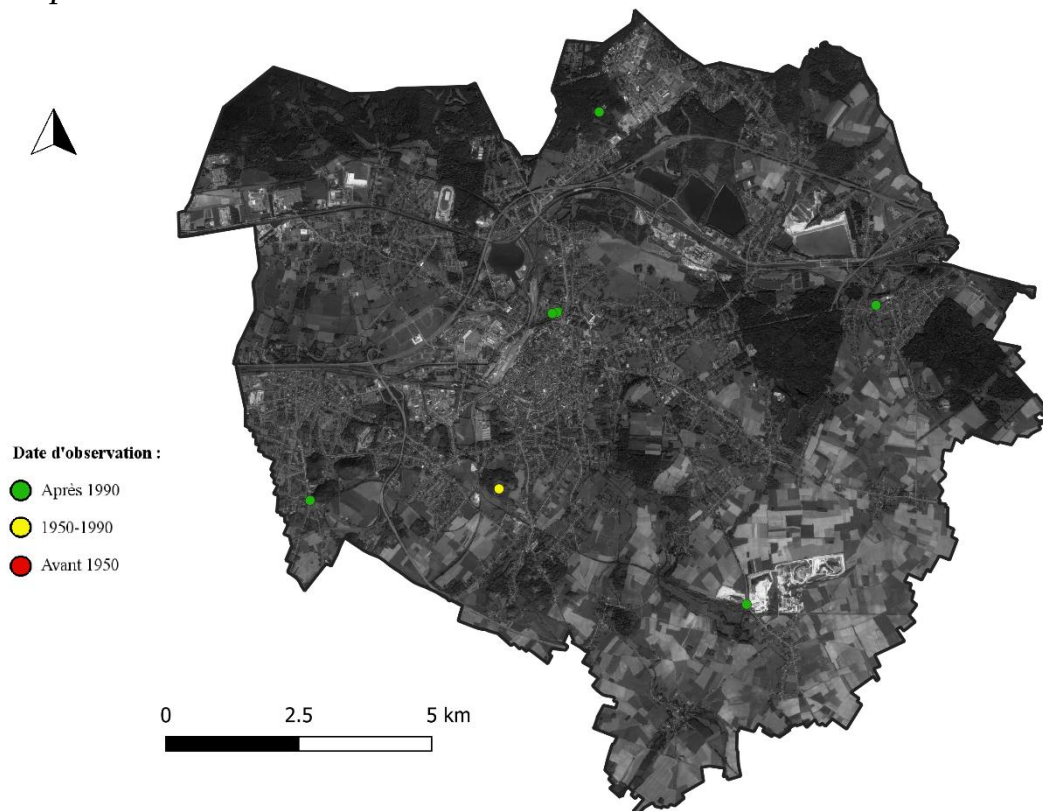
Halictus sexcinctus



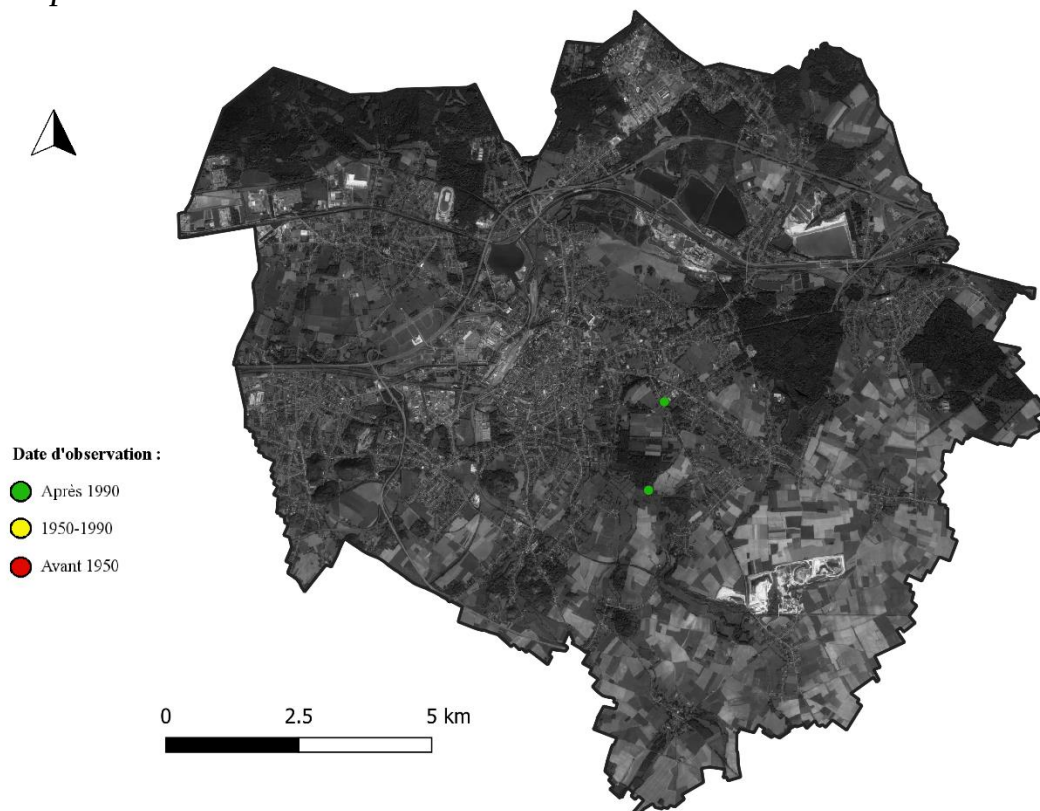
Heriades truncorum



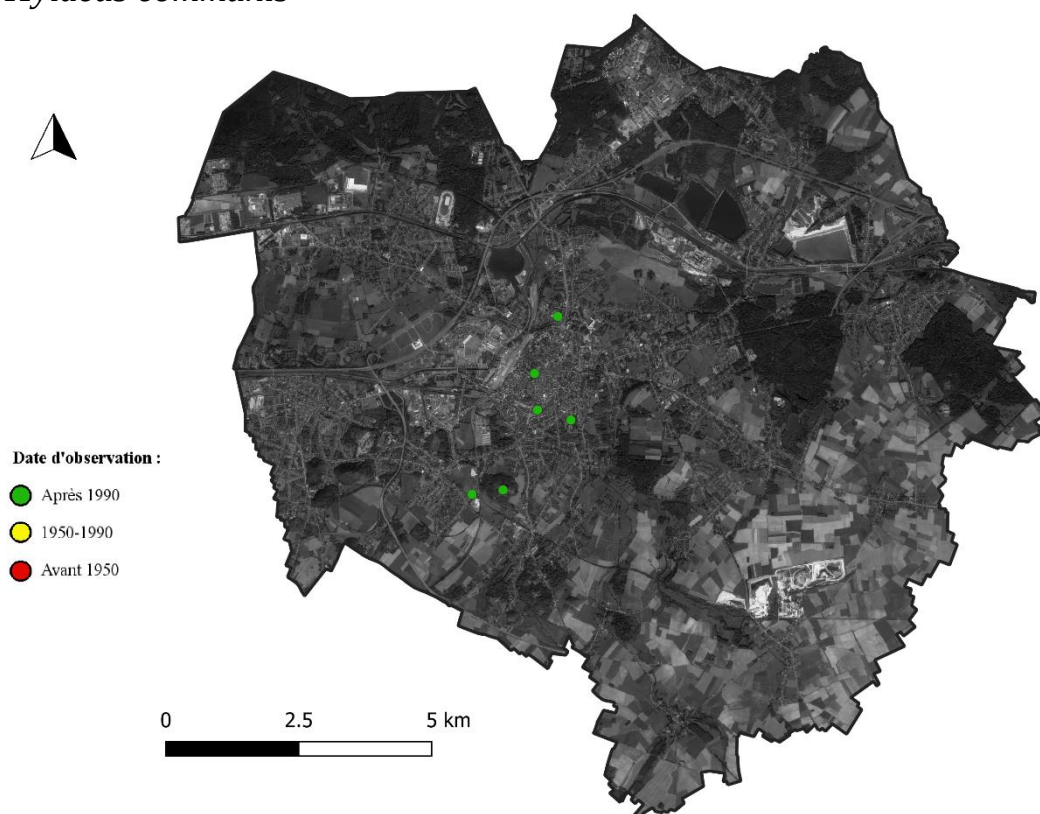
Hoplitis adunca



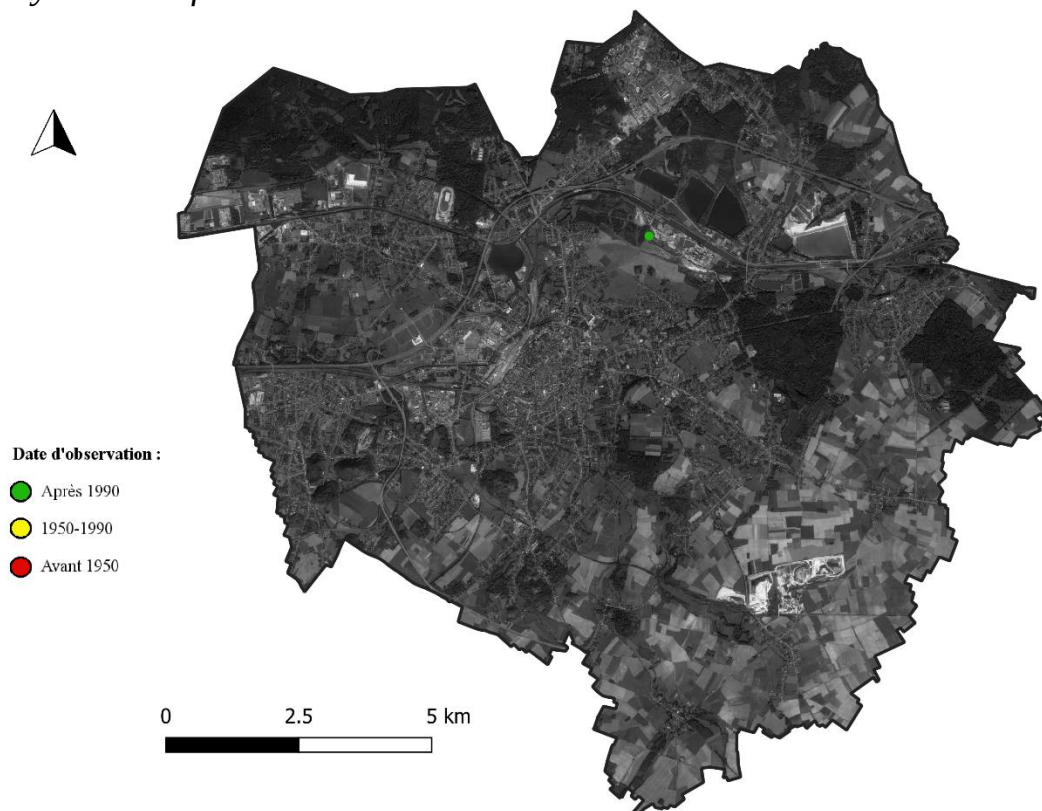
Hoplitis leucomelana



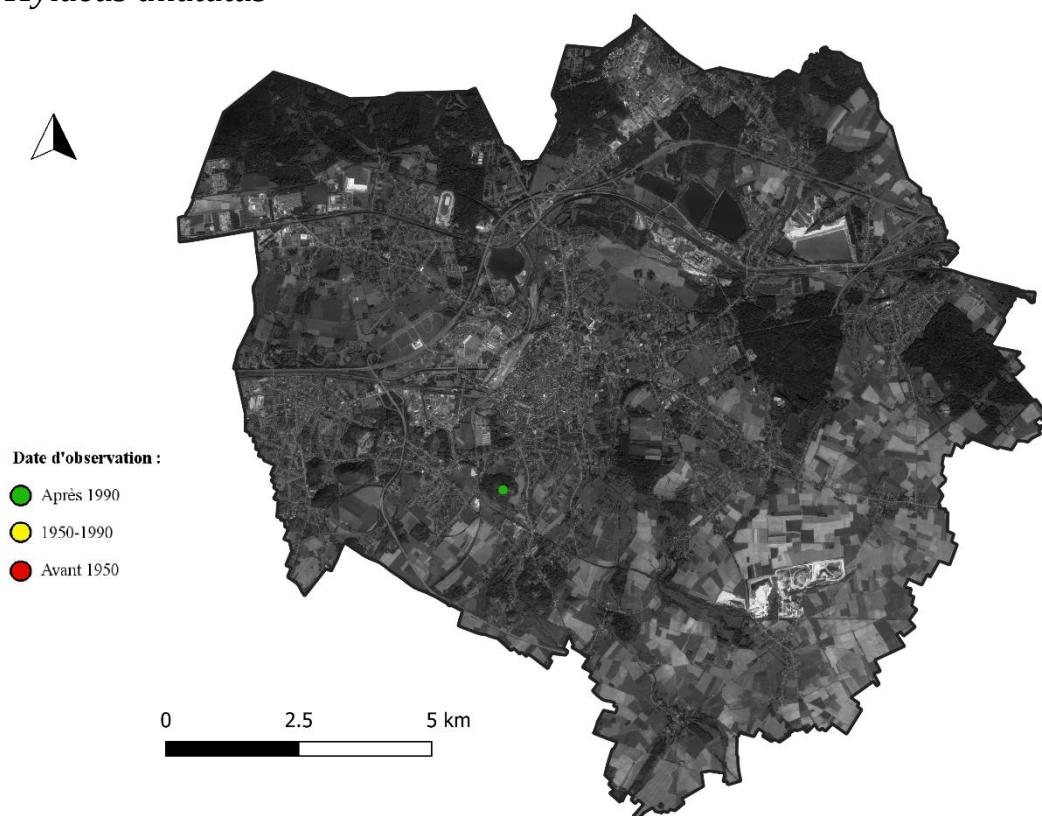
Hylaeus communis



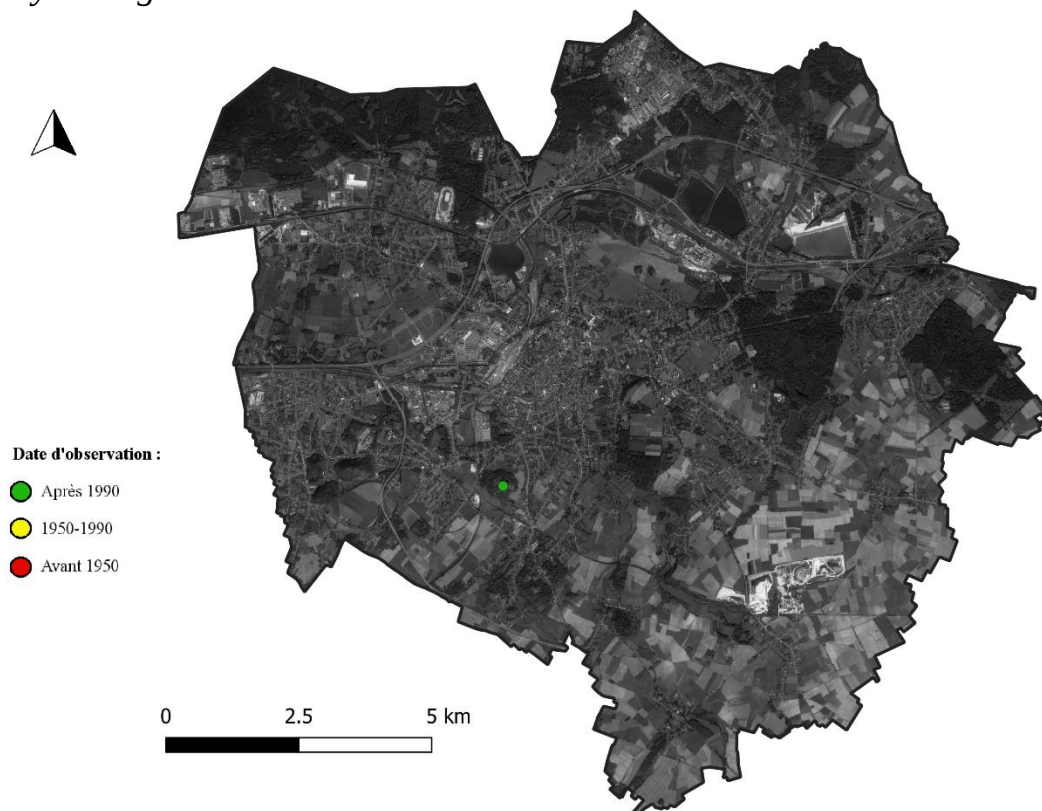
Hylaeus confusus



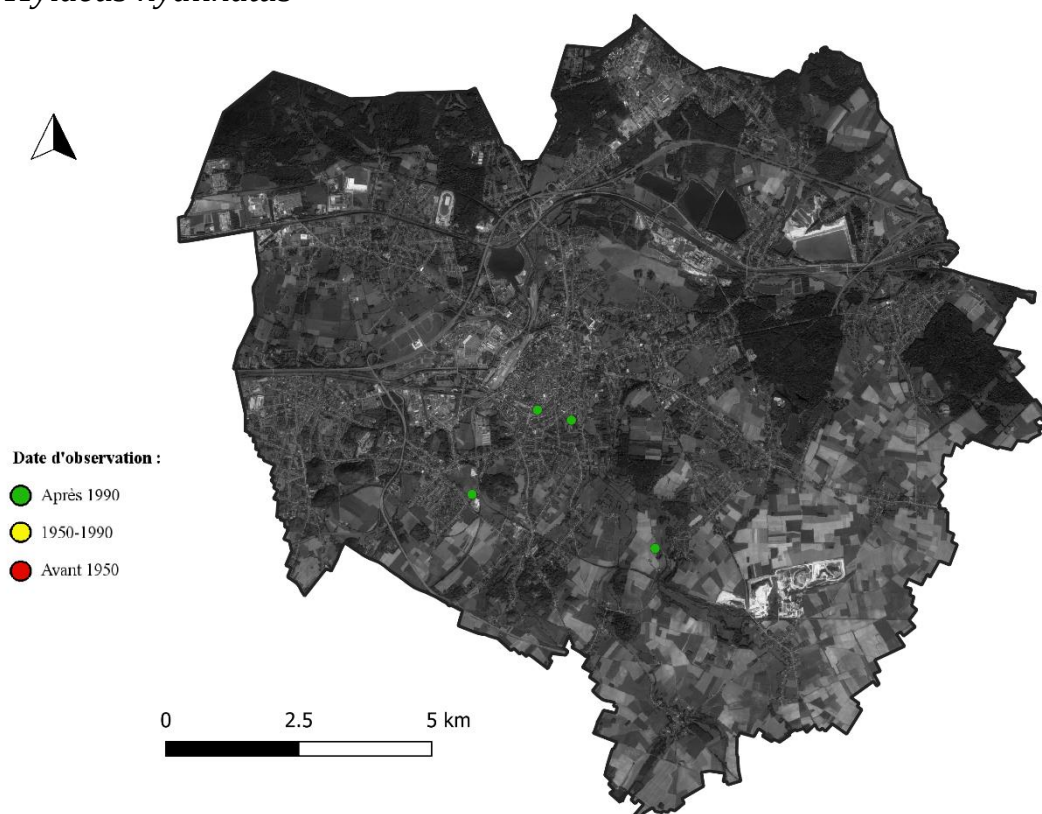
Hylaeus dilatatus



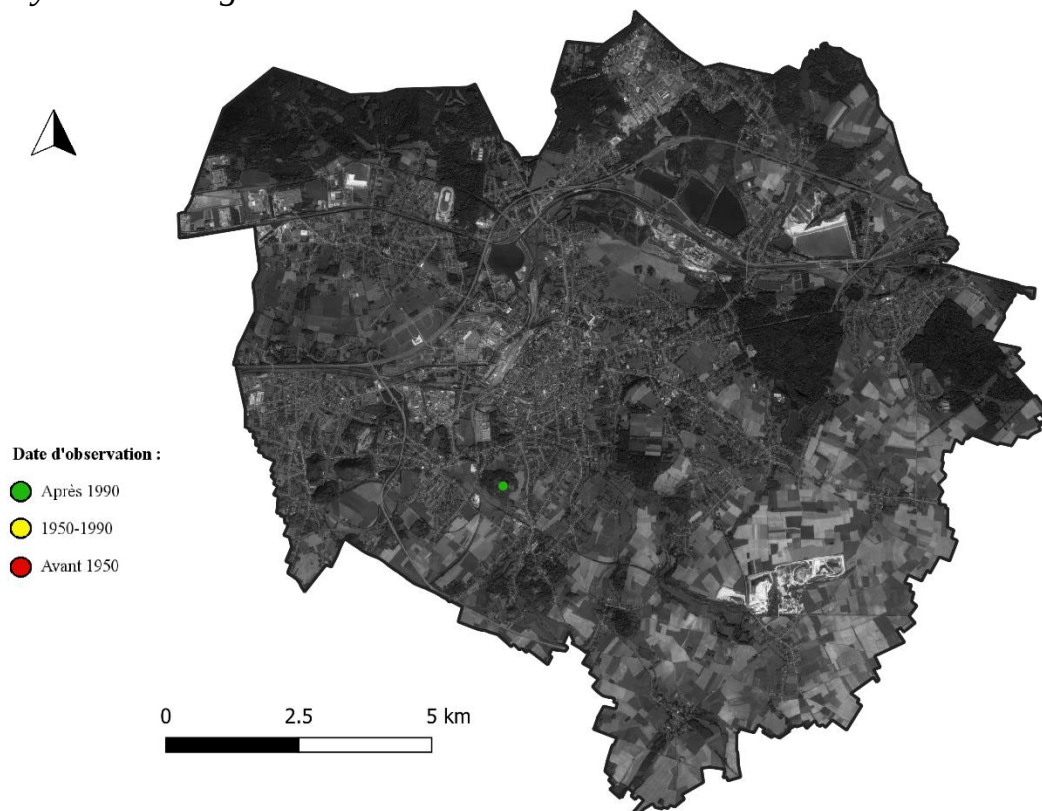
Hylaeus gredleri



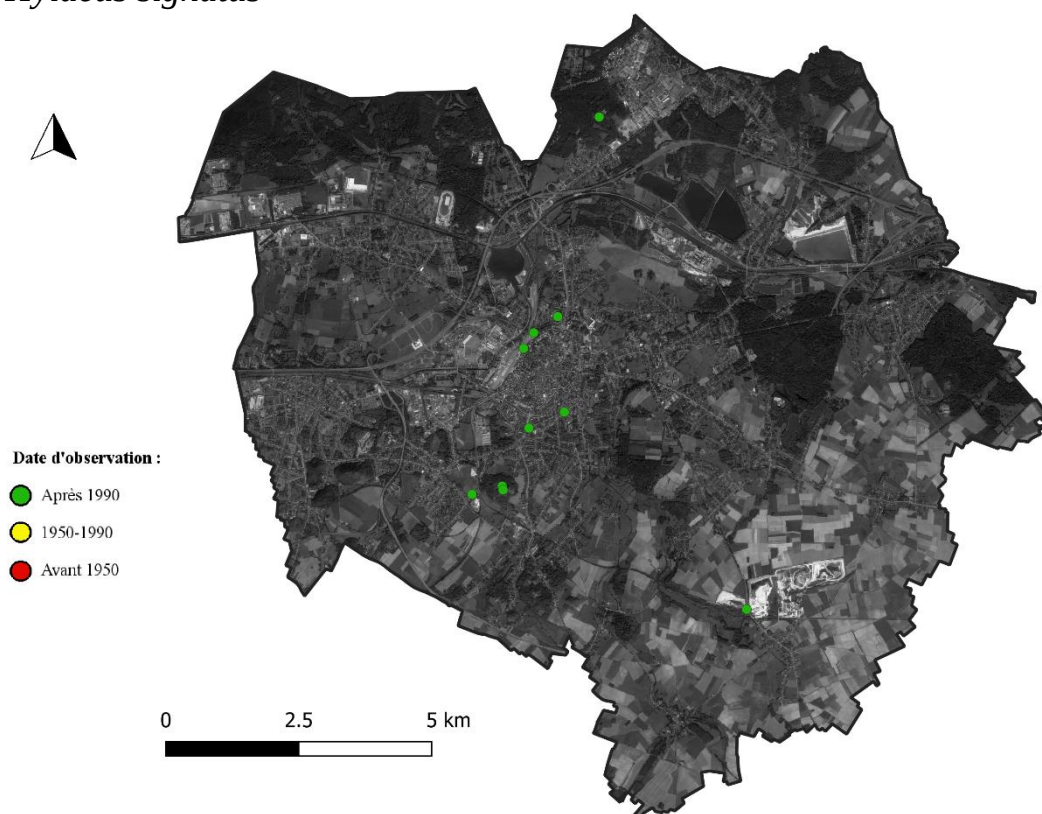
Hylaeus hyalinatus



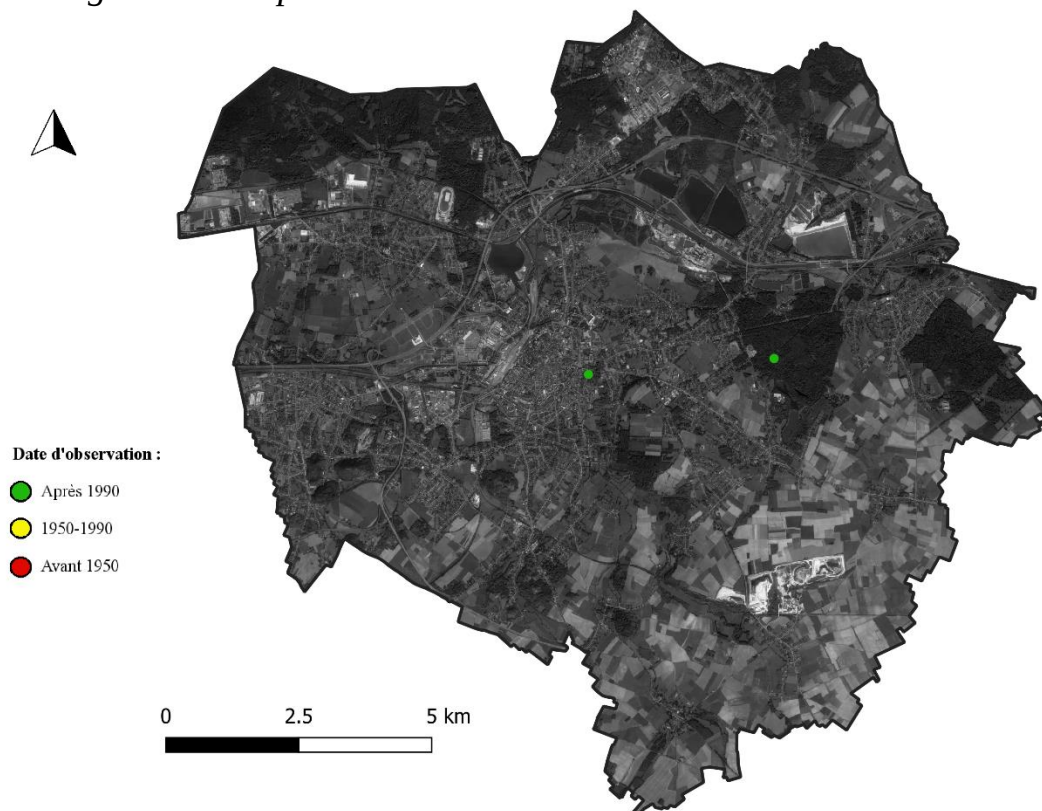
Hylaeus incongruus



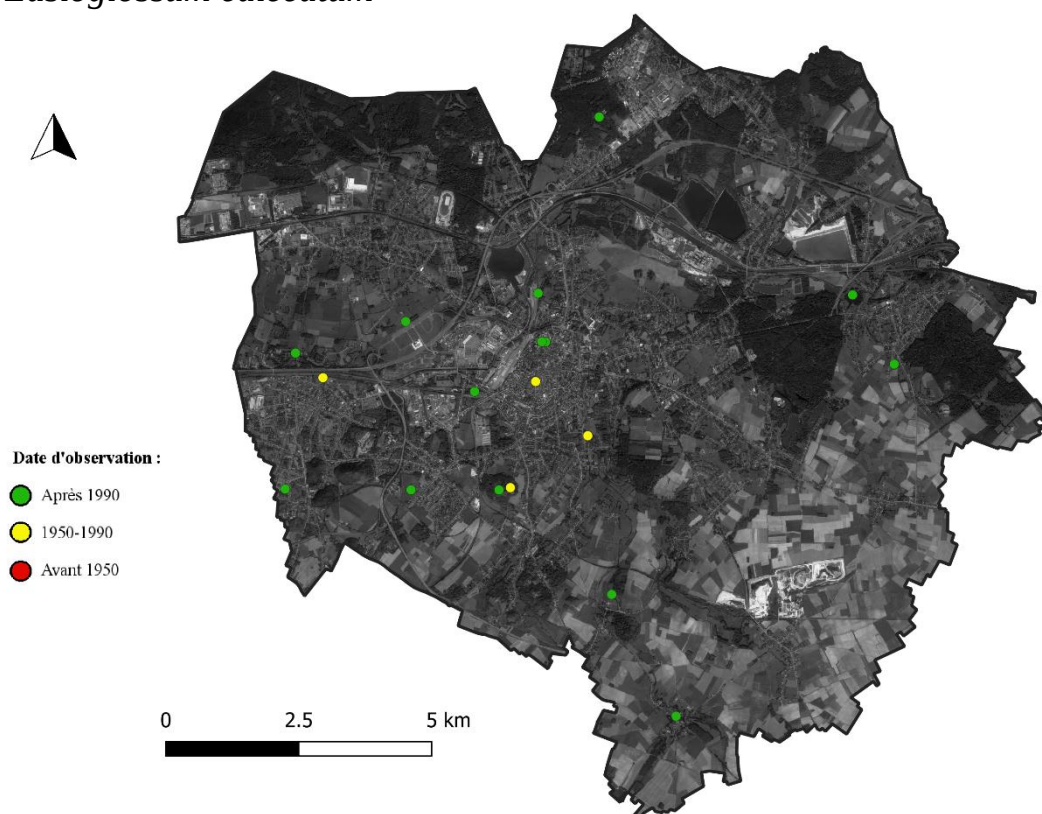
Hylaeus signatus



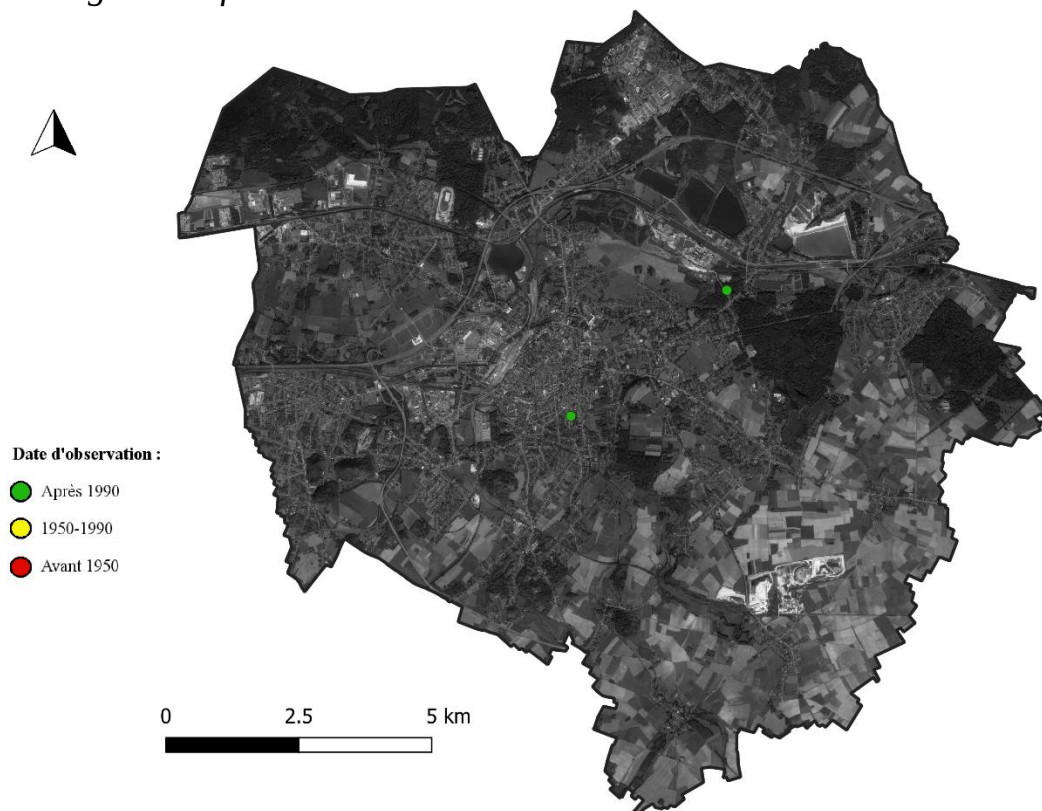
Lasioglossum albipes



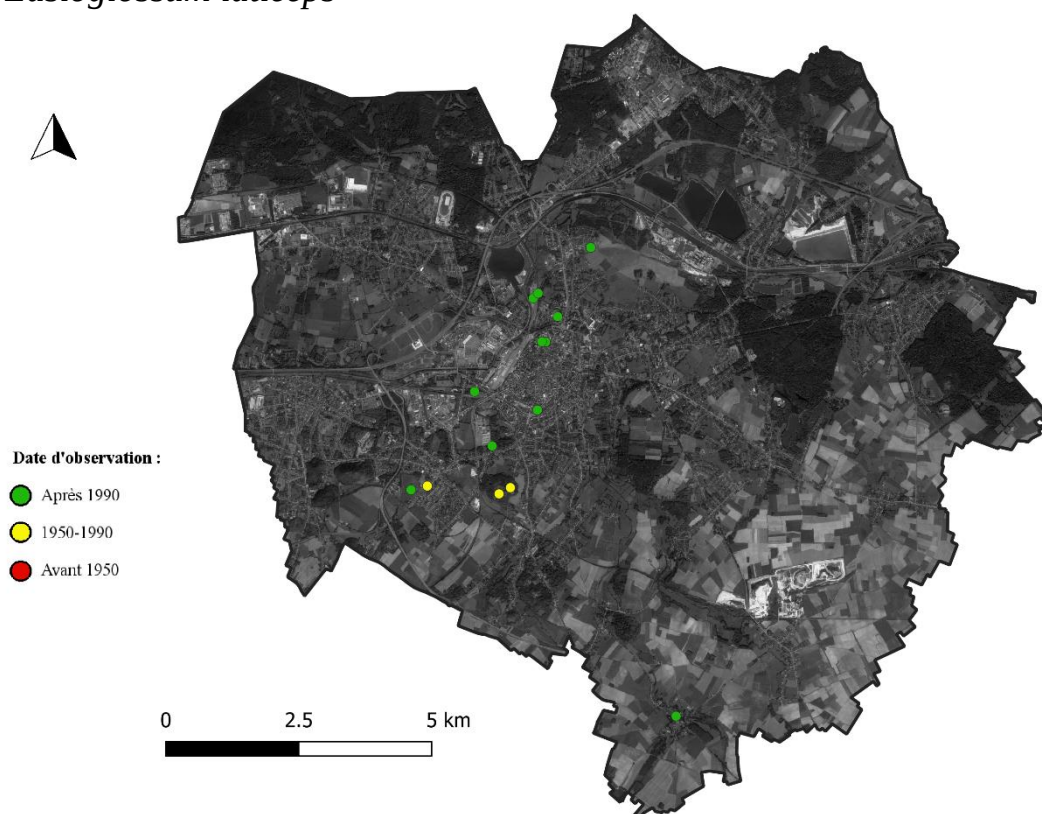
Lasioglossum calceatum



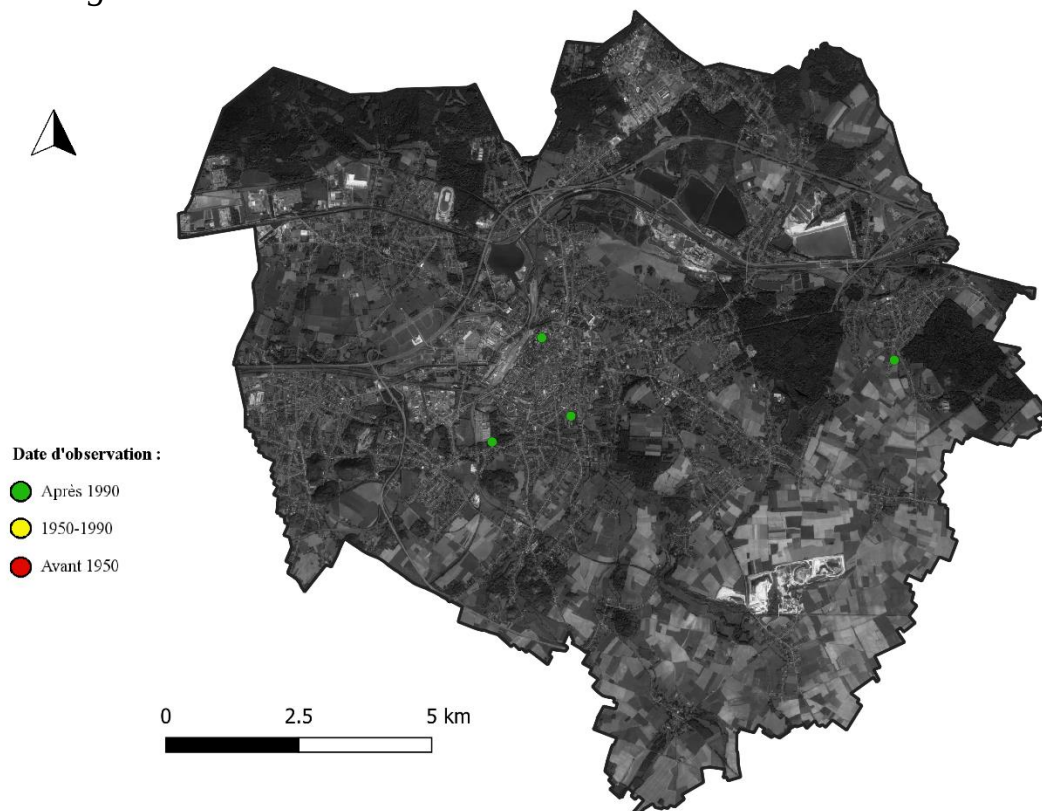
Lasioglossum fulvicorne



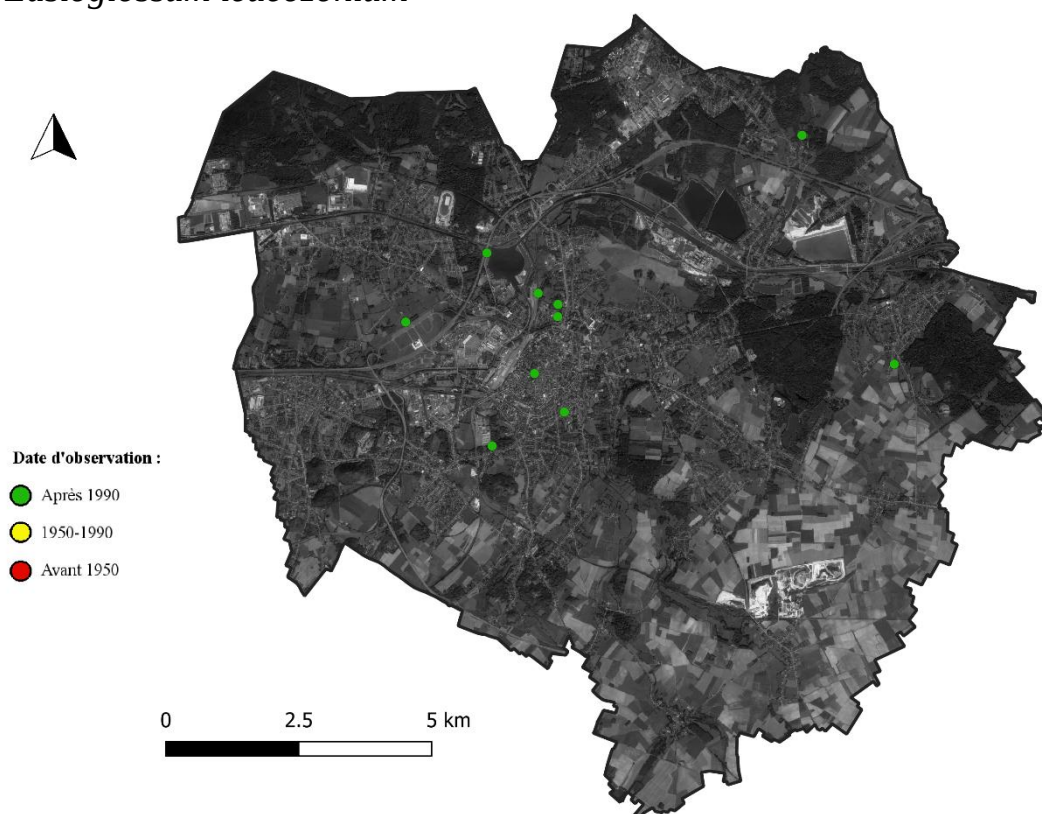
Lasioglossum laticeps



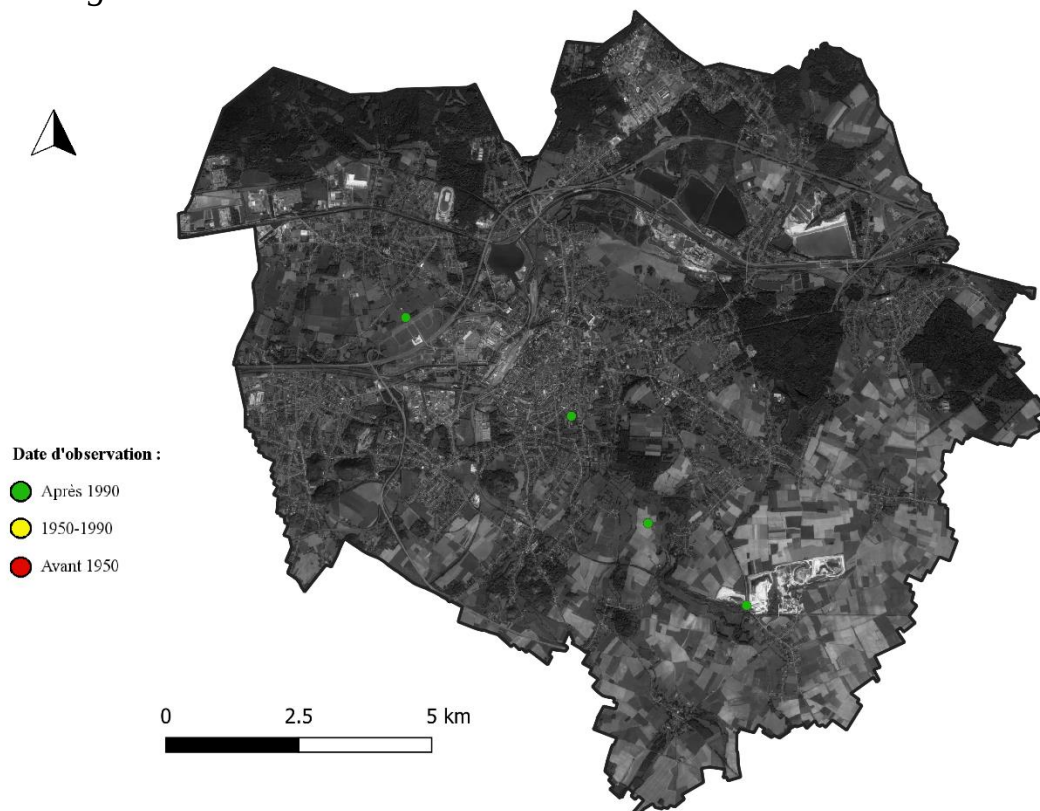
Lasioglossum lativentre



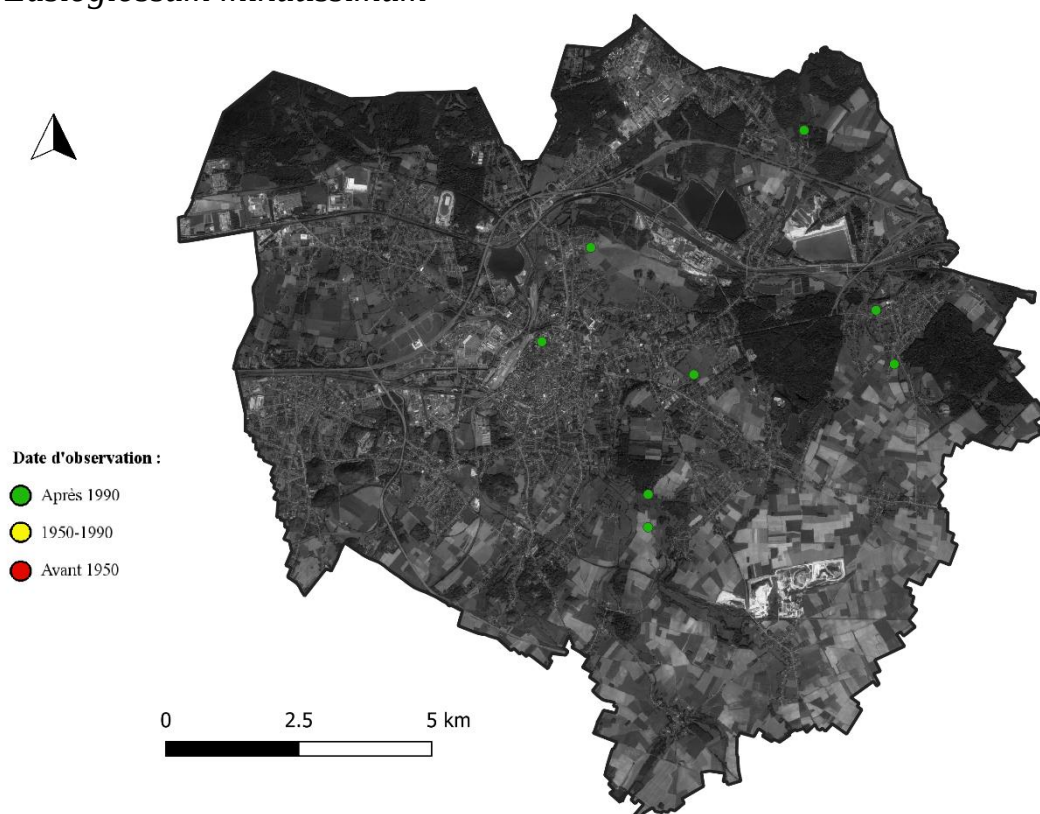
Lasioglossum leucozonium



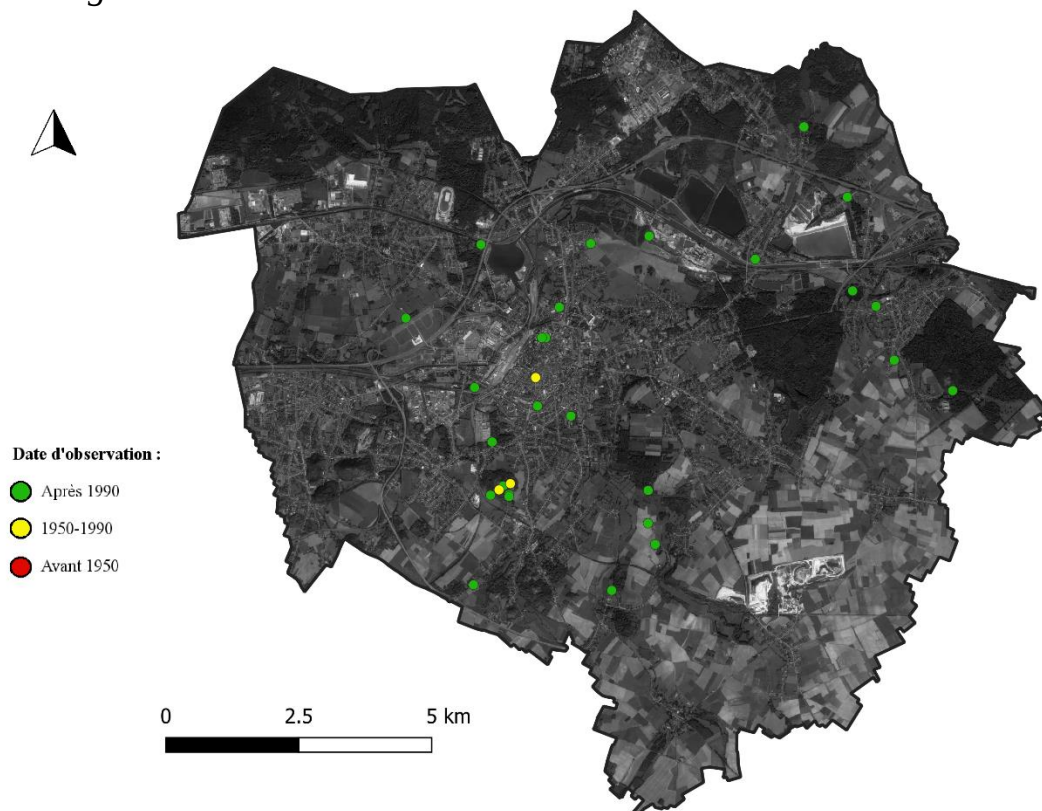
Lasioglossum malachurum



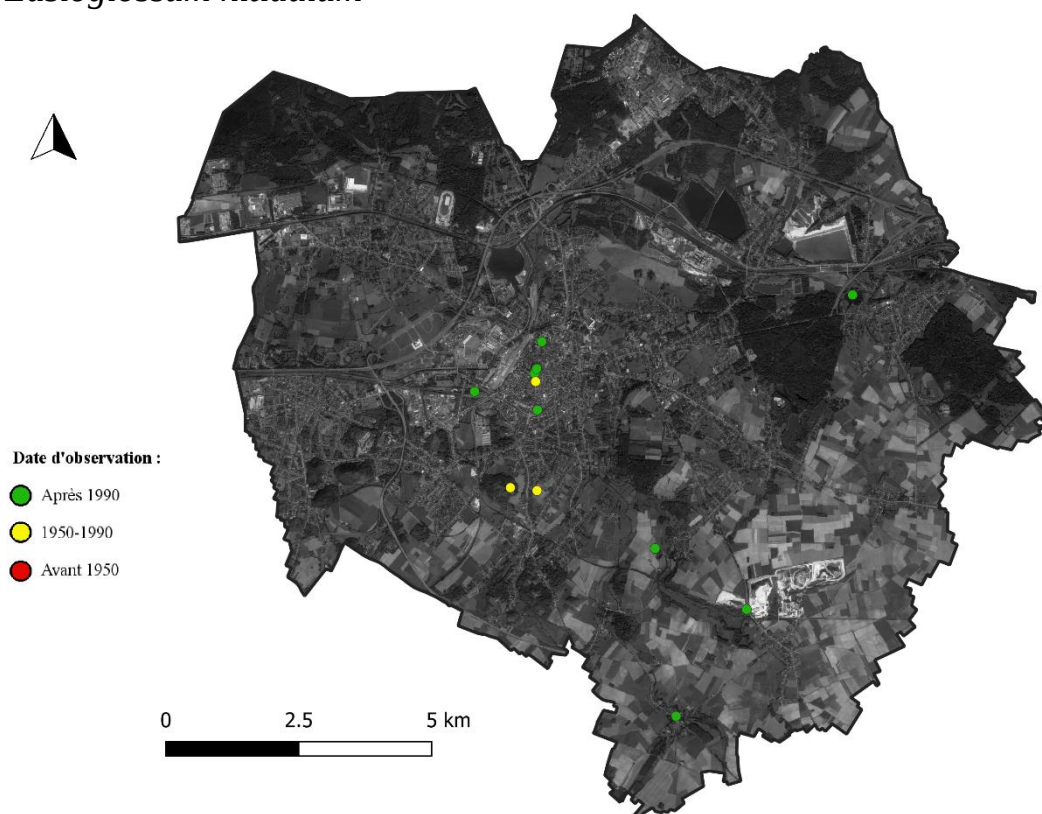
Lasioglossum minutissimum



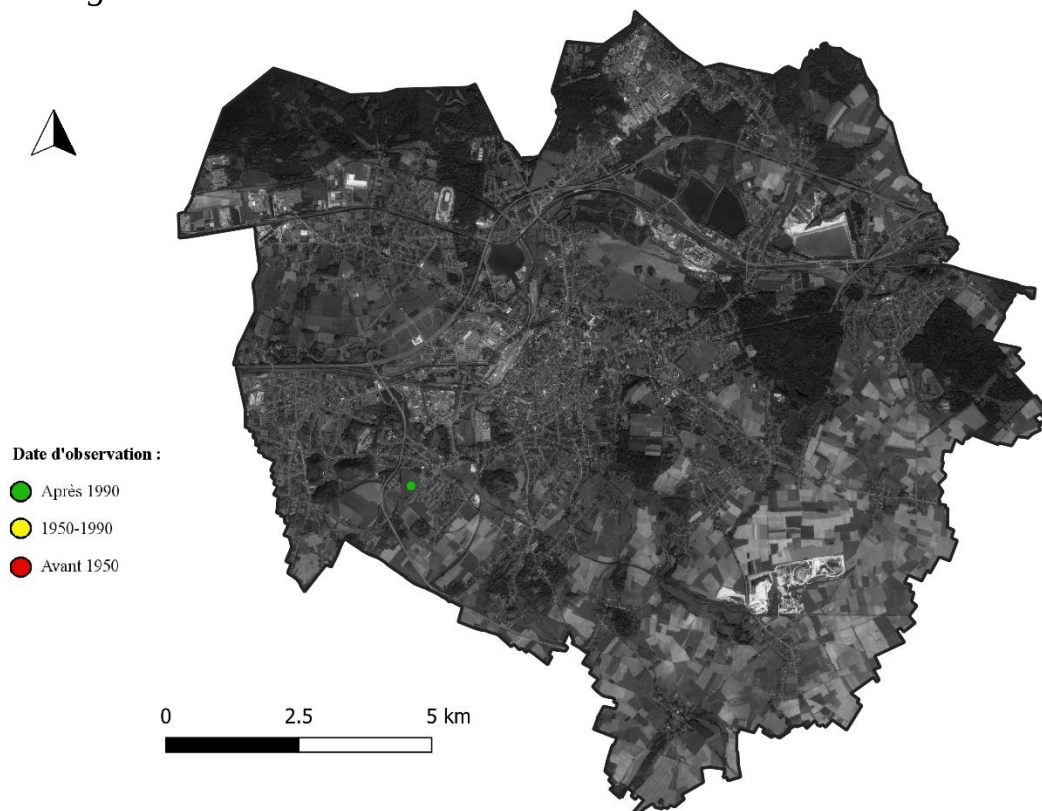
Lasioglossum morio



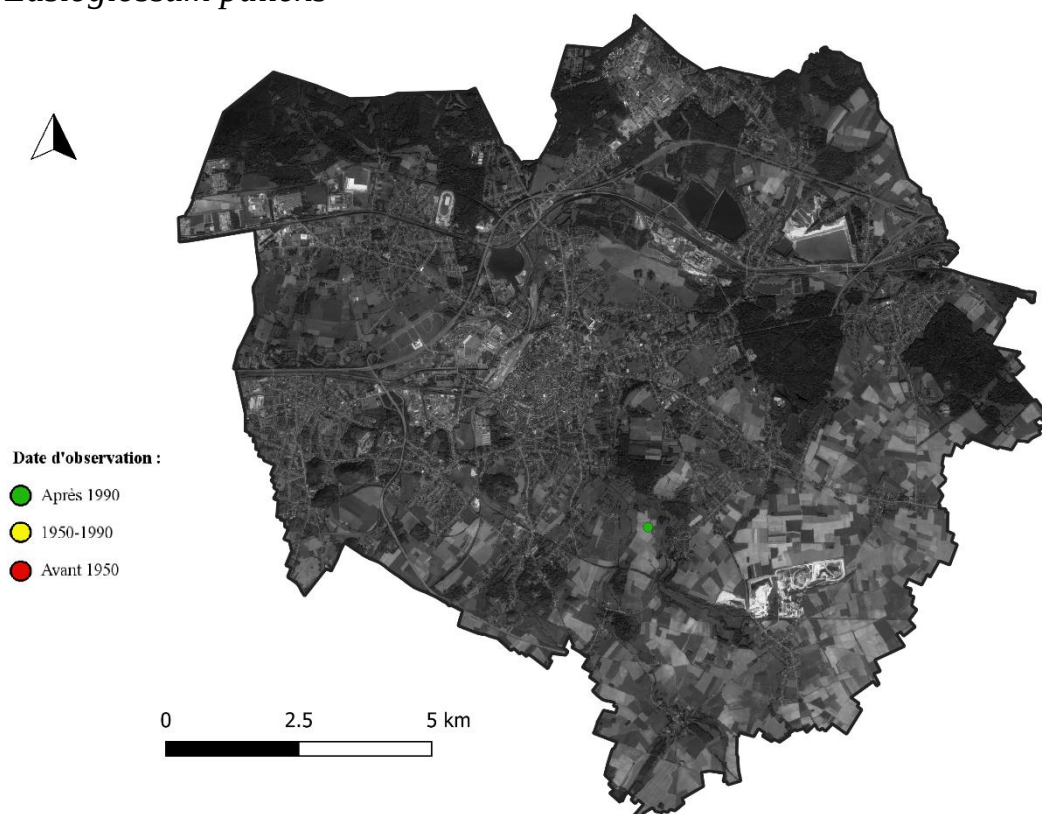
Lasioglossum nitidulum



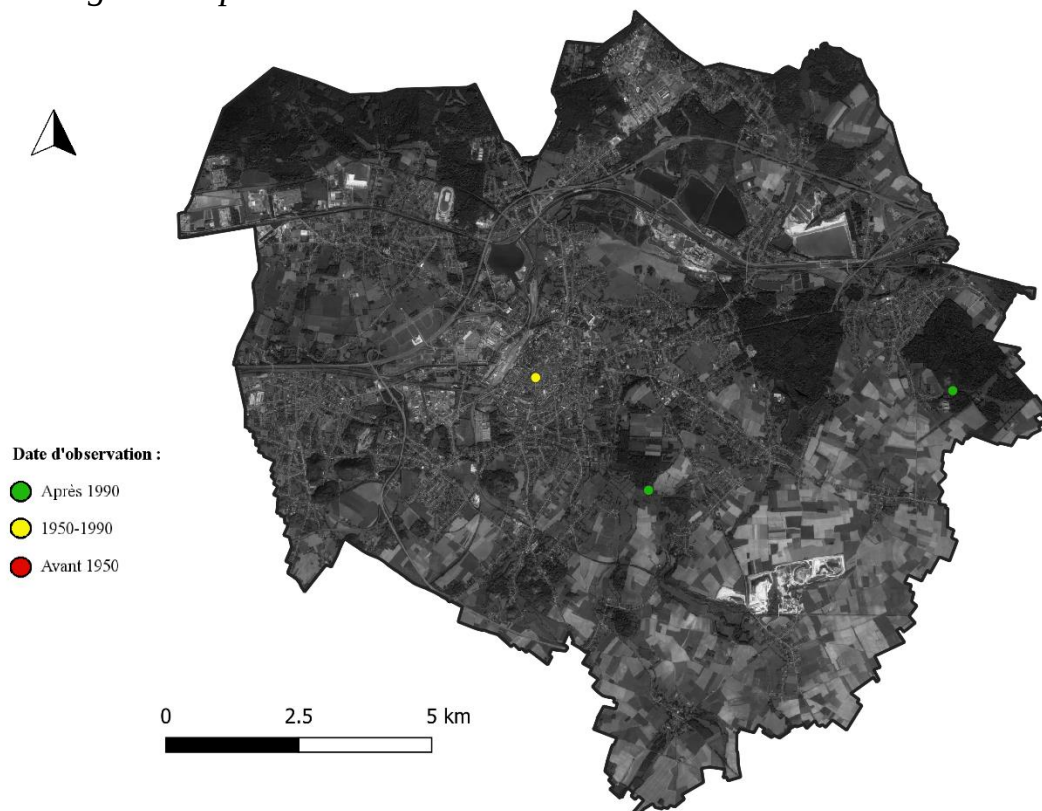
Lasioglossum nitidusculum



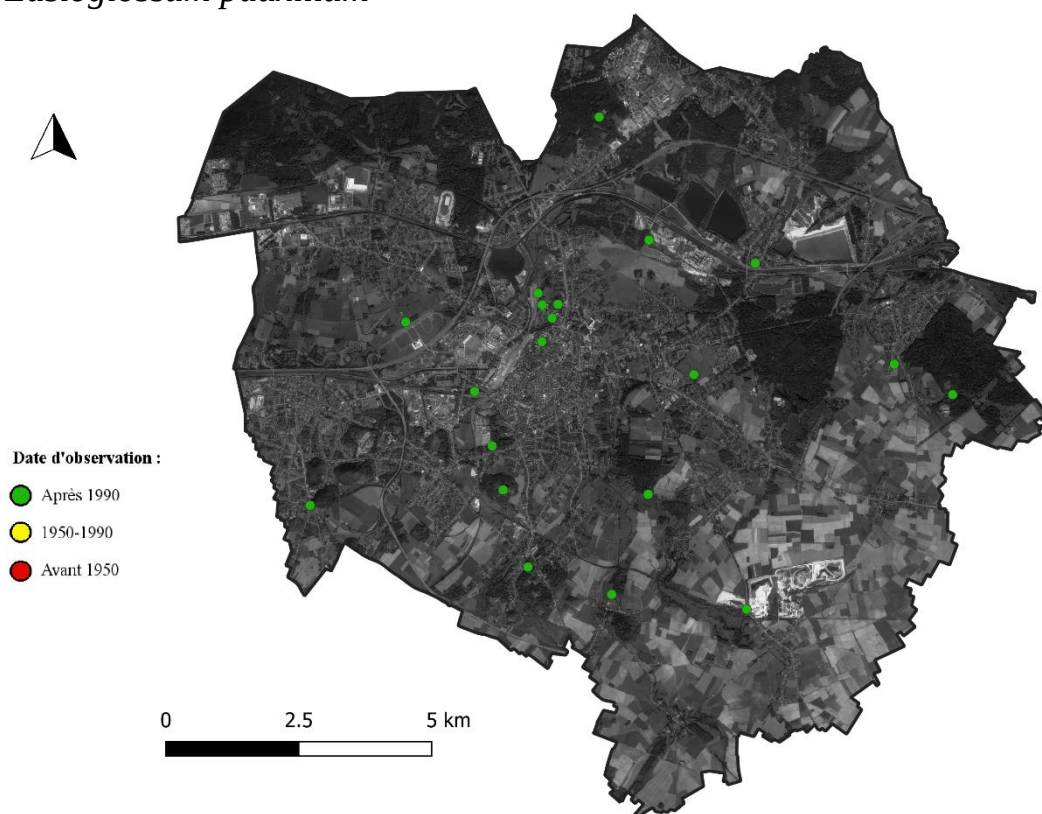
Lasioglossum pallens



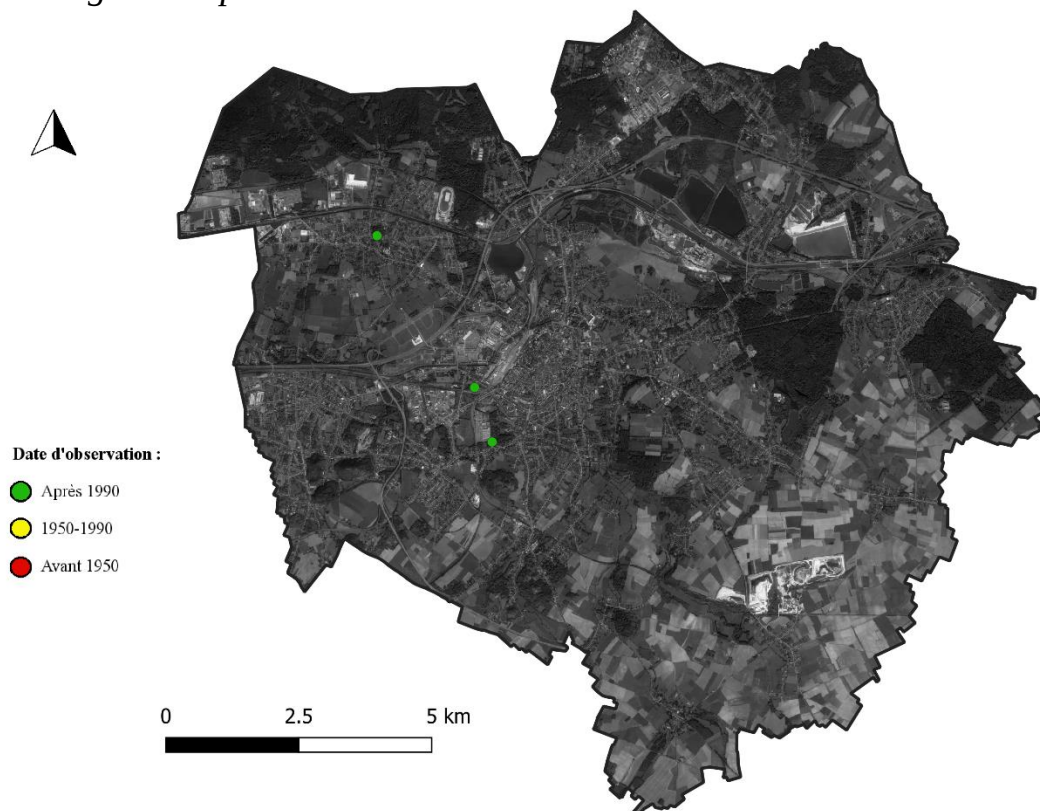
Lasioglossum parvulum



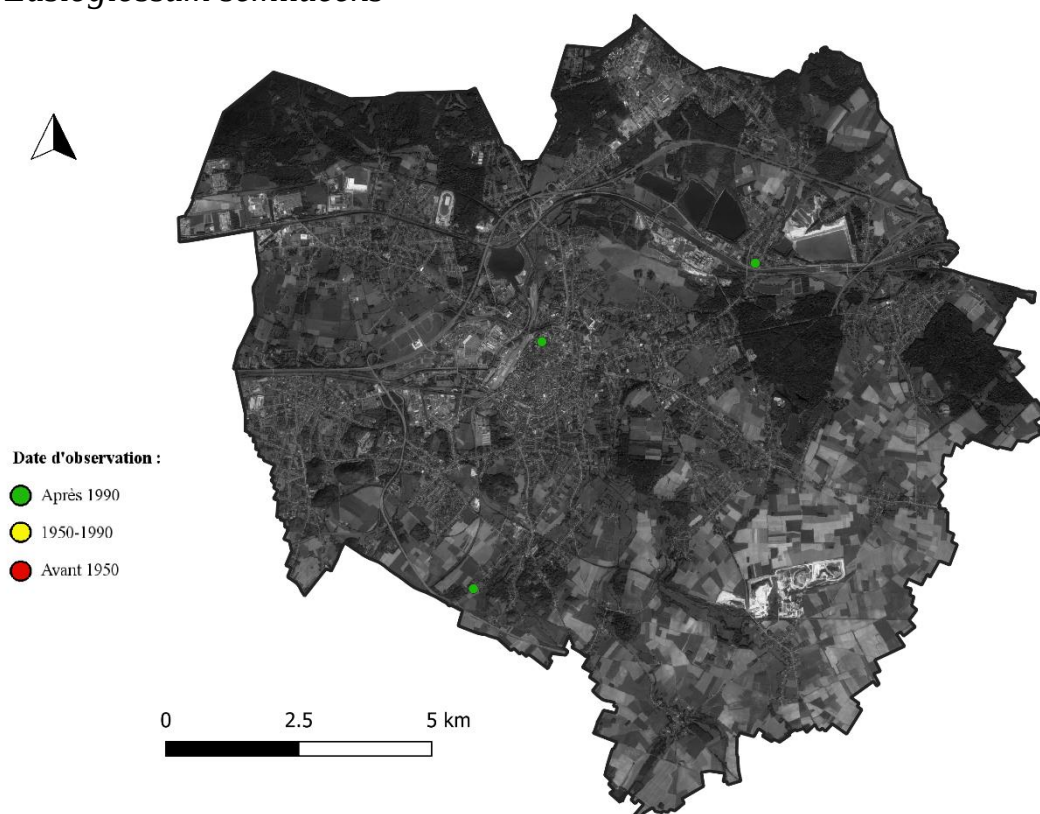
Lasioglossum pauxillum



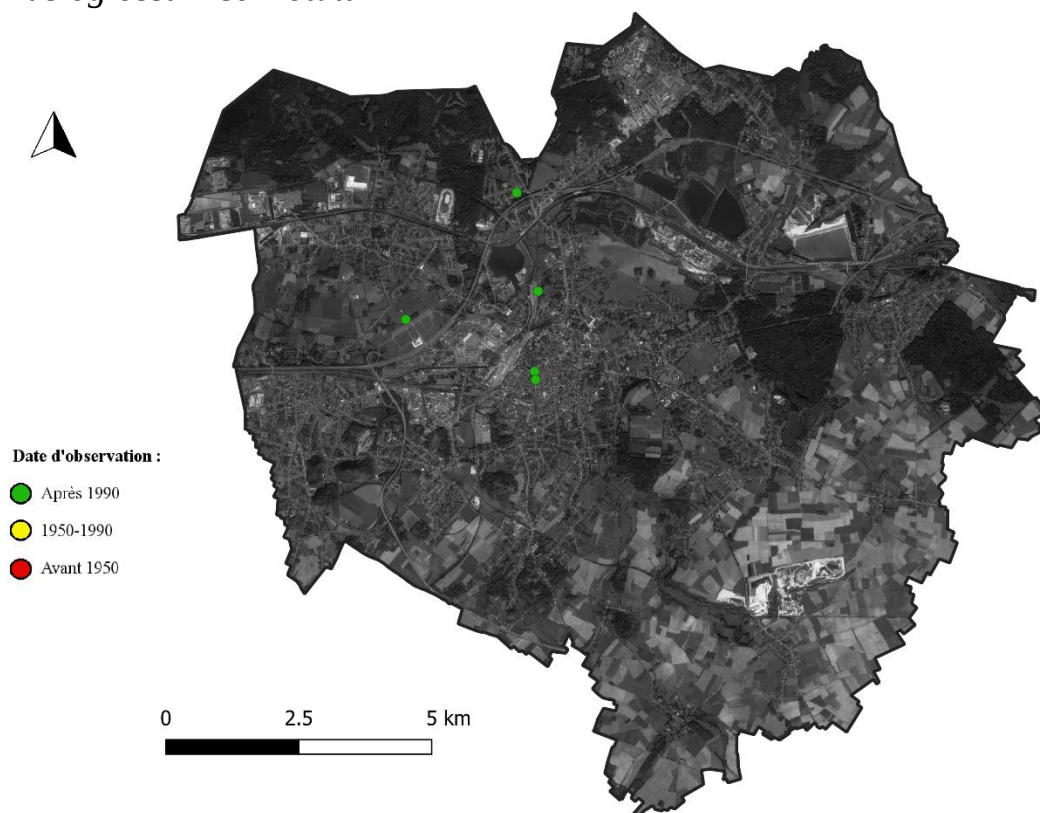
Lasioglossum punctatissimum



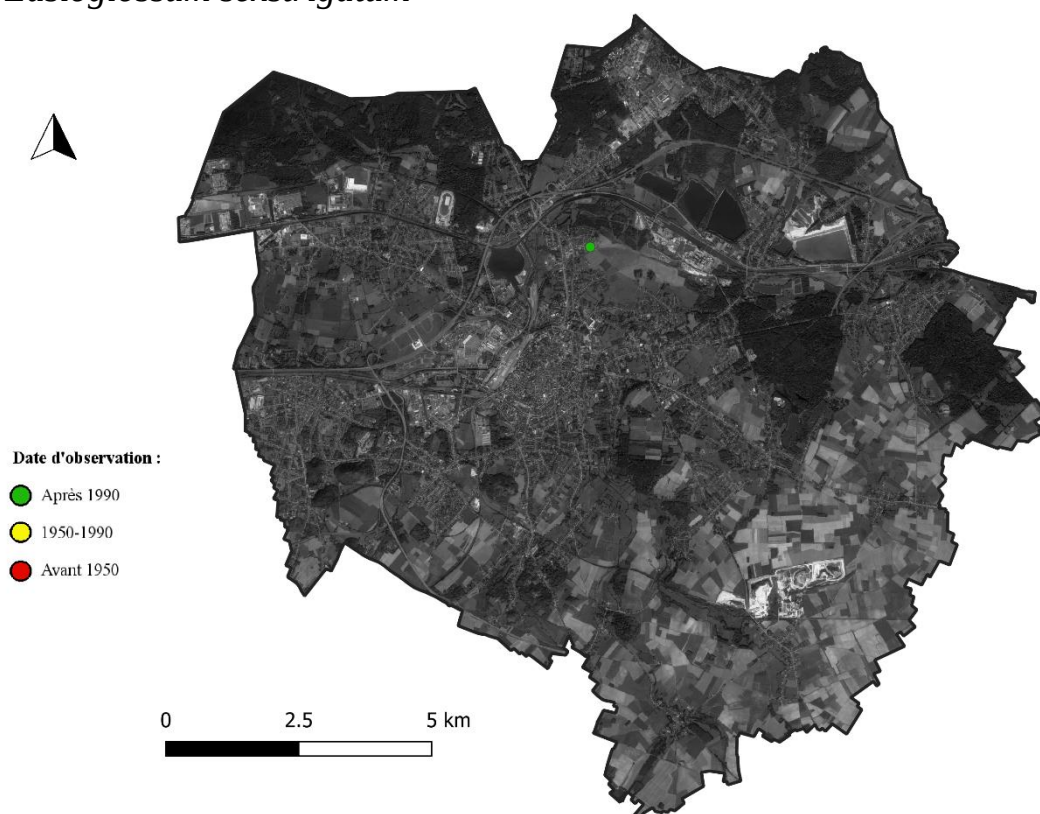
Lasioglossum semilucens



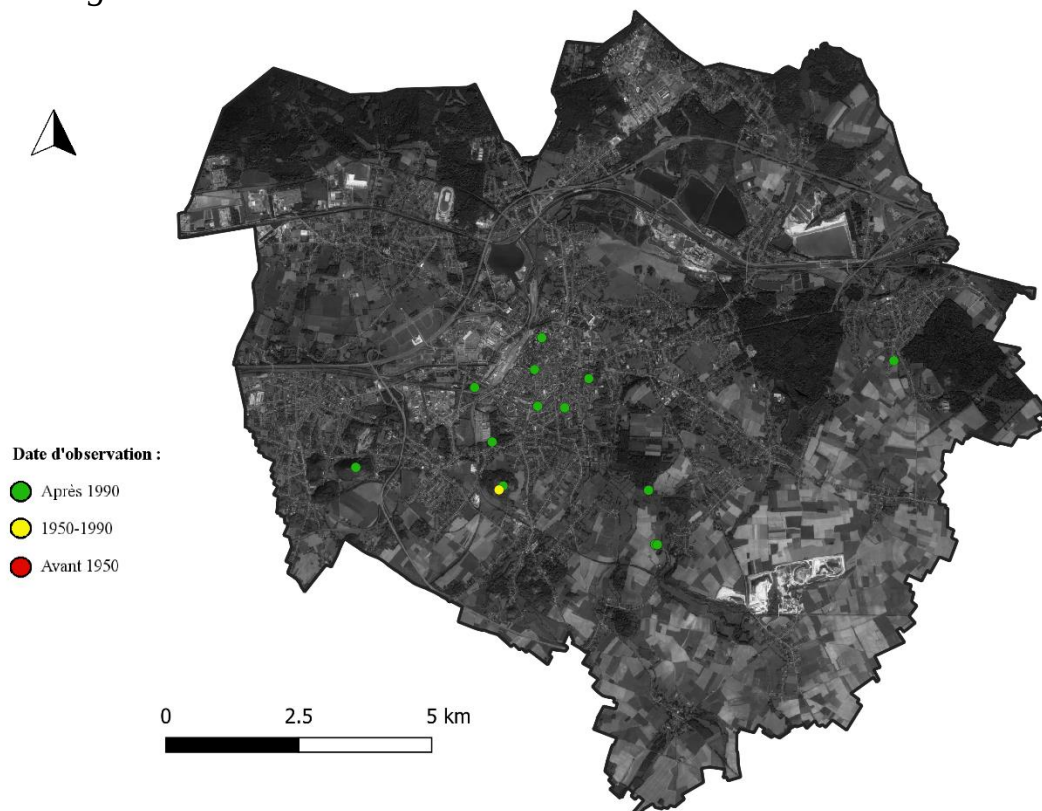
Lasioglossum sexnotatum



