

Université de Mons
Faculté des Sciences
Département de Biologie
ZOOLOGIE

Caractérisation de l'impact de l'urbanisation sur les communautés d'abeilles sauvages

Promoteur : Denis MICHEZ

Mémoire réalisé par

Arthur HERINCKX

Rapporteurs : Ahlam SENTIL
Kevin TOUGERON

En vue de l'obtention du grade de
Master en Biologie des Organismes et Écologie



Année académique 2023-2024

1. Table des matières

Remerciements	
Résumé	
Summary.....	
Abréviations	
1. Introduction.....	1
1.1. Urbanisation.....	1
1.1.1. Etat des lieux de l'urbanisation en Union Européen.....	1
1.1.2. Tendance de l'urbanisation	4
1.1.3. Milieux urbains et leurs caractéristiques en tant que biotope	4
1.1.4. Impact de l'urbanisation sur les écosystèmes	5
1.2. Anthophila.....	7
1.2.1. Généralités.....	7
1.2.2. Diversité spécifique et fonctionnelle	7
1.2.3. Intérêt écosystémique	9
1.2.4. État des populations et tendances.....	9
1.2.5. Causes de déclin	10
1.3. Impact de l'urbanisation et des pollutions urbaines sur les abeilles	14
1.3.1. Influence des milieux urbains sur les abeilles sauvages	14
1.3.2. Influence des polluants urbains sur les abeilles sauvages	16
2. Objectifs et hypothèses.....	17
3. Matériel et méthodes.....	19
3.1. Acquisition des données	19
3.1.1. Données d'occurrences	19
3.1.2. Traits écologiques	20
3.1.3. Variables associées à l'urbanisation	24
3.2. Statistiques	25
3.2.1. Diversité spécifique	25

3.2.2.	Diversité fonctionnelle	26
3.2.3.	Groupe fonctionnel	26
4.	Résultats	28
4.1.	Impact de l'urbanisation sur la diversité spécifique et fonctionnel.....	28
4.2.	Variables environnementales impactant la diversité spécifique et fonctionnel linéairement.....	29
4.3.	Variables environnementales impactant la diversité spécifique et fonctionnel non-linéairement.....	33
4.4.	Groupes fonctionnels favorisé et défavorisé en milieux urbains.....	35
5.	Discussion	36
5.1.	Impact de l'urbanisation sur la diversité spécifique et fonctionnel des abeilles.....	36
5.2.	Variables urbaines impactant la diversité spécifique et fonctionnel linéairement.....	37
5.3.	Variables urbaines impactant la diversité spécifique et fonctionnel non-linéairement 41	
5.4.	Groupes fonctionnels favorisé et défavorisé en milieux urbains.....	43
6.	Conclusion, limites et perspectives	49
7.	Annexes	
7.1.	Tableau récapitulatif des variables d'urbanisation	
7.2.	Tableau récapitulatif des résultats des tests sur la diversité spécifique totale	
7.3.	Tableau récapitulatif des résultats des tests sur le nombre de groupes fonctionnels communs	
8.	Bibliographie	

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Denis Michez, de m'avoir permis de réaliser mon mémoire dans son laboratoire, et sur un sujet de mon choix. Mais aussi pour nous avoir permis à moi et à d'autres de voyager à l'étranger pour leur sujet. Plus généralement, je tiens aussi à remercier toute l'équipe du laboratoire de zoologie, pour leur bonne humeur et leur aide au cours de cette année.

Je remercie aussi toute la promotion de biologie, pour avoir fait de toutes ces années des moments légers et remplis d'événements mémorables (mention spéciale à Guillaume dont les actions ont été des plus imprévisibles) ! Plus particulièrement, je remercie Audrey, Lucas, Shawn, Bastien, Joffrey, Thierry, Adrien et Dylan, pour cette année passée au laboratoire ensemble.

Je remercie particulièrement Louanne, sans qui mes études auraient certainement été différentes. Merci pour tous ces moments passés à imaginer des situations plus loufoques l'une que l'autre, et qui ont fait passer les heures de cours ennuyeuse en dizaine de minutes de rigolade. Et je n'oublie évidemment pas Naomie, qui depuis maintenant 18 ans, me supporte en étant une amie fidèle et sans faille, une colocataire temporaire en or et une des femmes les plus courageuses qui m'ai été de connaître.

Je remercie aussi, Arnaud, Lucie, Justine, Simon et Clara pour leur soutien et ces moments qui m'ont permis de souffler. Je leur souhaite à tous d'atteindre leurs objectifs, aussi long et périlleux qu'il soit. Enfin, je tiens à remercier ma famille. Merci de m'avoir soutenu de mille et une manières pendant ce périple que sont les études. Merci maman et papa, pour avoir toujours été là et aider autant que vous le pouviez. Merci papy et mamy, pour m'avoir aidé à me dépasser sur une note de douceur, digne d'un gastronome. Merci à Matteo, qui depuis maintenant deux ans est entré dans ma vie et qui même en si peu de temps, à totalement modifié ma vision des choses, en y ajout des couleurs plus vives chaque jour.

Résumé

En raison de la croissance démographique exponentielle de l'Humanité, de plus en plus de constructions sont nécessaires. La construction de ces infrastructures, aussi nommée urbanisation, entraîne une utilisation accrue des sols, fragmente l'environnement et pollue les sols et l'air environnant. Des études tendent à montrer que cette urbanisation a un effet néfaste pour la diversité spécifique, et agirait comme un filtre écologique. Ainsi à la fois la diversité spécifique et fonctionnelle est impactée négativement par l'urbanisation. Toutefois, parmi ces groupes, l'impact de l'urbanisation sur les abeilles sauvages reste encore mitigé. Parfois un effet positif est constaté, parfois neutre ou négatif. De plus, l'urbanisation a dans la plupart des cas été abordée d'un point de vue de l'utilisation des sols, sur une seule ville et sans prendre en compte d'autres variables telles que la pollution. Enfin, la caractérisation du filtre écologique demeure incomplète, notamment sur des traits écologiques communs comme la taille, mais aussi de nouveaux traits écologiques qui pourraient être importants tels que la pilosité et la résistance thermique. Pour tenter de combler ces lacunes, un jeu de données spatial, un jeu de données écomorphologique et un jeu de données environnementales ont été utilisés pour répondre à différentes questions. I) Quel est l'impact de l'urbanisation sur la diversité spécifique et fonctionnelle ? II) Quelles variables environnementales sont associées à ces impacts ? Et leurs effets sont-ils linéaires ou non ? III) Quels sont les groupes fonctionnels favorisés en milieux urbains ? Les résultats tendent à indiquer que I) l'urbanisation impacterait plus fortement la diversité fonctionnelle que spécifiques, avec un effet significatif sur le nombre de groupes fonctionnels communs. II) Contrairement à l'attendue, l'imperméabilisation des sols ne semble pas impacter ni la diversité spécifique, ni la diversité fonctionnelle, que ce soit de manière linéaire ou non. À l'inverse, les concentrations en métal, particulièrement le plomb et le manganèse, sont corrélées négativement à la diversité spécifique et fonctionnelle. Cet effet est aussi beaucoup plus marqué en milieux urbains, ce qui pourrait indiquer un potentiel effet cocktail. Aussi, des effets non linéaires avec seuil ont été constatés pour les concentrations en métal et les températures. Ces seuils pourraient indiquer qu'un effet négatif n'est perçu qu'à partir d'une certaine valeur. III) Les espèces profitant au mieux des milieux urbains sont celles présentant des traits écologiques ne les limitant pas ou peu dans les ressources utilisables. Aussi, il semble que la pilosité et la résistance thermique sont des traits influencés par l'urbanisation. Ces résultats ouvrent de nouvelles perspectives en démontrant l'importance de considérer l'urbanisation comme multifactorielle, de plus, des études plus poussées sont nécessaires pour caractériser l'effet du manganèse et du plomb sur les communautés d'abeilles sauvages, particulièrement en milieu urbain. Enfin, il démontre l'importance de considérer les niveaux écomorphologiques intermédiaires, qui peuvent être plus bénéfiques que leur extrême.

Summary

Due to the exponential demographic growth of Humanity, more and more constructions are necessary. The construction of these infrastructures, also called urbanization, leads to increased land use, fragments the environment, and pollutes surrounding soil and air. An increasing number of studies tend to show that this urbanization has a detrimental effect on specific diversity and acts as an ecological filter. Thus, both specific and functional diversity are negatively impacted by urbanization, leading to various urbanization syndromes in multiple orders. However, among these groups, the impact of urbanization on wild bees remains mixed. Sometimes a positive effect is observed, sometimes neutral or negative. Moreover, urbanization has in most cases been approached from a land use perspective, on a single city, and without considering other variables such as pollution. Finally, the characterization of the ecological filter remains incomplete, particularly on common ecological traits such as size, but also on new very ecological ones that could be important, such as pilosity and thermal resistance. To try to fill these gaps, a spatial dataset, an ecomorphological dataset, and an environmental dataset were used to answer different questions. I) What is the impact of urbanization on specific and functional diversity? II) Which environmental variables are associated with these impacts? And are their effects linear or not? III) Which functional groups are favoured in urban environments? The results tend to indicate that I) Urbanization would impact functional diversity more strongly than specific diversity, with a significant effect on the number of common functional groups. II) Contrary to expectations, soil sealing does not seem to impact either specific or functional diversity, whether linearly or not. Conversely, metal concentrations, particularly lead and manganese, are negatively correlated with specific and functional diversity. This effect is also much more pronounced in urban environments, which could indicate a potential cocktail effect. Also, non-linear threshold effects were observed for metal concentrations and temperatures. These thresholds could indicate that a negative effect is only perceived from a certain value. III) The species that best benefit from urban environments are those with ecological traits that do not limit them or limit them little in usable resources. Also, it seems that pilosity and thermal resistance are traits influenced by urbanization. These results open new perspectives by demonstrating the importance of considering urbanization as multifactorial. Furthermore, more in-depth studies are needed to characterize the effect of manganese and lead on wild bee communities, particularly in urban environments. Finally, it demonstrates the importance of considering intermediate ecomorphological levels, which can be more flexible than their extremes.

Abréviations

BII : Indice d'intégrité de la biodiversité

DD : Espèces aux données manquantes

G.F : Groupe fonctionnel

ITD : Distance intertégulaire

PPM2.5 : Nombre de particules fines de 2.5µm par million

THS : Temps avant la stupeur thermique

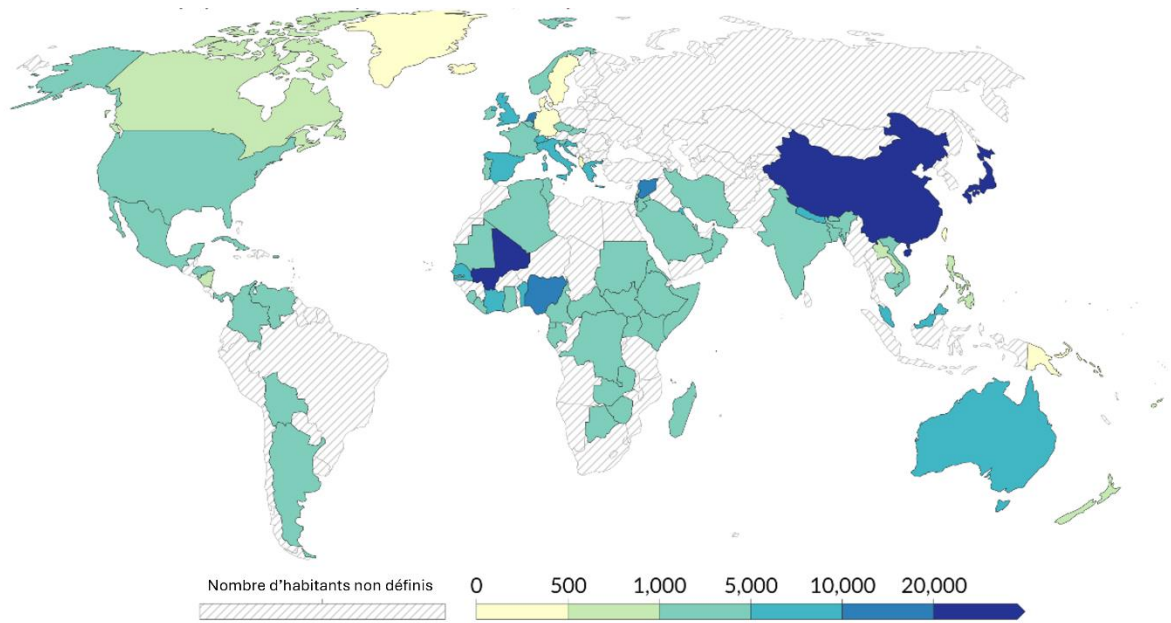


FIGURE 1 : NOMBRE MINIMUM DE PERSONNES PAR AGGLOMÉRATION POUR QUALIFIER UN LIEU COMME URBAIN SELON LES DIFFÉRENTS PAYS (RITCHIE, H., & ROSER, M., 2018).

1. Introduction

1.1. Urbanisation

À l'heure actuelle, la mondialisation, la croissance démographique et le développement du secteur tertiaire sont encore en plein essor. Pour permettre cette croissance, un nombre accru d'infrastructures a été et doit être mis en place. Ceci implique le développement des métropoles, villes et villages, mais aussi des routes et des industries. Tout ce processus est communément appelé « urbanisation ». Mais qu'en est-il plus rigoureusement ?

D'un point de vue urbanistique, la définition d'urbanisation correspond dans la plupart des cas à l'augmentation de la population vivant dans un milieu urbain. Cette augmentation est aussi associée à un accroissement de la surface bâtie (McGranahan & Satterthwaite, 2014 ; Martí-Henneberg, 2023). Aucune définition unique n'existe pour qualifier un milieu dit « urbain » en urbanisme. Cette dernière varie entre les pays selon des critères subjectifs tels que le nombre de logements par agglomération, le nombre et le type de services disponibles, le nombre d'habitants, et d'autres critères administratifs (McGranahan & Satterthwaite, 2014; Martí-Henneberg, 2023). Ainsi, là où la France considère que 2000 habitants sont suffisants pour former un milieu urbain (Stébé, 2022), 10 000 habitants sont requis au Portugal (voir figure 1, Martí-Henneberg, 2023). Notons que dans certains pays, la catégorisation de ville est purement honorifique et ne dépend pas de critères urbanistiques. C'est par exemple le cas de la Belgique. Il est donc ardu d'émettre des tendances urbanistiques globales, en tenant compte de ces divergences entre les pays.

D'un point de vue biologique, l'urbanisation est associée dans la plupart des cas à deux métriques, que sont le pourcentage de sol imperméable dans un rayon donné, et la densité de population (Collins et al., 2024). Ces deux métriques sont complémentaires et permettent de capter une partie de la complexité des milieux urbains (Fauviau et al., 2022).

1.1.1. Etat des lieux de l'urbanisation en Union Européen

Les villes

Contrairement au reste du monde, l'union européenne n'est pas caractérisée par de vastes métropoles centralisant l'activité. Elle ne possède d'ailleurs aucune mégapole au sens strict (plus de 10 000 000 habitants) (Clark et al., 2018).

Le tissu urbain européen est en majorité composé d'un assortiment de villes de moyenne (entre 100 000 à 1 000 000 d'habitants) à modeste taille (entre 10 000 à 100 000 habitants), fortement liées entre elles et ayant des structures et des rôles hétérogènes (Clark et al., 2018).

L'Europe est toutefois très citadine avec 72 % de la population vivant en ville (Clark et al., 2018) pour une densité médiane de 3 000 Habitants/km² dans les noyaux urbains (Clark et al., 2018), juste en dessous de l'Amérique du Nord (82,6 %) et de l'Amérique du Sud (84,6 %) (Clark et al., 2018). Cependant, des écarts de citadinité existent entre les différents pays européens (Clark et al., 2018).

Depuis ces vingt dernières années, on observe un accroissement de la densité de population dans les noyaux urbains (European Environment Agency, 2022 ; Melchiorri et al., 2019). À l'inverse, dans les banlieues, qui ont également vu une augmentation de leur démographie, la densité de population diminue, et ce, en raison de l'accroissement des résidences pavillonnaires également appelées « villages dortoir » (Clark et al., 2018 ; Majewska et al., 2022 ; Melchiorri et al., 2019). L'apparition de ces résidences pavillonnaires, particulièrement éloignées de la ville, a été rendue possible par une innovation dans le transport : la voiture (Aumann et al., 2023).

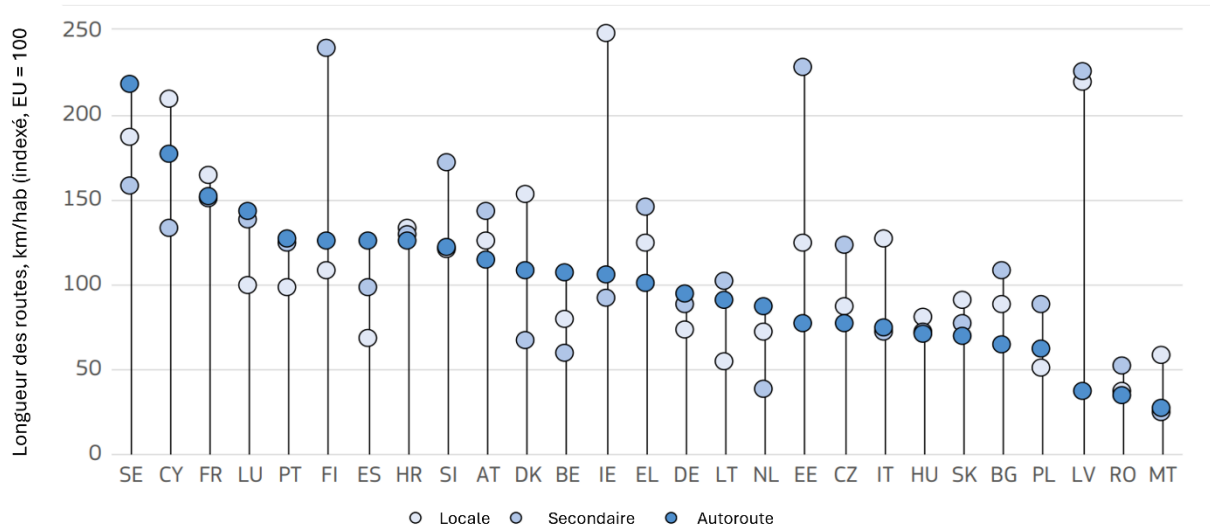


FIGURE 2 : NOMBRE DE KILOMÈTRES DE ROUTES PAR HABITANT EN FONCTION DES PAYS DE L'UNION EUROPÉEN ET DU TYPE DE ROUTES CONSIDÉRÉES. LES LETTRES CORRESPONDE AUX CODES ASSOCIÉS AUX PAYS (BRONS ET AL., 2022).

Les voies de transport terrestre

Il existe une multitude de transports terrestres tels que les trains, les vélos, les voitures, etc. Ces derniers sont indubitablement les moyens de transport majoritaires, car ils sont synonymes d'indépendance, de liberté et de flexibilité (Aumann et al., 2023). La voiture est omniprésente dans les usages privés et professionnels, par conséquent, la société et les villes ont été construites pour en faciliter l'utilisation (Aumann et al., 2023). Ceci est confirmé par une augmentation constante du nombre de voitures observées depuis leur apparition (Mouratidis & Kehagia, 2014). Il en est de même pour les infrastructures qui les supportent, c'est-à-dire les routes (Clark et al., 2018 ; Mouratidis & Kehagia, 2014).

En 2019, la longueur totale des routes européennes est estimée à 5 379 000 km (Road Network 2022 – ERF, s. d.) pour une surface équivalente à environ 21 890 km²¹. À l'instar des villes, les routes ne sont pas réparties équitablement entre les pays européens, que ce soit en termes de densité ou de types (voir figure 2 ; Brons et al., 2022). Aussi, pour un même nombre d'habitants, la campagne présente une superficie de route sept fois plus élevée qu'en banlieue et 17,5 fois plus élevée qu'en ville¹. Par conséquent, le coût écologique de l'utilisation des terres pour le transport pondéré par le nombre d'habitants y est bien plus important. Mais qu'en est-il de l'utilisation des terres en Europe de manière générale ?

L'utilisation des terres

L'utilisation des terres européennes est particulièrement intense. En effet, comme l'indique Perpiña et al. (2019), seuls environ 20 % des terres sont laissées sans usage. Parmi les 80 % des terres utilisées, 6,7 % l'étaient pour les constructions en 2015, soit 294 000 km². Toutefois, la distribution des terres bâties n'est pas uniforme à travers l'Europe. Ainsi, la France, l'Allemagne et l'Italie possèdent à elles seules 41 % des surfaces bâties européennes (Perpiña et al., 2019). Enfin, les régions les plus bâties d'Europe sont des capitales (Lisbonne, Madrid, Paris), des zones touristiques (frontières franco -hispano-italienne) ou des zones industrielles (Benelux, Nord de l'Italie et Ouest de l'Allemagne) (Perpiña et al., 2019).

¹ Calculé sur base des largeurs minimum par type de routes européen en page 124 dans TUD. (2018). Urban Corridor Road Design : Guides, Objectives and Performance Indicators. Dans www.roadspace.eu (agrement No 769276). Consulté le 11 avril 2024, à l'adresse https://www.roadspace.eu/wp-content/uploads/2019/11/MORE_D1_2_FINAL.pdf

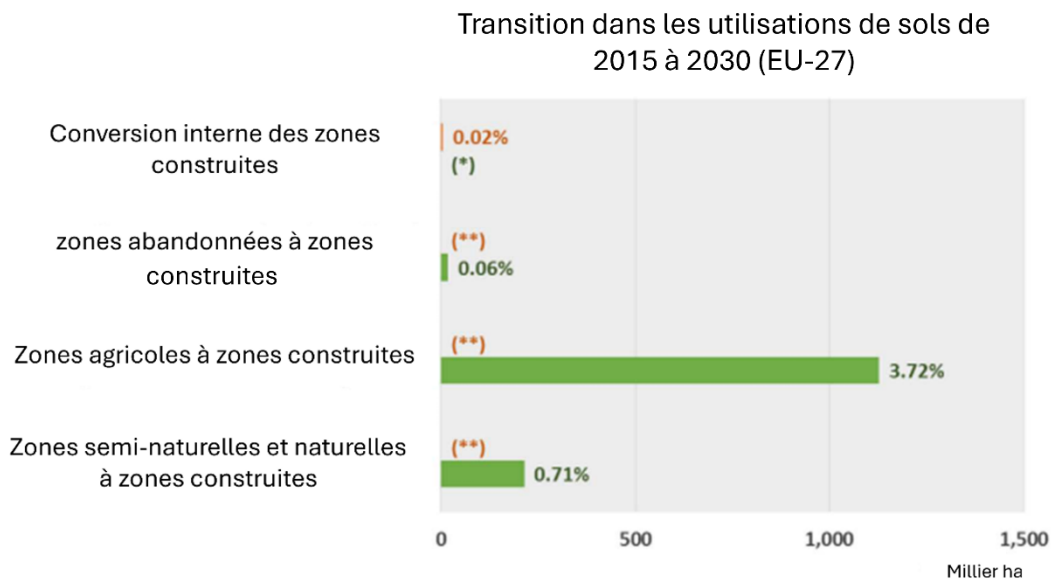


FIGURE 3 : TAUX DE CONVERSION ATTENDU D'UN TYPE DE MILIEU À UN AUTRE, ENTRE 2015 ET 2030 EN UNION EUROPÉEN (PERPIÑA ET AL., 2019)

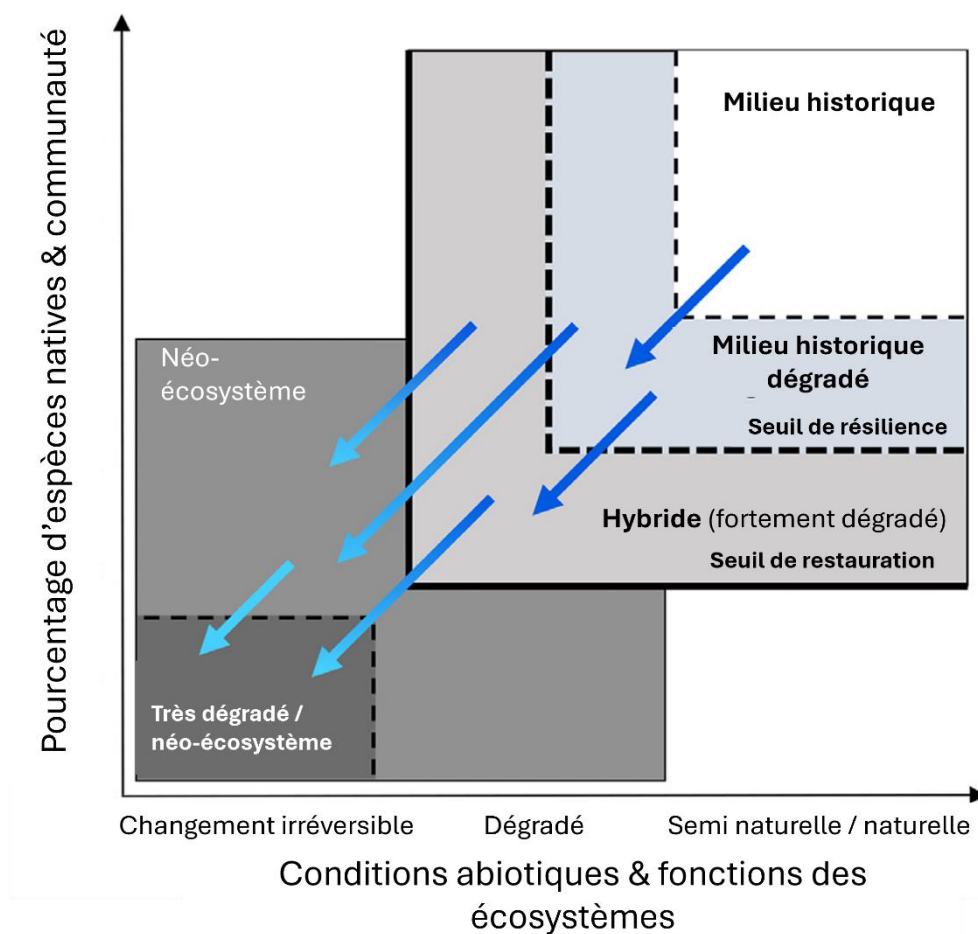


FIGURE 4 : ÉVOLUTION DES BIOTOPES HISTORIQUE FACE À UNE URBANISATION PLUS OU MOINS MARQUÉE ET CATÉGORISATIONS QUI EN DÉCOULENT (KLAUS & KIEHL, 2021)

1.1.2. Tendance de l'urbanisation

De manière prévisible, il est attendu que l'urbanisation continue de croître, principalement autour et dans les villes européennes de grandes tailles, en y attirant les populations des régions qui les entourent (Perpiña et al., 2019). Ainsi, en 2030, 1,3 million d'hectares de terrains urbanisés verront le jour, soit une augmentation totale de 4,37 % par rapport à 2015.

L'augmentation de cette urbanisation sera permise par la diminution du territoire occupé par les surfaces agricoles, et dans une moindre mesure, des zones végétalisées naturelles ou semi-naturelles (voir figure 3 ; Perpiña et al., 2019). Plus précisément, 1,1 million d'hectares agricoles et 200 milliers d'hectares végétalisés seront convertis en milieu urbain. Les autres conversions d'utilisations des sols sont quant à elle minoritaire.

1.1.3. Milieux urbains et leurs caractéristiques en tant que biotope

D'un point de vue écologique, il est plus pertinent de parler « des milieux urbains » que « du milieu urbain ». En effet, les milieux urbains sont composés d'une mosaïque de biotopes variés, plus ou moins artificialisés tels que des jardins, des friches, des parcs, des bords de routes. Ils sont issus d'une transition plus ou moins profonde d'un milieu historique vers un néo-écosystème (voir figure 4, Collins et al., 2024 ; Klaus & Kiehl, 2021). En conséquence, on retrouve en milieux urbains une grande hétérogénéité d'habitats ayant des qualités variées suivant leur taille, leur connectivité, leur gestion par l'homme et leur niveau de pollution (Collins et al., 2024).

Tous ces différents habitats sont souvent peu connectés entre eux, en raison de séparations horizontales, telles que des routes, mais aussi verticales, tels que des façades de buildings (Collins et al., 2024 ; Muratet et al., 2021). On peut donc percevoir les espaces urbains comme étant des archipels d'habitats posés sur une matrice bétonnée (Collins et al., 2024 ; Fattorini et al., 2018 ; Johnson&Munshi-South, 2017).

Les types d'habitats qui y sont représentés dépendent de l'environnement ceinturant la ville (habitats historiques). Cependant, trois facteurs communs s'y appliquent. Pour commencer, les températures y sont globalement plus élevées que leurs homologues non urbains, en raison des îlots de chaleurs (Collins et al., 2024). Ensuite, diverses pollutions sont présentes, telles que les pollutions lumineuses, sonores, atmosphériques, chimiques (tels que les métaux lourds ou particules fines) ou organiques (Collins et al., 2024). Enfin, ils sont dépendants des choix des gestionnaires. Autrement dit, ces habitats sont souvent fortement perturbés et donc dynamiques. Pour ces raisons, les milieux urbains ont donc été traditionnellement perçus comme hostiles à la biodiversité (Collins et al., 2024).

Pourtant, paradoxalement, les milieux urbains sont pourvus d'une biodiversité spécifique non négligeable. De plus en plus d'espèces sont recensées dans ces milieux, y compris des espèces protégées (Collins et al., 2024). Les raisons de la prospérité de certaines espèces en milieu urbain leur sont souvent spécifiques (Bang & Faeth, 2011 ; MacGregor-Fors et al., 2015), toutefois, des généralités peuvent être faites. En premier lieu, les îlots de chaleur augmentent la température locale, mais aussi diminuent les variations saisonnières. Ces températures et variations plus douces peuvent faciliter l'implantation des espèces, notamment exotiques (Collins et al., 2024 ; Burdine & McCluney, 2019). Ensuite, les villes peuvent être d'importants garde-manger. Cela est particulièrement marqué pour des espèces telles que le rat, le renard ou les fourmis, qui peuvent subsister en consommant des restes de nourriture humaine (Larson et al., 2020). Enfin, certaines espèces profitent d'une absence de concurrence ou de prédation et peuvent ainsi proliférer en milieux urbains (Theodorou, 2022).

