

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

Influence de l'arbre à papillons et de l'abeille domestique sur les réseaux de pollinisation des terrils

Mémoire de fin d'études présenté par
Clara Leconte

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

Promoteur : Guillaume Ghisbain

Superviseur : Clément Tourbez (Doctorant)

Année académique : 2024-2025

Influence de l'arbre à papillons et de l'abeille domestique sur les réseaux de pollinisation des terrils

Mémoire de fin d'études présenté par
Clara Leconte

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

REMERCIEMENTS

Avec ces quelques mots, je souhaite remercier toutes les personnes qui ont contribué et m'ont aidée, de près ou de loin, à réaliser ce mémoire. Je tiens à leur exprimer ma reconnaissance pour leur soutien, leurs encouragements et leur accompagnement tout au long de cette aventure.

Je tiens tout d'abord à remercier Pr Denis Michez pour m'avoir accueillie au sein du laboratoire de Zoologie et pour m'avoir offert l'opportunité de réaliser ce mémoire au sein de son équipe. Je remercie également Dr Guillaume Ghisbain dont les conseils et les corrections ont contribué à la qualité de ce travail. Travailler sur ce projet a été une expérience particulièrement enrichissante et formatrice, tant sur le plan professionnel que personnel.

Ce mémoire n'aurait pas pu voir le jour sans Clément Tourbez, qui m'a accueillie au sein de son équipe dès ma BAC3 et m'a supervisée tout au long de ce mémoire. Je souhaite le remercier pour son encadrement, son soutien et ses conseils tout au long de ce travail. Son accompagnement lors du travail de terrain, des analyses statistiques et de la rédaction a été d'une aide précieuse et m'a poussée à donner le meilleur de moi-même. Je ne lui en veux pas trop d'avoir failli me tuer (sombre histoire de machette et de robinier), cette anecdote restera un bon souvenir.

Un grand merci également à toutes les personnes qui ont contribué à la collecte des données. Merci à tous ceux qui m'ont apporté leur aide sur le terrain, lors du *Pollen Day* et aux experts taxonomistes. Je remercie aussi l'ensemble du laboratoire (mémorants, stagiaires, doctorants, postdoctorants, techniciens, professeurs) pour leur accueil chaleureux et bienveillant. Mention spéciale à tous les mémorants sans qui cette expérience n'aurait pas été la même.

Je souhaite adresser un immense merci à mes amis rencontrés au cours de ce parcours, Alice, Axel, Lauralyne et Maïlys, qui m'ont accompagnée tout au long de ces cinq dernières années. Merci pour votre soutien, votre écoute, vos rires, votre aide et vos encouragements. Partager avec vous cette aventure, dans les hauts comme dans les bas, a été une source précieuse de force et de motivation. Un merci tout particulier à Alice, qui m'a supportée tous les jours, ou presque, pendant ce travail, même quand je me plaignais pour trois fois rien. Grâce à toi, je garde plein de beaux souvenirs de ce mémoire. Sans toi, tout aurait été bien différent, et sûrement moins drôle et mémorable. J'espère aussi, à ma manière, avoir pu t'apporter un peu de soutien et égayer tes journées comme tu l'as si bien fait pour moi.

Je ne saurais oublier mes parents, mon frère, mes grands-parents et toute ma famille, qui m'ont portée par leur amour, leur soutien inconditionnel et leur confiance en moi. Votre présence, vos mots et vos encouragements ont été de véritables moteurs dans cette aventure, particulièrement dans les moments de doute et de fatigue. Merci de n'avoir jamais cessé de croire en moi. Ma réussite, je vous la dois du fond du cœur.

À tous, de tout cœur merci !

RÉSUMÉ

Dans tous les écosystèmes, les communautés de plantes et d'abeilles interagissent au sein de réseaux de pollinisation. Bien que complexes et dynamiques, ces réseaux sont perturbés depuis quelques décennies par le déclin des populations d'abeilles sauvages. Ces dernières sont menacées par différents facteurs, parmi lesquels l'introduction d'espèces exotiques invasives et d'espèces domestiques, qui concurrencent les espèces natives et perturbent leurs relations mutualistes, nuisant à l'équilibre et au fonctionnement des écosystèmes. Toutefois, leurs effets sur les propriétés des réseaux de pollinisation restent encore peu étudiés. L'objectif de cette étude était donc d'explorer les effets de ces deux catégories d'espèces sur la structure des réseaux de pollinisation. Pour cela, l'impact de *Buddleja davidii*, une plante exotique invasive, et d'*Apis mellifera*, l'abeille domestique, sur les métriques décrivant la structure des réseaux d'interactions des terrils hainuyers a été analysé. À cette fin, des collectes entomologiques mensuelles (d'avril à septembre 2024) ont été réalisées sur 28 sites représentant un gradient d'invasion de *B. davidii* et d'abondance d'*A. mellifera*. Des réseaux de pollinisation ont ensuite été construits pour chaque site à partir des données de terrain et palynologiques afin d'identifier les interactions plantes-abeilles et d'analyser les modifications de la structure des réseaux. La présence et le gradient d'invasion de *B. davidii* ont significativement réduit la richesse spécifique des abeilles et des plantes, ainsi que la richesse de leurs interactions. À l'échelle des réseaux de pollinisation, ils ont significativement augmenté la connectance, mais diminué la robustesse des réseaux, sans impacter leur spécialisation. L'abondance d'*Apis mellifera* n'a pas modifié la richesse des réseaux de pollinisation, mais a significativement réduit leur spécialisation. Alors que *B. davidii* a altéré la composition des communautés plantes-abeilles et perturbé la structure de leurs interactions, diminuant la stabilité des réseaux de pollinisation, *A. mellifera* a principalement réorganisé les interactions impliquant les abeilles sauvages, sans modifier la composition globale des réseaux d'interactions. Ces résultats montrent que, malgré des modes d'action distincts, les espèces exotiques invasives et les espèces domestiques contribuent toutes deux à modifier la structure et le fonctionnement des réseaux de pollinisation. Ils permettent d'approfondir la compréhension des impacts de *B. davidii* et d'*A. mellifera* dans les habitats des terrils et contribueront à l'élaboration de stratégies de conservation visant à protéger les communautés natives d'abeilles et de plantes.

Mots-clés : Plantes, Abeilles, Réseaux de pollinisation, Espèce exotique invasive, *Buddleja davidii*, Espèce domestique, *Apis mellifera*, Biologie de la conservation, Terrils.

ABSTRACT

In all ecosystems, plant and bee communities interact within pollination networks. Although complex and dynamic, these interaction networks have been increasingly affected over recent decades by the decline of wild bee populations. These bee populations are threatened by various factors, including the introduction of invasive exotic species and managed species, which compete with native species and disrupt their mutualistic relationships, degrading ecosystem balance and functioning. However, their effects on the properties of pollination networks remain poorly studied. The aim of this study was therefore to explore the effects of these two categories of species on the structure of pollination networks. To this end, the impact of *Buddleja davidii*, an invasive exotic plant, and *Apis mellifera*, the honeybee, on the metrics describing the interaction networks of Hainaut spoil heaps was analysed. Monthly entomological samplings (from April to September 2024) were conducted on 28 sites representing a gradient of *B. davidii* invasion and *A. mellifera* abundance. Pollination networks were then constructed for each site based on field and palynological data to identify plant-bee interactions and analyse changes in network structure. The presence and invasion gradient of *B. davidii* significantly reduced the species richness of bees and plants, as well as the richness of their interactions. At the network level, they significantly increased connectance but decreased network robustness, without impacting their specialisation. The abundance of *Apis mellifera* did not alter the richness of pollination networks, but significantly reduced their specialisation. While *B. davidii* altered the composition of plant-bee communities and disrupted the structure of their interactions, reducing the stability of pollination networks, *A. mellifera* mainly reorganised interactions involving wild bees without changing the overall composition of interaction networks. These results show that, despite different modes of action, both invasive alien species and managed species contribute to modifying the structure and functioning of pollination networks. They deepen our understanding of the impacts of *B. davidii* and *A. mellifera* in spoil heap habitats and will contribute to the development of conservation strategies aimed at protecting native plant and bee communities.

Keywords: Plants, Bees, Pollination networks, Invasive alien species, *Buddleja davidii*, Managed species, *Apis mellifera*, Conservation biology, Spoil heaps.

TABLE DES MATIÈRES

Remerciements

Résumé

Abstract

I. Introduction	1
I.1. La pollinisation, processus au cœur des écosystèmes	1
I.1.1. Définition et importance de la pollinisation	1
I.1.2. Les abeilles, actrices clés de la pollinisation	3
I.2. Réseaux de pollinisation, reflets des interactions entre plantes et abeilles	5
I.2.1. Caractéristiques des réseaux de pollinisation	5
I.2.2. Sensibilité des réseaux de pollinisation aux perturbations	8
I.3. Espèces exotiques invasives et domestiques, menaces pour les réseaux de pollinisation	9
I.3.1. Plantes exotiques invasives	9
I.3.2. Abeilles domestiques	16
II. Questions biologiques	19
III. Matériel et méthodes	21
III.1. Espèces modèles	21
III.2. Design expérimental et sites étudiés	23
III.3. Collecte, préparation et identification des abeilles	25
III.4. Analyses palynologiques	25
III.5. Construction et analyse des réseaux de pollinisation	26
III.6. Analyses statistiques	28
III.6.1. Impacts de <i>Buddleja davidii</i>	28
III.6.2. Impacts d' <i>Apis mellifera</i>	29
IV. Résultats	30
IV.1. Description des réseaux de pollinisation	30
IV.2. Impacts de <i>Buddleja davidii</i>	30

IV.2.1. Visiteurs de <i>Buddleja davidii</i>	30
IV.2.2. Impacts de l'invasion de <i>Buddleja davidii</i>	31
IV.3. Impacts d' <i>Apis mellifera</i>	36
IV.3.1. Plantes visitées par <i>Apis mellifera</i>	36
IV.3.2. Impacts de l'abondance d' <i>Apis mellifera</i>	37
V. Discussion	41
V.1. Impacts de <i>Buddleja davidii</i>	41
V.1.1 Modification des communautés	41
V.1.2. Modifications de la structure des réseaux de pollinisation	43
V.1.3. Compétition entre plantes et entre abeilles	46
V.1.4. Rôle de l'abondance dans l'impact des invasions	47
V.1.5. Implications pour la gestion des espèces exotiques invasives et la conservation des espèces natives	47
V.2. Impacts d' <i>Apis mellifera</i>	48
V.2.1. Stabilité des communautés	49
V.2.2. Réorganisation des interactions des abeilles sauvages	50
V.2.3. Compétition entre abeilles sauvages et domestiques	51
V.2.4. Implications pour la conservation des abeilles sauvages	52
V.3. Perspectives	53
VI. Conclusion	54
Références	
Annexes	

I. INTRODUCTION

I.1. La pollinisation, processus au cœur des écosystèmes

I.1.1. Définition et importance de la pollinisation

Depuis la conquête du milieu terrestre par les plantes au cours du Cambrien (538 à 485 millions d'années ; Morris *et al.*, 2018) et par les animaux au cours de l'Ordovicien et du Silurien (485 à 419 millions d'années ; Minter *et al.*, 2017), les interactions biotiques entre plantes et animaux sont omniprésentes (Del-Claro & Torezan-Silingardi, 2021). Parmi elles, on retrouve les interactions de pollinisation et de dispersion des graines, deux processus clés au sein des écosystèmes qui dépendent largement des animaux pour leur maintien (Bascompte & Jordano, 2007). En particulier, la pollinisation est primordiale pour les deux intervenants, puisqu'elle est essentielle à la reproduction de la majorité des plantes et à l'apport de ressources nutritives (*i.e.*, pollen et nectar) aux pollinisateurs (Ollerton *et al.*, 2011 ; Carroll *et al.*, 2023). La pollinisation consiste en le transfert de pollen des étamines vers le stigmate, favorisant ainsi la fécondation des plantes à fleurs (Pacini, 2008). Ce transfert peut se produire à l'intérieur d'une même fleur, par autopolinisation, ou entre différentes fleurs de la même espèce, par pollinisation croisée (Khalifa *et al.*, 2021). Cette dernière implique l'intervention de vecteurs qui transportent le pollen, qui sont dits soit abiotiques lorsqu'il s'agit de l'eau (*i.e.*, hydrophilie) ou du vent (*i.e.*, anémophilie), soit biotiques lorsqu'il s'agit d'animaux (*i.e.*, zoophilie ; Shivanna & Tandon, 2014 ; Dar *et al.*, 2017). La pollinisation via les animaux est la plus fréquente et est présente chez 87,5 % des espèces d'angiospermes (Ollerton *et al.*, 2011). Elle constitue un processus essentiel au sein des écosystèmes pour la survie des espèces végétales et pollinisatrices, mais aussi pour les services écosystémiques qu'elle rend (Harrison *et al.*, 2014 ; Vanbergen *et al.*, 2014). La pollinisation présente en effet une valeur importante pour l'homme : (i) directement, via la reproduction des plantes, elle fournit les ressources nécessaires aux activités humaines (*e.g.*, aliments, fibres, métabolites de plantes médicinales ; Bauer & Wing, 2016) et (ii) indirectement, par la préservation des communautés, elle participe au maintien de la biodiversité et de ses services écosystémiques (*e.g.*, cycle des nutriments, cycle de l'eau ; Wratten *et al.*, 2012 ; Christmann, 2019 ; Fig. 1). Parmi ces services, le secteur agricole dépend particulièrement de la pollinisation, puisque 75 % des cultures principales dépendent de la pollinisation biotique (Baylis *et al.*, 2021 ; Khalifa *et al.*, 2021). Les pollinisateurs contribuent ainsi à près de 35 % de la production agricole globale pour une valeur économique estimée entre 195 et 387 milliards de dollars américains par an (Klein *et al.*, 2007 ; Porto *et al.*, 2020).

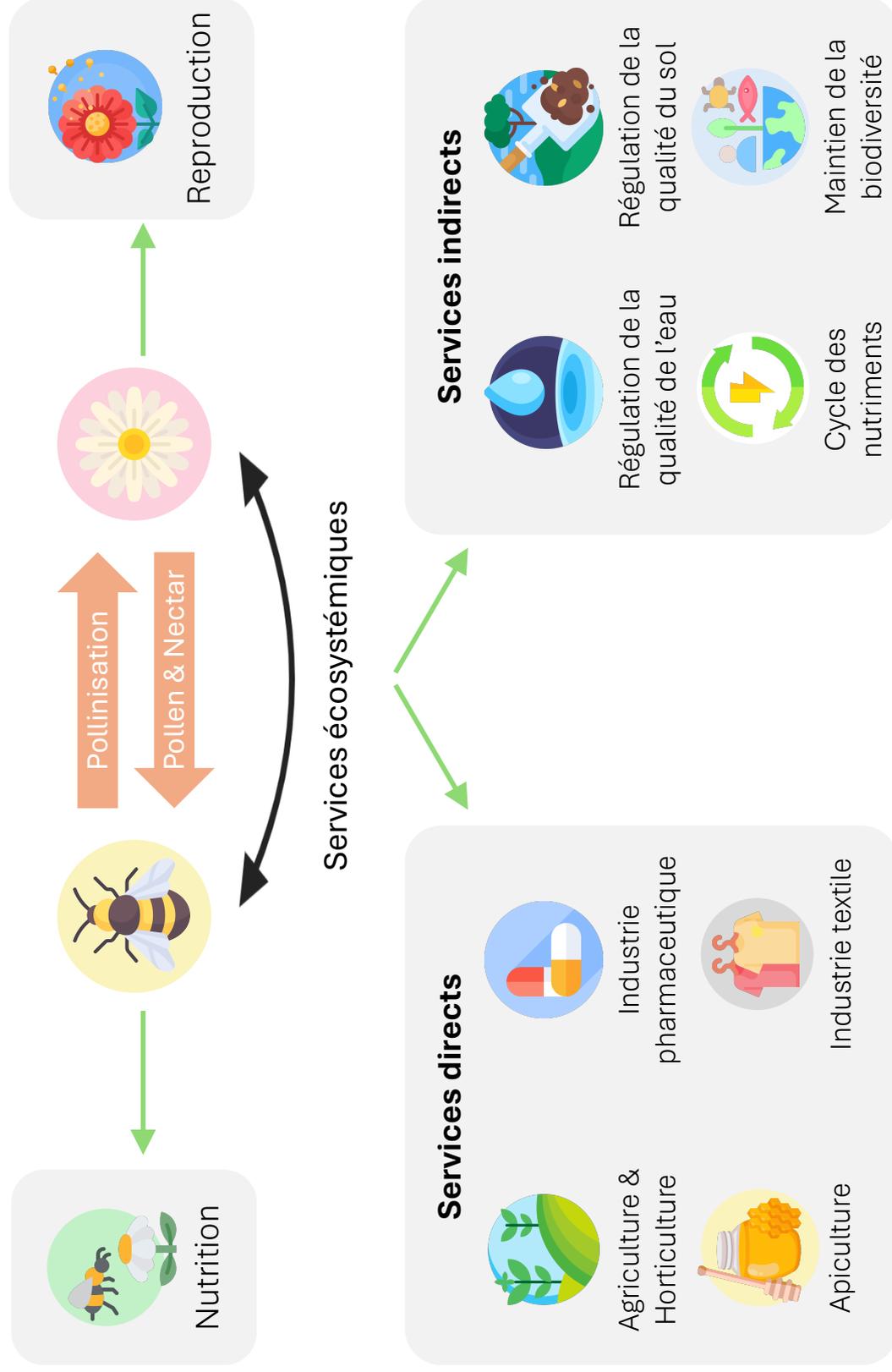


Fig. 1 | Importance de la pollinisation pour les plantes, les pollinisateurs et les hommes. La pollinisation fait intervenir une plante à fleurs, qui produit pollen et nectar, et un pollinisateur, qui transporte le pollen d'une fleur à l'autre. La pollinisation est primordiale pour les deux intervenants, car elle assure la reproduction des plantes et la nutrition des pollinisateurs. Elle constitue également un service écosystémique important pour les activités humaines (services directs), mais aussi pour ses interactions avec les autres services écosystémiques (services indirects).

I.1.2. Les abeilles, actrices clés de la pollinisation

Diversité des abeilles. Bien que de nombreux groupes animaux participent à la pollinisation, le taxon principal reste celui des insectes, aussi bien pour les cultures que pour les plantes sauvages (Katumo *et al.*, 2022). La grande majorité appartient aux lépidoptères (141 600 espèces), aux coléoptères (77 300 espèces), aux hyménoptères (77 100 espèces) et aux diptères (54 400 espèces ; Wardhaugh, 2015). Toutefois, leurs performances diffèrent en fonction de leur abondance, leur propension à transporter du pollen et leur spécialisation (Ne’eman *et al.*, 2010 ; Rodriguez-Rodriguez *et al.*, 2013 ; Ollerton, 2017). Ainsi, le taxon pollinisateur majeur est celui des abeilles (Anthophila) puisqu’elles présentent une morphologie et un comportement adaptés à la collecte de pollen (Ollerton, 2017 ; Phillips *et al.*, 2018). D’un point de vue évolutif, les abeilles constituent en effet une lignée de guêpes qui a évolué pour approvisionner son couvain en ressources florales plutôt qu’en proies (Murray *et al.*, 2018). On en dénombre près de 20 500 espèces dans le monde, réparties en sept familles (*i.e.*, Colletidae, Stenotritidae, Andrenidae, Halictidae, Melittidae, Megachilidae et Apidae ; Engel *et al.*, 2021). Elles sont majoritairement solitaires, bien que certaines aient un mode de vie social (*e.g.*, *Bombus* spp. Latreille, 1802 ; Michener, 2007 ; Danforth *et al.*, 2019) ou soient parasites (*e.g.*, *Sphcodes* spp. Latreille, 1804 ; Danforth *et al.*, 2013). Elles se distinguent également selon leur lectisme : les oligolectiques, qui consomment du pollen de manière spécialisée sur certaines plantes, et les polylectiques, qui sont généralistes quant à leurs choix floraux (Ritchie *et al.*, 2016).

Déclin des abeilles. Depuis plusieurs décennies, des déclinés de l’abondance et de la diversité des populations d’abeilles ont été signalés au niveau local, national et international (Potts *et al.*, 2010 ; Hallmann *et al.*, 2017 ; Zattara & Aizen, 2021). Ce déclin pourrait suivre, voire être plus prononcé que les tendances générales chez les autres insectes (Biesmeijer *et al.*, 2006 ; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). En Europe, sur près de 2 000 espèces évaluées, 9,2 % étaient considérées comme menacées en 2014, bien que cette estimation reste incertaine en raison d’un manque de données pour la moitié des espèces évaluées (Nieto *et al.*, 2014). Ce déclin peut être expliqué par la combinaison de différents facteurs : (i) la perte et la fragmentation des habitats liées à l’intensification de l’usage des sols, dont l’agriculture intensive et l’urbanisation (Winfrey *et al.*, 2009 ; Vanbergen & Insect Pollinators Initiative, 2013 ; Fiordaliso *et al.*, 2025), (ii) l’exposition aux polluants et aux produits agrochimiques (Tosi *et al.*, 2022 ; Gekière *et al.*, 2023), (iii) le manque de ressources alimentaires de qualité (Goulson *et al.*, 2015 ; Vaudo *et al.*, 2015), (iv) les maladies et parasites provenant d’espèces exotiques invasives et domestiques (Goulson & Hughes, 2015 ; Potts *et al.*, 2016), (v) la compétition avec les espèces exotiques

invasives (Stout & Morales, 2009 ; Russo *et al.*, 2021) et (vi) le changement climatique, incluant les événements climatiques extrêmes (Gérard *et al.*, 2020 ; Nicholson & Egan, 2020). Ces différents facteurs de déclin n'agissent pas seuls, mais peuvent interagir et se renforcer mutuellement, exerçant une pression accrue sur les populations d'abeilles sauvages (Goulson *et al.*, 2015 ; Fig. 2). L'ensemble de ces perturbations contribuent ainsi au déclin de ces pollinisateurs, ce qui pourrait avoir des répercussions en cascade sur d'autres espèces qui dépendent des services de pollinisation (Potts *et al.*, 2010), notamment les communautés plantes-abeilles, en affectant leur survie et leurs interactions (Ferreira *et al.*, 2013). Ces interactions forment pourtant des réseaux essentiels pour la stabilité des écosystèmes (Mathiasson & Rehan, 2020). Ces réseaux permettent alors de comprendre l'impact de ces perturbations sur l'ensemble des communautés et de développer des stratégies de conservation se concentrant sur les espèces ou les interactions les plus vulnérables (Lander, 2020).

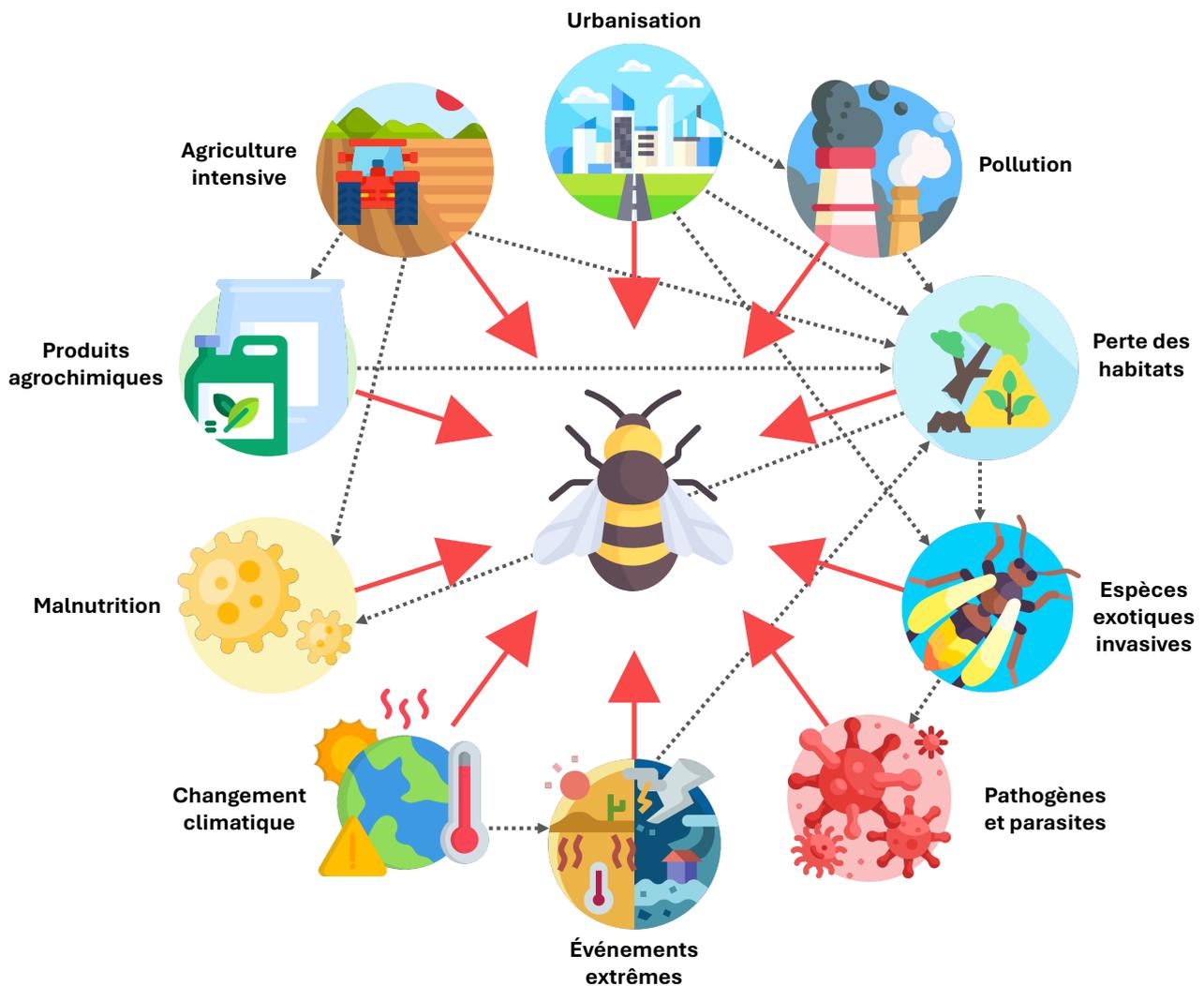


Fig. 2 | Facteurs de déclin des abeilles. Différents facteurs liés à l'activité humaine peuvent impacter négativement les abeilles (flèches rouges) et peuvent être connectés entre eux (flèches noires en pointillés).

I.2. Réseaux de pollinisation, reflets des interactions entre plantes et abeilles

I.2.1. Caractéristiques des réseaux de pollinisation

Au sein des communautés, les espèces et leurs interactions s'organisent en de vastes réseaux écologiques d'interdépendances (Bascompte & Jordano, 2007). Ainsi, une communauté plantes-abeilles peut être modélisée sous forme d'un réseau bipartite appelé « réseau de pollinisation » (Campbell *et al.*, 2011). En effet, contrairement aux réseaux trophiques, les interactions de pollinisation ne peuvent se produire qu'entre les deux ensembles de partenaires (*i.e.*, les plantes et les abeilles) et pas au sein d'un seul groupe fonctionnel. Alors qu'un prédateur peut être prédaté, un pollinisateur ne peut pas être pollinisé (Bascompte & Jordano, 2007 ; Olesen *et al.*, 2007). Dans ces réseaux de pollinisation, les espèces sont classiquement représentées par des nœuds et leurs interactions par des liens (Campbell *et al.*, 2011 ; Fig. 3A). Les réseaux de pollinisation sont hétérogènes (Bascompte, 2009). La majorité des espèces sont spécialistes et interagissent avec une seule ou quelques autres espèces (*e.g.*, abeille mono/oligolectique), mais certaines espèces sont généralistes (*e.g.*, abeille polylectique ; Vázquez & Aizen, 2003). Ainsi, les réseaux de pollinisation tendent à avoir une structure centralisée, avec un noyau d'espèces généralistes fortement connectées auquel les espèces spécialisées sont reliées (Bosch *et al.*, 2009). Les généralistes interagissent alors à la fois avec des généralistes et des spécialistes (*e.g.*, Asteraceae visitées par l'abeille oligolectique *Dasygaster hirtipes* Fabricius, 1793 et les abeilles polylectiques du genre *Bombus* spp. Latreille, 1802 ; Bascompte *et al.*, 2003). Cette structure des réseaux de pollinisation peut être décrite par différents indices et métriques : (i) la richesse spécifique, qui correspond au nombre d'espèces de plantes ou d'abeilles composant le réseau, (ii) la richesse des interactions, qui équivaut au nombre d'interactions observées dans le réseau, (iii) le degré d'une espèce, qui traduit le nombre d'interactions de cette espèce, (iv) la connectance, qui correspond à la fraction d'interactions observées par rapport à toutes celles possibles (Fig. 3B), (v) la spécialisation, qui fait référence aux comportements spécialistes ou généralistes des espèces au sein du réseau de pollinisation (Fig. 3C), (vi) le *niche overlap*, qui traduit le partage de partenaires entre espèces et (vii) la robustesse, qui évalue la résilience du réseau face aux extinctions aléatoires d'espèces (Blüthgen *et al.*, 2006 ; Olesen *et al.*, 2006 ; Blüthgen *et al.*, 2008 ; Okuyama & Holland, 2008 ; Bosch *et al.*, 2009 ; Dormann *et al.*, 2009 ; Kaiser-Bunbury *et al.*, 2010 ; Delmas *et al.*, 2019 ; Valdovinos, 2019 ; Guimaraes, 2020 ; Renaud *et al.*, 2020 ; Blüthgen & Staab, 2024 ; Tab. 1).

Les réseaux de pollinisation sont généralement construits sur base d'observations directes de visites de plantes d'intérêt par des abeilles (*i.e.*, réseau de visite ; Poisot *et al.*, 2015 ; Fig. 3D). Toutefois, ces réseaux de visite ne représentent que les interactions plantes-abeilles à un moment précis dans le temps et ne reflètent qu'un échantillon de l'ensemble des interactions possibles (Olesen *et al.*, 2012). Des méthodes alternatives peuvent cependant améliorer la détection des interactions (Jordano, 2016). L'une d'entre elles consiste à identifier le pollen trouvé sur le corps des abeilles (*i.e.*, palynologie ; Fig. 3D). En effet, lorsqu'une abeille visite une fleur, les grains de pollen s'attachent à son corps et reflètent alors ses interactions récentes (Jones, 2012). Cela permet ainsi d'identifier les interactions plantes-abeilles sur une échelle temporelle plus large que les observations ponctuelles sur le terrain (*i.e.*, réseau de transport de pollen ; Bosch *et al.*, 2009 ; De Manincor *et al.*, 2020 ; Souza *et al.*, 2021). Les données palynologiques peuvent ainsi compléter les observations de terrain pour maximiser la détection des interactions plantes-abeilles (*i.e.*, réseau de pollinisation mixte ; Tourbez *et al.*, 2023).

Tab. 1 | Métriques et indices couramment utilisés pour décrire la structure des réseaux de pollinisation. Les différentes métriques peuvent être calculées à l'échelle du réseau entier ou à l'échelle spécifique.

Métrique	Définition
À l'échelle du réseau :	
Richesse spécifique	Taille de la communauté, <i>i.e.</i> , nombre total d'espèces dans le réseau (Olesen <i>et al.</i> , 2006)
Richesse des interactions	Taille du réseau, <i>i.e.</i> , nombre total d'interactions dans le réseau (Olesen <i>et al.</i> , 2006)
Connectance	Proportion des interactions observées par rapport au nombre total d'interactions potentielles dans le réseau (Bosch <i>et al.</i> , 2009)
Spécialisation H_2'	Mesure de la spécialisation du réseau basée sur l'écart entre le nombre d'interactions observées et attendues des espèces selon le nombre total d'interactions de chaque espèce (Blüthgen <i>et al.</i> , 2006)
Robustesse	Résistance du réseau à la perte d'espèces causée par des extinctions aléatoires (Kaiser-Bunbury <i>et al.</i> , 2010)
À l'échelle spécifique :	
Degré	Nombre total d'interactions d'une espèce (Okuyama & Holland, 2008)
Spécialisation d'	Mesure de la spécialisation d'une espèce au sein du réseau en comparant la proportion de ses interactions avec chacun de ses partenaires à la disponibilité de ses partenaires (Blüthgen <i>et al.</i> , 2006)
Niche overlap	Similarité moyenne dans les schémas d'interactions entre espèces d'un même ensemble de partenaires, reflétant la tendance des espèces à interagir avec des partenaires semblables (Dormann <i>et al.</i> , 2009)

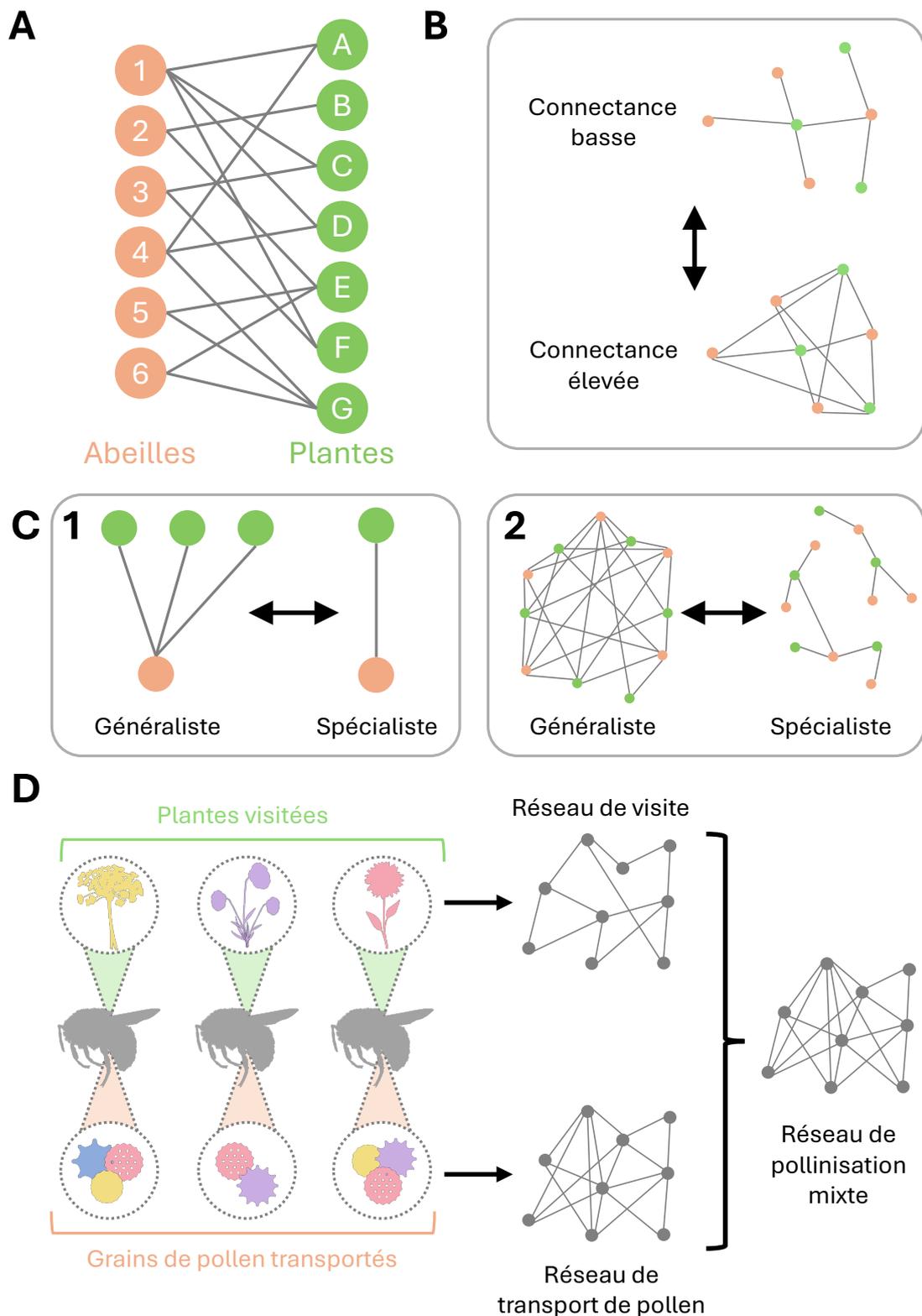


Fig. 3 | Représentation des réseaux de pollinisation, des métriques servant à leur description et de leurs méthodes de construction. (A) Une communauté plantes-abeilles peut être modélisée sous forme d'un réseau où les nœuds représentent les espèces et les liens symbolisent leurs interactions. (B) Un réseau peut avoir une densité plus ou moins élevée d'interactions selon sa connectance. (C) (1) Au sein du réseau, les espèces peuvent être considérées comme généralistes ou spécialistes. (2) Selon leurs interactions, cette spécialisation peut se refléter à l'échelle du réseau. (D) Les réseaux de pollinisation peuvent être construits sur base d'observations d'abeilles visitant des fleurs (réseau de visite), du pollen trouvé sur leur corps (réseau de transport) ou la combinaison de ces informations (réseau mixte).