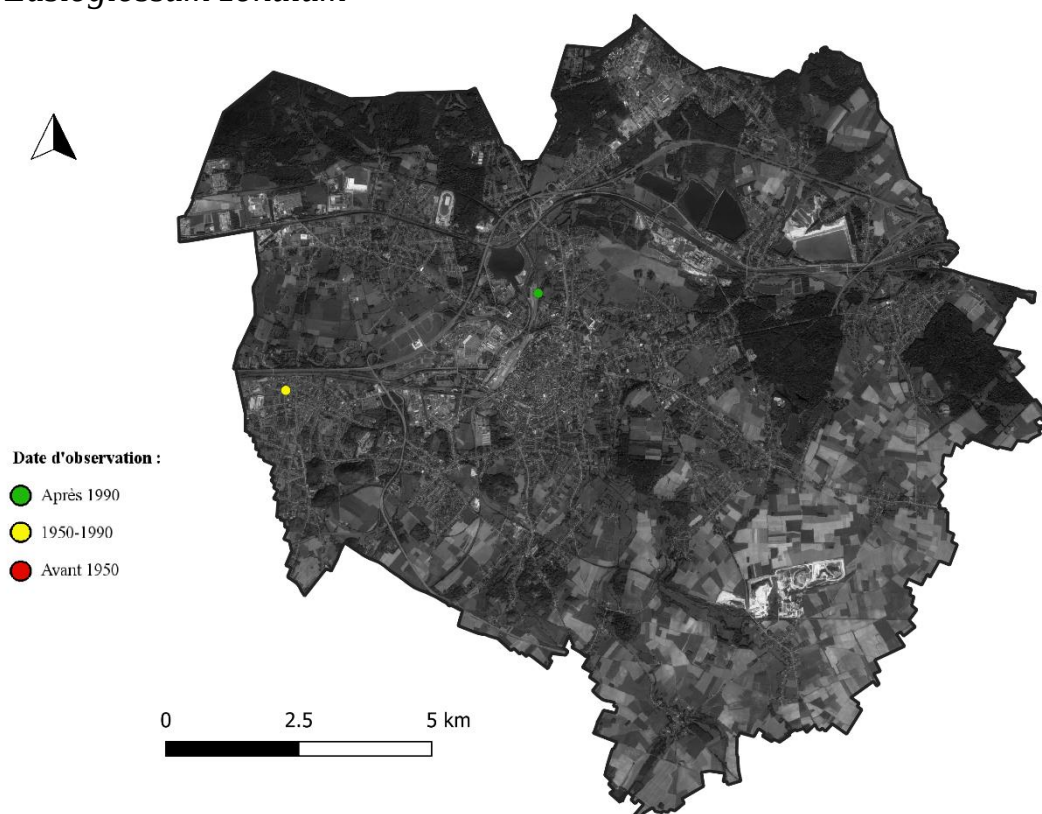
Lasioglossum sexstrigatum



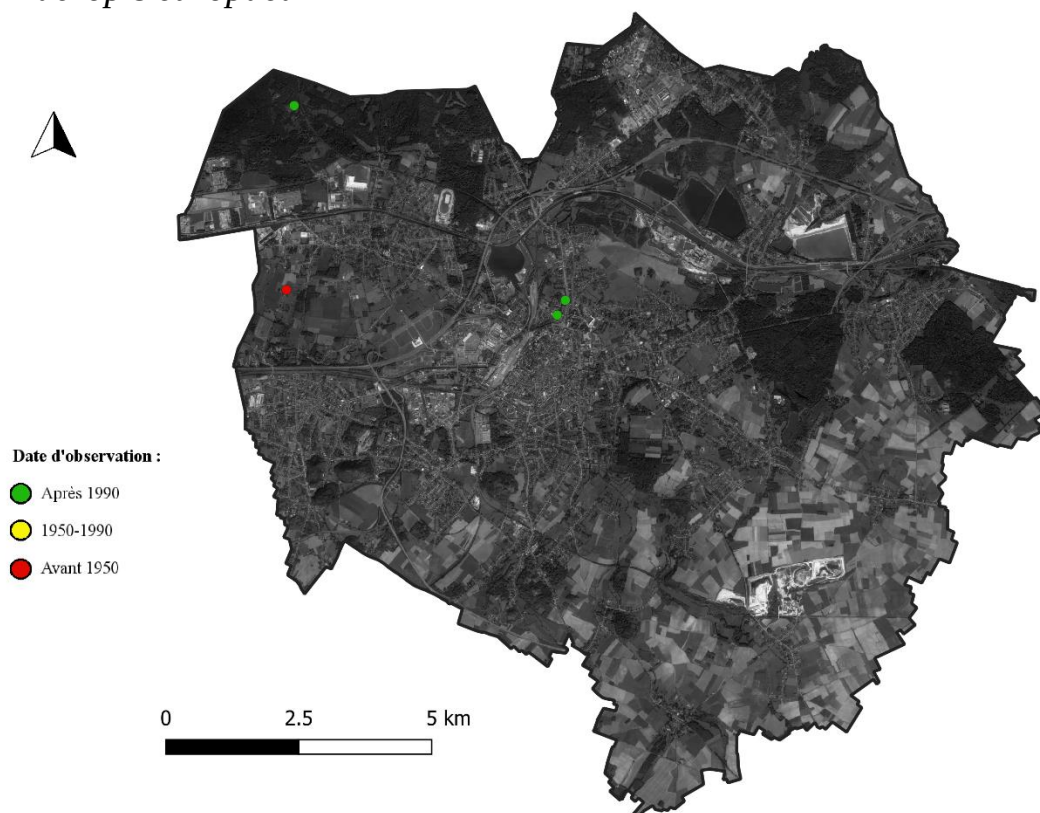
Lasioglossum villosulum



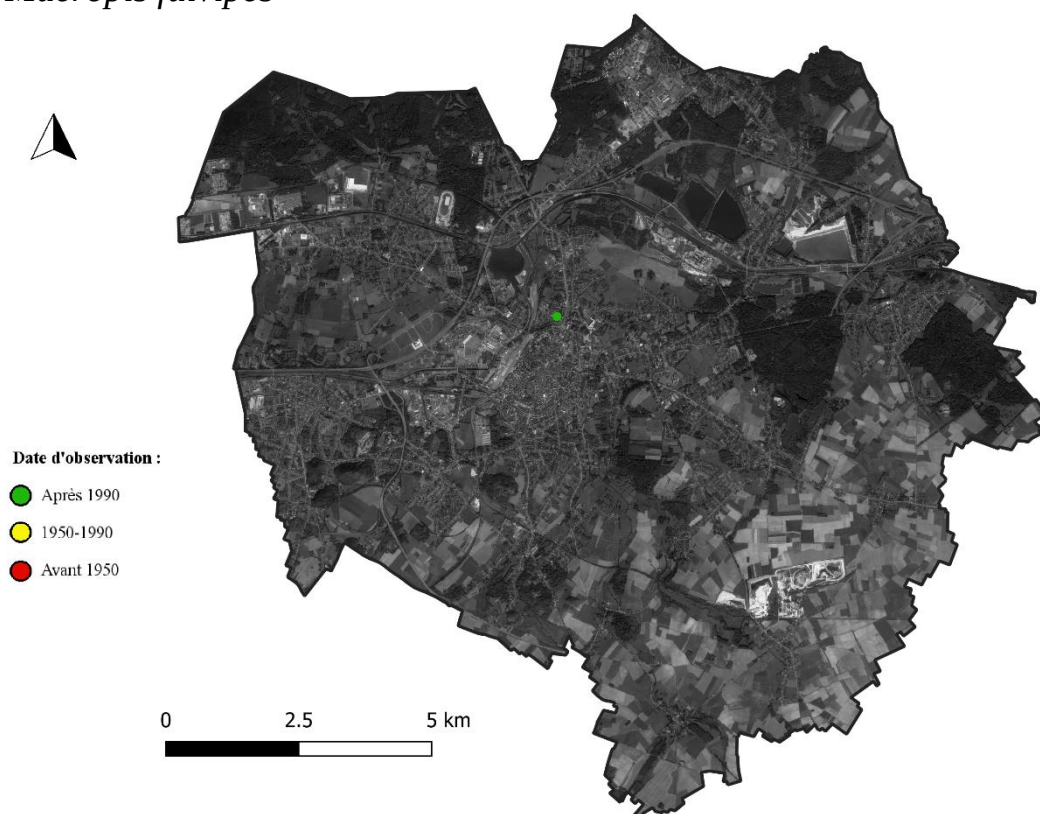
Lasioglossum zonulum



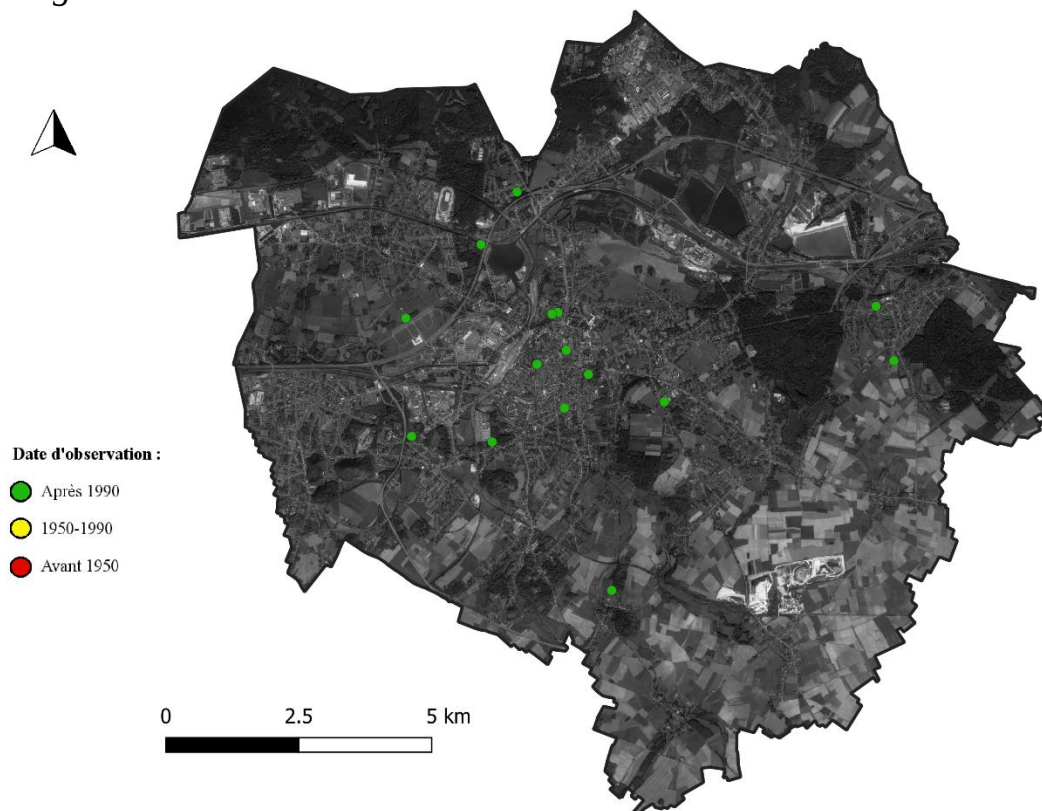
Macropis europaea



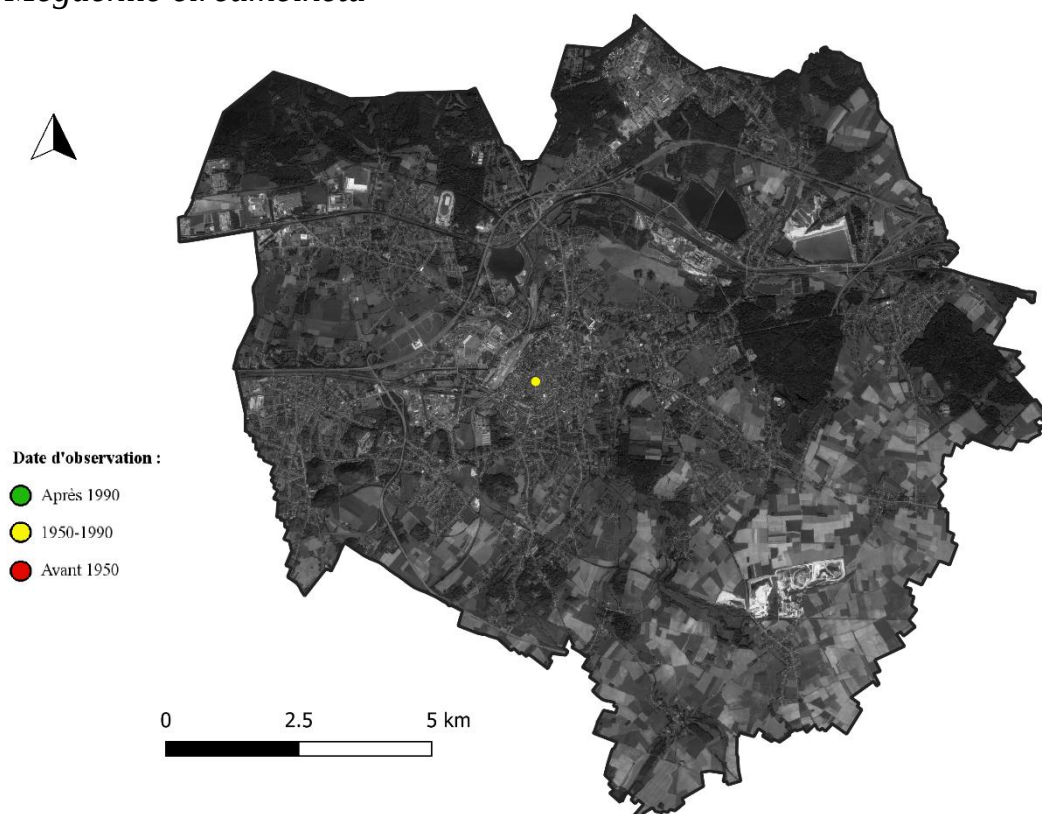
Macropis fulvipes



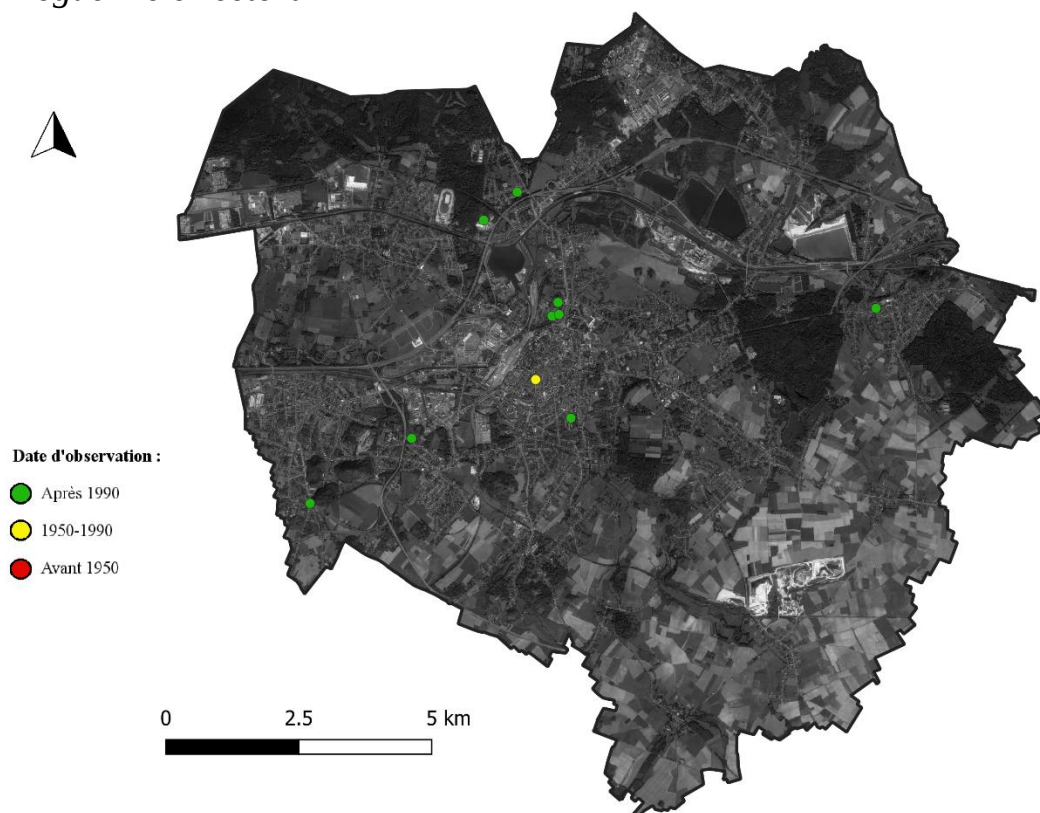
Megachile centuncularis



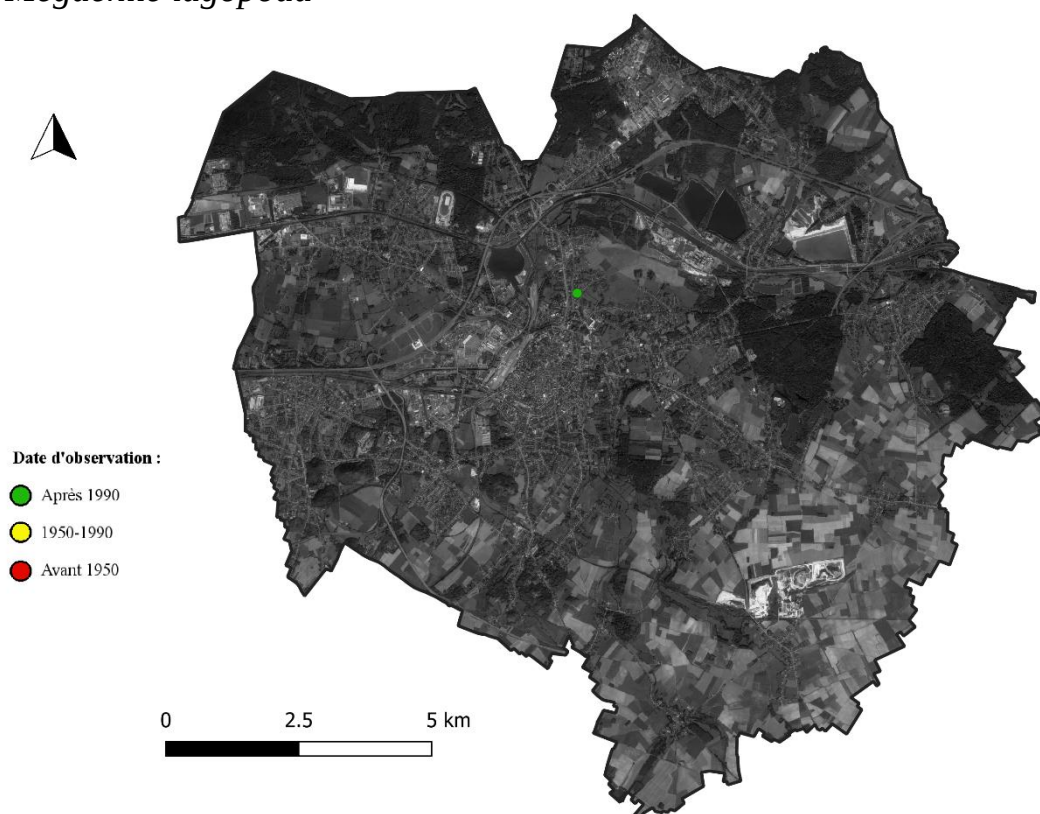
Megachile circumcincta



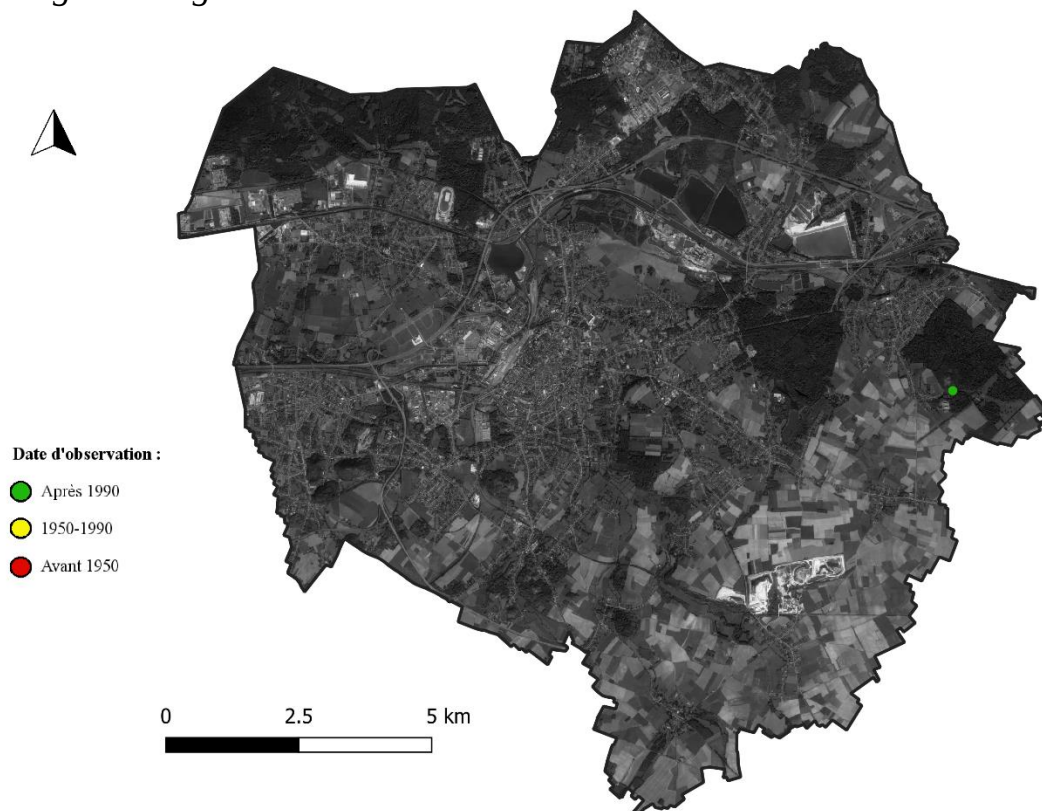
Megachile ericetorum



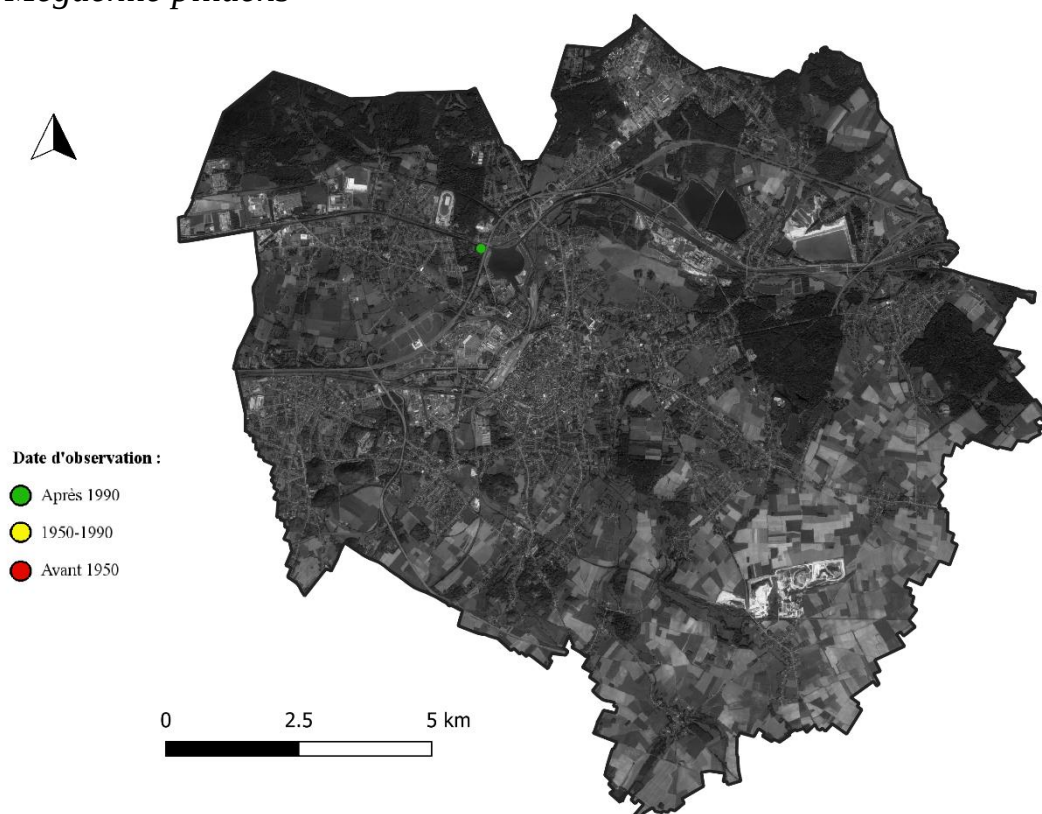
Megachile lagopoda



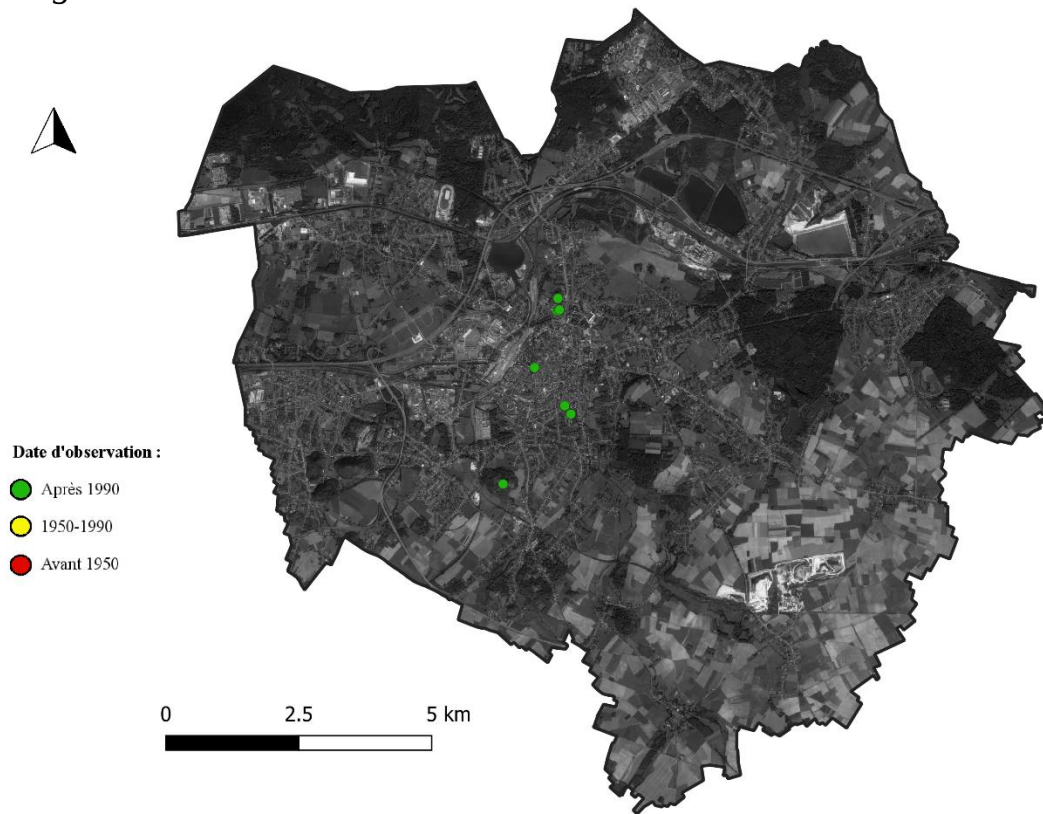
Megachile ligniseca



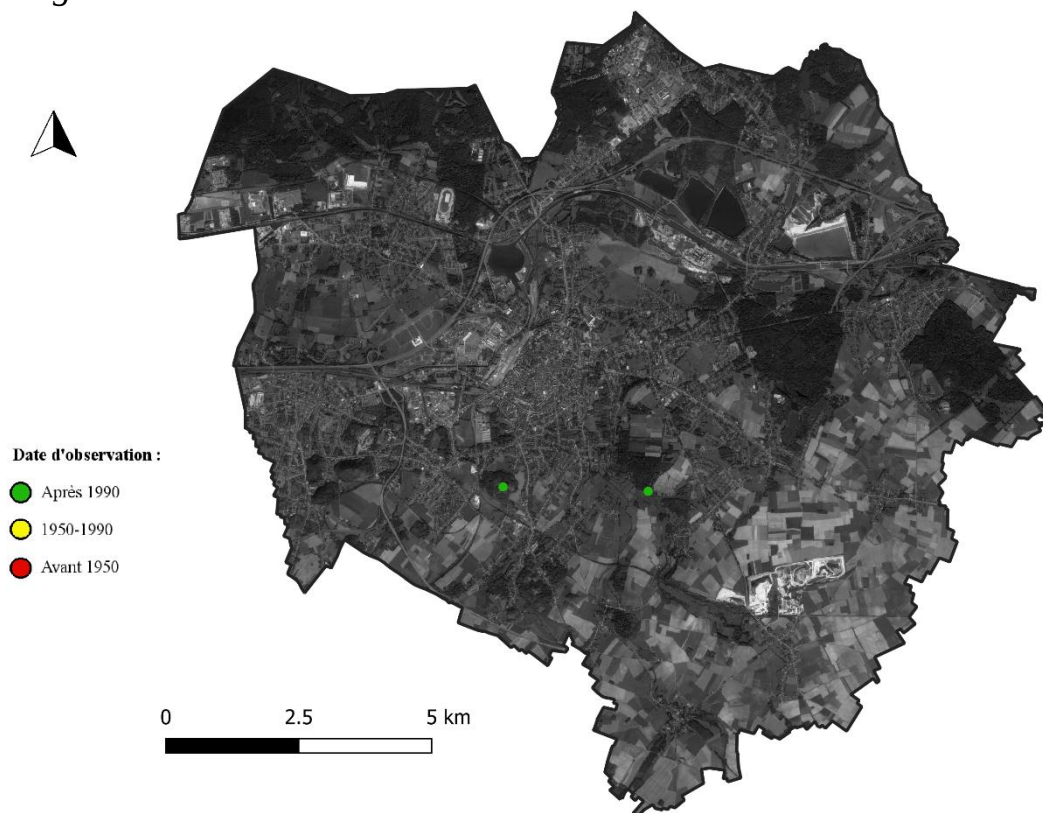
Megachile pilidens



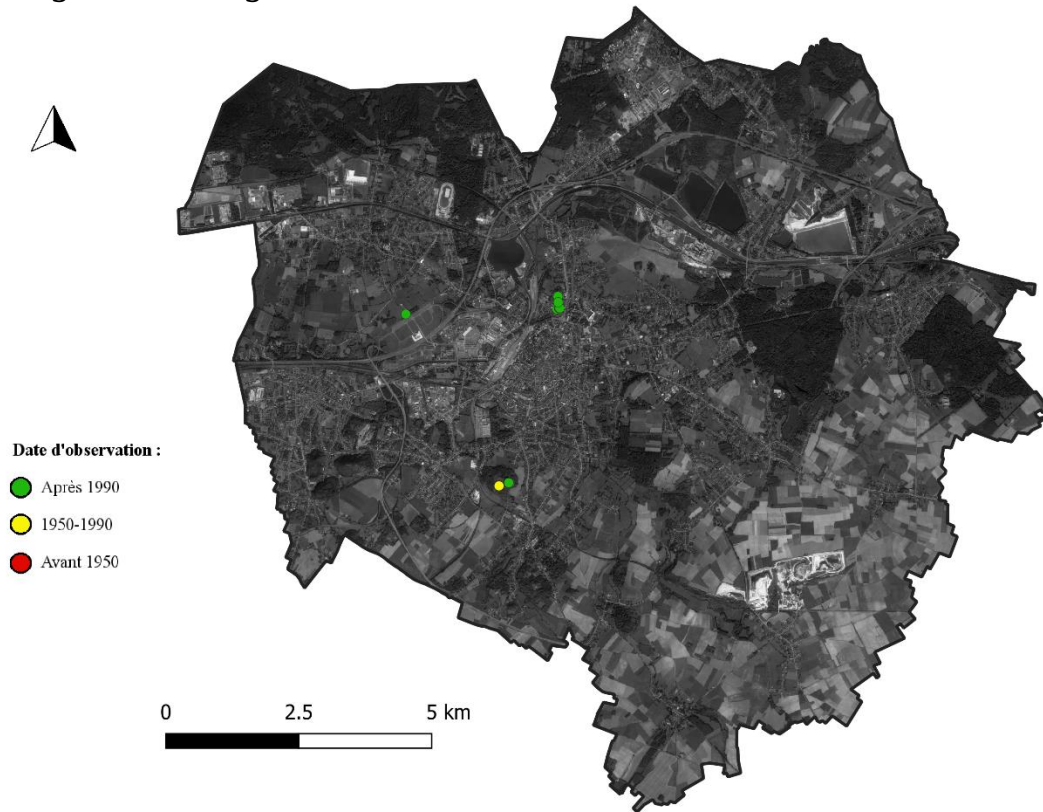
Megachile rotundata



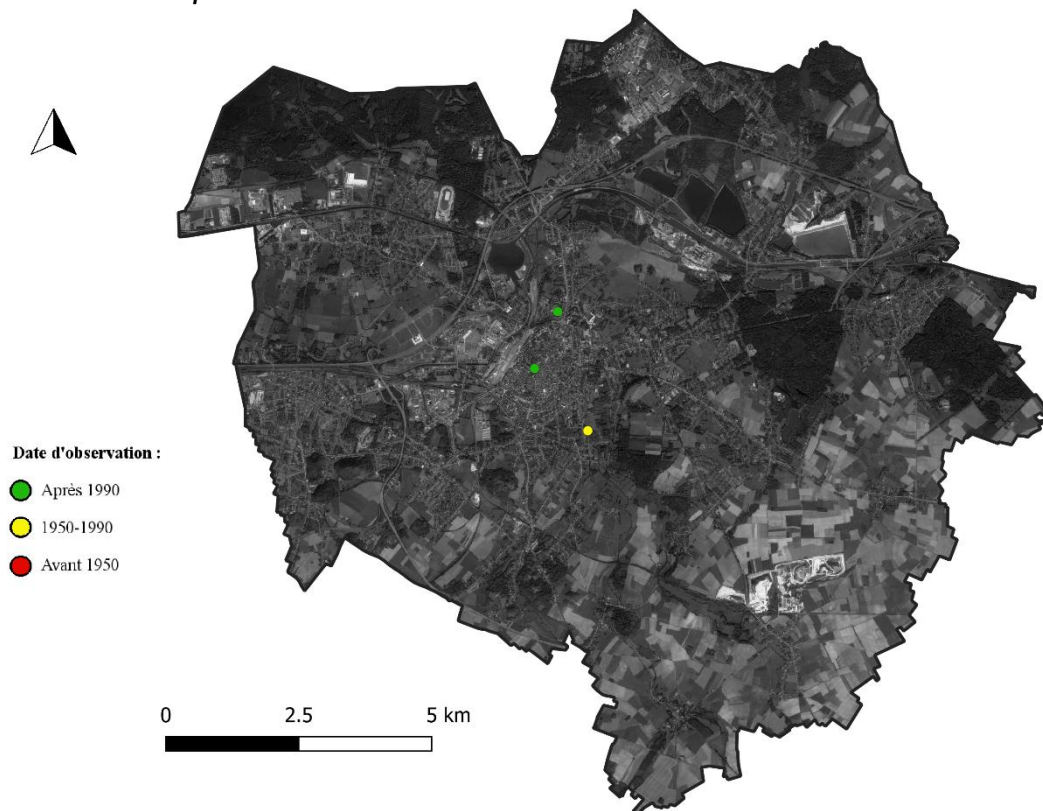
Megachile versicolor



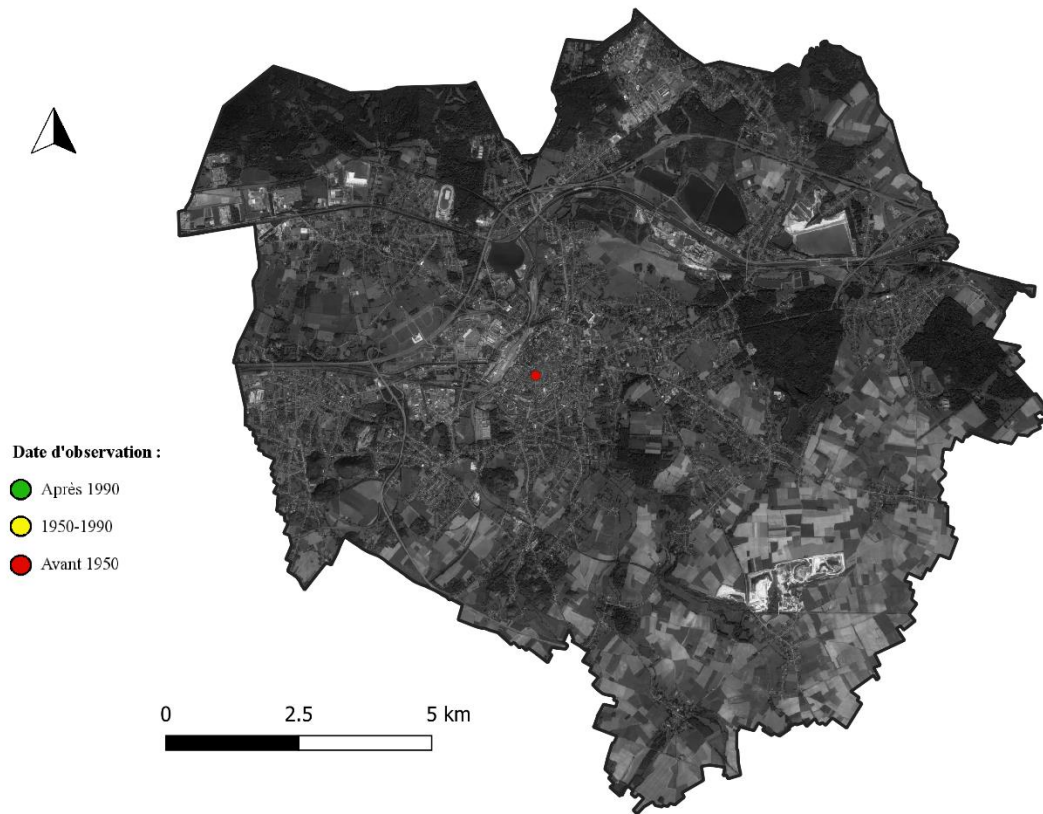
Megachile willughbiella



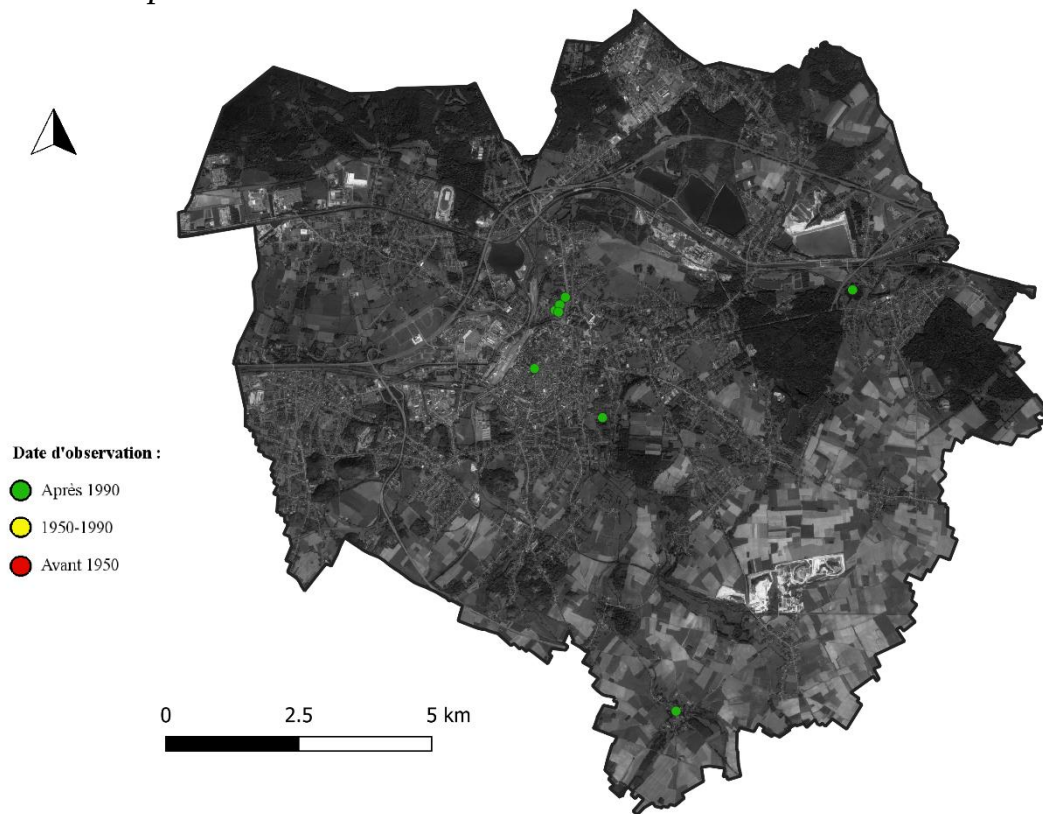
Melecta albifrons



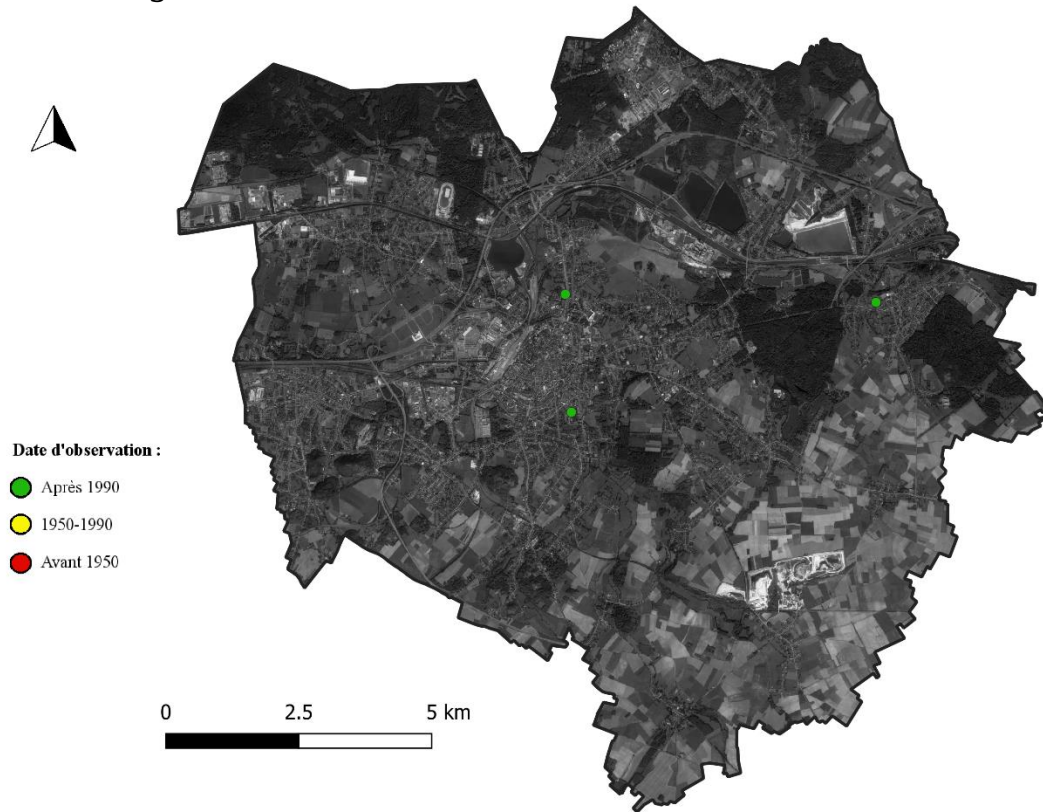
Melecta luctuosa



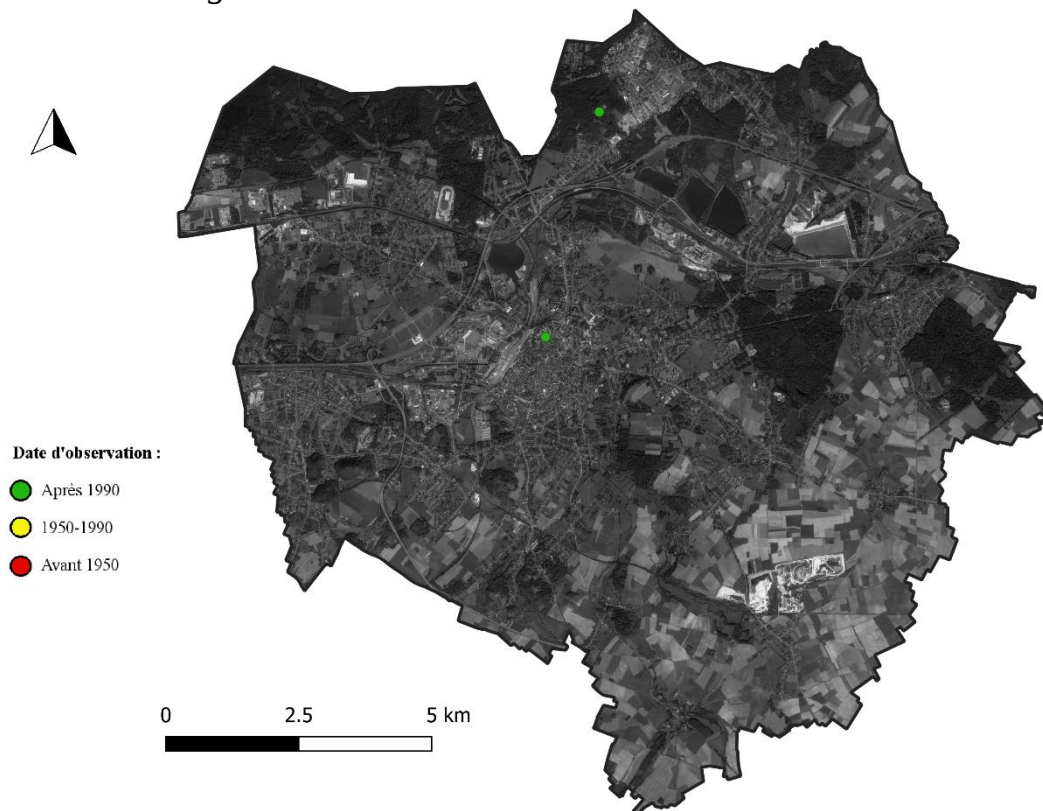
Melitta leporina



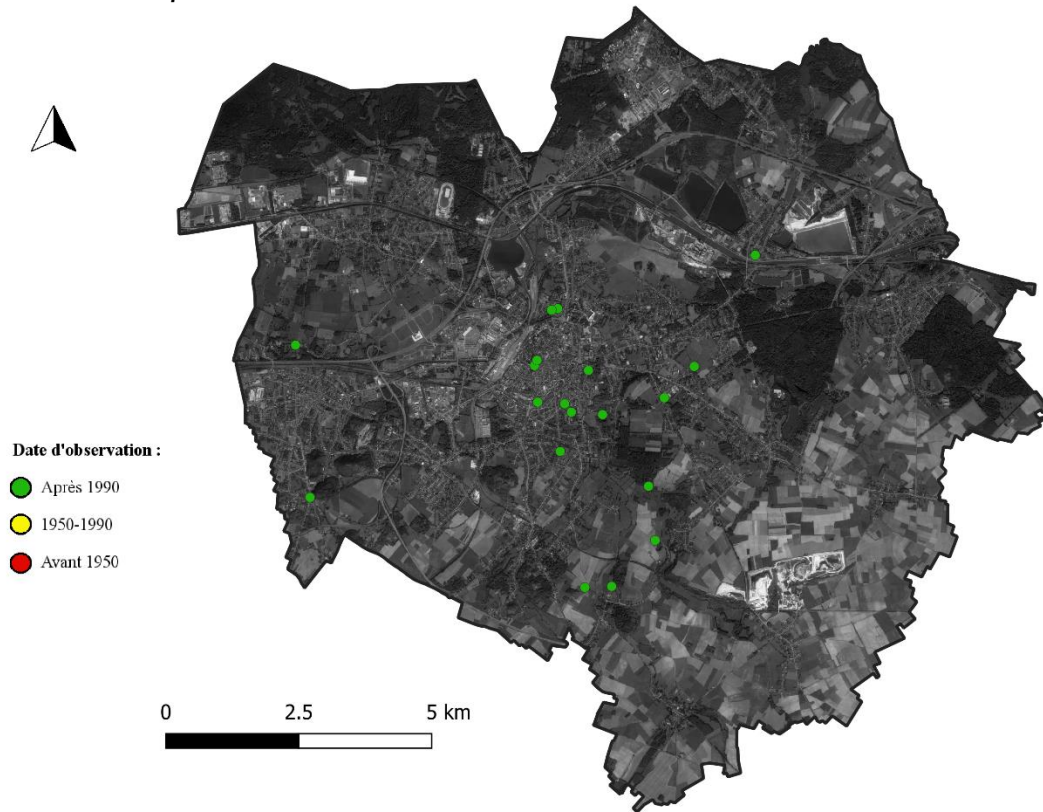
Melitta nigricans



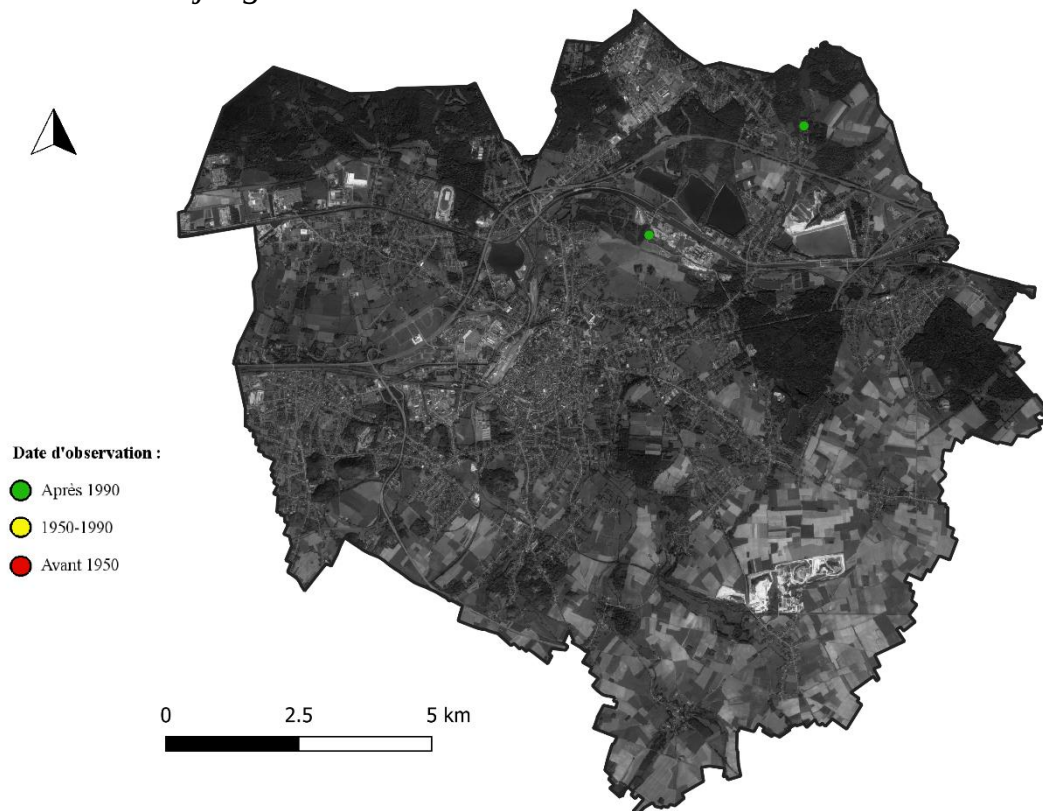
Nomada alboguttata



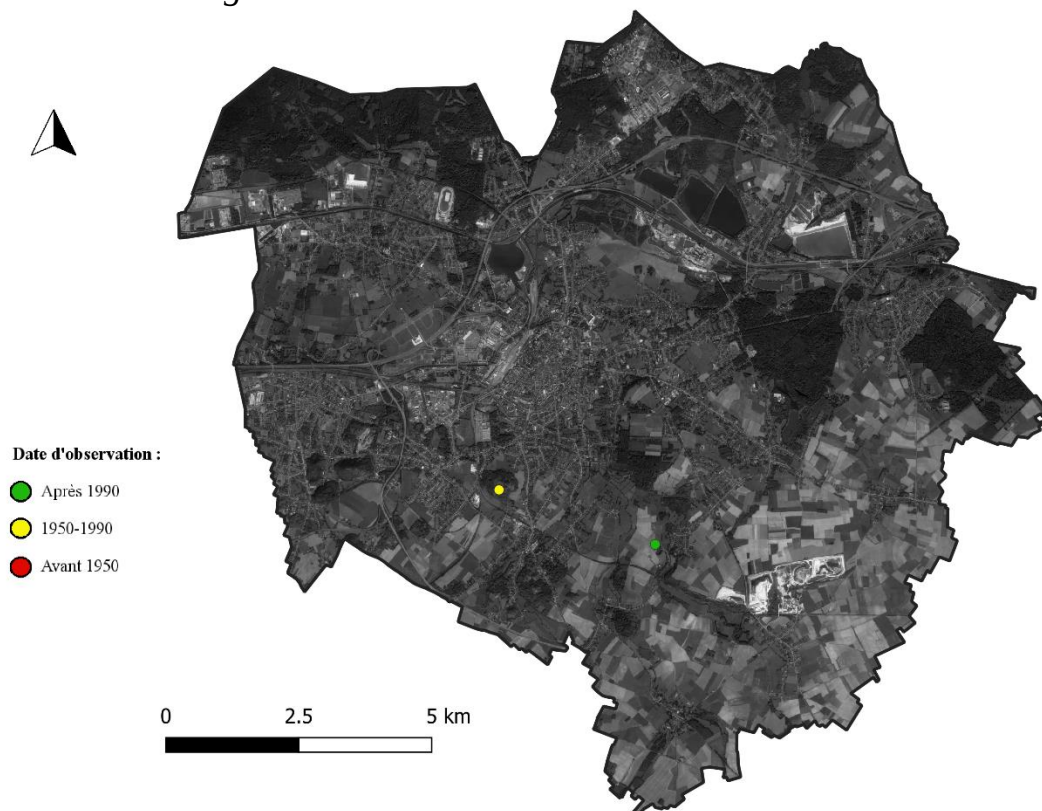
Nomada bifasciata



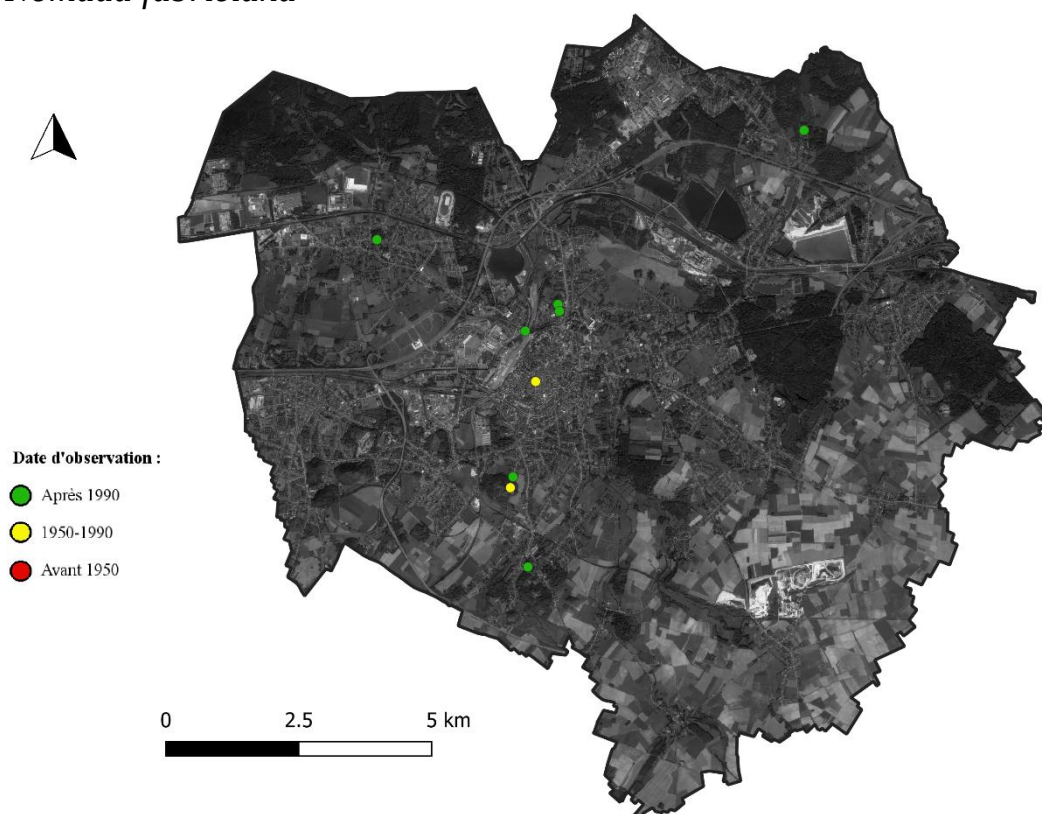
Nomada conjungens



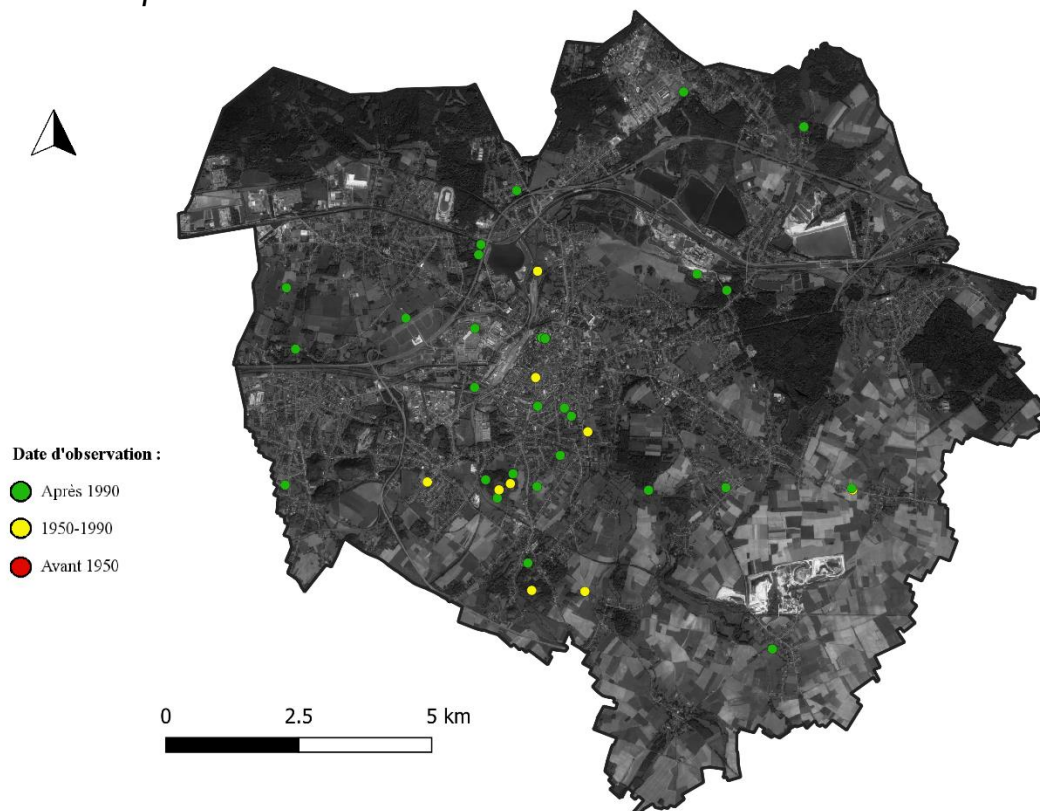
Nomada distinguenda



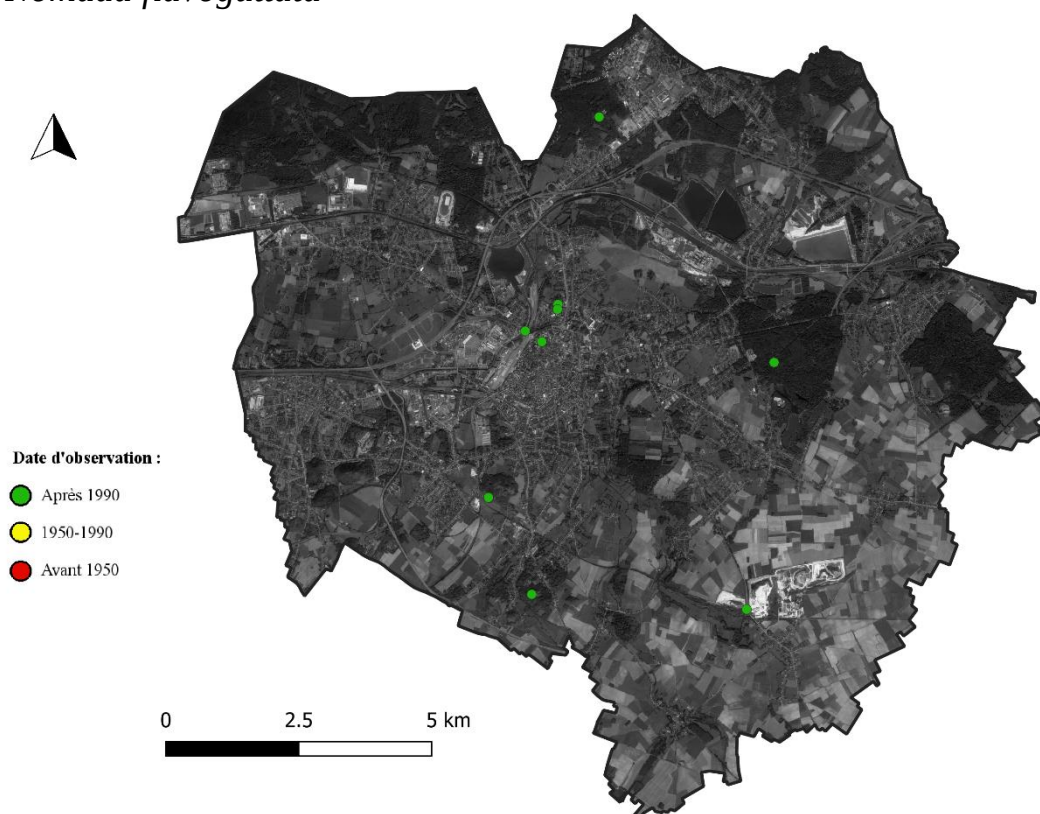
Nomada fabriciana



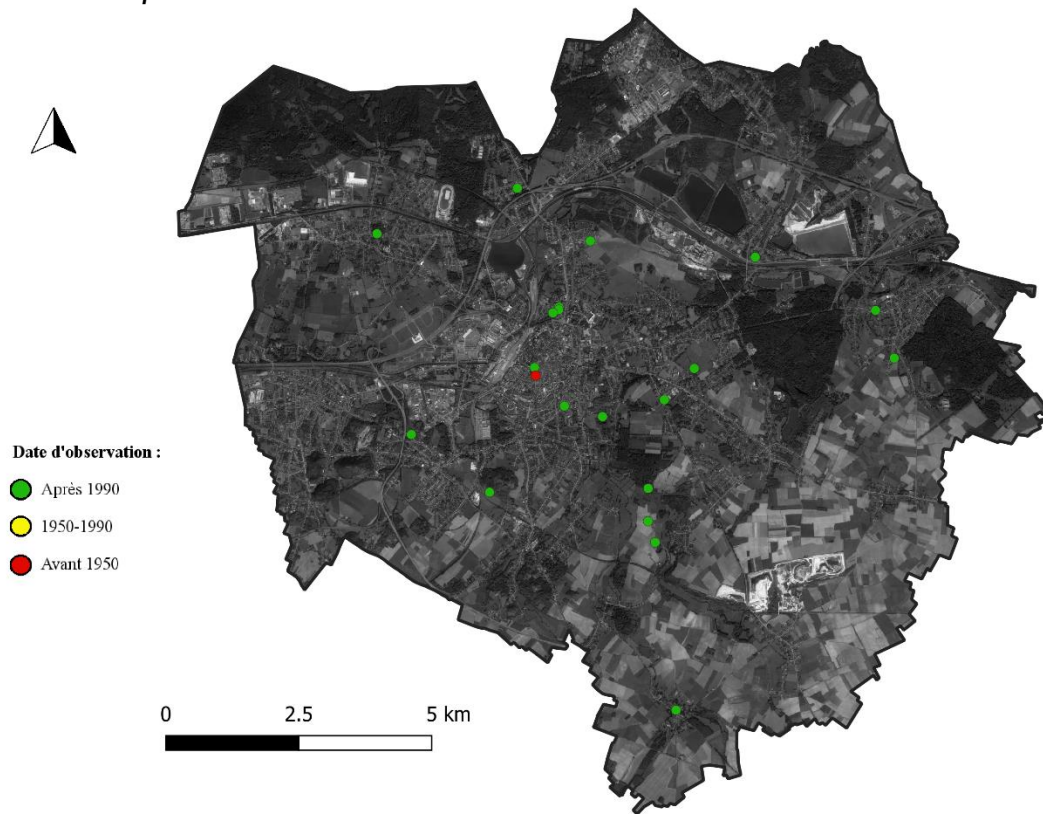
Nomada flava



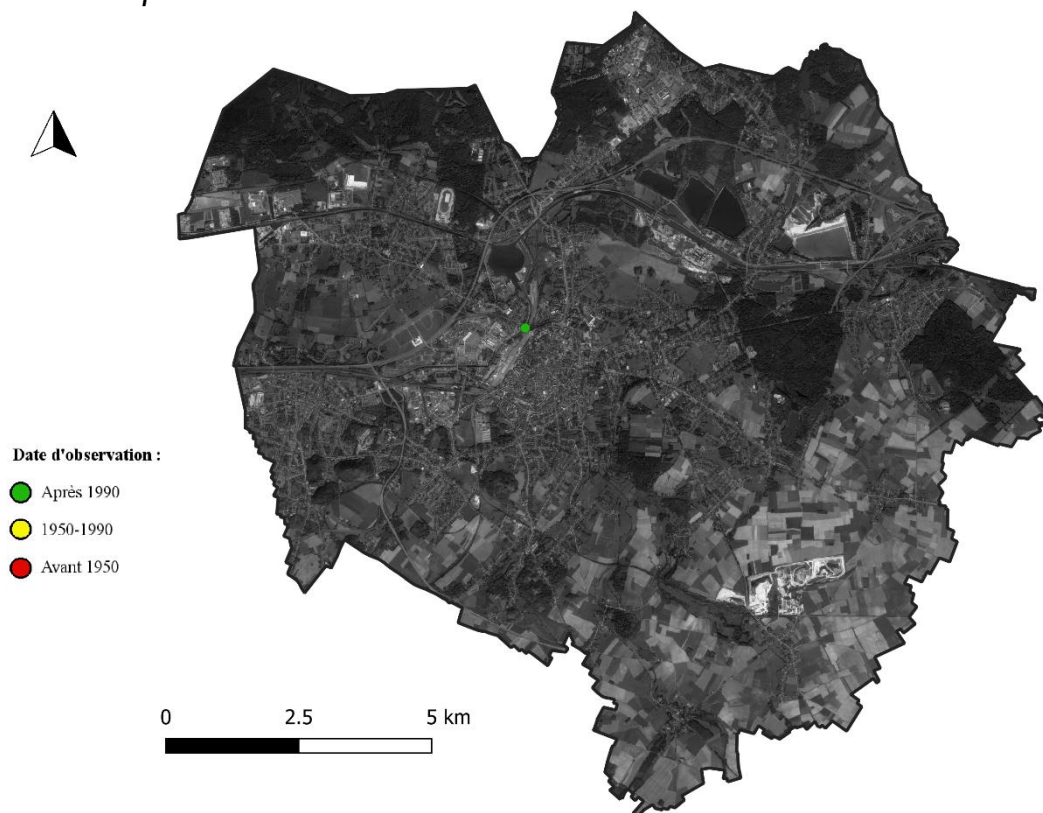
Nomada flavoguttata



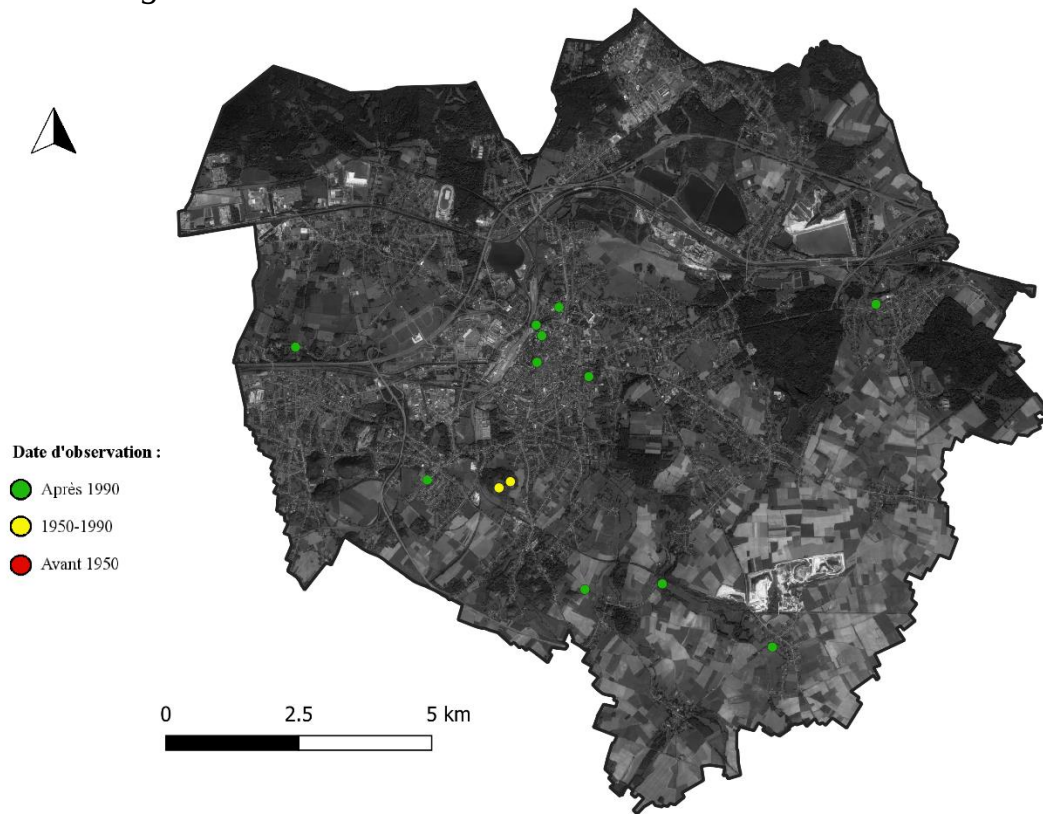
Nomada fucata



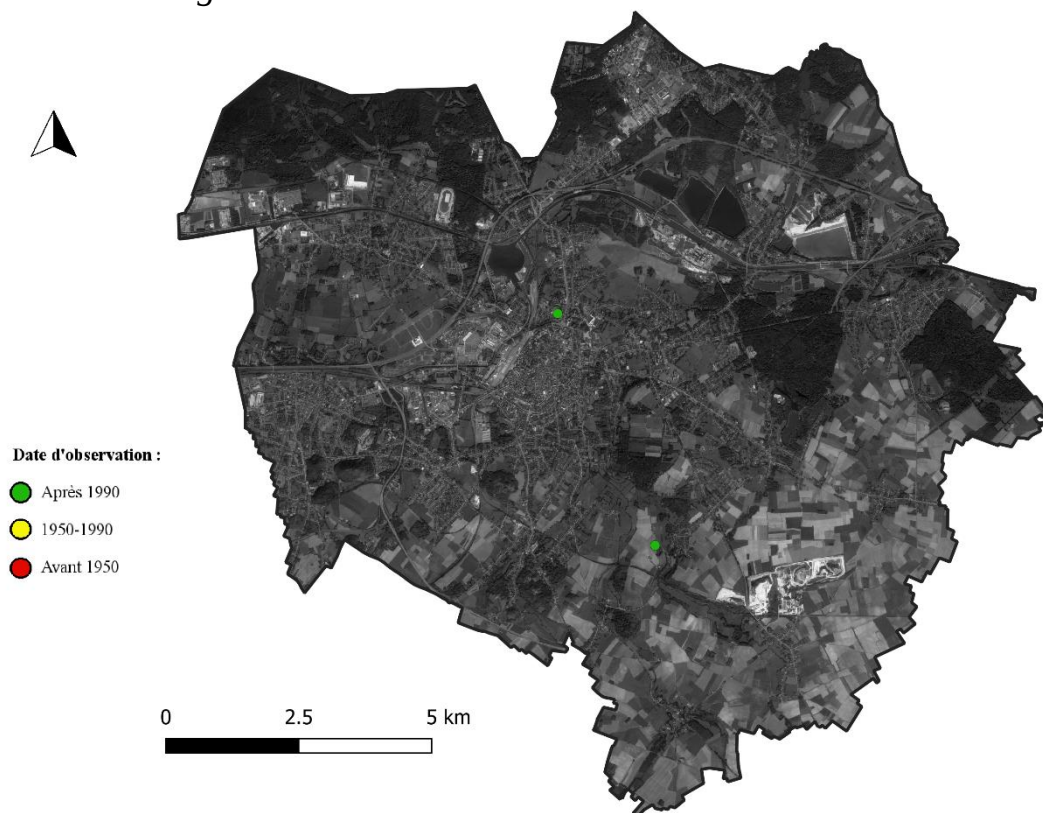
Nomada fulvicornis



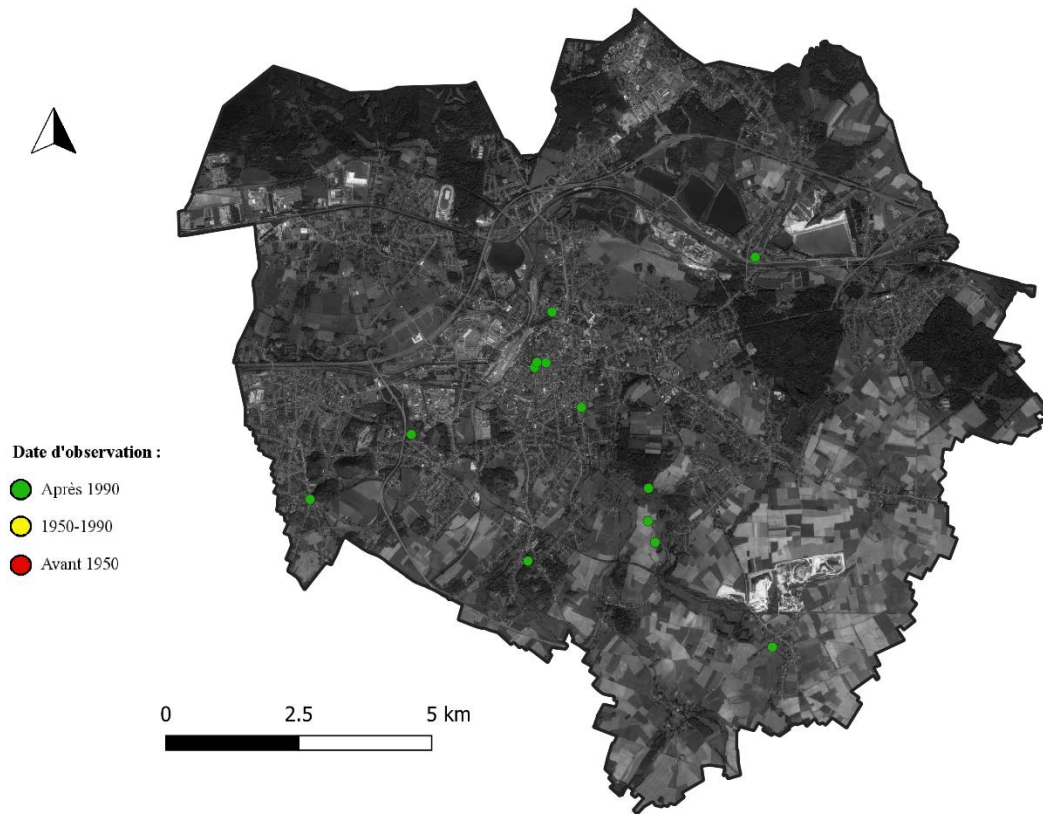
Nomada goodeniana



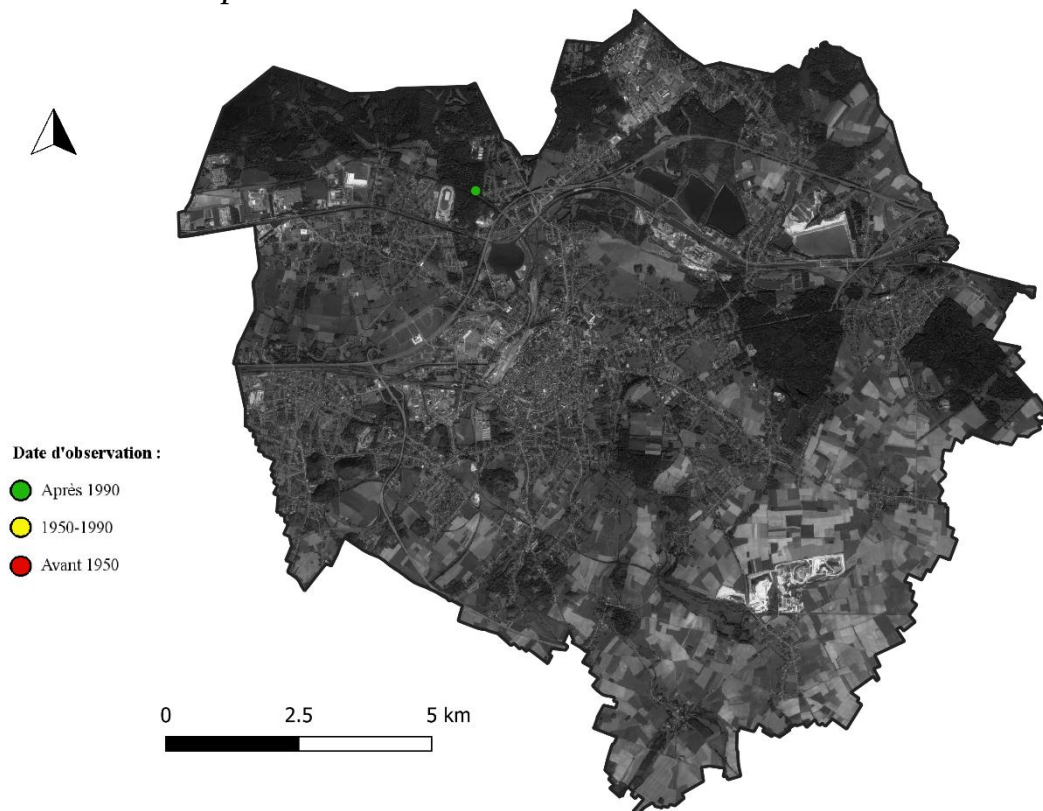