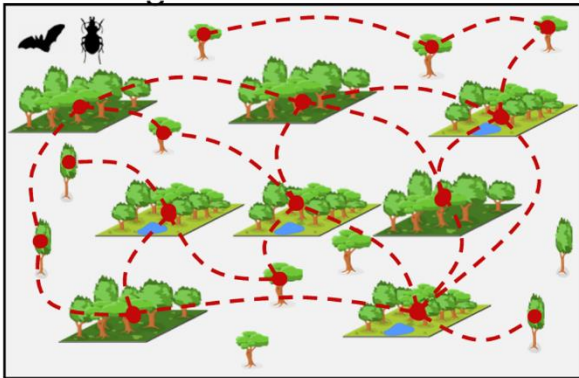
1.1.4. Impact de l'urbanisation sur les écosystèmes

Comme le suggèrent Fenoglio et al. (2020) et Klaus & Kiehl (2021), l'urbanisation est un processus graduel dont les conséquences sur les écosystèmes sont multiples et dépendent des groupes d'espèces. L'urbanisation n'impacte pas de la même manière l'abondance et la diversité des espèces dans un écosystème (Fenoglio et al., 2020) et peut être synthétisée en deux processus concomitants.

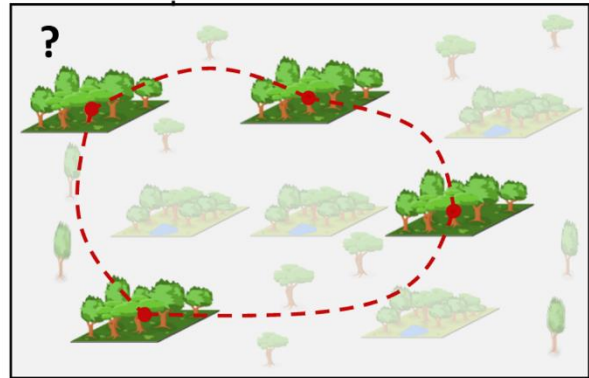
Tout d'abord, les écosystèmes vont être fragmentés (Fenoglio et al., 2020 ; Muratet et al., 2021). Cette fragmentation s'établit par l'imperméabilisation des sols, souvent par l'asphalte, qui rompt leur continuité. En conséquence, la dispersion des espèces est impactée négativement, car la connectivité des habitats au tissu écologique environnant est réduite (Collins et al., 2024). Cette diminution de connectivité entraîne une réduction des flux génétiques des populations, causant ainsi une réduction de la diversité génétique et de la taille des populations effectives (Collins et al., 2024).

Parallèlement, les écosystèmes vont être transformés (Muratet et al., 2021). Cette transformation a pour origine deux facteurs principaux : l'apparition de pollutions d'origine anthropique qui dégradent la qualité du milieu originel, et l'homogénéisation biotique. L'homogénéisation biotique résulte de l'introduction intentionnelle ou accidentelle d'espèces exotiques, de l'élimination des espèces considérées comme « indésirables » et de la sélection d'espèces aux traits fonctionnels permettant de subsister ou prospérer dans un environnement urbain, le tout induisant un filtrage de la biodiversité locale (Hahs et al., 2023 ; Muratet et al., 2021).

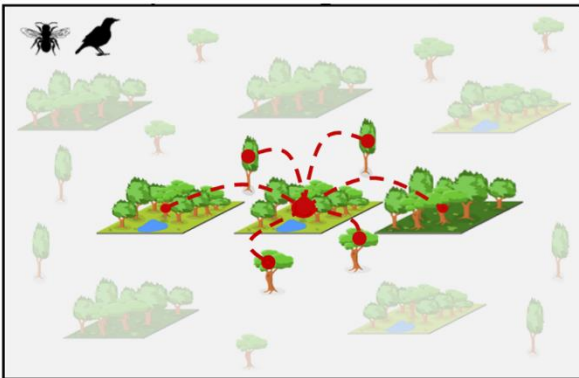
Généralistes mobiles



Spécialistes mobiles



Fourrageurs sédentaires



Sites spécialistes

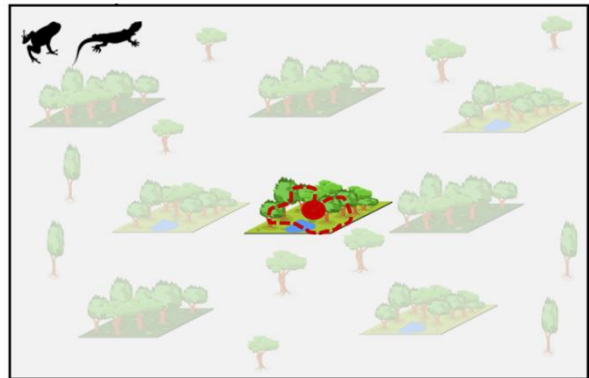


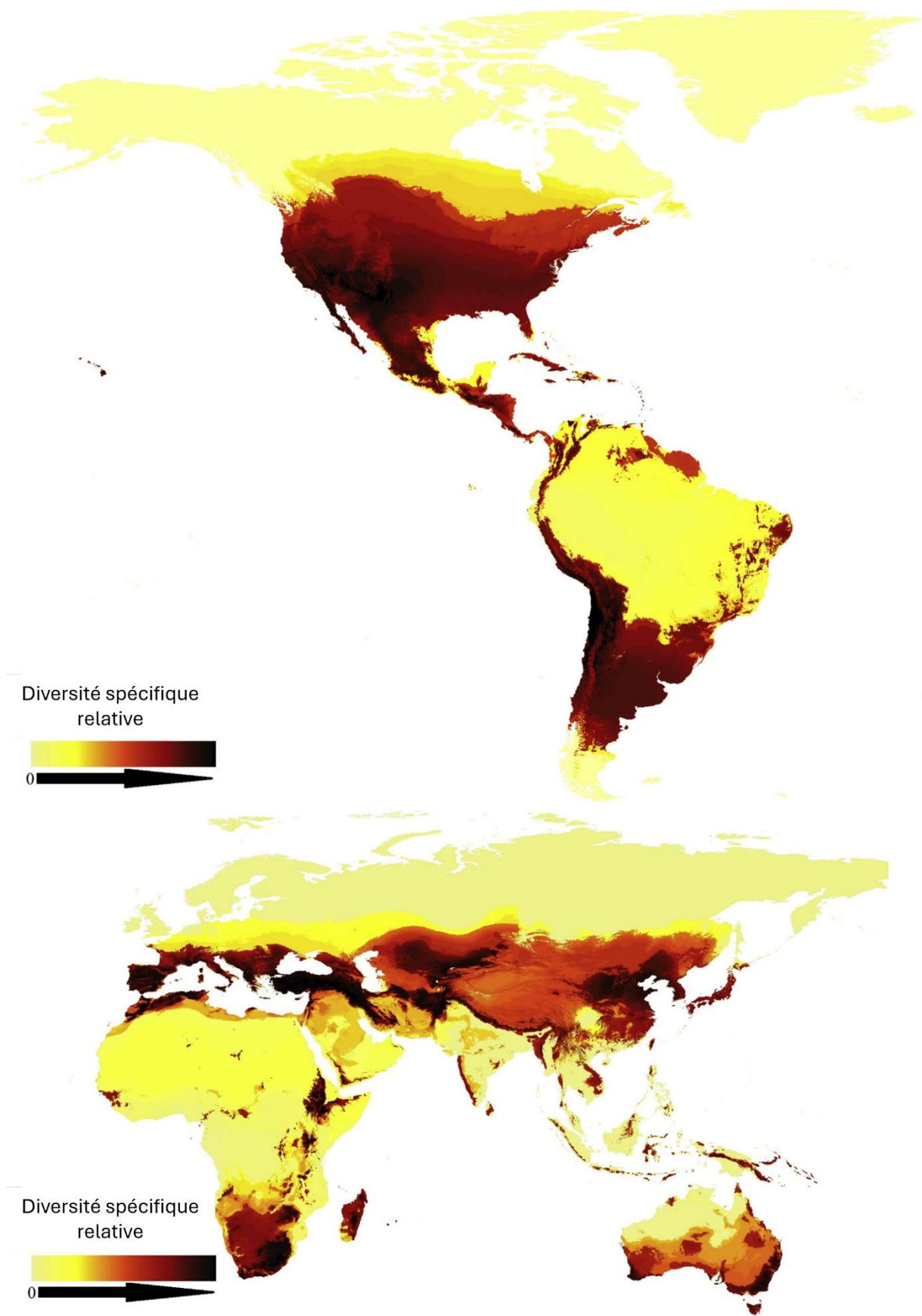
FIGURE 5 : REPRÉSENTATION IMAGÉE DES 4 GRANDS GROUPES FONCTIONNELS SÉLECTIONNÉS PAR UN ENVIRONNEMENT URBAIN ET CARACTÉRISÉS PAR LEUR MOBILITÉ, LEUR ALIMENTATION ET LEUR STRATÉGIE DE REPRODUCTION (HAHS ET AL., 2023).

La sélection de la diversité fonctionnelle par l'environnement urbain est un aspect crucial de cette transformation. Il est communément admis que les milieux urbains sélectionnent positivement les espèces mobiles, à stratégie reproductive « r » et à l'alimentation généraliste, diminuant en conséquence la diversité fonctionnelle locale (Hahs et al., 2023). Ce type de sélection est typiquement retrouvé chez les chauves-souris et les carabes urbains (Hahs et al., 2023). Toutefois, selon Hahs et al. (2023), cette combinaison n'est pas l'unique possibilité, et deux autres stratégies sont également observées. On observe ainsi une stratégie dite « fourrageur sédentaire » chez les oiseaux et les abeilles, et une stratégie dite « site spécialiste », chez les batraciens et les reptiles (Hahs et al., 2023). Une dernière stratégie possible, bien que non retrouvée jusqu'à présent, pourrait consister à être mobile entre les sites tout en étant spécialiste dans l'alimentation (voir figure 5, Hahs et al., 2023).

Ces transformations semblent influencer les interactions écologiques telles que la prédation, le parasitisme et l'herbivorie (Theodorou, 2022). Ainsi, la prédation et le parasitisme tendent à diminuer, tandis que l'herbivorie tend à augmenter (Theodorou, 2022). De plus, la compétition inter et intraespèce paraît aussi impactée de manière variable selon l'aisance avec laquelle les espèces accèdent aux ressources anthropiques (Theodorou, 2022). Notons toutefois que ces observations ne font pas consensus (Theodorou, 2022).

Si la fragmentation et la transformation des écosystèmes se prolongent ou s'intensifient, l'écosystème atteint un seuil de non-retour, équivalant à la destruction de ce dernier et à sa substitution par un néo-écosystème (Klaus & Kiehl, 2021).

Ainsi, globalement, l'urbanisation influe fortement sur la biodiversité animale urbaine, et cela, qu'ils soient des vertébrés ou des invertébrés. C'est aussi le cas pour les plantes qui semblent être sélectionnées favorablement si elles préfèrent des environnements plus chaud, plus chargé en nutriment et/ou plus alcalins (Williams et al., 2015). Sachant cela, qu'en est-il pour les animaux faisant le lien entre ces deux règnes ? Que savons-nous de l'effet de l'urbanisation sur les abeilles ? Ces questions seront abordées dans un chapitre dédié. Mais tout d'abord, attardons-nous un peu plus sur le groupe des abeilles sauvages et leurs caractéristiques.



**FIGURE 6 : DIVERSITÉ RELATIVE ATTENDUE SUIVANT LES VARIABLES CLIMATIQUES ADÉQUATES.
CARTE PROVENANT DE ORR ET AL., 2021**

1.2. Anthophila

1.2.1. Généralités

Les abeilles également appelées Anthophila, sont un groupe appartenant aux hyménoptères aculéates (Michez, 2019). Elles sont présentes sur tous les continents à l'exception de l'Antarctique (Orr et al., 2021). Contrairement à la distribution géographique typique des autres hexapodes, les abeilles n'ont pas une distribution centrée sur l'équateur, mais une distribution latitudinale bimodale, en correspondance avec les régions xériques (voir figure 6, Orr et al., 2021). Par conséquent, la majorité de la diversité des abeilles européennes se situe dans la région méditerranéenne (voir figure 6). Après l'émergence des adultes, les femelles vont chercher un territoire abritant un site de nidification et des ressources nutritives. Elles vont par la suite s'y établir définitivement. Par conséquent, les abeilles sont des animaux sédentaires (Nieto et al., 2014). Les abeilles, à l'exception de deux groupes qui se nourrissent de la chair en décomposition, sont exclusivement végétariennes, contrairement à leur cousine aculéate. Les adultes se nourrissent du nectar des fleurs qu'ils butinent et, dans certains cas, d'huiles végétales. Les larves se nourrissent qu'en à elles du nectar et du pollen collecté. Ceux-ci sont amenés dans la loge avant la ponte par la femelle et stockés sous forme de pain de pollen (Wcilso et Cane 1996, Michener 2007).

1.2.2. Diversité spécifique et fonctionnelle

On retrouve dans le monde plus de 20 000 espèces d'abeilles, dont 2138 en Europe regroupées en 6 familles distinctes avec des morphologies et des écologies très variées (Ghisbain et al., 2023). L'écologie des abeilles peut être caractérisée selon leur alimentation, leur nidification et leur socialité (Nieto et al., 2014).

Alimentation

L'alimentation des abeilles varie entre les espèces selon un spectre de spécialisation plus ou moins prononcé (Nieto et al., 2014). Ainsi, on retrouve des abeilles polylectiques (se nourrissant sur une ou plusieurs familles de plantes), oligolectiques (se nourrissant sur une seule famille de plantes) ou monolectiques (se nourrissant sur une seule espèce de plantes) (Cane et Sipes 2006, Müller et Kuhlmann 2008). Les espèces oligolectiques étant majoritaires et regroupant plus de la moitié des espèces (Michez et al., 2019).

Nidification

En termes de nidification, deux grands groupes apparaissent, les espèces nidifiant dans le sol et les espèces nidifiant au-dessus du sol (Michez et al. 2019). Les espèces terricoles sont largement majoritaires, car ils représentent 75 % des espèces (Antoine et al., 2021). Parmi elles, une grande variété de type nids est retrouvée suivant leur taille, le type de substrat utilisé ou la topologie du site (Antoine & Forest., 2021). De manière analogue, chez les abeilles nichant au-dessus du sol, les espèces peuvent être cavicoles (nichant dans des cavités), hélicicoles (nichant dans des coquilles d'escargots), bâtisseuses ou rubicoles (nichant dans des tiges des plantes vivantes ou mortes) (Michez et al., 2019). Toutefois, globalement, les nidifications des abeilles restent peu étudiées, particulièrement pour les espèces terricoles (Antoine & Forest., 2021). Par conséquent, il est probable que la multiplicité des types de nidifications des abeilles sauvages soit plus importante encore que l'on ne le pense actuellement.

Socialité

Concernant la socialité, les abeilles peuvent être subdivisées en trois sous-groupes, les abeilles sociales, les abeilles solitaires et les abeilles parasites (Nieto et al., 2014). Les abeilles sociales constituent un groupe minoritaire, représentant seulement 6 % des espèces. (Nieto et al., 2014). Elles vivent en groupes allant de quelques centaines à plusieurs milliers d'individus, selon l'espèce. (Notamment comme *Apis mellifera*, l'abeille domestique) (Michez et al., 2019). Les abeilles solitaires forment le groupe majoritaire en représentant environ 74 % des espèces. Contrairement aux précédentes, elles n'ont pas de contact social avec leurs congénères (à l'exception de la reproduction) ni avec leur descendance (Nieto et al., 2014). Enfin, les abeilles parasites sont un groupe intermédiaire, comprenant environ 20 % des espèces (Nieto et al., 2014). Plus précisément, ces espèces sont cleptoparasites. Cela signifie qu'elles vont utiliser la nourriture d'autres espèces pour leur développement larvaire. Dans le cas des abeilles, ces dernières vont parasiter d'autres espèces d'abeilles, parfois de manière spécifique, parfois de manière plus généraliste (Nieto et al., 2014).



FIGURE 7 : COMPARATIF D'UN DÉJEUNER AVEC ET SANS ABEILLES ILLUSTRANT L'IMPORTANCE DE CELLES-CI DANS NOTRE ALIMENTATION COURANTE (VEERECKEN ET AL., 2022).

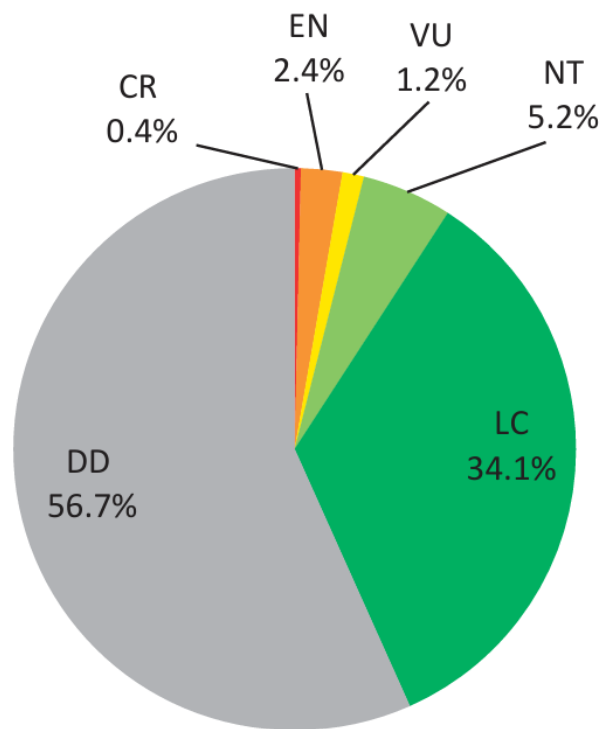


FIGURE 8 : STATUTS DE CONSERVATION DE L'ENSEMBLE DES ESPÈCES D'ABEILLES EUROPÉENS. LES LETTRES ATTRIBUÉES CORRESPONDENT RESPECTIVEMENT À DD (DONNÉES INSUFFISANTES), CR (DANGER CRITIQUE), EN (EN DANGER), VU (VULNÉRABLE), NT (QUASIMENT MENACÉ) ET LC (NON MENACÉ) (NIETO ET AL. 2014).

1.2.3. Intérêt écosystémique

En raison de leur écologie, distribution et diversité, les abeilles représentent un patrimoine naturel non négligeable. Elles possèdent également une valeur économique, sanitaire et sociale importante (Matias et al., 2016). En effet, les abeilles sont les actrices principales de la pollinisation, et cela dans tous les milieux à l'exception des forêts tempérés, des toundras et des forêts tropicales (Murthy et al., 2024 ; Willmer, 2011). Les abeilles sont donc l'une des clés de voûte des habitats naturels et anthropisés (FAO's Global Action On Pollination Services For Sustainable Agriculture, s. d.). Ainsi, environ 87,5 % des espèces d'angiospermes leur sont dépendantes, dont 90 % des espèces cultivées (voir figure 7, Klein et al., 2018 ; Vereecken et al., 2022). De manière chiffrée, l'apport de ce service est estimé à 153 milliards d'euros annuels. Cela n'inclut pas la production de semences, les dérivées végétales telles que le lait de soja, ni même encore les pollinisations des plantes sauvages (Klein et al., 2018). Il est donc probable que ce chiffre est grandement sous-estimé (Klein et al., 2018).

1.2.4. État des populations et tendances

Les abeilles sont menacées à l'échelle mondiale. En Afrique (Pauw, 2007), en Europe (Nieto et al. 2014), en Amérique du Nord (Cameron et al., 2011), en Amérique du Sud (Morales et al., 2013) et en Asie (William et al., 2009), leurs populations déclinent. Il est difficile de déterminer le début de ce déclin. D'après Zattara et Aizen (2021), un net recul du nombre d'espèces collectées mondialement s'opérerait depuis les années nonantes, et ce, à hauteur de 25 % (Zattara & Aizen, 2021).

En Europe, environ 9 % des espèces d'abeilles sont menacées (voir figure 8, Nieto et al., 2014). Bien que ce chiffre ne soit pas alarmant, plus de 56 % des espèces manquent de données pour une évaluation et sont classées comme « data deficient (DD) ». De plus, les tendances des populations sont particulièrement peu connues dans les pays méditerranéens, qui abritent la plus grande diversité d'espèces d'abeilles en Europe (Marshall et al., 2024 ; Orr et al., 2021). Les espèces DD ont une plus grande probabilité d'être menacées à divers degrés plutôt que non menacés (Bland et al., 2015, 2017 ; Morais et al., 2013). Il est donc raisonnable de présumer qu'un pourcentage plus élevé d'espèces d'abeilles sont effectivement menacé. Cette hypothèse semble être corroborée par les listes rouges nationales. Par exemple, en Belgique, plus de 48 % des espèces sont menacées (Drossart et al., 2019), en Hollande, 56 % (Remeer, 2018) et en Suisse 55 % (Muller & Praz, 2024).

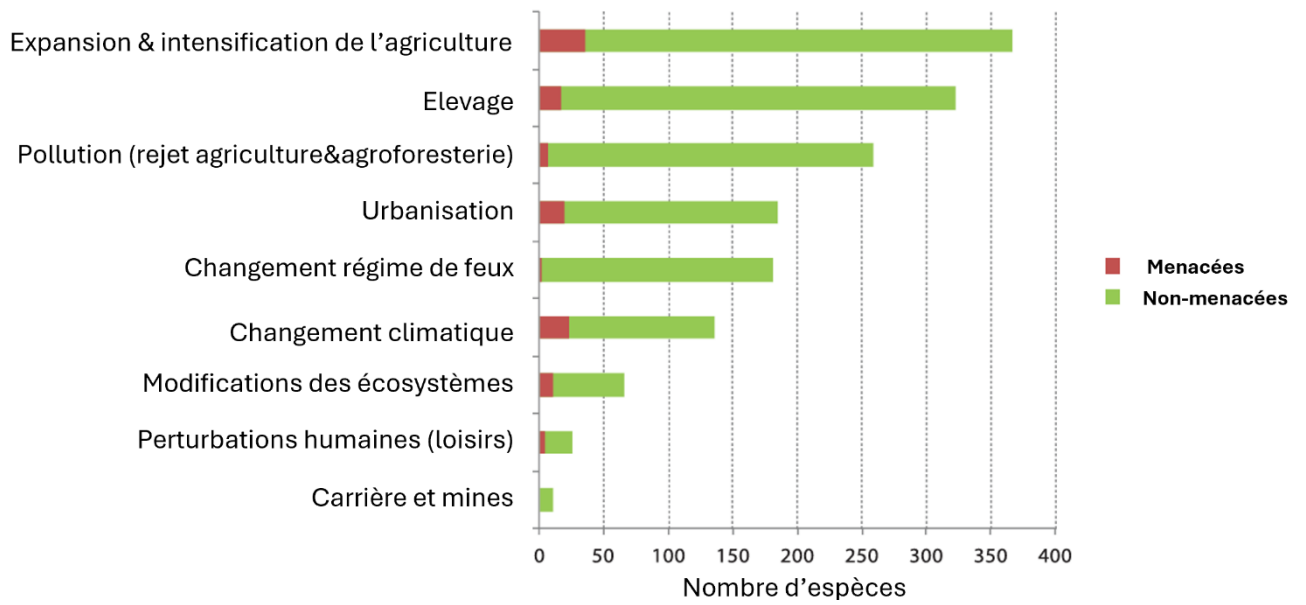


FIGURE 9 : NOMBRE D'ESPÈCES IMPACTÉES PAR LES DIFFÉRENTES MENACES ANTHROPIQUES EN EUROPE (NIETO ET AL. 2014).

1.2.5. Causes de déclin

Les raisons du déclin mondial des abeilles sont multiples, interactives et liées à des activités anthropiques (voir figure 9, Nieto et al., 2014). Cinq grandes causes de déclin peuvent être définies en Europe selon leur degré d'impact sur les populations d'abeilles sauvages (Nieto et al., 2014).

L'agriculture et l'élevage intensif

L'agriculture et le pâturage intensifs sont les principaux facteurs de déclin des abeilles en Europe (Nieto et al., 2014). L'agriculture monospécifique entraîne la perte des habitats naturels et des plantes associées. Ces pertes induisent une sous-nutrition des espèces d'abeilles sauvages locales (Austin et al., 2018 ; Filipiak, 2019 ; Sedivy et al., 2011 ; William et al., 2003), et des abeilles domestiquées (Donkersley et al., 2014 ; Jaumann et al., 2013 ; Leonhardt et al., 2012). L'agriculture intensive est également associée à l'utilisation de fertilisants qui ont un impact négatif sur les communautés d'abeilles sauvages. Kovács-Hostyánszki et al. (2011) ont constaté qu'une augmentation de la quantité de fertilisants diminuait l'abondance et la richesse des espèces d'abeilles. De même, Rodrigues et al. (2016) ont trouvé que les fertilisants foliaires (spray vaporisé directement sur les feuilles) compromettaient la survie et le comportement des *Meliponini*. Enfin, Villa-Galaviz et al. (2020) ont observé que la fertilisation entraînait des changements dans les réseaux de pollinisation, avec une diminution de l'abondance des bourdons ainsi que de la diversité et de l'abondance en plantes mellifères.

Concernant le pâturage intensif, ce dernier peut fragiliser les écosystèmes (Gill and Raine, 2014 ; Vulliamy et al., 2006 ; Sydenham et al., 2014). L'effet sur les communautés d'abeilles, bien qu'ambigu selon l'intensité et le type d'animaux considérés, semble être négatif. Plus précisément, une réduction de la diversité et de l'abondance en abeilles est observée (Acharya et al., 2024 ; Kimoto et al., 2012 ; Kruess et al., 2002 ; Shapira et al., 2020).

Les pesticides

Les pesticides représentent le deuxième facteur le plus important du déclin en combinaison avec l'agriculture intensive (Nieto et al., 2014). En effet, Leur usage est particulièrement répandu dans l'agriculture intensive. Cependant, Ils sont aussi présents en dehors des zones agricole, notamment en ville, où ils sont utilisés extensivement et à des concentrations plus fortes (Meftaul et al., 2020). Ils affectent les abeilles de manière directe, par des effets létaux ou sublétaux et de manière indirecte en réduisant les ressources nutritives nécessaires à leur développement (Boutin et al. 2014 ; Goulson 2013 ; Sandrock et al. 2014). Il est important de noter que la majorité des recherches ont été menées sur des espèces domestiquées et sociales. Par conséquent l'impact des pesticides sur les abeilles sauvages en général reste peu exploré (Belsky et al., 2019 ; Straub et al., 2022). Cependant, plusieurs études semblent indiquer un impact négatif significatif sur les communautés d'abeilles sauvages, en termes d'abondance et de diversité spécifiques (Main et al., 2021 ; Park et al., 2015). Toutefois, les pesticides auraient effets différents suivant les espèces considéré (Dewaele et al., 2024). Par conséquent, ces résultats préliminaires doivent être pris avec précautions.

Le changement climatique

Le changement climatique est le cinquième facteur impactant le plus d'espèces d'abeilles (Nieto et al., 2014). Il influence les communautés d'abeilles sauvages de diverses manières. Tout d'abord, l'augmentation des fréquences et de l'intensité des vagues de chaleur réduit la vitesse de développement des larves d'abeilles solitaires, et augmente la mortalité avant émergence (Marx et al., 2021 ; Melone et al., 2024). De plus, il induit un décalage entre la phénologie des plantes mellifères et celle de leurs pollinisateurs. Ce décalage est aussi associé à une réduction des ressources florales produites (Miller-Struttman et al., 2015 ; Saunders et al., 2023 ; Scaven et al., 2013 ; Moss & Evans, 2022).

Le changement climatique pourrait également induire des modifications significatives des distributions des espèces. Rahimi et Jung (2024) indiquent que, parmi 1365 espèces considérées à l'échelle mondiale, 65 % verront leurs aires de distribution se réduire de 28 à 56 %, tandis que les 35 % restantes verront leurs aires de répartition s'étendre de 16 à 121 %. Cette modification des distributions serait accompagnée d'une perte globale d'espèces en raison de l'augmentation des températures (Papanikolaou et al., 2016).

Le changement climatique, en raison des pics de chaleur qu'il induit, pourrait aussi affecter la physiologie et la morphologie des abeilles sauvages. Gérard et al. (2020) montrent qu'une augmentation des températures peut favoriser des individus de plus grande ou de plus petite taille selon l'espèce considérée. Par ailleurs, les vagues de chaleur peuvent impacter négativement la fertilité des espèces d'abeilles qui les subissent et réduire leur fitness (Martinet et al., 2020).

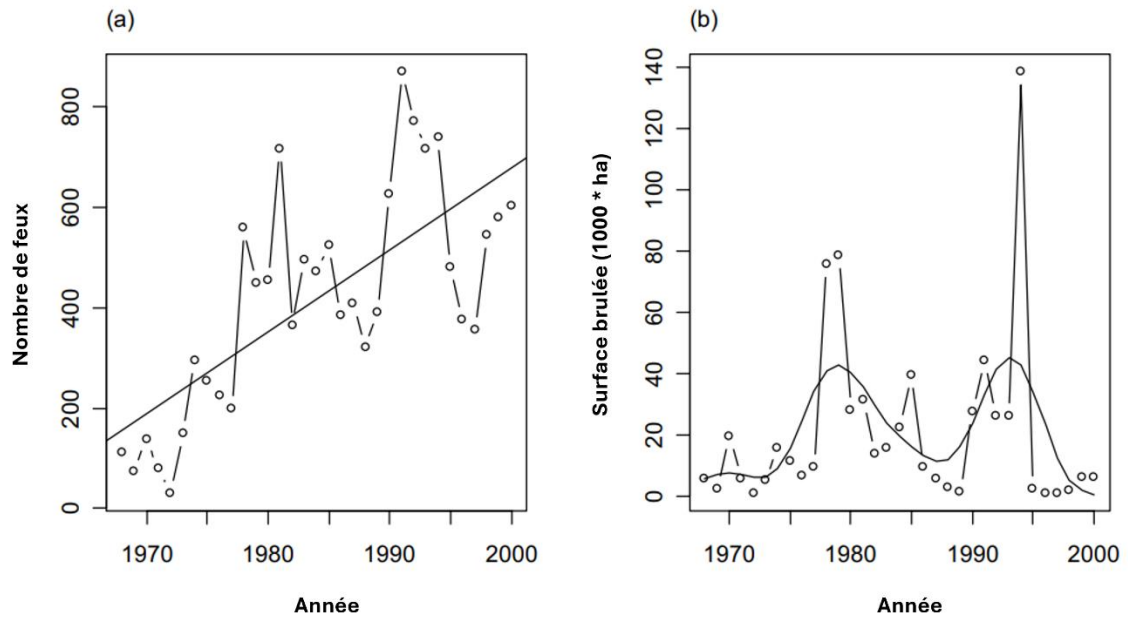


FIGURE 10 : (A) ÉVOLUTION DU NOMBRE D'ÉPISODE DE FEU EN RÉGION MÉDITERRANÉEN ENTRE 1970 ET 2000, (B) ÉVOLUTION DE LA SURFACE BRULÉE PAR ANNÉE EN RÉGION MÉDITERRANÉEN DE 1970 À 2000 (PAUSAS ET ABDEL MALAK ,2004).