I.2.2. Sensibilité des réseaux de pollinisation aux perturbations

Les constatations de déclin des populations d'abeilles sauvages interrogent quant à la résilience des réseaux de pollinisation, qui pourraient être menacés par les facteurs affectant ces pollinisateurs (Elle *et al.*, 2012). Les interactions semblent pourtant être davantage impactées que les espèces elles-mêmes (Bellard *et al.*, 2012), puisqu'elles sont sensibles à la phénologie, aux comportements et à l'abondance des espèces, elles-mêmes affectées par les changements globaux (Blois *et al.*, 2013). Plus précisément, il a été constaté que plusieurs facteurs de déclin des abeilles (*e.g.*, changement de l'occupation du sol, invasion biologique) pouvaient affaiblir leurs interactions avec les plantes (Tylianakis *et al.*, 2008 ; Bascompte & Scheffer, 2023). Par exemple, les interactions plantes-abeilles sont perdues deux à trois fois plus vite que les espèces quand la fragmentation de l'habitat augmente (Sabatino *et al.*, 2010). L'effet de ces moteurs de déclin devrait se renforcer avec l'accélération de l'exploitation de l'environnement, ce qui met grandement à mal la stabilité de ces interactions (Sala *et al.*, 2000 ; Tylianakis *et al.*, 2008). Théoriquement, les réseaux de pollinisation devraient rester stables et robustes, notamment grâce à l'asymétrie des interactions qui les composent (*i.e.*, redondance du nombre de pollinisateurs par plantes ; Santamaría *et al.*, 2016). Cependant, des modifications de la fréquence et de l'intensité des interactions, ainsi que des extinctions massives pourraient compromettre cette robustesse (Tylianakis *et al.*, 2008 ; Astegiano *et al.*, 2015 ; Vanbergen *et al.*, 2016). Le changement climatique en est une cause majeure, puisqu'il est responsable de décalages spatiaux, temporeux et morphologiques entre abeilles et plantes (Gérard *et al.*, 2020). Près de la moitié des espèces souffriront de ces décalages, particulièrement les spécialistes (Memmott *et al.*, 2007). De plus, les extinctions provoquées par le changement climatique peuvent engendrer des cascades de coextinction, où des groupes d'espèces disparaissent en raison de la perte des espèces dont ils dépendent (Bascompte *et al.*, 2019). Ainsi, le retrait d'espèces d'abeilles des réseaux se traduit par une perte de la diversité végétale, et inversement (Memmott *et al.*, 2004 ; Schleuning *et al.*, 2016). Ces coextinctions ne se limitent pas aux plantes et aux pollinisateurs, mais affectent également leurs autres partenaires (*e.g.*, herbivores) et amplifient ainsi le risque d'effondrement des écosystèmes (Colwell *et al.*, 2012). Outre le changement climatique, l'introduction d'espèces exotiques et domestiques constitue aussi une des principales menaces pour l'intégrité des réseaux (Memmott & Waser, 2002). Ces espèces ont en effet tendance à s'y intégrer fortement et à modifier leur structure (Valdovinos *et al.*, 2009). En réorganisant les réseaux d'interactions, ces espèces pourraient alors affecter leur stabilité, et par conséquent la résilience des écosystèmes (Aslan, 2019).

I.3. Espèces exotiques invasives et domestiques, menaces pour les réseaux de pollinisation

I.3.1. Plantes exotiques invasives

Définitions et mécanismes d'introduction. Depuis plusieurs millions d'années, les espèces d'habitats distincts sont isolées les unes des autres et n'interagissent pas à cause de barrières géographiques naturelles (*e.g.*, océans, mers, montagnes, lacs, rivières, déserts). La globalisation a cependant reconnecté ces régions éloignées (Van der Weijden *et al.*, 2007) et a ainsi entraîné le transfert, intentionnel ou non, d'organismes entre ces habitats (Perrings *et al.*, 2010). Parmi ces espèces, certaines parviennent à s'établir hors de leur zone de distribution d'origine et à se répandre au point de devenir très abondantes, ce qui leur vaut de devenir des espèces exotiques invasives (Kolar & Lodge, 2001). La définition d'espèce exotique invasive est largement débattue dans le milieu scientifique (Richardson *et al.*, 2000 ; Colautti & MacIsaac, 2004). Toutefois, on peut définir une espèce exotique comme une espèce introduite en dehors de son aire de répartition native suite à l'action, intentionnelle ou non, de l'homme (Richardson *et al.*, 2000 ; Essl *et al.*, 2018). Pour ensuite devenir invasive, une espèce doit franchir différentes barrières : (i) elle est introduite en dehors de son aire de distribution (barrière géographique) et est qualifiée d'espèce exotique, (ii) elle parvient à survivre de longues périodes dans son nouvel environnement sans l'intervention de l'homme (barrière environnementale) et est considérée comme une espèce acclimatée, (iii) elle réussit à se reproduire naturellement et à maintenir des populations stables (barrière reproductive) et devient une espèce naturalisée, et (iv) elle parvient à se disperser dans l'environnement et à coloniser de nouveaux milieux (barrière de dissémination) et est définie comme une espèce exotique invasive (Richardson *et al.*, 2000 ; Kolar & Lodge, 2001 ; Sakai *et al.*, 2001 ; Blackburn *et al.*, 2011 ; Keller *et al.*, 2011 ; Richardson & Pyšek, 2012 ; Roy *et al.*, 2023 ; Fig. 4). L'introduction de ces espèces peut se produire selon trois modalités : (i) l'importation volontaire comme marchandise, (ii) le transport involontaire via des marchandises (*e.g.*, bois, denrées alimentaires) ou un vecteur (*e.g.*, transport maritime, aérien, routier) et (iii) la propagation naturelle (Hulme *et al.*, 2008 ; Keller *et al.*, 2011). Typiquement, de nombreuses espèces de plantes ont été délibérément introduites pour des raisons économiques (*e.g.*, agriculture et foresterie) ou ornementales (*e.g.*, horticulture ; Van Kleunen *et al.*, 2018).

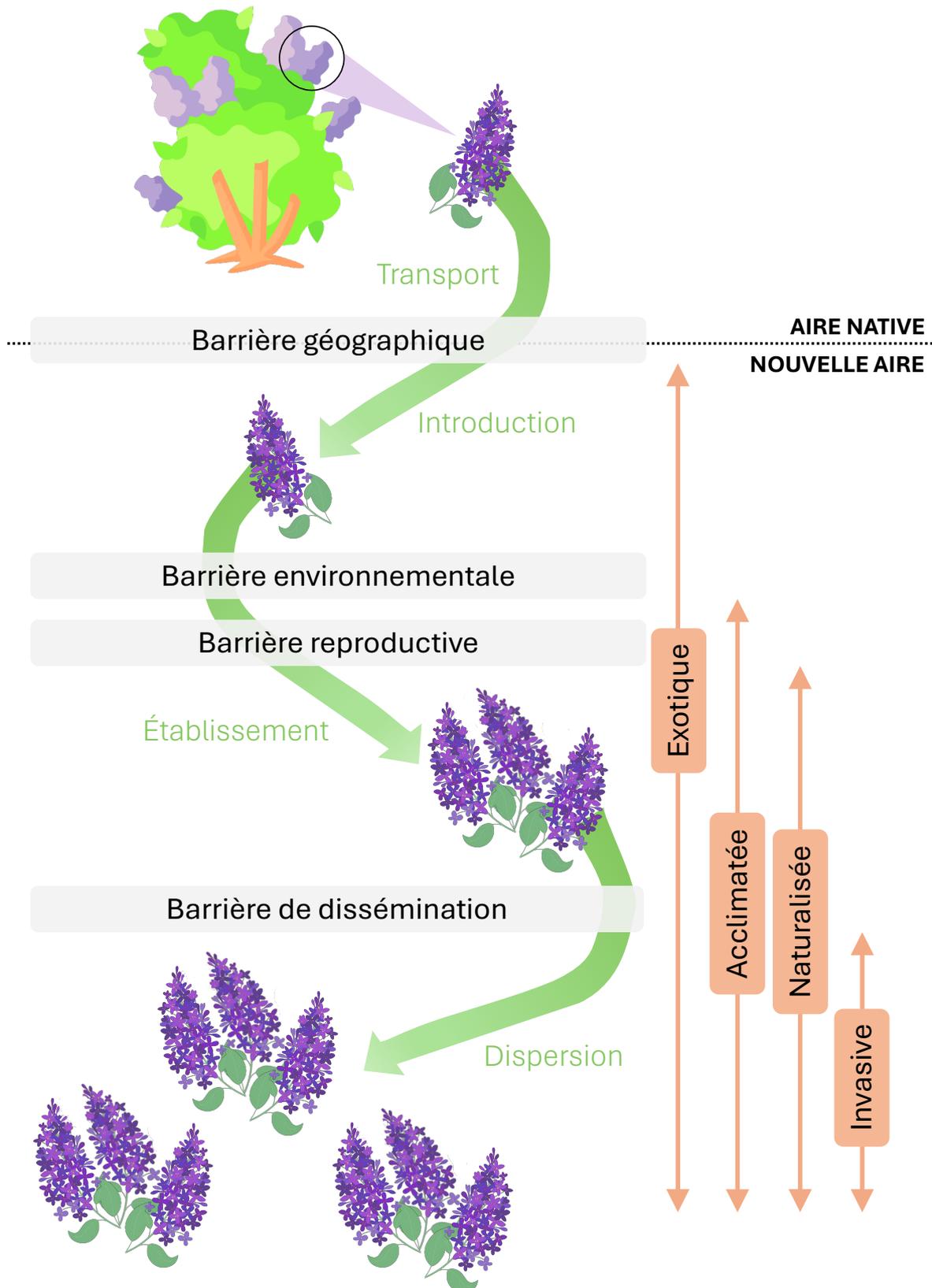


Fig. 4 | Étapes d'invasion et nomenclature associée. Pour devenir invasive, une espèce franchit différentes étapes en traversant différentes barrières. Un individu ou un fragment de l'espèce est d'abord transporté et introduit dans une nouvelle aire géographique (barrière géographique), puis, à partir de cet individu, une population s'établit (barrières environnementales et reproductives) et se propage à d'autres habitats (barrière de dissémination). Selon ce processus, l'espèce passe par les stades « exotique », « acclimatée » et « naturalisée », avant de devenir une espèce exotique invasive.

Compétition avec les plantes natives. Une fois introduites, ces espèces impactent négativement les habitats qu'elles envahissent, mais aussi les communautés qui les composent. Ainsi, de nombreuses plantes exotiques invasives modifient les écosystèmes de manière à favoriser leur propre persistance et à supprimer les espèces natives (Levine *et al.*, 2003 ; Vilà *et al.*, 2011). Cette compétition entre plantes natives et exotiques invasives peut se produire via différents mécanismes : (i) elles modifient les réserves et le cycle des nutriments (*e.g.*, *Robinia pseudoacacia* L., 1753 ; Liao *et al.*, 2008), (ii) elles altèrent les banques de graines du sol (*e.g.*, *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decr., 1988 ; Gioria *et al.*, 2014), (iii) elles émettent des toxines dans le sol par allélopathie (*e.g.*, *Solidago canadensis* L., 1753 ; Yuan *et al.*, 2013), (iv) elles recouvrent et étouffent les espèces natives (*e.g.*, *Lonicera japonica* Thunb. 1784 ; Sundarapandian *et al.*, 2015), (v) elles s'hybrident avec les populations natives (*e.g.*, *Hyacinthoides hispanica* (Mill.) Rothm., 1944 avec *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm., 1944 ; Vilà *et al.*, 2000) et (vi) elles entrent en compétition avec les espèces végétales natives pour les ressources, dont l'eau, la lumière, les nutriments ou les pollinisateurs (*e.g.*, *Buddleja davidii* Franch, 1887 ; Gioria & Osborne, 2014 ; Fig. 5). Dans les habitats envahis, leur dominance provoque alors la diminution de l'abondance et la diversité des plantes natives (Hejda *et al.*, 2009).

Impacts sur la nutrition des abeilles. En impactant les communautés de plantes natives, les espèces exotiques invasives affectent également les communautés de pollinisateurs. Bien que constituant une source alimentaire abondante, un régime dominé par des plantes exotiques invasives pose des risques directs pour la santé des abeilles : (i) la qualité de leurs ressources florales peut être insuffisante, notamment en ce qui concerne la diversité et la quantité des nutriments essentiels (*e.g.*, acides aminés ; Drossart *et al.*, 2017) et (ii) les métabolites secondaires présents dans leurs ressources florales peuvent être toxiques (*e.g.*, neurotoxines dans le nectar de *Rhododendron ponticum* L., 1762 ; Tiedeken *et al.*, 2016 ; Fig. 5). Indirectement, en concurrençant les plantes natives, elles limitent également la diversité et la durée de disponibilité des ressources florales pour les abeilles (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2022 ; Fig. 5). Étant donné la sensibilité des abeilles à la quantité et à la qualité de ces ressources (Vaudo *et al.*, 2018), leur développement et leur survie sont donc limités lorsque leur régime est appauvri et déséquilibré par les plantes exotiques invasives (Vanbergen *et al.*, 2018). L'ampleur de cet impact reste cependant dépendante des caractéristiques de l'espèce exotique invasive (*e.g.*, densité, phénologie ; Herron-Sweet *et al.*, 2016) et de l'espèce pollinisatrice (*e.g.*, longueur de la langue ; Stout & Tiedeken, 2017).

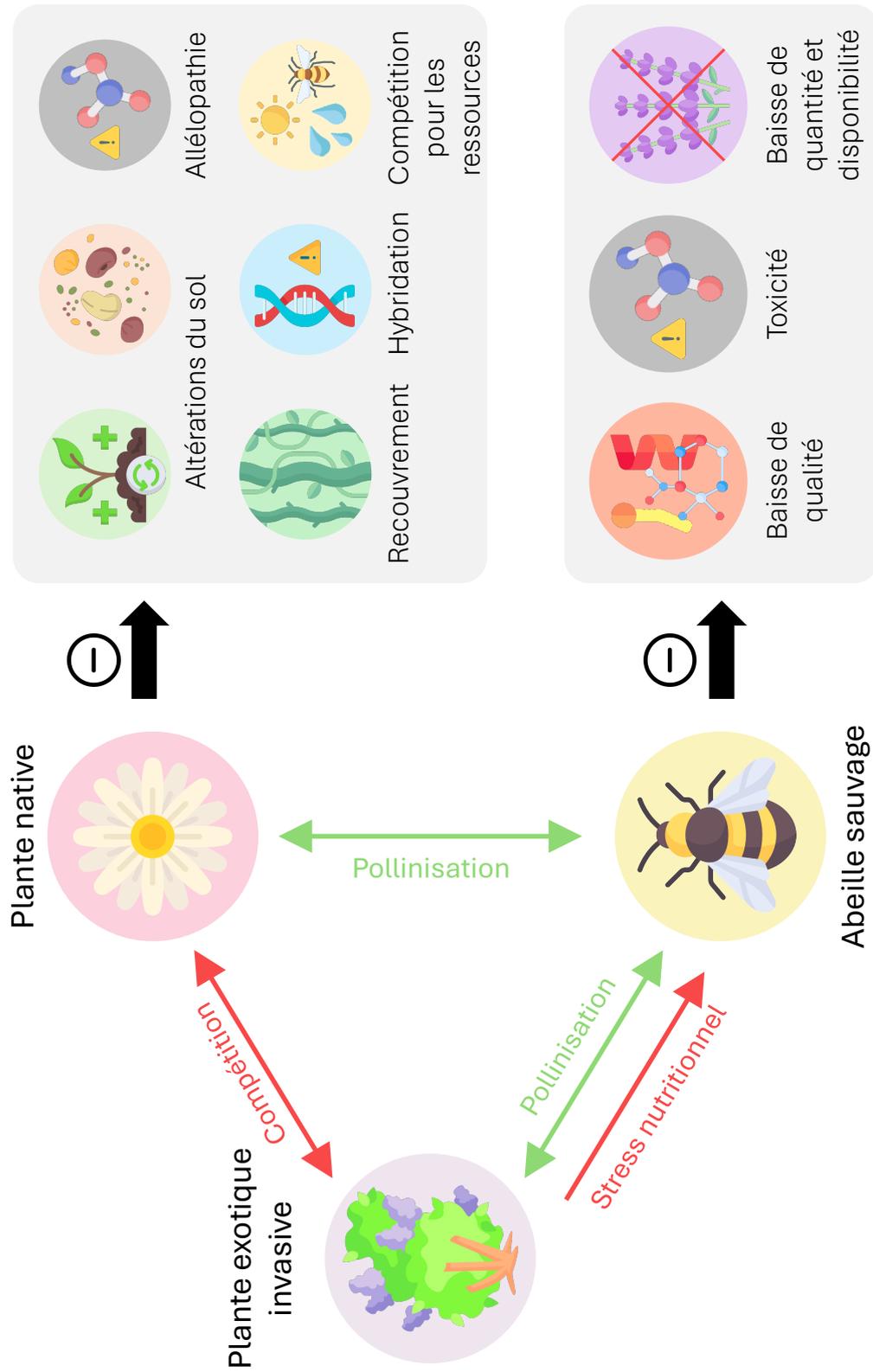


Fig. 5 | Impacts directs et indirects des plantes exotiques invasives sur les plantes natives et les abeilles sauvages. Les plantes exotiques invasives peuvent affecter directement les plantes natives par compétition via des modifications des propriétés du sol, l'émission de toxines dans le sol, le recouvrement, l'hybridation et la compétition directe pour les ressources (eau, lumière, pollinisateurs). Elles impactent également les abeilles directement par la qualité et/ou la présence de toxines dans leurs ressources florales, et indirectement par la réduction de l'accès aux ressources florales natives en quantité et en durée.

Modifications des interactions plantes-abeilles. Les espèces végétales exotiques invasives perturbent aussi bien les abeilles (*i.e.*, stress nutritionnel) que les plantes natives (*i.e.*, compétition) et réduisent leur abondance et diversité, ce qui peut avoir des conséquences sur leurs interactions (Aizen & Morales, 2020). En effet, lorsqu'une plante exotique invasive est très abondante ou possède des traits très attractifs (*e.g.*, récompenses florales abondantes, grandes inflorescences), elle peut modifier, voire supprimer, les interactions entre abeilles et plantes natives (Bartomeus *et al.*, 2008 ; CaraDonna *et al.*, 2017). À ce titre, les plantes exotiques invasives sont susceptibles d'influencer les interactions plantes-abeilles à deux niveaux : (i) en modifiant la taille des populations des espèces natives et (ii) en altérant le comportement des abeilles (Traveset & Richardson, 2006 ; Bjercknes *et al.*, 2007 ; Fig. 6). À l'échelle des populations, elles peuvent renforcer les interactions en induisant une augmentation de la taille des populations d'abeilles via l'accès à de nouvelles ressources florales et par conséquent une augmentation des effectifs de plantes natives (Bjercknes *et al.*, 2007 ; Tepedino *et al.*, 2008 ; Bartomeus *et al.*, 2016). Cependant, par leur compétition pour les ressources, elles provoquent plus vraisemblablement la diminution des tailles de populations de plantes natives et d'abeilles, ce qui affaiblit leurs interactions (Vilà *et al.*, 2011 ; Pyšek *et al.*, 2012). À plus petite échelle, elles peuvent modifier le comportement de butinage des abeilles (Sun *et al.*, 2013 ; Albrecht *et al.*, 2016). En effet, elles peuvent faciliter les visites florales en attirant de nouveaux pollinisateurs (Molina-Montenegro *et al.*, 2008 ; Jakobsson & Padrón, 2014), mais peuvent aussi entrer en compétition pour la pollinisation (Kandori *et al.*, 2009 ; Thijs *et al.*, 2012). Outre le partage de pollinisateurs, par la compétition pour les autres ressources, elles peuvent diminuer l'attractivité des plantes natives qui réduisent leur allocation des ressources à la reproduction (Van Kleunen *et al.*, 2010 ; Wang *et al.*, 2018). Ces effets restent toutefois dépendants des caractéristiques de l'espèce exotique invasive (*e.g.*, phénologie, morphologie et attractivité florale ; Gibson *et al.*, 2012) et de son abondance (Bradley *et al.*, 2019).

Impacts sur les réseaux de pollinisation et leur structure. En impactant les espèces végétales et les espèces pollinisatrices, les plantes exotiques invasives pourraient également modifier la structure des réseaux de pollinisation (Parra-Tabla & Arceo-Gómez, 2021). En effet, ces espèces s'intègrent rapidement au sein de ces réseaux (Valdovinos *et al.*, 2009), notamment grâce à la flexibilité du comportement de butinage des pollinisateurs (CaraDonna *et al.*, 2017). Une fois intégrées dans les réseaux de pollinisation, les plantes exotiques invasives réorganisent le nombre de visites pour les espèces natives (Vilà *et al.*, 2009) et deviennent souvent de super-généralistes, privant certaines plantes de leurs pollinisateurs et déstabilisant alors les réseaux

(Aizen *et al.*, 2008). Cette réorganisation des réseaux de pollinisation peut se refléter sur leur structure, visible à travers les modifications des métriques qui les caractérisent. En effet, certaines études ont déjà observé une augmentation de la richesse spécifique, aussi bien des abeilles que des plantes (Albrecht *et al.*, 2014 ; Tab. S1-1), du nombre d'interactions entre elles (Bartomeus *et al.*, 2008 ; Tab. S1-1), du degré moyen de leurs espèces à l'échelle du réseau (Russo *et al.*, 2014 ; Tab. S1-1), de la spécialisation du réseau (Carmo *et al.*, 2025 ; Tab. S1-1) et de sa robustesse (Albrecht *et al.*, 2014 ; Tab. S1-1), mais une diminution de sa connectance (Johnson & Ashman, 2019 ; Tab. S1-1). D'autres études ont cependant observé une diminution de la richesse spécifique des abeilles et des plantes (Carmo *et al.*, 2025 ; Tab. S1-1), ainsi que de la richesse de leurs interactions (Larson *et al.*, 2016 ; Tab. S1-1) et de leur degré moyen (Corcos *et al.*, 2020 ; Tab. S1-1). Toutefois, l'architecture générale des réseaux de pollinisation ne semble pas ou peu affectée, puisque ces différentes métriques ne varient généralement pas selon la présence d'une ou plusieurs espèces exotiques invasives dans le réseau (Fig. 6). En effet, la majorité des études ont été non concluantes quant à la richesse spécifique des abeilles et des plantes, la richesse de leurs interactions, leur degré moyen, la connectance du réseau, sa robustesse et sa spécialisation (Tab. S1-1). La plupart de ces études s'intéressent cependant à des complexes d'invasion. Or, l'impact des espèces exotiques invasives dépend de leurs caractéristiques (Gibson *et al.*, 2012 ; Herron-Sweet *et al.*, 2016), qui peuvent varier fortement entre espèces (Szigeti *et al.*, 2023). Si un réseau de pollinisation est envahi par plusieurs plantes exotiques invasives très différentes, leurs effets pourraient s'annuler, empêchant la détection de toute modification de la structure de ce réseau (Vilà *et al.*, 2009). À l'heure actuelle, les études se focalisant sur une espèce exotique invasive n'ont toutefois détecté que peu d'effets de cette invasion (Tab. S1-2). Ainsi, les conséquences sur la durabilité de ces réseaux restent encore incertaines, d'autant plus que seules les visites des pollinisateurs ont été considérées jusqu'à présent (Parra-Tabla & Arceo-Gómez, 2021). Leur efficacité, notamment en considérant leur contribution réelle au transport de pollen, pourrait pourtant modifier fortement les réseaux de pollinisation (De Santiago-Hernández *et al.*, 2019). Toutefois, les quelques études ayant intégré des réseaux à partir d'analyses palynologiques rapportent des résultats contrastés selon les cas (Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2007 ; Emer *et al.*, 2015). Bien que l'effet des plantes exotiques invasives ait déjà été caractérisé à plusieurs reprises, son impact sur les réseaux de pollinisation nécessite donc encore d'être approfondi.

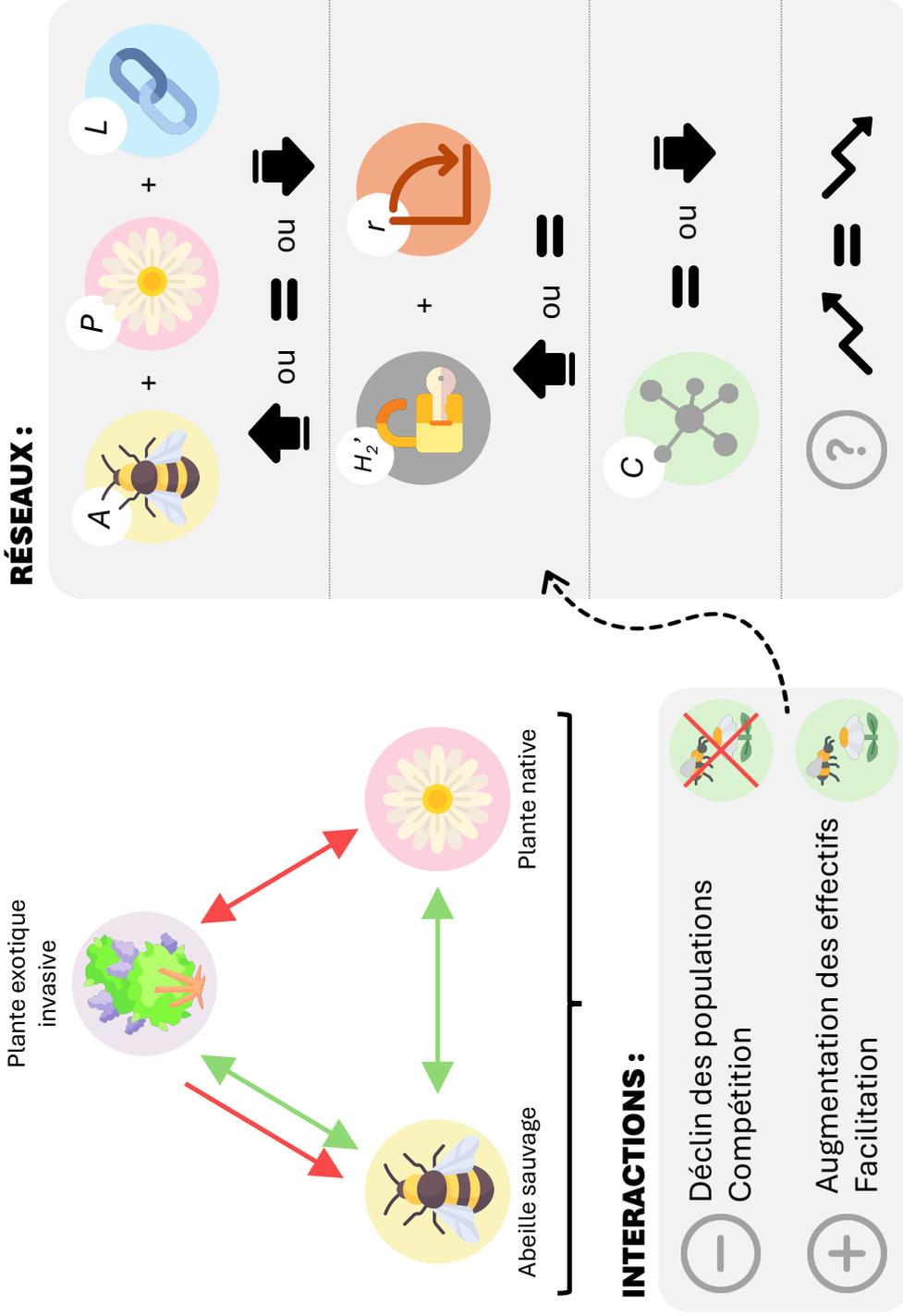


Fig. 6 | Impacts des plantes exotiques invasives sur les interactions plantes-abeilles et leurs réseaux de pollinisation. En modifiant les communautés d'abeilles et de plantes, les plantes exotiques invasives modifient aussi leurs interactions. Ces interactions peuvent s'affaiblir en raison d'une baisse de la taille des populations et de la compétition directe pour la pollinisation, mais elles peuvent aussi se renforcer via une croissance des tailles des populations et une facilitation de la pollinisation. Ces modifications peuvent se répercuter sur les réseaux de pollinisation en influençant certaines métriques dont la richesse spécifique (A et P), la richesse des interactions (L), la connectance (C), la spécialisation (H_2') et la robustesse (r), qui peuvent augmenter, diminuer ou ne pas changer selon la présence de la plante exotique invasive.

I.3.2. Abeilles domestiques

Domestication et pression sur les abeilles sauvages. Face à l'intensification de l'agriculture, les sociétés humaines ont domestiqué plusieurs espèces de pollinisateurs, notamment d'abeilles, afin de répondre à leurs besoins croissants de pollinisation (*e.g.*, production alimentaire ; Eilers *et al.*, 2011). Ainsi, les pratiques agricoles modernes reposent sur l'introduction massive dans les champs et les serres d'espèces d'abeilles domestiques, essentiellement *Apis mellifera* Linné, 1758 et *Bombus* spp. Latreille, 1802, qui deviennent parfois les seuls pollinisateurs des cultures (Aizen & Harder, 2009 ; Mallinger *et al.*, 2017). Bien que natives d'Europe, ces espèces peuvent impacter négativement les abeilles sauvages par compétition directe et transmission de maladies (Geslin *et al.*, 2017 ; Fig. 7). La compétition pour les ressources florales en constitue le mécanisme principal (Mallinger *et al.*, 2017). En effet, les abeilles domestiques exercent une pression importante sur les abeilles sauvages en raison de leur nombre élevé (Smith *et al.*, 2016), de leur capacité à récolter d'importantes quantités de pollen et de nectar (Cane & Tepedino, 2017) et de leur activité sur de larges zones autour des ruches (Steffan-Dewenter & Kuhn, 2003). Elles peuvent ainsi localement réduire la disponibilité en nectar et en pollen (Torné-Noguera *et al.*, 2016), ce qui peut entraîner une diminution de la taille des populations, de la fécondité et de la survie des abeilles sauvages (Elbgami *et al.*, 2014 ; Angelella *et al.*, 2021), ainsi qu'un changement dans les plantes visitées vers de nouvelles espèces (Magrach *et al.*, 2017 ; Page & Williams, 2023), ce qui impacte en particulier les espèces oligolectiques (Bogusch *et al.*, 2020). Les effets de cette compétition dépendent cependant du contexte paysager (*e.g.*, hétérogénéité du paysage ; Herbertsson *et al.*, 2016), des caractéristiques de l'abeille sauvage (*e.g.*, diète ; Cappellari *et al.*, 2022) et de l'abondance de l'abeille domestique (Tourbez *et al.*, 2025). Outre la compétition pour les ressources, la transmission de maladies impacte également les espèces sauvages (Graystock *et al.*, 2016). En effet, les abeilles domestiques peuvent agir comme des vecteurs de pathogènes (Goulson & Hughes, 2015 ; Nanetti *et al.*, 2021), dont des virus (*e.g.*, *Deformed Wing Virus* (DWV) ; Tab. S2-1), des champignons (*e.g.*, *Nosema ceranae* ; Tab. S2-2), des bactéries (*e.g.*, *Spiroplasma apis* ; Tab. S2-3) et des protozoaires (*e.g.*, *Crithidia bombi* ; Tab. S2-4). La transmission de ces agents pathogènes se produit généralement via des fleurs ou des ressources florales contaminées (Graystock *et al.*, 2015 ; Alger *et al.*, 2019), mais est aussi possible par voie féco-orale (Yañez *et al.*, 2020). Chez les abeilles sauvages, ces pathogènes réduisent la santé et la survie, et affectent les comportements (Graystock *et al.*, 2013).

Impacts sur les interactions plantes-abeilles et les réseaux de pollinisation. En impactant directement les abeilles sauvages, il est probable que les abeilles domestiques altèrent aussi leurs interactions avec les plantes, et par conséquent la structure des réseaux de pollinisation (Geslin *et al.*, 2017). Ainsi, les premiers signes de compétition entre abeilles domestiques et sauvages concernent souvent des changements dans la flore visitée, avec des répercussions négatives sur la reproduction des espèces végétales (Magrach *et al.*, 2017 ; Page & Williams, 2023). En effet, si les abeilles domestiques monopolisent certaines fleurs, les interactions des abeilles sauvages vont soit diminuer (Hudewenz & Klein, 2015), soit se diversifier pour inclure de nouvelles espèces florales (Fontaine *et al.*, 2008 ; Fig. 7). Cela peut également affecter la capacité des plantes à attirer ces abeilles, notamment en diminuant les quantités de pollen et de nectar disponibles (Wignall *et al.*, 2020). La compétition entre abeilles domestiques et sauvages peut alors impacter les réseaux directement en modifiant les diètes des abeilles sauvages (Magrach *et al.*, 2017) et indirectement en réduisant la diversité des espèces sauvages (Valido *et al.*, 2019). Les changements dans les interactions plantes-abeilles qui en découlent peuvent influencer les réseaux de pollinisation en ajoutant de nouvelles interactions et en supprimant des interactions préexistantes (Worthy *et al.*, 2023). Les abeilles domestiques peuvent ainsi fortement affecter l'organisation des réseaux de pollinisation (Geslin *et al.*, 2017). Leur présence peut en effet réduire la richesse spécifique, le nombre d'interactions, la connectance, la spécialisation et la robustesse de ces réseaux de pollinisation (Fig. 7 ; Tab. S3). Cependant, les variations de ces métriques sont contrastées et varient fortement selon les études. Ainsi, il a déjà été observé que la richesse des interactions augmentait avec l'abondance d'abeilles mellifères (Lázaro *et al.*, 2021 ; Tab. S3), mais pouvait aussi diminuer (Valido *et al.*, 2019 ; Tab. S3). De la même manière, la robustesse présente souvent des évolutions contrastées selon les études (Corcos *et al.*, 2020 ; Dáttilo *et al.*, 2022 ; Tab. S3). Cette hétérogénéité des résultats peut s'expliquer en partie par les différences dans les méthodes d'évaluation de l'abondance des abeilles domestiques. En effet, la plupart des études se basent sur l'utilisation d'indicateurs indirects comme la distance à la ruche (*e.g.*, Worthy *et al.*, 2023), la densité des ruchers (*e.g.*, Ropars *et al.*, 2019) et le taux de visite des abeilles domestiques (*e.g.*, Lázaro *et al.*, 2021). Ces différences d'approches compliquent les comparaisons entre études et n'estiment pas l'abondance réelle des abeilles domestiques, rendant les résultats non-concluants. Bien que l'effet des abeilles domestiques ait déjà été caractérisé, il reste donc incertain si leur abondance peut altérer ou non les interactions plantes-abeilles et les caractéristiques globales des réseaux de pollinisation (Iwasaki & Hogendoorn, 2022).

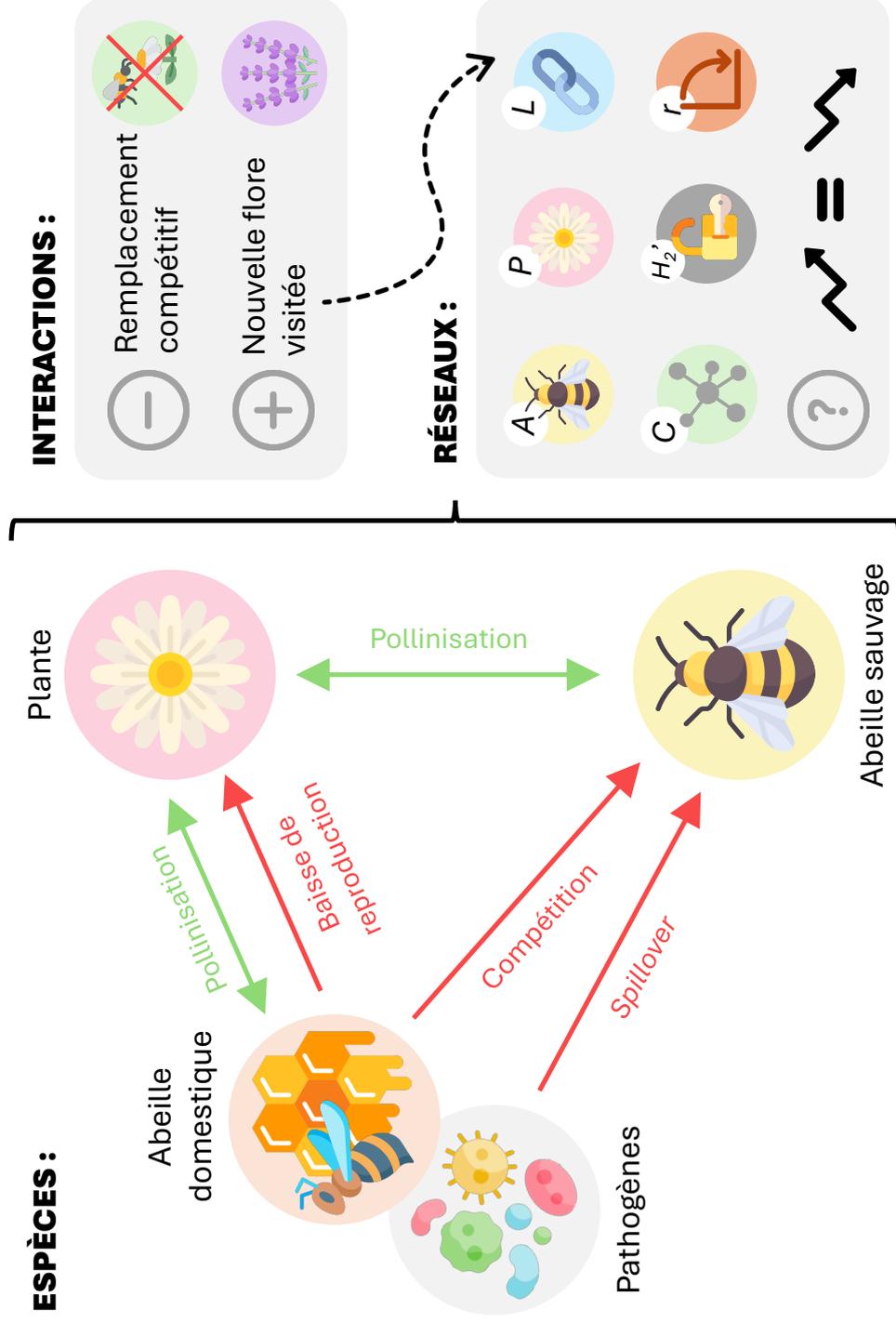


Fig. 7 | Impacts directs et indirects des abeilles domestiques et de leurs pathogènes sur les abeilles sauvages, les plantes et leurs réseaux d'interaction. Les abeilles domestiques peuvent affecter directement les abeilles sauvages par compétition pour les ressources et par la transmission de leurs pathogènes. Elles influencent également les plantes en réduisant leur succès reproducteur, soit directement en raison de leur moindre efficacité, soit indirectement en les rendant moins attractives pour les abeilles sauvages. Ces effets sur les abeilles sauvages et les plantes modifient leurs interactions, soit en les diminuant par monopolisation des fleurs, soit en les augmentant via un changement de diète chez les abeilles sauvages. Ces modifications peuvent se répercuter sur les réseaux de pollinisation en influençant certaines métriques dont la richesse spécifique (A et P), la richesse des interactions (L), la connectance (C), la spécialisation (H_2') et la robustesse (r), qui peuvent augmenter, diminuer ou ne pas changer selon l'abondance de l'abeille domestique.