Nomada integra



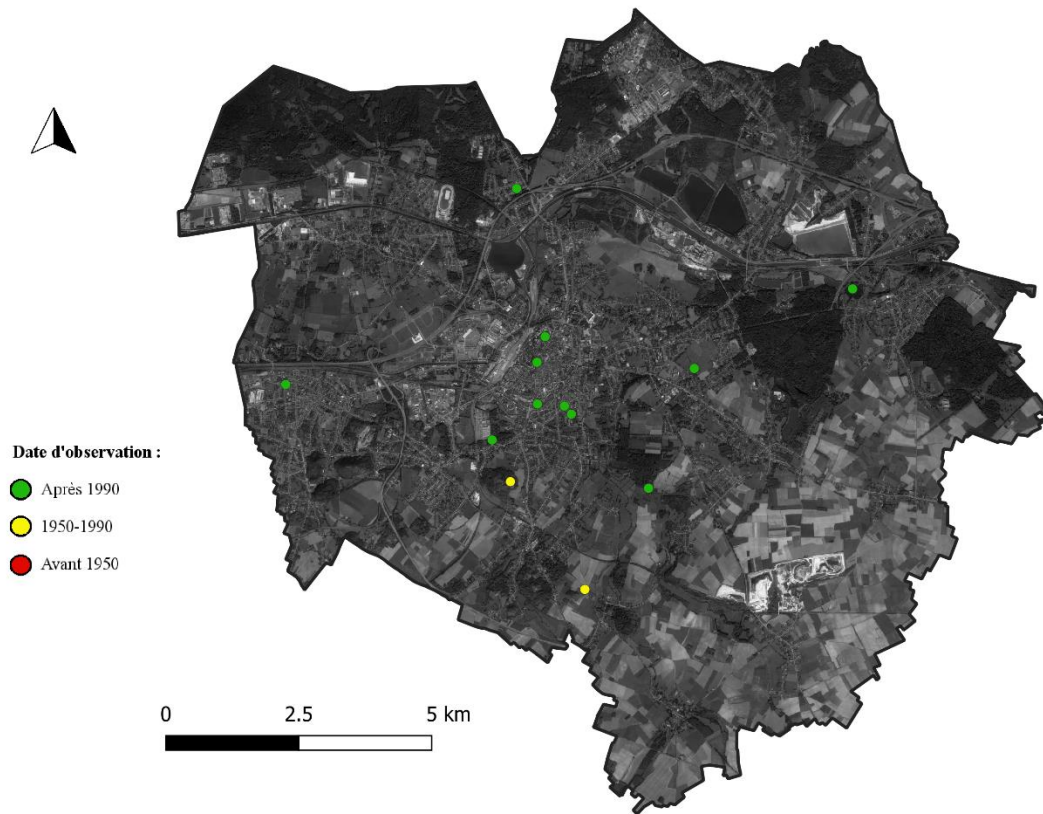
Nomada lathburiana



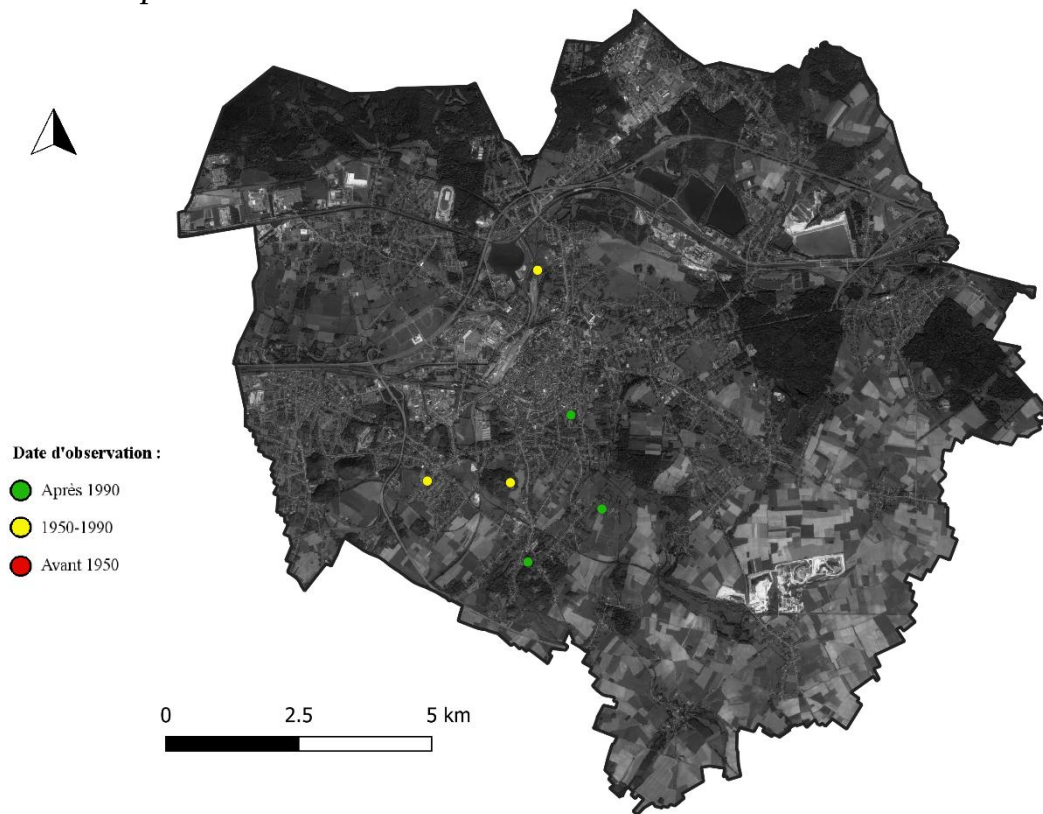
Nomada leucophtalma



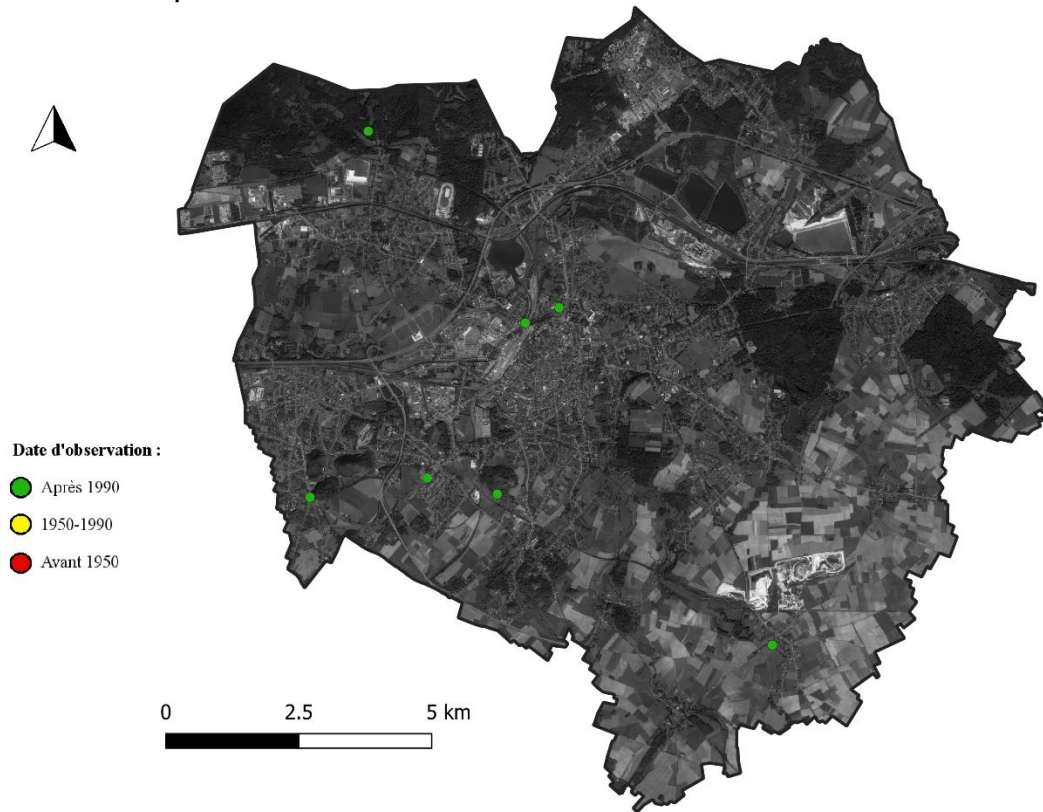
Nomada marshamella



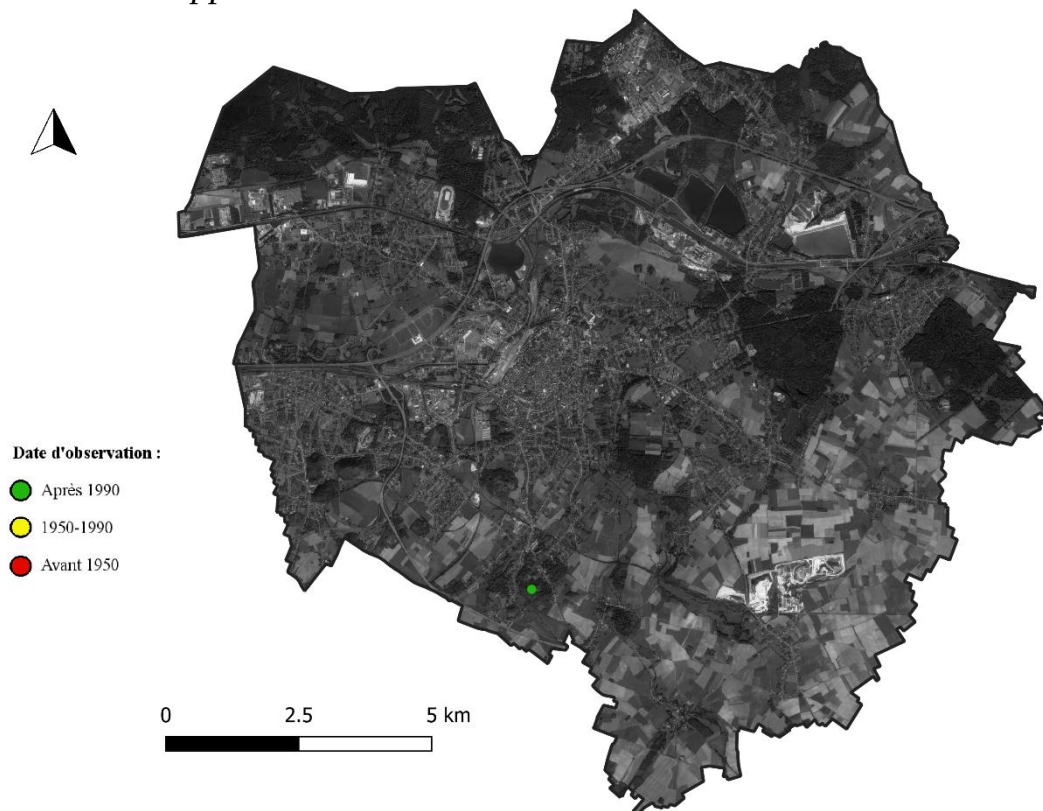
Nomada panzeri



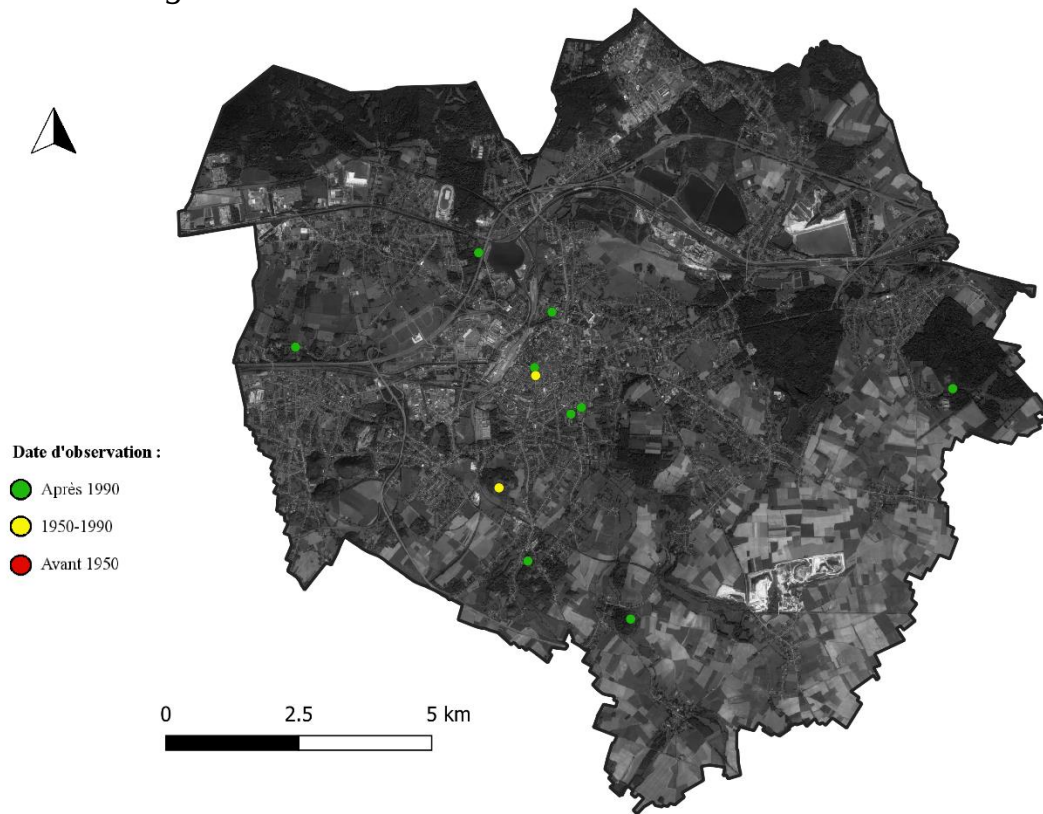
Nomada ruficornis



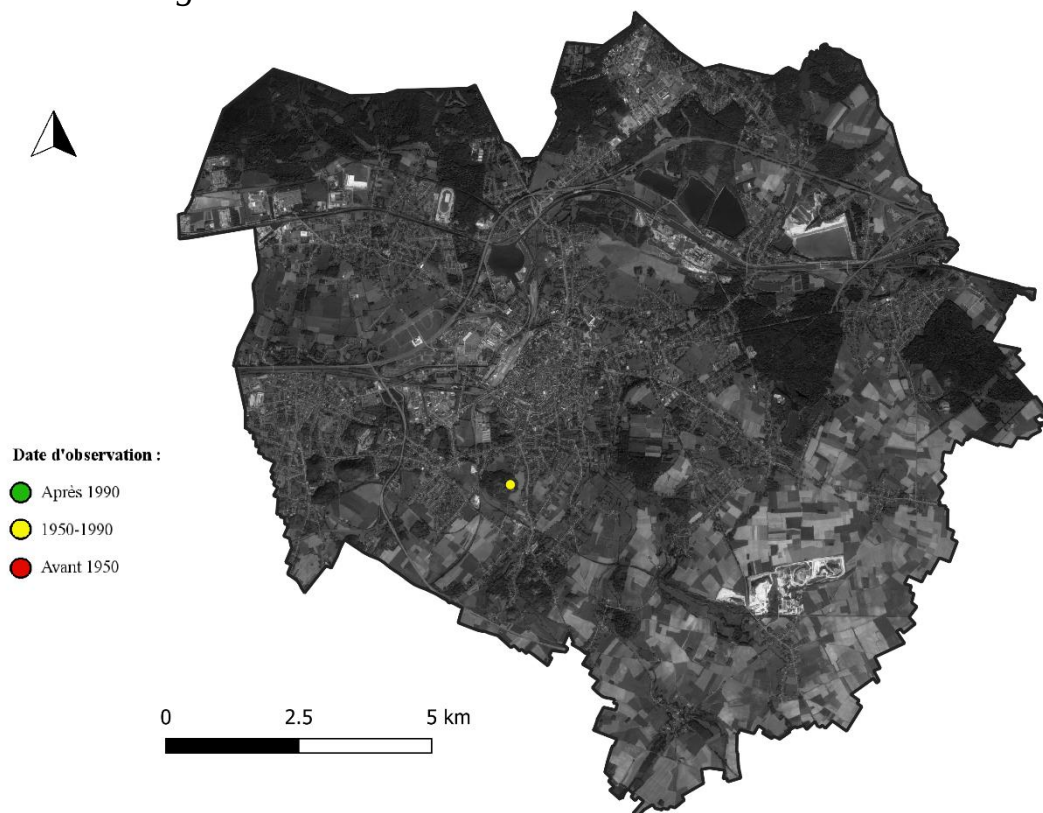
Nomada sheppardana



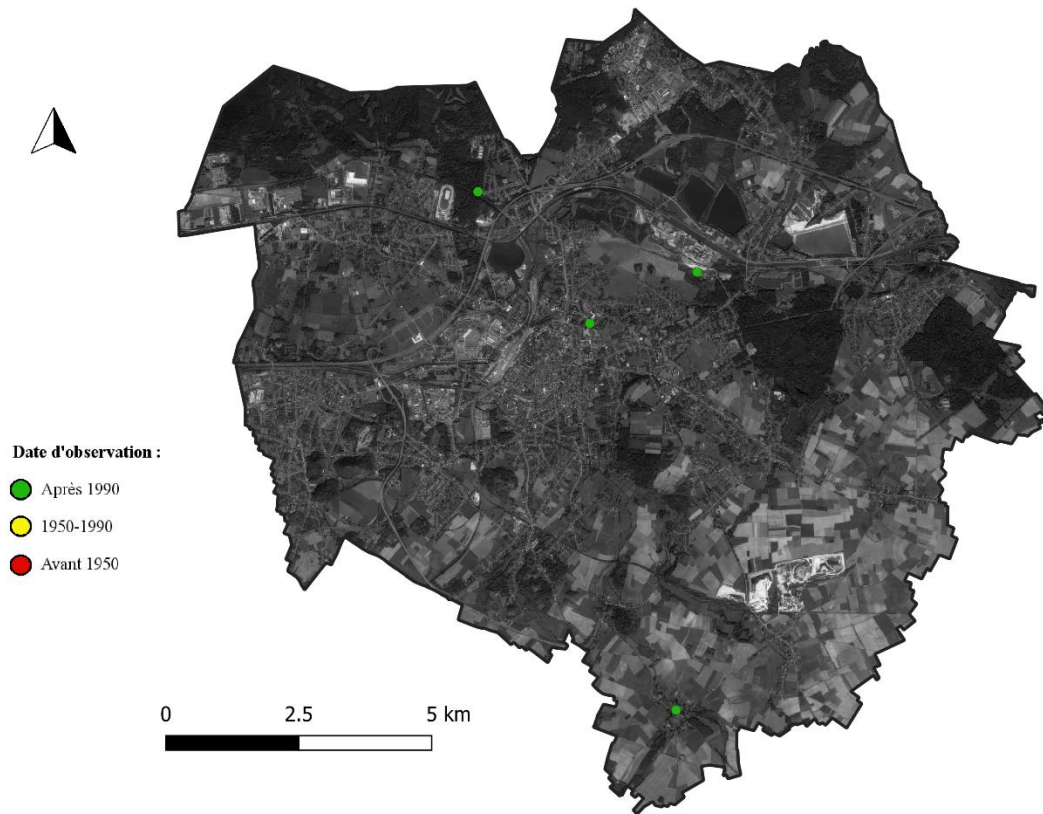
Nomada signata



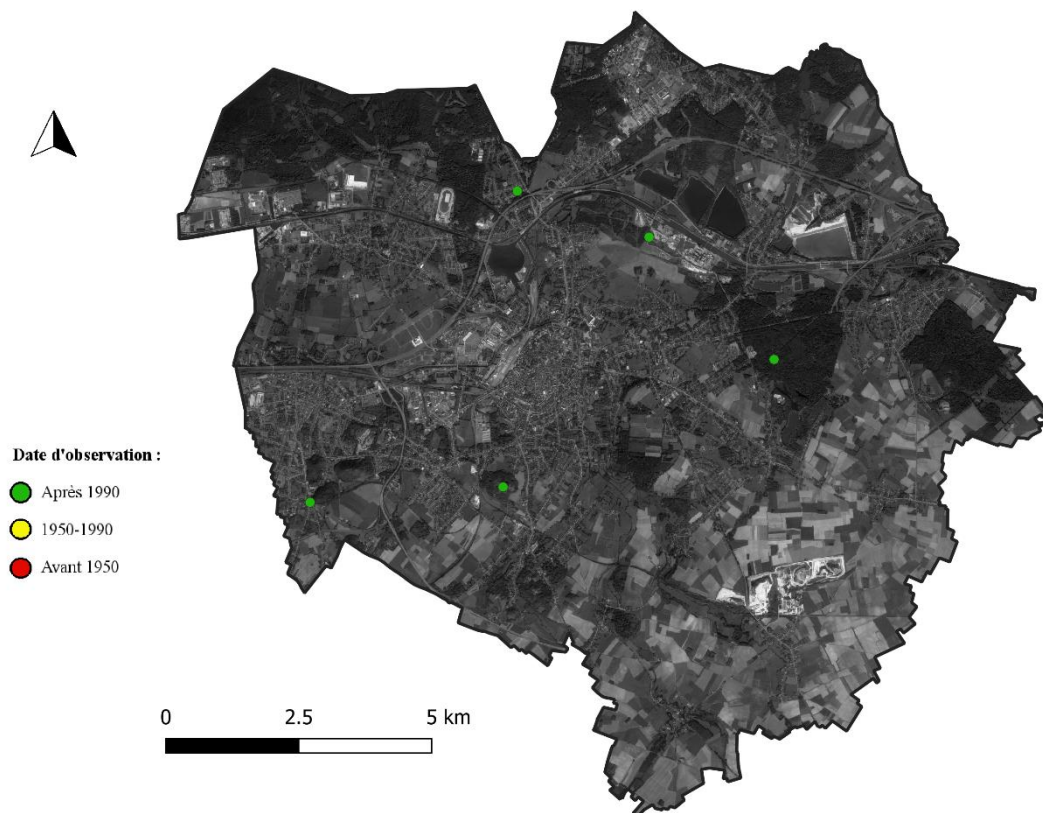
Nomada stigma



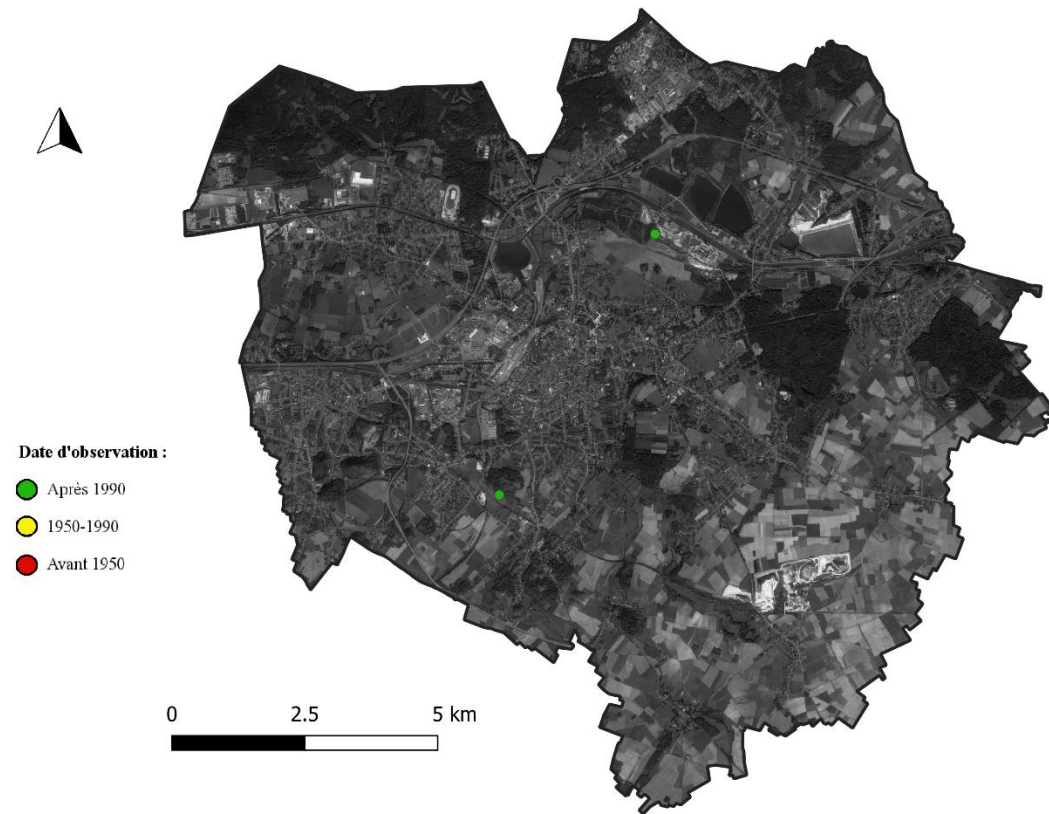
Nomada succincta



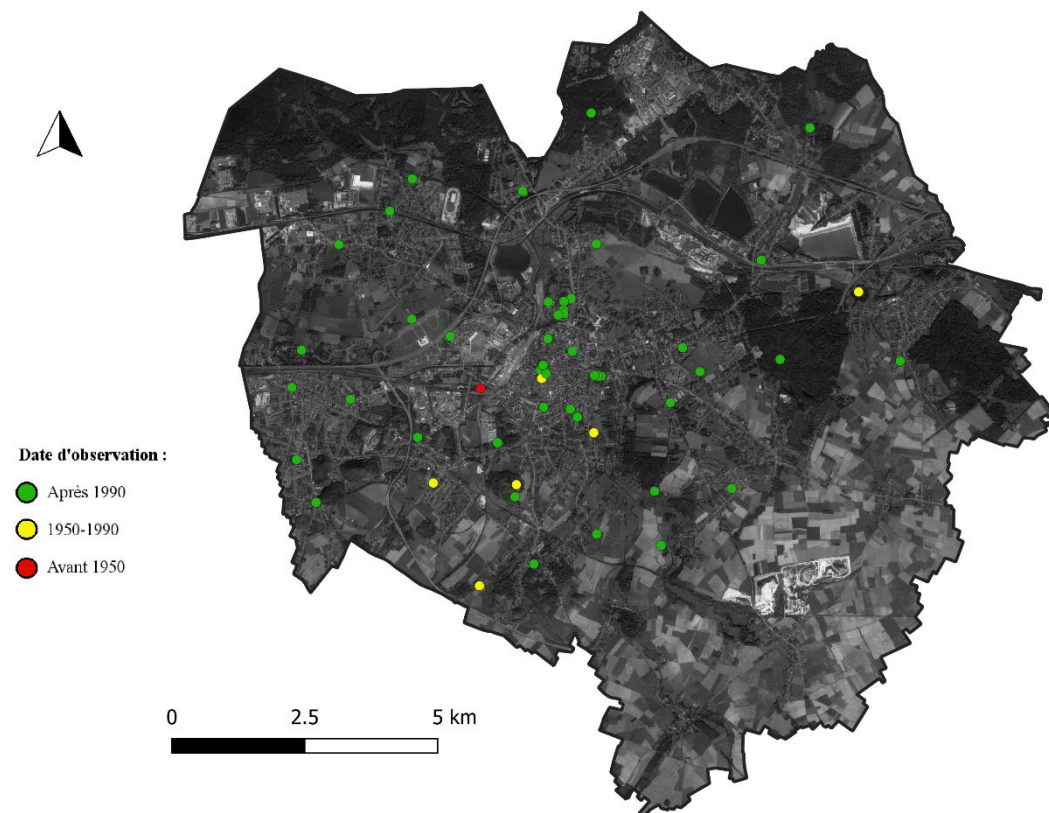
Nomada zonata



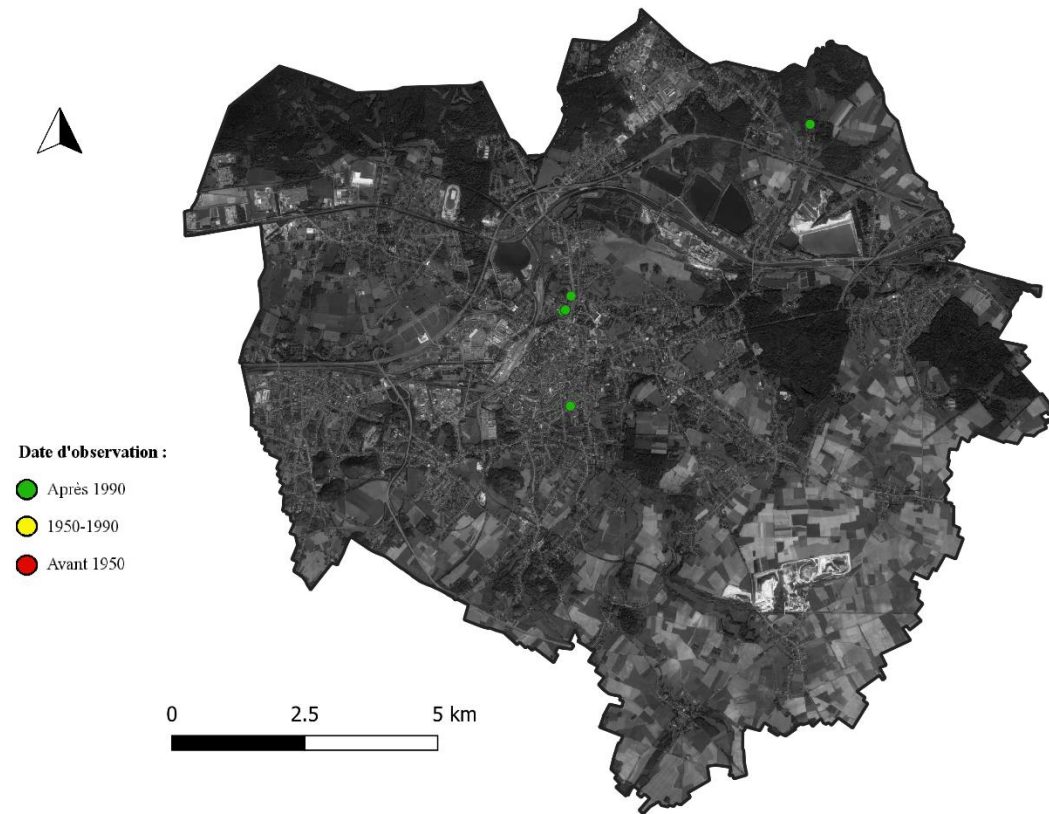
Osmia bicolor



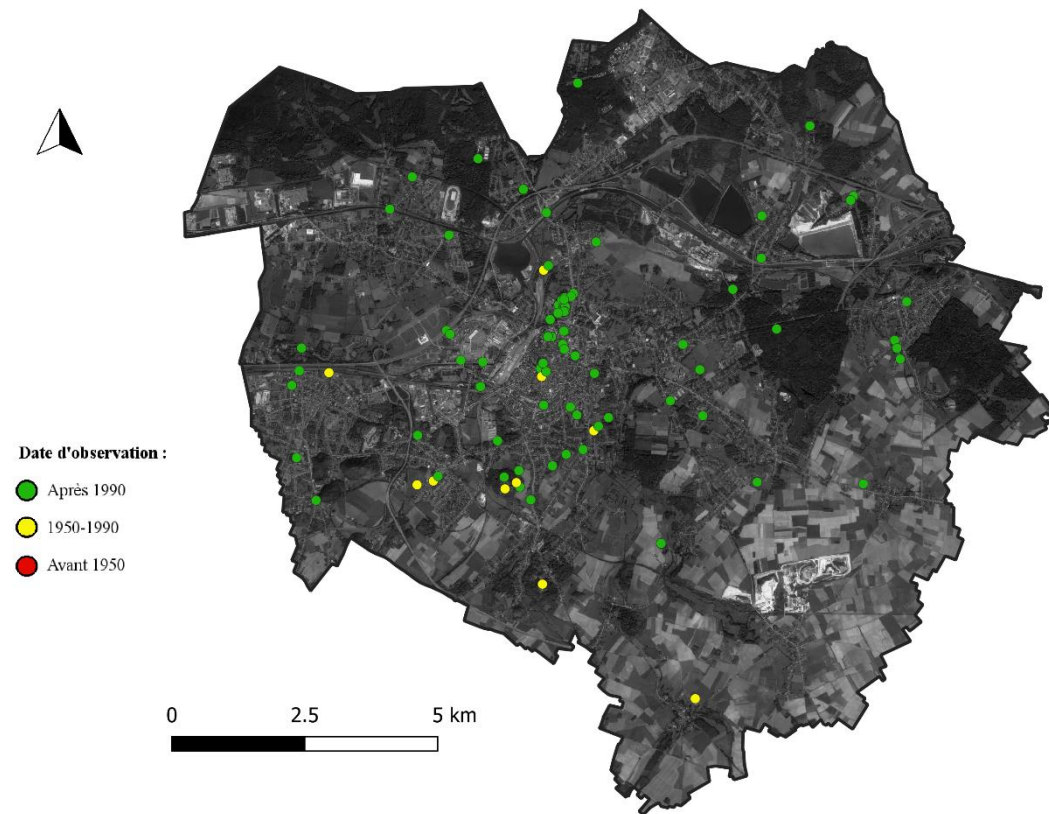
Osmia bicornis



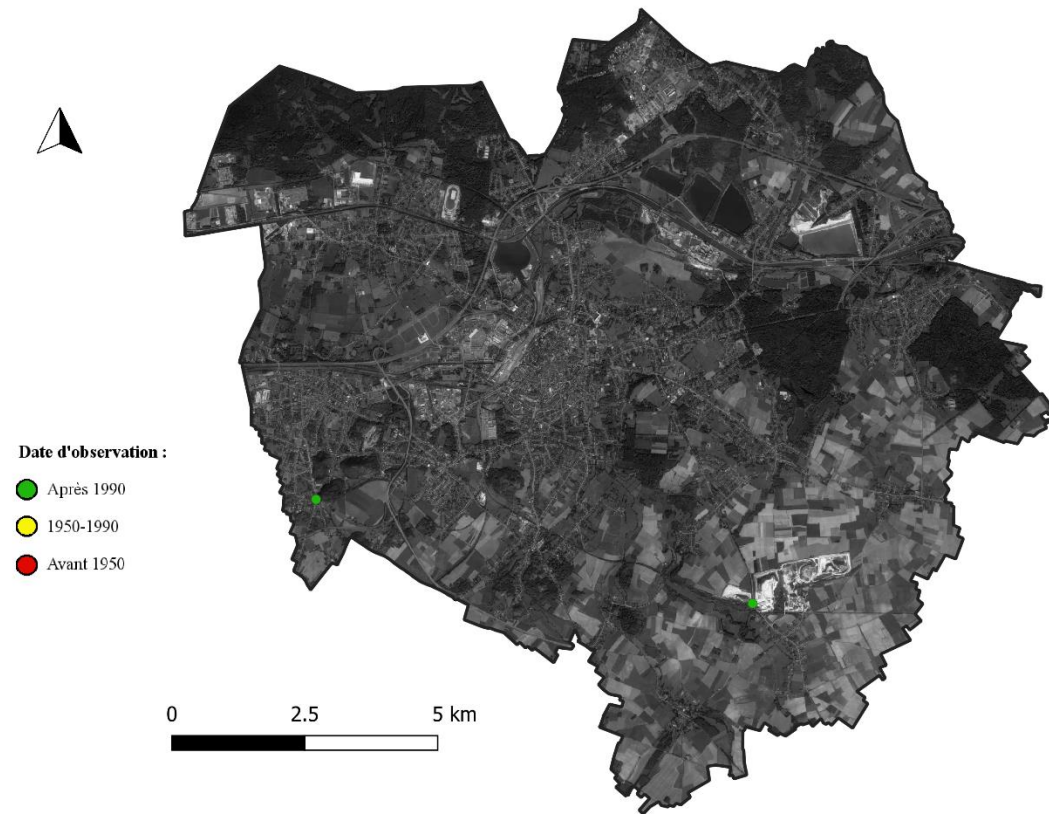
Osmia caerulescens



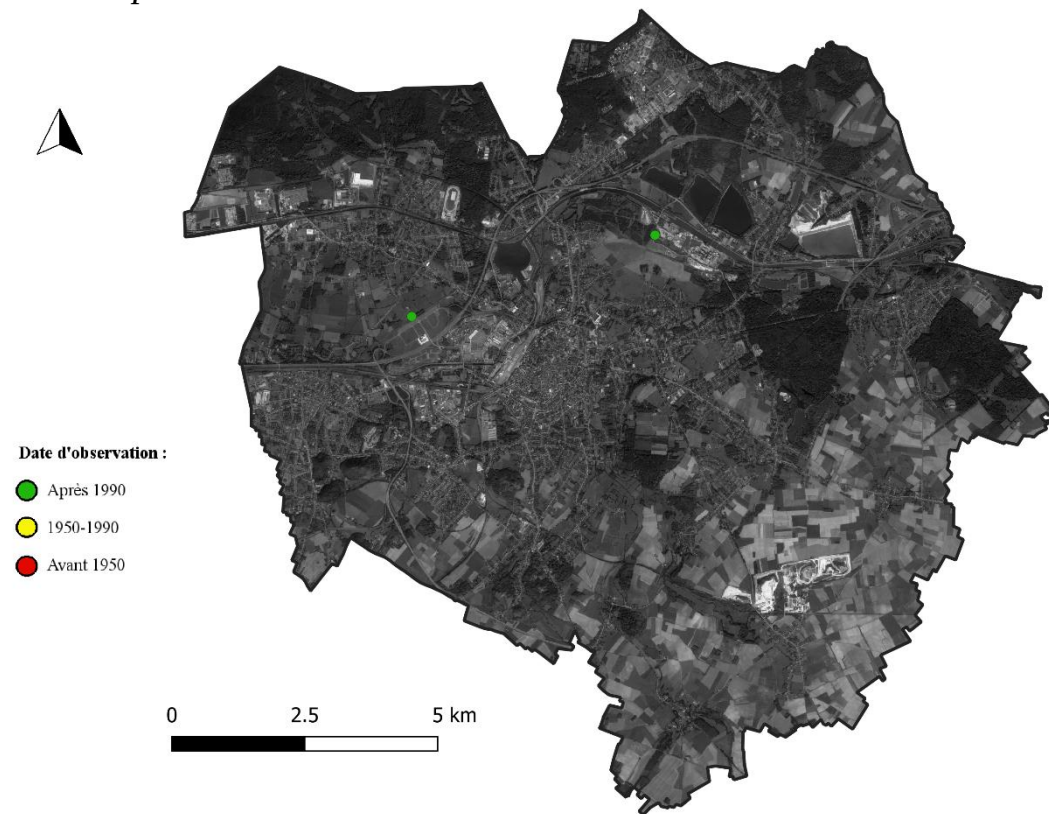
Osmia cornuta



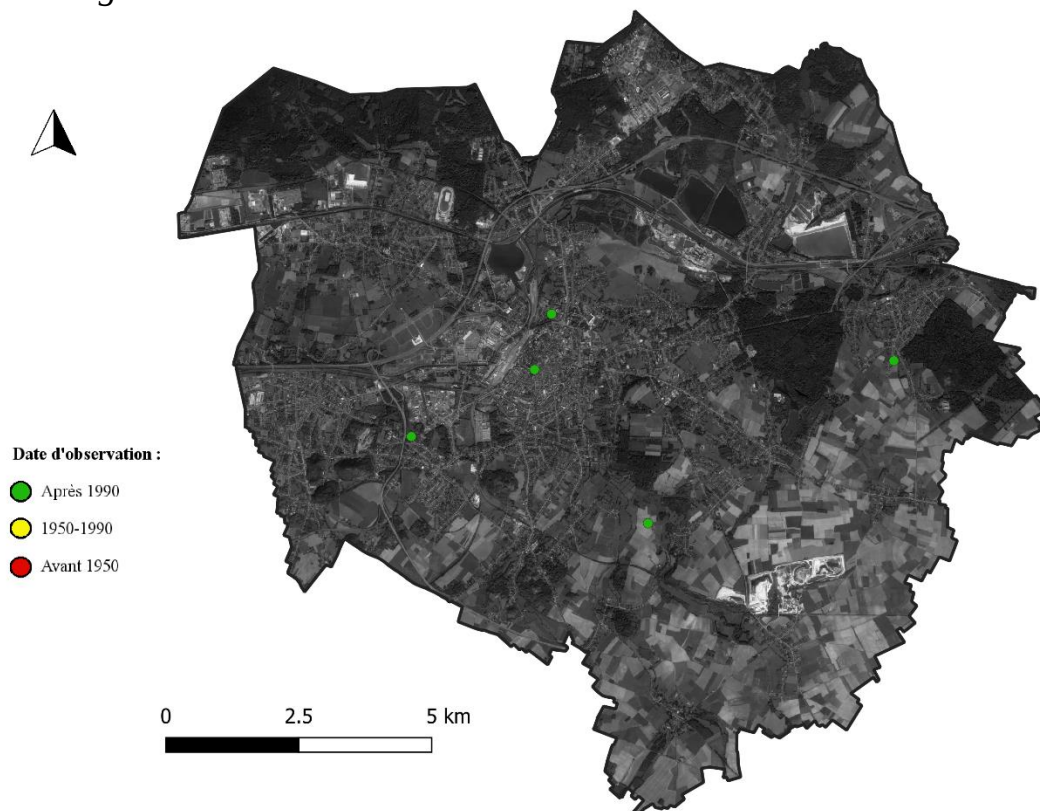
Osmia leaiana



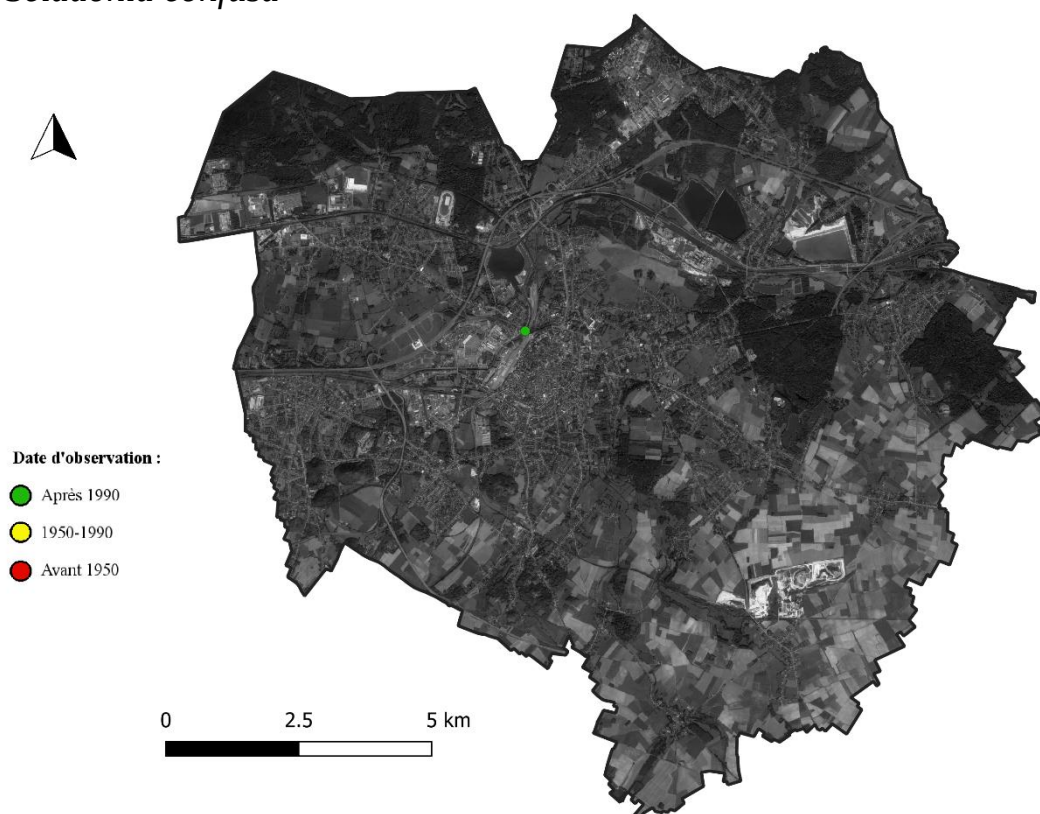
Osmia spinulosa



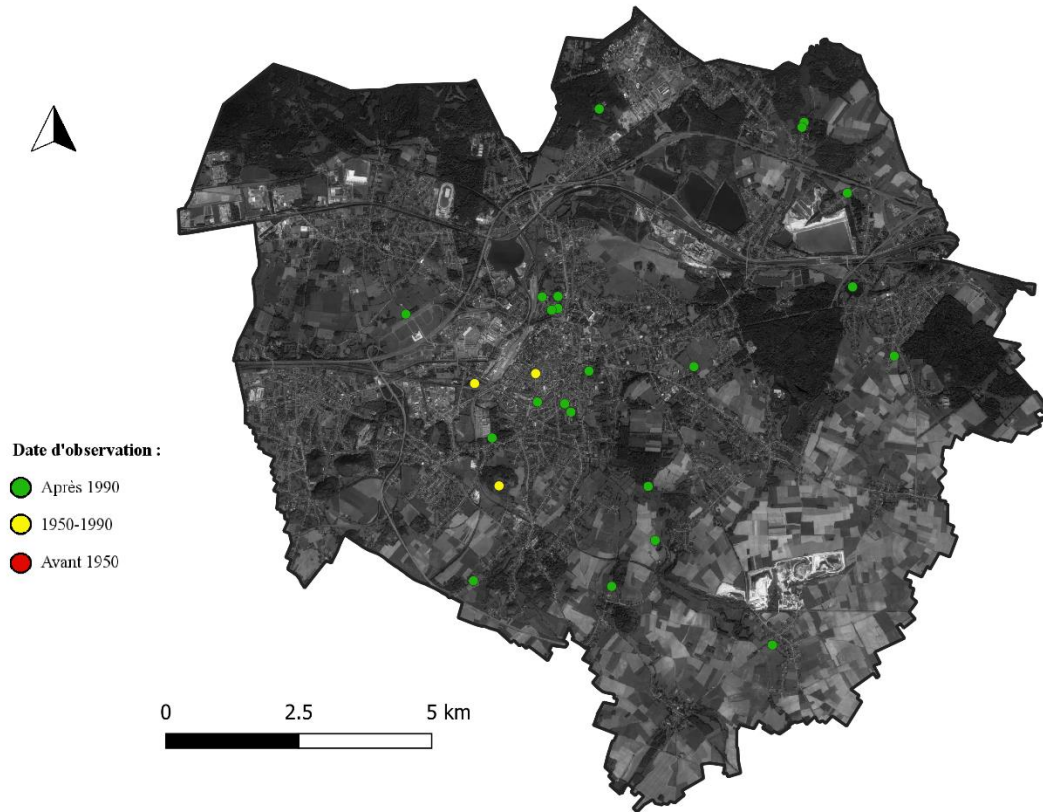
Panurgus calcaratus



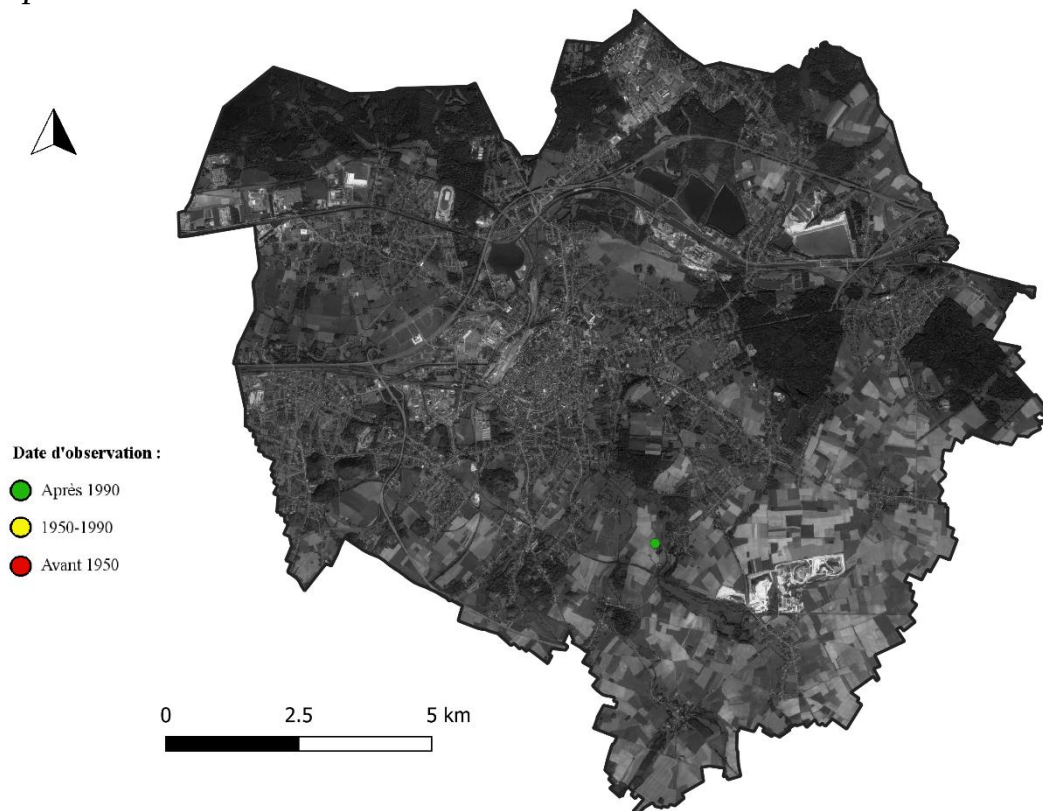
Seladonia confusa



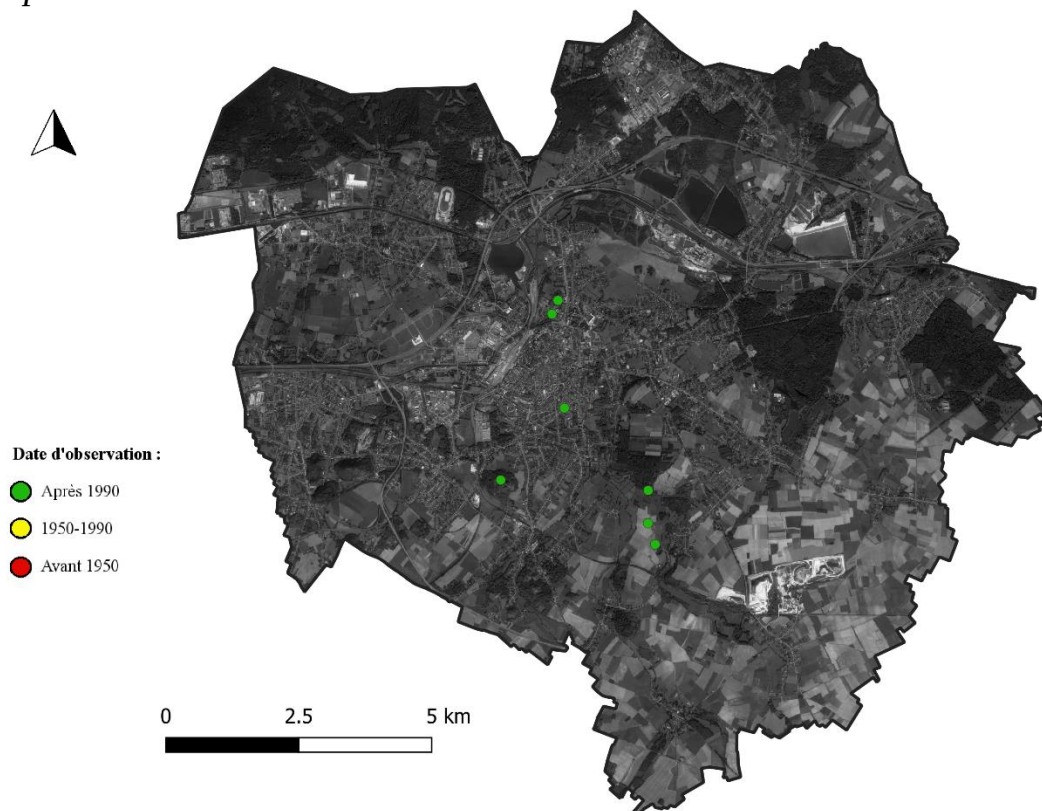
Seladonia tumulorum



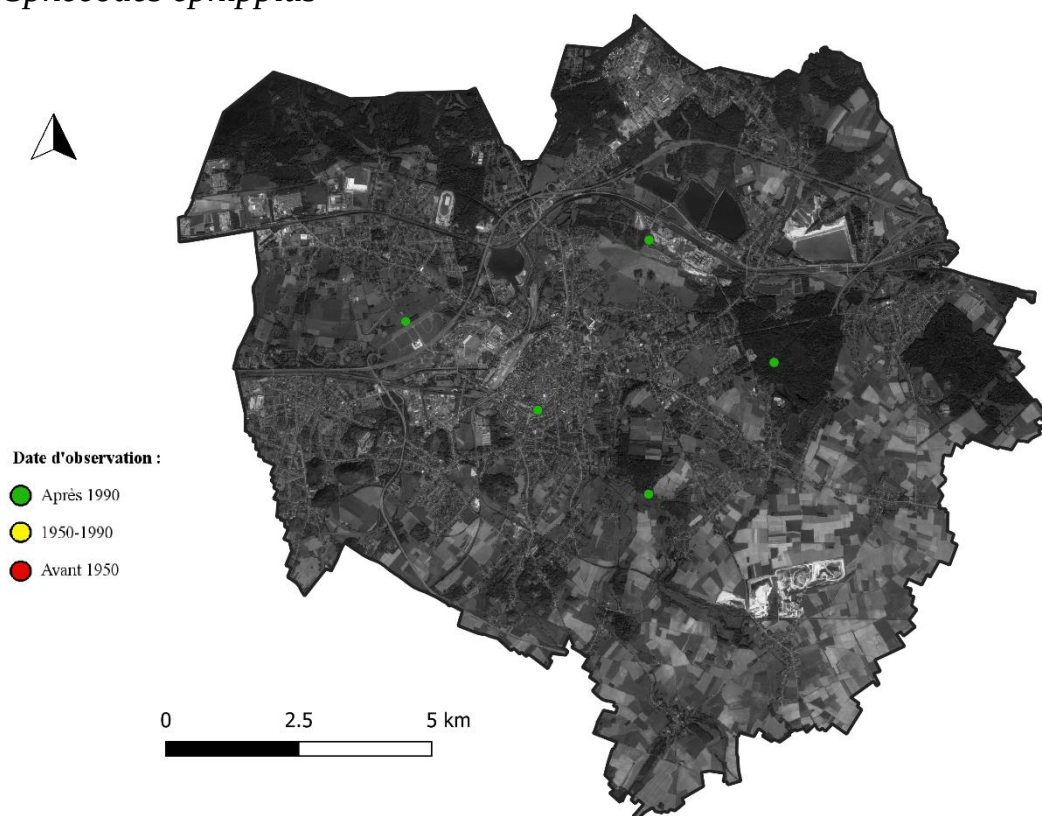
Sphecodes albilabris



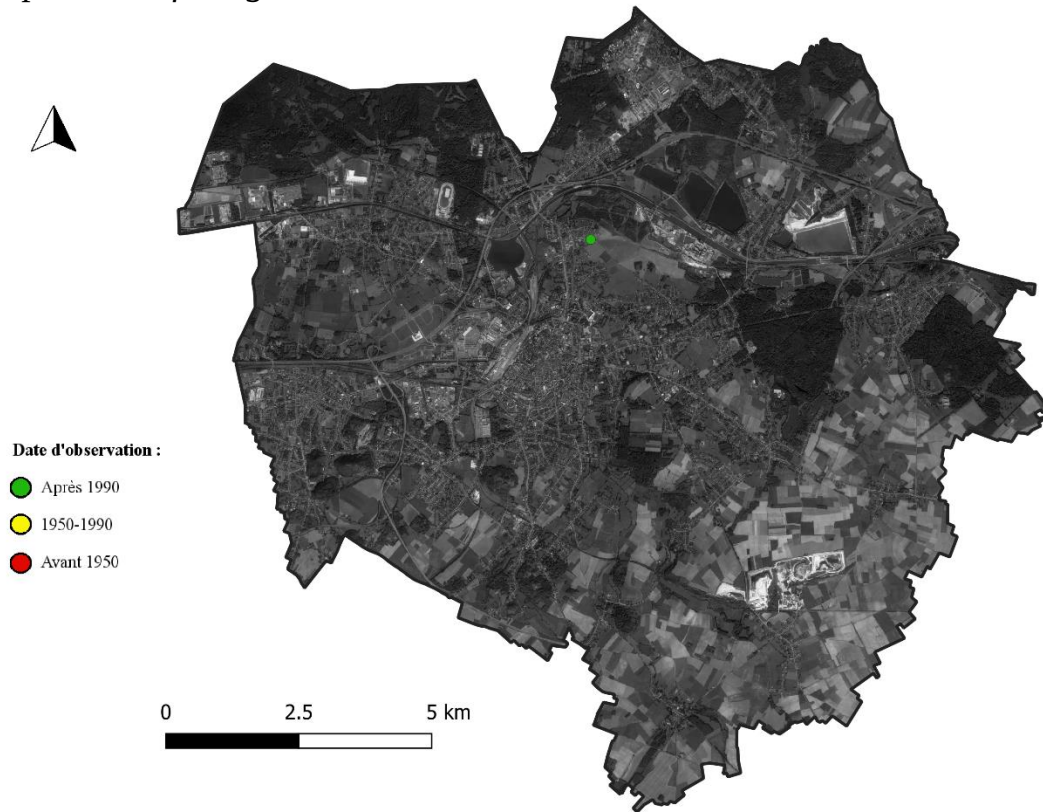
Sphecodes crassus



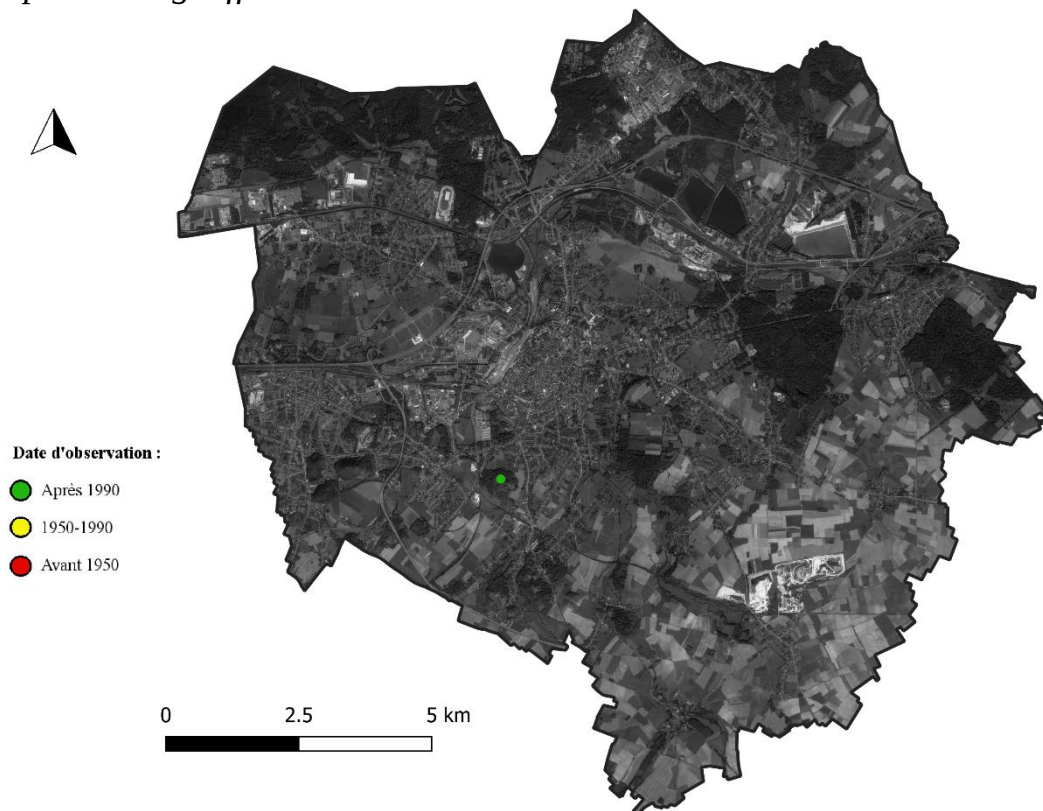
Sphecodes ephippius



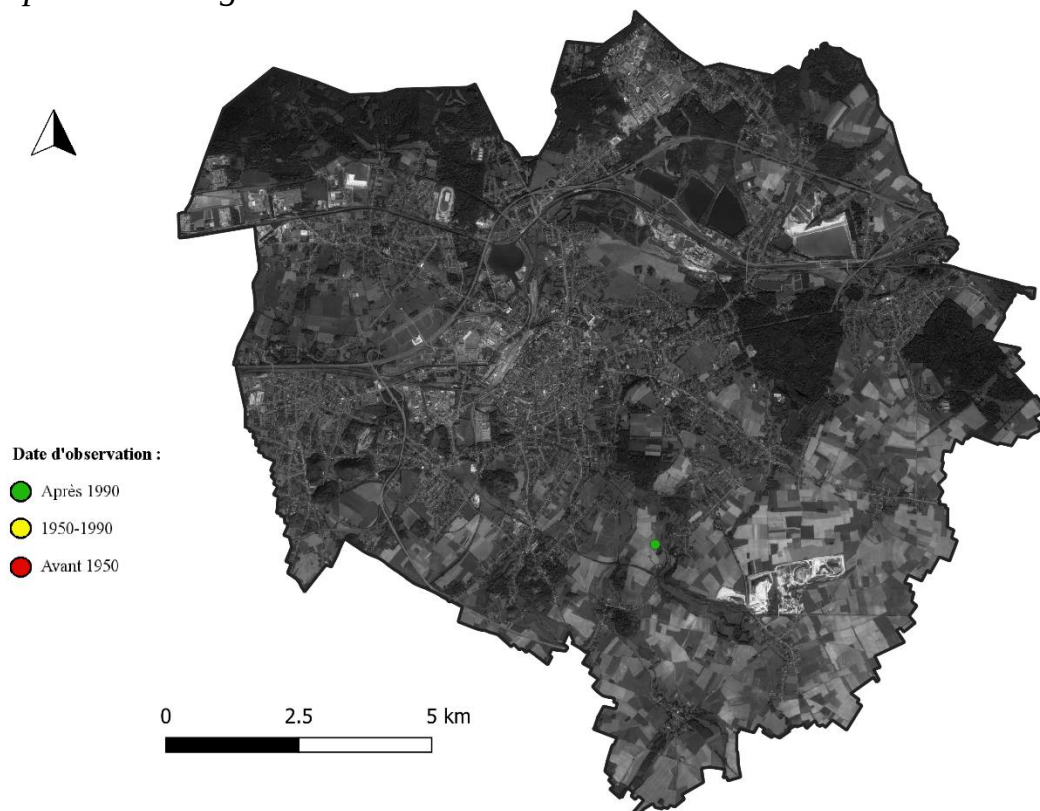
Sphecodes ferruginatus



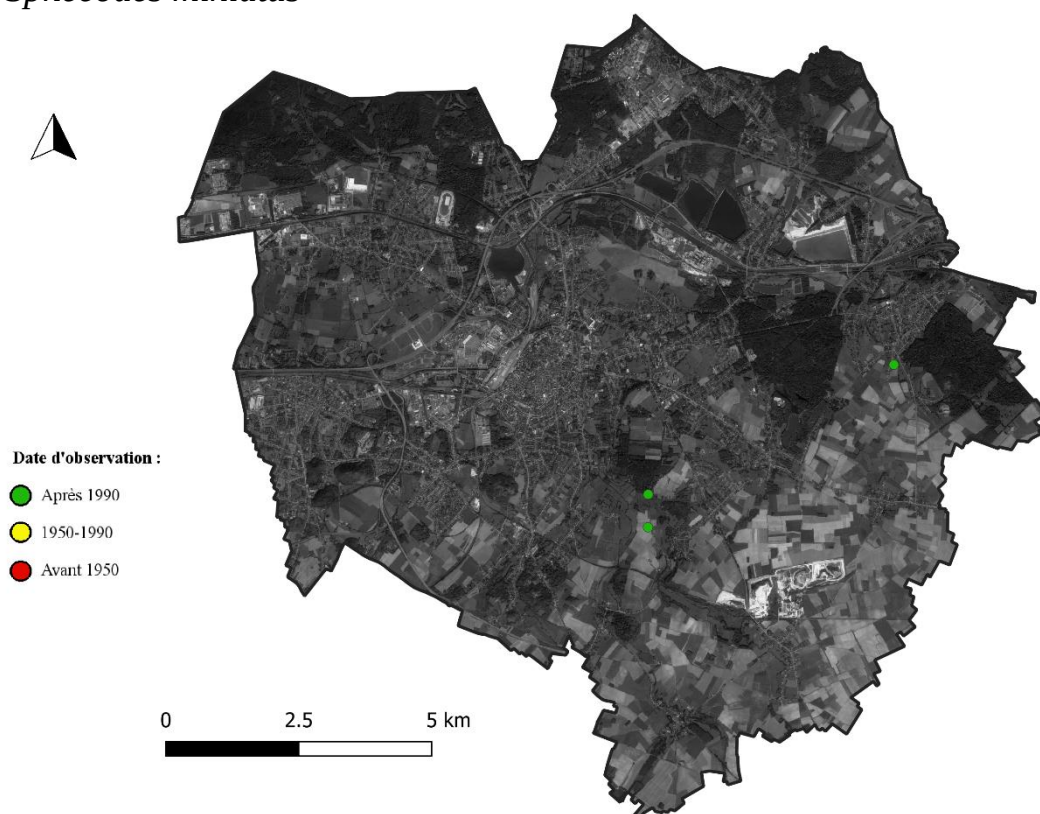
Sphecodes geoffrellus



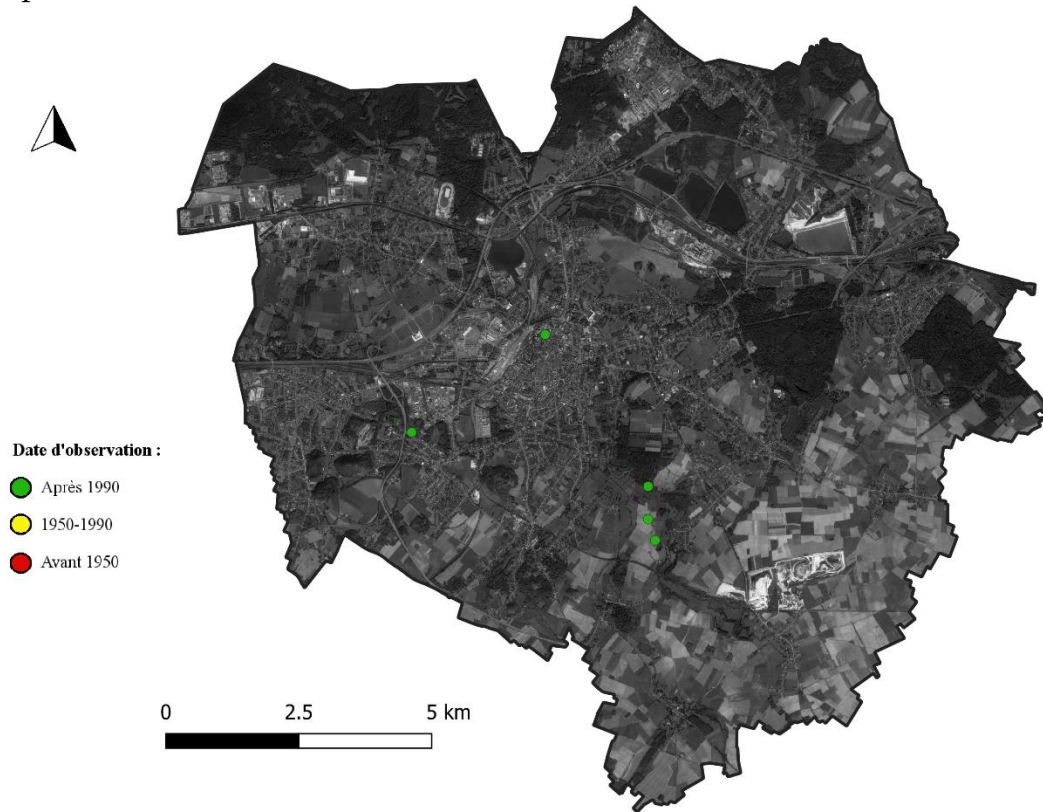
Sphecodes longulus



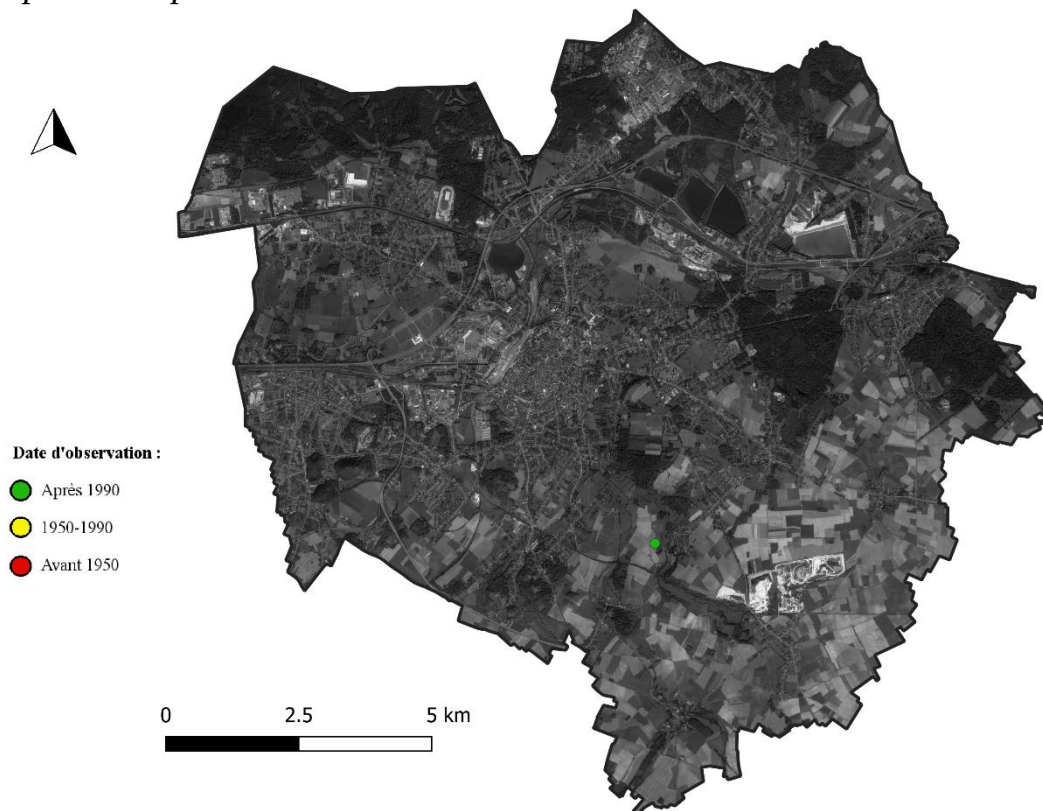
Sphecodes miniatus



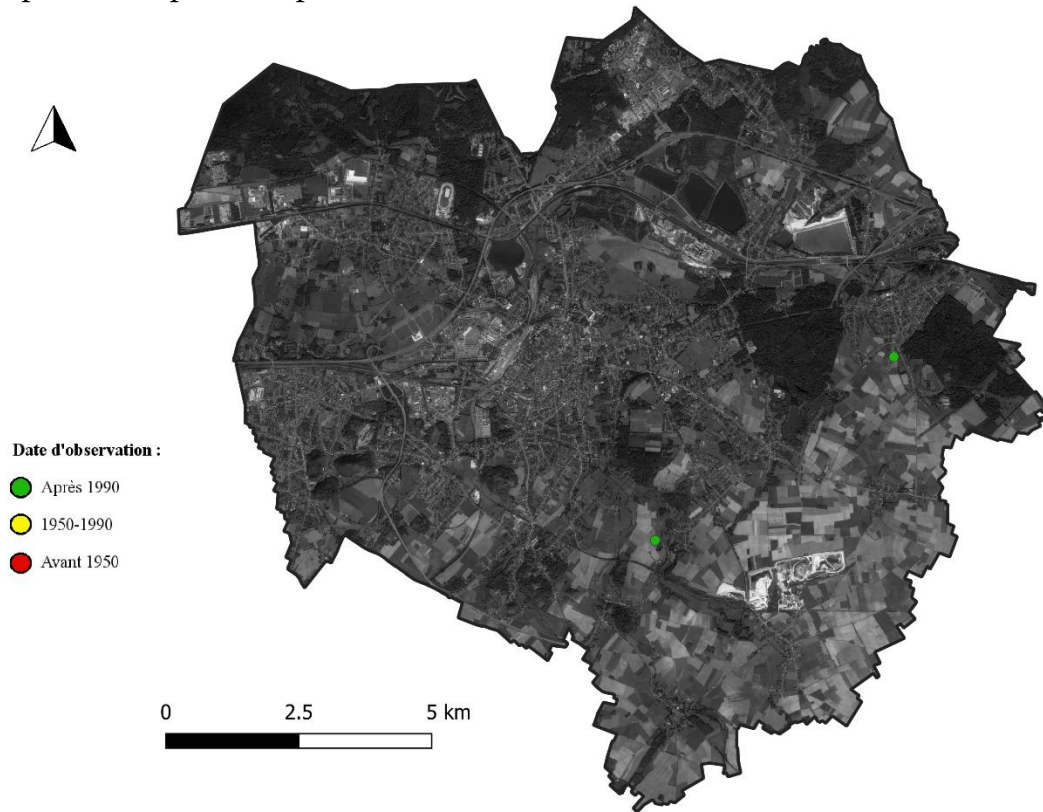
Sphecodes monilicornis



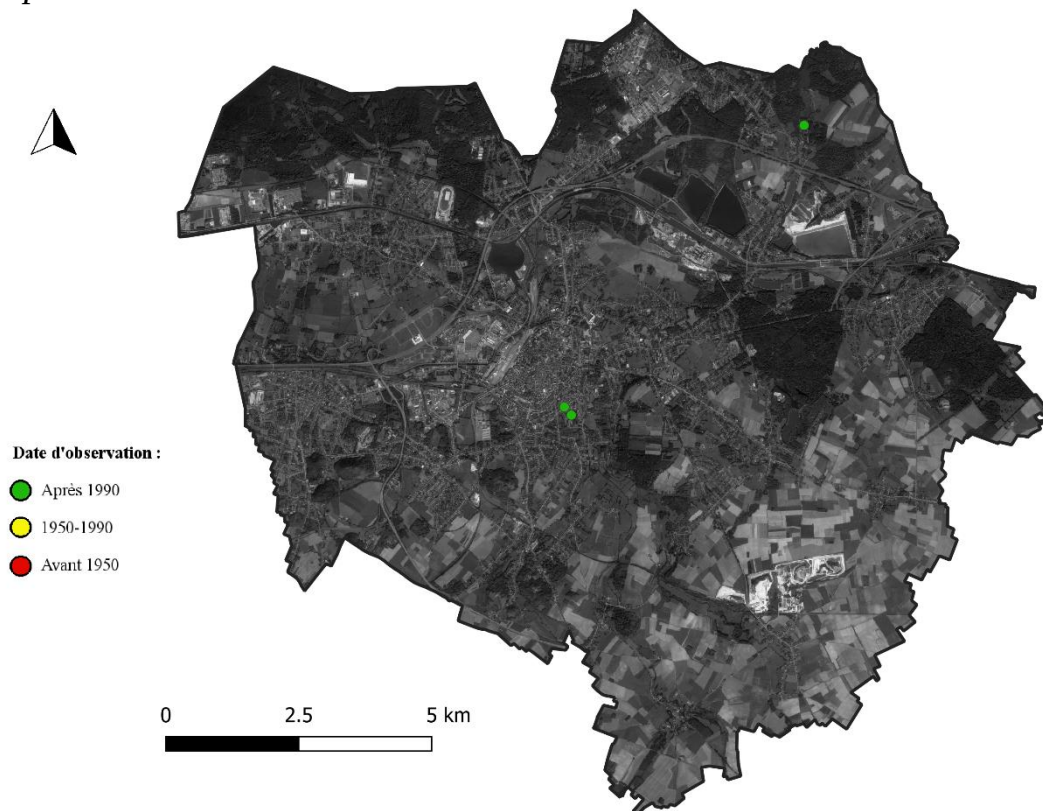
Sphecodes pellucidus



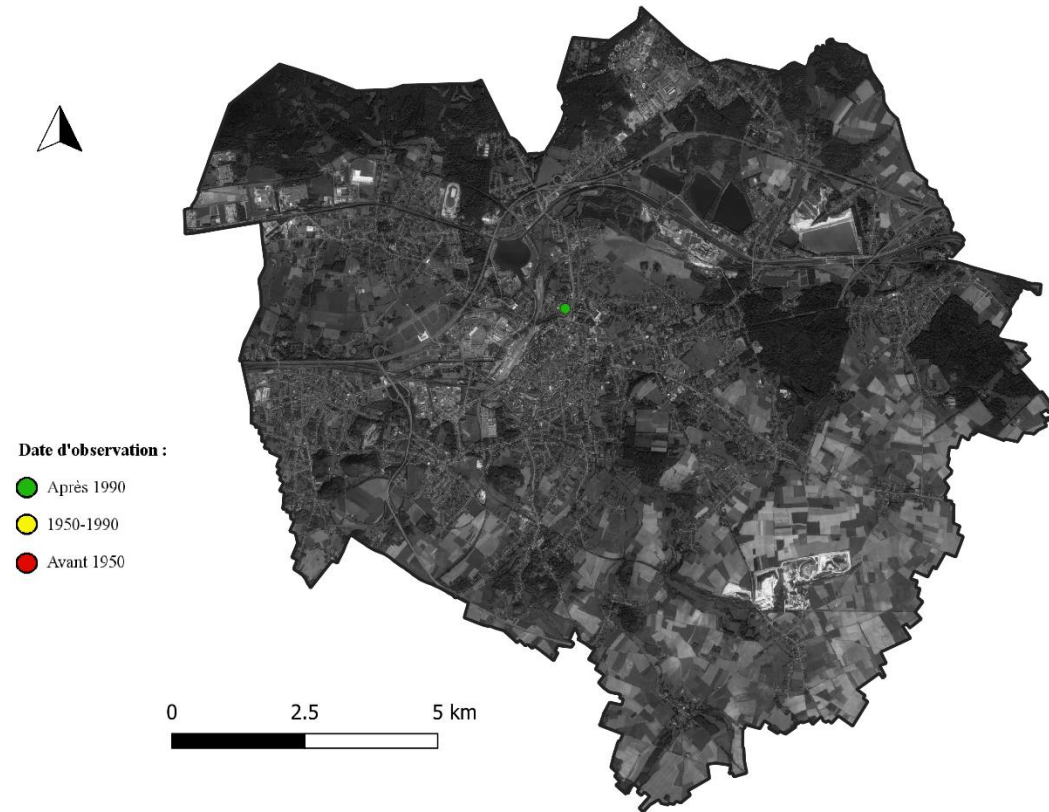
Sphecodes puncticeps