Les changements de régime de feu

Enfin, en raison du changement climatique et de l'augmentation globale de la température, on observe une hausse de la fréquence et de l'intensité des feux de forêt (de l'ordre de 16 feux supplémentaires par an). Cette augmentation est particulièrement présente dans les régions méditerranéennes (voir figure 10, Pausas et Abdel Malak, 2004). De plus, il est admis que 95 % de ces feux sont causés par des activités humaines (Condé et Richard, 2002). Ces augmentations des feux de forêt affectent la communauté végétale, ce qui impacte par conséquent les communautés d'abeilles qui en dépendent (Nieto et al., 2014). L'augmentation de la fréquence et de l'intensité des feux de forêt est donc considérée comme le quatrième facteur le plus important contribuant au déclin des abeilles (Nieto et al., 2014).

Parmi les cinq causes majeures du déclin des abeilles, le troisième facteur le plus important n'a pas encore été abordé. Comme expliqué précédemment, l'urbanisation impacte fortement les vertébrés, mais aussi les invertébrés et, par extension, les abeilles sauvages. Quand est-il de l'état des connaissances concernant l'impact de l'urbanisation sur les populations d'abeilles sauvages. Mais aussi, Que savons-nous des effets des métaux lourds urbains et des particules fines sur ces pollinisateurs ?

1.3. Impact de l'urbanisation et des pollutions urbaines sur les abeilles

1.3.1. Influence des milieux urbains sur les abeilles sauvages

L'impact global de l'urbanisation sur les abeilles sauvages n'est pas homogène. En effet, 35 % des études lui attribuent un effet positif, 18 % lui attribuent un effet négatif et 47 % lui attribuent un effet neutre (Wenzel et al. 2020). De plus, même lorsque les études s'accordent sur les conséquences négatives de l'urbanisation, des divergences persistent quant à l'impact sur l'abondance et la richesse spécifiques des abeilles (Brasil et al., 2023 ; Nagamitsu et al., 2023 ; Villalta et al., 2022). Notons que ces études sont généralement basées sur une seule ville et intègrent des degrés d'urbanisation différents (Fauviau, 2023). Ces divergences de résultat pourraient donc avoir pour origine la non-linéarité de l'amplitude des impacts de l'urbanisation sur les abeilles, selon le degré d'urbanisation considéré (Wenzel et al. 2020). Toutefois, plusieurs grandes conclusions peuvent être tirées de ces études.

Les milieux urbains peuvent influencer négativement les communautés d'abeilles par la fragmentation des habitats (Fauviau, 2023). Cette fragmentation atteint les abeilles en limitant leur accès aux ressources nutritives et aux sites de nidification (Potts et al. 2010 ; Geslin et al. 2016 ; Hamblin et al. 2018). Les milieux urbains présentent aussi une augmentation des températures locales, en raison des îlots de chaleur, qui influencent négativement sur l'abondance des abeilles sauvages peu adaptée à ces augmentations (Hamblin et al., 2018). La flore native y est aussi plus rare qu'en milieux naturels, souvent remplacée par des espèces horticoles ou exotiques (Fauviau, 2023). Cette nouvelle flore n'est pas aussi intéressante que la flore native pour toutes les abeilles. En effet, leur morphologie et leur ressources florales modifiées peuvent provoquer une inadaptation avec les espèces oligolectiques ou monolectiques (Corbet et al. 2001 ; Garbuzov and Ratnieks 2014 ; Garbuzov et al. 2015 ; 2017 ; Erickson et al. 2020). Cependant, des effets positifs ont été observés, indiquant que l'effet est contrasté selon les espèces de plantes exotiques et d'abeilles considérées (Martins et al., 2013). Aussi, les zones urbaines tendent à abriter une forte densité de ruchers. Cette forte densité induit une compétition pour les ressources nutritives entre les abeilles sauvages et domestiques. La densité induit aussi une augmentation du risque de transmission de maladies, des abeilles domestiques aux abeilles sauvages (Casanelles-Abella et al., 2022 ; MacKell et al., 2023 ; MacInnis et al., 2023). Enfin, des pesticides sont retrouvés dans ces environnements et influent négativement sur les communautés d'abeilles sauvages présentes (Hall et al. 2017).

L'ensemble de ces facteurs est plus ou moins intense en fonction de la ville considérée et interagit sur la communauté d'abeilles. Ainsi, l'urbanisation pourrait avoir des effets sur la recherche de nourriture et l'utilisation des plantes (Kaluza, Wallace, Heard, Klein, & Leonhardt, 2016; Velez-Ruiz, Gonzalez, & Engel, 2013 ; Stelzer, Chittka, Carlton, & Ings, 2010), la tolérance thermique (Burdine & McCluney, 2019), et la dynamique de la génétique des populations d'abeilles (Ballare & Jha, 2021 ; Fitch, Glaum, et al., 2019 ; Luna-Lucena et al., 2017 ; Vaidya, Fisher, & Vandermeer, 2018; Lopez-Urbe, Morreale, Santiago, & Danforth, 2015). Par conséquent, l'urbanisation inclue un ensemble de facteurs qui interagissent ensemble sur la nutrition, la nidification, la physiologie et la dynamique des populations d'abeilles urbaines. Dès lors, l'urbanisation pour les abeilles ne peut se résumer à une utilisation des sols.

De plus, à l'instar d'autres groupes, l'urbanisation sélectionne certaines espèces d'abeilles en fonction de leurs traits écologiques. Ainsi, il semblerait que le plus souvent les abeilles urbaines seraient eusociales, cavicoles et polylectiques (Remmers & Frantzeskaki, 2024). Les espèces cavicoles profiteraient d'une offre abondante en sites de nidification (Zanette et al. 2005 ; Pardee and Philpott 2014 ; Hamblin et al. 2018), et les espèces polylectiques pourraient quant à elles s'adapter plus facilement au manque de ressources florales natives en utilisant les espèces végétales exotiques présentes (Fetridge et al. 2008 ; Choate et al. 2018 ; Geppert et al. 2023). L'avantage conféré aux espèces eusociales reste cependant nébuleux (Carper et al. 2014 ; Guenat et al. 2019 ; Cohen et al. 2022a et b). Notons toutefois qu'il reste difficile de faire des généralités sachant les fortes divergences qui subsistent, y compris sur des traits écologiques très communs tels que la distance intertégulaire (Remmers & Frantzeskaki, 2024).

1.3.2. Influence des polluants urbains sur les abeilles sauvages

Au-delà de l'urbanisation, les polluants issus de celle-ci pourraient avoir un impact significatif sur les abeilles sauvages. Le terme polluant fait ici référence à toute substance chimique étrangère, présente de manière inattendue dans l'environnement, à une concentration induisant des effets délétères mesurables (Elkamel, 2021 ; Mathew et al., 2017).

En effet, les signaux olfactifs jouent un rôle crucial dans l'attraction des abeilles vers leurs plantes hôtes et sont donc des messagers essentiels du réseau de pollinisation (Finnell & Koski, 2021 ; Sun et al., 2018). Cependant, les polluants atmosphériques tels que l'ozone, les oxydes d'azotes et les particules fines, émis par exemple par les pots d'échappement, créent un bruit de fond ou interagissent avec les molécules olfactifs. Ces différents polluants atmosphériques peuvent donc entraver la détection des molécules olfactives volatiles par les abeilles sauvages. Les pollinisateurs, dont les abeilles, ont par conséquent plus de difficulté à les percevoir. (Cho et al., 2021 ; Girling et al., 2013 ; Jürgens & Bischoff, 2016 ; Laothawornkitkul et al., 2009 ; McFrederick et al., 2009). En outre, des recherches récentes suggèrent que l'exposition aux polluants atmosphériques réduit considérablement l'apprentissage et la mémoire des abeilles domestiques (Démare, Gibert, Creusot, Lapeyre, & Proffit, 2022 ; Leonard, Pettit, Irga, McArthur, & Hochuli, 2019). Cette altération de la mémoire a des implications durables pour la recherche de nourriture, l'accouplement, la compétition et le risque de prédation. Ainsi, la pollution de l'air urbain affecte non seulement la santé immédiate des abeilles, mais compromet également leur fitness.

Les pollutions anthropiques des sols urbains ont également des effets significatifs sur les abeilles sauvages. En effet, des métaux tels que le cuivre, le zinc, le fer et le manganèse ont été trouvés dans le corps des abeilles urbaines (Skorbiłowicz, Skorbiłowicz, & Cieśluk, 2018). De plus, la contamination des sols par le plomb a montré qu'elle diminuait la santé des colonies de bourdons, limitant le nombre de larves et d'ouvrières dans les nids (Sivakoff, Prajzner, & Gardiner, 2020). Ces métaux sont naturellement présents dans le sol, mais une augmentation de leur concentration est induite par l'urbanisation et l'industrialisation (Sivakoff, Prajzner, & Gardiner, 2020; Soliman et al., 2022). Par conséquent, cela indique que ces polluants anthropiques pourraient être nocifs pour la persistance à long terme des populations urbaines d'abeilles, particulièrement pour les abeilles nichant dans le sol (Brant et al., 2022).

Ces différentes observations tendent donc à montrer que la pollution urbaine pourrait faire pression sur les populations d'abeilles urbaines à différents niveaux. Toutefois, il convient de rester prudent, car peu d'études ont été réalisées pour déterminer l'impact de ces polluants à l'échelle communautaire. Les études se limitent dans la plupart des cas aux espèces domestiquées et selon un point de vue physiologique.

2. Objectifs et hypothèses

Objectifs

Sachant que les abeilles sont en déclin mondialement, et qu'elles sont nécessaires pour la persistance des écosystèmes et de l'Homme. Il est important de pouvoir caractériser plus précisément l'impact de ces facteurs de déclin sur les populations d'abeilles sauvages. Cela permettrait, à terme, de mettre en place des mesures efficaces, permettant de limiter la disparition supplémentaire d'espèces d'abeilles.

Parmi les trois facteurs principaux, l'effet de l'urbanisation est le moins consensuel. En effet les milieux urbains semblent pouvoir tout autant impacter négativement les populations d'abeilles sauvages, qu'être des refuges, en comparaison des espaces ruraux. Ces divergences pourraient notamment émerger en raison de la rareté d'analyses globales portant sur plusieurs villes et régions, et intégrant l'urbanisation de manière multifactorielle.

C'est pourquoi, dans le cadre de ce mémoire, je me suis particulièrement intéressée à l'effet de l'urbanisation, sur les communautés d'abeilles sauvages à grande échelle, en termes de biodiversité spécifique et fonctionnelle. Pour cela, j'ai considéré une multitude de facteurs, tels que l'utilisation des sols, les pollutions urbaines, les variations de température et le nombre d'espèces végétales présentes. Grâce à ces facteurs, j'ai tenté de répondre à plusieurs questions :

- I. Quel est l'impact de l'urbanisation sur la diversité spécifique et fonctionnelle ?
- II. Quelles variables environnementales impactent la diversité spécifique et fonctionnelle de manière linéaire ? Et parmi elles, avec quelle intensité ?
- III. Existe-t-il des corrélations non linéaires entre les variables environnementales et les diversités spécifique et fonctionnelle ?
- IV. Quels sont les groupes fonctionnels favorisés en milieux urbains ?

Hypothèses

- I. L'urbanisation a un effet négatif global et similaire, tant sur la diversité spécifique que sur la diversité fonctionnelle.
- II. Les variables associées à l'utilisation des sols, et aux espèces végétales présentes sont les principaux paramètres corrélés au déclin de la diversité spécifique et fonctionnelle en milieu urbain. Les autres variables ont une taille d'effet faible ou ne sont pas significatives.
- III. À l'exception de l'imperméabilisation des sols, aucune variable ne présente de relation non linéaire marquée.
- IV. Les groupes fonctionnels favorisés en milieux urbains sont ceux qui permettent une meilleure adaptation, et d'utiliser les ressources présentes plus abondamment en milieux urbains. On retrouvera donc plutôt des abeilles de taille moyenne, généraliste, eusocial, cavicole et supportant plus facilement des températures élevées.

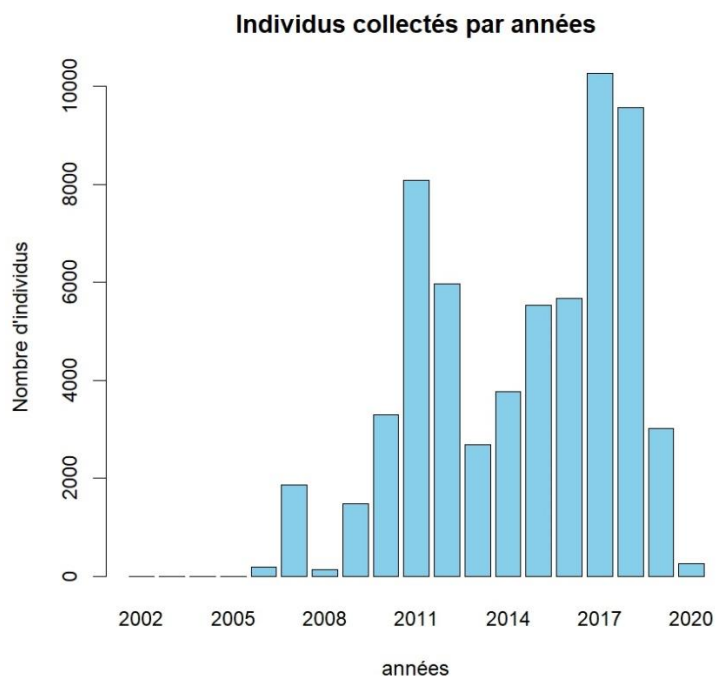


FIGURE 11 : NOMBRE D'INDIVIDUS COLLECTÉS PAR ANNÉES SUR L'ENSEMBLE DE LA PÉRIODE REPRÉSENTÉE PAR L'AGGLOMÉRATION DES 16 ÉTUDES.

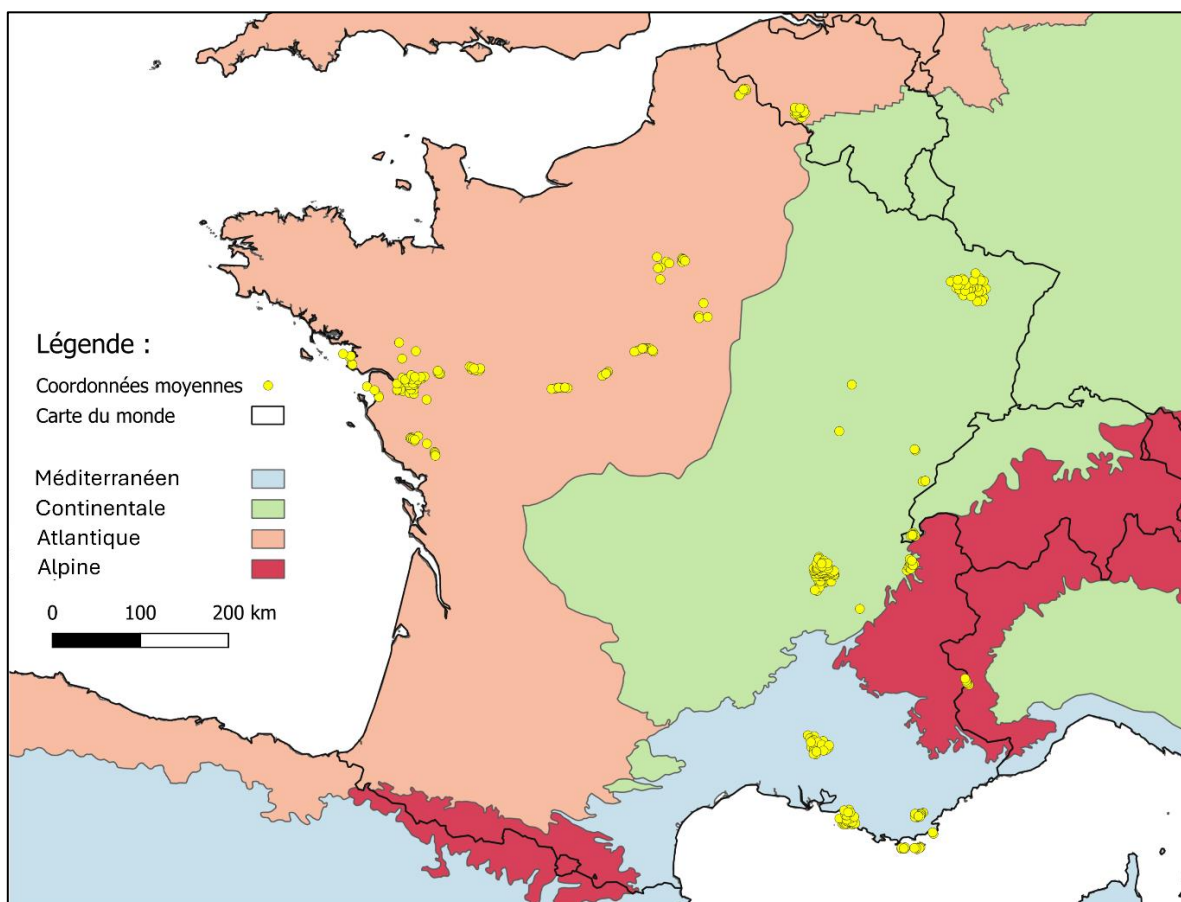


FIGURE 12 : CARTE DES DIFFÉRENTES CLUSTERS ISSUES DES SITES DE COLLECTES ET LEUR ZONES BIOGÉOGRAPHIQUES.

3. Matériel et méthodes

3.1. Acquisition des données

Pour répondre aux objectifs de cette étude, trois jeux de données ont été utilisés. Le premier est un jeu de données d'occurrences, qui contient l'ensemble des données spatiales. Le second jeu de données porte quant à lui sur les traits morphologiques et écologiques des espèces d'abeilles collectées. Enfin, le dernier jeu de données englobe les variables environnementales liées à l'urbanisation.

3.1.1. Données d'occurrences

L'ensemble des données d'occurrences proviennent d'une agglomération de 16 études précédemment réalisées. Ces dernières ont été utilisées dans des sujets traitant de l'impact de l'urbanisation sur les abeilles sauvages (Fauviau et al., 2022). Les données se situent en France, en Belgique et en Suisse, et portent sur quatre régions biogéographiques différentes (région atlantique, région méditerranéenne, région alpine et région continentale).

Au total, 65 381 individus ont été collectés à travers plus de 800 sites, entre 2009 et 2019 (voir figure 11) selon un gradient d'urbanisation. Les sites les mieux échantillonnés se situent à Genève (2299 individus) et Lyon (1622, 1321 et 1303 individus). Parmi l'ensemble de ces individus, 580 espèces d'abeilles qui ont été identifiées.

Les 800 sites initiaux étant parfois très proches (moins de 500 m), il était nécessaire de diminuer le risque de corrélation spatiale. Pour cela, l'ensemble des sites à moins de 750 m de distance ont été regroupés en clusters au moyen de l'algorithme « Partitionnement DBSCAN », et leurs centroïdes ont été pris comme référence. Au total, 428 clusters ont ainsi été réalisés. Un buffer circulaire de 500 m a ensuite été tracé autour de chaque centroïde pour permettre, à terme, de calculer les facteurs environnementaux et paysagers des clusters (voir figure 12). L'ensemble de ces étapes a été réalisé sur QGIS (version 3.36.2-Maidenhead).

Aussi, grâce à la fonction « DataInfo () » du package R INEXT (Hsieh et al., 2024), les couvertures d'échantillonnages des différents clusters ont été calculées. Le pourcentage moyen d'espèces collectées par sites, par rapport au nombre total d'espèces théoriquement présentes, était de 80,21 % pour une médiane de 86,09 % et un écart-type de 0,19 %. Ces valeurs semblaient suffisantes pour poursuivre les analyses.

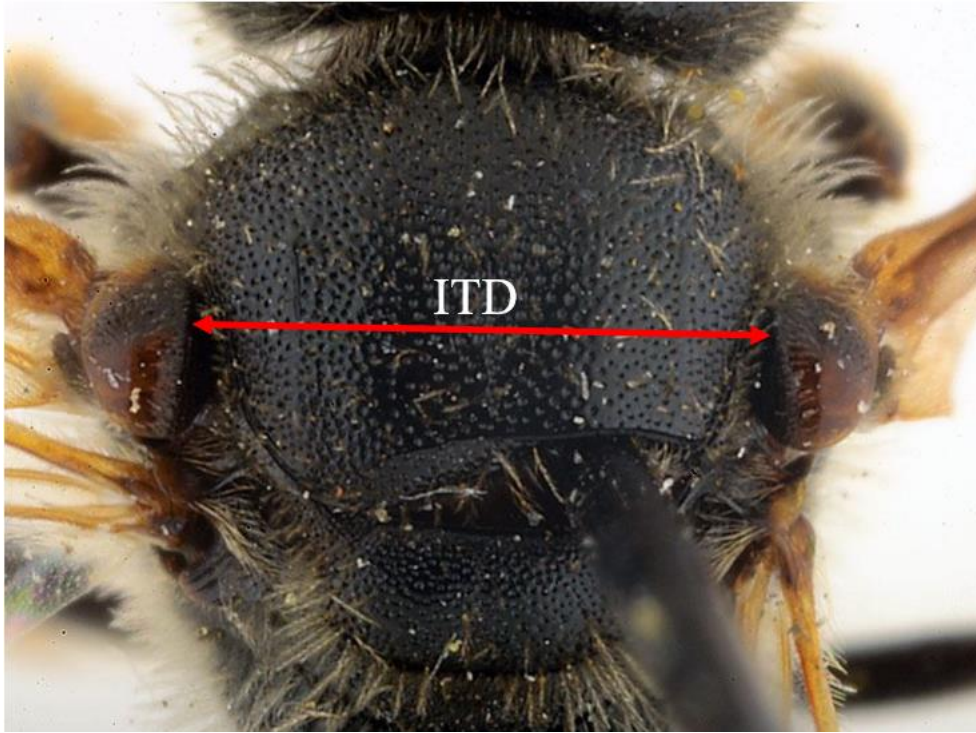


FIGURE 13 : VUE DORSAL (MESOSCUTUM) REPRÉSENTANT UN EXEMPLE DE DISTANCE INTERTÉGULAIRE

3.1.2. Traits écologiques

Pour caractériser, les 580 espèces présentent en milieux urbains, six traits écomorphologiques ont été inclus dans les analyses, la taille, le type de nidification, la pilosité, la socialité, le lectisme et la résistance thermique. En raison du fait que les femelles sont liées à leur environnement local par leur nid, les mesures utilisées dans les analyses ont été restreintes à ces dernières. Aussi, la totalité des données n'a pas été mesurée par moi-même, mais est issue d'un travail collaboratif entre les membres du laboratoire de zoologie de l'UMONS et d'autres laboratoires européens dans le cadre du projet SAFEGUARD (Zhang, s. d.). De plus, les données de socialité et de lectisme proviennent de la banque de traits de Stuart Robert. L'intégralité des données a été vérifiée par des taxonomistes. J'ai pour ma part principalement contribué à la mesure des résistances thermiques et des pilosités.

Taille

La taille des individus n'a pas été mesurée directement, mais a été approximée par la distance intertégulaire (ITD). L'ITD représente la distance, exprimée en millimètres, entre les points d'insertion des ailes (voir figure 13).

Les nouvelles mesures d'ITD ont été réalisées à l'aide d'un binoculaire digital (Keyence VHX-7000). Pour valider ce trait, au moins 5 observations pour l'espèce et le sexe donné ont dû être réalisées. La moyenne de ces mesures a ensuite été calculée pour obtenir la taille moyenne représentative des individus d'une espèce donnée, pour un sexe spécifique. Les individus ont ensuite été classifiés comme grands (5,556 à 8,02 mm), de taille moyenne (3,093 à 5,556 mm) ou petits (0,63 à 3,093 mm). Ces catégories ont été utilisées dans les tests de Fischer (voir section 3.2.3).

Nidification

Ces données sont divisées en deux sous parties. La première porte sur la position de la larve, c'est-à-dire si cette dernière est souterraine, non souterraine ou si les deux types sont possibles. La seconde porte sur le type de nidification, précisant si les espèces sont terricoles (provenant des espèces dites « excavator »), bâtisseuses (dites « mason »), cavicoles (dites « renter ») ou d'autres catégories intermédiaires (Michez et al., 2019).

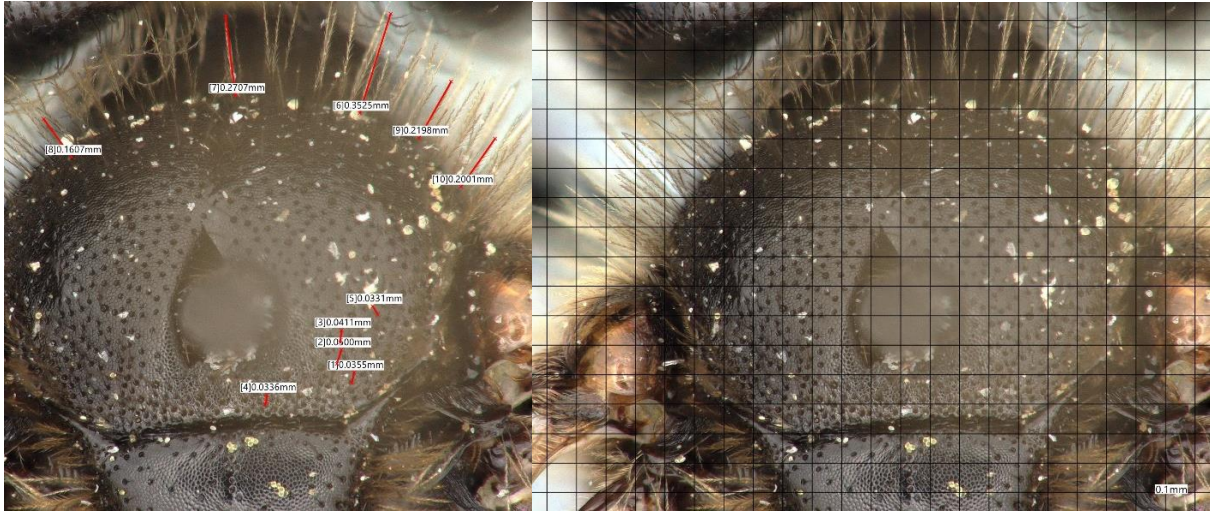


FIGURE 14 : VUE DORSAL (MESOSCUTUM) REPRÉSENTANT UN EXEMPLE DE CALCULE DE LONGUEUR DE POILS ET DE DENSITÉ DE POILS. LES CARREAUX REPRÉSENTES NE SURFACE DE 0.1 MM²

Socialité

Pour la socialité, retrouve des espèces dites eusociales (vivant en colonie et organisées en castes), des espèces cleptoparasites (vole les ressources nutritives d'autres espèces d'abeilles pour ses larves) et des espèces solitaires (Michez et al., 2019). De manière plus anecdotique, d'autres types de socialité sont présents, tels que l'inquilisme obligatoire (Lhomme, 2009), l'inquilisme facultatif (Lhomme, 2009), la parasocialité facultative (Richards, 2019), l'eusocialité facultative (Rehan et al., 2014) et le polymorphisme social (Kocher et al., 2018).

Pilosité

La mesure de la pilosité a été effectuée selon le protocole de Roquer-Beni et al. (2020), en se concentrant sur le mésothorax en raison de sa forte corrélation avec les autres parties du corps de l'abeille.

La méthode de mesure comprend deux étapes principales :

Calcule de la longueur moyenne effective des poils (voir figure 14) :

- Brossage soigneux de l'individu pour faciliter la visualisation des poils.
- Mesure de 5 poils pour chaque strate de pilosité différente et de leur surface de recouvrement sur le mésothorax.
- Calcul de la moyenne des longueurs, pondérée par la surface de recouvrement.

Calcule de la densité effective de poils (voir figure 14) :

- Comptage du nombre de pores pileux dans 3 carrés de $0,1 \text{ mm}^2$ pour chaque zone de densité pileuse visuellement différente.
- Mesure du pourcentage de recouvrement de ces zones.
- Calcul de la moyenne du nombre de pores pileux, pondérée par leur surface relative.

Ces mesures ont été réalisées à l'aide d'un binoculaire digital (Keyence VHX-7000). L'indice général de pilosité a été obtenu en multipliant la longueur moyenne effective des poils, par la densité effective de poils. Ces méthodes ont été répétées sur au moins 3 individus de la même espèce et du même sexe pour valider ce trait. Les individus ont ensuite été classifiés comme ayant une pilosité importante (181,33 à 638,25) ou faible (7,83 à 181,33), 181,33 étant la médiane et les autres valeurs étant le max et le minima. Ces catégories ont ensuite été utilisées dans les tests de Fischer (voir section 3.2.3).



FIGURE 15 : (A) EXEMPLE D'ABEILLE ENFERMÉE DANS UN FLACON DE 40 ML ET ACCROCHÉE AU PAPIER. (B) EXEMPLE D'ABEILLE SE NOURRISSANT DE SOLUTION SUCRÉE À TRAVERS LA PERFORATION.



FIGURE 16 ET 17 : (16) EXEMPLE D'ABEILLES ENFERMÉES DANS UN FLACON DE 40 ML ET SOUMISES À UN STRESS THERMIQUE DE 40°C. (17) EXEMPLE D'ABEILLE ÉTANT EN STUPEUR THERMIQUE.

Lectisme

Les espèces ont été classées en deux catégories, les espèces « généralistes », c'est-à-dire les espèces utilisant plusieurs genres de plantes pour nourrir leur larve, et les espèces « spécialistes », qui utilisent a contrario un seul genre de plante, ou même une espèce spécifique pour leur pain de pollen (Michez et al., 2019).

Résistance thermique

Enfin, la résistance thermique des abeilles a été évaluée en déterminant le temps nécessaire pour qu'elles atteignent un état de stupeur thermique (THS). Le calcul du THS se déroule en deux étapes et est issue du protocole développé par Martinet et al. (2015).

Préparation et alimentation des abeilles

Au moins 10 femelles par espèces d'abeilles ont été collectées dans la nature. Elles ont ensuite été placées dans des bocaux perforés (pour assurer la ventilation) avec du papier (pour permettre aux abeilles de s'accrocher et ainsi de limiter leur stress) (voir figure 15, A). Elles ont par après été stockées à 8-12°C pendant la nuit pour les plonger en stase (pour partir d'un état initial commun). Le lendemain, les abeilles ont été triées (élimination des individus morts) individuellement dans des tubes de 40 ml perforés, avant qu'elles ne retrouvent leur mobilité. Elles ont ensuite été nourries avec un sirop de sucre (60 % de sucre et 40 % d'eau) pour standardiser leur apport nutritionnel avant les tests et ainsi limiter les morts par famine (voir figure 15, B).

Induction du stress thermique

Les tubes contenant les abeilles ont été placés (le culot du tube orienté vers la fenêtre) dans un incubateur préchauffé à 40°C (voir figure 16). Les abeilles ont ensuite été surveillées et chronométrées pour détecter les signes de stupeur thermique, tels que des changements drastiques de mouvement, l'absence totale de mouvement, des chutes sur le dos, ou une diminution de la coordination musculaire (voir figure 17). Le temps avant la stupeur thermique (THS) a été mesuré à l'aide d'un chronomètre, depuis l'insertion des individus dans l'incubateur jusqu'à l'obtention de la première stupeur thermique.