II. QUESTIONS BIOLOGIQUES

Ce mémoire s'inscrit dans le projet SOBIS (*Save Our Bees from Invasive Species* ; thèse de Clément Tourbez) mené au sein du laboratoire de Zoologie de l'UMons qui examine les impacts des plantes exotiques invasives sur les pollinisateurs. Plus précisément, le projet SOBIS vise à analyser l'impact de ces plantes sur la composition et la qualité des ressources florales disponibles aux abeilles et leurs conséquences sur les interactions entre abeilles et plantes. Dans le cadre de ce mémoire, les effets de l'espèce exotique invasive *Buddleja davidii* Franch, 1887 et de l'espèce domestique *Apis mellifera* Linné, 1758 sur les interactions plantes-abeilles dans un contexte de pollinisation ont été étudiés. Afin d'explorer ces perturbations sur les réseaux de pollinisation, cette étude a été divisée en deux questions biologiques (Fig. 8) :

1. Comment la présence et le gradient d'invasion de *Buddleja davidii* impactent-ils (i) la composition et (ii) la structure des réseaux de pollinisation ? Le premier objectif était d'évaluer l'impact d'une espèce de plante exotique invasive, *Buddleja davidii*, sur les réseaux de pollinisation des terrils. Il se divise en trois questions distinctes : (i) La présence de *B. davidii* modifie-t-elle la richesse des espèces et de leurs interactions ? (ii) La présence de *B. davidii* modifie-t-elle les propriétés structurales des réseaux ? (iii) Ces effets s'amplifient-ils avec le gradient d'invasion de *B. davidii* ? En entrant en compétition avec les plantes natives pour les ressources, *B. davidii* pourrait réduire leur diversité et celles des abeilles en conséquence. Ces changements dans la composition des communautés devraient par conséquent également réduire la diversité des interactions. En s'intégrant aux réseaux de pollinisation, *B. davidii* devrait devenir une espèce centrale et pourrait alors limiter les interactions des autres espèces, ce qui altérerait la structure et les propriétés des réseaux de pollinisation. Ces effets devraient s'amplifier avec l'augmentation de l'abondance de *B. davidii*.

2. Comment le gradient d'abondance d'*Apis mellifera* impacte-t-il (i) les communautés et (ii) les interactions des abeilles sauvages au sein des réseaux de pollinisation ? Le second objectif était d'analyser l'effet d'une espèce d'abeille domestique, *Apis mellifera*, sur les réseaux de pollinisation des terrils. En raison de leur compétition pour les ressources florales, *A. mellifera* pourrait diminuer l'abondance et la richesse des abeilles sauvages, et par conséquent la diversité des espèces végétales. En monopolisant certaines espèces végétales et en interagissant avec une grande diversité de plantes, elle pourrait également perturber les interactions des abeilles sauvages avec les plantes.

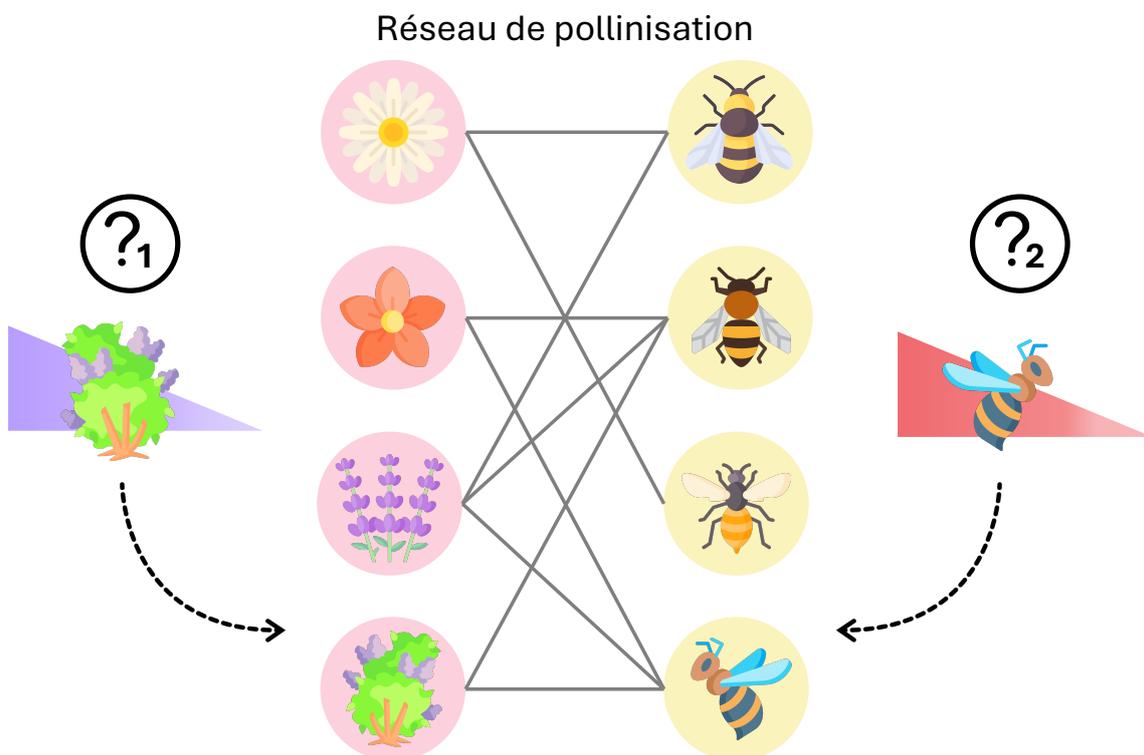
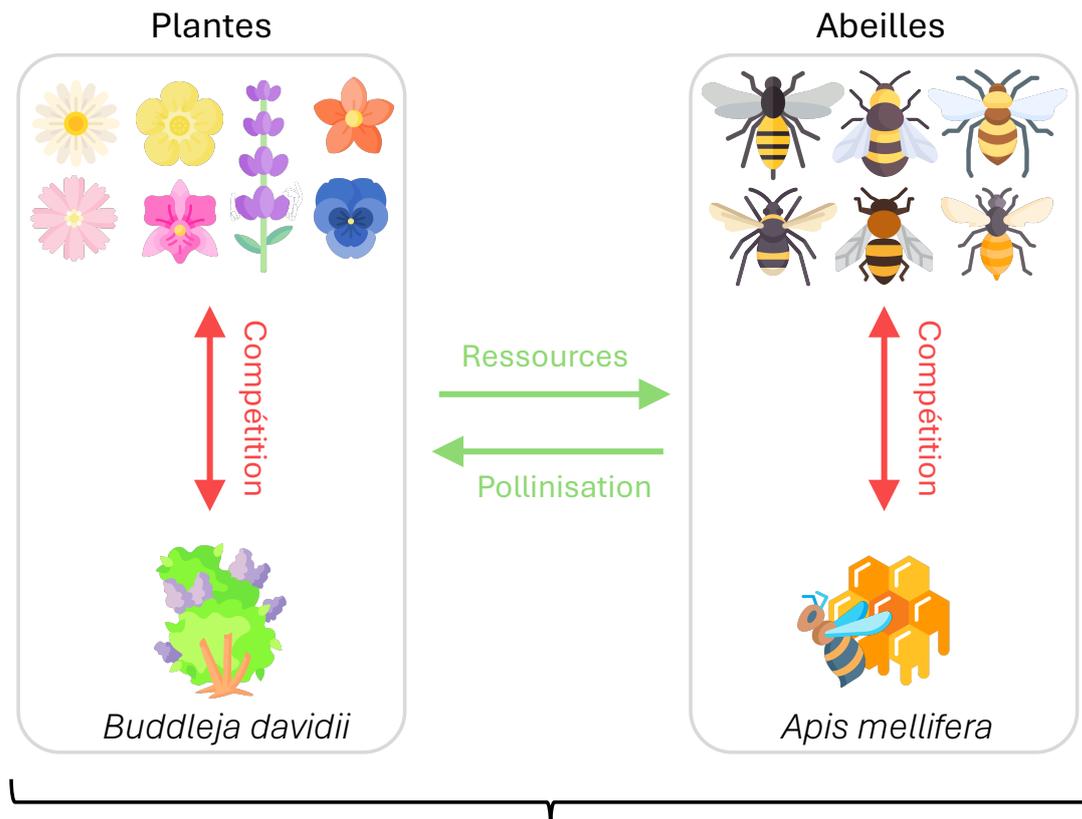


Fig. 8 | Résumé des questions biologiques. Les abeilles et les plantes interagissent au sein de réseaux de pollinisation, pour l'apport de ressources et leur reproduction respectivement. Ces réseaux peuvent être perturbés par des espèces de plantes exotiques invasives telles que *Buddleja davidii*, ou des espèces d'abeilles domestiques comme *Apis mellifera*, qui entrent dans les deux cas en compétition avec les espèces natives. Les effets de ces deux espèces ont été étudiés à travers deux aspects distincts : (1) l'impact du gradient d'invasion de *B. davidii* sur la structure des réseaux et (2) l'impact du gradient d'abondance de *A. mellifera* sur la structure de ces mêmes réseaux.

III. MATÉRIEL ET MÉTHODES

III.1. Espèces modèles

Buddleja davidii. L'arbre à papillons, *Buddleja davidii* Franch, 1887 (Scrophulariaceae), est une espèce d'arbuste à tiges multiples caractérisée par ses inflorescences en panicule composées de petites fleurs tubulaires généralement mauves (Ebeling *et al.*, 2008 ; Fig. 9A1). Ces fleurs produisent un parfum puissant et d'abondantes quantités de nectar, leur permettant d'attirer différents insectes pollinisateurs (Lehner *et al.*, 2022 ; Fig. 9A1). *Buddleja davidii* est natif de Chine, mais a été introduit en tant que plante ornementale en Amérique, en Océanie et en Europe au cours du XIX^e siècle (Kriticos *et al.*, 2011 ; Fig. 9A2). Plusieurs caractéristiques lui confèrent un fort potentiel invasif : (i) son importante résistance aux conditions environnementales (Godefroid *et al.*, 2007), (ii) sa production élevée de graines (*i.e.*, 100 000 à 3 000 000 par individu ; Tallent-Halsell & Watt, 2009) et (iii) sa croissance rapide (*i.e.*, jusque 2 m par an ; Watt *et al.*, 2007). Une fois introduit dans un nouveau milieu, *B. davidii* perturbe la végétation locale en concurrençant les plantes natives pour les ressources (*e.g.*, eau, lumière et nutriments) et en altérant les propriétés du sol (Gasperini *et al.*, 2020). *Buddleja davidii* est donc une espèce exotique invasive intéressante à étudier pour comprendre les effets des invasions biologiques, et ce pour plusieurs raisons : (i) il est largement répandu en Europe, (ii) il fleurit sur une longue période et est attractif pour les pollinisateurs et (iii) il modifie la structure des communautés végétales natives et réduit la diversité des ressources florales pour les insectes pollinisateurs, altérant potentiellement leurs interactions.

Apis mellifera. L'abeille domestique ou abeille mellifère, *Apis mellifera* Linné, 1758 (Apidae : Apini), est une espèce d'abeille eusociale et polylectique facilement reconnaissable sur le terrain (Köppler *et al.*, 2007 ; Michener, 2007 ; Fig. 9B1). Elle est importante dans de nombreux écosystèmes, assurant la pollinisation de nombreuses espèces sauvages et cultivées. Elle est native du Moyen-Orient/nord-est de l'Afrique et s'est naturellement étendue vers l'Europe et l'Asie occidentale (Cridland *et al.*, 2017). Son aire de répartition naturelle comprend donc l'Afrique et l'Eurasie, mais sa domestication par l'homme lui a permis d'être introduite sur tous les autres continents, à l'exception de l'Antarctique (Toni *et al.*, 2018 ; Fig. 9B2). Depuis sa domestication, elle s'est rapidement propagée grâce à certaines de ses caractéristiques : (i) sa diète généraliste (Köppler *et al.*, 2007), (ii) son importante mobilité (Beekman & Ratnieks, 2000) et (iii) sa tolérance à différents types d'habitats (Collado *et al.*, 2019). Malgré ses nombreux avantages pour l'homme, l'introduction d'*A. mellifera* a eu différents effets négatifs

sur la biodiversité. L'abeille domestique entre en compétition pour les ressources florales avec les espèces sauvages, favorise la transmission de pathogènes et de parasites, et peut même impacter la pollinisation des espèces végétales (Goulson, 2003). *Apis mellifera* est donc une espèce domestique pertinente à étudier pour différentes raisons : (i) elle est largement répandue en Europe, (ii) elle forme de grandes colonies actives et stables tout au long de l'année et (iii) sa présence impacte directement et indirectement les abeilles sauvages et les plantes, modifiant potentiellement leurs interactions mutualistes.

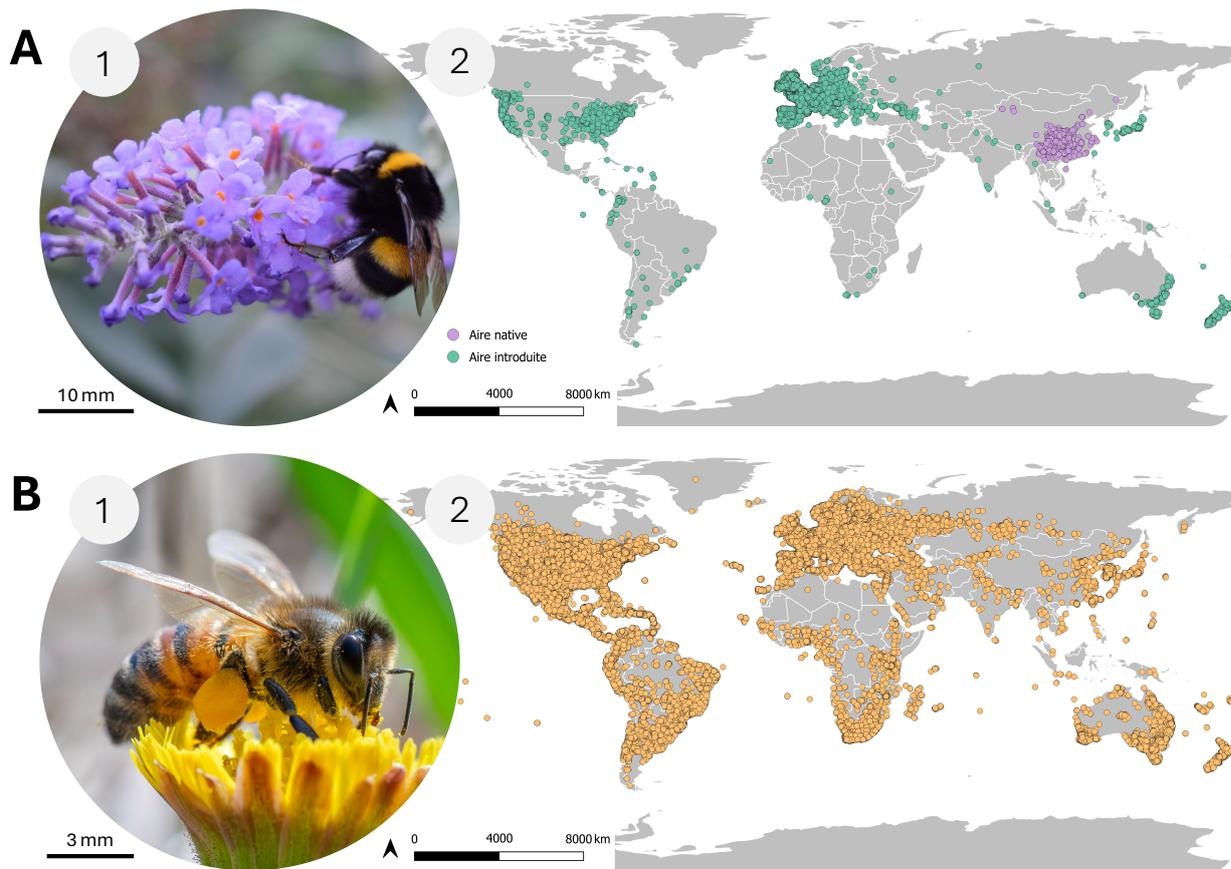


Fig. 9 | Espèces modèles. (A) *Buddleja davidii*, espèce modèle de plante exotique invasive : (1) *B. davidii* visité par une espèce du sous-genre *Bombus sensu stricto*. (2) Distribution mondiale native (points mauves) et introduite (points verts) de *B. davidii* (données de GBIF (*Global Biodiversity Information Facility*), consultées en mars 2025). (B) *Apis mellifera*, espèce modèle d'abeille domestique : (1) *A. mellifera* visitant une inflorescence de *Tussilago farfara*. (2) Distribution mondiale (points oranges) de *A. mellifera* (données de GBIF (*Global Biodiversity Information Facility*), consultées en mars 2025). Les cartes ont été réalisées avec QGIS v.3.38.01.

III.2. Design expérimental et sites étudiés

L'impact de ces deux espèces modèles sur les réseaux de pollinisation a été étudié sur les terrils. Ces derniers sont définis comme des collines artificielles créées par l'accumulation de déchets miniers (*e.g.*, schistes et grès) lors de l'extraction du charbon du sous-sol (Castiau *et al.*, 2012). De par leurs caractéristiques, ils constituent des sites intéressants à étudier dans le cadre de l'effet des espèces exotiques invasives et domestiques, et ce pour plusieurs raisons : (i) ce sont des milieux artificiels fortement perturbés propices à la colonisation d'espèces exotiques invasives qui y dominent souvent la flore (Woch *et al.*, 2013 ; Bakr *et al.*, 2024), (ii) ils sont généralement colonisés par des espèces communes dans le paysage environnant (Lemoine, 2012) et (iii) ils sont devenus des refuges pour la biodiversité grâce à leur végétalisation spontanée suite à l'arrêt des activités minières (Rahmonov *et al.*, 2020 ; Fiordaliso *et al.*, 2022). Les terrils permettent donc d'évaluer comment la présence d'espèces exotiques invasives ou domestiques modifie les interactions entre flore et pollinisateurs. Dans cette optique, 14 terrils différents ont été sélectionnés dans le Hainaut entre Dour et Charleroi (Fig. 10 ; Tab. S4). Sur chaque terril, deux sites de 20 x 25 m chacun ont été échantillonnés, un site non envahi et un site envahi par *B. davidii*. Chaque site a été sélectionné pour qu'aucune autre plante exotique invasive ne les domine, afin de se concentrer sur l'impact de *B. davidii*. Sur chaque terril, les deux sites sélectionnés présentaient des caractéristiques similaires (*e.g.*, caractéristiques topographiques et écologiques), le site envahi étant supposé être une ancienne prairie fleurie semblable au site non envahi. La couverture au sol représentée par *B. davidii* dans les sites envahis variait selon un gradient de 10 % à 100 %, tandis que l'abondance d'*A. mellifera* variait de un à 702 individus, tous échantillonnages confondus. Les échantillonnages ont été réalisés d'avril à septembre 2024, à raison d'une session par mois pour chaque site, soit six sessions par site, permettant ainsi d'étudier l'effet de *B. davidii* tout au long de sa période de floraison, ainsi que d'*A. mellifera* durant sa période d'activité. Chaque échantillonnage comprenait une collecte entomologique, ainsi que des relevés météorologiques (*i.e.*, vitesse du vent, température, couverture nuageuse) et botaniques. Les recensements botaniques comprenaient un inventaire général des espèces végétales en floraison sur le site ainsi que le pourcentage de recouvrement au sol correspondant à chacune de ces espèces.

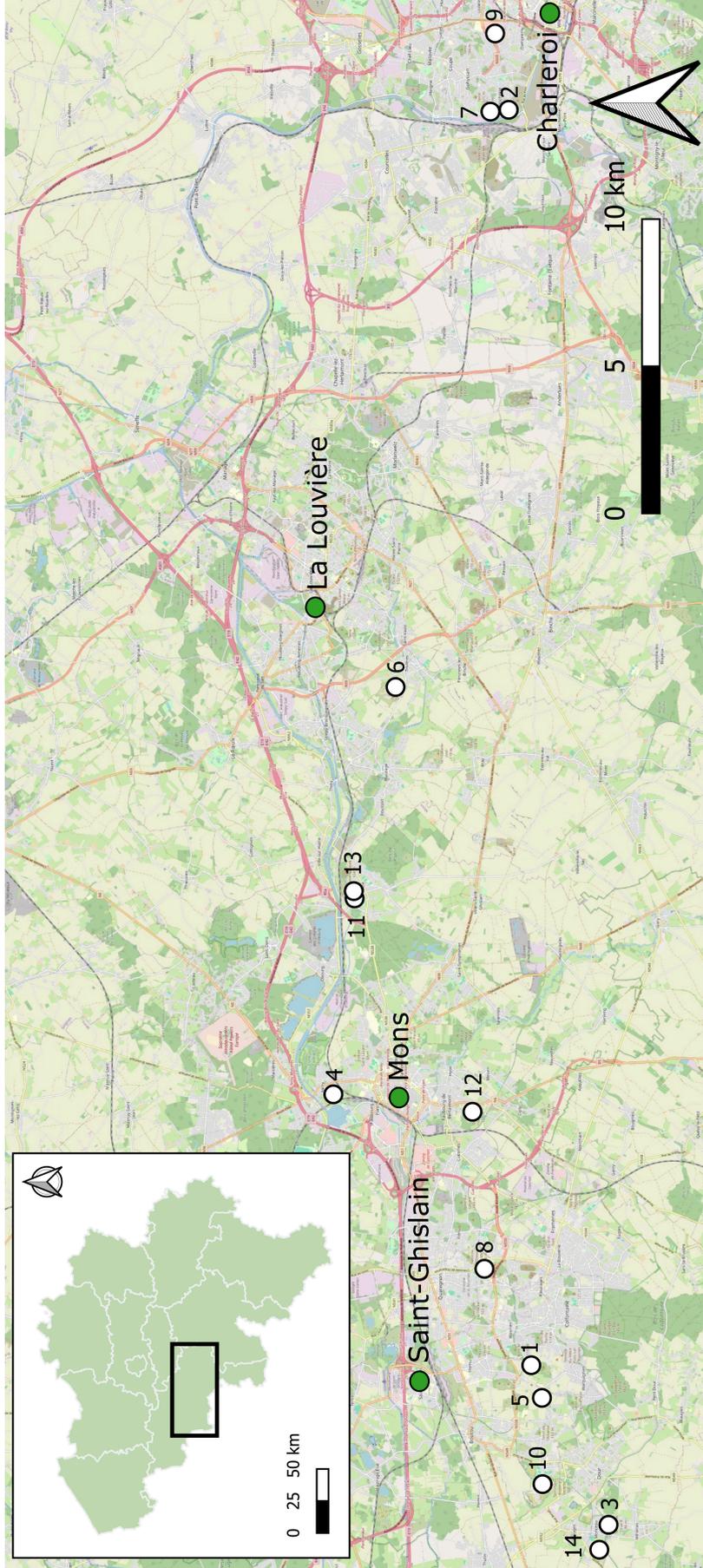


Fig. 10 | Carte des sites échantillonnés. Les 14 terrils échantillonnés sont : (1) Terril de la Marcasse, (2) Terril Bayemont-Saint-Charles, (3) Terril Belle vue du Huit, (4) Terril de Nimy, (5) Terril du Grand Buisson, (6) Terril du Quesnoy, (7) Terril Naye-à-bois, (8) Terril Rieu-du-Cœur, (9) Terril Sacré-Français, (10) Terril Saint-Antoine, (11) Coron desANGES, (12) Terril de l'Héribus, (13) Terril d'Havré et (14) Terril d'Élouges. La carte a été construite avec QGIS v.3.38.01.

III.3. Collecte, préparation et identification des abeilles

Sur chaque terril, les sites envahis et non envahis ont été échantillonnés chacun pendant 60 minutes effectives par deux collecteurs. La collecte des abeilles a été réalisée à l'aide d'un filet fauchoir, en ciblant uniquement les individus en train de butiner une fleur et d'activement se nourrir ou de collecter du pollen ou du nectar. Ces échantillonnages n'étaient effectués que lorsque les conditions météorologiques étaient favorables. Ils s'étendaient ainsi de 10 h à 17 h, uniquement par temps sec, peu venteux et avec une température minimale de 17 °C par temps couvert et de 13 °C par temps ensoleillé. Après leur capture, selon leur taille, les abeilles ont été isolées dans des petits tubes Eppendorf® (1,5 mL) ou des pots en plastique (40 mL), avant d'être endormies sur glace. Cela permet de prévenir toute contamination des spécimens par du pollen environnant, et ainsi garantir la fiabilité des analyses palynologiques menées par la suite. Les abeilles ont ensuite été conservées au congélateur une nuit entière, avant d'être épinglées et étiquetées conformément aux conventions d'usage. Elles ont finalement été classées par genre avant que leur identification ne soit confiée à des experts taxonomistes (Thomas Brau pour les genres *Halictus* et *Epeolus*, William Fiordialiso pour les genres *Andrena*, *Colletes* et *Sphcodes*, Simone Flaminio pour les genres *Lasioglossum* et *Seladonia*, Romain le Divelec pour le genre *Hylaeus* et Clément Tourbez pour tous les autres genres). Concernant les abeilles mellifères, les 20 premiers individus rencontrés ont été collectés, mais les spécimens observés par la suite ont été dénombrés et repoussés pour éviter les doubles comptages.

III.4. Analyses palynologiques

Des analyses palynologiques ont été effectuées sur toutes les abeilles collectées, à l'exception d'*Apis mellifera*, afin d'en inférer leurs interactions avec les plantes qu'elles ont visitées (Souza *et al.*, 2021). Les grains de pollen ont été prélevés en effleurant délicatement le corps de chaque individu avec un cube de gel de fuchsine (Brunel Microscopes Ltd), qui a ensuite été fondu et monté sur lame (Dafni *et al.*, 2005 ; Tourbez *et al.*, 2023). Afin d'analyser uniquement le pollen directement accessible à la pollinisation, les grains de pollen présents sur l'ensemble du corps de chaque individu ont été prélevés (*i.e.*, tête, mésosoma, métasoma, pattes, ailes). Puisque le pollen récolté par les femelles sur leurs corbeilles (*i.e.*, structures corporelles dédiées au transport du pollen) n'est pas disponible à la pollinisation en raison de sa compaction (Michener, 2007), ces structures et les zones adjacentes (*e.g.*, pattes médianes, bords du métasoma) ont été exclues pour éviter toute contamination. Pour les individus mâles, ainsi que les femelles des espèces parasites et du genre *Hylaeus*, qui ne possèdent pas de structures

spécialisées dans la collecte de pollen, le pollen provenant de toutes les parties du corps a été collecté. Lors des manipulations, les risques de contamination ont été minimisés par le port de gants et le nettoyage du matériel entre chaque individu. Une fois colorés, les grains de pollen ont été observés et identifiés au microscope optique (Brunel SP100) à un grossissement de 400 X. Sur base de leur morphologie, tous les grains ont été identifiés à l'espèce si possible ou au morphotype (*i.e.*, ensemble d'espèces ou de genres caractérisés par des grains de pollen semblables ; Tab. S5) le cas échéant. Leurs identifications ont été effectuées en les comparant avec une base de données en ligne (<https://pollen.tstebler.ch/>, consulté en mars 2025). En cas d'incertitudes, les relevés botaniques ont permis de confirmer les identifications. En effet, le pollen trouvé sur une abeille était présumé provenir de l'espèce sur laquelle elle a été collectée ou des espèces les plus abondantes présentes sur le site au moment de la capture. Les pollens cassés ou immatures, ainsi que les pollens d'espèces anémophiles (*e.g.*, Pinaceae, Poaceae) n'ont pas été recensés. Afin de tenir compte des éventuelles contaminations environnementales (*e.g.*, pollen sur le filet, pollen déposé précédemment par d'autres individus sur les fleurs), les espèces de plantes ayant moins de 20 grains de pollen par lame ont également été omises.

III.5. Construction et analyse des réseaux de pollinisation

Des réseaux de pollinisation quantitatifs ont été construits pour chacun des 14 terrils échantillonnés. Chaque interaction a été pondérée par le nombre de fois où un individu de chaque espèce d'abeille a été observé en interaction avec une espèce de plante/morphotype. Le poids des interactions n'a pas été pondéré par le nombre de grains de pollen, car le transfert de pollen peut être très variable pour une même interaction (Tourbez *et al.*, 2023). Deux types de réseaux différents ont été utilisés : (i) pour étudier l'impact de *B. davidii*, des réseaux mixtes ont été construits en combinant les interactions détectées par analyse palynologique et celles observées sur le terrain, pour les abeilles sauvages uniquement, et (ii) pour étudier l'impact d'*A. mellifera*, des réseaux de visite ont été construits à partir des interactions observées sur le terrain uniquement, pour toutes les abeilles. Dans le cas des réseaux mixtes, lorsqu'une interaction était détectée à la fois sur le terrain et par analyse palynologique, elle n'a été comptabilisée qu'une seule fois. Cela signifie que ces réseaux ne reflètent pas entièrement les interactions de pollinisation (*i.e.*, impliquant un transport de pollen), mais qu'ils maximisent le nombre d'interactions détectées. Puisque les stress ne sont pas comparables entre *B. davidii* et *A. mellifera*, le nombre de réseaux construits pour chaque communauté plantes-abeilles variait : (i) le niveau de stress représenté par *B. davidii* étant constant d'un mois à l'autre (*i.e.*, sa surface de recouvrement au sol reste inchangée), un réseau a été construit pour chaque terril et pour

chaque site, tous mois confondus, soit 28 réseaux, et (ii) le niveau de perturbation lié à *A. mellifera* variant chaque mois (*i.e.*, son abondance fluctue entre les mois), un réseau a été construit pour chaque site non envahi et pour chaque mois en excluant les mois où *A. mellifera* était peu abondante (*i.e.*, avril, mai et septembre), soit 42 réseaux.

Pour chaque réseau, différentes métriques décrivant sa taille et sa structure ont été calculées (Tab. S6). Pour décrire la taille de chaque réseau, des métriques de richesse ont été utilisées : (i) la richesse spécifique et (ii) la richesse des interactions. Ces deux métriques traduisent la diversité des espèces/interactions et sont calculées comme le nombre total d'espèces/interactions dans le réseau. Des valeurs élevées reflètent une augmentation de la taille de la communauté et du réseau. Pour étudier la structure de chaque réseau, des métriques à l'échelle du réseau et des abeilles ou des plantes ont été évaluées. Les métriques à l'échelle du réseau incluaient : (i) la connectance, (ii) la spécialisation H_2' et (iii) la *robustness*. La connectance traduit le pourcentage d'interactions effectivement observées dans le réseau. Elle a été calculée comme le rapport entre le nombre d'interactions observées (*i.e.*, la richesse des interactions) et le nombre maximum d'interactions possibles (*i.e.*, le produit des richesses spécifiques des abeilles et des plantes) et varie donc entre zéro et un. Plus elle est élevée, plus chaque espèce est fortement connectée aux autres, ce qui reflète une forte interconnexion du réseau. La spécialisation H_2' représente le niveau global de spécialisation de toutes les espèces. Elle varie entre zéro et un, et augmente avec la spécialisation des espèces et donc du réseau. La *robustness* correspond à la stabilité du réseau face aux extinctions aléatoires. Elle a été évaluée via l'aire calculée sous les courbes d'extinction et varie de zéro à un, les valeurs les plus élevées traduisant une plus grande résistance du réseau aux extinctions. Les métriques à l'échelle des abeilles et des plantes comprenaient : (i) le *degree* et (ii) le *niche overlap*. Le *degree* reflète le nombre total d'interactions pour chaque espèce incluse dans le réseau. Il a été calculé pour chaque espèce, puis la moyenne de ces valeurs a été déterminée pour chaque réseau et pour les abeilles et les plantes séparément. Plus cette moyenne est élevée, plus les espèces du réseau sont généralistes dans leurs interactions. Le *niche overlap* reflète le partage de ressources entre plusieurs espèces. Il a été évalué via l'indice de Horn-Morisita qui traduit la similarité des interactions entre espèces et varie entre zéro et un. Plus il est élevé, plus les espèces d'abeilles ou de plantes partagent les mêmes ressources, traduisant une augmentation potentielle de la compétition entre ces espèces. Les métriques de spécialisation H_2' , de *robustness* et de *niche overlap* ont été calculées grâce à la fonction *networklevel* du package *bipartite* v.2.20 (Dormann *et al.*, 2009).

III.6. Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R v.4.3.1 (R Core Team, 2023) et ont consisté en des modèles linéaires généralisés (GLMs) ou des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMMs) construits avec la fonction *glmmTMB* du package *glmmTMB* v.1.1.8 (Brooks *et al.*, 2017). Les conditions d'existence des modèles ont été vérifiées avec la fonction *simulateResiduals* du package *DHARMA* v.0.4.6 (Hartig, 2022). Les graphiques ont été réalisés avec le package *ggplot2* v.3.4.4 (Wickham, 2016) et les réseaux ont été visualisés grâce au package *igraph* v.2.0.3 (Csardi & Nepusz, 2006).

III.6.1. Impacts de *Buddleja davidii*

Pour étudier les effets de l'invasion de *Buddleja davidii* sur les différentes métriques, deux analyses différentes ont été menées : (i) l'effet de la présence-absence de *B. davidii* sur ces métriques et (ii) l'effet de son gradient d'invasion (*i.e.*, pourcentage de la surface du site recouvert par *B. davidii*) sur ces mêmes métriques. Dans le premier cas, dix GLMMs différents ont été construits. Dans ces modèles, la variable explicative était toujours le niveau d'invasion de *B. davidii* (*i.e.*, site envahi ou non envahi) et les variables réponses étaient les différentes métriques calculées précédemment. Le terrier a toujours été inclus comme effet aléatoire afin de contrôler la pseudoréplication. En fonction de la nature des variables réponses, différentes distributions ont été employées : (i) une distribution de Poisson (richesse spécifique des abeilles), (ii) une distribution négative binomiale de type 1 (richesse spécifique des plantes, richesse des interactions), (iii) une distribution gamma (connectance), (iv) une distribution bêta (*robustness*, *niche overlap* des abeilles, *niche overlap* des plantes) et (v) une distribution gaussienne (H_2' , *degree* des abeilles, *degree* des plantes). Lors de l'analyse de l'effet du gradient d'invasion, dix GLMs différents ont été compilés. Dans ces modèles, la variable explicative était toujours le pourcentage d'invasion de *B. davidii* et les variables réponses étaient les deltas des différentes métriques avec une distribution gaussienne. Le delta correspondait toujours à la différence de la valeur de chaque métrique entre le site non envahi et le site envahi de chaque terrier. Cela permet de contrôler les différences existantes entre chaque terrier grâce à un site contrôle (*i.e.*, le site non envahi) abritant la même communauté.

III.6.2 Impacts d'*Apis mellifera*

Pour étudier les effets de l'abondance d'*Apis mellifera*, l'analyse a consisté à évaluer son impact uniquement sur les métriques liées à la compétition entre espèces (en excluant la connectance, la robustesse et les métriques à l'échelle des plantes). L'impact sur l'abondance des abeilles sauvages a aussi été évalué. Pour cela, sept GLMMs différents ont été compilés. Dans ces modèles, la variable explicative était toujours le logarithme de l'abondance d'*A. mellifera* et les variables réponses étaient les différentes métriques calculées. Le terril et le mois ont toujours été inclus comme effets aléatoires pour contrôler la pseudoréplication. En fonction de la nature des variables réponses, différentes distributions ont été utilisées : (i) une distribution de Poisson (richesse spécifique des abeilles), (ii) une distribution négative binomiale de type 1 (abondance des abeilles sauvages, richesse des interactions), (iii) une distribution négative binomiale de type 2 (richesse spécifique des plantes), (iv) une distribution gamma (*degree* des abeilles sauvages), (v) une distribution bêta (*niche overlap* des abeilles sauvages) et (vi) une distribution gaussienne (H_2'). L'éventuelle compétition entre *A. mellifera* et les espèces d'abeilles les plus collectées (*i.e.*, espèces du sous-genre cryptique *Bombus sensu stricto*, de *Bombus pascuorum* et de *Bombus lapidarius*) a aussi été investiguée via trois GLMMs avec le logarithme de l'abondance d'*A. mellifera* comme variable réponse et le *degree* de ces espèces avec une distribution de Poisson comme variable explicative. Le terril et le mois ont également été inclus comme effets aléatoires.