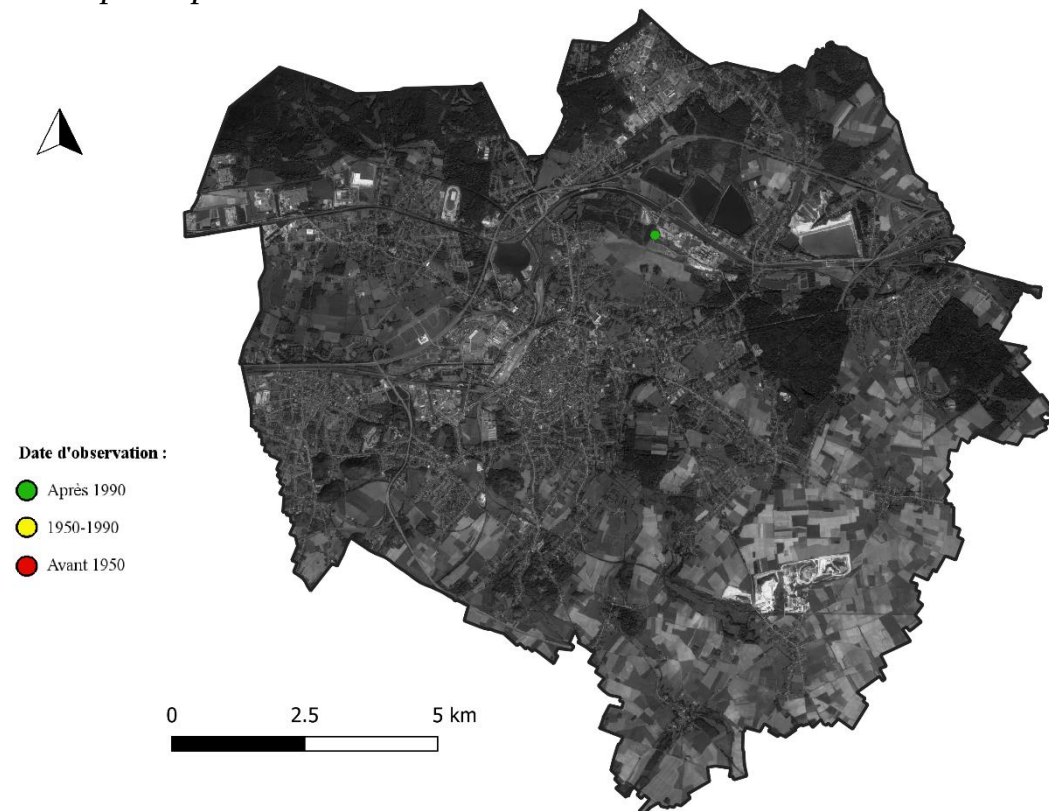
Sphecodes reticulatus



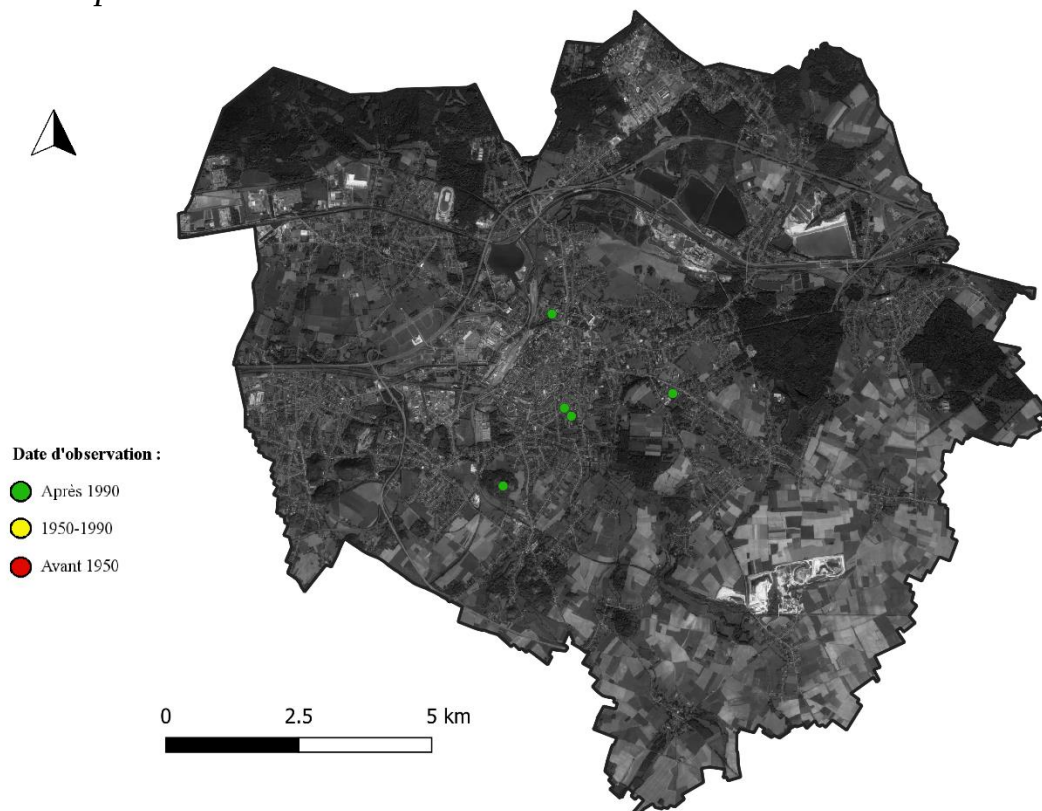
Stelis breviscula



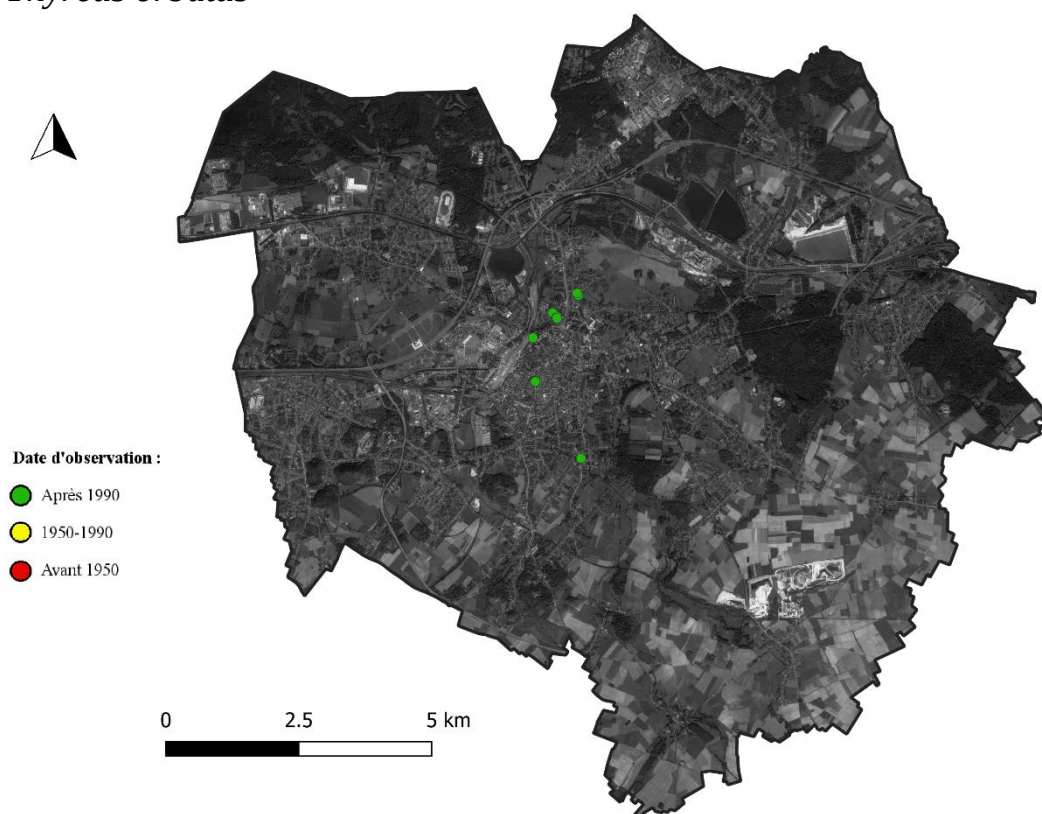
Stelis phaeoptera



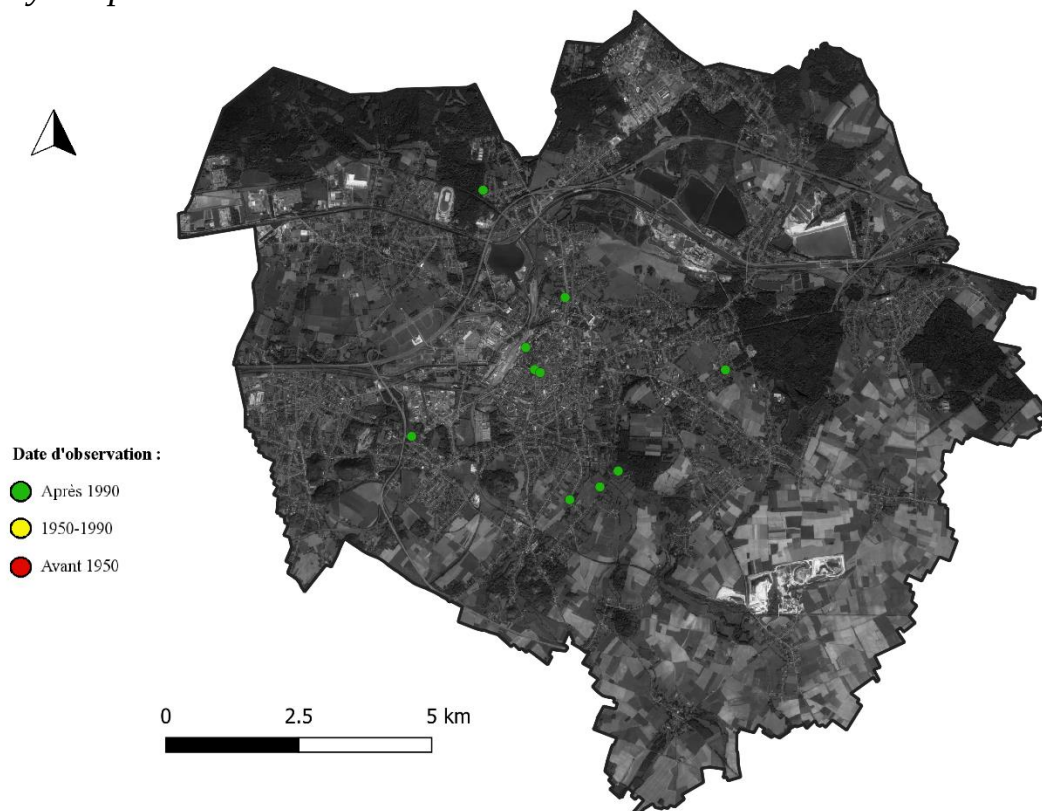
Stelis punctulatissima



Thyreus orbatus



Xylocopa violacea



9.2. Inventaire

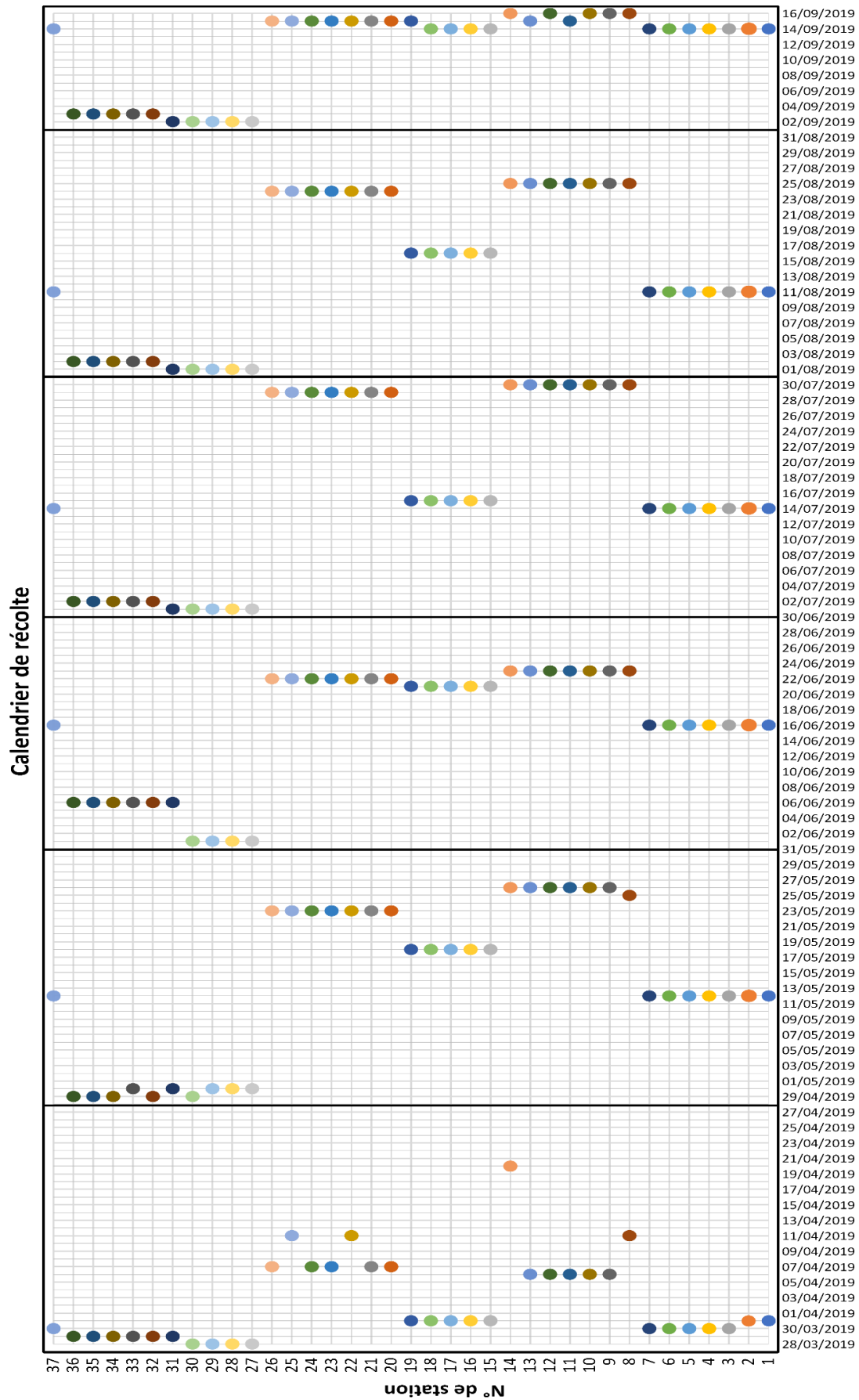
Espèce	Famille	Statut	Espèce	Famille	Statut
<i>Andrena angustior</i>	Andrenidae	NT	<i>Bombus lucorum</i>	Apidae	NT
<i>Andrena barbilabris</i>	Andrenidae	LC	<i>Bombus pascuorum</i>	Apidae	LC
<i>Andrena bicolor</i>	Andrenidae	LC	<i>Bombus pratorum</i>	Apidae	LC
<i>Andrena carantonica</i>	Andrenidae	LC	<i>Bombus ruderarius*</i>	Apidae	EN
<i>Andrena chrysosceles</i>	Andrenidae	LC	<i>Bombus soroeensis</i>	Apidae	VU
<i>Andrena cineraria</i>	Andrenidae	LC	<i>Bombus sylvestris</i>	Apidae	LC
<i>Andrena clarkella</i>	Andrenidae	LC	<i>Bombus terrestris</i>	Apidae	LC
<i>Andrena dorsata</i>	Andrenidae	LC	<i>Bombus vestalis</i>	Apidae	NT
<i>Andrena flavipes</i>	Andrenidae	LC	<i>Ceratina cyanea</i>	Apidae	LC
<i>Andrena florea</i>	Andrenidae	LC	<i>Chelostoma campanularum*</i>	Megachilidae	LC
<i>Andrena fulva</i>	Andrenidae	LC	<i>Chelostoma florissomne</i>	Megachilidae	LC
<i>Andrena fulvago</i>	Andrenidae	NT	<i>Chelostoma rapunculi*</i>	Megachilidae	LC
<i>Andrena gravida</i>	Andrenidae	LC	<i>Coelioxys aurolimbatus</i>	Megachilidae	LC
<i>Andrena haemorrhoa</i>	Andrenidae	LC	<i>Coelioxys inermis</i>	Megachilidae	LC
<i>Andrena humilis</i>	Andrenidae	LC	<i>Colletes cunicularius</i>	Colletidae	LC
<i>Andrena labiata</i>	Andrenidae	LC	<i>Colletes daviesanus</i>	Colletidae	LC
<i>Andrena minutula</i>	Andrenidae	LC	<i>Colletes fodiens</i>	Colletidae	LC
<i>Andrena mitis</i>	Andrenidae	LC	<i>Colletes hederæ</i>	Colletidae	LC
<i>Andrena nigroaenea</i>	Andrenidae	LC	<i>Colletes similis</i>	Colletidae	LC