Une fois ces deux étapes réalisées, la médiane du THS a été prise comme référence pour l'espèce. Les individus ont ensuite été classés comme ayant un THS bas (de 7 minutes à 53 min 53 secondes) ou élevé (de 53 minutes 53 secondes à 397 minutes), 53 min 53 secondes étant la médiane et les autres valeurs étant le max et le minima. Ces catégories ont ensuite été utilisées dans les tests de Fischer (voir section 3.2.3).

Parmi l'ensemble des traits écologiques étudiés, le THS présente le plus grand nombre de données manquantes, avec seulement 10% des espèces ayant une valeur définitive. La pilosité et l'ITD (distance intertégulaire) sont également affectés par ce manque de complétude, avec respectivement 61% et 16% de valeurs manquantes. En revanche, les autres traits écologiques sont beaucoup plus complets, avec un minimum de 94% de données disponibles. Cette disparité dans la disponibilité des données provient en partie de la nouveauté de certains traits (comme le THS et la pilosité), mais aussi de la difficulté à collecter suffisamment d'individus d'une même espèce et du même sexe pour valider ces traits.

3.1.3. Variables associées à l'urbanisation

Sachant que l'urbanisation impacte à la fois l'environnement, les ressources florales locales et la qualité du milieu, une multitude de variables ont été considérées pour tenter d'appréhender l'impact de l'urbanisation de manière globale.

Ces variables peuvent être divisées en deux groupes : les variables dites « paysagères » qui englobent des facteurs impactant l'environnement à une échelle plus large que le site de collecte. On y retrouve la densité de population, le pourcentage de sols imperméables, la richesse spécifique végétale maximale, les variations de température (jour/nuit) pour la période d'activité des abeilles, les variations de température (jour/nuit) annuelles, et la moyenne des maximaux annuels de températures.

Ensuite, le second groupe comprend des variables dites « locales ». Ces variables impactent l'environnement de manière plus localisée. On y retrouve les concentrations en métaux lourds dans le sol (As, Cd, Cr, Cu, Hg, Pb, Mn, Sb, Co et Ni), les concentrations en polluants atmosphériques au sol (particules fines de 2.5µm, NO₂, O₃), le nombre d'espèces végétales supposées du cluster et l'intégrité de la biodiversité locale.

L'ensemble de ces variables a été rassemblé, puis a été calculé dans QGIS, en moyennant les valeurs contenues dans chaque buffer, au moyen de l'algorithme « statistique de zone ». Les informations détaillées sur l'origine des données, leur précision, et leurs échelles temporelles sont disponibles en annexe au point 6.1.

Une fois les données environnementales récupérées, un test de corrélation de Spearman a été réalisé pour déterminer dans quelle mesure les différentes variables représentaient la même information. Si deux variables étaient corrélées entre elles à plus de 80 %, il a été considéré qu'elles portaient une information trop similaire et induiraient probablement des problèmes de multicolinéarité dans les modèles multivariés (Shrestha, 2020). Par conséquent, la variable ayant l'intérêt écologique le plus faible a été exclue des analyses.

Enfin, pour s'assurer que les variables environnementales étaient effectivement liées aux zones urbaines, un test de Wilcoxon a été effectué sur chaque variable environnementale restante, entre les valeurs provenant de milieux urbains et celles provenant de milieux non urbains. Seules les variables présentant une valeur p inférieure à 5 %, après correction de Benjamini-Hochberg, ont été gardées.

Pour déterminer le type de milieu des différents clusters, le type d'utilisation des sols a été extrait de la couche vectorielle CORINE LANDCOVER 2018 pour chacun d'eux. Les clusters compris dans des types de milieux tels que « Forêts et zones semi-naturelles », « Zones humides » et « Zones agricoles » ont été assignés à des environnements dits « non urbains ». Les clusters compris dans des types de milieux tels que « surfaces artificielles » et « plans d'eau » ont été assignés à des zones « urbaines ». Finalement, 256 clusters se situaient en milieux non urbains contre 172 clusters en milieux urbains.

Après cette sélection, parmi les variables considérées, les concentrations en NO₂, en O₃ et en Cu ont été retirées des analyses, tout comme la densité de population et la richesse spécifique végétale maximale. Les variables restantes ne sont donc ni corrélées à plus de 80 % entre elles, ni non indépendantes des milieux urbains. De plus, elles sont toutes en grande partie complètes avec au minimum 96 % des sites couverts par chaque variable.

3.2. Statistiques

3.2.1. Diversité spécifique

La diversité spécifique de chaque cluster a été calculée grâce aux trois premiers nombres de Hill arrondi à l'unité. Ils correspondent respectivement au nombre total d'espèces (soit la diversité alpha), au nombre d'espèces communes et au nombre d'espèces dominantes. Cette étape a été réalisée au moyen du package R « iNEXT » (Hsieh et al., 2024).

Les distributions des nombres de Hill ont ensuite été comparées deux à deux entre milieux urbains et non urbains, pour déterminer si elles différaient significativement. Les distributions n'étant pas normales (test de Shapiro-Wilk significatif, valeur-P < 0,05), un test non paramétrique de Wilcoxon-Mann-Whitney a été effectué et les valeurs p-ajustées selon la correction de Benjamini & Hochberg.

Ensuite, uniquement pour les paires de nombres de Hill significativement différents (par exemple, entre la diversité alpha en milieux urbains et celle en milieux non urbains), des modèles linéaires généralisés (GLM) univariés (suivant une distribution binomiale négative) ont été utilisés pour mettre en évidence d'éventuelles relations. Ces modèles ont été appliqués entre chaque variable environnementale et les nombres de Hill, séparément pour les milieux urbains et non urbains. Des GLM univariés ont aussi été réalisés entre les nombres de Hill et les variables environnementales, indépendamment du type de milieu.

Puis, toujours uniquement pour les paires de nombres de Hill significativement différents, des modèles additifs généralisés (GAM) univariés (suivant une distribution binomiale négative) ont été utilisés pour mettre en évidence la présence de relations non linéaires, de manière distincte entre les milieux urbains et non urbains.

Sachant que les valeurs-P des GAM tendent à être sous-estimées (Wood, 2012), les courbes résultantes ont été vérifiées visuellement avant d'inférer la présence de relations non linéaires. La réalisation de ces GAM a été rendue possible grâce à l'utilisation du package R « mgcv » (Wood, 2011).

Finalement, des GLM multivariés sans interactions ont été modélisés (pour les clusters urbains et tous les clusters indépendamment du milieu, suivant une distribution binomiale négative), afin de déterminer quel groupe de variables environnementales permet de modéliser au mieux les nombres de Hill. Toutefois, toutes les combinaisons n'ont pas été testées, en raison de leur trop grand nombre. Par conséquent, seules les variables ayant présenté une significativité dans les GLM univariés ont été incluses. Ensuite, chaque combinaison a été modélisée et son AIC calculé. Le modèle ayant l'AIC le plus faible, tout en ayant le nombre de variables le plus réduit, a été considéré comme le meilleur. Les GLM ont été réalisés grâce au package R « glmmTMB » (Mollie et al., 2017) et l'automatisation des tests des combinaisons a été permise via le package R « glmulti » (Calcagno, 2020) et un code annexe de Ben Bolker (*Tools For Using Glmulti With Lme4/glmmTMB Model Fits*, s. d.).

3.2.2. Diversité fonctionnelle

De manière analogue à la diversité spécifique, les trois premiers nombres de Hill fonctionnels ont été calculés et arrondis à l'unité. Ils correspondent respectivement au nombre de groupe fonctionnel total, au nombre de groupe fonctionnel commun et au nombre de groupe fonctionnel dominant. Ces nombres ont été calculés grâce au package R « hillR » (Daijiang, 2023) en considérant ensemble la taille, le type de nidification, la pilosité, la socialité, le lectisme et la résistance thermique.

Les mêmes tests ont été effectués que pour la diversité spécifique, pour les paires de nombres de Hill significativement différentes.

3.2.3. Groupe fonctionnel

Des tests de Fisher ont été réalisés pour comparer la fréquence d'occurrence des traits écologiques, selon les milieux urbain et non urbain, en y intégrant tous niveaux de variables ayant au moins 50 observations. Lorsque ce test s'est avéré statistiquement significatif, les rapports de cotes pour chaque trait ont été calculés, afin de quantifier l'association entre les traits et le milieu urbain, en prenant comme référence le milieu non urbain.

L'ensemble des hypothèses des modèles et la multicollinéarité ont été vérifiés au moyen des packages R « DHARMA » (Hartig F, 2022) et « car » (Fox & Weisberg, 2019). De plus, la plupart des graphiques ont été réalisés grâce au package R « ggplot2 » (Wickham, 2016). Enfin, la dernière version de R a été utilisée pour réaliser l'intégralité des analyses (R Core Team, 2024).

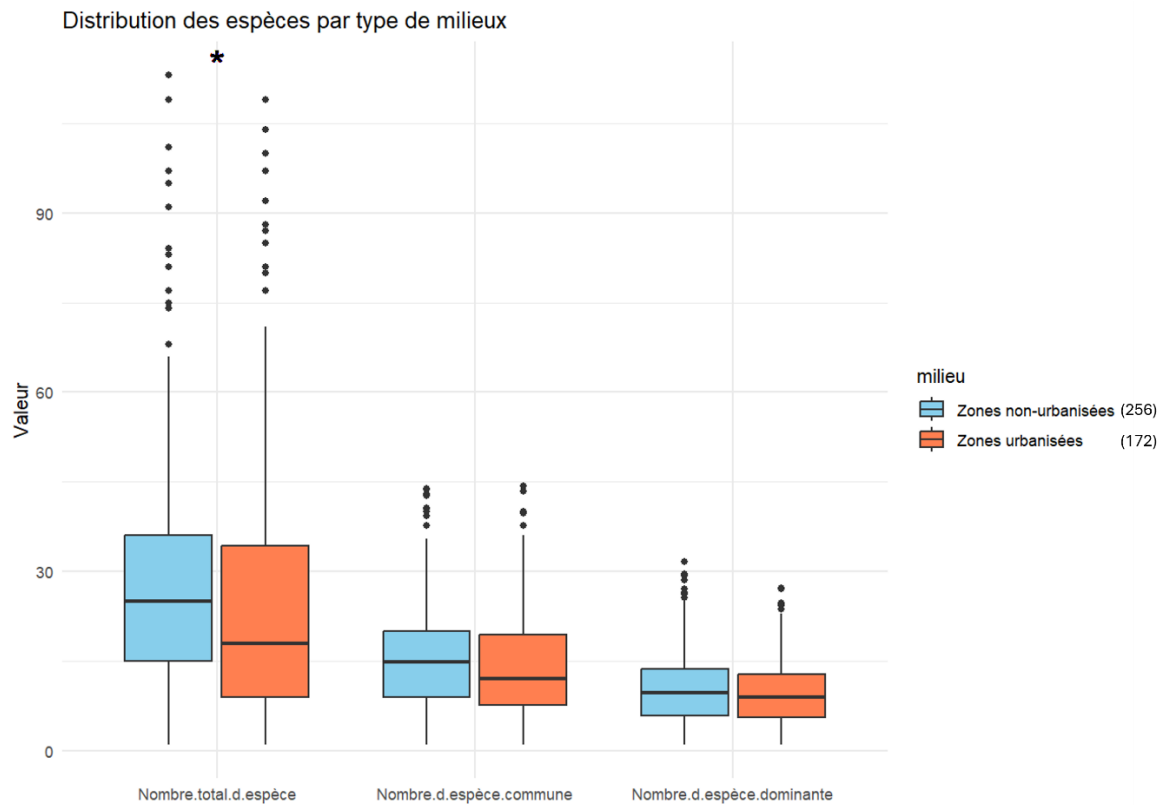


FIGURE 18 : BOXPLOTS REPRÉSENTANT LES VALEURS DES TROIS PREMIERS NOMBRES DE HILLS DES CLUSTERS PAR TYPE DE MILIEUX. « * » INDIQUE UNE DIFFÉRENCE SIGNIFICATIVE ENTRE LES DISTRIBUTIONS DU MILIEU URBAIN ET NON URBAIN, POUR LE NOMBRE DE HILL CONSIDÉRÉ.

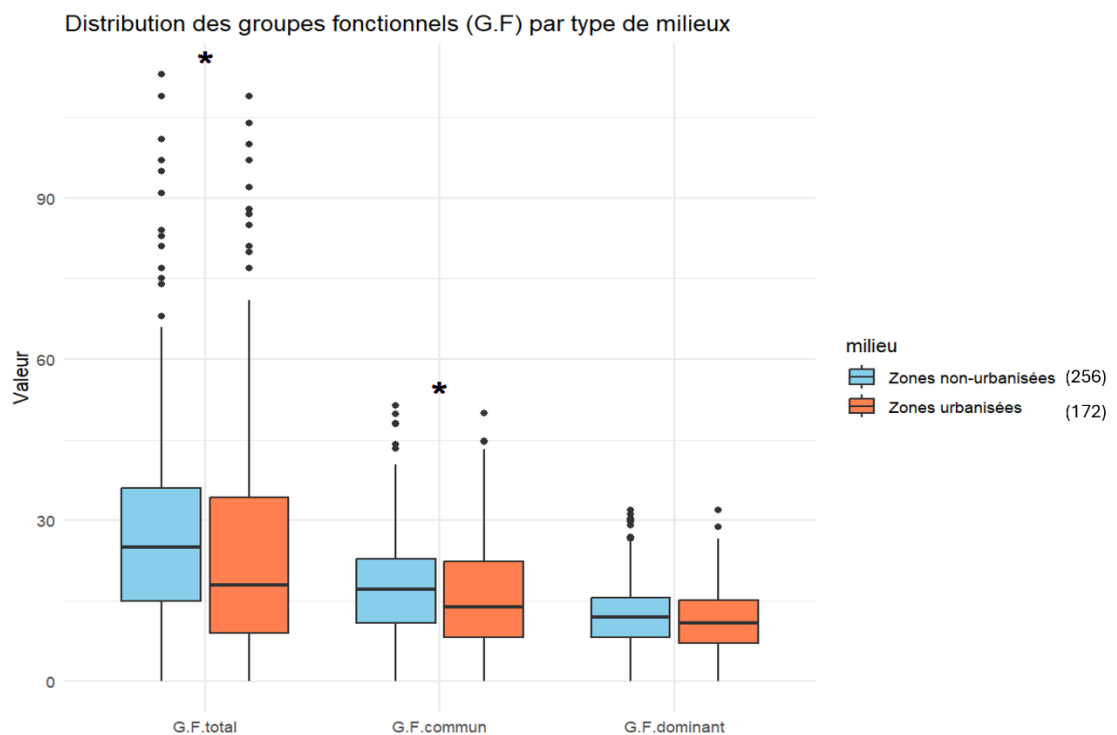


FIGURE 19 : BOXPLOTS REPRÉSENTANT LES VALEURS DES TROIS PREMIERS NOMBRES DE HILLS FONCTIONNELS DES CLUSTERS PAR TYPE DE MILIEUX. « * » INDIQUE UNE DIFFÉRENCE SIGNIFICATIVE ENTRE LES DISTRIBUTIONS DU MILIEU URBAIN ET NON-URBAIN, POUR LE NOMBRE DE HILL FONCTIONNEL CONSIDÉRÉ.

4. Résultats

4.1. Impact de l'urbanisation sur la diversité spécifique et fonctionnel

Les test de Wilcoxon montrent une tendance générale à la réduction des diversités spécifiques et fonctionnelles en milieux urbains. Cette différence n'est toutefois pas significative sur l'intégralité des nombres de Hill. Pour la diversité spécifique, seul le nombre d'espèces totale est significativement différent (valeur $p = 0.014$) (voir figure 18). Pour la diversité fonctionnelle, le nombre de groupes fonctionnels total et le nombre de groupes fonctionnels communs sont significativement différents (valeur $p = 0.013$, valeur $p = 0.028$) (voir figure 19).

Par conséquent, l'urbanisation semble avoir un effet globalement négatif sur les 428 sites d'Europe de l'Ouest considérés. Cette effet s'applique à la fois sur la diversité spécifique et la diversité fonctionnelle, mais de manière plus marquée sur cette dernière.

Notons que le nombre de groupes fonctionnels totaux était quasiment identique au nombre d'espèces totales pour un même cluster. Cette correspondance est due au nombre de traits écologique considéré en même temps. En effet, le nombre élevé de valeurs différentes et de niveaux de facteur a induit une séparation quasi totale en termes de distance entre les espèces. Par conséquent, le nombre de groupe fonctionnel total est similaire au nombre d'espèces total par cluster. Cette correspondance s'estompe toutefois dans les nombres de Hill fonctionnel supérieur. Dès lors, les analyses qui suivent ont uniquement porté sur la diversité spécifique totale et le nombre de groupes fonctionnels communs.

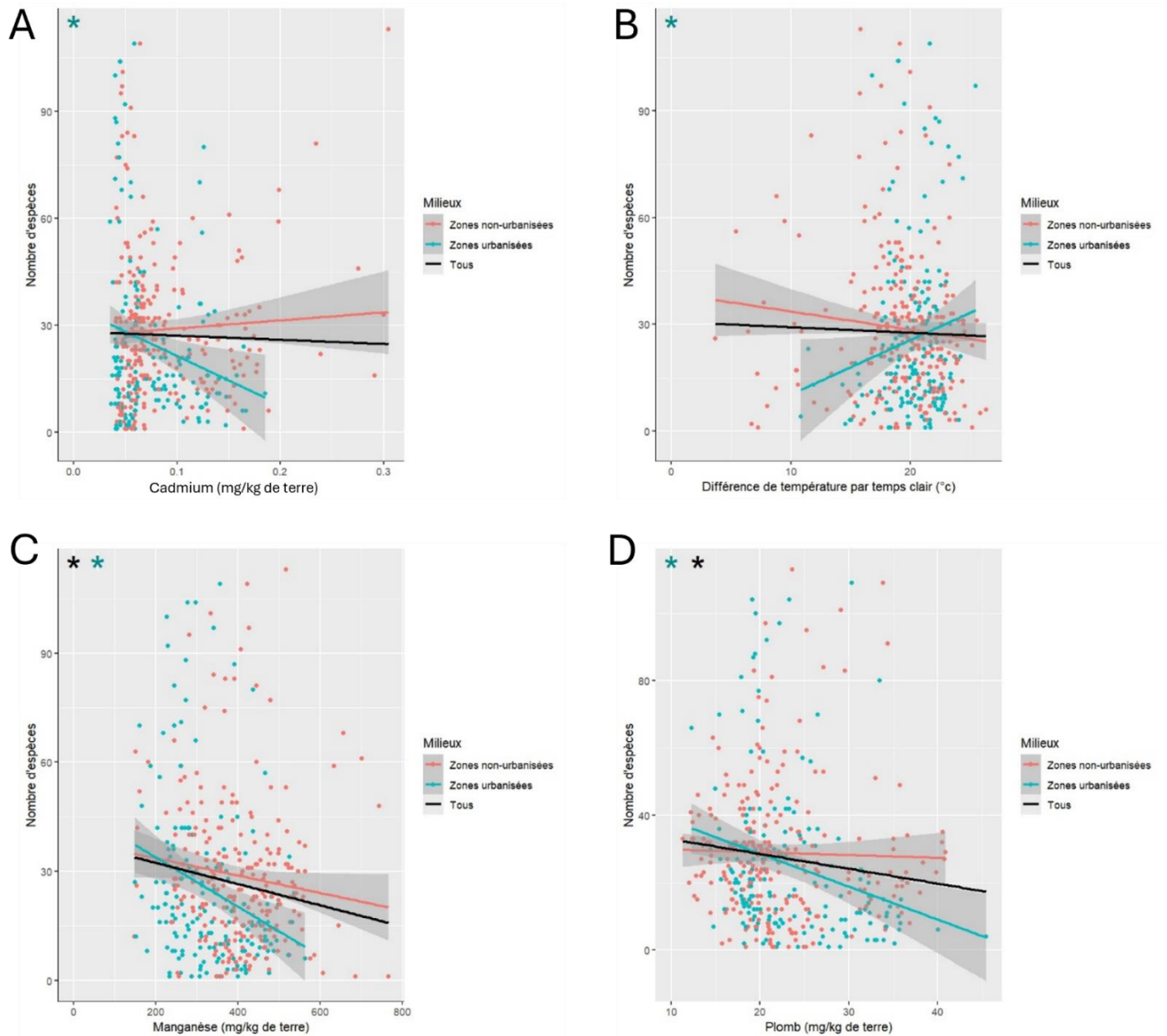


FIGURE 20 : GRAPHIQUES DES GLM VARIÉS SIGNIFICATIFS (A : LA CONCENTRATION EN CADMIUM DANS LE SOL, B : LA MOYENNE DES DIFFÉRENCES DE TEMPÉRATURE EN PÉRIODE ACTIVE, C : LA CONCENTRATION EN MANGANÈSE DANS LE SOL, D : LA CONCENTRATION EN PLOMB DANS LE SOL). LES DROITES EN ROUGE REPRÉSENTENT LES CORRÉLATIONS POUR LES CLUSTERS NON URBAINS, EN BLEU, LES CORRÉLATIONS POUR LES CLUSTERS EN MILIEUX URBAINS ET EN NOIR, LES CORRÉLATIONS, INDÉPENDAMMENT DU MILIEU. « * » INDIQUE UNE CORRÉLATION SIGNIFICATIVE DE LA DROITE DE MÊME COULEUR.

4.2. Variables environnementales impactant la diversité spécifique et fonctionnel linéairement

Parmi les relations testées, en milieu urbain, les concentrations en plomb (valeurs $P = 0.0004$ et 0.0005), en manganèse (valeurs $P = 0.005$ et 0.02) et en cadmium (valeurs $P = 0.0008$ et 0.005), sont négativement corrélées au nombre d'espèces total et au nombre de groupe fonctionnel commun. Aussi, le nombre de particules fines par millions est corrélé négativement, mais uniquement au nombre de groupe fonctionnel commun (valeur $P = 0.049$). Inversement, les différences de températures jour/nuit (valeur $P = 0.002$) et la concentration en antimoine (valeur $P = 0.04$), sont corrélées positivement, mais au nombre d'espèces totales pour le premier et au nombre de groupes fonctionnels communs pour le second.

En milieu non urbain, seule la concentration en manganèse montre une corrélation négative avec le nombre de groupe fonctionnel commun (valeur $P = 0.03$). Aucune des autres variables ne présente de significativité.

Enfin, indépendamment du milieu, les concentrations en plomb (valeurs $P = 0.004$ et 0.004) et en manganèse (valeurs $P = 0.003$ et 0.002) sont négativement corrélées à la richesse spécifique totale, et au nombre de groupes fonctionnels communs. Le nombre de particules fines par millions présente lui aussi une corrélation négative (valeur $P = 0.01$), mais uniquement pour le nombre de groupes fonctionnels communs (voir figure 20 et 21).

Remarque : des tableaux récapitulatifs sont disponibles en annexe 7.2 et 7.3.

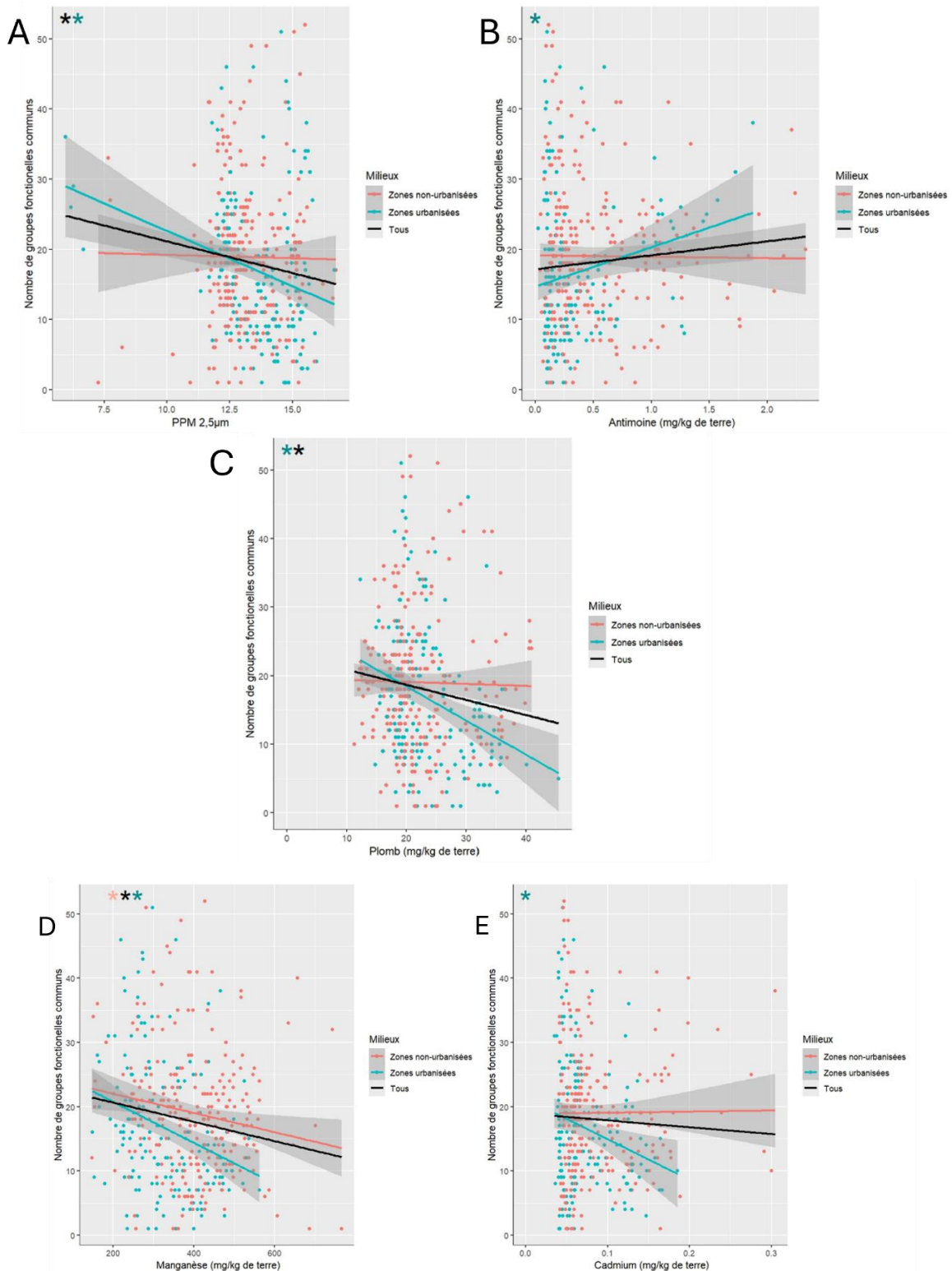


FIGURE 21 : GRAPHIQUES DES GLM VARIÉS SIGNIFICATIFS (A : NOMBRE DE PARTICULES FINES DE 2.5 μ M PAR MILLION, B : CONCENTRATION EN ANTIMOINE DANS LE SOL, C : LA CONCENTRATION EN PLOMB DANS LE SOL, D : LA CONCENTRATION EN MANGANÈSE DANS LE SOL, E : LA CONCENTRATION EN CADMIUM DANS LE SOL). LES DROITES EN ROUGE REPRÉSENTENT LES CORRÉLATIONS POUR LES CLUSTERS NON URBAINS, EN BLEU, LES CORRÉLATIONS POUR LES CLUSTERS EN MILIEUX URBAINS ET EN NOIR, LES CORRÉLATIONS, INDÉPENDAMMENT DU MILIEU. « * » INDIQUE UNE CORRÉLATION SIGNIFICATIVE DE LA DROITE DE MÊME COULEUR.

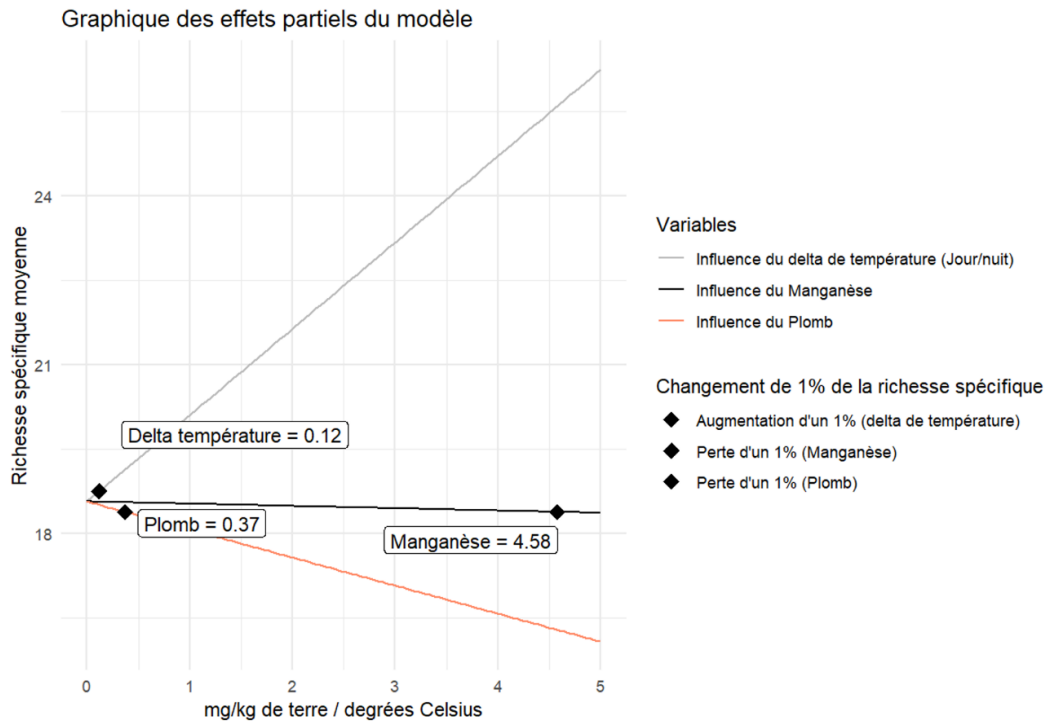


FIGURE 22 : GRAPHIQUE REPRÉSENTANT L'EFFET PRINCIPAL DE CHAQUE VARIABLE DU MEILLEUR GLM MULTIFACTORIEL SANS INTERACTION POUR PRÉDIRE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE TOTALE EN MILIEU URBAIN. LES VALEURS EN ENCADRÉ INDIQUENT LA VALEUR D'AUGMENTATION NÉCESSAIRE POUR QUE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE TOTALE CHANGE DE 1%.