IV. RÉSULTATS

IV.1. Description des réseaux de pollinisation

Lors des échantillonnages, 1 794 abeilles sauvages ont été collectées, appartenant à 92 espèces (dont neuf protégées en Belgique) réparties en six familles différentes (Tab. S7). La famille la plus représentée parmi les abeilles était celle des Megachilidae avec 30 espèces différentes. Un total de 62 espèces a été identifié dans les sites envahis, contre 78 dans les sites non envahis. Concernant la flore visitée par ces abeilles, 96 espèces/morphotypes différents (dont huit considérés comme exotiques invasifs en Belgique) ont été observés, répartis en 33 familles (Tab. S8). La famille la plus représentée parmi les plantes était celle des Asteraceae avec 25 espèces/morphotypes différents. Un total de 68 espèces/morphotypes a été identifié dans les sites envahis, contre 86 dans les sites non envahis. Au total, 3 386 interactions ont été détectées, dont 3 020 grâce aux analyses palynologiques. Cela correspondait à 685 interactions plantes-abeilles différentes. Ces analyses ont aussi révélé que moins de 10 % des individus (164 spécimens) ne portaient aucun pollen sur leur corps. Les interactions les plus fréquentes impliquaient, chez les abeilles, les espèces du sous-genre cryptique *Bombus sensu stricto*, de *Bombus pascuorum* et de *Bombus lapidarius*, et chez les plantes, les espèces d'*Hypericum perforatum*, de *Picris hieracioides* et d'*Echium vulgare* (Tab. S7-S8). Le nombre d'interactions observées variait de six à 115 par site, sites envahis et sites non envahis confondus (Fig. S1). Les réseaux étaient composés de deux à 27 espèces d'abeilles et de quatre à 42 espèces/morphotypes de plantes, sites envahis et sites non envahis confondus.

IV.2. Impacts de *Buddleja davidii*

IV.2.1. Visiteurs de *Buddleja davidii*

Parmi les 62 espèces d'abeilles sauvages collectées dans les sites envahis, 12 ont été observées en interaction avec *Buddleja davidii*, représentant un total de 93 individus, toutes espèces confondues (Fig. 11). Pour la majorité de ces espèces, une ou deux interactions avec *B. davidii* ont été observées, à l'exception des espèces du sous-genre cryptique *Bombus sensu stricto* et de *Bombus pascuorum*, représentés respectivement par 65 et 17 individus, ce qui correspond à 13,08 % et 4,86 % de l'ensemble des individus collectés pour chaque espèce. Le pourcentage des interactions avec *B. davidii* variait de 1,41 % à 50 % selon les espèces, à l'exception de *Colletes hederæ* pour laquelle toutes les interactions recensées concernaient *B. davidii*. Pour les deux espèces l'ayant visité de manière plus abondante, ces pourcentages atteignaient 20 % pour *Bombus sensu stricto* et 9,77 % pour *Bombus pascuorum*.

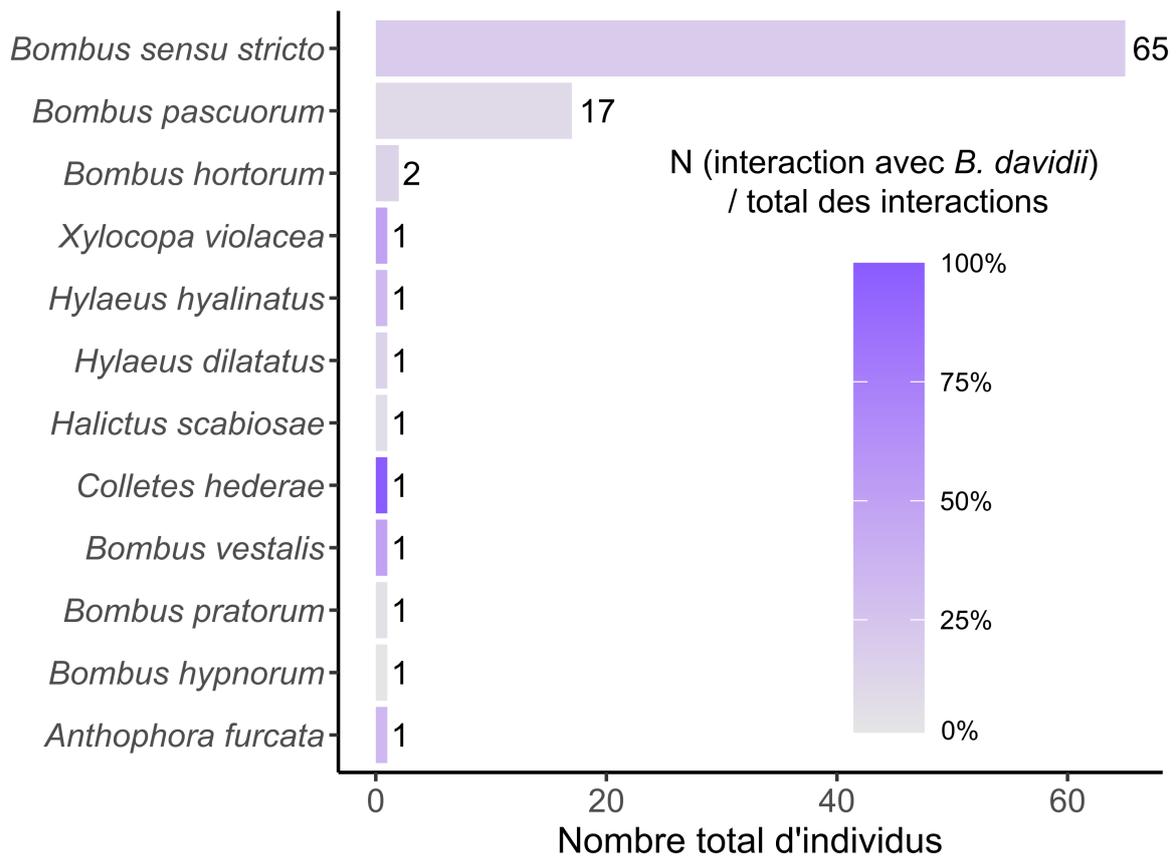


Fig. 11 | Visiteurs de *Buddleja davidii* sur les différents terrils hainuyers envahis étudiés dans le cadre de cette étude. Pour chacune des espèces, les barres indiquent le nombre total d'individus ayant interagi avec *B. davidii*. La proportion d'interactions réalisées avec *B. davidii* par rapport à l'ensemble des interactions de chaque espèce est également représentée grâce à un gradient de couleur. Seules les espèces ayant interagi avec *B. davidii* dans les sites envahis sont représentées, les visiteurs de *B. davidii* étant considérés absents des sites non envahis.

IV.2.2. Impacts de l'invasion de *Buddleja davidii*

Parmi les métriques de richesse, la présence de *B. davidii* a eu un effet significatif sur la richesse spécifique des abeilles (GLMM, *estimate* = 0,567, *standard error* = 0,099, *p-value* < 0,0001 ; Fig. 12A), la richesse spécifique des plantes (GLMM, *estimate* = 0,522, *standard error* = 0,110, *p-value* < 0,0001 ; Fig. 12B) et la richesse des interactions (GLMM, *estimate* = 0,810, *standard error* = 0,139, *p-value* < 0,0001 ; Fig. 12C). Dans les trois cas, ces métriques étaient significativement plus élevées dans les sites non envahis que dans les sites envahis. De la même manière, le gradient d'invasion de *B. davidii* a eu un effet significatif sur le delta de la richesse spécifique des abeilles (GLM, *estimate* = 0,192, *standard error* = 0,059, *p-value* = 0,001 ; Fig. 12D), le delta de la richesse spécifique des plantes (GLM, *estimate* = 0,238, *standard error* = 0,075, *p-value* = 0,002 ; Fig. 12E) et le delta de la richesse des interactions (GLM, *estimate* = 0,743, *standard error* = 0,184, *p-value* < 0,0001 ; Fig. 12F). Dans les trois cas, le delta de chaque métrique a augmenté significativement avec le pourcentage d'invasion.

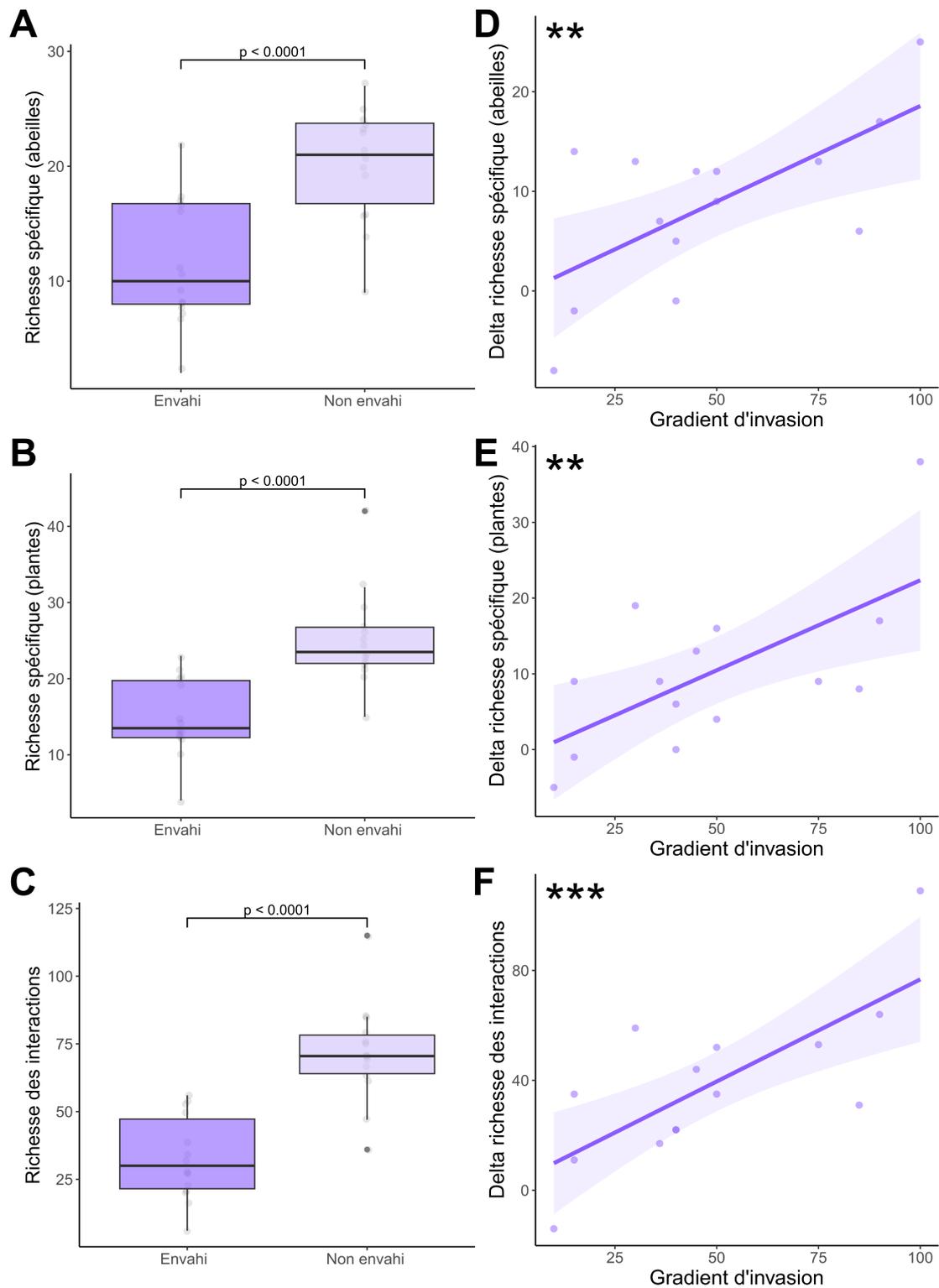


Fig. 12 | Effets de *Buddleja davidii* sur les métriques de richesse selon sa présence-absence (A-C) et son gradient d'invasion (D-F) sur les terrils hainuyers étudiés. (A-C) La richesse spécifique des abeilles (A), la richesse spécifique des plantes (B) et la richesse des interactions (C) sont représentées pour les sites envahis et non envahis. Les catégories « envahi » ou « non envahi » regroupent les sites avec et sans *B. davidii* des 14 terrils. Les *p-values* indiquées proviennent de GLMMs. (D-F) Les deltas de la richesse spécifique des abeilles (A), de la richesse spécifique des plantes (B) et de la richesse des interactions (C) sont représentés selon le pourcentage de recouvrement au sol de *B. davidii*. La significativité de l'effet est illustrée par des astérisques reflétant les valeurs de *p-values* issues de GLMs (* < 0,05 ; ** < 0,01 ; *** < 0,001 ; N.S. = non-significatif).

Parmi les métriques décrivant la structure des réseaux, la présence de *B. davidii* a eu un effet significatif sur la connectance (GLMM, *estimate* = 2,291, *standard error* = 0,678, *p-value* < 0,0001 ; Fig. 13A) et la *robustness* (GLMM, *estimate* = 0,353, *standard error* = 0,119, *p-value* = 0,003 ; Fig. 13C), mais pas sur la spécialisation H_2' (GLMM, *estimate* = -0,006, *standard error* = 0,043, *p-value* = 0,897 ; Fig. 13B). La connectance était significativement plus élevée dans les sites envahis que dans les sites non envahis, tandis que la *robustness* était significativement plus faible dans les sites envahis que dans les sites non envahis. De la même manière, le gradient d'invasion de *B. davidii* a eu un effet significatif sur le delta de la connectance (GLM, *estimate* = -0,004, *standard error* = 0,001, *p-value* = 0,005 ; Fig. 13D) et le delta de la *robustness* (GLM, *estimate* = 0,003, *standard error* = 0,001, *p-value* < 0,0001 ; Fig. 13F), mais pas sur le delta de la spécialisation H_2' (GLM, *estimate* = 0,0003, *standard error* = 0,002, *p-value* = 0,820 ; Fig. 13E). Le delta de la connectance a diminué significativement avec le gradient d'invasion, tandis que le delta de la *robustness* a augmenté significativement avec le pourcentage d'invasion.

À l'échelle des abeilles et des plantes, la présence de *B. davidii* a eu un effet significatif sur le *degree* moyen des abeilles (GLMM, *estimate* = 0,649, *standard error* = 0,169, *p-value* = 0,0001 ; Fig. 14A) mais aussi des plantes (GLMM, *estimate* = 0,729, *standard error* = 0,148, *p-value* < 0,0001 ; Fig. 14B). Dans les deux cas, le *degree* moyen était significativement plus élevé dans les sites non envahis que dans les sites envahis. Quant au gradient d'invasion de *B. davidii*, il n'a pas eu d'effet significatif sur le delta du *degree* moyen des abeilles (GLM, *estimate* = 0,006, *standard error* = 0,006, *p-value* = 0,271 ; Fig. 14C), mais son impact était significatif pour le delta du *degree* moyen des plantes (GLM, *estimate* = 0,011, *standard error* = 0,004, *p-value* = 0,012 ; Fig. 14D). Dans le cas des plantes, le delta du *degree* moyen a significativement augmenté avec le gradient d'invasion.

Pour ce qui est du partage des ressources, la présence de *B. davidii* n'a pas eu d'effet significatif sur le *niche overlap* des abeilles (GLMM, *estimate* = -0,091, *standard error* = 0,277, *p-value* = 0,743) et sur le *niche overlap* des plantes (GLMM, *estimate* = -0,251, *standard error* = 0,291, *p-value* = 0,309). Le gradient d'invasion de *B. davidii* n'a pas eu d'effet significatif sur le delta du *niche overlap* des abeilles (GLM, *estimate* = -0,004, *standard error* = 0,002, *p-value* = 0,057 ; Fig. 15A). Par contre, ce gradient d'invasion a eu un effet significatif sur le delta du *niche overlap* des plantes (GLM, *estimate* = -0,005, *standard error* = 0,002, *p-value* = 0,008 ; Fig. 15B). Il a significativement diminué avec le pourcentage d'invasion de *B. davidii*.

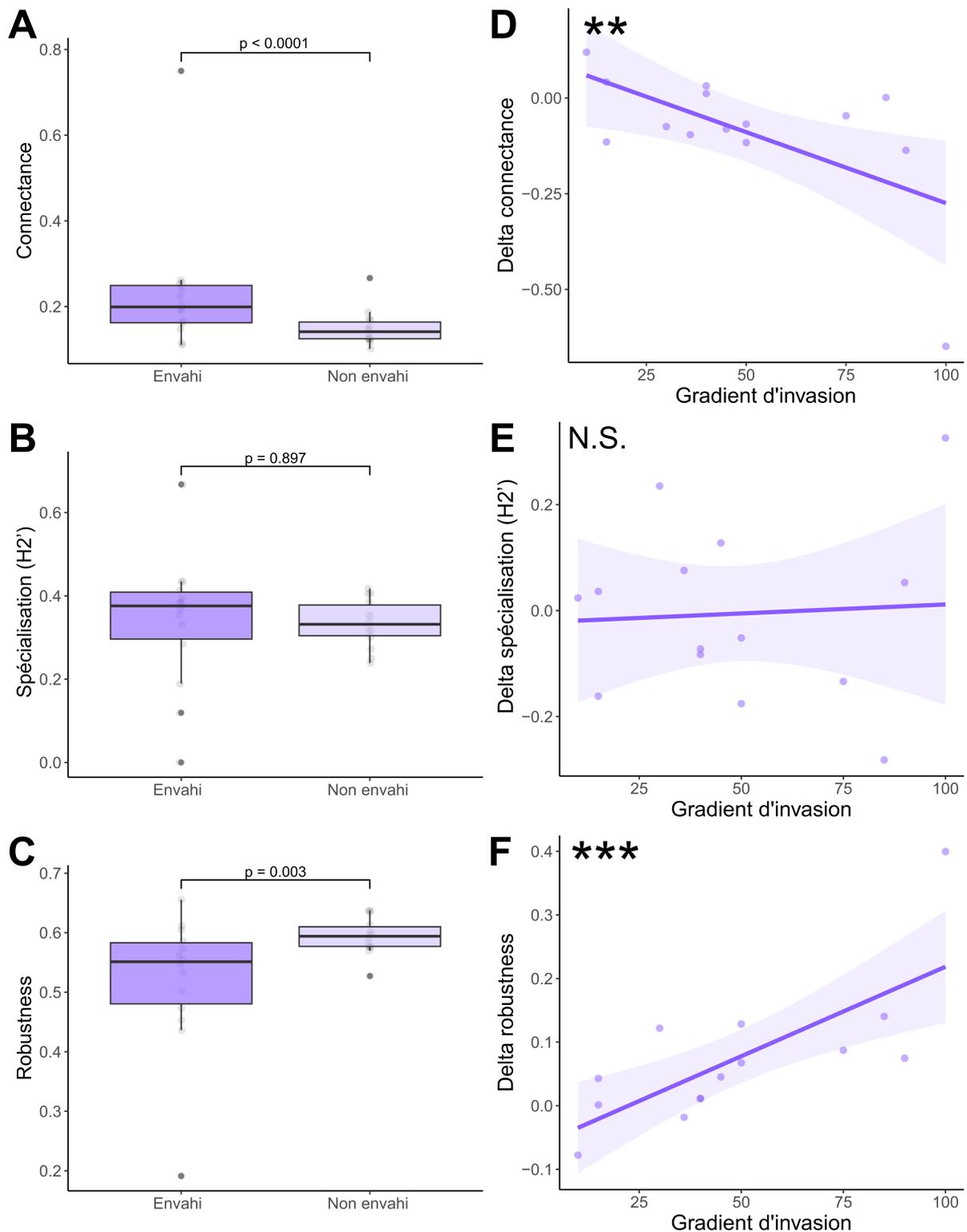


Fig. 13 | Effets de *Buddleja davidii* sur les métriques de structure des réseaux selon sa présence-absence (A-C) et son gradient d'invasion (D-F) sur les terrils hainuyers étudiés. (A-C) La connectance (A), la spécialisation H_2' (B) et la robustness (C) sont représentées pour les sites envahis et non envahis. Les catégories « envahi » ou « non envahi » regroupent les sites avec et sans *B. davidii* des 14 terrils. Les p -values indiquées proviennent de GLMMs. (D-F) Les deltas de la (D) connectance, de la spécialisation H_2' (E) et de la robustness (F) sont représentés selon le pourcentage de recouvrement au sol de *B. davidii*. La significativité de l'effet est illustrée par des astérisques reflétant les valeurs de p -values issues de GLMs (* < 0,05 ; ** < 0,01 ; *** < 0,001 ; N.S. = non-significatif).

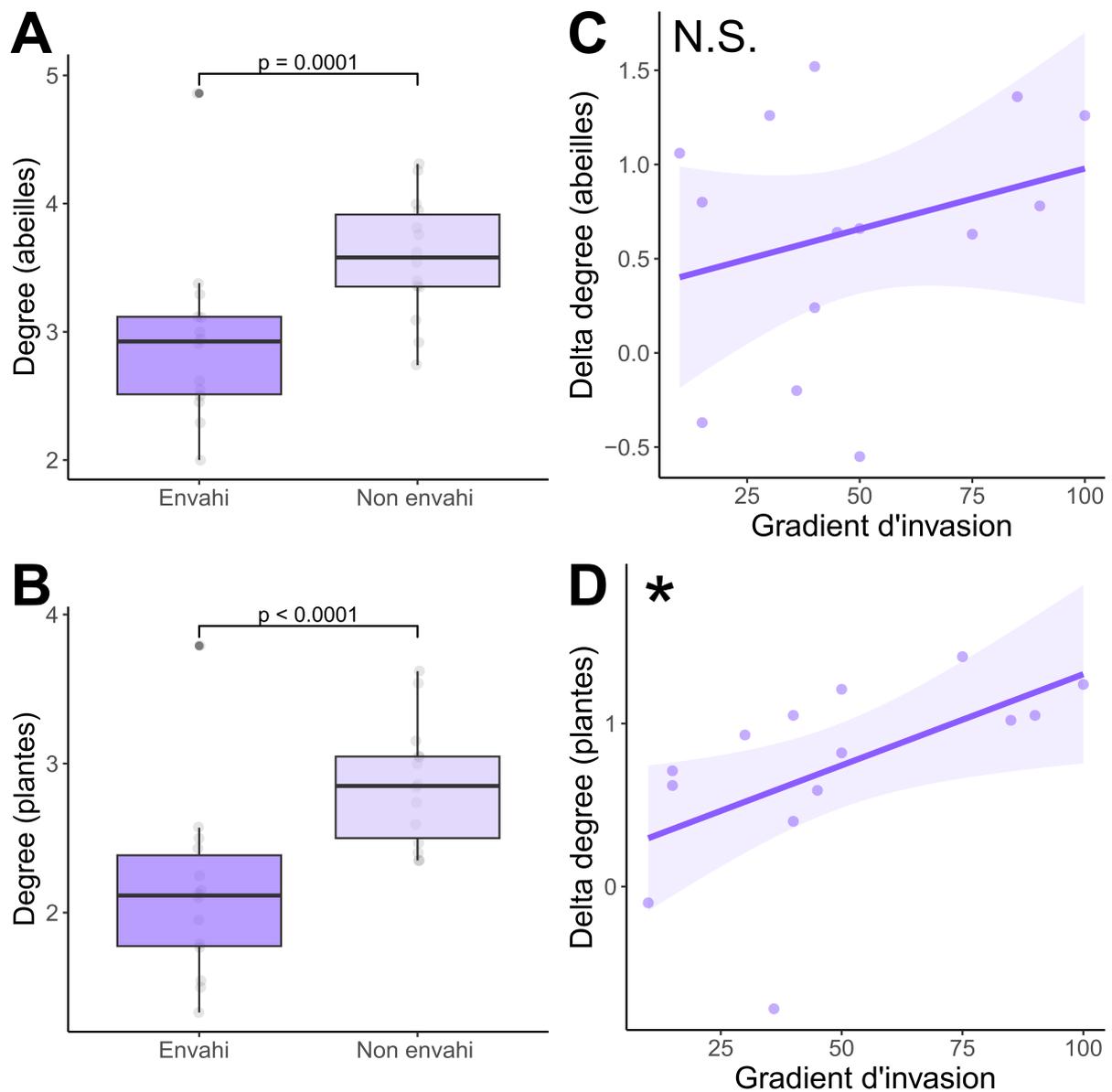


Fig. 14 | Effets de *Buddleja davidii* sur les métriques à l'échelle des abeilles et des plantes selon sa présence-absence (A-B) et son gradient d'invasion (C-D) sur les terrils hainuyers étudiés. (A-B) Le *degree* des abeilles (A) et le *degree* des plantes (B) sont représentés pour les sites envahis et non envahis. Les catégories « envahi » ou « non envahi » regroupent les sites avec et sans *B. davidii* des 14 terrils. Les *p-values* indiquées proviennent de GLMMs. (C-D) Les deltas du *degree* des abeilles (C) et du *degree* des plantes (D) sont représentés selon le pourcentage de recouvrement au sol de *B. davidii*. La significativité de l'effet est illustrée par des astérisques reflétant les valeurs de *p-values* issues de GLMs (* < 0,05 ; ** < 0,01 ; * < 0,001 ; N.S. = non-significatif).**

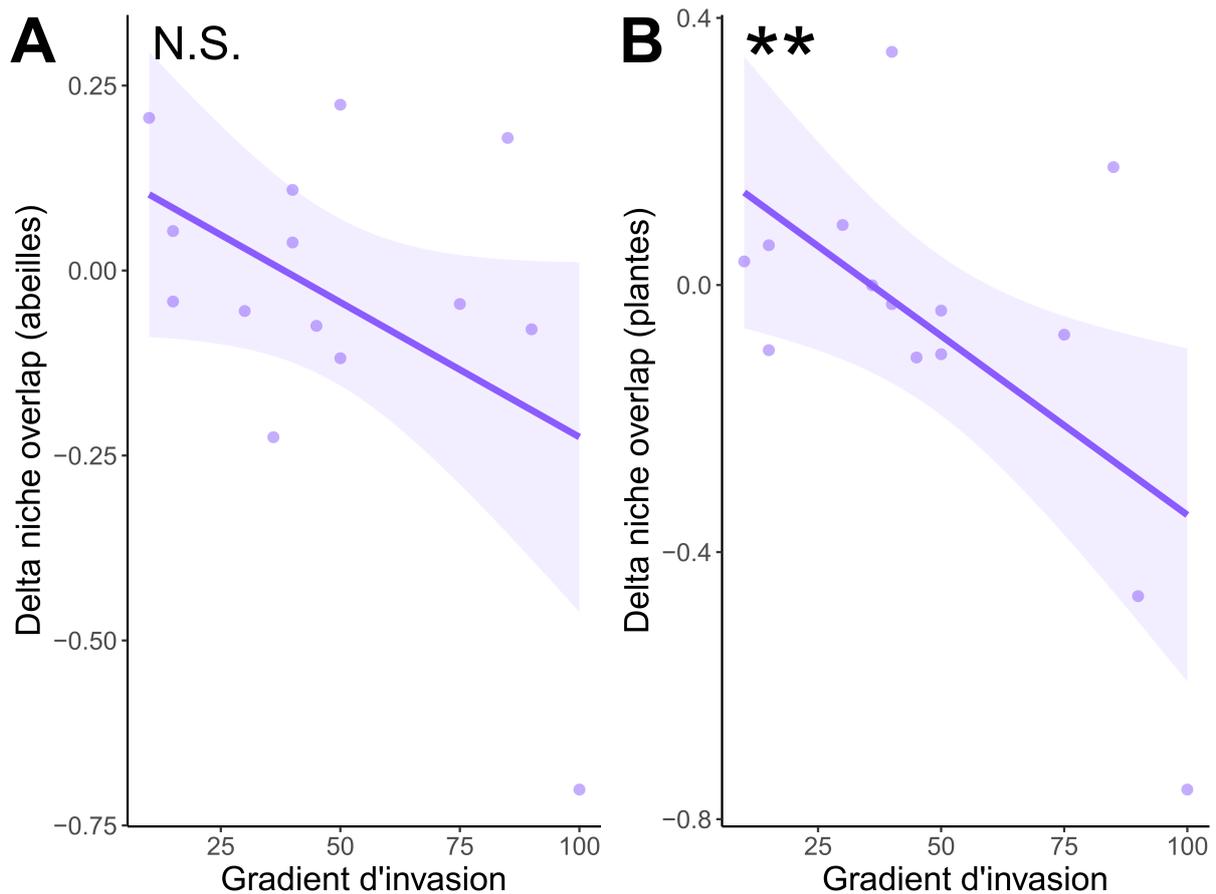


Fig. 15 | Effets de *Buddleja davidii* sur les métriques liées à la compétition pour les partenaires selon son gradient d'invasion sur les terrils hainuyers étudiés. Les deltas du *niche overlap* des abeilles (A) et du *niche overlap* des plantes (B) sont représentés selon le pourcentage de recouvrement au sol de *B. davidii*. La significativité de l'effet est illustrée par des astérisques reflétant les valeurs de *p-values* issues de GLMs (* < 0,05 ; ** < 0,01 ; *** < 0,001 ; N.S. = non-significatif).

IV.3. Impacts d'*Apis mellifera*

IV.3.1. Plantes visitées par *Apis mellifera*

Lors des échantillonnages, *Apis mellifera* a été observée sur 50 espèces de plantes différentes. Au total, 4 096 individus ont été comptabilisés (Tab. S9). Le nombre d'individus observés sur chaque espèce variait de 12 à 1 283 pour les 15 plantes les plus visitées par *A. mellifera* (Fig. 16), dont près de 85 % des individus (3 462 au total) ont été observés sur *Melilotus albus*, *Lythrum salicaria*, *Echium vulgare*, *Lotus corniculatus*, *Buddleja davidii*, *Cirsium vulgare* et *Melilotus officinalis*. La majorité des individus a été observée durant les mois de juin, de juillet et d'août, avec respectivement 1 094, 2 528 et 404 abeilles mellifères, ce qui correspond à 98,22 % des individus observés. Les autres mois, l'abondance d'*A. mellifera* ne dépassait pas six à 53 individus.

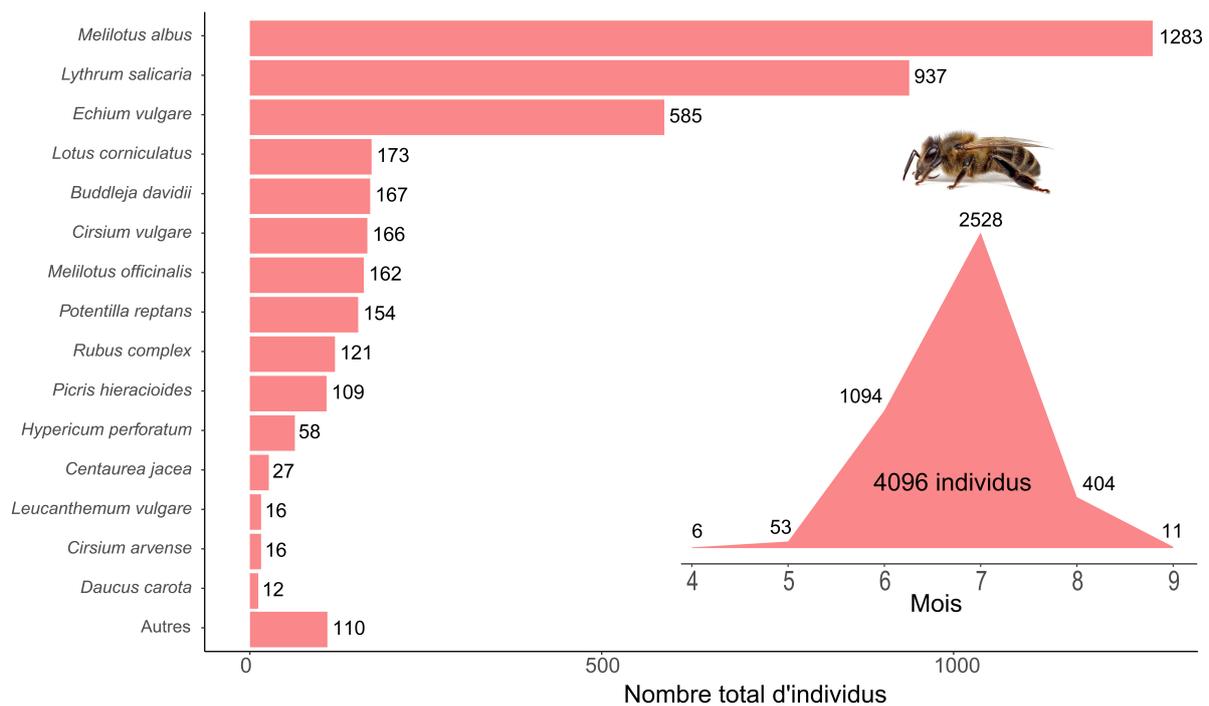


Fig. 16 | Plantes visitées par *Apis mellifera* sur les différents terrils hainuyers étudiés dans le cadre de cette étude. Pour chacune des espèces, les barres indiquent le nombre total d'individus d'*A. mellifera* ayant été observés. Seules les 15 plantes les plus visitées par *A. mellifera* sont représentées. L'abondance de l'espèce est aussi présentée mois par mois à droite. (Photo : Michael & Mandy Fritzsche, Apidarium).

IV.3.2. Impacts de l'abondance d'*Apis mellifera*

Parmi les métriques d'abondance et de richesse, le logarithme de l'abondance d'*A. mellifera* n'a eu aucun effet significatif sur l'abondance des abeilles sauvages (GLMM, *estimate* = 0,041, *standard error* = 0,054, *p-value* = 0,440 ; Fig. 17A), la richesse spécifique des abeilles (GLMM, *estimate* = -0,003, *standard error* = 0,034, *p-value* = 0,922 ; Fig. 17B), la richesse spécifique des plantes (GLMM, *estimate* = -0,023, *standard error* = 0,042, *p-value* = 0,595 ; Fig. 17C) et la richesse des interactions (GLMM, *estimate* = 0,041, *standard error* = 0,035, *p-value* = 0,242 ; Fig. 17D). Cependant, pour ce qui est de la structure du réseau, le logarithme de l'abondance d'*A. mellifera* a eu un effet significatif sur la spécialisation H_2' (GLMM, *estimate* = -0,063, *standard error* = 0,021, *p-value* = 0,002 ; Fig. 18A). La spécialisation a diminué significativement avec le gradient d'abondance d'*A. mellifera*. À l'échelle spécifique, le logarithme de l'abondance d'*A. mellifera* a eu un effet significatif sur le *niche overlap* des abeilles (GLMM, *estimate* = 0,362, *standard error* = 0,008, *p-value* < 0,0001 ; Fig. 18B), mais pas sur le *degree* moyen des abeilles sauvages (GLMM, *estimate* = -0,012, *standard error* = 0,013, *p-value* = 0,378 ; Fig. 18C). Le *niche overlap* des abeilles a augmenté significativement avec le gradient d'abondance d'*A. mellifera*.

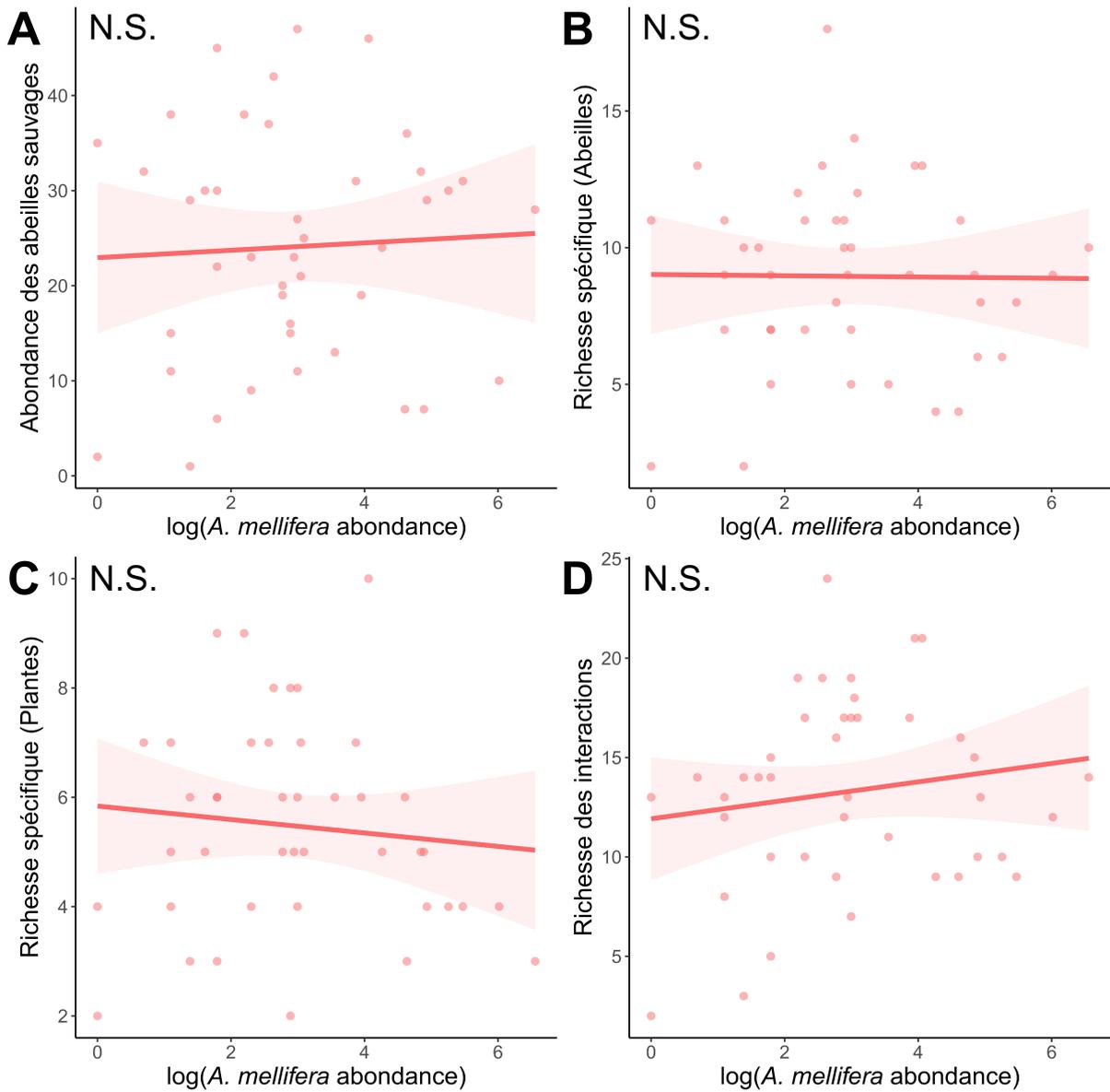


Fig. 17 | Effets de l'abondance d'*Apis mellifera* sur les métriques de richesse des réseaux de pollinisation des terrils hainuyers étudiés. L'abondance des abeilles sauvages (A), la richesse spécifique des abeilles (B), la richesse spécifique des plantes (C) et la richesse des interactions (D) sont représentées selon le logarithme de l'abondance d'*A. mellifera*. La significativité de l'effet est illustrée par des astérisques reflétant les valeurs de *p-values* issues de GLMMs (* < 0,05 ; ** < 0,01 ; *** < 0,001 ; N.S. = non-significatif).