<i>Andrena nitida</i>	Andrenidae	LC	<i>Dasygaster hirtipes</i>	Melittidae	LC
<i>Andrena propinqua</i>	Andrenidae	DD	<i>Epeolus variegatus</i>	Apidae	LC
<i>Andrena proxima</i>	Andrenidae	LC	<i>Halictus maculatus</i>	Halictidae	VU
<i>Andrena semilaevis</i>	Andrenidae	DD	<i>Halictus quadricinctus</i>	Halictidae	CR
<i>Andrena strommella</i>	Andrenidae	DD	<i>Halictus rubicundus</i>	Halictidae	LC
<i>Andrena subopaca</i>	Andrenidae	LC	<i>Halictus scabiosae</i>	Halictidae	LC
<i>Andrena tibialis</i>	Andrenidae	LC	<i>Halictus sexcinctus</i>	Halictidae	VU
<i>Andrena vaga</i>	Andrenidae	LC	<i>Heriades truncorum</i>	Megachilidae	LC
<i>Andrena ventralis</i>	Andrenidae	LC	<i>Hoplitis adunca</i>	Megachilidae	LC
<i>Andrena wilkella</i>	Andrenidae	NT	<i>Hoplitis leucomelana</i>	Megachilidae	LC
<i>Anthidiellum strigatum</i>	Megachilidae	LC	<i>Hylaeus communis</i>	Colletidae	LC
<i>Anthidium manicatum</i>	Megachilidae	LC	<i>Hylaeus confusus</i>	Colletidae	LC
<i>Anthidium oblongatum</i>	Megachilidae	LC	<i>Hylaeus dilatatus</i>	Colletidae	DD
<i>Anthophora furcata</i>	Apidae	LC	<i>Hylaeus gredleri</i>	Colletidae	DD
<i>Anthophora plumipes</i>	Apidae	LC	<i>Hylaeus hyalinatus</i>	Colletidae	LC
<i>Anthophora quadrimaculata</i>	Apidae	LC	<i>Hylaeus incongruus</i>	Colletidae	DD
<i>Anthophora retusa</i>	Apidae	EN	<i>Hylaeus signatus</i>	Colletidae	LC
<i>Bombus barbutellus</i>	Apidae	CR	<i>Lasioglossum albipes</i>	Halictidae	NT
<i>Bombus bohemicus</i>	Apidae	NT	<i>Lasioglossum calceatum</i>	Halictidae	LC
<i>Bombus campestris</i>	Apidae	VU	<i>Lasioglossum fulvicorne</i>	Halictidae	LC
<i>Bombus hortorum</i>	Apidae	NT	<i>Lasioglossum laticeps</i>	Halictidae	LC
<i>Bombus humilis*</i>	Apidae	CR	<i>Lasioglossum lativentris</i>	Halictidae	LC
<i>Bombus hypnorum</i>	Apidae	LC	<i>Lasioglossum leucozonium</i>	Halictidae	LC