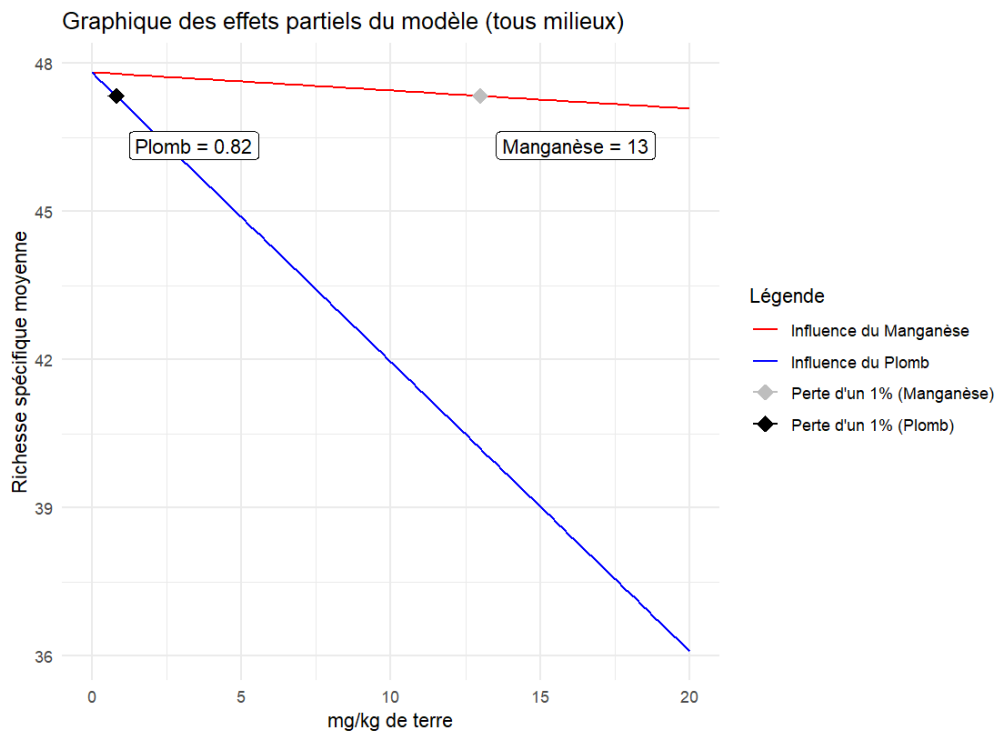


FIGURE 23 : GRAPHIQUE REPRÉSENTANT L'EFFET PRINCIPAL DE CHAQUE VARIABLE DU MEILLEUR GLM MULTIFACTORIEL SANS INTERACTION POUR PRÉDIRE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE TOTALE EN MILIEUX URBAINS ET NON URBAINS. LES VALEURS EN ENCADRÉ INDIQUENT LA VALEUR D'AUGMENTATION NÉCESSAIRE POUR QUE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE TOTALE CHANGE DE 1%.

Sur base de ces résultats, les concentrations en plomb, en manganèse, en cadmium et en antimoine, tout comme les particules fines par millions et les différences de températures jour/nuit ont été considérées pour les GLM multivariés. Deux GLM ont été réalisés, pour modéliser le nombre d'espèces totales en milieu urbain et indépendamment du milieu. Deux autres GLM ont été réalisés pour modéliser le nombre de groupes fonctionnels communs en milieu urbain et indépendamment du milieu.

Ainsi, le modèle prédisant au mieux la richesse spécifique totale urbaine, utilise la concentration en plomb, en manganèse et la moyenne des différences de températures en période active. Le critère d'information d'Akaike (AIC) de ce modèle est de 1382.4, tandis que les AIC du deuxième et troisième meilleur modèle sont de 1384.3 et 1384.4. Les trois variables sont statistiquement significatives (valeurs $p = 0.04, 0.009$ et 0.003), bien que la concentration en plomb soit proche du seuil de 5%. Une augmentation de la concentration en manganèse et en plomb est corrélée négativement avec la richesse spécifique totale, tandis qu'une augmentation de la moyenne des différences de températures en période active est corrélée positivement avec la richesse spécifique totale. Parmi les trois variables, la moyenne des différences de températures à l'effet le plus important (coefficient de 0.08), suivi par la concentration en plomb (coefficient de -0.03) et finalement par la concentration en manganèse (coefficient de -0.002).

Indépendamment du milieu, le modèle prédisant au mieux la richesse spécifique totale utilise la concentration en plomb et en manganèse. L'AIC de ce modèle est de 3427.8, tandis que l'AIC du deuxième et troisième meilleur modèle sont de 3428.0 et 3428.8, mais ils utilisent une variable supplémentaire. Seule la concentration en manganèse est statistiquement significative (valeurs $p = 0.053$ et 0.03), bien que la concentration en plomb soit proche du seuil de 5%. Une augmentation de la concentration en manganèse et en plomb est corrélée négativement avec la richesse spécifique totale. Parmi les deux variables, la concentration en plomb à l'effet le plus important (coefficient de -0.012), tandis que la concentration en manganèse a un effet moindre (coefficient de -0.00077) (voir figure 22 et 23).

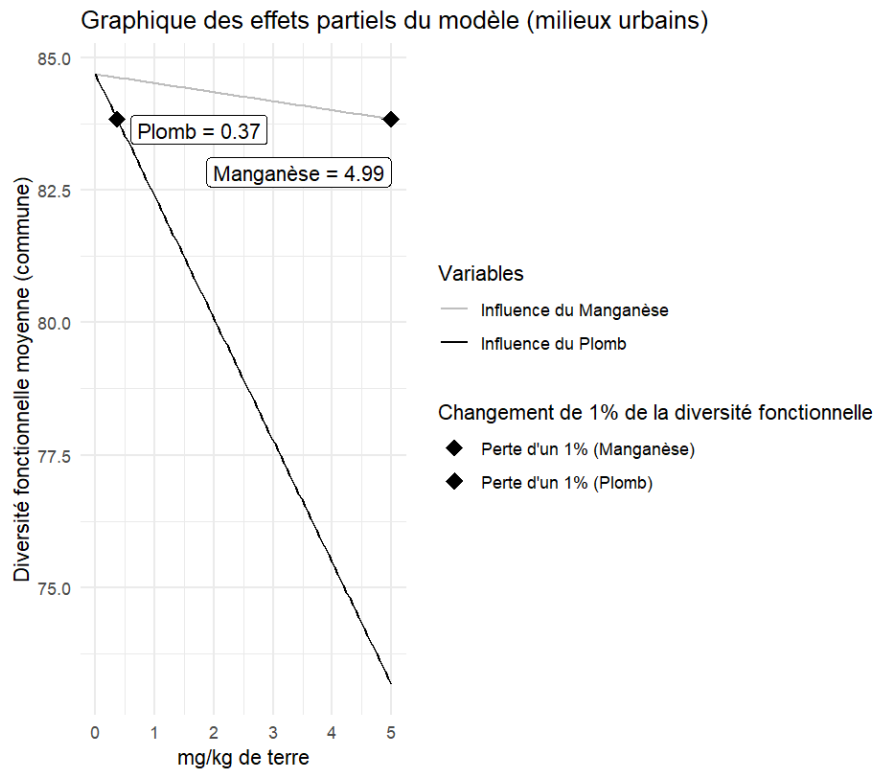


FIGURE 24 : GRAPHIQUE REPRÉSENTANT L'EFFET PRINCIPAL DE CHAQUE VARIABLES DU MEILLEUR GLM MULTIFACTORIEL SANS INTERACTION POUR PRÉDIRE LE NOMBRE DE GROUPE FONCTIONNEL COMMUN EN MILIEU URBAIN. LES VALEURS EN ENCADRÉ INDIQUENT LA VALEUR D'AUGMENTATION NÉCESSAIRE POUR QUE LE NOMBRE DE GROUPE FONCTIONNEL COMMUN CHANGE DE 1%.

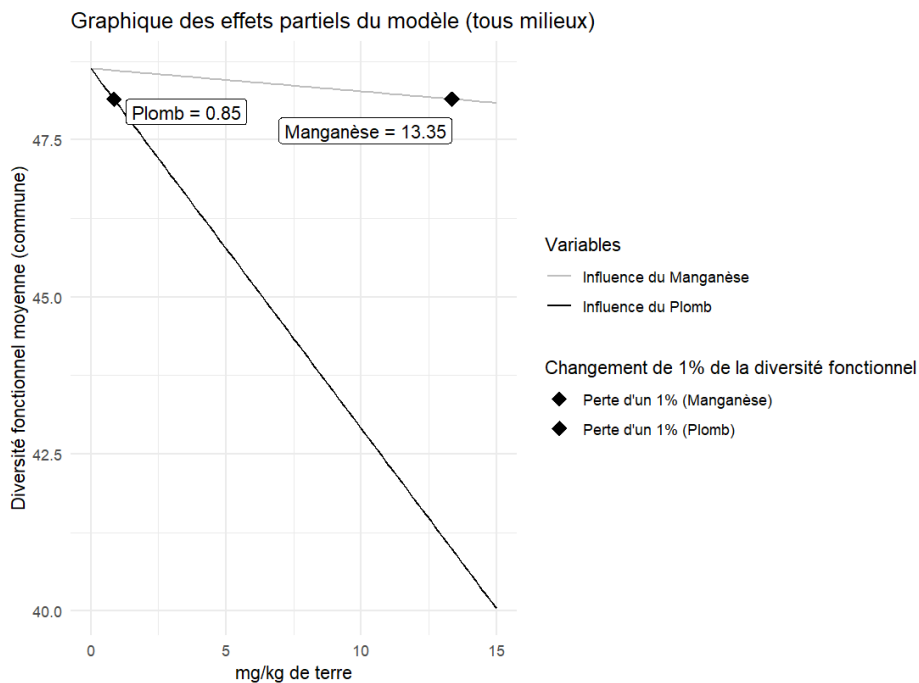


FIGURE 25 : GRAPHIQUE REPRÉSENTANT L'EFFET PRINCIPAL DE CHAQUE VARIABLES DU MEILLEUR GLM MULTIFACTORIEL SANS INTERACTION POUR PRÉDIRE LE NOMBRE DE GROUPE FONCTIONNEL COMMUN EN MILIEUX URBAINS ET NON-URBAINS. LES VALEURS EN ENCADRÉ INDIQUENT LA VALEUR D'AUGMENTATION NÉCESSAIRE POUR QUE LE NOMBRE DE GROUPE FONCTIONNEL COMMUN CHANGE DE 1%.

Concernant cette fois le nombre de groupe fonctionnel commun urbain, le modèle prédisant au mieux ses valeurs utilise la concentration en plomb, en manganèse et en antimoine. Le critère d'information d'Akaike (AIC) de ce modèle est de 1395.103, tandis que l'AIC du deuxième et troisième meilleur modèle est de 1395.888 et de 1396.591. Bien que le second modèle possède une variable en moins, l'indice de confiance d'ajustement (IC weights), fournie par la fonction « weightable » du package « glmulti », est sensiblement meilleur pour le premier modèle (0.20 contre 0.13), c'est pourquoi il a été préféré au second. Les concentrations en plomb, et en manganèse sont statistiquement significatives (valeurs P = 0.03, 0.01 et 0.1), tandis que l'effet de la concentration en antimoine ne l'est pas. Une augmentation de la concentration en manganèse et en plomb est corrélée négativement avec le nombre de groupe fonctionnel commun, tandis qu'une augmentation de la concentration en antimoine est corrélée positivement avec le nombre de groupe fonctionnel commun. Parmi les variables significatives, la concentration en plomb a l'effet le plus important (coefficient de -0.03) tandis que la concentration en manganèse a un effet moins marqué (coefficient de -0.002).

Enfin, indépendamment du milieu, le modèle prédisant au mieux le nombre de groupe fonctionnel commun utilise la concentration en plomb et en manganèse. L'AIC de ce modèle est de 3439,4 tandis que les AIC du deuxième et troisième meilleur modèle sont de 3439.6 et 3440.9, mais ils utilisent une variable supplémentaire. À nouveau, seule la concentration en manganèse est statistiquement significative (valeurs P = 0.053 et 0.03), bien que la concentration en plomb soit proche du seuil de 5%. Une augmentation de la concentration en manganèse et en plomb est corrélée négativement avec le nombre de groupe fonctionnel commun. Parmi les deux variables, la concentration en plomb a l'effet le plus important (coefficient de -0.012), tandis que la concentration en manganèse a un effet moindre (coefficient de -0.00075) (voir figures 24 et 25).

Notons que les effets principaux des concentrations en plomb et en manganèse sur la diversité spécifique et fonctionnelle sont nettement plus importants en milieux urbains. De l'ordre de 2 fois plus pour le plomb et 3 fois plus pour le manganèse.

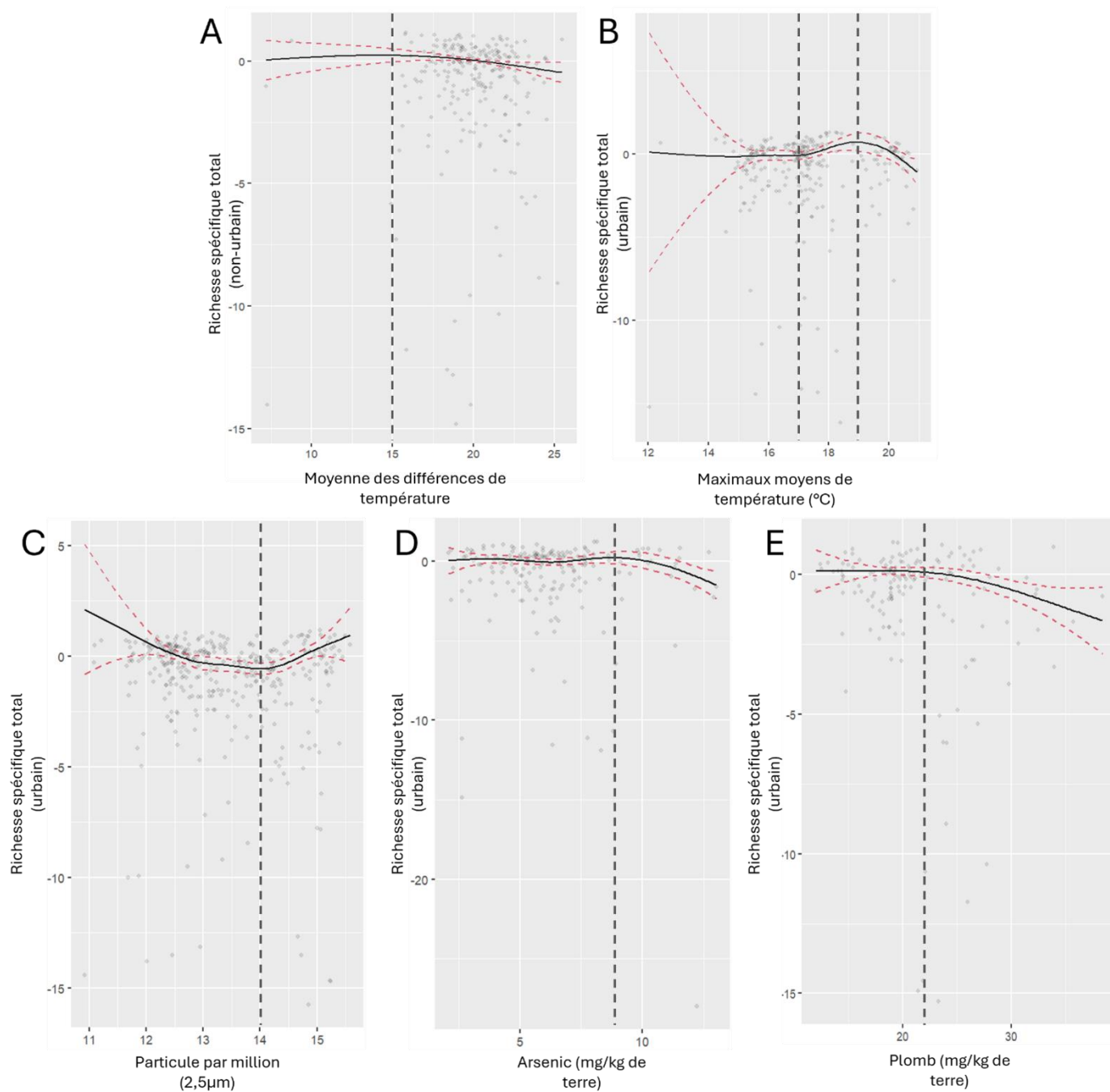


FIGURE 26 : GRAPHIQUES DES MODÈLES ADDITIFS GÉNÉRALISÉS SIGNIFICATIFS ET PRÉSENTANT UNE TENDANCE NON-LINÉAIRE MARQUÉE. L'ORDONNÉE CORRESPOND AU NOMBRE D'ESPÈCE TOTALE PRÉDITES PAR RAPPORT À LA MOYENNE. LES POINTS CORRESPONDENT AUX RÉSIDUS DU MODÈLE ET LES POINTS CORRESPONDENT AUX RÉSIDUS DU MODÈLE ET LES TRAITES EN POINTILLÉE AUX LES SEUILS AUQUEL LES RELATIONS S'INVERSENT.

4.3. Variables environnementales impactant la diversité spécifique et fonctionnel non-linéairement

Parmi l'ensemble des variables testées et significatives, les maximaux moyens de température (valeur $P = 0.005$), le nombre de particules fines (valeur $P = 9.23 \times 10^{-5}$), la concentration en arsenic (valeur $P = 0.02$) et la concentration en plomb (valeur $P = 0.006$) semblent posséder une corrélation non linéaire. Cela de manière identique pour la diversité spécifique et fonctionnelles, en milieux urbains. À l'inverse, la moyenne des différences de températures tend à montrer une corrélation non linéaire (valeur $P = 0.046$), mais cette fois en milieux non urbains et elle aussi de manière similaire entre la diversité spécifique et fonctionnel (voir figure 26 et 27).

Moyenne des différences de températures (A)

On observe une augmentation du nombre d'espèces de 10 et 15°C puis une décroissance du nombre d'espèces à partir de 15°C. Il semble donc y avoir un seuil limite où la relation s'inverse.

Maximaux moyens de température (B)

Aucun effet ne semble être visible entre 15 et 17°C. Ensuite, de 17 à 19°C, le nombre d'espèces augmente pour finalement décroître à partir de 19°C. Là encore un effet de seuil semble être présent.

Nombre de particules fines par million (2.5µm) (C)

Une corrélation négative avec le nombre d'espèces est présente entre 11 à 14 PPM, suivie, étonnamment, d'une corrélation positive après 14 PPM.

Concentration en arsenic (D)

Aucun effet marqué ne semble être présent entre 2.5 à 8 mg d'arsenic par kilogramme de terre d'arsenic. Toutefois, à partir de ce seuil, une corrélation négative est observée.

Concentration en plomb (E)

Enfin, pour la concentration en plomb, aucun effet marqué ne semble être présent entre 12 à 22 mg de plomb par kilogramme de terre. Puis à partir de 22 mg de plomb par kilogramme de terre, une corrélation négative est observée.

Ainsi, de manière générale, les variables associées aux pollutions et aux températures semblent présenter des corrélations non linéaire en deux phases (voir figures 26 et 27). Une première phase de non-effet ou d'un effet légèrement positif, suivit par une second phase d'effet négatif. Notons toutefois que le nombre de particules fines par million fait exception.

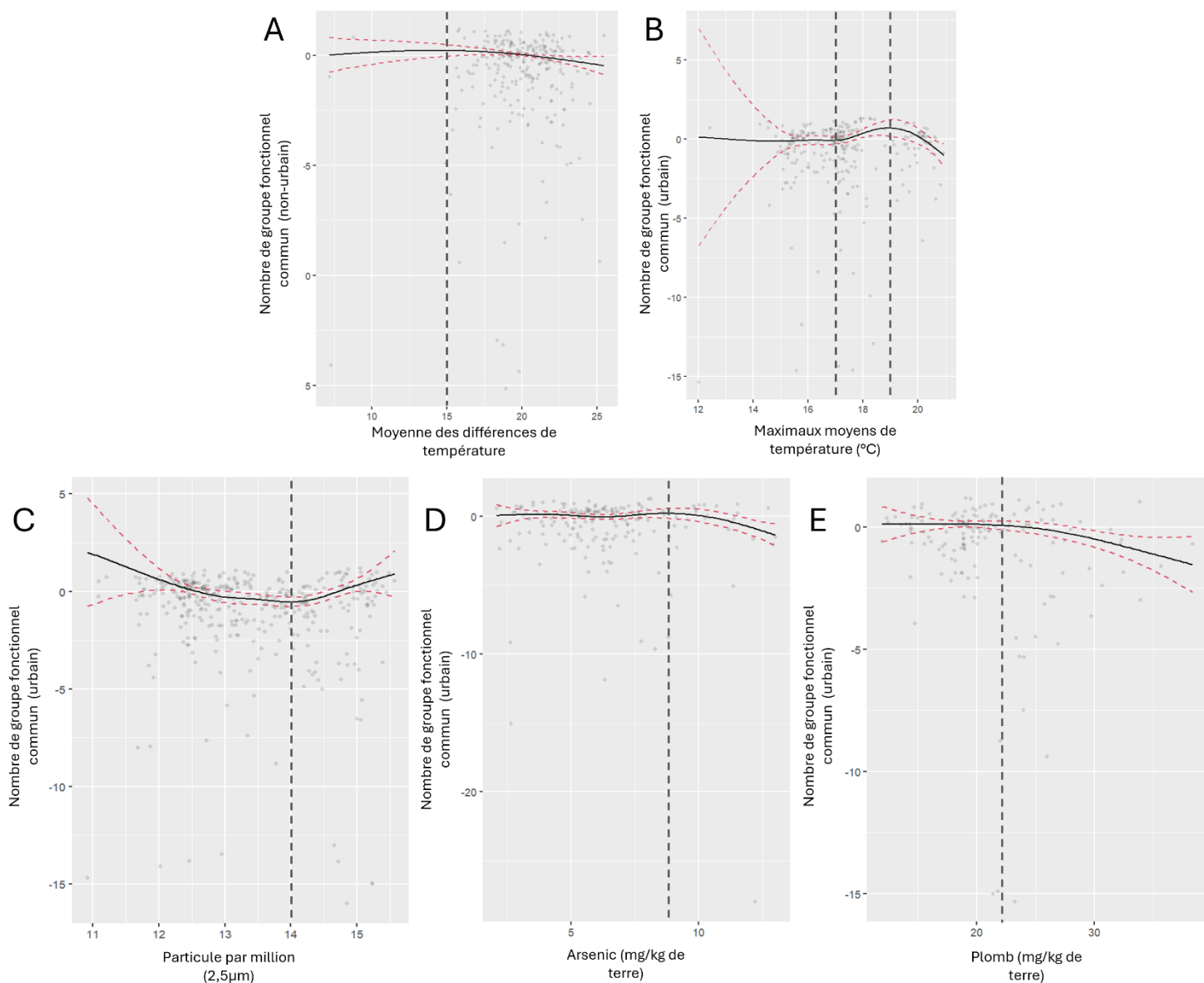


FIGURE 27 : GRAPHIQUES DES MODÈLES ADDITIFS GÉNÉRALISÉS SIGNIFICATIFS ET PRÉSENTANT UNE TENDANCE NON LINÉAIRE MARQUÉE. L'ORDONNÉE CORRESPOND AU NOMBRE DE GROUPE FONCTIONNEL COMMUN, PRÉDIT PAR RAPPORT À LA MOYENNE. LES POINTS CORRESPONDENT AUX RÉSIDUS DU MODÈLE ET LES TRAITES EN POINTILLÉE AUX LES SEUILS AUQUEL LES RELATIONS S'INVERSENT.

Traits	Niveaux	Proportions urbaines	Proportions non-urbaines	Valeurs-P	Valeur-P ajustées	Rapports de cotes	Individus par niveaux	Espèces par niveaux
Position larvaire	au-dessus du sol	0,143190835	0,131557816	0,00049975	0,00049975	1,0884	8777	104
Position larvaire	sous terre	0,704979422	0,79756424			0,8839	48811	393
Position larvaire	mixte	0,151829743	0,070877944			2,1421	6743	49
Lectisme	généraliste	0,905097043	0,889851584	2,66E-10	9,76E-10	1,0171	58225	373
Lectisme	spécialiste	0,094902957	0,110148416			0,8616	6735	175
Taille	grand	0,002022683	0,003883289	0,00049975	0,00049975	0,5209	202	3
Taille	moyen	0,283392328	0,25087108			1,1296	17278	109
Taille	petit	0,714584989	0,745245631			0,9589	47803	445
Socialité	cleptoparasite	0,028605175	0,025147152	0,00049975	0,00049975	1,1375	1685	102
Socialité	eusociale	0,451998671	0,421477326			1,0724	27498	44
Socialité	eusocial facultatif	0,016978555	0,028518529			0,5954	1492	5
Socialité	inquin facultatif	0,044181154	0,065576036			0,6737	3570	4
Socialité	solitaire	0,458236445	0,459280957			0,9977	29035	402
Nidification	batisseuses	0,000616031	0,000904761	0,00049975	0,00049975	0,6809	51	1
Nidification	batisseuses&cavicoles	0,000326134	0,001091035			0,2989	50	6
Nidification	cavicoles	0,364110741	0,272811943			1,3347	20300	209
Nidification	terricoles	0,61171909	0,714707682			0,8559	43739	324
Nidification	terricoles&cavicoles	0,023228004	0,010484579			2,2154	1035	16
pilosité	faible	0,548498793	0,621536683	1,53E-46	1,68E-59	0,8825	37691	113
pilosité	élevé	0,451501207	0,378463317			1,1930	27689	114
THS	faible	0,464131218	0,5359375	6,73E-28	3,70E-41	0,8660	29245	29
THS	élevé	0,535868782	0,4640625			1,1547	20387	29

TABLEAU 1 : RÉSULTATS DES TEST DE FISCHER. LES VALEURS EN GRAS INDIQUE LES VALEURS-P AJUSTÉES SIGNIFICATIVES (CORRECTION DE BENJAMINI & HOCHBERG), LES DÉGRADÉ D'ORANGE À BLEU METTENT EN ÉVIDENCE LES VALEURS FAIBLES ET ÉLEVÉES.

Position larvaire	Lectisme	Taille	Socialité	Nidification	pilosité	THS	Nombre d'espèces	Rapport de cotes
mixte	généraliste	moyen	eusociale	cavicoles	élevé	élevé	1	4,853007488
mixte	généraliste	moyen	solitaire	cavicoles	élevé	élevé	1	4,515015102
mixte	généraliste	petit	solitaire	cavicoles	élevé	élevé	1	3,83244709
mixte	généraliste	moyen	eusociale	cavicoles	élevé	faible	2	3,639616413
mixte	généraliste	petit	cleptoparasite	cavicoles	faible	élevé	1	3,232172708
mixte	spécialiste	moyen	solitaire	cavicoles	élevé	faible	1	2,868321189
mixte	généraliste	petit	solitaire	cavicoles	faible	élevé	1	2,834979698
au-dessus du sol	généraliste	moyen	eusociale	cavicoles	élevé	élevé	2	2,465833698
mixte	spécialiste	petit	solitaire	cavicoles	faible	élevé	1	2,401451795
au-dessus du sol	généraliste	moyen	eusociale	cavicoles	élevé	faible	1	1,849304544
sous terre	généraliste	moyen	eusociale	cavicoles	élevé	faible	1	1,501829525
sous terre	généraliste	petit	cleptoparasite	cavicoles	faible	élevé	1	1,333704394
sous terre	généraliste	moyen	inquin facultatif	cavicoles	élevé	élevé	1	1,258070383
au-dessus du sol	spécialiste	petit	solitaire	cavicoles	élevé	faible	1	1,237079367
au-dessus du sol	généraliste	petit	solitaire	cavicoles	faible	élevé	2	1,220187848
sous terre	généraliste	moyen	solitaire	terricoles	élevé	élevé	1	1,194751824
sous terre	généraliste	petit	eusociale	terricoles	élevé	élevé	1	1,090049993
sous terre	généraliste	petit	cleptoparasite	cavicoles	faible	faible	1	1,00024004
sous terre	spécialiste	petit	solitaire	terricoles	élevé	élevé	1	0,859050278
sous terre	généraliste	petit	eusociale	terricoles	élevé	faible	3	0,817506228
sous terre	généraliste	petit	solitaire	terricoles	élevé	faible	2	0,760570219
sous terre	généraliste	petit	solitaire	terricoles	faible	élevé	1	0,750185124
sous terre	spécialiste	petit	solitaire	terricoles	élevé	faible	1	0,644263068
sous terre	généraliste	petit	eusocial facultatif	terricoles	élevé	élevé	1	0,605141716
sous terre	généraliste	petit	eusociale	terricoles	faible	faible	1	0,604734653
sous terre	généraliste	petit	solitaire	terricoles	faible	faible	1	0,562617325
sous terre	spécialiste	moyen	solitaire	terricoles	faible	faible	1	0,561461603
sous terre	spécialiste	petit	solitaire	terricoles	faible	faible	2	0,476581326
au-dessus du sol	généraliste	moyen	solitaire	batisseuses&cavicoles	faible	faible	1	0,285048062

TABLEAU 2 : TABLEAU DE L'ENSEMBLE DES COMBINAISONS COMPLÈTES DE TRAITS ÉCOLOGIQUES AVEC LE NOMBRE D'ESPÈCES CONCERNÉES ET LE RAPPORT DE COTES EN MILIEUX URBAINS PAR RAPPORT AU MILIEUX NON-URBAINS.

4.4. Groupes fonctionnels favorisé et défavorisé en milieux urbains

Les tests de Fischer se sont révélés significatifs pour l'ensemble des traits écologiques considérés. Par conséquent, les fréquences d'occurrence des groupes fonctionnels dépendent du type de milieu. Cette observation est particulièrement marquée pour la position larvaire et le type de nidification, avec des différences de rapport de cotes respectivement de 1,23 et 1,92 entre les valeurs les plus basses et les plus hautes (voir tableau 1).

En multipliant les meilleurs rapports de cotes pour chaque trait, on obtient le "type idéal" d'abeille qui pourrait être avantagé en milieux urbains par rapport aux milieux non urbains. Ce type idéal serait cleptoparasite, posséderait une forte pilosité et aurait un THS élevé. Il aurait des hôtes nichant à la fois au-dessus et en dessous du sol, ses hôtes seraient généralistes et de taille moyenne, et creuseraient dans le sol ou utiliseraient des cavités déjà existantes. Cette combinaison permettrait au type idéal d'être 8,54 fois plus présent en milieux urbains qu'en milieux non urbains (voir tableau 1).

À l'inverse, le type "non idéal" d'abeille nicherait dans le sol, serait spécialiste, de grande taille, eusocial facultatif, utiliserait des cavités déjà existantes ou construirait son nid, posséderait une faible pilosité et aurait un THS faible. Selon cette combinaison, on ne trouverait que 0,054 abeille de ce type en milieux urbains pour une abeille en milieux non urbains, soit 18,5 fois moins (voir tableau 1).