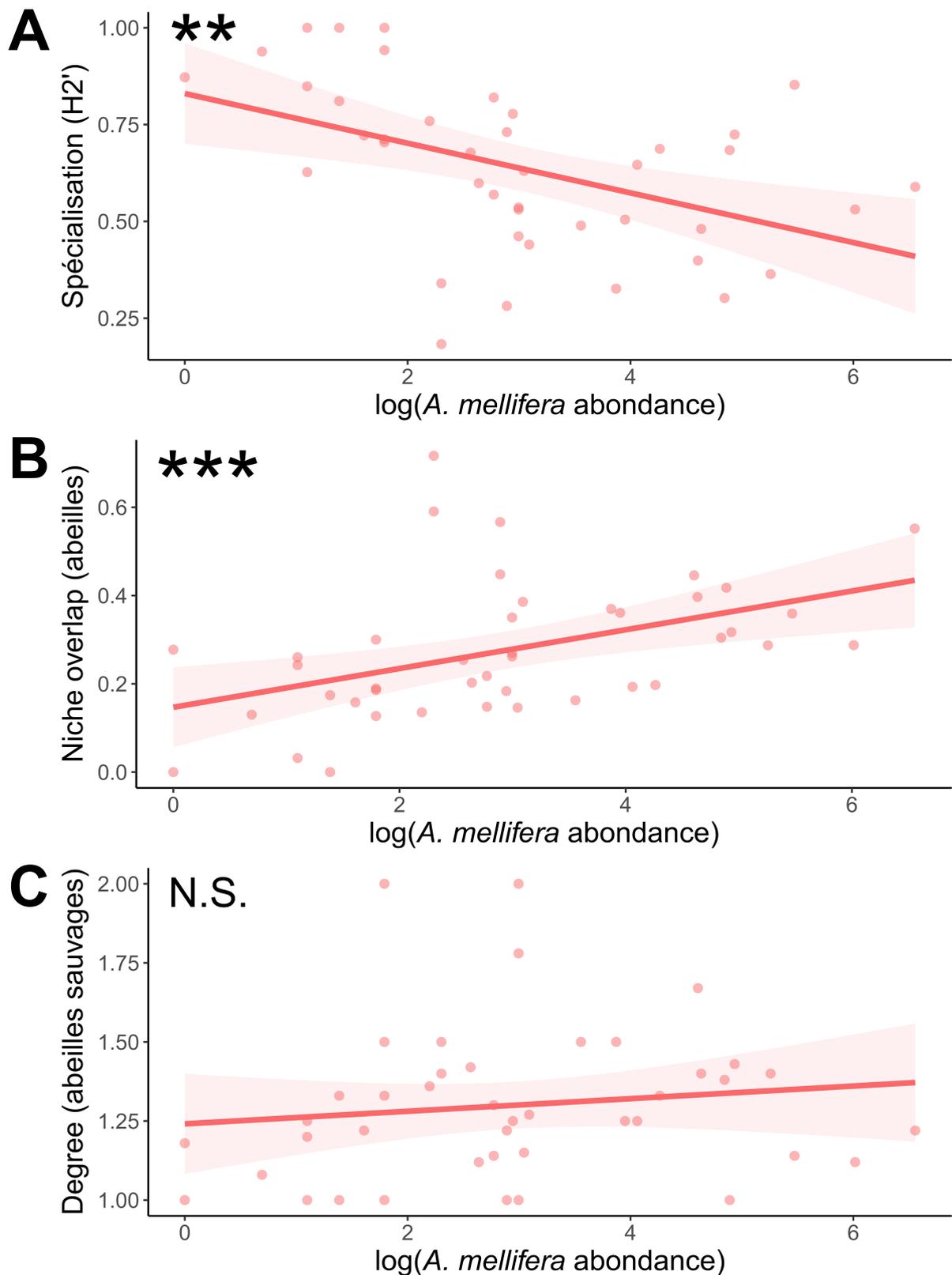


Fig. 18 | Effets de l'abondance d'*Apis mellifera* sur les métriques de structure des réseaux de pollinisation des terrils hainuyers étudiés. La spécialisation H_2' (A), le *niche overlap* des abeilles (B), et le *degree* moyen des abeilles sauvages (C) sont représentés selon le logarithme de l'abondance d'*A. mellifera*. La significativité de l'effet est illustrée par des astérisques reflétant les valeurs de *p-values* issues de GLMMs (* < 0,05 ; ** < 0,01 ; *** < 0,001 ; N.S. = non-significatif).

À l'échelle spécifique, le logarithme de l'abondance d'*A. mellifera* n'a pas eu d'effet significatif sur le *degree* moyen des espèces du sous-genre cryptique *Bombus sensu stricto* (GLMM, *estimate* = 0,066, *standard error* = 0,079, *p-value* = 0,400 ; Fig. 19A), de *Bombus lapidarius* (GLMM, *estimate* = 0,082, *standard error* = 0,156, *p-value* = 0,602 ; Fig. 19B) et de *Bombus pascuorum* (GLMM, *estimate* = -0,036, *standard error* = 0,085, *p-value* = 0,673 ; Fig. 19C).

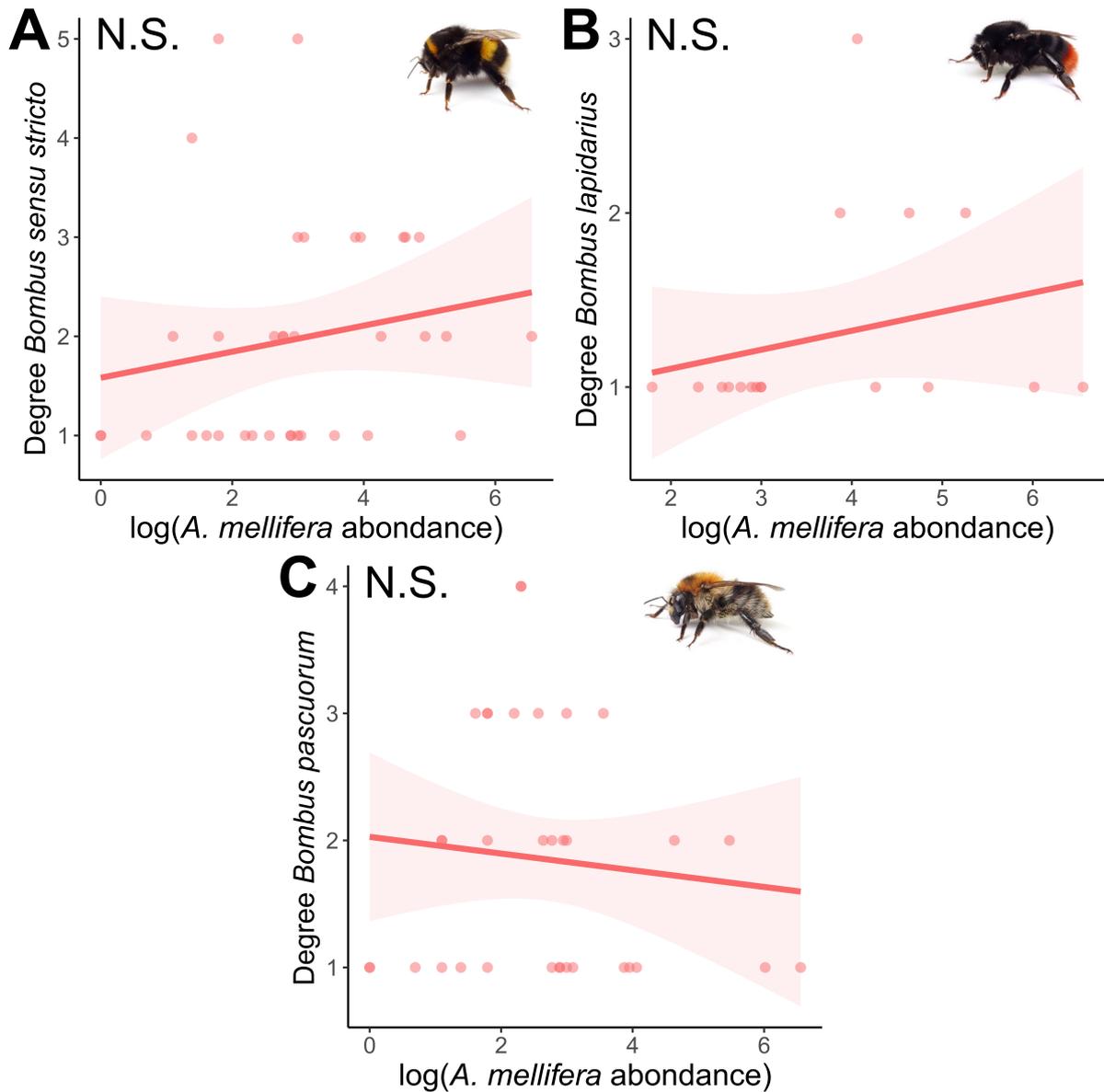


Fig. 19 | Effets de l'abondance d'*Apis mellifera* sur les espèces d'abeilles les plus communes sur terrils hainuyers étudiés. Le *degree* des espèces du sous-genre cryptique *Bombus sensu stricto* (A), de *Bombus lapidarius* (B) et de *Bombus pascuorum* (C) sont représentés selon le logarithme de l'abondance d'*A. mellifera*. La significativité de l'effet est illustrée par des astérisques reflétant les valeurs de *p-values* issues de GLMMs (* < 0,05 ; ** < 0,01 ; *** < 0,001 ; N.S. = non-significatif). (Photos : Michael & Mandy Fritzsche, Apidarium).

V. DISCUSSION

V.1. Impacts de *Buddleja davidii*

Les effets des plantes exotiques invasives ont été largement étudiés ces dernières années sur les plantes (Hejda *et al.*, 2009 ; Morales & Traveset, 2009 ; Jauni & Ramula, 2015 ; Herron-Sweet *et al.*, 2016 ; Bialic-Murphy *et al.*, 2020) et leurs pollinisateurs (Tiedeken *et al.*, 2016 ; Vanbergen *et al.*, 2016 ; Drossart *et al.*, 2017 ; Stout & Tiedeken, 2017 ; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2022), mais plus rarement sur la structure de l'ensemble des communautés dont ils font partie (Vilà *et al.*, 2011 ; Parra-Tabla & Arceo-Gómez, 2021). Or, les impacts de ces plantes sur une seule espèce native peuvent se répercuter sur l'ensemble de ces communautés via les interactions entre espèces (Rodriguez-Cabal *et al.*, 2013). Les études reposant sur les réseaux de pollinisation restent rares et peu concluantes à l'heure actuelle (Albrecht *et al.*, 2014 ; Stouffer *et al.*, 2014 ; Parra-Tabla *et al.*, 2019), en partie à cause des difficultés liées à la détection des interactions de pollinisation en nombre suffisant. Dans ce contexte, cette étude a pu bénéficier des analyses palynologiques pour explorer l'impact de *Buddleja davidii*, une espèce exotique invasive en Belgique (Desmet *et al.*, 2019), sur la composition des communautés plantes-abeilles et la structure de leurs réseaux de pollinisation. Contrairement à une précédente étude (Corcos *et al.*, 2020), les résultats de cette étude suggèrent que l'invasion de *B. davidii* a négativement impacté les réseaux de pollinisation en modifiant à la fois leur composition (*i.e.*, richesses spécifiques) et leur structure (*i.e.*, nombre d'interactions, connectance, robustesse). Ces résultats suggèrent que l'invasion de *B. davidii* simplifie et modifie la structure des réseaux de pollinisation des terrils hainuyers.

V.1.1 Modification des communautés

En présence de *B. davidii*, la richesse spécifique des plantes, mais également des abeilles, a été significativement réduite (Fig. 20), suggérant que cette espèce exotique invasive perturbe les communautés locales en limitant le nombre de plantes natives et d'abeilles associées. Les plantes exotiques invasives sont reconnues comme étant capables de supprimer les espèces natives et de dominer les sites qu'elles envahissent (Levine *et al.*, 2003 ; Gaertner *et al.*, 2009 ; Hejda *et al.*, 2009) via une compétition pour la lumière, l'eau, les nutriments ou l'espace (Vilà & Weiner, 2004 ; Gioria & Osborne, 2014). Cet effet est particulièrement marqué pour les espèces de taille importante et capables de s'étendre rapidement comme *B. davidii* (Wang *et al.*, 2021). L'arbre à papillons est une espèce pionnière capable de coloniser rapidement des milieux perturbés et ouverts où il forme des populations denses et remplace les espèces natives

(Tallent-Halsell & Watt, 2009). En conséquence de la forte augmentation de sa densité, il a déjà été observé qu'il induisait la diminution de la couverture végétale des espèces natives, mais aussi leur diversité (Gasperini *et al.*, 2020). Ainsi, par compétition pour la lumière, il empêche l'établissement d'autres espèces végétales pionnières via sa capacité importante à capter les rayons lumineux (Feng *et al.*, 2007) et aux effets d'ombrage qui en découlent (Iponga *et al.*, 2008 ; McKinney & Goodell, 2010). Son impact négatif peut être renforcé par la modification des propriétés chimiques des sols (*e.g.*, accumulation de phosphore ; Bellingham *et al.*, 2005), qui défavorisent davantage les plantes natives (Jordan *et al.*, 2008). Outre pour les ressources abiotiques, la compétition pour les pollinisateurs est souvent avancée comme une cause possible du succès des plantes exotiques invasives, au détriment des espèces natives (Kandori *et al.*, 2009 ; Thijs *et al.*, 2012). En effet, les espèces exotiques invasives produisent généralement des ressources attractives et facilement accessibles pour les pollinisateurs, aux dépens de la reproduction des plantes natives (Brown & Mitchell, 2001 ; Vanparys *et al.*, 2008 ; Albrecht *et al.*, 2016). Cependant, sur les sites de cette étude, *B. davidii* n'a été visité que par quelques espèces d'abeilles différentes (*i.e.*, 12 espèces), avec pour chacune peu d'individus au total. Seuls les *Bombus sensu stricto* et *Bombus pascuorum* l'ont vraisemblablement visité pour se nourrir, mais ces visites ne représentaient qu'une minime partie de leurs interactions au sein des réseaux de pollinisation (*i.e.*, moins de 15 %). Ces résultats suggèrent que *B. davidii* n'est donc pas une plante attractive pour ces abeilles. Cela s'explique par sa longue corolle qui limite l'accès à ses ressources, principalement aux espèces à longue langue comme les bourdons (Willmer, 2011 ; Laha *et al.*, 2020). Toutefois, ces derniers sont connus pour généralement sélectionner les plantes qu'ils visitent afin de maximiser leur apport en protéines (Vaudo *et al.*, 2016 ; Vaudo *et al.*, 2018), ce que *B. davidii* ne permet pas avec son pollen caractérisé par un taux trop faible d'acides aminés (*i.e.*, 273,94 mg/g ; Drossart *et al.*, 2017) et un rapport protéine-lipide trop bas (*i.e.*, 0,8 ; Vaudo *et al.*, 2020). Ainsi, la diminution de la richesse spécifique des plantes au sein des réseaux de pollinisation des terrils est vraisemblablement causée par la compétition pour la lumière entre *B. davidii* et les plantes natives. Cette compétition accrue explique également la perte d'espèces d'abeilles dans les milieux envahis. En effet, la réduction de la diversité végétale implique une diminution des ressources accessibles pour les abeilles. Or, elles ont besoin de sources de pollen et de nectar variées pour pouvoir nourrir leur descendance de manière optimale et ainsi maintenir leurs populations (Vaudo *et al.*, 2015 ; Vaudo *et al.*, 2020). Lors de la domination d'espèces exotiques invasives, dont *B. davidii*, les pollinisateurs perdent l'accès aux ressources florales en quantité, en qualité et en durée, ce qui

explique la perte de diversité des abeilles (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2022). Ces modifications de disponibilité des ressources impactent en particulier les espèces spécialistes qui, lors de l'expansion d'une plante exotique invasive, perdent leurs plantes natives hôtes, mais sont incapables d'exploiter d'autres espèces végétales en raison de contraintes morphologiques ou nutritionnelles (Stout & Morales, 2009 ; Vanbergen *et al.*, 2018 ; Rasmussen *et al.*, 2020), ce qui induit leur déclin et renforce la perte globale de diversité des abeilles au sein des réseaux de pollinisation (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2022 ; Bassi & Staude, 2024).

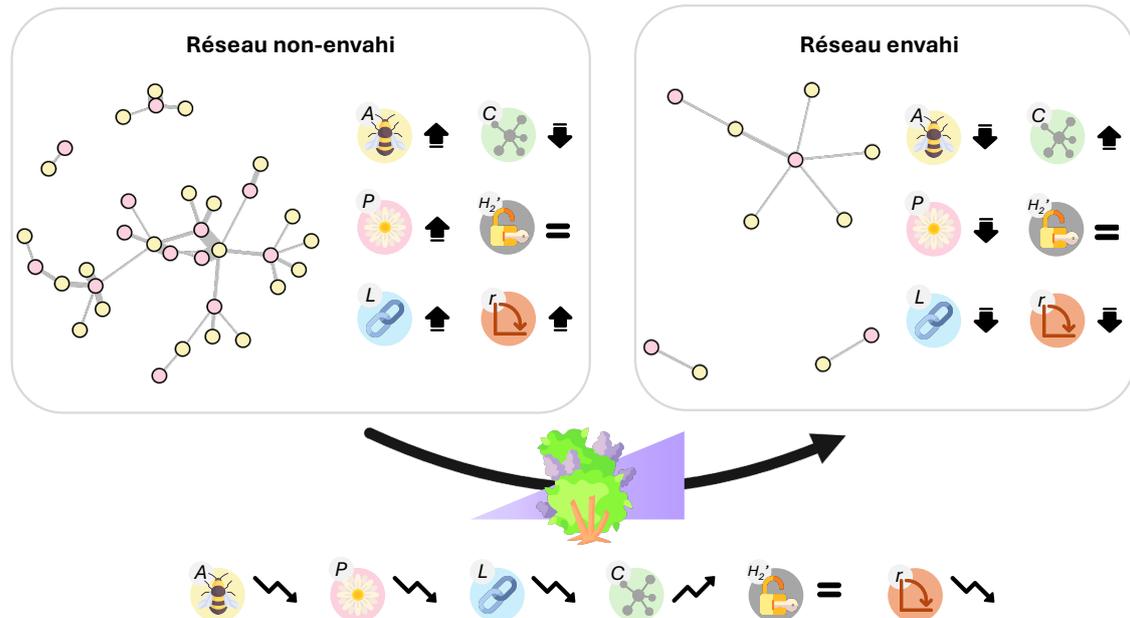


Fig. 20 | Impacts de *Buddleja davidii* sur la composition et la structure des réseaux de pollinisation. Les effets de l'invasion de l'arbre à papillon sont répertoriés pour plusieurs métriques : la richesse spécifique des abeilles (A), la richesse spécifique des plantes (P), la richesse des interactions (L), la connectance (C), la spécialisation (H_2') et la robustesse (r). Pour chaque métrique, les valeurs observées dans les réseaux non envahis et les réseaux envahis sont comparées (valeurs hautes \uparrow ou basses \downarrow). Les variations de ces mêmes métriques le long du gradient d'invasion sont également indiquées (augmentation \nearrow ou diminution \searrow). L'absence d'effet significatif ($=$) est aussi répertoriée.

V.1.2. Modifications de la structure des réseaux de pollinisation

Outre la composition des communautés, la présence de *B. davidii* a modifié la structure des réseaux de pollinisation en affectant significativement différentes métriques (*i.e.*, richesse des interactions, connectance, robustesse ; Fig. 20), suggérant que cette plante exotique invasive n'affecte pas les plantes natives et les abeilles sauvages uniquement à l'échelle spécifique, mais réorganise et simplifie aussi leurs réseaux d'interactions. Comparativement aux études antérieures se concentrant sur une espèce exotique invasive (Padrón *et al.*, 2009 ; Bartomeus *et al.*, 2010 ; Emer *et al.*, 2015 ; Tiedeken & Stout, 2015), les résultats obtenus ici se révèlent plus concluants pour chacune des métriques, à l'exception de la spécialisation des réseaux de pollinisation. Cela peut vraisemblablement s'expliquer par la détection d'un nombre important

d'interactions (*i.e.*, 3 386 interactions) dont la majorité grâce aux analyses palynologiques (*i.e.*, 3 020 interactions). Ce nombre est nettement supérieur aux études précédentes, où le nombre d'interactions variait entre 500 et 2 000 interactions pour un effort d'échantillonnage sensiblement similaire (Aizen *et al.*, 2008 ; Tiedeken & Stout, 2015 ; Larson *et al.*, 2016 ; Parra-Tabla *et al.*, 2019 ; Simla *et al.*, 2022, mais voir Padrón *et al.*, 2009).

Contrairement à ce qui aurait pu être attendu, à l'échelle des interactions plantes-abeilles, la présence de l'arbre à papillons a réduit le nombre d'interactions, mais a augmenté la connectance du réseau entier. Puisque les espèces exotiques invasives sont généralement généralistes et très attractives pour les pollinisateurs (Valdovinos *et al.*, 2009 ; Tylianakis *et al.*, 2010 ; Vanbergen *et al.*, 2018), elles peuvent usurper les interactions des plantes natives et monopoliser les visites des pollinisateurs, devenant centrales dans les réseaux et réduisant l'attractivité ou l'accès à d'autres plantes (Brown & Mitchell, 2001 ; Vanparys *et al.*, 2008 ; Albrecht *et al.*, 2016). Cela pourrait se traduire par une stabilisation, voire une augmentation de la richesse des interactions (*i.e.*, compensation de la perte d'interactions par celles ajoutées par la plante exotique invasive ; Russo *et al.*, 2014). Toutefois, l'arbre à papillons a été très peu visité (*i.e.*, 93 individus sur les 1 794 abeilles sauvages collectées) et essentiellement par des espèces généralistes pour lesquelles les visites sur *B. davidii* représentaient une faible proportion de leurs interactions (à l'exception d'un mâle de *Colletes hederæ* qui ne s'est vraisemblablement que posé sur les fleurs) (Willmer, 2011 ; Hennessy *et al.*, 2021). L'arbre à papillons n'ayant attiré que peu d'espèces différentes n'a donc pas pu monopoliser les interactions, probablement car il produit des ressources florales peu attractives pour les abeilles (Drossart *et al.*, 2017). La diminution de la richesse des interactions peut alors s'expliquer par la diminution de la taille des réseaux et la baisse du nombre de plantes et d'abeilles impliquées dans ces réseaux. S'il y a moins d'espèces, il y a mécaniquement moins d'interactions (Olesen *et al.*, 2006). Cette réduction de la taille du réseau explique également l'augmentation de la connectance. Dans un réseau plus petit, comme c'est le cas en présence de *B. davidii*, il est plus probable que les interactions potentielles soient réellement réalisées, augmentant artificiellement la connectance (Russo & Shea, 2017). Cette métrique est en effet largement influencée par la taille des réseaux (Olesen & Jordano, 2002). Les études l'ayant pondérée par les fréquences de visites florales n'ont observé aucun changement (Tiedeken & Stout, 2015), voire une diminution de la connectance (Russo *et al.*, 2014). L'augmentation de la connectance ici est donc probablement artificielle, et la diminution du nombre d'interactions aurait dû se traduire par une diminution réciproque de la connectance. Une autre explication possible est la

généralisation du comportement de butinage des abeilles, qui, ayant accès à moins d'espèces végétales dans les zones envahies, auraient pu interagir avec davantage de partenaires pour trouver les ressources nécessaires à la nutrition de leurs larves (Spiesman & Gratton, 2016 ; CaraDonna *et al.*, 2017). Cependant, la spécialisation du réseau est restée stable malgré l'invasion de *B. davidii*, suggérant que les abeilles persistantes dans les réseaux envahis maintiennent leurs préférences malgré la perte de diversité. Bien que des études précédentes aient montré que les plantes exotiques invasives s'intègrent en tant que généralistes aux réseaux plante-pollinisateur en établissant de nombreuses interactions (Montero-Castaño & Vilà, 2017 ; Seitz *et al.*, 2020 ; Parra-Tabla & Arceo-Gómez, 2021), *B. davidii* agit ici comme une espèce périphérique, puisqu'il a été visité par une faible diversité d'abeilles. Le faible nombre d'interactions qu'il apporte ne pouvait ainsi pas modifier le niveau de spécialisation des réseaux de pollinisation. De plus, la généralisation des pollinisateurs étant très courante dans les interactions mutualistes (Brosi, 2016 ; Ritchie *et al.*, 2016), le grand nombre d'interactions qu'ils réalisent a pu compenser la perte d'interactions plus spécialisées, stabilisant le niveau de généralisation des réseaux.

Une haute connectance et une faible spécialisation traduisent le plus souvent une forte résistance des réseaux de pollinisation face aux perturbations, dont l'introduction d'espèces exotiques invasives (Sebastián-González *et al.*, 2015 ; Wang *et al.*, 2024). Toutefois, la robustesse des réseaux d'interactions a été réduite en présence de *B. davidii*, suggérant que la simplification des réseaux, par la perte des espèces et de leurs interactions, diminue leur capacité à résister aux perturbations supplémentaires. Les réseaux de pollinisation sont généralement considérés comme très robustes, notamment grâce à la redondance fonctionnelle des espèces qui les composent (Santamaría *et al.*, 2016 ; Cantwell-Jones *et al.*, 2023). Or, dans des réseaux de petite taille, comme les réseaux des sites envahis par *B. davidii*, les espèces occupent un rôle proportionnellement plus important et exercent des fonctions moins redondantes (Vanbergen *et al.*, 2016 ; Sheykhali *et al.*, 2020). Ainsi, si une espèce disparaît, il est moins probable qu'une autre assure la même fonction, provoquant la perte en cascade des espèces dépendantes d'elle (Astegiano *et al.*, 2015). La robustesse des réseaux de pollinisation est en effet largement dépendante de la richesse des espèces qui les composent (Vanbergen *et al.*, 2016), aussi bien des plantes (Wang *et al.*, 2024) que des pollinisateurs (Winfrey *et al.*, 2014). En provoquant la perte d'espèces végétales et pollinisatrices, *B. davidii* rend donc les réseaux moins robustes, et les communautés plus vulnérables et moins stables. Ainsi, si certaines espèces disparaissent à cause de son invasion, les espèces restantes ne parvenant pas

à compenser les pertes s'éteignent également (Campbell *et al.*, 2012). Les réseaux en sont particulièrement fragilisés et deviennent incapables de faire face à d'autres perturbations, par exemple le changement climatique, compromettant davantage la durabilité des services de pollinisation et la survie des espèces natives (Schweiger *et al.*, 2010 ; Strona & Lafferty, 2016).

V.1.3. Compétition entre plantes et entre abeilles

La compétition entre espèces de plantes ou d'abeilles est souvent avancée comme une des causes de déclin des espèces (Davis, 2003 ; DeCesare *et al.*, 2010) et de simplification des réseaux (Bewick *et al.*, 2013). Elle peut être évaluée de différentes manières, dont le partage des ressources qui devrait augmenter avec cette compétition (Phillips *et al.*, 2020). Couplée avec l'analyse du nombre d'interactions par espèces, cette méthode permet de jauger la compétition au sein des communautés (Valdovinos & Marsland, 2021), potentiellement renforcée par les espèces exotiques invasives (Marrero *et al.*, 2017). Cependant, cela n'est que très rarement investigué pour comprendre l'impact des plantes exotiques invasives sur les réseaux de pollinisation (Corcos *et al.*, 2020). Cette compétition ne peut toutefois pas être confirmée ici car, même si le degré moyen des plantes et des abeilles était plus faible dans les zones envahies, leur *niche overlap* respectif est resté stable. La chute du degré moyen était prévisible, puisqu'une baisse du nombre de partenaires, plantes et abeilles, et d'interactions, provoque inévitablement une chute du nombre d'interactions par espèce (Olesen *et al.*, 2006). Le degré n'aurait pas pu être compensé par les interactions de *B. davidii* qui ne rajoute que peu d'interactions au sein des réseaux de pollinisation. Malgré cette baisse du degré moyen, les espèces, que ce soient les abeilles ou les plantes, ont sensiblement utilisé les mêmes ressources entre sites envahis et non envahis. Une explication possible serait la domination des espèces généralistes, aussi bien abeilles que plantes, dans l'ensemble des réseaux de pollinisation, puisque les réseaux étaient globalement peu spécialisés (*i.e.*, spécialisation de 0,34 en moyenne). Ainsi, malgré l'invasion, ces espèces généralistes conservent leur comportement et stabilisent les niveaux de partage des ressources (Valdovinos *et al.*, 2016). Bien que ces tendances ne confirment pas la compétition entre plantes pour les pollinisateurs et inversement, elle ne l'exclut pas pour autant. Il se peut en effet que ces valeurs moyennes cachent en réalité de grandes disparités entre terrils. Ces différences pourraient être liées à des variations locales des conditions abiotiques et de la richesse de la faune de chaque terril (Castiau *et al.*, 2012 ; Prach *et al.*, 2014 ; Walmsley *et al.*, 2017 ; Rahmonov *et al.*, 2020 ; Sponsler *et al.*, 2023), ne permettant alors pas de détecter une tendance claire entre zones envahies et non envahies.

V.1.4. Rôle de l'abondance dans l'impact des invasions

L'abondance relative des plantes exotiques invasives peut fortement influencer leur impact sur les réseaux de pollinisation. En effet, en fonction de sa densité, sa présence ne se répercute pas de la même manière sur les plantes natives, les abeilles et leurs interactions (Muñoz & Cavieres, 2008 ; Bruckman & Campbell, 2016 ; Herron-Sweet *et al.*, 2016 ; Bradley *et al.*, 2019), et donc sur leurs réseaux de pollinisation (Stout & Casey, 2014). Classiquement, l'effet des espèces exotiques invasives s'accroît avec la progression de leur invasion (Barney *et al.*, 2013). L'augmentation de la pression exercée par *B. davidii*, mesurée par l'augmentation de sa surface occupée au sol, et donc indirectement de l'augmentation de son abondance, confirme cet effet de la densité. Son gradient d'invasion a en effet provoqué les mêmes tendances que sa présence ou son absence sur les deltas des différentes métriques qui se sont vu augmenter (*i.e.*, richesses spécifiques, richesse des interactions, robustesse, *degree* moyen des plantes) ou diminuer (*i.e.*, connectance, *niche overlap* des plantes). Cela confirme que l'abondance de *B. davidii* intensifie la diminution de la taille des réseaux, la simplification de leur structure et la baisse de leur résistance aux perturbations. Elle intensifie également la compétition entre plantes, mais pas entre abeilles. Cela suggère une dégradation progressive des réseaux avec l'augmentation de la couverture de *B. davidii*, mais une résistance plus grande des abeilles à cette intensité. Cela peut s'expliquer par une certaine plasticité comportementale chez les abeilles, leur permettant de maintenir leurs interactions malgré les changements de flore (Spiesman & Gratton, 2016 ; Morán-López *et al.*, 2022 ; Boni *et al.*, 2025). À l'inverse, les plantes natives, souvent plus spécialisées, pourraient faire preuve de moins de flexibilité et subir des pertes de partenaires plus marquées au fur et à mesure que l'invasion progresse (Armbruster, 2017). Ces résultats soulignent l'importance de considérer la dynamique de l'invasion dans sa complexité, et non uniquement son statut (*i.e.*, envahi ou non), afin de mieux comprendre ses conséquences écologiques.

V.1.5. Implications pour la gestion des espèces exotiques invasives et la conservation des espèces natives

La lutte contre les plantes exotiques invasives est souvent une priorité dans les espaces naturels (Vardarman *et al.*, 2018 ; Carneiro *et al.*, 2024) mais engendre des coûts importants (*e.g.*, 140 milliards de dollars depuis 1960 en Europe ; Haubrock *et al.*, 2021) et nécessite d'être justifiée par des bénéfices objectifs (Hanley & Roberts, 2019). Parallèlement, la conservation des plantes natives et des abeilles sauvages constitue également un enjeu central dans ces milieux, en raison de leur rôle clé dans le maintien de la biodiversité et du bon fonctionnement des écosystèmes

(Winfrey, 2010 ; Harrison *et al.*, 2014 ; Heywood, 2017). Comme le montrent les résultats, les plantes exotiques invasives constituent une menace claire et importante pour les plantes natives et leurs pollinisateurs. Elles sont d'ailleurs reconnues comme une cause de déclin majeure chez les pollinisateurs et les plantes (Potts *et al.*, 2016 ; Vanbergen *et al.*, 2018). La gestion des plantes exotiques invasives doit donc être envisagée comme une priorité de conservation, mais il est nécessaire de tenir compte des effets contextuels de ces plantes, comme le suggère l'impact des gradients d'invasion. Ainsi, lorsque l'on évalue l'impact d'une espèce donnée, il apparaît important de tenir compte de son abondance relative dans les zones à protéger. D'après les résultats, maintenir les plantes exotiques invasives à faible densité pourrait permettre d'éviter des conséquences négatives sur les communautés plantes-abeilles. Cet effet de la densité met aussi en évidence l'importance d'agir le plus tôt possible dans le processus d'invasion. Une gestion précoce permettrait de limiter les dommages avant que les réseaux d'interactions ne deviennent trop simplifiés et fragilisés. C'est pourquoi, en Europe, un accent particulier est mis sur la prévention et le contrôle des espèces capables de se répandre largement et rapidement tel que *B. davidii* (Genovesi *et al.*, 2015). Ainsi, les méthodes de contrôles agissant rapidement et sur des espèces exotiques invasives à faible densité pourraient s'avérer très efficaces (Ramula *et al.*, 2008 ; Simberloff *et al.*, 2013 ; Hess *et al.*, 2019). À terme, l'éradication des plantes exotiques invasives, en tenant compte de leur abondance, constituera une stratégie permettant de préserver localement la biodiversité et de maintenir les fonctions écologiques essentielles permises par ses réseaux d'interactions (Panetta & Gooden, 2017).

V.2. Impacts d'*Apis mellifera*

Bien que les effets des abeilles domestiques sur les espèces sauvages aient été largement documentés ces dernières années (Elbgami *et al.*, 2014 ; Graystock *et al.*, 2016 ; Mallinger *et al.*, 2017 ; MacInnis *et al.*, 2023 ; Page & Williams, 2023), leur influence sur l'organisation des communautés reste encore peu étudiée (Geslin *et al.*, 2017). Les études s'appuyant sur les réseaux de pollinisation restent rares et leurs résultats souvent contradictoires (Norfolk *et al.*, 2018 ; Valido *et al.*, 2019 ; Lázaro *et al.*, 2021 ; Worthy *et al.*, 2023), probablement à cause de différences méthodologiques. Partant de ce constat, cette étude a analysé l'impact de l'abondance d'*Apis mellifera* sur les communautés d'abeilles sauvages et leurs interactions avec les plantes. Son abondance n'a eu aucun impact significatif visible dans le contexte d'étude. La composition et la structure des réseaux de pollinisation sont restées stables, à l'exception de la spécialisation des réseaux, ce qui suggère que le nombre d'interactions est globalement préservé, mais que leur organisation peut changer sous la pression des abeilles mellifères.

V.2.1. Stabilité des communautés

En présence d'*A. mellifera*, les communautés d'abeilles sauvages et de plantes ne semblent pas être modifiées drastiquement dans le contexte d'étude. En effet, sa présence accrue n'a impacté ni l'abondance ni la richesse spécifique des abeilles sauvages, de même que la richesse spécifique des plantes. Cela suggère que la forte présence d'abeilles mellifères ne conduit pas nécessairement à un déclin immédiat des populations sauvages ni à une perte de diversité au sein des réseaux de pollinisation. Bien que cela puisse paraître surprenant, les premiers signes négatifs de l'introduction d'abeilles domestiques ne se traduisent généralement pas par une chute brutale des effectifs au sein des populations sauvages (Paini, 2004 ; Magrach *et al.*, 2017 ; Mallinger *et al.*, 2017 ; Wojcik *et al.*, 2018 ; McCune *et al.*, 2020 ; Page & Williams, 2023). En effet, les impacts des abeilles mellifères sont largement contextuels et peuvent varier selon les conditions locales (Mallinger *et al.*, 2017). Ainsi, la disponibilité et la diversité des ressources florales peuvent moduler la pression exercée sur les abeilles sauvages, notamment en la réduisant dans les milieux riches en fleurs (Jha & Kremen, 2013 ; Herbertsson *et al.*, 2016). Une richesse florale relativement élevée peut contribuer à atténuer les effets potentiels de l'abeille mellifère sur les communautés (Hyjazie & Sargent, 2022 ; Page *et al.*, 2024). Or, aucune modification des communautés végétales n'a été détectée, probablement parce que les abeilles mellifères peuvent assurer une pollinisation relativement efficace (Rader *et al.*, 2009 ; Hung *et al.*, 2018 ; Page *et al.*, 2021) et ainsi maintenir un service de pollinisation stable pour les plantes. Outre les conditions locales, les traits écologiques des abeilles sauvages influencent également leur sensibilité aux perturbations (Williams *et al.*, 2010 ; Hopfenmüller *et al.*, 2014), notamment celles induites par la présence d'abeilles domestiques (Cappellari *et al.*, 2022). Les espèces généralistes peuvent éviter de butiner sur les mêmes plantes que les abeilles mellifères en privilégiant d'autres ressources (Jha & Kremen, 2013). Ainsi, les abeilles généralistes, majoritaires sur les sites échantillonnés, ont pu atténuer la pression de l'abeille domestique grâce à une utilisation différente des ressources (Leonhardt & Blüthgen, 2012). Puisque les abeilles mellifères ont tendance à se focaliser sur les ressources présentes en plus forte abondance (Hung *et al.*, 2019), un régime généraliste peut permettre aux abeilles sauvages de se focaliser sur les plantes délaissées par les abeilles domestiques (Morán-López *et al.*, 2022). Étant donné la flexibilité de ces abeilles sauvages, capables de se répartir les ressources en présence d'autres espèces (Spiesman & Gratton, 2016 ; Boni *et al.*, 2025), les modifications dans la flore visitée ne se répercutent pas nécessairement sur leurs populations (Roger *et al.*, 2017), stabilisant ainsi leur abondance et leur diversité.