<i>Bombus lapidarius</i>	Apidae	LC	<i>Lasioglossum malachurum</i>	Halictidae	LC

Espèce	Famille	Statut	Espèce	Famille	Statut
<i>Lasioglossum minutissimum</i>	Halictidae	LC	<i>Nomada lathburiana</i>	Apidae	LC
<i>Lasioglossum morio</i>	Halictidae	LC	<i>Nomada leucophthalma</i>	Apidae	LC
<i>Lasioglossum nitidiusculum</i>	Halictidae	LC	<i>Nomada marshamella</i>	Apidae	LC
<i>Lasioglossum nitidulum</i>	Halictidae	LC	<i>Nomada panzeri</i>	Apidae	LC
<i>Lasioglossum pallens</i>	Halictidae	LC	<i>Nomada ruficornis</i>	Apidae	LC
<i>Lasioglossum parvulum</i>	Halictidae	LC	<i>Nomada sheppardana</i>	Apidae	LC
<i>Lasioglossum pauxillum</i>	Halictidae	LC	<i>Nomada signata</i>	Apidae	LC
<i>Lasioglossum punctatissimum</i>	Halictidae	LC	<i>Nomada stigma*</i>	Apidae	LC
<i>Lasioglossum semilucens</i>	Halictidae	LC	<i>Nomada succincta</i>	Apidae	LC
<i>Lasioglossum sexnotatum</i>	Halictidae	LC	<i>Nomada zonata</i>	Apidae	LC
<i>Lasioglossum sexstrigatum</i>	Halictidae	LC	<i>Osmia bicolor</i>	Megachilidae	LC
<i>Lasioglossum villosulum</i>	Halictidae	LC	<i>Osmia bicornis</i>	Megachilidae	LC
<i>Lasioglossum zonulum</i>	Halictidae	LC	<i>Osmia caerulea</i>	Megachilidae	LC
<i>Macropis europaea</i>	Melittidae	LC	<i>Osmia cornuta</i>	Megachilidae	LC
<i>Macropis fulvipes</i>	Melittidae	LC	<i>Osmia leaiana</i>	Megachilidae	LC
<i>Megachile centuncularis</i>	Megachilidae	LC	<i>Osmia spinulosa</i>	Megachilidae	NT
<i>Megachile circumcincta*</i>	Megachilidae	EN	<i>Panurgus calcaratus</i>	Andrenidae	LC
<i>Megachile ericetorum</i>	Megachilidae	LC	<i>Seladonia confusa</i>	Halictidae	VU
<i>Megachile lagopoda</i>	Megachilidae	CR	<i>Seladonia tumulorum</i>	Halictidae	LC
<i>Megachile ligniseca</i>	Megachilidae	LC	<i>Sphecodes albilabris</i>	Halictidae	LC
<i>Megachile pilidens</i>	Megachilidae	CR	<i>Sphecodes crassus</i>	Halictidae	LC