Parmi les combinaisons existantes, basées sur le jeu de données des traits écologiques initial et les limites induites par la complétude des traits, les trois espèces qui devraient être plus présentes en milieux urbains seraient *Bombus pratorum*, *Osmia cornuta* et *Osmia bicornis*, avec des cotes respectives de 4,85, 4,52 et 3,83. À l'inverse, les trois espèces qui rencontreraient des difficultés en milieux urbains seraient *Megachile parietina*, *Melitta nigricans* et *Andrena curvungula*, avec des cotes respectives de 0,29, 0,48 et 0,48 (voir tableau 2).

5. Discussion

5.1. Impact de l'urbanisation sur la diversité spécifique et fonctionnel des abeilles

L'hypothèse initiale que l'urbanisation a un impact globalement négatif et de même intensité sur la diversité spécifique et fonctionnelle est partiellement soutenue par les résultats. En effet, les milieux urbains sont effectivement corrélés à une diminution globale de la richesse spécifique, particulièrement visible dans les premiers nombres de Hill. Cette observation est toutefois plus marquée pour la diversité fonctionnelle, où à la fois le nombre de groupe fonctionnel total et commun sont significativement moindres en milieux urbains. Ces observations sont en alignements avec de précédents résultats. En effet, bien que des études indiquent une augmentation d'espèces en milieux urbains, ces dernières ont été réalisées dans des jardins communautaires d'une seule et même ville, et ne sont pas représentatives du panel d'habitats présent en milieux urbains (Cohen et al., 2021 ; Wilson & Jamieson, 2019). En outre, dès lors qu'un panel plus large est pris en considération, la tendance s'annule (étude dans une ville entière) voir s'inverse (sites dispersés dans plusieurs villes), et une diminution du nombre d'espèces et de groupes fonctionnels en milieux urbains est observé (Badiane et al., 2024 ; Banaszak-Cibicka & Dylewski, 2021 ; Hahs et al., 2023).

L'impact plus ample sur la diversité fonctionnelle n'a, à ma connaissance, pas encore été observé. Cela pourrait cependant s'expliquer par la présence d'un filtre écologique s'appliquant principalement sur les groupes fonctionnels plutôt que sur les espèces en elles-mêmes. À l'inverse, comme l'indique Banaszak-Cibicka & Dylewski (2021), des effets neutres ou positifs ont plutôt été observés sur la diversité fonctionnelle, lorsqu'elle a été considérée de manière générale en milieu urbain. Toutefois, chez d'autres groupes tels que les oiseaux, un effet plus sévère de l'urbanisation sur la diversité fonctionnelle a été observé, mais uniquement à partir d'un seuil d'urbanisation donné (Li et al., 2010). De plus, plusieurs études tendent à montrer que l'effet de l'urbanisation en générale sur la richesse (et peut-être pas extension sur la richesse fonctionnelle) n'est pas linéaire. Un effet positif serait observé des milieux ruraux aux banlieues puis s'inverserait en centres urbains (Wenzel et al. 2020). Cette précision n'a pas été incluse dans les analyses, les centres urbains et banlieues étant regroupés ensemble. Par conséquent, cette approche binaire est peut-être trop simpliste, et une analyse plus fine pourrait amener à d'autres conclusions.

5.2. Variables urbaines impactant la diversité spécifique et fonctionnel linéairement

Contrairement à ce qui était attendu, ni l'utilisation des sols ni les variables associées à la diversité en plantes n'ont montré de significativité, que ce soit pour la diversité spécifique ou pour la diversité fonctionnelle. Pourtant diverses études ont déjà démontré un impact positif d'une augmentation de la diversité végétale sur la richesse spécifique et fonctionnelle (Buchholz et al., 2020 ; Felderhoff et al., 2022 ; Wilson & Jamieson, 2019). De même, un impact négatif de l'imperméabilisation des sols sur la richesse spécifique et fonctionnelle a été constaté à plusieurs reprises par le passé (Geslin et al., 2016 ; Papanikolaou et al., 2017). D'ailleurs, lors de l'étude originale par Fauviau et al. (2022) utilisant les mêmes données spatiales, l'imperméabilisation des sols s'était révélée comme impactant négativement le nombre d'espèces, mais proche du seuil de significativité.

Concernant la diversité végétale, il est possible que l'absence de significativité provienne des données en elles-mêmes, et non pas d'une absence de corrélation à proprement parler. En effet, que ce soit l'indice d'intégrité de la biodiversité (BII) ou le nombre d'espèces végétales maximal, toutes deux sont des approximations à large échelle. Il en va donc de même pour le nombre d'espèces végétales supposé, issue de la multiplication de ces deux variables. De plus, même en supposant que ces nombres soient proches de la réalité, un nombre élevé d'espèces de plante n'induit pas nécessairement un nombre élevé de plante mellifère, ni en abondance suffisante. Une autre raison pourrait être que la corrélation positive attendue dépend non pas de la diversité végétale en elle-même, mais plutôt de la présence d'une poignée de plantes mellifères particulièrement intéressantes (Prendergast et al., 2022). Par conséquent, à l'avenir, il sera préférable de mesurer plus précisément ces variables. Par exemple en restreignant les inférences à grande échelle, aux espèces de plantes mellifères dont on sait qu'elles supportent un grand nombre d'abeilles sauvages, et idéalement en prenant en compte leur abondance.

Concernant l'imperméabilisation, deux raisons peuvent expliquer ces divergences. Tout d'abord, la méthode pour mesurer le pourcentage d'imperméabilisation des sols diffère. En effet, les études citées utilisent les cartographies d'utilisation des sols et associe aux catégories soit 100% d'imperméabilité soit 0%, puis moyenne les valeurs dans un rayon donné. Cette approche fait donc la supposition qu'une même catégorie d'utilisation de sol induit une même imperméabilisation des sols. Cependant, pour ce mémoire, le pourcentage de sol imperméable a directement été mesuré et non pas approximé sur base de l'utilisation des sols. Cela a permis d'obtenir une valeur plus fine sans faire l'hypothèse qu'une même catégorie d'utilisation de sol induit une même imperméabilisation.

La seconde raison est que la diversité spécifique (et peut-être la diversité fonctionnelle) n'est pas nécessairement corrélée linéairement avec le taux d'imperméabilisation des sols. En effet, comme le souligne Wenzel et al. (2020), une forte richesse spécifique pourrait être obtenue à un taux d'imperméabilisation moyen, car correspondant à des banlieues plus accueillantes pour les abeilles que les milieux agricoles (faible imperméabilisation) ou les centres urbains (forte imperméabilisation).

À l'opposé, les concentrations en plomb et en manganèse semblent être les acteurs principaux causant les différences de diversité spécifique et fonctionnelle, particulièrement en milieux urbains. Ces dernières sont corrélées à une diminution du nombre d'espèces total et des groupes fonctionnels communs. Étonnamment, ces corrélations semblent dépendre du milieu. En effet, leur significativité et leur intensité sont plus prononcées en milieux urbains (de l'ordre de 2 à 3 fois plus), et sont moindres, si le milieu n'est pas considéré ou si les milieux non urbains sont considérés seuls. Aussi, les différences de températures entre le jour et la nuit sont un acteur notable, impactant positivement le nombre d'espèces totales, mais uniquement dans le cas des milieux urbains, montrant là encore une dépendance avec ces milieux.

À propos des corrélations négatives observées, peu de recherches ont déjà été effectuées à l'échelle communautaire (Shi et al., 2023), mais il est possible que la présence de plomb et de manganèse soit défavorable à certains groupes fonctionnels d'abeilles, selon leur degré de résistance à ces métaux. Les connaissances actuelles s'accordent partiellement avec les résultats observés. En effet, Shi et al. (2023) montre une diminution du nombre d'espèces corrélée aux concentrations en métaux dans le sol, mais note une absence d'effet sur l'abondance. Morón et al. (2011) ont aussi constaté une diminution du nombre d'espèces associées à la concentration en métal, mais cette fois, y compris en termes d'abondance. Enfin, comme le souligne Gekière et al. (2023), les métaux lourds sont considérés par les spécialistes comme l'une des causes majeures du déclin des bourdons en Europe. De plus, des résultats plus récents tendent à montrer que de multiples genres d'abeilles seraient impactés. Concernant l'impact des métaux sur la diversité fonctionnelle, je n'ai pas pu trouver d'étude confirmant ou contre disant le lien entre le plomb et le manganèse avec la diversité fonctionnelle.

Plus d'études existent à l'échelle de l'espèce. Ainsi, le plomb et le manganèse ont montré des impacts néfastes sur l'apprentissage et le développement larvaire des abeilles domestiques (Ben-Shahar, 2018 ; Monchanin et al., 2021). De même chez les bourdons, l'exposition à des métaux tels que l'arsenic, le cadmium, le chrome et le plomb, même à de faibles concentrations, ont montré des impacts négatifs sur la croissance des colonies et à augmenter la mortalité des couvains (Scott et al., 2022 ; Sivakoff et al., 2020). Aussi, les métaux lourds pourraient impacter indirectement les individus, en influençant le type de communauté végétale présente. En effet, il semble qu'une augmentation des concentrations de métaux dans le sol, entraîne une dégradation de la communauté végétale présente (Alsherif et al., 2022 ; Hernández & Pastor, 2008), et donc une diminution des ressources nutritives pour les abeilles.

Par conséquent, bien que plus de recherches sont nécessaires pour confirmer les corrélations observées, et déterminer la façon exacte dont ces variables sont corrélées, les résultats obtenus semblent cohérents au vu des connaissances actuelles.

Plusieurs choses à propos de la corrélation positive entre les différences de températures et la diversité spécifique sont à noter. Tout d'abord, dans le jeu de données environnementales, les variations de température sont significativement différentes entre milieux urbains et non urbains, mais généralement plus grands dans ces premières. Ensuite, concernant l'interprétation de la corrélation a proprement dit, une différence de température jour/nuit plus importante en milieu urbain, associé au fait qu'ils tendent à être des milieux plus sec (Jin et al., 2005 ; Underwood, 2019), pourrait correspondre aux conditions environnementales favorables à une grande diversité d'abeilles. En effet, une bien plus grande diversité d'espèces d'abeilles est rencontrée dans les milieux xériques (Orr et al., 2021). Ceci pourrait expliquer pourquoi une corrélation positive est observée. Toutefois, les relations entre températures et diversité spécifique en abeilles demeurent ambiguës. Plus précisément Papanikolaou et al. (2016) qui ont réalisé une étude dans la campagne allemande, ont trouvé qu'une augmentation des températures moyennes diminuait fortement le nombre d'espèces d'abeilles. Cette diminution était toutefois plus marquée en absence de milieux semi-naturel pour la tamponner. À l'inverse Geppert et al. (2022) ont quant à eux trouvé un effet positif des températures moyennes sur la diversité spécifique en abeilles urbaines (Rome). Par conséquent, à l'instar des concentrations en métal, plus de recherches sont nécessaire pour confirmer ou infirmer cette observation.

Enfin, les différences de significativité et d'intensité des corrélations observées pourraient trouver leur origine dans un effet « cocktail ». En effet, les milieux urbains étant souvent très perturbés et soumis simultanément à de multiples types de pollutions, ces différents facteurs pourraient interagir l'un avec l'autre et induire des effets plus intenses ou non observés dans un contexte non urbain (Holmstrup et al., 2010). Ce type de synergies a déjà été observé notamment entre le cadmium, le plomb, l'arsenic et le cuivre, chez l'abeille domestique (Di et al., 2020 ; Monchanin, Drujon, et al., 2021). Plus généralement, il est attendu que les différentes pollutions en milieux urbains telles que les pesticides, les métaux lourds et les particules fines, présentent des synergies qui pourraient amplifier leurs effets singuliers (Feldhaar & Otti, 2020).

Pour toutes ces conclusions, il convient d'ajouter que plusieurs facteurs qui pourraient potentiellement impacter les résultats n'ont pas été pris en compte. Tout d'abord, l'intégralité des combinaisons pour déterminer le meilleur modèle n'ont pas été testées. Ensuite, les interactions entre variables, les méthodes d'échantillonnage et la biogéographie des sites n'ont pas non plus été prises en compte. Enfin, même les meilleurs modèles n'expliquent qu'une faible part de la variance observée entre les clusters. Par conséquent, il est probable que d'autres paramètres sont nécessaires pour expliquer plus précisément la communauté d'abeilles urbaines.

5.3. Variables urbaines impactant la diversité spécifique et fonctionnel non-linéairement

Les résultats obtenus tendent à invalider l'hypothèse de l'absence de relations non linéaire à l'exception de l'imperméabilisation des sols. En effet, les maximaux moyens de température, les différences de température entre le jour et la nuit, le nombre de particules fines, la concentration en arsenic et la concentration en plomb semblent posséder une corrélation non linéaire, bien que peu marquée. Ces corrélations sont présentes tant pour la diversité spécifique que fonctionnel, et dans un seul type de milieu à la fois, le plus souvent en milieux urbains. Aussi, contrairement à ce qui était attendu, l'imperméabilisation des sols ne présente pas de corrélation non linéaire.

La possibilité de relations non linéaire entre les pollutions et températures, et les diversités spécifiques et fonctionnelles tendent à être en accord avec la littérature. En effet, comme l'indiquent Sheldon et Dillon (2016) l'effet des températures est principalement non linéaire et les seuils thermiques sont omniprésents lorsque l'on s'intéresse à la physiologie des organismes. De plus, Wolkovich et al. (2021) souligne qu'utiliser des modèles non linéaires pour la température permet une meilleure sensibilité que des modèles linéaires. Par conséquent, la phase positive puis négative de l'effet des températures sur la diversité spécifique permettrait de réconcilier les deux conclusions opposées observées par Papanikolaou et al. (2016) et Geppert et al. (2022) expliqué dans le paragraphe précédent. De manière moins franche, il semble possible que les pollutions, dont notamment les métaux lourds, soient associé à des effets non linéaires. En effet, leur toxicité varie selon leur concentration (Gekière et al., 2023) ce qui implique un effet de seuil. Ce type d'effet de seuil a d'ailleurs déjà été observé chez les fourmis (Belskaya et al., 2019).

Plus généralement, des corrélations non linéaires entre l'environnement et la diversité en insectes ont déjà été supposées et constatées. En effet, Moroń et al. (2018) ont montré que la présence *Solidago canadensis* impacte négativement la diversité en pollinisateur, mais à partir d'un seuil donné. De même, Burdon et al. (2013) indique une perte non linéaire en Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera causé par des pollutions sédimentaires agricole dans les rivières. De plus, Ferrari et Polidori (2022) on put observer des effets non linéaires entre les variables environnementales et les abondances en groupes fonctionnels d'abeille. Pour terminer, Baert et al. (2017) souligne qu'il est attendu que des relations non linéaires émergent lorsque l'on s'intéresse à la biodiversité comme variables réponse.

Notons toutefois que la corrélation non linéaire obtenue avec les particules fines est contre-intuitive. Une corrélation semblable à celles observées pour les métaux était attendue. Il est dès lors possible que celle-ci soit indirectement corrélée à la diversité spécifique et fonctionnelle par une troisième variable non mesurée. Cette troisième variable serait quant à elle cohérente avec la corrélation obtenue.

Enfin, concernant les différences entre milieux urbains et non urbains, celles-ci pourraient provenir là encore d'un effet cocktail. Notons toutefois que comme dit précédemment peu d'études se sont intéressées aux effets des polluants sur les abeilles sauvages à l'échelle communautaire (Shi et al., 2023) et parmi elles aucune n'a considéré de potentiels effets non linéaires. Par conséquent il est nécessaire de rester prudent sur l'interprétation de ces résultats. D'autant plus que des facteurs pouvant influencer sur les résultats n'ont pas été pris en compte. C'est notamment le cas des interactions entre variables, des méthodes d'échantillonnage et la biogéographie des sites d'étude. Enfin, une grande part de la variance reste non expliquée, soulignant que des modèles additif généralisé univarié n'explique que partiellement la diversité spécifique et fonctionnel en milieux urbains.

5.4. Groupes fonctionnels favorisé et défavorisé en milieux urbains

Les résultats confirment l'hypothèse d'un filtre écologique en milieu urbain, et d'une prédominance d'espèces présentant une plus grande flexibilité écologique. En effet, en excluant les catégories avec des rapports de cotes influencés par leur faible nombre d'observations (moins de 1000), les espèces s'adaptant le mieux aux conditions urbaines possèderaient les caractéristiques suivantes : capacité à nicher à la fois au-dessus et en dessous du sol, régime alimentaire généraliste, taille moyenne, tendance au cleptoparasitisme, aptitude à creuser dans le sol ou à utiliser des cavités existantes, forte pilosité et temps avant la stupeur thermique (THS) élevé. Cette combinaison de traits écologiques permettrait à cette espèce « idéale » d'être 8,54 fois plus présente en milieux urbains qu'en milieux non urbains. La combinaison des traits écologiques lui permettrait d'être plus flexible et de s'adapter plus facilement aux milieux urbains qui présentent des conditions environnementales et des ressources variables dans le temps et en qualité (Collins et al., 2024 ; Prendergast et al., 2022).

À l'inverse, les espèces moins flexibles ou ayant des besoins en ressources plus rares en milieux urbains sont désavantagées dans ces environnements. Ainsi, les espèces nichant exclusivement dans le sol, spécialistes, de petite taille, eusociales facultatives ou inquilines facultatives, creusant uniquement dans le sol, et possédant une pilosité faible et un THS bas, ont une probabilité de présence moins élevée dans les milieux urbains par rapport aux milieux non urbains. Cette combinaison de traits écologiques suggérerait que l'espèce « non-idéale » serait environ 18,5 fois moins présente en milieux urbains qu'en milieux non urbains.

Enfin, parmi l'ensemble des traits étudiés, ceux associés à la nidification présentent les rapports de cotes extrêmes. Cela suggère que ces traits sont particulièrement impactés par l'urbanisation, soulignant l'importance des sites de nidification dans la mise en place du filtre écologique urbains.

Nidification

La prévalence d'espèces capables de nicher à la fois au-dessus et sous le sol, en utilisant des cavités existantes ou en les creusant, leur permettrait d'exploiter toutes les opportunités de nidification dans un paysage globalement hostile. Ce groupe fonctionnel polyvalent peut ainsi tirer parti des hôtels à insectes, des cavités dans les murs ou les barrières lorsque le sol n'est pas adapté. Inversement, si le sol est plus propice et disponible pour la nidification, ces espèces peuvent également en profiter (Prendergast et al., 2022).

Jusqu'à présent, la nidification était abordée de manière binaire, distinguant d'un côté les espèces nidifiant dans le sol et de l'autre celles nichant au-dessus du sol (Buchholz et al., 2020 ; Prendergast et al., 2022). Cette approche dichotomique a produit des résultats ambivalents, montrant parfois une préférence pour les premières, mais le plus souvent pour les secondes, sans permettre d'aboutir à un consensus absolu (Alves-dos-Santos, 2003 ; Benjamin et al., 2014 ; Buchholz et al., 2020 ; Cane et al., 2005 ; Matteson et al., 2008 ; Rolon et Cilla, 2012 ; Roulston et Goodell, 2011). Toutefois, le niveau intermédiaire a toujours été omis. Cela influençait probablement les résultats obtenus précédemment.

La prise en compte de cette catégorie supplémentaire d'espèces flexibles dans leurs habitudes de nidification pourrait donc apporter un nouvel éclairage sur l'impact de l'urbanisation en termes de nidification chez les abeilles sauvages.

Lectisme

Les espèces d'abeilles prospérant en milieu urbain ont tendance à être plus polylectiques. Cette caractéristique est probablement liée à la rareté de la flore native en ville, dont les espèces oligolectiques sont davantage dépendantes. Les espèces polylectiques peuvent vraisemblablement s'adapter plus facilement aux ressources disponibles, qu'il s'agisse de la flore native résiduelle ou de la flore exotique particulièrement présente en milieu urbain (Wenzel et al., 2020).

Cette flexibilité dans le choix des ressources florales confère un avantage adaptatif significatif dans les environnements urbains, caractérisés par une diversité floristique modifiée et souvent réduite par rapport aux milieux naturels (Banaszak-Cibicka and Zmihorski, 2012; Bergerot et al., 2010; Geslin et al., 2013; Wray and Elle, 2015). Les abeilles polylectiques peuvent ainsi exploiter une gamme plus large de plantes pour leur alimentation et celle de leur progéniture, augmentant leurs chances de survie et de reproduction dans ces habitats transformés.

Ces résultats corroborent les conclusions de précédentes études sur l'adaptation des pollinisateurs aux milieux urbains. Ils soulignent l'importance de la plasticité alimentaire comme facteur de résilience face aux changements induits par l'urbanisation sur les communautés végétales.

Taille

À l'instar de la nidification, le niveau intermédiaire semble particulièrement favorisé en milieux urbains en ce qui concerne la taille des abeilles. En effet, ce sont les abeilles de taille moyenne qui semblent tirer le meilleur parti des environnements urbains. Une explication plausible est qu'une taille intermédiaire permet une distance de recherche de nourriture suffisante dans un milieu très fragmenté (EVERRARS et al., 2018), tout en limitant les dépenses énergétiques liées à une grande taille (MÜLLER et al., 2006).

Dans les études précédentes, la taille des abeilles était généralement catégorisée de manière binaire, soit comme grande, soit comme petite. Cette approche dichotomique a produit des résultats fluctuants qui ne permettaient pas d'aboutir à un consensus définitif (BUCHHOLZ et al., 2020 ; PRENDERGAST et al., 2022). L'intégration d'un niveau intermédiaire semble offrir une perspective plus nuancée. Elle concilie à la fois les arguments en faveur des abeilles de petite taille et ceux en faveur des abeilles de grande taille, tout en atténuant les limitations associées à ces deux extrêmes.

Cette observation souligne l'importance d'adopter une approche plus fine dans l'analyse des traits morphologiques des pollinisateurs en milieu urbain. Les abeilles de taille moyenne pourraient représenter un compromis optimal, entre la capacité à parcourir des distances suffisantes pour exploiter les ressources dispersées en ville, et l'efficacité énergétique nécessaire dans un environnement où les ressources peuvent être moins abondantes ou plus éparses (BANASZAK-CIBICKA and ZMIHORSKI, 2012; GESLIN et al., 2016; HINNERS et al., 2012; MARTINS et al., 2013; MERCKX et al., 2018).

Socialité

On observe une plus grande abondance d'espèces cleptoparasites en milieu urbain en comparaison des milieux non-urbains. Il est possible que ces espèces profitent d'une plus grande densité de nids de leurs hôtes, induite par le manque de zones de nidification ou par des aménagements anthropiques favorisant cette densification, telles que les hôtels à insectes.

Jusqu'à présent, les différentes études tendaient plutôt à montrer une baisse du nombre d'espèces cleptoparasites en milieux urbains (Cane et al., 2005 ; Fortel et al., 2014 ; Holzschuh et al., 2010 ; Loyola et Martins, 2006 ; SteffanDewenter et Schiele, 2008 ; Tschardt et al., 2002). Mais des niveaux intermédiaires d'urbanisation ont déjà montré une hausse de ce type d'espèces (Fortel et al., 2014 ; Zajdel et al., 2021). De plus, une corrélation positive entre le parasitisme et la complexité du paysage a déjà été observée, mais dans un paysage agricole (Tobajas et al., 2020). Le paysage urbain est justement caractérisé par une forte hétérogénéité spatiale (Kaluza et al., 2016). Par conséquent, il est difficile d'être catégorique sur le type de socialité principalement favorisé en ville.

Des investigations supplémentaires sont nécessaires pour déterminer si la tendance observée est caractéristique des cleptoparasites dans leur ensemble ou si seulement certaines espèces cleptoparasites sont favorisées. Il est par exemple possible que les espèces cleptoparasites ayant un large panel d'hôtes potentiels soient favorisées. Une autre possibilité est qu'elle parasite un hôte nettement plus présent en milieu urbain, ce qui expliquerait leur plus grand nombre dans ces milieux.

Pilosité

Il semble qu'en milieu urbain, les abeilles aient tendance à être plus velues. Ces résultats sont, à ma connaissance, les premiers à indiquer un filtre écologique s'appliquant sur la pilosité des abeilles urbaines. Bien qu'il soit difficile d'émettre une explication définitive pour cette observation, car la pilosité est un trait nouvellement étudié dans ce contexte, plusieurs hypothèses peuvent être avancées.

La première possibilité est que des individus plus velus ont tendance à pouvoir collecter plus de pollen (Alarcón, 2010). Cela leur permettrait d'économiser des allers-retours dans un environnement où les ressources peuvent être dispersées et éloignées du site de nidification. Cette efficacité accrue dans la collecte de pollen pourrait représenter un avantage adaptatif significatif dans les paysages urbains fragmentés (Evrars et al., 2018).

Une autre hypothèse est que les individus plus velus souffriraient moins des fortes chaleurs et de la dessiccation. Bien que cette observation n'ait pas encore été spécifiquement étudiée chez les abeilles, Botsch et al. (2024) ont fait l'hypothèse que la pilosité chez *Bombus impatiens* pourrait permettre de réduire la perte d'eau cuticulaire. De plus, chez d'autres insectes comme les fourmis et les carabes, une plus forte pilosité est associée à une augmentation de la résistance thermique et à la dessiccation (Buxton et al., 2021 ; Williamson et al., 2022). Ces observations dans d'autres groupes proches renforcent la plausibilité de cette hypothèse pour les abeilles urbaines.

Par conséquent, les résultats observés sont cohérents avec les connaissances actuelles sur le rôle de la pilosité chez les insectes. Toutefois, il est important de noter que des études traitant plus spécifiquement ce sujet sont nécessaires pour confirmer ou infirmer les hypothèses associées à cette observation. Elles permettraient aussi de caractériser plus précisément le rôle écologique de la pilosité chez les abeilles en général. De plus, les mesures de pilosité n'ont pas été standardisées selon la taille de l'individu bien qu'une allométrie semble être présente (Lemaire S., 2024, résultats non publiée)

Résistance thermique

Enfin, concernant la résistance thermique, les abeilles urbaines ont tendance à posséder un temps avant la stupeur thermique (THS) plus important que celles vivant en milieu non urbain. Similairement à la pilosité, la résistance thermique, et plus particulièrement le THS, est un nouveau trait écologique étudié dans ce contexte. Par conséquent, un recul plus important est nécessaire pour comprendre l'étendue du rôle écologique qu'il joue.

Toutefois, les résultats observés sont en accord avec une étude précédente concluant que les abeilles urbaines possédaient une plus grande résistance thermique (Hamblin et al., 2017). Cette observation a été également confirmée dans des clades voisins tels que les Formicidae (Angilletta et al., 2007) et les Carabidae (Piano et al., 2017).

Un THS plus important chez les abeilles urbaines pourrait être issue des conditions thermiques particulières des villes, notamment les îlots de chaleur urbains (Hamblin et al., 2017). Cette caractéristique permettrait aux abeilles de maintenir leur activité plus longtemps dans des conditions de températures élevées, leur conférant potentiellement un avantage dans l'exploitation des ressources en milieu urbain.

Cependant, il est important de souligner que davantage d'études sont nécessaires pour confirmer ou infirmer cette tendance.

Globalement, il semble que les résultats s'accordent avec les hypothèses précédemment émises dans la littérature. Cependant, il convient de rester prudent dans l'interprétation de ces données. En effet, lors de l'analyse, le calcul des rapports de cotes supposait l'indépendance des traits écologiques entre eux. Cette supposition est, dans les faits, inexacte. Par conséquent, les valeurs obtenues pour les types "idéal" et "non-idéal" sont certainement sur- et sous-estimées respectivement. Toutefois, la nature qualitative de ces types devrait rester valide. De plus comme le souligne N. M. Williams et al. (2010), l'analyse individuelle des traits écologiques selon l'environnement reste un bon point de départ pour caractériser les relations existantes.

Aussi, il est possible que la combinaison des traits du type « idéal » ne se retrouve pas dans la nature. Toutefois, Parmi les combinaisons existantes, et dans les limites de complétude du jeu de données, *Bombus pratorum*, *Osmia cornuta* et *Osmia bicornis* montre des combinaisons de traits favorables aux milieux urbains. Ces mêmes espèces ont été retrouvées abondamment lors des collectes pour l'établissement de la liste rouge bruxelloise des abeilles sauvages, particulièrement *Bombus pratorum* qui a été la 9^e espèce la plus collectée (Vereecken et al., 2022). Cette concordance tend à soutenir les résultats obtenues.

Il est également important de noter que les traits écologiques peuvent présenter une variabilité intraspécifique importante, que ce soit en raison du dimorphisme sexuel ou de l'existence de sous-populations régionales. D'ailleurs, dans le cadre de ce mémoire, seuls les traits écologiques des femelles ont été mesurés. Par conséquent, des réponses non homogènes d'une espèce à l'urbanisation sont possibles et même probables (Wong et al. 2019).

6. Conclusion, limites et perspectives

Globalement, un effet négatif de l'urbanisation sur la diversité spécifique et fonctionnelle des communautés d'abeilles sauvages est observé, avec un effet plus prononcé sur la diversité fonctionnelle. Contrairement aux études antérieures qui soulignaient l'imperméabilisation des sols comme facteur principal de ce déclin, les résultats pointent vers les pollutions du sol, particulièrement au plomb et au manganèse, comme acteurs majeurs de cette diminution des diversités.

L'effet plus marqué en zone urbaine pourrait s'expliquer par un "effet cocktail" encore mal caractérisé, où les polluants interagiraient de manière synergique (Holmstrup et al., 2010). De plus, l'observation d'effets non linéaires avec des seuils pour les pollutions et les températures souligne la complexité des interactions entre les abeilles et leur environnement urbain.

Les résultats confirment l'hypothèse du milieu urbain agissant comme filtre écologique, favorisant des groupes fonctionnels présentant une plus grande flexibilité et une moindre dépendance aux ressources rares en ville. Notamment, pour la première fois, il est mis en évidence un impact potentiel de l'urbanisation sur la pilosité et la résistance thermique des communautés d'abeilles urbaines.

Aussi, une conclusion importante et qu'il est préférable de considérer des niveaux intermédiaires dans l'analyse des traits écologiques, plutôt qu'une simple catégorisation binaire. Cette approche a permis de clarifier le rôle de la taille des abeilles et des stratégies de nidification dans l'adaptation au milieu urbain, des aspects jusqu'alors ambigus dans la littérature (Banaszak-Cibicka & Żmihorski, 2012).

Cependant, ces tendances doivent être interprétées avec prudence. Les villes sont des environnements complexes et hétérogènes, et les communautés locales peuvent être influencées par des caractéristiques propres à chaque ville (Grimm et al., 2008). De plus, même les meilleurs modèles n'expliquent qu'une partie de la variabilité observée, sans prendre en compte les effets combinés des différentes variables.