Bien que les caractéristiques du paysage et des espèces puissent expliquer la coexistence des abeilles sauvages et domestiques, la raison la plus probable de cette absence d'effet repose sur l'abondance relative d'*A. mellifera*. En effet, son impact varie largement avec son abondance, mais n'est généralement fortement prononcé qu'à proximité immédiate des ruches (Elbgami *et al.*, 2014 ; MacInnis *et al.*, 2023). Ainsi, il a déjà été démontré que l'abondance et la diversité des espèces sauvages diminuaient autour des ruches et se concentraient dans les zones éloignées de ces ruches (Henry & Rodet, 2018 ; Henry & Rodet, 2020 ; Tourbez *et al.*, 2025). L'abondance relativement faible lors des échantillonnages (*i.e.*, 63 individus en moyenne par site et échantillonnage, lors de son pic d'abondance) peut ainsi avoir limité la pression exercée par l'abeille mellifère. En effet, les études ayant mis en évidence un effet d'*A. mellifera* sur la richesse des abeilles rapportent des abondances moyennes par site plus élevées (*i.e.*, entre 70 et 400 individus par échantillonnage) malgré des surfaces d'échantillonnage plus réduites (*i.e.*, 200 m²) que les sites échantillonnés sur les terrils (Prendergast *et al.*, 2021 ; Gómez-Martínez *et al.*, 2022 ; MacInnis *et al.*, 2023). L'impact de l'abeille domestique apparaît ainsi plus marqué lorsque son abondance et sa densité sont plus élevées. L'éloignement par rapport aux ruchers sur les sites échantillonnés explique ainsi le plus vraisemblablement la coexistence des abeilles sauvages et domestiques. Cela est d'autant plus probable que l'apiculture est relativement peu développée en Belgique (*i.e.*, moins de 1 % des ruches en Europe en 2010) avec un nombre de ruches relativement faible sur le territoire (*i.e.*, 3,5 colonies par km²), contrairement à d'autres pays européens, notamment dans le bassin méditerranéen (Chauzat *et al.*, 2013).

V.2.2. Réorganisation des interactions des abeilles sauvages

Malgré l'intensification de la présence des abeilles mellifères, les interactions des abeilles sauvages avec les plantes ne semblent pas avoir été impactées. Leur richesse au sein des réseaux de pollinisation est restée stable, ce qui est surprenant puisque, en présence d'abeilles mellifères, ce nombre a généralement tendance à augmenter (Norfolk *et al.*, 2018 ; Lázaro *et al.*, 2021) ou à diminuer (Valido *et al.*, 2019 ; Worthy *et al.*, 2023). Cette stabilité apparente suggère alors une réorganisation des interactions plutôt qu'une perte. Cela pourrait s'expliquer par l'absence d'effet de l'abeille mellifère sur la richesse spécifique des abeilles sauvages et des plantes. En effet, si la composition du réseau reste constante, le nombre d'interactions peut se maintenir (Olesen *et al.*, 2006). Autrement dit, les interactions ne disparaissent pas, mais sont redistribuées, et la structure du réseau est alors préservée. Cette réorganisation pourrait être facilitée par la flexibilité comportementale des abeilles sauvages face aux abeilles mellifères, ce qui leur permet de maintenir leur activité de butinage et ainsi de préserver la richesse des

interactions entre abeilles et plantes (Roubik & Villanueva-Gutiérrez, 2009 ; Spiesman & Gratton, 2016). De son côté, *A. mellifera*, étant très généraliste, peut établir de nouvelles interactions avec les plantes présentes dans la communauté (Dáttilo *et al.*, 2022). Elle a ainsi été observée sur une cinquantaine de plantes différentes et a donc apporté un nombre considérable d'interactions dans les réseaux (*i.e.*, 2 663 interactions sur 3 675 interactions). Ainsi, même si certaines abeilles sauvages perdent certaines de leurs interactions, la richesse totale de ces interactions peut être compensée par les interactions d'*A. mellifera*. Cette réorganisation des interactions au sein des réseaux de pollinisation a par conséquent mené à une baisse de spécialisation, conforme à ce qui est généralement observé dans les études (Norfolk *et al.*, 2018 ; Dáttilo *et al.*, 2022 ; Prendergast & Ollerton, 2022). Ainsi, même si le nombre total d'interactions est resté stable, leur répartition entre espèces a vraisemblablement changé. Les espèces de pollinisateurs deviennent plus généralistes dans leurs choix floraux (Roubik & Villanueva-Gutiérrez, 2009 ; Davis *et al.*, 2025), et les interactions généralistes des abeilles mellifères compensent la perte potentielle d'interactions plus rares ou spécialisées (Dáttilo *et al.*, 2022). Une telle tendance vers la généralisation peut accroître la redondance des interactions (Blüthgen & Klein, 2011), mais diminuer l'efficacité de la pollinisation (Larsson, 2005). En conséquence, la baisse de spécialisation peut avoir des effets négatifs sur la qualité des interactions mutualistes et réduire la résilience du réseau face aux perturbations, sans en changer la structure apparente.

V.2.3. Compétition entre abeilles sauvages et domestiques

La compétition interspécifique est fréquemment évoquée comme l'une des causes du déclin des pollinisateurs (Thomson & Page, 2020 ; Sponsler *et al.*, 2023). Elle concerne essentiellement l'accès aux ressources florales et peut donc être estimée grâce au partage de ces ressources qui augmente avec cette compétition (Phillips *et al.*, 2020 ; Taggar *et al.*, 2021). Ainsi, face à l'augmentation de la présence des abeilles domestiques, le *niche overlap* entre abeilles a augmenté, ce qui suggère que ces dernières exploitent désormais un spectre plus commun de ressources entre elles, notamment avec les abeilles domestiques. Cela peut s'expliquer par une redistribution forcée des visites florales sous la pression des abeilles mellifères, qui dominent certaines ressources (Hung *et al.*, 2019) et rétrécit le spectre floral disponible pour les abeilles sauvages (Morán-López *et al.*, 2022 ; Boni *et al.*, 2025), les forçant à butiner les mêmes espèces végétales, ce qui augmente leur partage des ressources (Zhongming *et al.*, 2020). Il est aussi possible que la communauté végétale soit dominée par quelques espèces très attractives qui agissent comme des pôles d'attraction (Hernández-Castellano *et al.*, 2020 ; Cuadra-Valdés *et*

al., 2021). Toutes les abeilles y butinent inévitablement, ce qui provoque une augmentation du partage des ressources entre abeilles (Bain *et al.*, 2022). Bien que cette hausse du partage des ressources végétales entre abeilles suggère une augmentation de la compétition entre espèces, aucune modification de leur degré moyen n'a été constatée en forte présence d'*A. mellifera*, indiquant que le nombre moyen de plantes visitées par chaque espèce n'a pas été affecté par la présence des abeilles mellifères. Cela suggère une certaine plasticité comportementale des pollinisateurs sauvages, qui conservent une activité similaire, mais adaptent la nature de leurs interactions (Jha & Kremen, 2013). Sur les terrils, les abeilles sauvages partagent donc davantage leurs ressources en présence d'abeilles domestiques, mais ces ressources restent disponibles en suffisance pour soutenir toutes les espèces. Ce maintien du nombre d'interactions peut temporairement préserver les services de pollinisation, mais une compétition plus intense pourrait compromettre cette stabilité à long terme (Vanbergen *et al.*, 2016 ; Pasquali *et al.*, 2025).

V.2.4. Implications pour la conservation des abeilles sauvages

Ces résultats soulignent que l'abondance des abeilles mellifères modifie la dynamique des interactions entre plantes et pollinisateurs sans forcément réduire leur richesse. Cependant, le partage plus intense des ressources pourrait accroître la compétition entre espèces, avec des effets à long terme sur la stabilité et la résilience des réseaux de pollinisation. En effet, une compétition accrue entre abeilles sauvages pourrait affecter leur efficacité de pollinisation et les tailles des populations (Mallinger *et al.*, 2017 ; Pasquali *et al.*, 2025), même si ces effets ne sont pas immédiatement visibles sur la richesse ou l'abondance des espèces. En termes de conservation, bien que ces résultats ne prouvent pas que la présence des abeilles domestiques puisse fortement impacter les populations sauvages en provoquant leur déclin, ils ne rejettent pas ses effets négatifs sur la biodiversité, notamment lorsque leur abondance est nettement plus élevée. Il a pourtant déjà été démontré que leur présence affecte fortement les performances des abeilles sauvages (Elbgami *et al.*, 2014) et provoque la chute de leur diversité taxonomique (Tourbez *et al.*, 2025) avec de fortes conséquences pour la reproduction des plantes (Page & Williams, 2023). Les abeilles mellifères sont souvent considérées comme un facteur de déclin non-négligeable des abeilles sauvages (Russo *et al.*, 2021 ; Iwasaki & Hogendoorn, 2022). Bien que les résultats de cette étude ne corroborent pas directement cela, ils révèlent des signaux précoces de modification des interactions plantes-abeilles, qui pourraient à terme affecter la structure et le fonctionnement des communautés. Une attention particulière doit donc être portée à la gestion de l'apiculture, notamment en limitant le nombre de ruchers par zone,

surtout dans les sites à forte diversité comme les réserves naturelles ou les terrils, afin de limiter les risques de perturbations potentiellement durables sur les communautés d'abeilles sauvages et de plantes. Une bonne gestion de l'apiculture est essentielle pour maintenir les populations d'abeilles sauvages, essentielles aux écosystèmes grâce à leur service de pollinisation (Khalifa *et al.*, 2021 ; Weissmann *et al.*, 2021).

V.3. Perspectives

Les deux espèces, *B. davidii* et *A. mellifera*, ont eu un impact variable sur la composition et la structure des réseaux de pollinisation des sites d'étude. Cela met en évidence la variabilité des effets des espèces exotiques invasives et domestiques dans leur mode d'action sur les communautés, soulignant l'importance de tenir compte non seulement de leur présence et de leur abondance, mais aussi de leurs rôles et des conditions locales. Ainsi, il pourrait être utile d'approfondir l'étude des effets de ces deux catégories d'espèces. À ce titre, plusieurs pistes de recherche pourraient être explorées : (i) Il serait pertinent d'améliorer le protocole de collecte afin de mieux évaluer l'impact de l'abondance d'*A. mellifera*. L'absence d'effet dans cette étude pourrait être liée à une densité locale relativement faible. Or, la présence plus marquée d'abeilles domestiques à proximité des ruchers se traduit par une compétition accrue avec les abeilles sauvages. Il pourrait donc être judicieux d'examiner leur impact sur les réseaux de pollinisation en incorporant des sites situés à proximité immédiate de ruches. (ii) Que ce soit pour *B. davidii* ou *A. mellifera*, un suivi à plus long terme permettrait d'évaluer l'évolution des interactions et des réseaux au fil du temps. Les réseaux de pollinisation étant dynamiques, mettre en place un suivi sur plusieurs années serait particulièrement utile pour déterminer si les impacts observés sont transitoires, s'ils s'intensifient avec le temps ou si les communautés parviennent à s'adapter. (iii) Puisque les réseaux peuvent être perturbés à la fois par les plantes exotiques invasives et les espèces domestiques, il pourrait être intéressant d'évaluer et d'approfondir les études sur un potentiel effet combiné (*e.g.*, Corcos *et al.*, 2020 ; Carmo *et al.*, 2025). En effet, l'occurrence de plusieurs perturbateurs pourrait entraîner des effets synergiques ou antagonistes sur la structure des réseaux d'interactions. Étudier des gradients parallèles de ces deux catégories d'espèces permettrait d'identifier si leur présence simultanée amplifie ou non les impacts observés individuellement. L'étude de ces différentes perspectives permettrait de mieux évaluer l'effet des plantes exotiques invasives et des abeilles domestiques sur les réseaux plantes-abeilles, et à terme d'orienter les stratégies de gestion et de conservation visant à préserver la diversité des plantes et des abeilles.

VI. CONCLUSION

Dans cette étude, l'influence de deux catégories d'espèces, les espèces exotiques invasives et les espèces domestiques, a été évaluée afin de mieux comprendre leurs impacts respectifs sur les communautés plantes-abeilles, leurs interactions et la structure des réseaux de pollinisation qu'ils composent. Cette étude met ainsi en avant les impacts contrastés de deux acteurs des réseaux de pollinisation des terrils en Belgique, l'espèce exotique invasive *Buddleja davidii* et l'abeille domestique *Apis mellifera*. Tandis que *B. davidii* a modifié la composition des communautés et perturbé la structure des interactions plantes-abeilles et des réseaux de pollinisation, *A. mellifera* a davantage influencé la réorganisation des interactions des abeilles sauvages sans affecter significativement leur abondance ni leur richesse spécifique. Ces résultats illustrent que les impacts des espèces exotiques invasives et domestiques, bien que différents dans leur mode d'action, convergent vers une modification de la structure et du fonctionnement des réseaux de pollinisation. Cette double pression met en évidence la complexité des interactions écologiques et souligne l'importance d'une gestion qui prenne en compte à la fois le contrôle des plantes exotiques invasives et la régulation de l'apiculture pour conserver au mieux les espèces natives et sauvages. Pour préserver ces espèces, il est indispensable de poursuivre les recherches sur les effets combinés de ces perturbateurs, notamment en intégrant des suivis à long terme. Ces connaissances permettront d'orienter des stratégies de conservation efficaces, assurant le maintien des services de pollinisation.

RÉFÉRENCES

- Aizen, M. A., Morales, C. L., & Morales, J. M. (2008). Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS biology*, 6(2), e31. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060031>
- Aizen, M. A., & Harder, L. D. (2009). The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination. *Current biology*, 19(11), 915-918. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.03.071>
- Aizen, M. A., & Morales, C. L. (2020). Impacts of non-native plants on plant-pollinator interactions. In *Plant invasions: the role of biotic interactions* (pp. 241-255). Wallingford UK: CABI. <http://dx.doi.org/10.1079/9781789242171.0241>
- Albrecht, M., Padrón, B., Bartomeus, I., & Traveset, A. (2014). Consequences of plant invasions on compartmentalization and species' roles in plant-pollinator networks. *Proceedings Of The Royal Society B Biological Sciences*, 281(1788), 20140773. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0773>
- Albrecht, M., Ramis, M. R., & Traveset, A. (2016). Pollinator-mediated impacts of alien invasive plants on the pollination of native plants: the role of spatial scale and distinct behaviour among pollinator guilds. *Biological Invasions*, 18(7), 1801-1812. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1121-6>
- Alger, S. A., Burnham, P. A., Boncristiani, H. F., & Brody, A. K. (2019). RNA virus spillover from managed honeybees (*Apis mellifera*) to wild bumblebees (*Bombus* spp.). *PloS one*, 14(6), e0217822. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217822>
- Angelella, G. M., McCullough, C. T., & O'Rourke, M. E. (2021). Honey bee hives decrease wild bee abundance, species richness, and fruit count on farms regardless of wildflower strips. *Scientific reports*, 11(1), 3202. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-81967-1>
- Armbruster, W. S. (2017). The specialization continuum in pollination systems: diversity of concepts and implications for ecology, evolution and conservation. *Functional ecology*, 31(1), 88-100. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12783>
- Aslan, C. E. (2019). Implications of non-native species for mutualistic network resistance and resilience. *PloS one*, 14(6), e0217498. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217498>

- Astegiano, J., Massol, F., Vidal, M. M., Cheptou, P. O., & Guimarães Jr, P. R. (2015). The robustness of plant-pollinator assemblages: linking plant interaction patterns and sensitivity to pollinator loss. *PLoS one*, *10*(2), e0117243. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117243>
- Bain, J. A., Dickson, R. G., Gruver, A. M., & CaraDonna, P. J. (2022). Removing flowers of a generalist plant changes pollinator visitation, composition, and interaction network structure. *Ecosphere*, *13*(7), e4154. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4154>
- Bakr, J., Kompała-Bąba, A., Bierza, W., Hutniczak, A., Błońska, A., Chmura, D., ... & Woźniak, G. (2024). Plant Species and Functional Diversity of Novel Forests Growing on Coal Mine Heaps Compared with Managed Coniferous and Deciduous Mixed Forests. *Forests*, *15*(4), 730. <https://doi.org/10.3390/f15040730>
- Barney, J. N., Tekiel, D. R., Dollete, E. S., & Tomasek, B. J. (2013). What is the “real” impact of invasive plant species?. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *11*(6), 322-329. <https://doi.org/10.1890/120120>
- Bartomeus, I., Vilà, M., & Santamaría, L. (2008). Contrasting effects of invasive plants in plant–pollinator networks. *Oecologia*, *155*(4), 761-770. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0946-1>
- Bartomeus, I., Vila, M., & Steffan-Dewenter, I. (2010). Combined effects of *Impatiens glandulifera* invasion and landscape structure on native plant pollination. *Journal of Ecology*, *98*(2), 440-450. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01629.x>
- Bartomeus, I., Fründ, J., Williams, N. M., Suarez, A. V., Cassey, P., Chapple, D. G., ... & Federspiel, I. (2016). Invasive plants as novel food resources, the pollinators’ perspective. In J. S. Weis & D. Sol (Eds.), *Biological invasions and animal behaviour*, (pp. 119-132). Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139939492.009>
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *100*(16), 9383-9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, *38*(1), 567-593. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>

- Bascompte, J. (2009). Mutualistic networks. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(8), 429-436. <https://doi.org/10.1890/080026>
- Bascompte, J., García, M. B., Ortega, R., Rezende, E. L., & Pironon, S. (2019). Mutualistic interactions reshuffle the effects of climate change on plants across the tree of life. *Science advances*, 5(5), eaav2539. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav2539>
- Bascompte, J., & Scheffer, M. (2023). The resilience of plant–pollinator networks. *Annual Review of Entomology*, 68(1), 363-380. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120120-102424>
- Bassi, M. I., & Staude, I. R. (2024). Insects decline with host plants but coextinctions may be limited. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 121(44), e2417408121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2417408121>
- Bauer, D. M., & Wing, I. S. (2016). The macroeconomic cost of catastrophic pollinator declines. *Ecological Economics*, 126, 1-13. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2016.01.011>
- Baylis, K., Lichtenberg, E. M., & Lichtenberg, E. (2021). Economics of pollination. *Annual Review of Resource Economics*, 13(1), 335-354. <https://doi.org/10.1146/annurev-resource-101420-110406>
- Beck, J., Holloway, J. D., & Schwanghart, W. (2013). Undersampling and the measurement of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(4), 370-382. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12023>
- Beekman, M., & Ratnieks, F. L. W. (2000). Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L. *Functional Ecology*, 14(4), 490-496. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00443.x>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology letters*, 15(4), 365-377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Bellingham, P. J., Peltzer, D. A., & Walker, L. R. (2005). Contrasting impacts of a native and an invasive exotic shrub on flood-plain succession. *Journal of Vegetation Science*, 16(1), 135-142. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02347.x>

- Bewick, S., Brosi, B. J., & Armsworth, P. R. (2013). Predicting the effect of competition on secondary plant extinctions in plant–pollinator networks. *Oikos*, *122*(12), 1710-1719. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00016.x>
- Bialic-Murphy, L., Brouwer, N. L., & Kalisz, S. (2020). Direct effects of a non-native invader erode native plant fitness in the forest understory. *Journal of Ecology*, *108*(1), 189-198. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13233>
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P., Reemer, M., Ohlemuller, R., Edwards, M., Peeters, T., ... & Kunin, W. E. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, *313*(5785), 351-354. <https://doi.org/10.1126/science.1127863>
- Bjerknes, A. L., Totland, Ø., Hegland, S. J., & Nielsen, A. (2007). Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species? *Biological conservation*, *138*(1-2), 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.04.015>
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., ... & Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in ecology & evolution*, *26*(7), 333-339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Blois, J. L., Zarnetske, P. L., Fitzpatrick, M. C., & Finnegan, S. (2013). Climate change and the past, present, and future of biotic interactions. *Science*, *341*(6145), 499-504. <https://doi.org/10.1126/science.1237184>
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC ecology*, *6*, 1-12. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>
- Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D. P., & Menzel, F. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits. *Ecology*, *89*(12), 3387-3399. <https://doi.org/10.1890/07-2121.1>
- Blüthgen, N., & Klein, A. M. (2011). Functional complementarity and specialisation: the role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic and applied ecology*, *12*(4), 282-291. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.11.001>

- Blüthgen, N., & Staab, M. (2024). A critical evaluation of network approaches for studying species interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 55. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102722-021904>
- Bogusch, P., Bláhová, E., & Horák, J. (2020). Pollen specialists are more endangered than non-specialised bees even though they collect pollen on flowers of non-endangered plants. *Arthropod-Plant Interactions*, 14(6), 759-769. <https://doi.org/10.1007/s11829-020-09789-y>
- Boni, C., Coppola, F., Sagona, S., Quaranta, M., Flaminio, S., Biella, P., ... & Felicoli, A. (2025). Pollen Resource Repartition Between Managed Honey Bees (*Apis mellifera* L. 1758) and Unmanaged Bees in Three Italian National Parks. *Conservation*, 5(1). <https://doi.org/10.3390/conservation5010005>
- Bosch, J., Martín González, A. M., Rodrigo, A., & Navarro, D. (2009). Plant–pollinator networks: adding the pollinator’s perspective. *Ecology letters*, 12(5), 409-419. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01296.x>
- Bradley, B. A., Laginhas, B. B., Whitlock, R., Allen, J. M., Bates, A. E., Bernatchez, G., ... & Sorte, C. J. (2019). Disentangling the abundance–impact relationship for invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(20), 9919-9924. <https://doi.org/10.1073/pnas.1818081116>
- Brooks, M. E., Kristensen, K., Van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., ... & Bolker, B. M. (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](https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066).
- Brosi, B. J. (2016). Pollinator specialization: from the individual to the community. *New Phytologist*, 210(4), 1190-1194. <https://doi.org/10.1111/nph.13951>
- Brown, B. J., & Mitchell, R. J. (2001). Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia*, 129, 43-49. <https://doi.org/10.1007/s004420100700>
- Bruckman, D., & Campbell, D. R. (2016). Pollination of a native plant changes with distance and density of invasive plants in a simulated biological invasion. *American journal of botany*, 103(8), 1458-1465. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600153>

- Burgos, E., Ceva, H., Perazzo, R. P., Devoto, M., Medan, D., Zimmermann, M., & Delbue, A. M. (2007). Why nestedness in mutualistic networks?. *Journal of theoretical biology*, 249(2), 307-313. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.07.030>
- Campbell, C., Yang, S., Albert, R., & Shea, K. (2011). A network model for plant–pollinator community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(1), 197-202. <https://doi.org/10.1073/pnas.1008204108>
- Campbell, C., Yang, S., Shea, K., & Albert, R. (2012). Topology of plant-pollinator networks that are vulnerable to collapse from species extinction. *Physical Review E—Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 86(2), 021924. <http://dx.doi.org/10.1103/PhysRevE.86.021924>
- Cane, J. H., & Tepedino, V. J. (2017). Gauging the effect of honey bee pollen collection on native bee communities. *Conservation Letters*, 10(2), 205-210. <https://doi.org/10.1111/conl.12263>
- Cantwell-Jones, A., Larson, K., Ward, A., Bates, O. K., Cox, T., Gibbons, C., ... & Gill, R. J. (2023). Mapping trait versus species turnover reveals spatiotemporal variation in functional redundancy and network robustness in a plant-pollinator community. *Functional Ecology*, 37(3), 748-762. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14253>
- Cappellari, A., Bonaldi, G., Mei, M., Paniccchia, D., Cerretti, P., & Marini, L. (2022). Functional traits of plants and pollinators explain resource overlap between honeybees and wild pollinators. *Oecologia*, 198(4), 1019-1029. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05151-6>
- CaraDonna, P. J., Petry, W. K., Brennan, R. M., Cunningham, J. L., Bronstein, J. L., Waser, N. M., & Sanders, N. J. (2017). Interaction rewiring and the rapid turnover of plant–pollinator networks. *Ecology letters*, 20(3), 385-394. <https://doi.org/10.1111/ele.12740>
- Carmo, R. F., Carvalho, C. H., Gusmão, R. A., Alencar, L. F., Vizentin-Bugoni, J., Boldorini, G. X., ... & Gonçalves-Souza, T. (2025). Invasive plant and honeybee alter native plant-pollinator network structure in dry forest. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 97(1), e20231071. <http://dx.doi.org/10.1590/0001-3765202520231071>

- Carneiro, L., Miiller, N. O., Cuthbert, R. N., & Vitule, J. R. (2024). Biological invasions negatively impact global protected areas. *Science of The Total Environment*, 948, 174823. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.174823>
- Carroll, T., Stafford, R., Gillingham, P. K., Bullock, J. M., Brown, D., Brown, M., Brown, M., Walls, R. M., & Diaz, A. (2023). Correlated biodiversity change between plant and insect assemblages resurveyed after 80 years across a dynamic habitat mosaic. *Ecology and Evolution*, 13(6), e10168. <https://doi.org/10.1002/ece3.10168>
- Castiau, E., Haine, M., Pons, T., & Quériat, S. (2012). *Atlas des Paysages de Wallonie. La Haine et la Sambre*. Conférence Permanente du Développement Territorial (CPDT).
- Chauzat, M. P., Cauquil, L., Roy, L., Franco, S., Hendrikx, P., & Ribière-Chabert, M. (2013). Demographics of the European apicultural industry. *PloS one*, 8(11), e79018. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079018>
- Christmann, S. (2019). Do we realize the full impact of pollinator loss on other ecosystem services and the challenges for any restoration in terrestrial areas?. *Restoration Ecology*, 27(4), 720-725. <https://doi.org/10.1111/rec.12950>
- Colautti, R. I., & MacIsaac, H. J. (2004). A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and distributions*, 10(2), 135-141. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00061.x>
- Collado, M. Á., Sol, D., & Bartomeus, I. (2019). Bees use anthropogenic habitats despite strong natural habitat preferences. *Diversity and Distributions*, 25(6), 924-935. <https://doi.org/10.1111/ddi.12899>
- Colwell, R. K., Dunn, R. R., & Harris, N. C. (2012). Coextinction and persistence of dependent species in a changing world. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43(1), 183-203. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160304>
- Corcos, D., Cappellari, A., Mei, M., Paniccchia, D., Cerretti, P., & Marini, L. (2020). Contrasting effects of exotic plant invasions and managed honeybees on plant-flower visitor interactions. *Diversity and Distributions*, 26(10), 1397-1408. <https://doi.org/10.1111/ddi.13132>

- Cridland, J. M., Tsutsui, N. D., & Ramírez, S. R. (2017). The complex demographic history and evolutionary origin of the western honey bee, *Apis mellifera*. *Genome Biology and Evolution*, 9(2), 457-472. <https://doi.org/10.1093/gbe/evx009>
- Csardi, G., & Nepusz, T. (2006). The igraph software package for complex network research. *InterJournal, Complex Systems*, 1695. <https://igraph.org>.
- Cuadra-Valdés, J., Vizentin-Bugoni, J., & Fontúrbel, F. E. (2021). An exotic magnet plant alters pollinator abundance and behavior: a field test with a native mistletoe. *Biological Invasions*, 23(8), 2515-2525. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02519-2>
- Dafni, A., Pacini, E., & Nepi, M. (2005). Pollen and stigma biology. Dans Dafni, A., Kevan, P. G., & Husband, B. C. (Eds.), *Practical pollination biology* (p. 83-146). Enviroquest Ltd.
- Danforth, B. N., Cardinal, S., Praz, C., Almeida, E. A., & Michez, D. (2013). The impact of molecular data on our understanding of bee phylogeny and evolution. *Annual review of Entomology*, 58(1), 57-78. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120811-153633>
- Danforth, B. N., Minckley, R. L., & Neff, J. L. (2019). Bee Phylogeny, Bee Diversity, and the Distinction between Solitary and Social Bees. Dans Danforth, B. N., Minckley, R. L., & Neff, J. L. (Eds.), *The solitary bees: biology, evolution, conservation* (p. 6-36). Princeton University Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctvd1c929>
- Dar, S. A., Hassan, G. I., Padder, B. A., Wani, A. R., & Parey, S. H. (2017). Pollination and evolution of plant and insect interaction. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 6(3), 304-311.
- Dáttilo, W., Cruz, C. P., Luna, P., Ratoni, B., Hinojosa-Díaz, I. A., Neves, F. S., ... & Guevara, R. (2022). The impact of the honeybee *Apis mellifera* on the organization of pollination networks is positively related with its interactive role throughout its geographic range. *Diversity*, 14(11), 917. <https://doi.org/10.3390/d14110917>
- Davis, M. A. (2003). Biotic globalization: does competition from introduced species threaten biodiversity?. *Bioscience*, 53(5), 481-489. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0481:BGDCFI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0481:BGDCFI]2.0.CO;2)

- Davis, T. S., Mola, J., & Comai, N. (2025). Honeybee presence restructures pollination networks more than landscape context by reducing foraging breadths of wild bees. *Landscape and Urban Planning*, 257, 105305. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2025.105305>
- De M. Santos, G. M., Aguiar, C. M., Genini, J., Martins, C. F., Zanella, F. C., & Mello, M. A. (2012). Invasive Africanized honeybees change the structure of native pollination networks in Brazil. *Biological Invasions*, 14, 2369-2378. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0235-8>
- De Manincor, N., Hautekèete, N., Mazoyer, C., Moreau, P., Piquot, Y., Schatz, B., ... & Massol, F. (2020). How biased is our perception of plant-pollinator networks? A comparison of visit-and pollen-based representations of the same networks. *Acta Oecologica*, 105, 103551. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103551>
- De Santiago-Hernández, M. H., Martín-Rodríguez, S., Lopezaraiza-Mikel, M., Oyama, K., González-Rodríguez, A., & Quesada, M. (2019). The role of pollination effectiveness on the attributes of interaction networks : from floral visitation to plant fitness. *Ecology*, 100(10). <https://doi.org/10.1002/ecy.2803>
- DeCesare, N. J., Hebblewhite, M., Robinson, H. S., & Musiani, M. (2010). Endangered, apparently: the role of apparent competition in endangered species conservation. *Animal conservation*, 13(4), 353-362. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2009.00328.x>
- Del-Claro, K., & Torezan-Silingardi, H. M. (2021). An Evolutionary Perspective on Plant-Animal Interactions. Dans Del-Claro, K., Torezan-Silingardi, H.M. (Eds), *Plant-Animal Interactions* (p. 1-15). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-66877-8_1
- Delmas, E., Besson, M., Brice, M. H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M. J., ... & Poisot, T. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94(1), 16-36. <https://doi.org/10.1111/brv.12433>
- Desmet, P., Reyserhove, L., Oldoni, D., Groom, Q., Adriaens, T., Vanderhoeven, S., & Pagad, S. (2019). Global register of introduced and invasive species-Belgium. *Checklist Dataset. Version*, 1(6). <https://doi.org/10.15468/xoidmd>
- Dormann, C., Fründ, J., Blüethgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, (2), 7-24. <https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>

- Drossart, M., Michez, D., & Vanderplanck, M. (2017). Invasive plants as potential food resource for native pollinators: A case study with two invasive species and a generalist bumble bee. *Scientific Reports*, 7(1), 16242. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-16054-5>
- Ebeling, S. K., Hensen, I., & Auge, H. (2008). The invasive shrub *Buddleja davidii* performs better in its introduced range. *Diversity and Distributions*, 14(2), 225-233. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00422.x>
- Eilers, E. J., Kremen, C., Smith Greenleaf, S., Garber, A. K., & Klein, A. M. (2011). Contribution of pollinator-mediated crops to nutrients in the human food supply. *PLoS one*, 6(6), e21363. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021363>
- Elbgami, T., Kunin, W. E., Hughes, W. O., & Biesmeijer, J. C. (2014). The effect of proximity to a honeybee apiary on bumblebee colony fitness, development, and performance. *Apidologie*, 45, 504-513. <https://doi.org/10.1007/s13592-013-0265-y>
- Elle, E., Elwell, S. L., & Gielens, G. A. (2012). The use of pollination networks in conservation. *Botany*, 90(7), 525-534. <https://doi.org/10.1139/b11-111>
- Emer, C., Vaughan, I. P., Hiscock, S., & Memmott, J. (2015). The impact of the invasive alien plant, *Impatiens glandulifera*, on pollen transfer networks. *PloS one*, 10(12), e0143532. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143532>
- Engel, M. S., Rasmussen, C., & Gonzalez, V. H. (2021). Bees: Phylogeny and classification. In *Encyclopedia of social insects* (pp. 93-109). Cham: Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-28102-1>
- Essl, F., Bacher, S., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Katsanevakis, S., ... & Richardson, D. M. (2018). Which taxa are alien? Criteria, applications, and uncertainties. *BioScience*, 68(7), 496-509. <https://doi.org/10.1093/biosci/biy057>
- Feng, Y. L., Auge, H., & Ebeling, S. K. (2007). Invasive *Buddleja davidii* allocates more nitrogen to its photosynthetic machinery than five native woody species. *Oecologia*, 153, 501-510. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0759-2>
- Ferreira, P. A., Boscolo, D., & Viana, B. F. (2013). What do we know about the effects of landscape changes on plant–pollinator interaction networks?. *Ecological Indicators*, 31, 35-40. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.07.025>

- Fiordaliso, W., Reverté, S., Wood, T., Barbier, Y., Rasmont, P., Lefèbvre, A., ... & Michez, D. (2022). Inventaire et conservation des abeilles sauvages (Hymenoptera: Anthophila) du sillon industriel hainuyer (Belgique). *Belgian J Entomol*, 132, 1-64.
- Fiordaliso, W., Reverte, S., Ghisbain, G., Wood, T., Ruelle, E., Lefèbvre, A., Reese, A., Loockx, M., Michez, D. & Tougeron, K. (2025). Reconciling community-level responses of wild bees to highly anthropized landscapes. *Landscape and Urban Planning*, 259, 105347. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2025.105347>
- Fontaine, C., Collin, C. L., & Dajoz, I. (2008). Generalist foraging of pollinators: diet expansion at high density. *Journal of Ecology*, 96(5), 1002-1010. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01405.x>
- Gaertner, M., Den Breeyen, A., Hui, C., & Richardson, D. M. (2009). Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: a meta-analysis. *Progress in Physical Geography*, 33(3), 319-338. <https://doi.org/10.1177/0309133309341607>
- Gasperini, C., Carrari, E., & Selvi, F. (2020). Invasion of riparian habitats by *Buddleja davidii*: A case study from the Northern Apennines. *Annali di Botanica*, 21-32. <https://doi.org/10.13133/2239-3129/15649>
- Gekière, A., Vanderplanck, M., & Michez, D. (2023). Trace metals with heavy consequences on bees: A comprehensive review. *Science of the Total Environment*, 165084. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.165084>
- Genovesi, P., Carboneras, C., Vila, M., & Walton, P. (2015). EU adopts innovative legislation on invasive species: a step towards a global response to biological invasions?. *Biological Invasions*, 17, 1307-1311. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0817-8>
- Gérard, M., Vanderplanck, M., Wood, T., & Michez, D. (2020). Global warming and plant–pollinator mismatches. *Emerging topics in life sciences*, 4(1), 77-86. <https://doi.org/10.1042/ETLS20190139>

- Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., Henry, M., Ropars, L., Rollin, O., Thébault, E., & Vereecken, N. J. (2017). Massively introduced managed species and their consequences for plant–pollinator interactions. In *Advances in ecological research* (Vol. 57, pp. 147-199). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.007>
- Gibson, M. R., Richardson, D. M., & Pauw, A. (2012). Can floral traits predict an invasive plant's impact on native plant–pollinator communities?. *Journal of Ecology*, *100*(5), 1216-1223. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02004.x>
- Gioria, M., & Osborne, B. A. (2014). Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs. *Frontiers in plant science*, *5*, 501. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00501>
- Gioria, M., Jarošík, V., & Pyšek, P. (2014). Impact of invasions by alien plants on soil seed bank communities: emerging patterns. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *16*(3), 132-142. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.03.003>
- Godefroid, S., Monbaliu, D., & Koedam, N. (2007). The role of soil and microclimatic variables in the distribution patterns of urban wasteland flora in Brussels, Belgium. *Landscape and Urban Planning*, *80*(1-2), 45-55. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2006.06.001>
- Gómez-Martínez, C., González-Estévez, M. A., Cursach, J., & Lázaro, A. (2022). Pollinator richness, pollination networks, and diet adjustment along local and landscape gradients of resource diversity. *Ecological Applications*, *32*(6), e2634. <https://doi.org/10.1002/eap.2634>
- Goulson, D. (2003). Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *34*(1), 1-26. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132355>
- Goulson, D., & Hughes, W. O. (2015). Mitigating the anthropogenic spread of bee parasites to protect wild pollinators. *Biological Conservation*, *191*, 10-19. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.06.023>
- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., & Rotheray, E. L. (2015). Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, *347*(6229), 1255957. <https://doi.org/10.1126/science.1255957>