<i>Megachile rotundata</i>	Megachilidae	LC	<i>Sphecodes ephippius</i>	Halictidae	LC
<i>Megachile versicolor</i>	Megachilidae	LC	<i>Sphecodes ferruginatus</i>	Halictidae	LC
<i>Megachile willughbiella</i>	Megachilidae	LC	<i>Sphecodes geoffrellus</i>	Halictidae	LC
<i>Melecta albifrons</i>	Apidae	NT	<i>Sphecodes longulus</i>	Halictidae	LC
<i>Melecta luctuosa**</i>	Apidae	CR	<i>Sphecodes miniatus</i>	Halictidae	LC
<i>Melitta leporina</i>	Melittidae	LC	<i>Sphecodes monilicornis</i>	Halictidae	LC
<i>Melitta nigricans</i>	Melittidae	LC	<i>Sphecodes pellucidus</i>	Halictidae	LC
<i>Nomada alboguttata</i>	Apidae	LC	<i>Sphecodes puncticeps</i>	Halictidae	LC
<i>Nomada bifasciata</i>	Apidae	LC	<i>Sphecodes reticulatus</i>	Halictidae	LC
<i>Nomada conjungens</i>	Apidae	LC	<i>Stelis breviscula</i>	Megachilidae	LC
<i>Nomada distinguenda</i>	Apidae	EN	<i>Stelis phaeoptera</i>	Megachilidae	NT
<i>Nomada fabriciana</i>	Apidae	LC	<i>Stelis punctulatifera</i>	Megachilidae	LC
<i>Nomada flava</i>	Apidae	LC	<i>Thyreus orbatus</i>	Apidae	EN
<i>Nomada flavoguttata</i>	Apidae	LC	<i>Xylocopa violacea</i>	Apidae	LC
<i>Nomada fucata</i>	Apidae	LC			
<i>Nomada fulvicornis</i>	Apidae	LC			
<i>Nomada goodeniana</i>	Apidae	LC			
<i>Nomada integra</i>	Apidae	VU			

* Disparu entre 1950 et 1990

** Disparu avant 1950

9.3. Calendrier de récolte



9.4. Exemple de relevé botanique

Les valeurs 1 et 0 dans les colonnes « Indigène » et « Nourricière » se comprennent respectivement comme « Vrai » et « Faux ». L'abondance est donnée par l'intermédiaire d'indices représentant la surface couverte par une projection au niveau du sol de tous les individus du taxon considéré. Les différentes valeurs possibles sont : + pour quelques individus, 1 pour 0 à 5% de couverture, 2 pour 5-25%, 3 pour 25-50%, 4 pour 50-75% et 5 pour 75-100%.