Ces résultats ouvrent de nouvelles perspectives de recherche. Il serait particulièrement pertinent de caractériser plus précisément les mécanismes par lesquels les concentrations en manganèse et en plomb affectent les communautés d'abeilles sauvages, un aspect jusqu'ici peu exploré. De même, les variations d'effets des métaux et des températures sur les communautés méritent des investigations plus approfondies. En attendant de futures études, ces résultats peuvent déjà orienter des politiques d'aménagement urbain et de contrôle de la pollution. La promotion d'une flore native, d'espaces verts moins perturbés, et de surfaces perméables abondantes et peu polluées en métaux lourds pourrait

Contribuer à atténuer l'impact du filtre urbain sur les abeilles n'ayant pas les traits écologiques adaptés (Matteson et al., 2013).

7. Annexes

7.1. Tableau récapitulatif des variables d'urbanisation

Variables paysagères	Origines	Echelle spatiales	Echelles temporelles	Méthodes de calcule
Densité de population (Hab/km ²)	Commission européenne, Centre commun de recherche (CCR) (2015) : GHS-POP R2015A - GHS population grid, derived from GPW4, multitemporal (1975, 1990, 2000, 2015) - OBSOLETE RELEASE. Commission européenne, Centre commun de recherche (CCR) [Dataset] PID : http://data.europa.eu/89h/jrc-ghsl-ghs_pop_gpww4_globe_r2015a	250 mètres	2015	Moyenne des valeurs dans un buffer de 500 mètres.
Pourcentage de sols imperméables	Bâti imperméable 2018 (raster 10 m et 100 m), Europe, trisannuel, https://doi.org/10.2909/3e412def-a4e6-4413-98bb-42b571afd15e	10 mètres	2018	Moyenne des valeurs dans un buffer de 500 mètres.
Moyenne des différences de températures (jour/nuit par temps clair) quotidiennes de l'air près du sol, pour la période d'activité des abeilles	Yao, R., Wang, L., Huang, X., Cao, Q., Wei, J., He, P., ... & Wang, L. (2023). Global seamless and high-resolution temperature dataset (GSHTD), 2001–2020. <i>Remote Sensing of Environment</i> , 286, 113422.	1000 mètres	2001-2020 (de Mars-Septembre)	Moyenne des différences de température journalières de Mars-septembre 2001 à Mars-septembre 2020, suivie d'une moyenne des valeurs dans un buffer de 500 mètres
Moyenne des différences de températures	Yao, R., Wang, L., Huang, X., Cao, Q., Wei, J., He, P., ... & Wang, L. (2023). Global seamless and high-resolution	1000 mètres	2001-2020	Moyenne des différences de température journalières de 2001 à

(jour/nuit par temps clair) quotidiennes de l'air près du sol	temperature dataset (GSHTD), 2001–2020. <i>Remote Sensing of Environment</i> , 286, 113422.			2020, suivie d'une moyenne des valeurs dans un buffer de 500 mètres
Moyenne des Températures maximales quotidiennes de l'air près du sol	Zhang, T., Zhou, Y., Zhao, K., Zhu, Z., Chen, G., Hu, J., and Wang, L.: A global dataset of daily near-surface air temperature at 1-km resolution (2003–2020), <i>Earth Syst. Sci. Data Discuss.</i> [preprint], https://doi.org/10.5194/essd-2022-233 , in review, 2022.	1000 mètres	2008-2020	Moyenne des valeurs journalières maximales de 2008 à 2020, suivie d'une moyenne des valeurs dans un buffer de 500 mètres
Nombre d'espèces végétales maximales	Cai, L., Kreft, H., Taylor, A., Denelle, P., Schrader, J., Essl, F., van Kleunen, M., Pergl, J., Pyšek, P., Stein, A., Winter, M., Barcelona, J.F., Fuentes, N., Inderjit, , Karger, D.N., Kartesz, J., Kuprijanov, A., Nishino, M., Nickrent, D., Nowak, A., Patzelt, A., Pelsler, P.B., Singh, P., Wieringa, J.J. et Weigelt, P. (2023), Global models and predictions of plant diversity based on advanced machine learning techniques. <i>New Phytol</i> , 237 : 1432-1445. https://doi.org/10.1111/nph.18533	Hexagones de 7774 km ²	2022	Extraction des valeurs aux centres des clusters
Variables paysagères	Origines	Echelles spatiales	Echelles temporelles	Méthodes de calcul
Concentration en métaux lourds (mg/kg de terre) : incluant As, Cd, Cr, Cu, Hg, Pb, Mn, Sb, Co et Ni	Commission européenne, Centre commun de recherche (CCR) (2018) : Cartes des métaux lourds dans les sols de l'UE, basées sur les données LUCAS 2009 HM. Commission européenne, Centre commun de recherche (CCR) [Dataset] PID : http://data.europa.eu/89h/jrc-esdac-118	1000 mètres	2009	Moyenne des valeurs dans un buffer de 500 mètres.

Particules de 2,5µm par million au sol (PPM 2.5)	Shen, S. Li, C. van Donkelaar, A. Jacobs, N. Wang, C. Martin, R. V.: Enhancing Global Estimation of Fine Particulate Matter Concentrations by Including Geophysical a Prior Information in Deep Learning. (2024) ACS ES&T Air. DOI: 10.1021/acsestair.3c00054	0.01° * 0.01°	2008 à 2018	Moyenne des valeurs de 2008 à 2018, suivie d'une moyenne des valeurs dans un buffer de 500 mètres.
Concentration en dioxyde d'azote (NO ₂) au sol (µg/m ³)	<i>NO2, European air quality data, (interpolated data).</i> (2023, août 21). https://www.eea.europa.eu/en/datahub/datahubitem-view/34bd02bf-be87-4122-b9a2-1e846c27a786?activeAccordion=1087825	1000 mètres	2011 à 2018	Moyenne des valeurs de 2011 à 2018, suivie d'une moyenne des valeurs dans un buffer de 500 mètres.
Concentration maximal en ozone au sol (particules par milliard)	DeLang MN, Becker JS, Chang KL, Serre ML, Cooper OR, Schultz MG, Schröder S, Lu X, Zhang L, Deushi M, Josse B, Keller CA, Lamarque JF, Lin M, Liu J, Marécal V, Strode SA, Sudo K, Tilmes S, Zhang L, Cleland SE, Collins EL, Brauer M, West JJ. Mapping Yearly Fine Resolution Global Surface Ozone through the Bayesian Maximum Entropy Data Fusion of Observations and Model Output for 1990-2017. Environ Sci Technol. 2021 Apr 20;55(8):4389-4398. doi: 10.1021/acs.est.0c07742. Epub 2021 Mar 8. PMID: 33682412.	0.1° * 0.1°	2008-2017	Moyenne des valeurs de 2011 à 2018, suivie d'une moyenne des valeurs dans un buffer de 500 mètres
Nombre d'espèces végétales estimées du sites	/	100 mètres	2017 à 2020	Nombre d'espèces végétales maximales * Pourcentage de biodiversité intacte
Pourcentage de biodiversité intacte (BII)	Hudson, Lawrence N., Tim Newbold, Sara Contu, Samantha LL Hill, Igor Lysenko, Adriana De Palma, Helen RP Phillips et al. "La base de données du projet	100 mètres	2017 à 2020	Moyenne des valeurs sur les trois années, suivie d'une moyenne des

	PREDICTS (projecting responses of ecological diversity in changing terrestrial systems)". Ecology and evolution 7, no. 1 (2017) : 145-188.			valeurs dans un buffer de 500 mètres.
--	--	--	--	---------------------------------------

7.3. Tableau récapitulatif des résultats des tests sur la diversité spécifique totale

NS : non-significatif / non-utilisé						
P : significatif positivement	Diversité spécifique totale					
N : significatif négativement (~ N : proche de la significativité)	GLM					
NA : non testé	Univarié		Multivarié		GAM	
NL : non linéaire	Urbains	Globale	Urbains	Globale	Urbains	Non-urbains
BII	NS	NS	NA	NA	NS	NS
Nombre d'espèce végétales supposé	NS	NS	NA	NA	NS	NS
Pourcentage de sol imperméable	NS	NS	NA	NA	NS	NS
Différence de température (jour/nuit par temps clair)	P	NS	P	NS	NS	NL
Maximaux moyens (°C)	NS	NS	NA	NA	NL	NS
Particule par million (2,5µm)	NS	NS	NA	NA	NL	NS
Arsenic	NS	NS	NA	NA	NL	NS
Cadmium	N	NS	NS	NS	NS	NS
Cobalt	NS	NS	NA	NA	NS	NS
Chrome	NS	NS	NA	NA	NS	NS
Mercuré	NS	NS	NA	NA	NS	NS
Manganèse	N	N	N	N	NS	NS
Plomb	N	N	N	~N	NL	NS
Antimoine	NS	NS	NA	NA	NS	NS

7.4. Tableau récapitulatif des résultats des tests sur le nombre de groupes fonctionnels communs

NS : non-significatif / non-utilisé	Diversité fonctionnel commune					
P : significatif positivement	Diversité fonctionnel commune					
N : significatif négativement (~ N : proche de la significativité)	GLM					
NA : non testé	Univarié		Multivarié		GAM	
NL : non linéaire	Urbains	Globale	Urbains	Globale	Urbains	Non-urbains
BII	NS	NS	NA	NA	NS	NS
Nombre d'espèce végétales supposé	NS	NS	NA	NA	NS	NS
Pourcentage de sol imperméable	NS	NS	NA	NA	NS	NS
Différence de température (jour/nuit par temps clair)	NS	NS	NA	NA	NS	NL
Maximaux moyens (°C)	NS	NS	NA	NA	NL	NS
Particule par million (2,5µm)	N	N	NS	NS	NL	NS
Arsenic	NS	NS	NA	NA	NL	NS
Cadmium	N	NS	NS	NS	NS	NS
Cobalt	NS	NS	NA	NA	NS	NS
Chrome	NS	NS	NA	NA	NS	NS
Mercuré	NS	NS	NA	NA	NS	NS
Manganèse	N	N	N	N	NS	NS
Plomb	N	N	N	~N	NL	NS
Antimoine	P	NS	NS	NS	NS	NS

8. Bibliographie

« Manuel d'écologie urbaine », Muratet A, Chiron F, Muratet M (nouvelle édition 2021), Editions les presses du réel, 120 pages

Acharya, R. S., Leslie, T., Burke, J., Naithani, K., Fitting, E., Loftin, K., & Joshi, N. K. (2024). Sheep grazing influences the abundance, diversity, and community composition of wild bees and other insects in livestock pastures. *Ecological Indicators*, 162, 111839.

Alarcón R (2010) Congruence between visitation and pollen-transport networks in a California plant-pollinator community. *Oikos* 119:35–44. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17694.x>

Alsherif, E. A., Al-Shaikh, T. M., & AbdElgawad, H. (2022). Heavy Metal Effects on Biodiversity and Stress Responses of Plants Inhabiting Contaminated Soil in Khulais, Saudi Arabia. *Biology*, 11(2), 164. <https://doi.org/10.3390/biology11020164>

and losers. *J. Insect Conserv.* 16, 331–343. <https://doi.org/10.1007/s10841-0119419-2>.

Angilletta, M. J., Wilson, R. S., Niehaus, A. C., Sears, M. W., Navas, C. A., & Ribeiro, P. L. (2007). Urban physiology : City ants possess high heat tolerance. *PLoS ONE*, 2(2), e258. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000258>

Antoine, C. M., & Forrest, J. R. (2021). Nesting habitat of ground-nesting bees : à review. *Ecological Entomology*, 46(2), 143-159.

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

Aumann, S., Kinigadner, J., Durán-Rodas, D., & Büttner, B. (2023). Driving Towards Car-Independent Neighborhoods in Europe : A Typology and Systematic Literature Review. *Urban Planning*, 8(3). <https://doi.org/10.17645/up.v8i3.6552>

Austin, A. J., & Gilbert, J. D. J. (2021). Solitary bee larvae prioritize carbohydrate over protein in parentally provided pollen. *Functional Ecology*, 35(5), 1069-1080. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13746>

Badiane, A., Ropars, L., Flacher, F., Schurr, L., Zakardjian, M., Affre, L., Deschamps-Cottin, M., Gachet, S., Robles, C., & Geslin, B. (2024). Urbanisation impacts the diversity, coloration, and body size of wild bees in a Mediterranean city. *Regional Environmental Change*, 24(2). <https://doi.org/10.1007/s10113-024-02199-3>

- Ballare, K. M., & Jha, S. (2020). Genetic structure across urban and agricultural landscapes reveals evidence of resource specialization and philopatry in the Eastern carpenter bee, *Xylocopa virginica* L. *Evolutionary Applications*, 14(1), 136-149. <https://doi.org/10.1111/eva.13078>
- Banaszak-Cibicka, W., & Dylewski, Ł. (2021). Species and functional diversity — A better understanding of the impact of urbanization on bee communities. *The Science Of The Total Environment*, 774, 145729. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145729>
- Banaszak-Cibicka, W., Zmihorski, M., 2012. Wild bees along an urban gradient: winners
- Bang, C., & Faeth, S. H. (2011). Variation in arthropod communities in response to urbanization : Seven years of arthropod monitoring in a desert city. *Landscape and Urban Planning*, 103, 383–399.
- BeeFall. (S. d.). <https://lmar116.shinyapps.io/BeeFall/>
- Belskaya, E., Gilev, A., Trubina, M., & Belskii, E. (2019). Diversity of ants (Hymenoptera, Formicidae) along a heavy metal pollution gradient : Evidence of a hump-shaped effect. *Ecological Indicators*, 106, 105447. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105447>
- Belsky, J., & Joshi, N. K. (2019). Impact of Biotic and Abiotic Stressors on Managed and Feral Bees. *Insects*, 10(8), 233. <https://doi.org/10.3390/insects10080233>
- Ben-Shahar, Y. (2018). The Impact of Environmental Mn Exposure on Insect Biology. *Frontiers In Genetics*, 9. <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00070>
- Bergerot, B., Fontaine, B., Renard, M., Cadi, A., Julliard, R., 2010. Preferences for exotic
- Bland, L., Bielby, J., Kearney, S., Orme, C., Watson, J., & Collen, B. (2017). Toward reassessing data-deficient species. *Conservation Biology*, 31. <https://doi.org/10.1111/cobi.12850>.
- Bland, L.M., Collen, B., Orme, C.D.L. and Bielby, J. (2015), Predicting the conservation status of data-deficient species. *Conservation Biology*, 29: 250-259. <https://doi.org/10.1111/cobi.12372>
- Botsch, J. C., Daniels, J. D., Bujan, J., & Roeder, K. A. (2024). Temperature influences desiccation resistance of bumble bees. *Journal Of Insect Physiology*, 104647. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2024.104647>
- Boutin, C., Strandberg, B., Carpenter, D., Mathiassen, S.K. and Thomas, P.J. 2014. Herbicide impact on non-target plant reproduction: What are the toxicological and ecological implications? *Environmental Pollution*, 185: 295-306.
- Brant, R. A., Arduser, M., & Dunlap, A. S. (2022). There must be a better way : A review of published urban bee literature and suggested topics for future study. *Landscape And Urban Planning*, 226, 104513. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2022.104513>

Brasil, S. N. R., Ayers, A. C., & Rehan, S. M. (2023). The effect of urbanisation and seasonality on wild bee abundance, body size and foraging efforts. *Ecological Entomology*, 48(4), 499-507. <https://doi.org/10.1111/een.13243>

Brons, M., Dijkstra, L., Ibáñez, J. N., & Poelman, H. (2022). Road Infrastructure in Europe : Road Length and Its Impact on Road Performance.

Buchholz, S., Egerer, M.H. Functional ecology of wild bees in cities: towards a better understanding of trait-urbanization relationships. *Biodivers Conserv* **29**, 2779–2801 (2020). <https://doi.org/10.1007/s10531-020-02003-8>

Buchholz, S., Gathof, A. K., Grossmann, A. J., Kowarik, I., & Fischer, L. K. (2020). Wild bees in urban grasslands : Urbanisation, functional diversity and species traits. *Landscape And Urban Planning*, 196, 103731. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2019.103731>

Burdine, J. D., & McCluney, K. E. (2019b). Differential sensitivity of bees to urbanization-driven changes in body temperature and water content. *Scientific Reports*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-38338-0>

Buxton, J. T., Robert, K. A., Marshall, A. T., Dutka, T. L., & Gibb, H. (2021). A cross-species test of the function of cuticular traits in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 31.

Calcagno V (2020). *_glmulti: Model Selection and Multimodel Inference Made Easy_*. R package version 1.0.8, <https://CRAN.R-project.org/package=glmulti> .

Cane, J. H. (2005). Bees, pollination, and the challenges of sprawl. In *Nature in fragments: the legacy of sprawl* (pp. 109-124). Columbia University Press.

Cane, J. H. and Sipes, S. 2006. Floral specialization by bees : analytical methodologies and a revised lexicon for oligolecty. In : Waser, N. and Ollerton, J. (eds.) *Plant-Pollinator Interactions : From Specialization to Generalization*. Univ. Chicago Press, 99-122.

Carper, A.L., L.S. Adler, P.S. Warren, and R.E. Irwin. 2014. Effects of suburbanization on forest bee communities. *Environmental Entomology*. <https://doi.org/10.1603/EN13078>.

Casanelles-Abella, J., Fontana, S., Fournier, B., Frey, D., & Moretti, M. (2022). Low resource availability drives feeding niche partitioning between wild bees and honeybees in a European city. *Ecological Applications*, 33(1). <https://doi.org/10.1002/eap.2727>

Chao A, Gotelli N, Hsieh T, Sander E, Ma K, Colwell R, Ellison A (2014). "Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies." *Ecological Monographs*, **84**, 45–67.

Choate, B.A., P.L. Hickman, and E.A. Moretti. 2018. Wild bee species abundance and richness across an urban–rural gradient. *Journal of Insect Conservation*. <https://doi.org/10.1007/s10841-018-0068-6>.

Clark, G., Moonen, T., & Nunley, J. (2018). Une histoire de nos villes by Greg Clark, Tim Moonen, Jake Nunley Economics. Une Histoire de Nos Villes. https://rack.sbhealthsource.org/public/1440284619_une_histoire_de_nos_villes_by_greg_clark_tim.html

Cohen, H., Egerer, M., Thomas, S., & Philpott, S. M. (2021). Local and landscape features constrain the trait and taxonomic diversity of urban bees. *Landscape Ecology*, 37(2), 583-599. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01370-z>

Cohen, H., L.C. Ponisio, K.A. Russell, S.M. Philpott, and Q.S. McFrederick. 2022b. Floral resources shape parasite and pathogen dynamics in bees facing urbanization. *Molecular Ecology*. <https://doi.org/10.1111/mec.16374>.

Cohen, H., M. Egerer, S.S. Thomas, and S.M. Philpott. 2022a. Local and landscape features constrain the trait and taxonomic diversity of urban bees. *Landscape Ecology*. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01370-z>.

Collins, C. M., Audusseau, H., Hassall, C., Keyghobadi, N., Sinu, P. A., & Saunders, M. E. (2024). Insect ecology and conservation in urban areas : An overview of knowledge and needs. *Insect Conservation And Diversity (Print)*, 17(2), 169-181. <https://doi.org/10.1111/icad.12733>

community composition in a fragmented ecosystem. *Landsc. Ecol.* 30, 261–272. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0121-0>.

Condé, S. and Richard, D. (cords.) 2002. The Mediterranean biogeographical region. In: Europe's biodiversity – biogeographical regions and seas. European Environment Agency Report No 1/2002.

Corbet, S. A., Bee, J., Dasmahapatra, K., Gale, S., Gorringe, E., La Ferla, B., Moorhouse, T., Trevail, A., Van Bergen, Y., & Vorontsova, M. (2001). Native or Exotic ? Double or Single ? Evaluating Plants for Pollinator-friendly Gardens. *Annals Of Botany*, 87(2), 219-232. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1322>

D' emares, F., Gibert, L., Creusot, P., Lapeyre, B., & Proffit, M. (2022). Acute ozone exposure impairs detection of floral odor, learning, and memory of honey bees, through olfactory generalization. *Science of The Total Environment*, 827, Article 154342.

Daijiang L. (2023). Calculate taxonomic, functional and phylogenetic diversity measures through Hill Numbers proposed by Chao, Chiu and Jost (2014), doi:10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540.

De L'environnement Ofev, O. F., A. Muler & C. Praz (2024). Liste rouge des abeilles. <https://www.bafu.admin.ch/bafu/fr/home/themes/biodiversite/publications/publications-biodiversite/liste-rouge-des-abeilles.html>

Dewaele, J., Barraud, A., Hellström, S. *et al.* A new exposure protocol adapted for wild bees reveals species-specific impacts of the sulfoximine insecticide sulfoxaflor. *Ecotoxicology* **33**, 546–559 (2024). <https://doi.org/10.1007/s10646-024-02750-2>

Di, N., Zhang, K., Hladun, K. R., Rust, M., Chen, Y., Zhu, Z., Liu, T., & Trumble, J. T. (2020). Joint effects of cadmium and copper on *Apis mellifera* forgers and larvae. *Comparative Biochemistry And Physiology Part C Toxicology & Pharmacology*, *237*, 108839. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2020.108839>

Donkersley, P., Rhodes, G., Pickup, R. W., Jones, K. C., & Wilson, K. (2014). Honeybee nutrition is linked to landscape composition. *Ecology and evolution*, *4*(21), 4195-4206.

Drossart, M., Rasmont, P., Vanormelingen, P., Dufrêne, M., Folschweiller, M., Pauly, A., ... & Michez, D. (2019). Belgian red list of bees. Presse universitaire de l'Université de Mons, Mons, Belgium.

E. Benjamin, F., R. Reilly, J., & Winfree, R. (2014). Pollinator body size mediates the scale at which land use drives crop pollination services. *Journal of Applied Ecology*, *51*(2), 440-449.

Elkamel, A. (2021). Pollutants—Focus on Solving Environmental Pollution Problems. *Pollutants*, *1*(1), 65. <https://doi.org/10.3390/pollutants1010006>

Erickson, E., Adam, S., Russo, L., Wojcik, V., Patch, H. M., & Grozinger, C. M. (2019). More Than Meets the Eye ? The Role of Annual Ornamental Flowers in Supporting Pollinators. *Environmental Entomology*, *49*(1), 178-188. <https://doi.org/10.1093/ee/nvz133>

European Environment Agency. (2022). Land take and land degradation in functional urban areas. Dans eea.europa.eu (No 17/2021). <https://doi.org/10.2800/714139>

Everaars, J., Settele, J., & Dormann, C. F. (2018). Fragmentation of nest and foraging habitat affects time budgets of solitary bees, their fitness and pollination services, depending on traits: results from an individual-based model. *PloS one*, *13*(2), e0188269.

Fattorini, S., Mantoni, C., De Simoni, L., & Galassi, D. M. (2017). Island biogeography of insect conservation in urban green spaces. *Environmental Conservation*, *45*(1), 1–10. <https://doi.org/10.1017/s0376892917000121>

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

Fauviau, A., Baude, M., Bazin, N., Fiordaliso, W., Fisogni, A., Fortel, L., ... & Henry, M. (2022). A large-scale dataset reveals taxonomic and functional specificities of wild bee communities in urban habitats of Western Europe. *Scientific Reports*, 12(1), 18866.

Felderhoff, J., Gathof, A. K., Buchholz, S., & Egerer, M. (2022). Vegetation complexity and nesting resource availability predict bee diversity and functional traits in community gardens. *Ecological Applications*, 33(2). <https://doi.org/10.1002/eap.2759>

Feldhaar, H., & Otti, O. (2020). Pollutants and Their Interaction with Diseases of Social Hymenoptera. *Insects*, 11(3), 153. <https://doi.org/10.3390/insects11030153>

Fenoglio, M. S., Rossetti, M. R., & Videla, M. (2020). Negative effects of urbanization on terrestrial arthropod communities : A meta-analysis. *Global Ecology And Biogeography*, 29(8), 1412-1429. <https://doi.org/10.1111/geb.13107>

Fetridge, E.D., J.S. Ascher, and G.A. Langellotto. 2008. The bee fauna of residential gardens in a suburb of New York City (Hymenoptera: Apoidea). *Annals of the Entomological Society of America* 101: 1067–1077. <https://doi.org/10.1603/0013-8746.101.6.1067>.

Filipiak, M. (2019). Key pollen host plants provide balanced diets for wild bee larvae : A lesson for planting flower strips and hedgerows. *Journal Of Applied Ecology*, 56(6), 1410-1418. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13383>

Finnell, L. M., and M. H. Koski. 2021. "A Test of Sensory Drive in Plant–Pollinator Interactions: Heterogeneity in the Signalling Environment Shapes Pollinator Preference for a Floral Visual Signal." *New Phytologist* 232: 1436–48. <https://doi.org/10.1111/nph.17631>.

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). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39601-8>

flowers do not promote urban life in butterflies. *Landsc. Urban Plan.* 96, 98–107. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.02.007>.

Fox J, Weisberg S (2019). *An R Companion to Applied Regression*, Third edition. Sage, Thousand Oaks CA. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/> .

Garbuzov, M., & Ratnieks, F. L. W. (2013). Quantifying variation among garden plants in attractiveness to bees and other flower-visiting insects. *Functional Ecology*, 28(2), 364-374. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12178>

Garbuzov, M., Alton, K., & Ratnieks, F. L. (2017). Most ornamental plants on sale in garden centres are unattractive to flower-visiting insects. *PeerJ*, 5, e3066. <https://doi.org/10.7717/peerj.3066>

Garbuzov, M., Samuelson, E. E. W., & Ratnieks, F. L. W. (2014). Survey of insect visitation of ornamental flowers in Southover Grange garden, Lewes, UK. *Insect Science*, 22(5), 700-705. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12162>

Gekière, A., Vanderplanck, M., & Michez, D. (2023). Trace metals with heavy consequences on bees : A comprehensive review. *The Science Of The Total Environment*, 895, 165084. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.165084>

Geppert, C., A. Cappellari, D. Corcos, V. Caruso, P. Cerretti, M. Mei, and L. Marini. 2023. Temperature and not landscape composition shapes wild bee communities in an urban environment. *Insect Conservation and Diversity* 16: 65–76. <https://doi.org/10.1111/ICAD.12602>.

Gérard, M., Marshall, L., Martinet, B., & Michez, D. (2020). Impact of landscape fragmentation and climate change on body size variation of bumblebees during the last century. *Ecography*, 44(2), 255-264. <https://doi.org/10.1111/ecog.05310>

Geslin, B., Féon, V. L., Folschweiller, M., Flacher, F., Carmignac, D., Motard, E., Perret, S., & Dajoz, I. (2016). The proportion of impervious surfaces at the landscape scale structures wild bee assemblages in a densely populated region. *Ecology And Evolution*, 6(18), 6599-6615. <https://doi.org/10.1002/ece3.2374>

Geslin, B., Féon, V. L., Folschweiller, M., Flacher, F., Carmignac, D., Motard, E., Perret, S., & Dajoz, I. (2016). The proportion of impervious surfaces at the landscape scale structures wild bee assemblages in a densely populated region. *Ecology And Evolution*, 6(18), 6599-6615. <https://doi.org/10.1002/ece3.2374>

Geslin, B., Gauzens, B., Thébault, E., Dajoz, I., 2013. Plant pollinator networks along a

Geslin, B., Le Feon, V., Folschweiller, M., Flacher, F., Carmignac, D., Motard, E., Perret, S., Dajoz, I., 2016. The proportion of impervious surfaces at the landscape scale structures wild bee assemblages in a densely populated region. *Ecol. Evol.* 6, 6599–6615. <https://doi.org/10.1002/ece3.2374>.

Ghisbain, G., Rosa, P., Bogusch, P., Flaminio, S., Divelec, R. L., Dorchin, A., Kasparek, M., Kuhlmann, M., Litman, J., Mignot, M., Müller, A., Praz, C., Radchenko, V. G., Rasmont, P., Risch, S., Roberts, S. P., Smit, J., Wood, T. J., Michez, D., & Reverté, S. (2023). The new annotated checklist of the wild bees of Europe (Hymenoptera : Anthophila). *Zootaxa*, 5327(1), 1-147. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5327.1.1>

Gill, R. J., & Raine, N. E. (2014). Chronic impairment of bumblebee natural foraging behaviour induced by sublethal pesticide exposure. *Functional Ecology*, 28(6), 1459-1471. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12292>

Girling, R. D., I. Lusebrink, E. Farthing, T. A. Newman, and G. M. Poppy. 2013. "Diesel Exhaust Rapidly Degrades Floral Odours Used by Honeybees." *Scientific Reports* 3: 1–5. <https://doi.org/10.1038/srep02779>.

Gordon, M., & David, S. (2014). *Urbanisation concepts and trends*. IIED Working Paper. IIED, London. <http://pubs.ied.org/10709IIED> ISBN 978-1-78431-063-9.

Goulson, D. (2013). REVIEW : An overview of the environmental risks posed by neonicotinoid insecticides. *Journal Of Applied Ecology*, 50(4), 977-987. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12111>

gradient of urbanisation. *PLoS One* 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063421> .

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

Grimm, N. B., Faeth, S. H., Golubiewski, N. E., Redman, C. L., Wu, J., Bai, X., & Briggs, J. M. (2008). Global change and the ecology of cities. *science*, 319(5864), 756-760.

Guenat, S., W.E. Kunin, A.J. Dougill, and M. Dallimer. 2019. Effects of urbanisation and management practices on pollinators in tropical Africa. *Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13270>.

H. Wickham. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, 2016.

Hahs, A. K., Fournier, B., Aronson, M. F. J., Nilon, C. H., Herrera-Montes, A., Salisbury, A. B., Threlfall, C. G., Rega-Brodsky, C. C., Lepczyk, C. A., La Sorte, F. A., MacGregor-Fors, I., MacIvor, J. S., Jung, K., Piana, M. R., Williams, N. S. G., Knapp, S., Vergnes, A., Acevedo, A. A., Gainsbury, A. M., . . . Moretti, M. (2023). Urbanisation generates multiple trait syndromes for terrestrial animal taxa worldwide. *Nature Communications*, 14(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-023-39746-1>

Hall, D. M., Camilo, G. R., Tonietto, R. K., Ollerton, J., Ahrné, K., Arduser, M., Ascher, J. S., Baldock, K. C. R., Fowler, R., Frankie, G., Goulson, D., Gunnarsson, B., Hanley, M. E., Jackson, J. I., Langellotto, G., Lowenstein, D., Minor, E. S., Philpott, S. M., Potts, S. G., . . . Threlfall, C. G. (2017). The city as a refuge for insect pollinators. *Conservation Biology*, 31(1), 24-29. <https://doi.org/10.1111/cobi.12840>

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. <https://doi.org/10.1007/s11252-018-0731-4>

Hamblin, A. L., Youngsteadt, E., López-Uribe, M. M., & Frank, S. D. (2017). Physiological thermal limits predict differential responses of bees to urban heat-island effects. *Biology Letters*, 13(6), 20170125. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0125>

Hartig F (2022). *_DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models_*. R package version 0.4.6, <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>.

heat waves, applied to bumblebees (*Bombus latreille*, 1802). *PLoS One* 10, 1–9.