- Graystock, P., Yates, K., Darvill, B., Goulson, D., & Hughes, W. O. (2013). Emerging dangers: deadly effects of an emergent parasite in a new pollinator host. *Journal of invertebrate pathology*, 114(2), 114-119. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2013.06.005>
- Graystock, P., Goulson, D., & Hughes, W. O. (2015). Parasites in bloom: flowers aid dispersal and transmission of pollinator parasites within and between bee species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1813), 20151371. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1371>
- Graystock, P., Blane, E. J., McFrederick, Q. S., Goulson, D., & Hughes, W. O. (2016). Do managed bees drive parasite spread and emergence in wild bees?. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 5(1), 64-75. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2015.10.001>
- Guimaraes Jr, P. R. (2020). The structure of ecological networks across levels of organization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51(1), 433-460. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-012220-120819>
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., ... & De Kroon, H. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PloS one*, 12(10), e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- Hanley, N., & Roberts, M. (2019). The economic benefits of invasive species management. *People and Nature*, 1(2), 124-137. <https://doi.org/10.1002/pan3.31>
- Harrison, P. A., Berry, P. M., Simpson, G., Haslett, J. R., Blicharska, M., Bucur, M., ... & Turkelboom, F. (2014). Linkages between biodiversity attributes and ecosystem services: A systematic review. *Ecosystem services*, 9, 191-203. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2014.05.006>
- 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>
- Haubrock, P. J., Turbelin, A. J., Cuthbert, R. N., Novoa, A., Taylor, N. G., Angulo, E., ... & Courchamp, F. (2021). Economic costs of invasive alien species across Europe. *NeoBiota*, 67, 153-190. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.58196>

- Hejda, M., Pyšek, P., & Jarošík, V. (2009). Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of ecology*, *97*(3), 393-403. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01480.x>
- Hennessy, G., Uthoff, C., Abbas, S., Quaradeghini, S. C., Stokes, E., Goulson, D., & Ratnieks, F. L. (2021). Phenology of the specialist bee *Colletes hederæ* and its dependence on *Hedera helix* L. in comparison to a generalist, *Apis mellifera*. *Arthropod-Plant Interactions*, *15*, 183-195. <https://doi.org/10.1007/s11829-021-09807-7>
- Henry, M., & Rodet, G. (2018). Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas. *Scientific reports*, *8*(1), 9308. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27591-y>
- Henry, M., & Rodet, G. (2020). The apiary influence range: A new paradigm for managing the cohabitation of honey bees and wild bee communities. *Acta Oecologica*, *105*, 103555. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103555>
- Herbertsson, L., Lindström, S. A., Rundlöf, M., Bommarco, R., & Smith, H. G. (2016). Competition between managed honeybees and wild bumblebees depends on landscape context. *Basic and Applied Ecology*, *17*(7), 609-616. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.05.001>
- Hernández-Castellano, C., Rodrigo, A., Gómez, J. M., Stefanescu, C., Calleja, J. A., Reverté, S., & Bosch, J. (2020). A new native plant in the neighborhood: effects on plant–pollinator networks, pollination, and plant reproductive success. *Ecology*, *101*(7), e03046. <https://doi.org/10.1002/ecy.3046>
- Herron-Sweet, C. R., Lehnhoff, E. A., Burkle, L. A., Littlefield, J. L., & Mangold, J. M. (2016). Temporal-and density-dependent impacts of an invasive plant on pollinators and pollination services to a native plant. *Ecosphere*, *7*(2), e01233. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1233>
- Hess, M. C., Mesléard, F., & Buisson, E. (2019). Priority effects: Emerging principles for invasive plant species management. *Ecological Engineering*, *127*, 48-57. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.11.011>
- Heywood, V. H. (2017). Plant conservation in the Anthropocene—challenges and future prospects. *Plant diversity*, *39*(6), 314-330. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2017.10.004>

- Hopfenmüller, S., Steffan-Dewenter, I., & Holzschuh, A. (2014). Trait-specific responses of wild bee communities to landscape composition, configuration and local factors. *PloS one*, 9(8), e104439. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104439>
- Horn, H. S. (1966). Measurement of “Overlap” in Comparative Ecological Studies. *The American Naturalist*, 100(914), 419–424. <http://www.jstor.org/stable/2459242>
- Hudewenz, A., & Klein, A. M. (2015). Red mason bees cannot compete with honey bees for floral resources in a cage experiment. *Ecology and Evolution*, 5(21), 5049-5056. <https://doi.org/10.1002/ece3.1762>
- Hulme, P. E., Bacher, S., Kenis, M., Klotz, S., Kühn, I., Minchin, D., ... & Vilà, M. (2008). Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology*, 45(2), 403-414. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01442.x>
- Hung, K. L. J., Kingston, J. M., Albrecht, M., Holway, D. A., & Kohn, J. R. (2018). The worldwide importance of honey bees as pollinators in natural habitats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1870), 20172140. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2140>
- Hung, K. L. J., Kingston, J. M., Lee, A., Holway, D. A., & Kohn, J. R. (2019). Non-native honey bees disproportionately dominate the most abundant floral resources in a biodiversity hotspot. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1897), 20182901. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2901>
- Hyjazie, B. F., & Sargent, R. D. (2022). Floral resources predict the local bee community: Implications for conservation. *Biological Conservation*, 273, 109679. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109679>
- Iponga, D. M., Milton, S. J., & Richardson, D. M. (2008). Superiority in competition for light: a crucial attribute defining the impact of the invasive alien tree *Schinus molle* (Anacardiaceae) in South African savanna. *Journal of Arid Environments*, 72(5), 612-623. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.10.001>
- Iwasaki, J. M., & Hogendoorn, K. (2022). Mounting evidence that managed and introduced bees have negative impacts on wild bees: an updated review. *Current research in insect science*, 2, 100043. <https://doi.org/10.1016/j.cris.2022.100043>

- Jakobsson, A., & Padrón, B. (2014). Does the invasive *Lupinus polyphyllus* increase pollinator visitation to a native herb through effects on pollinator population sizes?. *Oecologia*, *174*(1), 217-226. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2756-y>
- Jauni, M., & Ramula, S. (2015). Meta-analysis on the effects of exotic plants on the fitness of native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *17*(5), 412-420. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.06.002>
- Jha, S., & Kremen, C. (2013). Resource diversity and landscape-level homogeneity drive native bee foraging. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(2), 555-558. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208682110>
- Johnson, A. L., & Ashman, T. L. (2019). Consequences of invasion for pollen transfer and pollination revealed in a tropical island ecosystem. *New Phytologist*, *221*(1), 142-154. <https://doi.org/10.1111/nph.15366>
- Jones, G. D. (2012). Pollen extraction from insects. *Palynology*, *36*(1), 86-109. <https://doi.org/10.1080/01916122.2011.629523>
- Jordan, N. R., Larson, D. L., & Huerd, S. C. (2008). Soil modification by invasive plants: effects on native and invasive species of mixed-grass prairies. *Biological Invasions*, *10*, 177-190. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9121-1>
- Jordano, P. (2016). Sampling networks of ecological interactions. *Functional ecology*, *30*(12), 1883-1893. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12763>
- Kaiser-Bunbury, C. N., Muff, S., Memmott, J., Müller, C. B., & Caflisch, A. (2010). The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology letters*, *13*(4), 442-452. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01437.x>
- Kaiser-Bunbury, C. N., Valentin, T., Mougil, J., Matatiken, D., & Ghazoul, J. (2011). The tolerance of island plant-pollinator networks to alien plants. *Journal of Ecology*, *99*(1), 202-213. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01732.x>
- Kandori, I., Hirao, T., Matsunaga, S., & Kurosaki, T. (2009). An invasive dandelion unilaterally reduces the reproduction of a native congener through competition for pollination. *Oecologia*, *159*, 559-569. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1250-4>

- Katumo, D. M., Liang, H., Ochola, A. C., Lv, M., Wang, Q. F., & Yang, C. F. (2022). Pollinator diversity benefits natural and agricultural ecosystems, environmental health, and human welfare. *Plant Diversity*, 44(5), 429-435. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2022.01.005>
- Keller, R. P., Geist, J., Jeschke, J. M., & Kühn, I. (2011). Invasive species in Europe: ecology, status, and policy. *Environmental Sciences Europe*, 23, 1-17. <https://doi.org/10.1186/2190-4715-23-23>
- Khalifa, S. A., Elshafiey, E. H., Shetaia, A. A., El-Wahed, A. A. A., Algethami, A. F., Musharraf, S. G., ... & El-Seedi, H. R. (2021). Overview of bee pollination and its economic value for crop production. *Insects*, 12(8), 688. <https://doi.org/10.3390/insects12080688>
- Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*, 274(1608), 303-313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in ecology & evolution*, 16(4), 199-204. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02101-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02101-2)
- Köppler, K., Vorwohl, G., & Koeniger, N. (2007). Comparison of pollen spectra collected by four different subspecies of the honey bee *Apis mellifera*. *Apidologie*, 38(4), 341-353. <https://doi.org/10.1051/apido:2007020>
- Kovács-Hostyánszki, A., Szigeti, V., Miholcsa, Z., Sándor, D., Soltész, Z., Török, E., & Fenesi, A. (2022). Threats and benefits of invasive alien plant species on pollinators. *Basic and Applied Ecology*, 64, 89-102. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.07.003>
- Kriticos, D. J., Watt, M. S., Potter, K. J. B., Manning, L. K., Alexander, N. S., & Tallent-Halsell, N. (2011). Managing invasive weeds under climate change: considering the current and potential future distribution of *Buddleja davidii*. *Weed Research*, 51(1), 85-96. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2010.00827.x>
- Laha, S., Chatterjee, S., Das, A., Smith, B., & Basu, P. (2020). Exploring the importance of floral resources and functional trait compatibility for maintaining bee fauna in tropical agricultural landscapes. *Journal of Insect Conservation*, 24, 431-443. <https://doi.org/10.1007/s10841-020-00225-3>

- Lander, T. (2020). Network modelling, citizen science and targeted interventions to predict, monitor and reverse bee decline. *Plants, People, Planet*, 2(2), 111-120. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10068>
- Larson, D. L., Rabie, P. A., Droege, S., Larson, J. L., & Haar, M. (2016). Exotic plant infestation is associated with decreased modularity and increased numbers of connectors in mixed-grass prairie pollination networks. *PLoS One*, 11(5), e0155068. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155068>
- Larsson, M. (2005). Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). *Oecologia*, 146(3), 394-403. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0217-y>
- Lázaro, A., Müller, A., Ebmer, A. W., Dathe, H. H., Scheuchl, E., Schwarz, M., ... & Petanidou, T. (2021). Impacts of beekeeping on wild bee diversity and pollination networks in the Aegean Archipelago. *Ecography*, 44(9), 1353-1365. <https://doi.org/10.1111/ecog.05553>
- Lehner, S., Schulz, S., & Dötterl, S. (2022). The mystery of the butterfly bush *Buddleja davidii*: How are the butterflies attracted?. *Frontiers in Plant Science*, 13, 994851. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.994851>
- Lemoine, G. (2012). Interêt, gestion, protection et valorisation des terrils miniers dans le Nord-Pas-de-Calais. *Ann. Soc. Géol. Nord*, 19, 1-8. <https://dx.doi.org/10.54563/asgn.1439>
- Leonhardt, S. D., & Blüthgen, N. (2012). The same, but different: pollen foraging in honeybee and bumblebee colonies. *Apidologie*, 43, 449-464. <https://doi.org/10.1007/s13592-011-0112-y>
- Levine, J. M., Vilà, M., Antonio, C. M. D., Dukes, J. S., Grigulis, K., & Lavorel, S. (2003). Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1517), 775-781. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2327>
- Liao, C., Peng, R., Luo, Y., Zhou, X., Wu, X., Fang, C., ... & Li, B. (2008). Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New phytologist*, 177(3), 706-714. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02290.x>

- Lopezaraiza-Mikel, M. E., Hayes, R. B., Whalley, M. R., & Memmott, J. (2007). The impact of an alien plant on a native plant–pollinator network: an experimental approach. *Ecology letters*, *10*(7), 539-550. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01055.x>
- 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>
- Magrach, A., González-Varo, J. P., Boiffier, M., Vilà, M., & Bartomeus, I. (2017). Honeybee spillover reshuffles pollinator diets and affects plant reproductive success. *Nature Ecology & Evolution*, *1*(9), 1299-1307. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0249-9>
- Mallinger, R. E., Gaines-Day, H. R., & Gratton, C. (2017). Do managed bees have negative effects on wild bees?: A systematic review of the literature. *PloS one*, *12*(12), e0189268. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189268>
- Marrero, H. J., Torretta, J. P., Vázquez, D. P., Hodara, K., & Medan, D. (2017). Exotic plants promote pollination niche overlap in an agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *239*, 304-309. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.01.027>
- Mathiasson, M. E., & Rehan, S. M. (2020). Wild bee declines linked to plant-pollinator network changes and plant species introductions. *Insect Conservation and Diversity*, *13*(6), 595-605. <https://doi.org/10.1111/icad.12429>
- McCune, F., Normandin, É., Mazerolle, M. J., & Fournier, V. (2020). Response of wild bee communities to beekeeping, urbanization, and flower availability. *Urban Ecosystems*, *23*, 39-54. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00909-y>
- McKinney, A. M., & Goodell, K. (2010). Shading by invasive shrub reduces seed production and pollinator services in a native herb. *Biological Invasions*, *12*, 2751-2763. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9680-4>
- Memmott, J., & Waser, N. M. (2002). Integration of alien plants into a native flower–pollinator visitation web. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *269*(1508), 2395-2399. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2174>

- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1557), 2605-2611. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2909>
- Memmott, J., Craze, P. G., Waser, N. M., & Price, M. V. (2007). Global warming and the disruption of plant–pollinator interactions. *Ecology letters*, 10(8), 710-717. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01061.x>
- Michener, C. D. (2007). *The bees of the world*. JHU press. <https://doi.org/10.56021/9780801885730>
- Minter, N. J., Buatois, L. A., Mángano, M. G., Davies, N. S., Gibling, M. R., MacNaughton, R. B., & Labandeira, C. C. (2017). Early bursts of diversification defined the faunal colonization of land. *Nature Ecology & Evolution*, 1(7), 0175. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0175>
- Molina-Montenegro, M. A., Badano, E. I., & Cavieres, L. A. (2008). Positive interactions among plant species for pollinator service: assessing the ‘magnet species’ concept with invasive species. *Oikos*, 117(12), 1833-1839. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16896.x>
- Montero-Castaño, A., & Vilà, M. (2017). Influence of the honeybee and trait similarity on the effect of a non-native plant on pollination and network rewiring. *Functional Ecology*, 31(1), 142-152. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12712>
- Morales, C. L., & Traveset, A. (2009). A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecology letters*, 12(7), 716-728. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01319.x>
- Morán-López, T., Benadi, G., Lara-Romero, C., Chacoff, N., Vitali, A., Pescador, D., ... & Morales, J. M. (2022). Flexible diets enable pollinators to cope with changes in plant community composition. *Journal of Ecology*, 110(8), 1913-1927. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13893>
- Morris, J. L., Puttick, M. N., Clark, J. W., Edwards, D., Kenrick, P., Pressel, S., ... & Donoghue, P. C. (2018). The timescale of early land plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(10), E2274-E2283. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719588115>

- Muñoz, A. A., & Cavieres, L. A. (2008). The presence of a showy invasive plant disrupts pollinator service and reproductive output in native alpine species only at high densities. *Journal of Ecology*, *96*(3), 459-467. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01361.x>
- Murray, E. A., Bossert, S., & Danforth, B. N. (2018). Pollinivory and the diversification dynamics of bees. *Biology letters*, *14*(11), 20180530. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0530>
- Nanetti, A., Bortolotti, L., & Cilia, G. (2021). Pathogens spillover from honey bees to other arthropods. *Pathogens*, *10*(8), 1044. <https://doi.org/10.3390/pathogens10081044>
- Ne'eman, G., Jürgens, A., Newstrom-Lloyd, L., Potts, S. G., & Dafni, A. (2010). A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. *Biological Reviews*, *85*(3), 435-451. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00108.x>
- Nicholson, C. C., & Egan, P. A. (2020). Natural hazard threats to pollinators and pollination. *Global change biology*, *26*(2), 380-391. <https://doi.org/10.1111/gcb.14840>
- Nieto, A., Roberts, S.P.M., Kemp, J., Rasmont, P., Kuhlmann, M., García Criado, M., ... & Michez, D. (2014). *European Red List of bees*. Publication Office of the European Union, Luxembourg. <https://doi.org/10.2779/77003>
- Norfolk, O., Gilbert, F., & Eichhorn, M. P. (2018). Alien honeybees increase pollination risks for range-restricted plants. *Diversity and Distributions*, *24*(5), 705-713. <https://doi.org/10.1111/ddi.12715>
- Okuyama, T., & Holland, J. N. (2008). Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. *Ecology letters*, *11*(3), 208-216. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01137.x>
- Olesen, J. M., & Jordano, P. (2002). Geographic patterns in plant–pollinator mutualistic networks. *Ecology*, *83*(9), 2416-2424. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2416:GPIPPM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2416:GPIPPM]2.0.CO;2)
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2006). The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of theoretical Biology*, *240*(2), 270-276. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2005.09.014>

- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(50), 19891-19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Olesen, J. M., Dupont, Y. L., Hagen, M., Rasmussen, C., & Trøjelsgaard, K. (2012). Structure and dynamics of pollination networks: the past, present, and future. Dans Patiny, S. (Ed.), *Evolution of plantpollinator relationships* (p. 374-391). Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139014113.014>
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos*, *120*(3), 321-326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Ollerton, J. (2017). Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, *48*(1), 353-376. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022919>
- Pacini, E. (2008). Pollination. *Encyclopedia of ecology*, *2*, 562-565. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.09315-5>
- Padrón, B., Traveset, A., Biedenweg, T., Díaz, D., Nogales, M., & Olesen, J. M. (2009). Impact of alien plant invaders on pollination networks in two archipelagos. *PLoS One*, *4*(7), e6275. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006275>
- Page, M. L., Nicholson, C. C., Brennan, R. M., Britzman, A. T., Greer, J., Hemberger, J., ... & Williams, N. M. (2021). A meta-analysis of single visit pollination effectiveness comparing honeybees and other floral visitors. *American journal of botany*, *108*(11), 2196-2207. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1764>
- Page, M. L., & Williams, N. M. (2023). Honey bee introductions displace native bees and decrease pollination of a native wildflower. *Ecology*, *104*(2), e3939. <https://doi.org/10.1002/ecy.3939>
- Page, M. L., Francis, J. S., Müller, U., & Williams, N. M. (2024). Wildflower plantings and honeybee competition impact nutritional quality of wild bee diets. *Journal of Applied Ecology*, *61*(12), 3104-3113. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14813>
- Paini, D. R. (2004). Impact of the introduced honey bee (*Apis mellifera*)(Hymenoptera: Apidae) on native bees: a review. *Austral ecology*, *29*(4), 399-407. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2004.01376.x>

- Panetta, F. D., & Gooden, B. (2017). Managing for biodiversity: impact and action thresholds for invasive plants in natural ecosystems. <https://doi.org/10.3897/neobiota.34.11821>
- Parra-Tabla, V., Angulo-Pérez, D., Albor, C., Campos-Navarrete, M. J., Tun-Garrido, J., Sosenski, P., Alonso, C., Ashman, T., & Arceo-Gómez, G. (2019). The role of alien species on plant-floral visitor network structure in invaded communities. *PLoS ONE*, *14*(11), e0218227. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0218227>
- Parra-Tabla, V., & Arceo-Gómez, G. (2021). Impacts of plant invasions in native plant–pollinator networks. *New Phytologist*, *230*(6), 2117-2128. <https://doi.org/10.1111/nph.17339>
- Pasquali, L., Bruschini, C., Benetello, F., Bonifacino, M., Giannini, F., Monterastelli, E., ... & Dapporto, L. (2025). Island-wide removal of honeybees reveals exploitative trophic competition with strongly declining wild bee populations. *Current Biology*, *35*(7), 1576-1590. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2025.02.048>
- Perrings, C., Burgiel, S., Lonsdale, M., Mooney, H., & Williamson, M. (2010). International cooperation in the solution to trade-related invasive species risks a. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1195*(1), 198-212. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05453.x>
- Phillips, B. B., Williams, A., Osborne, J. L., & Shaw, R. F. (2018). Shared traits make flies and bees effective pollinators of oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Basic and Applied Ecology*, *32*, 66-76. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.06.004>
- Phillips, R. D., Peakall, R., van der Niet, T., & Johnson, S. D. (2020). Niche perspectives on plant–pollinator interactions. *Trends in Plant Science*, *25*(8), 779-793. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.03.009>
- Poisot, T., Stouffer, D. B., & Gravel, D. (2015). Beyond species: why ecological interaction networks vary through space and time. *Oikos*, *124*(3), 243-251. <https://doi.org/10.1111/oik.01719>
- Porto, R. G., De Almeida, R. F., Cruz-Neto, O., Tabarelli, M., Viana, B. F., Peres, C. A., & Lopes, A. V. (2020). Pollination ecosystem services: A comprehensive review of economic values, research funding and policy actions. *Food Security*, *12*(6), 1425-1442. <https://doi.org/10.1007/s12571-020-01043-w>

- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in ecology & evolution*, 25(6), 345-353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Potts, S. G., Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, H. T., Aizen, M. A., Biesmeijer, J. C., Breeze, T. D., ... & Vanbergen, A. J. (2016). Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature*, 540(7632), 220-229. <https://doi.org/10.1038/nature20588>
- Prach, K., Řehounková, K., Lencová, K., Jírová, A., Konvalinková, P., Mudrák, O., ... & Pyšek, P. (2014). Vegetation succession in restoration of disturbed sites in Central Europe: the direction of succession and species richness across 19 seres. *Applied Vegetation Science*, 17(2), 193-200. <https://doi.org/10.1111/avsc.12064>
- Prendergast, K. S., Dixon, K. W., & Bateman, P. W. (2021). Interactions between the introduced European honey bee and native bees in urban areas varies by year, habitat type and native bee guild. *Biological Journal of the Linnean Society*, 133(3), 725-743. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blab024>
- Prendergast, K. S., & Ollerton, J. (2022). Impacts of the introduced European honeybee on Australian bee-flower network properties in urban bushland remnants and residential gardens. *Austral Ecology*, 47(1), 35-53. <https://doi.org/10.1111/aec.13040>
- Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P. E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U., & Vilà, M. (2012). A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global change biology*, 18(5), 1725-1737. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x>
- R Core Team (2023). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rader, R., Howlett, B. G., Cunningham, S. A., Westcott, D. A., Newstrom-Lloyd, L. E., Walker, M. K., ... & Edwards, W. (2009). Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. *Journal of Applied Ecology*, 46(5), 1080-1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01700.x>
- Rahmonov, O., Krzysztofik, R., Środek, D., & Smolarek-Lach, J. (2020). Vegetation-and environmental changes on non-reclaimed spoil heaps in Southern Poland. *Biology*, 9(7), 164. <https://doi.org/10.3390/biology9070164>

- Ramula, S., Knight, T.M., Burns, J.H. and Buckley, Y.M. (2008). General guidelines for invasive plant management based on comparative demography of invasive and native plant populations. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1124-1133. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01502.x>
- Rasmussen, C., Engel, M. S., & Vereecken, N. J. (2020). A primer of host-plant specialization in bees. *Emerging Topics in Life Sciences*, 4(1), 7-17. <https://doi.org/10.1042/ETLS20190118>
- Renaud, E., Baudry, E., & Bessa-Gomes, C. (2020). Influence of taxonomic resolution on mutualistic network properties. *Ecology and Evolution*, 10(7), 3248-3259. <https://doi.org/10.1002/ece3.6060>
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmanek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions*, 6(2), 93-107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2012). Naturalization of introduced plants: ecological drivers of biogeographical patterns. *New Phytologist*, 196(2), 383-396. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04292.x>
- Ritchie, A. D., Ruppel, R., & Jha, S. (2016). Generalist behavior describes pollen foraging for perceived oligolectic and polylectic bees. *Environmental Entomology*, 45(4), 909-919. <https://doi.org/10.1093/ee/nvw032>
- Rodriguez-Cabal, M. A., Barrios-Garcia, M. N., Amico, G. C., Aizen, M. A., & Sanders, N. J. (2013). Node-by-node disassembly of a mutualistic interaction web driven by species introductions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(41), 16503-16507. <https://doi.org/10.1073/pnas.1300131110>
- Rodriguez-Rodriguez, M. C., Jordano, P., & Valido, A. (2013). Quantity and quality components of effectiveness in insular pollinator assemblages. *Oecologia*, 173, 179-190. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2606-y>
- Roger, N., Moerman, R., Carvalheiro, L. G., Aguirre-Gutiérrez, J., Jacquemart, A. L., Kleijn, D., ... & Michez, D. (2017). Impact of pollen resources drift on common bumblebees in NW Europe. *Global Change Biology*, 23(1), 68-76. <https://doi.org/10.1111/gcb.13373>

- Ropars, L., Dajoz, I., Fontaine, C., Muratet, A., & Geslin, B. (2019). Wild pollinator activity negatively related to honey bee colony densities in urban context. *PloS one*, *14*(9), e0222316. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222316>
- Roubik, D. W., & Villanueva-Gutiérrez, R. (2009). Invasive Africanized honey bee impact on native solitary bees: a pollen resource and trap nest analysis. *Biological journal of the Linnean Society*, *98*(1), 152-160. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2009.01275.x>
- Roy, H. E., Pauchard, A., Stoett, P., Truong, T. R., Bacher, S., Galil, B. S., ... & Vandvik, V. (2023). IPBES invasive alien species assessment: summary for policymakers. *IPBES*. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7430692>
- Russo, L., Memmott, J., Montoya, D., Shea, K., & Buckley, Y. M. (2014). Patterns of introduced species interactions affect multiple aspects of network structure in plant–pollinator communities. *Ecology*, *95*(10), 2953-2963. <https://doi.org/10.1890/13-2229.1>
- Russo, L., & Shea, K. (2017). Deliberately increased network connectance in a plant-pollinator community experiment. *Journal of Complex Networks*, *5*(3), 473-485. <https://doi.org/10.1093/comnet/cnw024>
- Russo, L., Albert, R., Campbell, C., & Shea, K. (2019). Experimental species introduction shapes network interactions in a plant-pollinator community. *Biological Invasions*, *21*(12), 3505-3519. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02064-z>
- Russo, L., de Keyzer, C. W., Harmon-Threatt, A. N., LeCroy, K. A., & MacIvor, J. S. (2021). The managed-to-invasive species continuum in social and solitary bees and impacts on native bee conservation. *Current Opinion in Insect Science*, *46*, 43-49. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.01.001>
- Sabatino, M., Maceira, N., & Aizen, M. A. (2010). Direct effects of habitat area on interaction diversity in pollination webs. *Ecological Applications*, *20*(6), 1491-1497. <https://doi.org/10.1890/09-1626.1>
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., ... & Weller, S. G. (2001). The population biology of invasive species. *Annual review of ecology and systematics*, *32*(1), 305-332. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037>

- Sala, O. E., Stuart Chapin, F. I. I. I., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., ... & Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *science*, 287(5459), 1770-1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological conservation*, 232, 8-27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Santamaría, S., Galeano, J., Pastor, J. M., & Méndez, M. (2016). Removing interactions, rather than species, casts doubt on the high robustness of pollination networks. *Oikos*, 125(4), 526-534. <https://doi.org/10.1111/oik.02921>
- Schleuning, M., Fründ, J., Schweiger, O., Welk, E., Albrecht, J., Albrecht, M., ... & Hof, C. (2016). Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change. *Nature communications*, 7(1), 13965. <https://doi.org/10.1038/ncomms13965>
- Schweiger, O., Biesmeijer, J. C., Bommarco, R., Hickler, T., Hulme, P. E., Klotz, S., ... & Settele, J. (2010). Multiple stressors on biotic interactions: how climate change and alien species interact to affect pollination. *Biological Reviews*, 85(4), 777-795. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00125.x>
- Sebastián-González, E., Dalsgaard, B., Sandel, B., & Guimaraes Jr, P. R. (2015). Macroecological trends in nestedness and modularity of seed-dispersal networks: human impact matters. *Global Ecology and Biogeography*, 24(3), 293-303. <https://doi.org/10.1111/geb.12270>
- Seitz, N., Vanengelsdorp, D., & Leonhardt, S. D. (2020). Are native and non-native pollinator friendly plants equally valuable for native wild bee communities?. *Ecology and evolution*, 10(23), 12838-12850. <https://doi.org/10.1002/ece3.6826>
- Sheykhal, S., Fernández-Gracia, J., Traveset, A., Ziegler, M., Voolstra, C. R., Duarte, C. M., & Eguíluz, V. M. (2020). Robustness to extinction and plasticity derived from mutualistic bipartite ecological networks. *Scientific Reports*, 10(1), 9783. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66131-5>
- Shivanna K. R., & Tandon, R. (2014). Pollination ecology. Dans Shivanna K. R., & Tandon, R. (Eds.), *Reproductive Ecology of Flowering Plants: A Manual* (p. 63-96). Springer, New Delhi. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2003-9_7

- Simberloff, D., Martin, J. L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., ... & Vilà, M. (2013). Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in ecology & evolution*, 28(1), 58-66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Simla, P., Chaianunporn, T., Sankamethawee, W., Hughes, A. C., & Sritongchuay, T. (2022). Effect of landscape composition and invasive plants on pollination networks of smallholder orchards in northeastern Thailand. *Plants*, 11(15), 1976. <https://doi.org/10.3390/plants11151976>
- Smith, M. L., Ostwald, M. M., & Seeley, T. D. (2016). Honey bee sociometry: tracking honey bee colonies and their nest contents from colony founding until death. *Insectes Sociaux*, 63, 553-563. <https://doi.org/10.1007/s00040-016-0499-6>
- Souza, C. S., Maruyama, P. K., Santos, K. C., Varassin, I. G., Gross, C. L., & Araujo, A. C. (2021). Plant-centred sampling estimates higher beta diversity of interactions than pollinator-based sampling across habitats. *New Phytologist*, 230(6), 2501-2512. <https://doi.org/10.1111/nph.17334>
- Spiesman, B. J., & Gratton, C. (2016). Flexible foraging shapes the topology of plant–pollinator interaction networks. *Ecology*, 97(6), 1431-1441. <https://doi.org/10.1890/15-1735.1>
- Sponsler, D., Iverson, A., & Steffan-Dewenter, I. (2023). Pollinator competition and the structure of floral resources. *Ecography*, 2023(9), e06651. <https://doi.org/10.1111/ecog.06651>
- Steffan-Dewenter, I., & Kuhn, A. (2003). Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1515), 569-575. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2292>
- Stouffer, D. B., Cirtwill, A. R., & Bascompte, J. (2014). How exotic plants integrate into pollination networks. *Journal Of Ecology*, 102(6), 1442-1450. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12310>
- Stout, J. C., & Morales, C. L. (2009). Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie*, 40(3), 388-409. <https://doi.org/10.1051/apido/2009023>
- Stout, J. C., & Casey, L. M. (2014). Relative abundance of an invasive alien plant affects insect–flower interaction networks in Ireland. *Acta Oecologica*, 55, 78-85. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.12.002>

- Stout, J. C., & Tiedeken, E. J. (2017). Direct interactions between invasive plants and native pollinators: evidence, impacts and approaches. *Functional Ecology*, *31*(1), 38-46. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12751>
- Strona, G., & Lafferty, K. D. (2016). Environmental change makes robust ecological networks fragile. *Nature Communications*, *7*(1), 12462. <https://doi.org/10.1038/ncomms12462>
- Sun, S. G., Montgomery, B. R., & Li, B. (2013). Contrasting effects of plant invasion on pollination of two native species with similar morphologies. *Biological Invasions*, *15*, 2165-2177. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0440-0>
- Sundarapandian, S., Muthumperumal, C., & Subashree, K. (2015). Biological Invasion of Vines, Their Impacts and Management. In Parthasarathy, N. (Eds) *Biodiversity of Lianas* (p. 211-253). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-14592-1_12
- Szigeti, V., Fenesi, A., Botta-Dukát, Z., Kuhlmann, M., Potts, S. G., Roberts, S., ... & Kovács-Hostyánszki, A. (2023). Trait-based effects of plant invasion on floral resources, hoverflies and bees. *Insect Conservation and Diversity*, *16*(4), 483-496. <https://doi.org/10.1111/icad.12640>
- Taggar, A. K., McGrath, E., & Despland, E. (2021). Competition between a native and introduced pollinator in unmanaged urban meadows. *Biological Invasions*, *23*(6), 1697-1705. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02465-z>
- Tallent-Halsell, N. G., & Watt, M. S. (2009). The invasive *Buddleja davidii* (butterfly bush). *The Botanical Review*, *75*, 292-325. <https://doi.org/10.1007/s12229-009-9033-0>
- Tepedino, V. J., Bradley, B. A., & Griswold, T. L. (2008). Might flowers of invasive plants increase native bee carrying capacity? Intimations from Capitol Reef National Park, Utah. *Natural Areas Journal*, *28*(1), 44-50. [https://doi.org/10.3375/0885-8608\(2008\)28\[44:MFOIPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3375/0885-8608(2008)28[44:MFOIPI]2.0.CO;2)
- Thijs, K. W., Brys, R., Verboven, H. A., & Hermy, M. (2012). The influence of an invasive plant species on the pollination success and reproductive output of three riparian plant species. *Biological Invasions*, *14*, 355-365. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0067-y>
- Thomson, D. M., & Page, M. L. (2020). The importance of competition between insect pollinators in the Anthropocene. *Current Opinion in Insect Science*, *38*, 55-62. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.11.001>

- Tiedeken, E. J., & Stout, J. C. (2015). Insect-Flower Interaction Network Structure Is Resilient to a Temporary Pulse of Floral Resources from Invasive *Rhododendron ponticum*. *PLoS ONE*, *10*(3), e0119733. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119733>
- Tiedeken, E. J., Egan, P. A., Stevenson, P. C., Wright, G. A., Brown, M. J., Power, E. F., ... & Stout, J. C. (2016). Nectar chemistry modulates the impact of an invasive plant on native pollinators. *Functional Ecology*, *30*(6), 885-893. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12588>
- Timóteo, S., O'Connor, C. J., López-Núñez, F. A., Costa, J. M., Gouveia, A. C., & Heleno, R. H. (2018). Pollination networks from natural and anthropogenic-novel communities show high structural similarity. *Oecologia*, *188*, 1155-1165. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4281-5>
- Toni, C. H., Djossa, B. A., Yedomonhan, H., Zannou, E. T., & Mensah, G. A. (2018). Western honey bee management for crop pollination. *African Crop Science Journal*, *26*(1), 1-17. <https://doi.org/10.4314/acsj.v26i1.1>
- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Osorio, S., & Bosch, J. (2016). Collateral effects of beekeeping: Impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. *Basic and applied ecology*, *17*(3), 199-209. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.11.004>
- Tosi, S., Sfeir, C., Carnesecchi, E., & Chauzat, M. P. (2022). Lethal, sublethal, and combined effects of pesticides on bees: A meta-analysis and new risk assessment tools. *Science of The Total Environment*, *844*, 156857. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156857>
- Tourbez, C., Gómez-Martínez, C., González-Estévez, M. Á., & Lázaro, A. (2023). Pollen analysis reveals the effects of uncovered interactions, pollen-carrying structures, and pollinator sex on the structure of wild bee-plant networks. *Insect Science*, *31*(3), 971-988. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.13267>
- Tourbez, C., Fiordaliso, W., Bar-Massada, A., Dolev, A., Michez, D., & Dorchin, A. (2025). Commercial honey bee keeping compromises wild bee conservation in Mediterranean nature reserves. *Apidologie*, *56*(1), 1-16. <https://doi.org/10.1007/s13592-024-01130-3>
- Traveset, A., & Richardson, D. M. (2006). Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in ecology & evolution*, *21*(4), 208-216. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.01.006>

- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., & Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology letters*, *11*(12), 1351-1363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological conservation*, *143*(10), 2270-2279. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.004>
- Valdovinos, F. S., Ramos-Jiliberto, R., Flores, J. D., Espinoza, C., & López, G. (2009). Structure and dynamics of pollination networks: the role of alien plants. *Oikos*, *118*(8), 1190-1200. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17364.x>
- Valdovinos, F. S., Brosi, B. J., Briggs, H. M., Moisset de Espanés, P., Ramos-Jiliberto, R., & Martinez, N. D. (2016). Niche partitioning due to adaptive foraging reverses effects of nestedness and connectance on pollination network stability. *Ecology letters*, *19*(10), 1277-1286. <https://doi.org/10.1111/ele.12664>
- Valdovinos, F. S. (2019). Mutualistic networks: moving closer to a predictive theory. *Ecology letters*, *22*(9), 1517-1534. <https://doi.org/10.1111/ele.13279>
- Valdovinos, F. S., & Marsland III, R. (2021). Niche theory for mutualism: A graphical approach to plant-pollinator network dynamics. *The American Naturalist*, *197*(4), 393-404. <https://doi.org/10.1086/712831>
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M. C., & Jordano, P. (2019). Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Scientific reports*, *9*(1), 4711. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41271-5>
- Van der Weijden, W., Leewis, R. J., & Bol, P. (2007). The nature and scope of biological globalisation. Dans Van der Weijden, W., Leewis, R. J., & Bol, P. (Eds.), *Biological globalisation: bio-invasions and their impacts on nature, the economy, and public health* (p. 9-19). KNNV-uitgeverij. https://doi.org/10.1163/9789004278110_004
- Van Kleunen, M., Weber, E., & Fischer, M. (2010). A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology letters*, *13*(2), 235-245. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01418.x>