Château d'Havré (site n°3) :

Espèce	Abondance	Strate	Indigène	Nourricière
<i>Acer pseudoplatanus</i>	1	Arborescente	1	1
<i>Alnus glutinosa</i>	1	Arborescente	1	0
<i>Betula pendula</i>	1	Arborescente	1	0
<i>Fagus sylvatica</i>	1	Arborescente	1	0
<i>Hedera helix</i>	1	Arborescente	1	1
<i>Quercus robur</i>	1	Arborescente	1	0
<i>Salix sp.</i>	1	Arborescente	1	1
<i>Buddleja davidii</i>	1	Arbustive	0	1
<i>Carpinus betulus</i>	1	Arbustive	1	0
<i>Cornus sp.</i>	1	Arbustive	0	1
<i>Dasiphora fruticosa</i>	+	Arbustive	0	0
<i>Achillea millefolium</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Aegopodium podagraria</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Anagallis arvensis</i>	1	Herbacée	1	0
<i>Arctium sp.</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Artemisia vulgaris</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Bellis perennis</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Bergenia crassifolia</i>	+	Herbacée	0	0
<i>Calystegia sepium</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Carduus crispus</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Centaurea cyanea</i>	+	Herbacée	1	1
<i>Cirsium arvense</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Cirsium vulgare</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Convolvulus arvensis</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Crepis capillaris</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Daucus carota</i>	1	Herbacée	1	0
<i>Epilobium hirsutum</i>	2	Herbacée	1	1
<i>Epilobium sp.</i>	1	Herbacée	0	0
<i>Eupatorium cannabinum</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Fallopia japonica</i>	2	Herbacée	0	1
<i>Geranium dissectum</i>	1	Herbacée	1	0
<i>Geranium molle</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Geranium robertianum</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Glechoma hederacea</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Heracleum sphondylium</i>	1	Herbacée	1	1

<i>Hypericum perforatum</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Hypochaeris radicata</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Iberis sempervirens</i>	+	Herbacée	0	1
<i>Lamium album</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Lamium purpureum</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Lapsana communis</i>	1	Herbacée	1	0
<i>Lathyrus latifolius</i>	1	Herbacée	0	1
<i>Lythrum salicaria</i>	2	Herbacée	1	1
<i>Matricaria discoidea</i>	1	Herbacée	0	0
<i>Medicago lupulina</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Mentha aquatica</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Picris hieracioides</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Plantago lanceolata</i>	1	Herbacée	1	0
<i>Potentilla anserina</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Potentilla reptans</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Ranunculus repens</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Rubus sp.</i>	2	Herbacée	1	1
<i>Rumex maritimus</i>	2	Herbacée	1	0
<i>Sedum spectabile</i>	+	Herbacée	0	1
<i>Senecio jacobaea</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Silene dioica</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Sisymbrium officinale</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Solanum dulcamara</i>	1	Herbacée	1	0
<i>Stachys palustris</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Tanacetum vulgare</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Taraxacum sp.</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Trifolium dubium</i>	1	Herbacée	1	0
<i>Trifolium pratense</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Trifolium repens</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Urtica dioica</i>	2	Herbacée	1	0
<i>Verbena bonariensis</i>	+	Herbacée	0	1
<i>Verbena officinalis</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Veronica persica</i>	1	Herbacée	0	0
<i>Vicia cracca</i>	1	Herbacée	1	1
<i>Vinca major</i>	+	Herbacée	0	0

9.5. Sites et variables associées

N°	Station	Sp. Fleurs	%Indigènes	Artif250	Trees250	Open250	Agri250	Bare250	Artif500	Trees500	Open500	Agri500	Bare500	Artif1000	Trees1000	Open1000	Agri1000	Bare1000	N0	N1	N2	N0r	N1r	N2r	Abondance
1	Beaulieu	61	0.97	2.37	83.00	5.27	4.37	9.85	3.84	66.94	4.32	22.51	8.20	2.73	56.45	3.18	37.04	5.20	15	8	5	7	5	4	47
2	Cimetiere Havre	31	0.71	17.28	24.40	2.07	56.14	0.03	11.70	29.24	1.91	57.08	0.21	9.21	30.82	1.76	58.08	2.28	16	11	8	11	8	7	35
3	Chateau Havre	50	0.86	14.96	31.56	3.55	40.07	0.04	18.65	34.34	6.40	32.41	0.06	16.28	36.41	5.41	36.69	0.15	24	13	8	11	8	7	71
4	Parc Obourg	14	0.79	29.44	44.90	5.60	19.53	0.02	21.33	44.13	5.47	28.35	0.12	17.04	43.53	6.89	28.76	0.05	6	2	2	1	1	1	39
5	Bois Havre	59	0.93	0.89	97.08	2.01	0.02	0.00	2.11	94.72	1.40	1.54	0.23	5.28	79.66	1.89	12.30	0.87	18	9	6	6	5	4	71
6	Epinlieu	18	0.78	5.42	19.35	3.07	72.06	0.09	13.29	24.87	4.65	57.06	0.69	18.87	33.50	3.57	43.89	0.55	10	9	8	10	9	8	16
7	Pres du village	47	0.91	5.75	53.06	10.16	30.98	0.01	11.23	44.89	6.63	37.20	0.48	20.95	39.21	5.12	34.58	3.65	15	6	4	3	3	3	79
8	Saint Denis	35	0.89	8.07	70.24	5.65	16.00	0.47	8.02	60.04	5.08	26.66	0.31	6.51	51.09	3.91	36.21	0.36	11	8	6	6	5	5	28
9	Tilou	59	0.95	3.82	79.44	8.16	8.54	0.16	1.97	86.19	3.30	8.53	0.26	12.21	66.20	5.76	15.50	0.33	19	10	7	6	5	4	117
10	PEMH	52	0.94	9.48	34.38	14.53	41.24	0.11	11.01	21.01	16.58	49.60	0.08	10.70	20.44	12.03	56.25	0.09	22	13	8	9	7	6	69
11	Cimetiere Nimy	23	0.87	21.74	17.24	2.75	58.19	0.04	15.30	29.06	9.60	45.96	0.01	13.81	33.01	13.49	39.42	0.33	11	5	3	4	3	2	48
12	Grand Large	61	0.97	22.00	36.23	6.51	35.17	0.01	16.62	46.28	7.36	29.05	0.00	15.01	47.98	9.91	26.56	0.01	15	8	6	5	4	4	70
13	Parc Bonaert	48	0.83	26.24	46.49	4.48	22.70	0.02	24.91	42.89	2.12	29.97	0.01	23.22	38.50	2.19	35.45	0.05	8	7	6	5	5	4	19
14	Burettes	23	1.00	2.18	87.99	9.46	0.36	0.10	1.71	88.13	9.66	0.49	0.13	2.21	89.24	6.48	2.06	0.18	4	3	3	2	2	2	21
15	Arsenal Cuesmes	28	0.96	41.03	43.23	4.15	11.56	5.00	31.90	34.17	4.83	28.82	2.39	33.39	34.15	4.50	27.58	0.61	8	5	4	3	3	3	28
16	Ruches Cuesmes	25	0.92	25.96	46.91	9.64	17.27	0.46	30.28	38.18	9.72	21.52	0.31	31.38	36.27	5.23	26.70	0.41	11	7	5	5	4	4	54
17	Ravel 98	53	0.92	31.53	38.39	5.65	23.99	37.40	18.92	43.68	10.46	26.69	31.02	15.28	33.76	5.90	44.90	18.07	23	14	10	10	8	7	88
18	Parc Jemappes	35	0.89	9.51	42.39	5.34	42.16	0.00	16.23	36.54	5.03	41.98	0.00	20.29	28.32	5.50	45.70	0.02	21	13	9	9	7	6	81
19	Geothermia	51	0.94	2.90	9.18	2.76	85.14	0.09	2.10	9.70	2.78	85.41	0.11	8.91	16.99	4.62	69.42	0.64	18	10	7	7	6	5	70
20	Mont Panisel	40	0.98	0.94	41.69	12.57	44.80	0.45	0.76	40.39	8.48	50.36	0.25	2.25	35.11	6.49	56.13	0.16	26	18	13	13	11	9	91
21	Cimetiere Spiennes	23	0.87	2.78	9.68	2.97	84.56	0.38	4.24	17.19	6.55	71.90	1.81	2.48	22.39	5.41	69.67	0.58	34	20	10	19	13	9	108
22	Ronveaux	21	0.86	20.44	48.79	6.67	23.99	0.38	17.36	50.26	8.53	23.77	0.34	12.56	38.23	6.16	42.96	0.40	15	10	7	9	7	5	36
23	Pont du Prince	42	0.76	4.53	30.28	5.18	59.94	0.10	3.73	32.65	3.46	60.12	0.12	2.54	20.42	2.79	74.23	0.03	15	8	5	5	4	3	87
24	Harveng	15	0.87	18.48	29.73	5.75	45.94	0.04	10.68	24.30	4.89	60.01	0.28	4.19	13.57	2.86	79.34	0.38	7	2	2	1	1	1	37
25	Trouille	30	0.90	4.13	15.51	0.96	79.39	0.27	9.57	17.69	1.25	71.02	0.24	7.76	14.05	1.53	73.00	0.27	16	10	6	7	6	5	49
26	Omya	32	0.91	10.15	28.88	5.59	17.97	0.60	6.35	23.85	3.26	35.53	0.21	6.04	17.50	2.60	55.80	0.19	16	8	4	6	5	3	51
27	Village des abeilles	53	0.85	43.58	37.67	2.48	15.90	0.43	45.38	33.44	2.68	18.17	0.29	41.27	32.00	4.46	21.87	0.21	29	15	9	9	8	6	126
28	Vesale	42	0.93	39.09	40.01	3.07	17.38	0.58	44.36	33.35	3.09	18.89	0.30	42.36	31.94	5.02	20.27	0.22	21	15	11	12	10	8	59
29	B6	41	0.83	37.24	34.05	2.84	25.41	0.11	36.39	36.85	3.20	23.25	0.07	35.57	33.02	6.14	24.91	0.13	17	13	10	12	10	8	39
30	Place du Parc	25	0.56	73.60	20.31	1.80	4.04	0.08	66.02	24.40	1.82	7.55	0.04	58.98	24.90	2.38	13.27	0.03	19	14	10	12	10	8	47
31	Siege social	24	0.58	67.71	25.07	2.03	5.00	0.19	62.97	25.84	1.99	8.92	0.28	57.72	25.37	2.79	13.78	0.35	23	17	12	17	14	11	50
32	Sainte Waudru	39	0.51	69.87	22.38	1.62	6.05	0.24	79.02	14.66	0.87	5.17	0.21	63.24	21.68	2.28	12.46	0.47	31	16	9	10	8	7	118
33	Beffroi	17	0.76	70.62	21.88	1.83	5.50	0.53	78.48	15.92	1.12	4.22	0.72	64.63	21.80	2.07	11.17	3.77	20	15	11	11	10	8	59
34	Jardin suspendu	50	0.70	61.01	30.46	1.70	6.56	0.22	60.38	27.82	2.33	9.24	0.30	51.94	30.58	3.56	13.65	0.42	21	17	14	14	12	11	53
35	Epargne	27	0.93	46.93	28.76	5.06	18.67	0.08	44.46	33.44	4.54	17.25	0.07	44.23	35.06	4.46	16.03	0.28	28	13	8	8	7	6	109
36	Stievenart	41	0.88	32.33	36.68	7.95	22.60	0.08	33.96	36.54	5.84	23.38	0.28	38.54	37.69	4.95	18.60	0.34	29	20	15	17	15	12	69
37	Waux Hall	27	0.56	34.86	45.70	3.88	15.39	0.17	46.03	35.42	3.89	14.52	0.15	41.98	30.35	4.02	23.33	0.32	10	7	5	6	5	4	30

9.6. Matrice des traits écologiques

Espèce	Nidification souterraine	Lectisme	Socialité	Mois central de la période d'activité	Durée de la période d'activité
<i>Andrena angustior</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	5.5	1
<i>Andrena barbilabris</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	5.5	3
<i>Andrena bicolor</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	6	4
<i>Andrena carantonica</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	5	2
<i>Andrena chrysosceles</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	5	2
<i>Andrena cineraria</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	4.5	1
<i>Andrena dorsata</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	6	4
<i>Andrena flavipes</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	6	6
<i>Andrena florea</i>	Oui	Oligolectique	Solitaire	6.5	3
<i>Andrena fulva</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	4	2
<i>Andrena fulvago</i>	Oui	Oligolectique	Solitaire	5.5	1
<i>Andrena gravida</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	4.5	1
<i>Andrena haemorrhoa</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	5	2
<i>Andrena humilis</i>	Oui	Oligolectique	Solitaire	5	2
<i>Andrena labiata</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	5.5	1
<i>Andrena minutula</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	6	4
<i>Andrena mitis</i>	Oui	Oligolectique	Solitaire	4	2
<i>Andrena nitida</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	5	2
<i>Andrena propinqua</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	4.5	1
<i>Andrena proxima</i>	Oui	Oligolectique	Solitaire	5	2
<i>Andrena semilaevis</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	6	2
<i>Andrena subopaca</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	5.5	3
<i>Andrena tibialis</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	5	2
<i>Andrena vaga</i>	Oui	Oligolectique	Solitaire	4	2
<i>Andrena ventralis</i>	Oui	Oligolectique	Solitaire	4.5	1
<i>Andrena wilkella</i>	Oui	Oligolectique	Solitaire	6	2
<i>Anthidium manicatum</i>	Non	Polylectique	Solitaire	6.5	3
<i>Anthophora furcata</i>	Non	Oligolectique	Solitaire	6.5	3
<i>Anthophora plumipes</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	4	2
<i>Anthophora quadrimaculata</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	7	2
<i>Anthophora retusa</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	5	2
<i>Bombus barbutellus</i>	Oui	Polylectique	Parasite social	6.5	5
<i>Bombus campestris</i>	Non	Polylectique	Parasite social	6.5	5
<i>Bombus hortorum</i>	Oui	Polylectique	Eusocial primitif	6.5	7
<i>Bombus hypnorum</i>	Non	Polylectique	Eusocial primitif	5.5	7
<i>Bombus lapidarius</i>	Oui	Polylectique	Eusocial primitif	6.5	7
<i>Bombus pascuorum</i>	Non	Polylectique	Eusocial primitif	6.5	7
<i>Bombus pratorum</i>	Variable	Polylectique	Eusocial primitif	4.5	3
<i>Bombus sylvestris</i>	Variable	Polylectique	Parasite social	6	6
<i>Terrestribombus sp.</i>	Oui	Polylectique	Eusocial primitif	6	8
<i>Bombus vestalis</i>	Oui	Polylectique	Parasite social	6	4

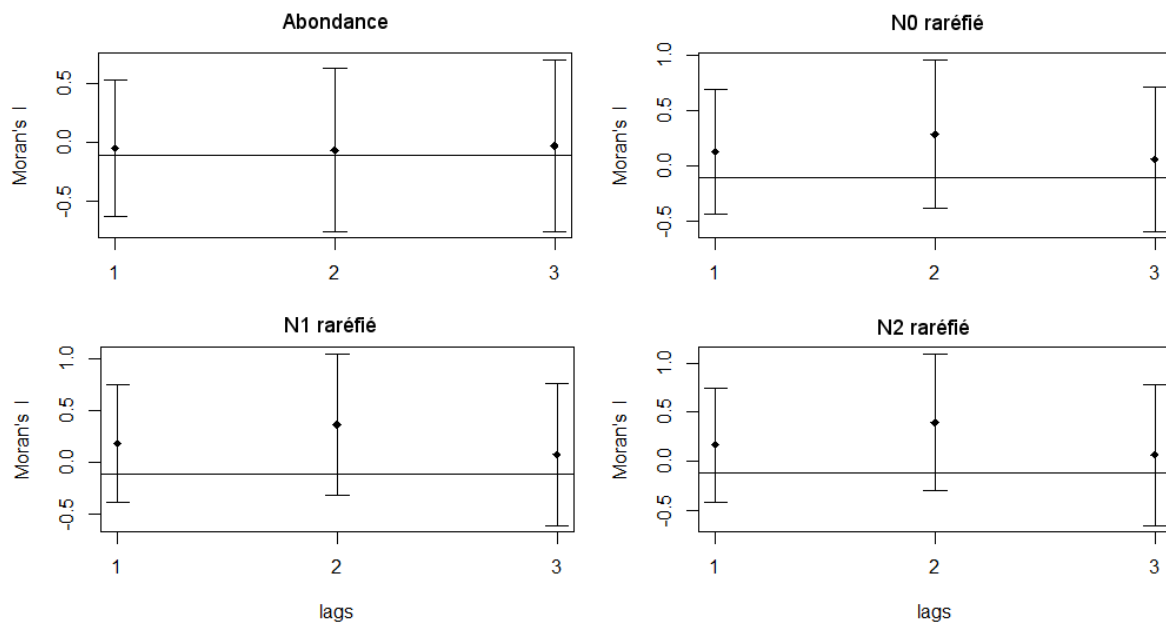
<i>Ceratina cyanea</i>	Non	Polylectique	Solitaire	6.5	3
<i>Chelostoma florisomne</i>	Non	Oligolectique	Solitaire	6	2
<i>Colletes cunicularius</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	3.5	3
<i>Colletes daviesanus</i>	Oui	Oligolectique	Solitaire	7.5	3
<i>Colletes hederæ</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	9	2
<i>Colletes similis</i>	Oui	Oligolectique	Solitaire	7.5	3
<i>Dasypoda hirtipes</i>	Oui	Oligolectique	Solitaire	8	2
<i>Epeolus variegatus</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	7.5	1
<i>Halictus maculatus</i>	Oui	Polylectique	Eusocial primitif	7	4
<i>Halictus quadricinctus</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	7	6
<i>Halictus scabiosæ</i>	Oui	Polylectique	Eusocial primitif	7	4
<i>Halictus sexcinctus</i>	Oui	Polylectique	Eusocial primitif	6.5	3
<i>Heriades truncorum</i>	Non	Oligolectique	Solitaire	7.5	3
<i>Hoplitis adunca</i>	Variable	Oligolectique	Solitaire	7	2
<i>Hoplitis leucomelana</i>	Non	Polylectique	Solitaire	6.5	3
<i>Hylaeus communis</i>	Non	Polylectique	Solitaire	7	4
<i>Hylaeus confusus</i>	Non	Polylectique	Solitaire	7	4
<i>Hylaeus hyalinatus</i>	Non	Polylectique	Solitaire	7	4
<i>Hylaeus signatus</i>	Non	Oligolectique	Solitaire	7.5	3
<i>Lasioglossum albipes</i>	Oui	Polylectique	Eusocial primitif	6.5	7
<i>Lasioglossum calceatum</i>	Oui	Polylectique	Eusocial primitif	6.5	7
<i>Lasioglossum laticeps</i>	Oui	Polylectique	Eusocial primitif	6.5	7
<i>Lasioglossum lativentre</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	6.5	7
<i>Lasioglossum leucozonium</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	6.5	7
<i>Lasioglossum malachurum</i>	Oui	Polylectique	Eusocial primitif	7	6
<i>Lasioglossum minutissimum</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	6.5	7
<i>Lasioglossum morio</i>	Oui	Polylectique	Eusocial primitif	6.5	7
<i>Lasioglossum nitidulum</i>	Oui	Polylectique	Eusocial primitif	6.5	7
<i>Lasioglossum parvulum</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	6.5	7
<i>Lasioglossum pauxillum</i>	Oui	Polylectique	Eusocial primitif	7	6
<i>Lasioglossum semilucens</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	6.5	5
<i>Lasioglossum sexnotatum</i>	Oui	Polylectique	Solitaire	6.5	5
<i>Lasioglossum sexstrigatum</i>	Oui	Polylectique	Eusocial primitif	6.5	5
<i>Lasioglossum villosulum</i>	Oui	Polylectique	Eusocial primitif	6.5	7
<i>Macropis europaea</i>	Oui	Oligolectique	Solitaire	7.5	3
<i>Megachile centuncularis</i>	Non	Polylectique	Solitaire	7	2
<i>Megachile ericetorum</i>	Non	Oligolectique	Solitaire	7	2
<i>Megachile ligniseca</i>	Non	Polylectique	Solitaire	7.5	3
<i>Megachile pilidens</i>	Non	Polylectique	Solitaire	7	4
<i>Megachile rotundata</i>	Non	Polylectique	Solitaire	7.5	3
<i>Megachile willughbiella</i>	Variable	Polylectique	Solitaire	7	2
<i>Melecta albifrons</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	5	2
<i>Melitta leporina</i>	Oui	Oligolectique	Solitaire	7	2
<i>Melitta nigricans</i>	Oui	Oligolectique	Solitaire	7.5	1
<i>Nomada alboguttata</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	6	6
<i>Nomada bifasciata</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	4.5	1

<i>Nomada conjungens</i>	Oui	Oligolectique	Cleptoparasite	5.5	1
<i>Nomada distinguenda</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	6.5	3
<i>Nomada fabriciana</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	5.5	5
<i>Nomada flava</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	4.5	3
<i>Nomada flavoguttata</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	6	6
<i>Nomada fucata</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	6.5	5
<i>Nomada goodeniana</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	6	4
<i>Nomada integra</i>	Oui	Oligolectique	Cleptoparasite	5.5	3
<i>Nomada lathburiana</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	4.5	3
<i>Nomada marshamella</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	5	2
<i>Nomada panzeri</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	4.5	3
<i>Nomada ruficornis</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	4.5	1
<i>Nomada signata</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	4.5	1
<i>Nomada succincta</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	5	2
<i>Nomada zonata</i>	Oui	Oligolectique	Cleptoparasite	6	6
<i>Osmia bicolor</i>	Non	Polylectique	Solitaire	5.5	3
<i>Osmia bicornis</i>	Non	Polylectique	Solitaire	5	2
<i>Osmia caerulescens</i>	Non	Polylectique	Solitaire	6.5	3
<i>Osmia cornuta</i>	Non	Polylectique	Solitaire	3.5	3
<i>Osmia leaiana</i>	Non	Oligolectique	Solitaire	6.5	3
<i>Osmia spinulosa</i>	Non	Oligolectique	Solitaire	7	4
<i>Panurgus calcaratus</i>	Oui	Oligolectique	Solitaire	7	2
<i>Seladonia tumulorum</i>	Oui	Polylectique	Eusocial primitif	6.5	7
<i>Sphecodes albilabris</i>	Oui	Oligolectique	Cleptoparasite	6	6
<i>Sphecodes crassus</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	6.5	5
<i>Sphecodes ephippius</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	6.5	7
<i>Sphecodes longulus</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	6.5	5
<i>Sphecodes miniatus</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	6.5	5
<i>Sphecodes monilicornis</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	7	6
<i>Sphecodes pellucidus</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	6.5	5
<i>Sphecodes puncticeps</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	7.5	5
<i>Sphecodes reticulatus</i>	Oui	Polylectique	Cleptoparasite	7.5	5
<i>Stelis phaeoptera</i>	Non	Polylectique	Cleptoparasite	6.5	3
<i>Stelis punctulatissima</i>	Variable	Polylectique	Cleptoparasite	7	2
<i>Xylocopa violacea</i>	Non	Polylectique	Solitaire	6	8

9.7. Autocorrélation spatiale

L'autocorrélation spatiale a été évaluée pour chaque variable réponse par l'intermédiaire d'un corrélogramme de Moran, puis grâce à un corrélogramme de Mantel pour la table de contingence des sites et des espèces. Les deux analyses fournissent un résultat unanime : aucune autocorrélation spatiale significative n'est détectée pour l'ensemble des variables évaluées. Les analyses peuvent donc être menées en écartant les biais associés à la pseudo-réplication des échantillons.

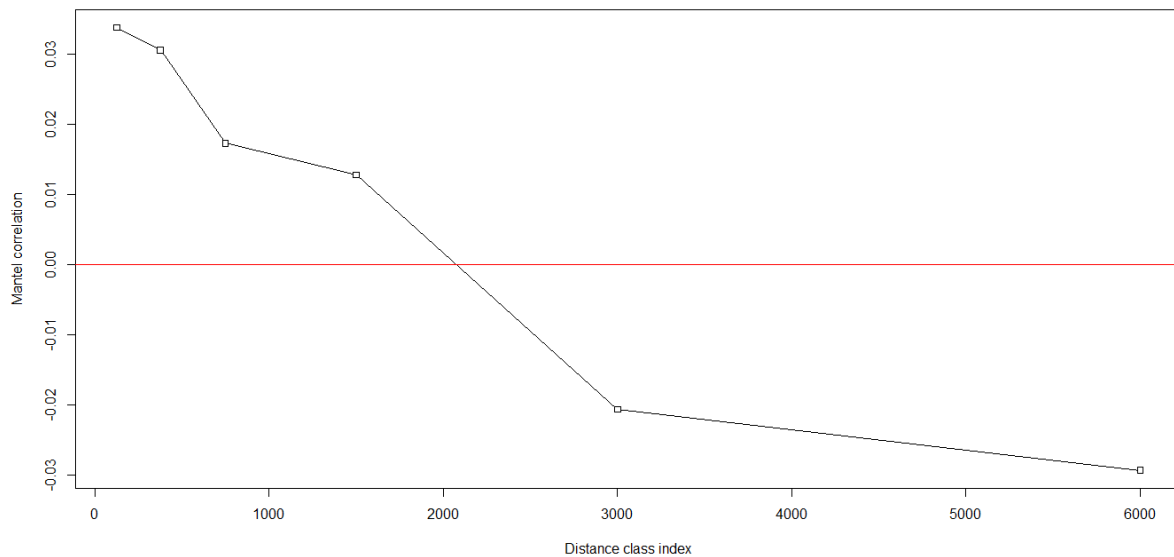
Corrélogrammes de Moran



Corrélogramme de Moran. Le seuil maximal permettant de définir un lien de voisinage entre deux sites est fixé à 500m. Le lag définit le nombre de liens de voisinages minimal nécessaire pour relier deux sites. Par exemple, au lag 3, sont considérés comme voisins tous les sites pouvant être connectés par trois liens successifs ou moins. La valeur attendue pour l'indice I en cas d'absence d'autocorrélation est représentée par une horizontale sur chaque graphique. Les points représentent les valeurs obtenues et sont entourés par leur intervalle de confiance. Aucune autocorrélation significative au seuil de 5% n'est donc détectée.

Note : l'hypothèse de stationnarité de second ordre a été vérifiée pour chaque corrélogramme à l'aide d'un modèle linéaire (régression de la variable réponse sur ses coordonnées géographiques). Aucun de ces modèles n'étant significatif, la condition peut être considérée comme respectée.

Corrélogramme de Mantel



Corrélogramme de Mantel. Les classes de distances utilisées sont, en mètres : 0-250, 250-500, 500-1000, 1000-2000, 2000-4000 et 4000-8000. La valeur de l'indice de Mantel est indiquée au milieu de chaque classe de distance (ex : à 6000m pour la dernière). La corrélation est positive pour de petits écarts, puis diminue progressivement jusqu'à devenir négative. Toutefois, aucune des valeurs représentées n'est significativement différente de 0 (les points sont représentés en noir lorsque $p < 0.05$). Les p values ont été corrigées par la méthode de Holm et le nombre de permutations effectuées est égal à 999.

Note : l'hypothèse de stationnarité de second ordre a été vérifiée à l'aide d'une analyse des redondances (régressions multiples de la table de contingence sur les coordonnées géographiques). Le résultat obtenu étant non significatif ($p = 0.647$), nous pouvons considérer que la condition est respectée.

9.8. Choix du rayon d'analyse

Le choix du rayon à conserver pour nos différentes analyses a été déterminé par les scores d'AICc obtenus pour des modèles linéaires généralisés complets. Trois modèles ont été mis en compétition pour chaque variable réponse, chacun contenant l'ensemble des prédicteurs correspondant à l'un des trois rayons d'analyse. Dans le tableau présenté ici, les distributions statistiques utilisées pour modéliser chaque variable réponse sont également indiquées. Celles-ci ont été choisies en fonctions des résultats obtenus lors d'un test de dispersion.

Rayon	Abondance (Binomiale négative)	N ₀ (Poisson)	N ₁ (Poisson)	N ₂ (Poisson)
250	353.97	220.20	196.63	177.41
500	355.84	222.65	197.82	178.09
1000	354.41	223.37	197.24	178.00

Sélection du rayon d'analyse : les modèles à évaluer ont pour variables réponses l'abondance et les nombres de Hill aux rangs 0, 1 et 2. La distribution retenue en raison du critère de dispersion est indiquée entre parenthèses. Les valeurs d'AICc associées aux modèles complets sont répertoriées pour les différents rayons d'analyses utilisés. Le meilleur modèle correspond toujours au rayon de 250 mètres. Comme l'écart d'AICc est insuffisant pour discréditer les autres modèles, nous conservons le rayon d'analyse le plus court (250m).

Le rayon de 250m l'emporte pour chaque variable réponse, cependant les écarts d'AICc ne permettent pas de discréditer les autres modèles. Nous avons malgré tout conservé le rayon de 250m pour l'ensemble de nos calculs, celui-ci correspondant à une économie d'informations par rapport à la description du paysage.

9.9. Diagnostic des modèles linéaires généralisés

Avant de construire nos modèles finaux, nous nous sommes assurés que les différentes conditions nécessaires à leur emploi étaient réunies pour les modèles complets. En premier lieu, nous avons prêté attention à la multicolinéarité des prédicteurs. Grâce au retrait de la variable Trees, les valeurs du VIF n'indiquent pas d'inflation notable pour les erreurs associées aux paramètres.

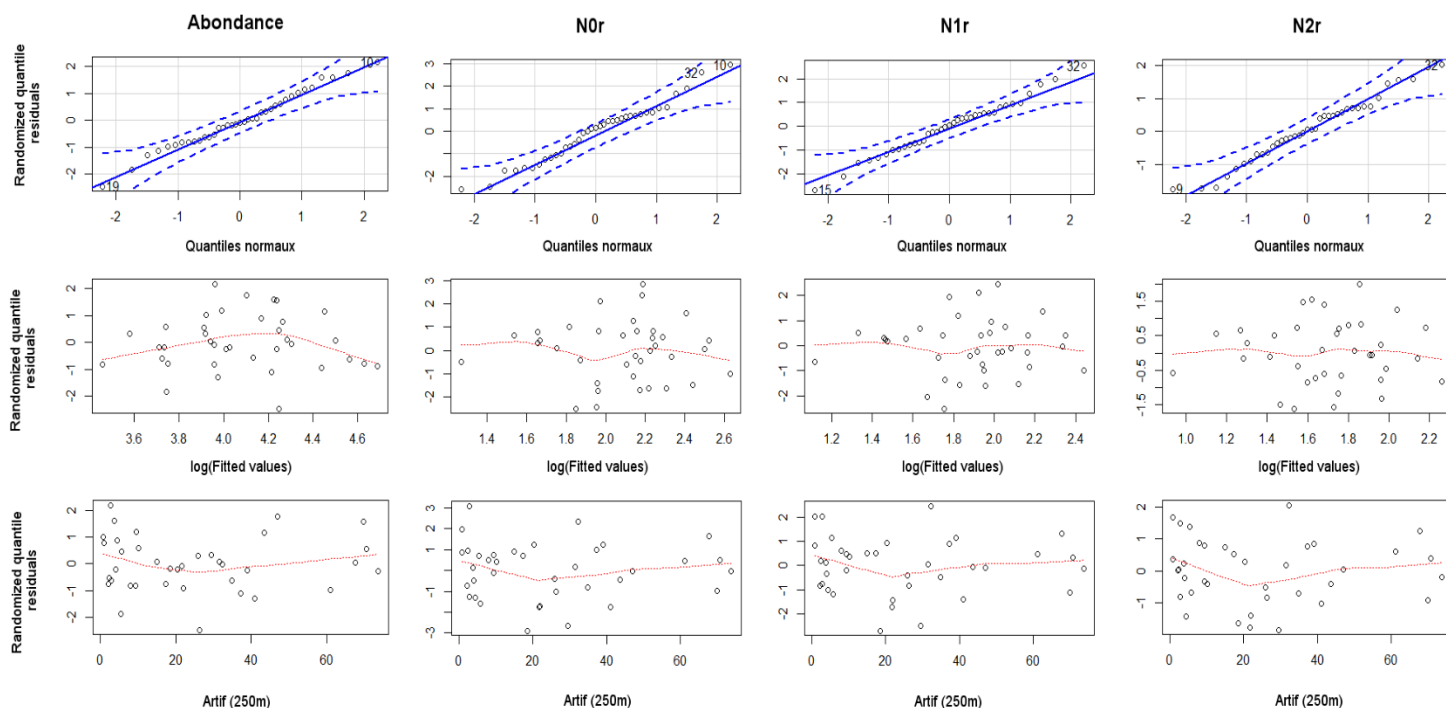
Multicolinéarité : valeurs du VIF

Nombre d'espèces de fleurs nourricières	Proportion de fleurs indigènes	Artif	Agri	Open
1.20	2.10	2.81	1.72	1.54

Pour chaque variable, le VIF est une mesure de l'effet de la multicolinéarité sur l'estimation de l'erreur associée au paramètre correspondant. Un VIF supérieur à 10 est généralement considéré comme problématique. Sur base du tableau présenté ci-dessus, nous pouvons affirmer que notre jeu de prédicteurs n'est pas exposé à ce type de risque.

Les graphiques diagnostiques permettent de déterminer si la distribution statistique de la composante aléatoire et l'équation de la composante systématique correspondent bien aux données utilisées. Les différentes conditions sont ici réunies comme indiqué sur le graphique suivant.

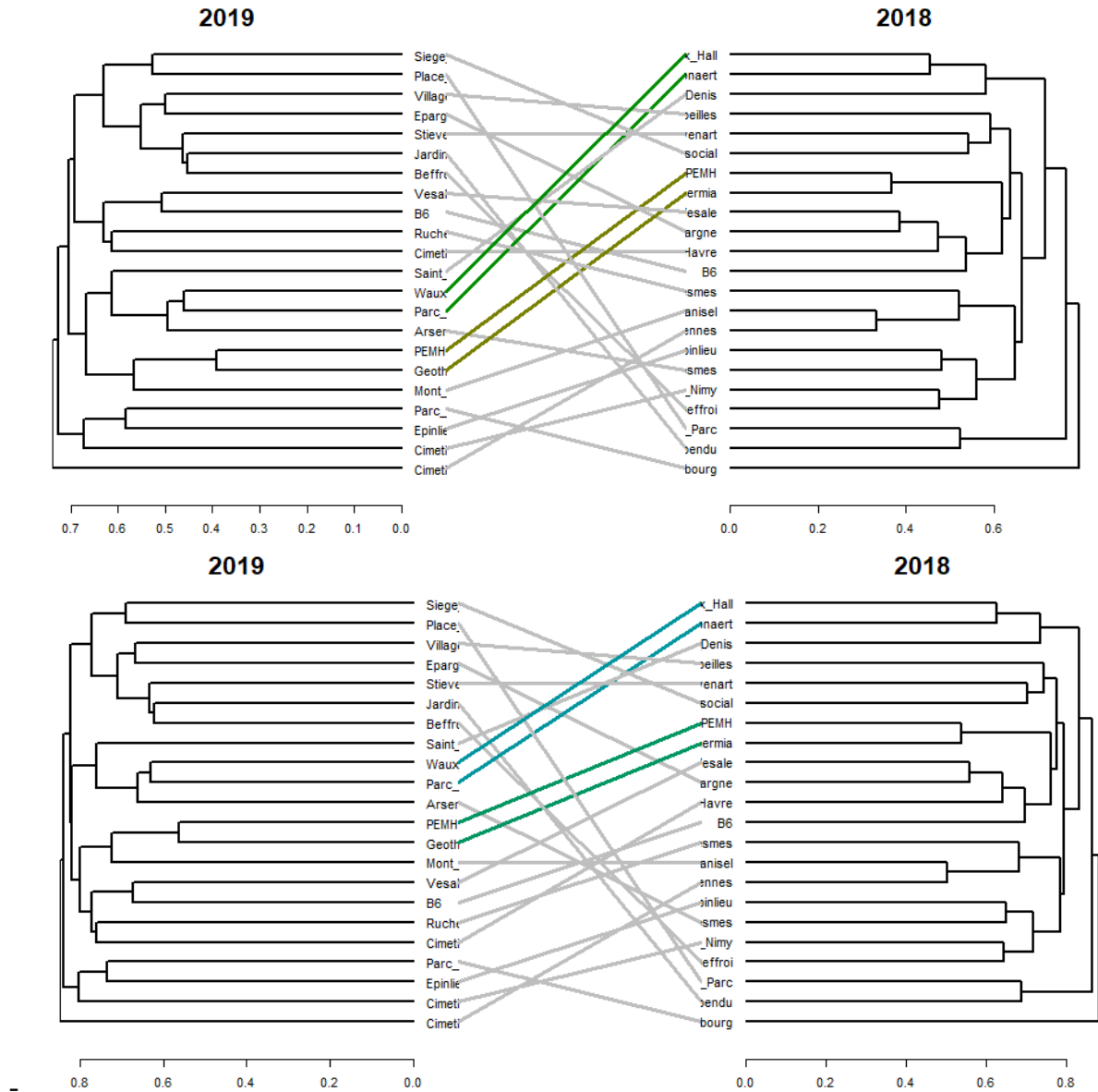
Graphiques diagnostiques



Pour chaque modèle de régression, nous avons analysé trois graphiques diagnostiques construits à partir du modèle complet (celui où toutes les prédicteurs sont utilisés). Les résidus utilisés sont des « randomized quantile residuals ». Si la distribution de probabilité associée au modèle est correcte, ceux-ci suivent une loi normale (les diagrammes figurant sur la première ligne permettent de s'en assurer). Ce type de résidus ne devrait pas montrer de tendances dans un graphique les opposant à la variable réponse (rangée du milieu) ou aux variables prédictives (rangée du bas). De plus, leur variance devrait être constante si la composante aléatoire correspond aux données. Ces conditions sont toutes réunies ici.

9.10. Effets interannuels

La méthodologie employée est celle de Normandin et al., 2017.



Tanglegrams comparant la classification hiérarchique des sites échantillonnés à la fois en 2018 et en 2019. Les arbres sont construits par liens moyens sur base d'une matrice de distances de Bray-Curtis (en haut) et de Jaccard (en bas). Pour l'arbre associé à Bray-Curtis, l'entanglement ($L=1,5$) vaut 0.36, le coefficient de corrélation cophénétique 0.17 et l'indice Gamma de Baker 0.13. Avec la distance de Jaccard, l'entanglement ($L=1,5$) est de 0.31, la corrélation cophénétique de 0.20 et l'indice de Baker de 0.15. Les regroupements de sites conservés d'une année à l'autre sont reliés par des traits de couleur. Seules deux paires de stations sont maintenues d'un arbre à l'autre (le parc du Waux-Hall et le ParcBonaert d'une part, et les friches des sites Géothermia et PEMH d'autre part).