Heinrich, B. (1993). *The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation*. Harvard University Press.

Hernández, A. J., & Pastor, J. (2008). Relationship between plant biodiversity and heavy metal bioavailability in grasslands overlying an abandoned mine. *Environmental Geochemistry And Health*, 30(2), 127-133. <https://doi.org/10.1007/s10653-008-9150-4>

Hinners, S.J., Kearns, C.A., Wessman, C.A., 2012. Roles of scale, matrix, and native habitat in supporting a diverse suburban pollinator assemblage. *Ecol. Appl.* 22, 1923–1935. <https://doi.org/10.1890/11-1590.1>.

Holmstrup, M., Bindesbøl, A., Oostingh, G. J., Duschl, A., Scheil, V., Köhler, H., Loureiro, S., Soares, A. M., Ferreira, A. L., Kienle, C., Gerhardt, A., Laskowski, R., Kramarz, P. E., Bayley, M., Svendsen, C., & Spurgeon, D. J. (2010). Interactions between effects of environmental chemicals and natural stressors : A review. *The Science Of The Total Environment*, 408(18), 3746-3762. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2009.10.067>

Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., & Tscharrntke, T. (2010). How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids?. *Journal of Animal Ecology*, 79(2), 491-500.

Hsieh T, Ma K, Chao A (2024). *iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity*. R package version 3.0.1, http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118591>

Hutton, B. (2013). *Planning sustainable transport*. Routledge.

In Insect Science, 52, 100922. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2022.100922>

Jaumann, S., Scudelari, R., & Naug, D. (2013). Energetic cost of learning and memory can cause cognitive impairment in honeybees. *Biology Letters*, 9(4), 20130149. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0149>

- Jin, M., Dickinson, R. E., & Zhang, D. (2005). The Footprint of Urban Areas on Global Climate as Characterized by MODIS. *Journal Of Climate*, 18(10), 1551-1565. <https://doi.org/10.1175/jcli3334.1>
- Johnson, M. T. J., & Munshi-South, J. (2017). Evolution of life in urban environments. *Science*, 358(6363). <https://doi.org/10.1126/science.aam8327>
- Jürgens, A., and M. Bischoff. 2016. "Changing Odour Landscapes: The Effect of Anthropogenic Volatile Pollutants on Plant–Pollinator Olfactory Communication." *Functional Ecology* 31: 56–64. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12774>.
- Kaluza, B. F., Wallace, H., Heard, T. A., Klein, A. M., & Leonhardt, S. D. (2016). Urban gardens promote bee foraging over natural habitats and plantations. *Ecology and evolution*, 6(5), 1304-1316.
- Kaluza, B. F., Wallace, H., Heard, T. A., Klein, A. M., & Leonhardt, S. D. (2016). Urban gardens promote bee foraging over natural habitats and plantations. *Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1002/ece3.1941>
- Kimoto, Chiho, et al. "Short-term responses of native bees to livestock and implications for managing ecosystem services in grasslands." *Ecosphere* 3.10 (2012): 1-19.
- Klaus, V. H., & Kiehl, K. (2021). A conceptual framework for urban ecological restoration and rehabilitation. *Basic And Applied Ecology*, 52, 82-94. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.02.010>
- Klein, A., Boreux, V., Fornoff, F., Mupepele, A., & Pufal, G. (2018). Relevance of wild and managed bees for human well-being. *Current Opinion In Insect Science*, 26, 82-88. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.02.011>
- Kocher, S. D., Mallarino, R., Rubin, B. E. R., Yu, D. W., Hoekstra, H. E., & Pierce, N. E. (2018). The genetic basis of a social polymorphism in halictid bees. *Nature Communications*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06824-8>
- Kovács-Hostyánszki, A., Batáry, P., & Báldi, A. (2010). Local and landscape effects on bee communities of Hungarian winter cereal fields. *Agricultural And Forest Entomology*, 13(1), 59-66. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2010.00498.x>
- Kruess, A., & Tscharrntke, T. (2002). Grazing Intensity and the Diversity of Grasshoppers, Butterflies, and Trap-Nesting Bees and Wasps. *Conservation Biology*, 16(6), 1570-1580. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01334.x>
- Kuhn, M. (2008). Building Predictive Models in R Using the caret Package. *Journal of Statistical*

- Laothawornkitkul, J., J. E. Taylor, N. D. Paul, and C. N. Hewitt. 2009. "Biogenic Volatile Organic Compounds in the Earth System." *New Phytologist* 183: 27–51. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02859.x>.
- Larson, R. N., Brown, J. L., Karels, T., & Riley, S. P. D. (2020). Effects of urbanization on resource use and individual specialization in coyotes (*Canis latrans*) in southern California. *PloS One*, 15(2), e0228881. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228881>
- Leonard, R. J., Pettit, T. J., Irga, P., McArthur, C., & Hochuli, D. F. (2019). Acute exposure to urban air pollution impairs olfactory learning and memory in honeybees. *Ecotoxicology*, 28(9), 1056-1062. <https://doi.org/10.1007/s10646-019-02081-7>
- Leonhardt, S. D., & Blüthgen, N. (2011). The same, but different : pollen foraging in honeybee and bumblebee colonies. *Apidologie*, 43(4), 449-464. <https://doi.org/10.1007/s13592-011-0112-y>
- Lhomme, P. (2009). L'inquinisme chez les bourdons. *Osmia*, 3, 17-22. <https://doi.org/10.47446/osmia3.6>
- Li, P., Ding, P., Feeley, K., Zhang, J., & Jiang, P. (2010). Patterns of species diversity and functional diversity of breeding birds in Hangzhou across an urbanization gradient. *Chinese Birds*, 1(1), 1-8. <https://doi.org/10.5122/cbirds.2009.0020>
- Lopez-Urbe, M., Morreale, S., Santiago, C., & Danforth, B. (2015). Nest Suitability, Fine-Scale Population Structure and Male-Mediated Dispersal of a Solitary Ground Nesting Bee in an Urban Landscape. *Plos One*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125719>
- Loyola, R. D., & Martins, R. P. (2006). Trap-nest occupation by solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in a forest urban remnant. *Neotropical Entomology*, 35, 41-48.
- Luna-Lucena, D., Moure-Oliveira, D., Ferreira, K. M., Lucena, D. A. A., Garófalo, C. A., Moraes, E. M., & Del Lama, M. A. (2017). High mitochondrial DNA diversity and lack of population structure in a solitary cavity-nesting bee in an urban landscape. *Biological Journal of the Linnean Society*, 121(3), 564–575. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blx019>
- MacGregor-Fors, I., Avendaño-Reyes, S., Bandala, V. M., Chacón-Zapata, S., Díaz-Toribio, M. H., González-García, F., Lorea-Hernández, F., Martínez-Gómez, J., De Oca, E. M., Montoya, L., Pineda, E., Ramírez-Restrepo, L., Rivera-García, E., Utrera-Barrillas, E., & Escobar, F. (2014). Multi-taxonomic diversity patterns in a neotropical green city : a rapid biological assessment. *Urban Ecosystems*, 18(2), 633-647. <https://doi.org/10.1007/s11252-014-0410-z>
- MacInnis, G., Normandin, E., & Ziter, C. D. (2023). Decline in wild bee species richness associated with honey bee (*Apis mellifera*L.) abundance in an urban ecosystem. *PeerJ*, 11, e14699. <https://doi.org/10.7717/peerj.14699>

MacKell, S., Elsayed, H., & Colla, S. (2023). Assessing the impacts of urban beehives on wild bees using individual, community, and population-level metrics. *Urban Ecosystems*, 26(5), 1209-1223. <https://doi.org/10.1007/s11252-023-01374-4>

Main, A. R., Webb, E. B., Goyne, K. W., Abney, R., & Mengel, D. (2021). Impacts of neonicotinoid seed treatments on the wild bee community in agricultural field margins. *Science Of The Total Environment*, 786, 147299. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147299>

Majewska, A., Denis, M., Krzysztofik, S., & Maria, C. M. (2022). The development of small towns and towns of well-being : Current trends, 30 years after the change in the political system, based on the Warsaw suburban area. *Land Use Policy*, 115, 105998. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2022.105998>

Martí-Henneberg, J. (2023). Creative Ways to apply Historical GIS. Dans Springer eBooks. <https://doi.org/10.1007/978-3-031-21731-9>

Martinet, B., Lecocq, T., Smet, J., Rasmont, P., 2015. A protocol to assess insect resistance to

Martinet, B., Zambra, E., Przybyla, K., Lecocq, T., Anselmo, A., Nonclercq, D., Rasmont, P., Michez, D., & Hennebert, E. (2020). Mating under climate change : Impact of simulated heatwaves on the reproduction of model pollinators. *Functional Ecology*, 35(3), 739-752. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13738>

Martinet, B., Zambra, E., Przybyla, K., Lecocq, T., Anselmo, A., Nonclercq, D., Rasmont, P., Michez, D., & Hennebert, E. (2020). Mating under climate change : Impact of simulated heatwaves on the reproduction of model pollinators. *Functional Ecology*, 35(3), 739-752. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13738>

Martins, A. C., Gonçalves, R. B., & Melo, G. A. (2013). Changes in wild bee fauna of a grassland in Brazil reveal negative effects associated with growing urbanization during the last 40 years. *Zoologia (Curitiba)*, 30, 157-176.

Martins, A.C., Goncalves, R.B., Melo, Ga R., 2013. Changes in wild bee fauna of a grassland in Brazil reveal negative effects associated with growing urbanization during the last 40 years. *Zoologia* 30, 157-176. <https://doi.org/10.1590/S198446702013000200006>.

Marx, W., Haunschild, R., & Bornmann, L. (2021). Heat waves : a hot topic in climate change research. *Theoretical And Applied Climatology*, 146(1-2), 781-800. <https://doi.org/10.1007/s00704-021-03758-y>

Matias, D. M. S., Leventon, J., Rau, A., Borgemeister, C., & Von Wehrden, H. (2016). A review of ecosystem service benefits from wild bees across social contexts. *Ambio*, 46(4), 456-467. <https://doi.org/10.1007/s13280-016-0844-z>

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.

Matteson, K. C., Grace, J. B., & Minor, E. S. (2013). Direct and indirect effects of land use on floral resources and flower-visiting insects across an urban landscape. *Oikos*, 122(5), 682-694.

McFrederick, Q. S., J. D. Fuentes, J. C. Kathilankal, and M. Lerda. 2009. "Effects of Air Pollution on Biogenic Volatiles and Ecological Interactions." *Oecologia* 160: 411–420. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1318-9>.

Meftaul, I. M., Venkateswarlu, K., Dharmarajan, R., Annamalai, P., & Megharaj, M. (2020). Pesticides in the urban environment : A potential threat that knocks at the door. *The Science Of The Total Environment*, 711, 134612. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134612>

Melchiorri, M., Pesaresi, M., Florczyk, A. J., Corbane, C., & Kemper, T. (2019). Principles and Applications of the Global Human Settlement Layer as Baseline for the Land Use Efficiency Indicator—SDG 11.3.1. *ISPRS International Journal Of Geo-information*, 8(2), 96. <https://doi.org/10.3390/ijgi8020096>

Melone, G. G., Stuligross, C., & Williams, N. M. (2024). Heatwaves increase larval mortality and delay development of a solitary bee. *Ecological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/een.13317>

Merckx, T., Kaiser, A., Van Dyck, H., 2018. Increased body size along urbanization gradients at both community and intraspecific level in macro-moths. *Glob. Change Biol. Bioenergy* 24, 3837–3848. <https://doi.org/10.1111/gcb.14151>.

Michener, C. (2007). *The Bees of the World*. Dans Johns Hopkins University Press eBooks. <https://doi.org/10.56021/9780801885730>

Michez, D., Rasmont, P., Terzo, M., & Vereecken, N. (2019). *Bees of Europe*.

Miller-Struttman, N. E., Geib, J. C., Franklin, J. D., Kevan, P. G., Holdo, R. M., Ebert-May, D., Lynn, A. M., Kettenbach, J. A., Hedrick, E., & Galen, C. (2015). Functional mismatch in a bumble bee pollination mutualism under climate change. *Science*, 349(6255), 1541-1544. <https://doi.org/10.1126/science.aab0868>

Mollie E. Brooks, Kasper Kristensen, Koen J. van Benthem, Arni Magnusson, Casper W. Berg, Anders Nielsen, Hans J. Skaug, Martin Maechler and Benjamin M. Bolker (2017). *glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling*. *The R Journal*, 9(2), 378-400. doi: 10.32614/RJ-2017-066.

Monchanin, C., Blanc-Brude, A., Drujont, E., Negahi, M. M., Pasquaretta, C., Silvestre, J., Baqué, D., Elger, A., Barron, A., Devaud, J., & Lihoreau, M. (2021). Chronic exposure to trace lead impairs

honey bee learning. *Ecotoxicology And Environmental Safety*, 212, 112008. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112008>

Monchanin, C., Drujon, E., Devaud, J., Lihoreau, M., & Barron, A. B. (2021). Metal pollutants have additive negative effects on honey bee cognition. *Journal Of Experimental Biology*. <https://doi.org/10.1242/jeb.241869>

Morais, A., Siqueira, M., Lemes, P., Maciel, N., Marco, P., & Brito, D. (2013). Unraveling the conservation status of Data Deficient species. *Biological Conservation*, 166, 98-102. <https://doi.org/10.1016/j.BIOCON.2013.06.010>.

Moroń, D., Grześ, I. M., Skórka, P., Szentgyörgyi, H., Laskowski, R., Potts, S. G., & Woyciechowski, M. (2011). Abundance and diversity of wild bees along gradients of heavy metal pollution. *Journal Of Applied Ecology*, 49(1), 118-125. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02079.x>

Moroń, D., Skórka, P., Lenda, M., Kajzer-Bonk, J., Mielczarek, Ł., Rozej-Pabijan, E., & Wantuch, M. (2018). Linear and non-linear effects of goldenrod invasions on native pollinator and plant populations. *Biological Invasions*, 21(3), 947-960. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1874-1>

Moss, E. D., & Evans, D. M. (2022). Experimental Climate Warming Reduces Floral Resources and Alters Insect Visitation and Wildflower Seed Set in a Cereal Agro-Ecosystem. *Frontiers In Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.826205>

Mouratidis, A., & Kehagia, F. (2014). On the Track of Road Evolution. *Journal Of Infrastructure Development*, 6(1), 1-15. <https://doi.org/10.1177/0974930614543047>

Müller, A., & Kuhlmann, M. (2008). Pollen hosts of western palaeartic bees of the genus *Colletes* (Hymenoptera : Colletidae) : the Asteraceae paradox. *Biological Journal Of The Linnean Society/Biological Journal Of The Linnean Society*, 95(4), 719-733. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01113.x>

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. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.01.023>

Murthy, J. S. V., Ramakrishna, B. G., Chellappan, M., & MT, R. (2024). Perspective Chapter : Wild Bees - Importance, Threats, and Conservation Challenges. Dans *IntechOpen eBooks*. <https://doi.org/10.5772/intechopen.1004403>

Nagamitsu, T., Inari, N., Matsumura, T., Nakamura, S., & Taki, H. (2023). Wild bee surveys across 60 years reveal remarkable reduction of bee abundance in urban green areas in northern Japan. *Ecological Research*, 39(1), 42-53. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12416>

Nieto, A. (2014). European red list of bees.

Papanikolaou, A. D., Kühn, I., Frenzel, M., & Schweiger, O. (2016). Semi-natural habitats mitigate the effects of temperature rise on wild bees. *Journal Of Applied Ecology*, 54(2), 527-536. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12763>

Papanikolaou, A. D., Kühn, I., Frenzel, M., Kuhlmann, M., Poschlod, P., Potts, S. G., Roberts, S. P. M., & Schweiger, O. (2017). Wild bee and floral diversity co-vary in response to the direct and indirect impacts of land use. *Ecosphere*, 8(11). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2008>

Pardee, G.L., and S.M. Philpott. 2014. Native plants are the bee's knees: Local and landscape predictors of bee richness and abundance in backyard gardens. *Urban Ecosystems*. <https://doi.org/10.1007/s11252-014-0349-0>.

Park, M. G., Blitzer, E. J., Gibbs, J., Losey, J. E., & Danforth, B. N. (2015). Negative effects of pesticides on wild bee communities can be buffered by landscape context. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1809), 20150299.

Park, M. G., Blitzer, E. J., Gibbs, J., Losey, J. E., & Danforth, B. N. (2015). Negative effects of pesticides on wild bee communities can be buffered by landscape context. *Proceedings - Royal Society. Biological Sciences/Proceedings - Royal Society. Biological Sciences*, 282(1809). <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0299>

Pausas, J.G. and Abdel Malak, D. 2004. Spatial and temporal patterns of fire and climate change in the eastern Iberian Peninsula (Mediterranean Basin). In: Arianoutsou, M. and Papanastasis, V.P. (eds.). *Ecology, Conservation and Management of Mediterranean Climate Ecosystems of the World*. MEDECOS 10th International Conference, Rhodes, Greece. Millpress: The Netherlands.

Perpiña Castillo C., Kavalov B., Jacobs-Crisioni C., Baranzelli C., Batista e Silva F., Lavallo C., JRC115895, European Commission 2019

Piano, E., De Wolf, K., Bona, F., Bonte, D., Bowler, D. E., Isaia, M., Lens, L., Merckx, T., Mertens, D., Van Kerckvoorde, M., De Meester, L., & Hendrickx, F. (2017). Urbanization drives community shifts towards thermophilic and dispersive species at local and landscape scales. *Global Change Biology*, 23(7), 2554-2564. <https://doi.org/10.1111/gcb.13606>

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

Prendergast, K. S., Dixon, K. W., & Bateman, P. W. (2022). A global review of determinants of native bee assemblages in urbanised landscapes. *Insect Conservation And Diversity*, 15(4), 385-405. <https://doi.org/10.1111/icad.12569>

- Prendergast, K. S., Dixon, K. W., & Bateman, P. W. (2022). A global review of determinants of native bee assemblages in urbanised landscapes. *Insect Conservation And Diversity*, 15(4), 385-405. <https://doi.org/10.1111/icad.12569>
- R Core Team (2024). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rahimi, E., & Jung, C. (2024). Global Trends in Climate Suitability of Bees : Ups and Downs in a Warming World. *Insects*, 15(2), 127. <https://doi.org/10.3390/insects15020127>
- Reemer, M. (2018). *Basisrapport voor de rode lijst bijen*. EIS Kenniscentrum Insecten en andere ongewervelden.
- Remmers, R., & Frantzeskaki, N. (2024). Bees in the city : Findings from a scoping review and recommendations for urban planning. *Ambio*. <https://doi.org/10.1007/s13280-024-02028-1>
- Richards, M. H. (2019). Social trait definitions influence evolutionary inferences : a phylogenetic approach to improving social terminology for bees. *Current Opinion In Insect Science*, 34, 97-104. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.04.006>
- Ritchie, H., & Roser, M. (2018). Urbanization. Our world in data et données provenant des nations unies, Département économique et affaires sociales, division population 2018
- Road Network 2022 – ERF. (S. d.). <https://erf.be/statistics/road-network-2022/>
- Rodrigues, C. G., Krüger, A. P., Barbosa, W. F., & Guedes, R. N. C. (2016). Leaf Fertilizers Affect Survival and Behavior of the Neotropical Stingless Bee *Friesella schrottkyi* (Meliponini : Apidae : Hymenoptera). *Journal Of Economic Entomology*, 109(3), 1001-1008. <https://doi.org/10.1093/jee/tow044>
- Rolón, G., & Cilla, G. (2012). Adobe wall biodeterioration by the *Centris muralis* Burmeister bee (Insecta: Hymenoptera: Apidae) in a valuable colonial site, the Capayán ruins (La Rioja, Argentina). *International Biodeterioration & Biodegradation*, 66(1), 33-38.
- Roquer-Beni, L., Rodrigo, A., Arnan, X., Klein, A. M., Fornoff, F., Boreux, V., & Bosch, J. (2020). A novel method to measure hairiness in bees and other insect pollinators. *Ecology and evolution*, 10(6), 2979-2990.
- Roulston, T. A. H., & Goodell, K. (2011). The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annual review of entomology*, 56(1), 293-312.
- Sandrock, C., Tanadini, L. G., Pettis, J. S., Biesmeijer, J. C., Potts, S. G., & Neumann, P. (2013). Sublethal neonicotinoid insecticide exposure reduces solitary bee reproductive success. *Agricultural And Forest Entomology*, 16(2), 119-128. <https://doi.org/10.1111/afe.12041>

Saunders, M. E., Kendall, L. K., Lanuza, J. B., Hall, M. A., Rader, R., & Stavert, J. R. (2023). Climate mediates roles of pollinator species in plant–pollinator networks. *Global Ecology And Biogeography*, 32(4), 511-518. <https://doi.org/10.1111/geb.13643>

Scaven, V. L., & Rafferty, N. E. (2013). Physiological effects of climate warming on flowering plants and insect pollinators and potential consequences for their interactions. *Current Zoology/Environmental Epigenetics/Current Zoology*, 59(3), 418-426. <https://doi.org/10.1093/czoolo/59.3.418>

Schiavina, M., Melchiorri, M., Freire, S., Florio, P., Ehrlich, D., Tommasi, P., Pesaresi, M., & Kemper, T. (2022). Land use efficiency of functional urban areas : Global pattern and evolution of development trajectories. *Habitat International*, 123, 102543. <https://doi.org/10.1016/j.habitatint.2022.102543>

Scott, S. B., Sivakoff, F. S., & Gardiner, M. M. (2022). Exposure to urban heavy metal contamination diminishes bumble bee colony growth. *Urban Ecosystems*, 25(3), 989-997. <https://doi.org/10.1007/s11252-022-01206-x>

Sedivy, C., Müller, A., & Dorn, S. (2011). Closely related pollen generalist bees differ in their ability to develop on the same pollen diet : evidence for physiological adaptations to digest pollen. *Functional Ecology*, 25(3), 718-725. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01828.x>

Shapira, T., Henkin, Z., Dag, A., & Mandelik, Y. (2020). Rangeland sharing by cattle and bees: moderate grazing does not impair bee communities and resource availability. *Ecological Applications*, 30(3), e02066.

Sheldon, K. S., & Dillon, M. E. (2016). Beyond the Mean : Biological Impacts of Cryptic Temperature Change. *Integrative And Comparative Biology*, 56(1), 110-119. <https://doi.org/10.1093/icb/icw005>

Shi, X., Ma, C., Gustave, W., Orr, M. C., Yuan, Z., Chen, J., Yang, G., Niu, Z., Zhou, Q., Xia, C., Luo, A., & Zhu, C. (2023). The impact of heavy metal pollution on wild bee communities in smallholder farmlands. *Environmental Research*, 233, 116515. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2023.116515>

Shrestha, N. (2020). Detecting Multicollinearity in Regression Analysis. *American Journal Of Applied Mathematics And Statistics*, 8(2), 39-42. <https://doi.org/10.12691/ajams-8-2-1>

Sivakoff, F. S., Prajzner, S. P., & Gardiner, M. M. (2020). Urban heavy metal contamination limits bumblebee colony growth. *Journal Of Applied Ecology*, 57(8), 1561-1569. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13651>

Sivakoff, F. S., Prajzner, S. P., & Gardiner, M. M. (2020). Urban heavy metal contamination limits bumblebee colony growth. *Journal of Applied Ecology*, 57(8), 1561–1569. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13651>

Skorbiłowicz, M., Skorbiłowicz, E., & Cieśluk, I. (2018). Bees as Bioindicators of Environmental Pollution with Metals in an Urban Area. *Journal Of Ecological Engineering*, 19(3), 229-234. <https://doi.org/10.12911/22998993/85738>

Software, 28(5), 1–26. <https://doi.org/10.18637/jss.v028.i05>

Soliman, M. M., Hesselberg, T., Mohamed, A. A., & Renault, D. (2022). Trophic transfer of heavy metals along a pollution gradient in a terrestrial agro-industrial food web. *Geoderma*, 413, 115748.

Stébé, J. (2022). Des définitions de la ville. *Constructif*, 63, 12-16. <https://doi.org/10.3917/const.063.0012>

Steffan-Dewenter, I., & Schiele, S. (2008). Do resources or natural enemies drive bee population dynamics in fragmented habitats. *Ecology*, 89(5), 1375-1387.

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), e9559. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009559>

Straub, L., Strobl, V., Yañez, O., Albrecht, M., Brown, M. J., & Neumann, P. (2022). Do pesticide and pathogen interactions drive wild bee declines ? *International Journal For Parasitology. Parasites And Wildlife*, 18, 232-243. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2022.06.001>

Sun, S., M. I. Leshowitz, and J. Rychta. 2018. "The Signaling Game between Plants and Pollinators." *Scientific Reports* 8: 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24779-0>.

Sydenham, M. A. K., Eldegard, K., & Totland, Ø. (2014). Spatio-temporal variation in species assemblages in field edges : seasonally distinct responses of solitary bees to local habitat characteristics and landscape conditions. *Biodiversity And Conservation*, 23(10), 2393-2414. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0729-z>

Theodorou, P. (2022). The effects of urbanisation on ecological interactions. *Current Opinion*

Tobajas, E., Rosas-Ramos, N., Asís, J. D., De Paz, V., Tormos, J., & Baños-Picón, L. (2020). Effects of hillside aspect, landscape features, and kleptoparasitism on the reproductive success of the solitary bee *Osmia caerulescens*. *Ecological Entomology*, 46(3), 541-551. <https://doi.org/10.1111/een.13000>

tools for using *glmulti* with *lme4*/*glmmTMB* model fits. (s. d.). Gist.
<https://gist.github.com/bbolker/4ae3496c0ddf99ea2009a22b94aecbe5>

Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., & Thies, C. (2002). Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. *Ecological research*, 17, 229-239.

Underwood, E. (2019). The urban dry island effect. *Eos*, 100.
<https://doi.org/10.1029/2019eo116395>

Vaidya, C., Fisher, K., & Vandermeer, J. (2018). Colony Development and Reproductive Success of Bumblebees in an Urban Gradient. *Sustainability*, 10(6), Article 1936.
<https://doi.org/10.3390/su10061936>. In press.

Velez-Ruiz, Gonzalez, V. H., & Engel, M. S. (2013). Observations on the urban ecology of the Neotropical stingless bee *Tetragonisca angustula* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Journal of Melittology*, 15, 1. <https://doi.org/10.17161/jom.v0i15.4528>

Vereecken, N., De Greef, S., Pauly, A., Molenberg, J. M., Ruelle, J. R., Cuypers, M., & D'Haeseleer, J. (2022). WildBnB-Atlas des abeilles sauvages de la Région de Bruxelles-Capitale.

Vereecken, N.J., De Greef, S., Vertommen, W., Pauly, A., Molenberg, J.-M., Ruelle, J., Cuypers, M., & D'Haeseleer J. (2022). WildBnB - Atlas des abeilles sauvages de la Région de Bruxelles-Capitale. Rapport final. Bruxelles : Bruxelles Environnement.

Vereecken, N.J., De Greef, S., Vertommen, W., Pauly, A., Molenberg, J.-M., Ruelle, J., Cuypers, M., & D'Haeseleer J. (2022). WildBnB - Atlas des abeilles sauvages de la Région de Bruxelles-Capitale. Rapport final. Bruxelles : Bruxelles Environnement.

Villa-Galaviz, E., Smart, S. M., Clare, E. L., Ward, S. E., & Memmott, J. (2020). Differential effects of fertilisers on pollination and parasitoid interaction networks. *Journal Of Animal Ecology*, 90(2), 404-414. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13373>.

Villalta, I., Bouget, C., Lopez-Vaamonde, C., & Baude, M. (2022). Phylogenetic, functional and taxonomic responses of wild bee communities along urbanisation gradients. *Science Of The Total Environment*, 832, 154926. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154926>

Vulliamy, B., Potts, S.G. and Willmer, P.G. 2006. The effects of cattle grazing on plant-pollinator communities in a fragmented Mediterranean landscape. *OIKOS* 114(3): 529-543.

Wcislo, W. T., & Cane, J. H. (1996). Floral Resource Utilization by Solitary Bees (Hymenoptera : Apoidea) and Exploitation of Their Stored Foods by Natural Enemies. *Annual Review Of Entomology*, 41(1), 257-286. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.001353>

- Wenzel, A., Grass, I., Belavadi, V. V., & Tschardt, T. (2020). How urbanization is driving pollinator diversity and pollination – A systematic review. *Biological Conservation*, 241, 108321. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108321>
- Williams, N. M. (2003). Use of novel pollen species by specialist and generalist solitary bees (Hymenoptera : Megachilidae). *Oecologia*, 134(2), 228-237. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1104-4>
- Williams, N. M., Crone, E. E., Roulston, T. H., Minckley, R. L., Packer, L., & Potts, S. G. (2010). Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biological Conservation*, 143(10), 2280-2291. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.024>
- Williams, N. S., Hahs, A. K., & Vesk, P. A. (2015b). Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspectives In Plant Ecology, Evolution And Systematics*, 17(1), 78-86. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.10.002>
- Williamson, J., Teh, E., Jucker, T., Brindle, M., Bush, E., Chung, A. Y. C., Parrett, J., Lewis, O. T., Rossiter, S. J., & Slade, E. M. (2022). Local-scale temperature gradients driven by human disturbance shape the physiological and morphological traits of dung beetle communities in a Bornean oil palm–forest mosaic. *Functional Ecology*, 36(7), 1655-1667. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14062>
- Willmer, P. (2011). *Pollination and Floral Ecology*. Princeton: Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400838943>
- 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), e0225852. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225852>
- Wong, M. K., Guénard, B., & Lewis, O. T. (2019). Trait-based ecology of terrestrial arthropods. *Biological Reviews*, 94(3), 999-1022.
- Wood, S. N. (2012). On p-values for smooth components of an extended generalized additive model. *Biometrika*, 100(1), 221-228. <https://doi.org/10.1093/biomet/ass048>
- Wood, S.N. (2011) Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society (B)* 73(1):3-36
- Woodcock, B. A., Garratt, M. P. D., Powney, G. D., Shaw, R. F., Osborne, J. L., Soroka, J., ... & Pywell, R. F. (2019). Meta-analysis reveals that pollinator functional diversity and abundance enhance crop pollination and yield. *Nature Communications*, 10(1), 1481.
- Wray, J.C., Elle, E., 2015. Flowering phenology and nesting resources influence pollinator

Zanette, L.R.S., R.P. Martins, and S.P. Ribeiro. 2005. Effects of urbanization on neotropical wasp and bee assemblages in a Brazilian metropolis. *Landscape and Urban Planning*. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.02.003>.

Zattara, E. E., & Aizen, M. A. (2021). Worldwide occurrence records suggest a global decline in bee species richness. *One Earth*, 4(1), 114-123. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.12.005>

Zhang, J. (s. d.). *Safeguard Project database*. <https://www.safeguard.biozentrum.uni-wuerzburg.de/>