- Van Kleunen, M., Essl, F., Pergl, J., Brundu, G., Carboni, M., Dullinger, S., ... & Dehnen-Schmutz, K. (2018). The changing role of ornamental horticulture in alien plant invasions. *Biological reviews*, *93*(3), 1421-1437. <https://doi.org/10.1111/brv.12402>
- Vanbergen, A. J., & Insect Pollinators Initiative. (2013). Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *11*(5), 251-259. <https://doi.org/10.1890/120126>
- Vanbergen, A. J., Woodcock, B. A., Gray, A., Grant, F., Telford, A., Lambdon, P., Chapman, D. S., Pywell, R. F., Heard, M. S. & Cavers, S. (2014). Grazing alters insect visitation networks and plant mating systems. *Functional ecology*, *28*(1), 178-189. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12191>
- Vanbergen, A. J., Woodcock, B. A., Heard, M. S., & Chapman, D. S. (2016). Network size, structure and mutualism dependence affect the propensity for plant–pollinator extinction cascades. *Functional ecology*, *31*(6), 1285-1293. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12823>
- Vanbergen, A. J., Espíndola, A., & Aizen, M. A. (2018). Risks to pollinators and pollination from invasive alien species. *Nature ecology & evolution*, *2*(1), 16-25. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0412-3>
- Vardarman, J., Berchová-Bímová, K., & Pěkníková, J. (2018). The role of protected area zoning in invasive plant management. *Biodiversity and Conservation*, *27*, 1811-1829. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1508-z>
- Vanparys, V., Meerts, P., & Jacquemart, A. L. (2008). Plant–pollinator interactions: comparison between an invasive and a native congeneric species. *Acta oecologica*, *34*(3), 361-369. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.06.008>
- Vaudo, A. D., Tooker, J. F., Grozinger, C. M., & Patch, H. M. (2015). Bee nutrition and floral resource restoration. *Current opinion in insect science*, *10*, 133-141. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.05.008>
- Vaudo, A. D., Stabler, D., Patch, H. M., Tooker, J. F., Grozinger, C. M., & Wright, G. A. (2016). Bumble bees regulate their intake of essential protein and lipid pollen macronutrients. *Journal of Experimental Biology*, *219*(24), 3962-3970. <https://doi.org/10.1242/jeb.140772>

- Vaudo, A. D., Farrell, L. M., Patch, H. M., Grozinger, C. M., & Tooker, J. F. (2018). Consistent pollen nutritional intake drives bumble bee (*Bombus impatiens*) colony growth and reproduction across different habitats. *Ecology and Evolution*, 8(11), 5765-5776. <https://doi.org/10.1002/ece3.4115>
- Vaudo, A. D., Tooker, J. F., Patch, H. M., Biddinger, D. J., Coccia, M., Crone, M. K., ... & Grozinger, C. M. (2020). Pollen protein: lipid macronutrient ratios may guide broad patterns of bee species floral preferences. *Insects*, 11(2), 132. <https://doi.org/10.3390/insects11020132>
- Vázquez, D. P., & Aizen, M. A. (2003). Null model analyses of specialization in plant–pollinator interactions. *Ecology*, 84(9), 2493-2501. <https://doi.org/10.1890/02-0587>
- Vilà, M., Weber, E., & Antonio, C. M. (2000). Conservation implications of invasion by plant hybridization. *Biological invasions*, 2(3), 207-217. <https://doi.org/10.1023/A:1010003603310>
- Vilà, M., & Weiner, J. (2004). Are invasive plant species better competitors than native plant species?—evidence from pair-wise experiments. *Oikos*, 105(2), 229-238. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12682.x>
- Vilà, M., Bartomeus, I., Dietzsch, A. C., Petanidou, T., Steffan-Dewenter, I., Stout, J. C., & Tscheulin, T. (2009). Invasive plant integration into native plant–pollinator networks across Europe. *Proceedings Of The Royal Society B Biological Sciences*, 276(1674), 3887-3893. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1076>
- Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., ... & Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology letters*, 14(7), 702-708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>
- Walmsley, A., Vachová, P., & Vach, M. (2017). Topography of spoil heaps and its role in plant succession and soil fauna presence. *Sci Agric Bohem*, 48(1), 30-38. <http://dx.doi.org/10.1515/sab-2017-0005>
- Wang, C. Y., Zhou, J. W., Liu, J., Xiao, H. G., & Wang, L. (2018). Differences in functional traits and reproductive allocations between native and invasive plants. *Journal of Central South University*, 25(3), 516-525. <https://doi.org/10.1007/s11771-018-3756-1>

- Wang, C., Cheng, H., Wei, M., Wang, S., Wu, B., & Du, D. (2021). Plant height and leaf size: Which one is more important in affecting the successful invasion of *Solidago canadensis* and *Conyza canadensis* in urban ecosystems?. *Urban Forestry & Urban Greening*, *59*, 127033. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2021.127033>
- Wang, X. P., Ollerton, J., Prendergast, K. S., Cai, J. C., Tong, M. Y., Shi, M. M., ... & Tu, T. Y. (2024). The effect of elevation, latitude, and plant richness on robustness of pollination networks at a global scale. *Arthropod-Plant Interactions*, *18*(3), 389-401. <https://doi.org/10.1007/s11829-024-10056-7>
- Wardhaugh, C. W. (2015). How many species of arthropods visit flowers?. *Arthropod-Plant Interactions*, *9*(6), 547-565. <https://doi.org/10.1007/s11829-015-9398-4>
- Watt, M. S., Whitehead, D., Kriticos, D. J., Gous, S. F., & Richardson, B. (2007). Using a process-based model to analyse compensatory growth in response to defoliation: Simulating herbivory by a biological control agent. *Biological Control*, *43*(1), 119-129. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.06.011>
- Weaver, J. R., Ascher, J. S., & Mallinger, R. E. (2022). Effects of short-term managed honey bee deployment in a native ecosystem on wild bee foraging and plant–pollinator networks. *Insect Conservation and Diversity*, *15*(5), 634-644. <https://doi.org/10.1111/icad.12594>
- Weissmann, J. A., Walldorf, I. R. M., & Schaefer, H. (2021). The importance of wild bee communities as urban pollinators and the influence of honeybee hive density. *Journal of Pollination Ecology*, *29*, 204-230. [https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2021\)641](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2021)641)
- Wickham, H. (2016). *Ggplot2: Elegant graphics for data analysis* (2nd ed.) Springer International Publishing. <https://ggplot2.tidyverse.org/>
- Wignall, V. R., Brolly, M., Uthoff, C., Norton, K. E., Chipperfield, H. M., Balfour, N. J., & Ratnieks, F. L. (2020). Exploitative competition and displacement mediated by eusocial bees: experimental evidence in a wild pollinator community. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *74*, 1-15. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02924-y>
- Williams, N. M., Crone, E. E., T'ai, H. R., 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>

- Willmer, P. (2011). Pollination and floral ecology. In *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400838943>
- Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D. P., LeBuhn, G., & Aizen, M. A. (2009). A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, *90*(8), 2068-2076. <https://doi.org/10.1890/08-1245.1>
- Winfree, R. (2010). The conservation and restoration of wild bees. *Annals of the New York academy of sciences*, *1195*(1), 169-197. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05449.x>
- Winfree, R., Williams, N. M., Dushoff, J., & Kremen, C. (2014). Species abundance, not diet breadth, drives the persistence of the most linked pollinators as plant-pollinator networks disassemble. *The American Naturalist*, *183*(5), 600-611. <https://doi.org/10.1086/675716>
- Woch, M. W., Radwanska, M., & Stefanowitz, A. M. (2013). Flora of spoil heaps after hard coal mining in Trzebinia (southern Poland): effect of substratum properties. *Acta Botanica Croatica*, *72*(2), 237-256. <https://doi.org/10.2478/v10184-012-0020-x>
- Wojcik, V. A., Morandin, L. A., Davies Adams, L., & Rourke, K. E. (2018). Floral resource competition between honey bees and wild bees: is there clear evidence and can we guide management and conservation?. *Environmental entomology*, *47*(4), 822-833. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy077>
- Worthy, S. H., Acorn, J. H., & Frost, C. M. (2023). Honey bees (*Apis mellifera*) modify plant-pollinator network structure, but do not alter wild species' interactions. *Plos one*, *18*(7), e0287332. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0287332>
- Wratten, S. D., Gillespie, M., Decourtye, A., Mader, E., & Desneux, N. (2012). Pollinator habitat enhancement: benefits to other ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *159*, 112-122. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.020>
- Yañez, O., Piot, N., Dalmon, A., De Miranda, J. R., Chantawannakul, P., Panziera, D., ... & Chejanovsky, N. (2020). Bee viruses: Routes of infection in Hymenoptera. *Frontiers in Microbiology*, *11*, 943. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00943>

- Yuan, Y., Wang, B., Zhang, S., Tang, J., Tu, C., Hu, S., ... & Chen, X. (2013). Enhanced allelopathy and competitive ability of invasive plant *Solidago canadensis* in its introduced range. *Journal of Plant Ecology*, 6(3), 253-263. <https://doi.org/10.1093/jpe/rts033>
- 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>
- Zhongming, Y. E., Inouye, D., Jin, X. F., Yang, J., Lun, H. N., & Yang, C. F. (2020). Competition for floral resources drives the differentiation of foraging strategy among three dominant bumble bees in an eastern Himalayan meadow. *Authorea Preprints*. <https://doi.org/10.22541/au.158255685.58825883>

Tab. S1 | Impacts des plantes exotiques invasives sur les réseaux de pollinisation. Le premier tableau synthétise pour chaque métrique les tendances observées (augmentation, diminution, aucun effet) lors des invasions par des plantes exotiques invasives. Le second tableau détaille les effets documentés pour différentes espèces exotiques invasives en Europe.

1. Influence des plantes exotiques invasives sur les métriques		
Métrique	Tendance observée	Références
Richesse spécifique des abeilles	Augmentation	Lopezaraiza-Mikel <i>et al.</i> (2007) ; Albrecht <i>et al.</i> (2014) ; Russo <i>et al.</i> (2014) ; Stouffer <i>et al.</i> (2014) ; Russo <i>et al.</i> (2019)
	Diminution	Carmo <i>et al.</i> (2025)
	Aucune modification	Bartomeus <i>et al.</i> (2008) ; Kaiser-Bunbury <i>et al.</i> (2011) ; Tiedeken & Stout (2015) ; Herron-Sweet <i>et al.</i> (2016) ; Larson <i>et al.</i> (2016) ; Johnson & Ashman (2019) ; Simla <i>et al.</i> (2022)
Richesse spécifique des plantes	Augmentation	Russo <i>et al.</i> (2014) ; Stouffer <i>et al.</i> (2014)
	Diminution	Herron-Sweet <i>et al.</i> (2016) ; Carmo <i>et al.</i> (2025)
	Aucune modification	Albrecht <i>et al.</i> (2014) ; Johnson & Ashman (2019)
Richesse des interactions	Augmentation	Bartomeus <i>et al.</i> (2008)
	Diminution	Larson <i>et al.</i> (2016)
	Aucune modification	Aizen <i>et al.</i> (2008) ; Bartomeus <i>et al.</i> (2008) ; Vilà <i>et al.</i> (2009) ; Emer <i>et al.</i> (2015)
Connectance	Diminution	Russo <i>et al.</i> (2014) ; Johnson & Ashman (2019)
	Aucune modification	Padrón <i>et al.</i> (2009) ; Vilà <i>et al.</i> (2009) ; Kaiser-Bunbury <i>et al.</i> (2011) ; Albrecht <i>et al.</i> (2014) ;

		Stouffer <i>et al.</i> (2014) ; Emer <i>et al.</i> (2015) ; Tiedeken & Stout (2015) ; Larson <i>et al.</i> (2016) ; Timóteo <i>et al.</i> (2018) ; Russo <i>et al.</i> (2019) ; Simla <i>et al.</i> (2022)
Modularité ¹	Augmentation	Russo <i>et al.</i> (2014) ; Carmo <i>et al.</i> (2025)
	Diminution	Albrecht <i>et al.</i> (2014) ; Larson <i>et al.</i> (2016)
	Aucune modification	Emer <i>et al.</i> (2015) ; Johnson & Ashman (2019) ; Parra-Tabla <i>et al.</i> (2019) ; Russo <i>et al.</i> (2019)
Densité de liens ²	Diminution	Johnson & Ashman (2019)
	Aucune modification	Emer <i>et al.</i> (2015)
Robustesse	Augmentation	Albrecht <i>et al.</i> (2014)
	Aucune modification	Timóteo <i>et al.</i> (2018) ; Parra-Tabla <i>et al.</i> (2019) ; Corcos <i>et al.</i> (2020)
Diversité des interactions ³	Aucune modification	Larson <i>et al.</i> (2016) ; Simla <i>et al.</i> (2022)
<i>Interaction evenness</i> ⁴	Diminution	Kaiser-Bunbury <i>et al.</i> (2011)
	Aucune modification	Tiedeken & Stout (2015) ; Larson <i>et al.</i> (2016) ; Simla <i>et al.</i> (2022)
Spécialisation H_2'	Augmentation	Carmo <i>et al.</i> (2025)
	Aucune modification	Emer <i>et al.</i> (2015) ; Tiedeken & Stout (2015) ; Larson <i>et al.</i> (2016) ; Timóteo <i>et al.</i> (2018) ; Parra-Tabla <i>et al.</i> (2019) ; Simla <i>et al.</i> (2022)
Degré moyen	Augmentation	Russo <i>et al.</i> (2014)
	Diminution	Corcos <i>et al.</i> (2020)
	Aucune modification	Timóteo <i>et al.</i> (2018) ; Parra-Tabla <i>et al.</i> (2019) ; Russo <i>et al.</i> (2019)

¹ La modularité représente la compartimentalisation du réseau en modules (*i.e.*, régions du réseau ou les espèces sont très connectées entre elles).

² La densité de lien équivaut au nombre moyen d'interactions par espèce pondéré par la fréquence des interactions du réseau.

³ La diversité des interactions (H') correspond à l'indice de Shannon appliqué aux fréquences des interactions entre espèces au sein du réseau.

⁴ L'*interaction evenness* mesure l'uniformité de la distribution des interactions dans un réseau et correspond à l'indice de Shannon rapporté à sa valeur maximale possible.

2. Impacts écologiques de différentes plantes exotiques invasives sur les réseaux

Espèce	Impact observé	Références
<i>Impatiens glandulifera</i>	Augmentation du nombre de pollinisateurs et de visites florales, aucun impact sur les autres métriques	Lopezaraiza-Mikel <i>et al.</i> (2007)
	Aucun impact	Bartomeus <i>et al.</i> (2010) ; Emer <i>et al.</i> (2015)
<i>Rhododendron ponticum</i>	Augmentation de la connectance, diminution de la spécialisation, aucun impact sur les autres métriques	Stout & Casey (2014)
	Aucun impact	Tiedeken & Stout (2015)
<i>Buddleja davidii</i>	Diminution de la spécialisation des pollinisateurs, aucun impact sur les autres métriques	Corcos <i>et al.</i> (2020)
<i>Caprobotus</i> spp.	Augmentation du nombre d'interactions, aucun impact sur les autres métriques	Bartomeus <i>et al.</i> (2008)
<i>Opuntia</i> spp.	Aucun impact	Bartomeus <i>et al.</i> (2008) ; Padrón <i>et al.</i> (2009)

Tab. S2 | Pathogènes communs des abeilles domestiques. Les pathogènes identifiés chez *Apis mellifera* (d'après Nanetti *et al.*, 2021) sont classés par type (virus, champignons, bactéries, protozoaires) et sont associés à leurs espèces d'abeilles hôtes.

Pathogène	Famille	Espèces d'abeilles hôtes
1. Virus :		
<i>Deformed Wing Virus</i> (DWV)	Iflaviridae	<i>Andrena</i> spp. <i>Anthophora</i> spp. <i>Apis</i> spp. <i>Bombus</i> spp. <i>Eucera</i> spp. <i>Halictus</i> spp. <i>Lasioglossum pauxillum</i> <i>Osmia bicornis</i> <i>Xylocopa violacea</i>
<i>Kashmir Bee Virus</i> (KBV)	Dicistroviridae	<i>Anthophora</i> spp. <i>Apis mellifera</i> <i>Bombus</i> spp. <i>Eucera</i> spp. <i>Osmia</i> spp.
<i>Acute Bee Paralysis Virus</i> (ABPV)	Dicistroviridae	<i>Andrena</i> spp. <i>Anthidium manicatum</i> <i>Anthophora</i> spp. <i>Apis mellifera</i> <i>Bombus</i> spp. <i>Eucera</i> spp. <i>Halictus</i> spp. <i>Hylaeus dilatatus</i> <i>Lasioglossum</i> spp. <i>Nomada distinguenda</i> <i>Osmia bicornis</i> <i>Xylocopa</i> spp.
<i>Israeli Acute Paralysis Virus</i> (IAPV)	Dicistroviridae	<i>Andrena</i> spp. <i>Anthidium manicatum</i> <i>Anthophora</i> spp. <i>Apis mellifera</i> <i>Bombus</i> spp. <i>Eucera</i> spp. <i>Halictus</i> spp. <i>Hoplitis adunca</i> <i>Hylaeus dilatatus</i> <i>Lasioglossum</i> spp. <i>Nomada distinguenda</i> <i>Osmia bicornis</i>
<i>Slow Bee Paralysis Virus</i> (SBPV)	Iflaviridae	<i>Anthophora</i> spp. <i>Apis mellifera</i> <i>Bombus</i> spp. <i>Eucera nigrescens</i> <i>Melecta albifrons</i> <i>Osmia bicornis</i>

<i>Chronic Bee Paralysis Virus (CBPV)</i>	Non classifié	<i>Apis mellifera</i> <i>Bombus</i> spp. <i>Halictus</i> spp.
<i>Sacbrood Virus (SBV)</i>	Dicistroviridae	<i>Andrena</i> spp. <i>Anthophora</i> spp. <i>Apis mellifera</i> <i>Bombus</i> spp. <i>Eucera</i> spp. <i>Nomada distinguenda</i> <i>Xylocopa violacea</i> <i>Halictus</i> spp. <i>Lasioglossum</i> spp. <i>Hoplitis adunca</i> <i>Megachile albisepta</i> <i>Osmia bicornis</i>
<i>Black Queen Cell Virus (BQCV)</i>	Dicistroviridae	<i>Andrena</i> spp. <i>Anthophora</i> spp. <i>Apis</i> spp. <i>Bombus</i> spp. <i>Eucera</i> spp. <i>Nomada distinguenda</i> <i>Xylocopa</i> spp. <i>Halictus</i> spp. <i>Lasioglossum</i> spp. <i>Heriades truncorum</i> <i>Hoplitis adunca</i> <i>Osmia bicornis</i> <i>Osmia cornuta</i>
<i>Lake Sinai Virus (LSV)</i>	Sinhaliviridae	<i>Andrena</i> spp. <i>Apis mellifera</i> <i>Bombus</i> spp. <i>Halictus</i> spp. <i>Lasioglossum</i> spp. <i>Osmia bicornis</i> <i>Osmia cornuta</i>
<i>A. mellifera Filamentous Virus (AmFV)</i>	Non classifié	<i>Andrena</i> spp. <i>Apis mellifera</i> <i>Bombus</i> spp. <i>Osmia bicornis</i> <i>Osmia cornuta</i>
<i>Moku Virus</i> ¹	Iflaviridae	<i>Apis mellifera</i>
<i>V. destructor Macula-like Virus (VdMLV)</i> ²	Tymoviridae	<i>Apis mellifera</i> <i>Bombus</i> spp.
2. Fungi :		
<i>Nosema ceranae</i>	Nosematidae	<i>Andrena</i> spp. <i>Apis</i> spp. <i>Bombus</i> spp. <i>Heriades truncorum</i> <i>Osmia bicornis</i> <i>Osmia cornuta</i>

<i>Nosema apis</i>	Nosematidae	<i>Apis mellifera</i> <i>Bombus terrestris</i>
<i>Ascospaera</i> spp.	Ascospaeraceae	<i>Andrena</i> spp. <i>Apis mellifera</i> <i>Bombus</i> spp. <i>Halictus</i> spp. <i>Lasioglossum</i> spp. <i>Osmia bicornis</i> <i>Osmia cornuta</i>

3. Bacteria :

<i>Melissococcus plutonius</i>	Enterococcaceae	<i>Apis mellifera</i> <i>Bombus terrestris</i>
<i>Spiroplasma apis</i>	Spiroplasmataceae	<i>Apis mellifera</i> <i>Bombus atratus</i> <i>Osmia bicornis</i>
<i>Spiroplasma melliferum</i>	Spiroplasmataceae	<i>Apis mellifera</i> <i>Osmia bicornis</i>
<i>Wolbachia</i> spp.	Ehrlichiaeae	<i>Andrena</i> spp. <i>Apis mellifera</i> <i>Bombus</i> spp. <i>Halictus</i> spp. <i>Lasioglossum</i> spp.

4. Protozoa :

<i>Lotmaria passim</i>	Trypanosomatidae	<i>Apis mellifera</i> <i>Bombus</i> spp.
<i>Crithidia mellifica</i>	Trypanosomatidae	<i>Apis mellifera</i> <i>Andrena vaga</i> <i>Apis mellifera</i>
<i>Crithidia bombi</i> ³	Trypanosomatidae	<i>Bombus</i> spp. <i>Megachile rotundata</i> <i>Osmia bicornis</i>
<i>Apicystis bombi</i> ³	Lipotrophidae	<i>Andrena</i> spp. <i>Apis</i> spp. <i>Bombus</i> spp. <i>Heriades truncorum</i> <i>Osmia bicornis</i> <i>Osmia cornuta</i>

¹ Le réservoir principal est *Vespula pensylvanica*.

² Le réservoir principal est *Varroa destructor*.

³ Les réservoirs principaux sont les abeilles du genre *Bombus* spp.

Tab. S3 | Impacts des abeilles domestiques sur les réseaux de pollinisation. La présence ou l'abondance d'*Apis mellifera* peut induire différentes tendances (augmentation, diminution, aucun effet) pour chaque métrique.

Métrique	Tendance observée	Références
Richesse spécifique des abeilles	Diminution	Valido <i>et al.</i> (2019) ; Lázaro <i>et al.</i> (2021) ; Gómez-Martinez <i>et al.</i> (2022)
	Aucune modification	Norfolk <i>et al.</i> (2018)
Richesse spécifique des plantes	Augmentation	Norfolk <i>et al.</i> (2018) ; Lázaro <i>et al.</i> (2021)
	Aucune modification	Corcos <i>et al.</i> (2020)
Richesse des interactions	Augmentation	Norfolk <i>et al.</i> (2018) ; Lázaro <i>et al.</i> (2021)
	Diminution	Valido <i>et al.</i> (2019) ; Worthy <i>et al.</i> (2023)
Connectance	Diminution	Valido <i>et al.</i> (2019) ; Prendergast & Ollerton (2022)
	Aucune modification	de M. Santos <i>et al.</i> (2012) ; Norfolk <i>et al.</i> (2018) ; Weaver <i>et al.</i> (2022) ; Worthy <i>et al.</i> (2023)
Modularité ¹	Augmentation	Valido <i>et al.</i> (2019)
	Diminution	de M. Santos <i>et al.</i> (2012) ; Lázaro <i>et al.</i> (2021) ; Davis <i>et al.</i> (2025)
	Aucune modification	Worthy <i>et al.</i> (2023)
Densité de liens ²	Augmentation	Lázaro <i>et al.</i> (2021)
	Diminution	Magrach <i>et al.</i> (2017)
	Aucune modification	Valido <i>et al.</i> (2019) ; Worthy <i>et al.</i> (2023)
Robustesse	Augmentation	Corcos <i>et al.</i> (2020)
	Diminution	Dáttilo <i>et al.</i> (2022)
	Aucune modification	de M. Santos <i>et al.</i> (2012) ; Prendergast & Ollerton (2022)

Diversité des interactions ³	Aucune modification	Valido <i>et al.</i> (2019) ; Davis <i>et al.</i> (2025)
<i>Interaction evenness</i> ⁴	Diminution	Magrach <i>et al.</i> (2017) ; Ropars <i>et al.</i> (2019)
	Aucune modification	Weaver <i>et al.</i> (2022)
Spécialisation H_2'	Augmentation	Magrach <i>et al.</i> (2017)
	Diminution	Norfolk <i>et al.</i> (2018) ; Dáttilo <i>et al.</i> (2022) ; Prendergast & Ollerton (2022)
	Aucune modification	Weaver <i>et al.</i> (2022) ; Davis <i>et al.</i> (2025)
Spécialisation d' des abeilles	Aucune modification	Magrach <i>et al.</i> (2017) ; Corcos <i>et al.</i> (2020) ; Weaver <i>et al.</i> (2022)
<i>Niche overlap</i> des abeilles	Augmentation	Prendergast & Ollerton (2022)
	Diminution	Cappellari <i>et al.</i> (2022)
	Aucune modification	Corcos <i>et al.</i> (2020) ; Cappellari <i>et al.</i> (2022) ; Worthy <i>et al.</i> (2023)
<i>Niche overlap</i> des plantes	Augmentation	Dáttilo <i>et al.</i> (2022)
	Aucune modification	Worthy <i>et al.</i> (2023)

¹ La modularité représente la compartimentalisation du réseau en modules (*i.e.*, régions du réseau où les espèces sont très connectées entre elles).

² La densité de lien équivaut au nombre moyen d'interactions par espèce pondéré par la fréquence des interactions du réseau.

³ La diversité des interactions (H') correspond à l'indice de Shannon appliqué aux fréquences des interactions entre espèces au sein du réseau.

⁴ L'*interaction evenness* mesure l'uniformité de la distribution des interactions dans un réseau et correspond à l'indice de Shannon rapporté à sa valeur maximale possible.

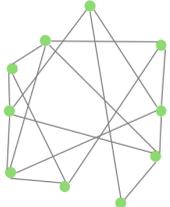
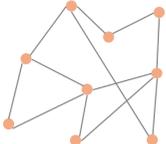
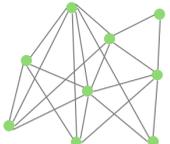
Tab. S4 | Liste des sites d'échantillonnage. Pour chaque teruil, deux sites ont été échantillonnés. Les caractéristiques listées incluent le statut d'invasion, avec le pourcentage de recouvrement au sol de *B. davidii*, et la localisation (coordonnées WGS 84) de chaque site.

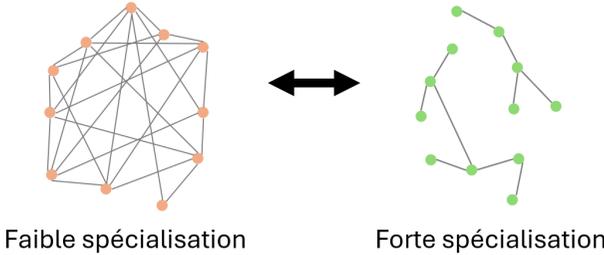
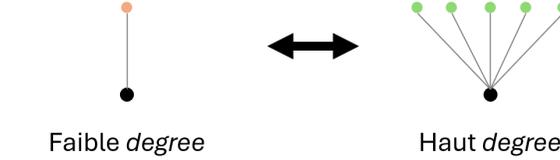
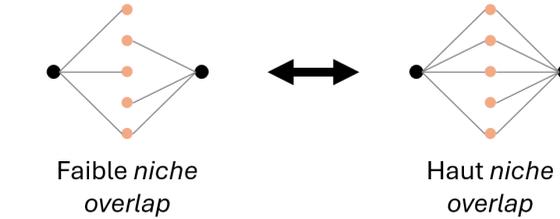
Terril	Site	Couverture de <i>B. davidii</i>	Ville	Latitude	Longitude	Altitude
Terril de la Marcasse	Non envahi	0	Colfontaine	50.41587	3.82795	67
	Envahi	90		50.41699	3.82757	68
Terril Bayemont-Saint-Charles	Non envahi	0	Charleroi	50.42237	4.39978	126
	Envahi	40		50.42020	4.40454	148
Terril Belle vue du Huit	Non envahi	0	Dour	50.39362	3.75529	64
	Envahi	10		50.39364	3.75622	69
Terril de Nimy	Non envahi	0	Nimy	50.47279	3.95135	32
	Envahi	10		50.47279	3.95135	32
Terril du Grand Buisson	Non envahi	0	Boussu	50.41280	3.81308	77
	Envahi	30		50.41218	3.81461	85
Terril du Quesnoy	Non envahi	0	La Louvière	50.45493	4.13686	102
	Envahi	100		50.45457	4.13477	95
Terril Naye-à-bois	Non envahi	0	Charleroi	50.42761	4.39894	159
	Envahi	15		50.42710	4.40142	158
Terril Rieu-du-Cœur	Non envahi	0	Quaregnon	50.42934	3.87188	48
	Envahi	45		50.42992	3.87289	71
Terril Sacré-Français	Non envahi	0	Dampremy	50.42628	4.43455	160
	Envahi	40		50.42672	4.43395	166
Terril Saint-Antoine	Non envahi	0	Dour	50.41263	3.77382	79
	Envahi	50		50.41111	3.77322	72
Coron des Anges	Non envahi	0	Havré	50.46670	4.04058	40
	Envahi	75		50.46601	4.04008	41
Terril de l'Héribus	Non envahi	0	Mons	50.43278	3.94341	74
	Envahi	36		50.43389	3.94076	116
Terril d'Havré	Non envahi	0	Havré	50.46693	4.04392	36
	Envahi	50		50.46879	4.04602	45
Terril d'Élouges	Non envahi	0	Dour	50.39629	3.74393	64
	Envahi	85		50.39812	3.74111	55

Tab. S5 | Liste des espèces comprises dans les différents morphotypes. Différentes espèces ont été regroupées en morphotypes lorsque l'identification de leur pollen à l'espèce n'était pas possible. Les espèces incluses correspondent à des espèces identifiées sur les sites de collecte et/ou communes de la flore belge. Les espèces considérées comme exotiques invasives en Belgique sont indiquées en gras.

Morphotype	Espèces incluses dans le groupe
<i>Acer</i> spp.	<i>Acer platanoides</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i>
<i>Allium</i> type	<i>Allium ursinum</i> , <i>Hyacinthoides non-scripta</i>
Cardamine type	<i>Arabidopsis thaliana</i> , <i>Cardamine hirsuta</i> , <i>Cardamine pratensis</i> , <i>Draba verna</i>
<i>Centaurium</i> spp.	<i>Centaurium erythraea</i> , <i>Centaurium pulchellum</i>
<i>Cirsium</i> type	<i>Carduus acanthoides</i> , <i>Cirsium arvense</i> , <i>Cirsium vulgare</i>
<i>Cornus</i> spp.	<i>Cornus mas</i> , <i>Cornus sanguinea</i> , <i>Cornus sericea</i>
<i>Crataegus</i> spp.	<i>Crataegus laevigata</i> , <i>Crataegus monogyna</i>
<i>Epilobium</i> spp.	<i>Epilobium angustifolium</i> , <i>Epilobium brachycarpum</i> , <i>Epilobium ciliatum</i> , <i>Epilobium hirsutum</i> , <i>Epilobium lanceolatum</i> , <i>Epilobium parviflorum</i> , <i>Epilobium roseum</i> , <i>Epilobium tetragonum</i>
<i>Impatiens</i> spp.	<i>Impatiens glandulifera</i> , <i>Impatiens noli-tangere</i> , <i>Impatiens parviflora</i>
<i>Lamium</i> spp.	<i>Lamium album</i> , <i>Lamium galeobdolon</i> , <i>Lamium purpureum</i>
<i>Malva</i> spp.	<i>Malva moschata</i> , <i>Malva sylvestris</i>
<i>Melilotus</i> spp.	<i>Melilotus albus</i> , <i>Melilotus officinalis</i>
<i>Myosotis</i> spp.	<i>Myosotis arvensis</i> , <i>Myosotis discolor</i> , <i>Myosotis ramosissima</i>
<i>Papaver</i> spp.	<i>Papaver dubium</i> , <i>Papaver rhoeas</i>
<i>Plantago</i> spp.	<i>Plantago lanceolata</i> , <i>Plantago major</i>
<i>Ranunculus</i> spp.	<i>Ranunculus acris</i> , <i>Ranunculus bulbosus</i> , <i>Ranunculus repens</i>
<i>Salix</i> spp.	<i>Salix alba</i> , <i>Salix caprea</i>
<i>Solanum</i> spp.	<i>Solanum dulcamara</i> , <i>Solanum nigrum</i>
<i>Tilia</i> spp.	<i>Tilia cordata</i> , <i>Tilia platyphyllos</i>
<i>Trifolium repens</i> type	<i>Trifolium arvense</i> , <i>Trifolium campestre</i> , <i>Trifolium dubium</i> , <i>Trifolium repens</i>
<i>Veronica</i> spp.	<i>Veronica arvensis</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> , <i>Veronica officinalis</i> , <i>Veronica opaca</i> , <i>Veronica peregrina</i> , <i>Veronica persica</i> , <i>Veronica serpyllifolia</i>
<i>Vicia</i> spp.	<i>Vicia cracca</i> , <i>Vicia hirsuta</i> , <i>Vicia sativa</i> , <i>Vicia tetrasperma</i> , <i>Vicia villosa</i>

Tab. S6 | Métriques décrivant la taille et la structure des réseaux de pollinisation. La méthode de calcul et les valeurs possibles sont associées à chaque métrique. Une représentation comparative illustre également un réseau à faible valeur (orange) et à forte valeur (vert) pour chacune des métriques. Dans le cas des métriques à l'échelle des abeilles ou des plantes, ces illustrations ne concernent qu'une ou deux espèces (noir).

Métrique	Calcul	Valeurs	Représentation	
Richesse spécifique	Nombre total d'espèces d'un groupe fonctionnel ¹	Entiers positifs (> 0)	 Faible richesse spécifique	 Forte richesse spécifique
Richesse des interactions	Nombre total d'interactions observées	Entiers positifs (> 0)	 Faible richesse des interactions	 Forte richesse des interactions
Connectance	Proportion d'interactions observées par rapport à toutes celles possibles $\frac{L}{P \times A}$ avec L la richesse des interactions, P la richesse spécifique des plantes et A la richesse spécifique des abeilles	0 (faible interconnexion) à 1 (interconnexion maximale)	 Faible connectance	 Forte connectance

Spécialisation H_2'	Indice comparant la distribution des interactions observées avec une distribution aléatoire basée sur les abondances disponibles, calculé via l'indice de diversité des interactions (entropie de Shannon H_2) standardisé par ses valeurs minimales et maximales (voir Blüthgen <i>et al.</i> , 2006)	0 (aucune spécialisation) à 1 (spécialisation maximale)	
<i>Robustness</i>	Aire sous la courbe d'extinction secondaire suite au retrait aléatoire d'une espèce du réseau (voir Burgos <i>et al.</i> , 2007)	0 (aucune résistance) à 1 (résistance maximale)	
<i>Degree</i>	Moyenne du nombre de partenaires par espèce au sein d'un groupe fonctionnel ¹	Réels positifs (> 0)	
<i>Niche overlap</i>	Indice de similarité moyenne des schémas d'interactions des espèces d'un groupe fonctionnel ¹ , calculée via l'indice de Horn-Morisita (voir Horn, 1966 et Beck <i>et al.</i> , 2013)	0 (aucun partage de partenaires) à 1 (partage total de partenaires)	

¹ Un groupe fonctionnel correspond à l'ensemble des espèces d'abeilles ou l'ensemble des espèces de plantes.

Tab. S7 | Liste des espèces d'abeilles collectées sur les terrils échantillonnés. Pour chaque espèce, le nombre de terrils sur lesquels elle a été observée et le nombre total de spécimens collectés, ainsi que la richesse de ses interactions (*i.e.*, le nombre d'espèces de plantes/morphotypes avec lesquels elle a interagi au sein des réseaux), ont été déterminés. Un gradient de couleur indique l'importance de la richesse des interactions de chaque espèce. Les espèces protégées par la loi sur la conservation de la nature sont indiquées en gras.

Famille	Espèce	Nombre de terrils	Total des individus	Richesse des interactions
Andrenidae	<i>Andrena angustior</i>	1/14	2	2
	<i>Andrena bicolor</i>	6/14	8	10
	<i>Andrena cf. curvungula</i>	1/14	1	2
	<i>Andrena cineraria</i>	3/14	3	8
	<i>Andrena dorsata</i>	7/14	20	7
	<i>Andrena flavipes</i>	3/14	12	10
	<i>Andrena haemorrhoa</i>	1/14	1	2
	<i>Andrena humilis</i>	2/14	3	3
	<i>Andrena minutula</i>	1/14	1	1
	<i>Andrena minutuloides</i>	1/14	1	2
	<i>Andrena nitida</i>	1/14	1	2
	<i>Andrena ovatula</i>	2/14	2	2
	<i>Andrena propinqua</i>	1/14	2	4
	<i>Andrena scotica</i>	2/14	2	5
	<i>Andrena wilkella</i>	3/14	6	3
		<i>Panurgus calcaratus</i>	2/14	14
Apidae	<i>Anthophora furcata</i>	1/14	1	3
	<i>Anthophora plumipes</i>	3/14	9	7
	<i>Anthophora quadrimaculata</i>	1/14	2	4
	<i>Anthophora retusa</i>	1/14	2	1
	<i>Bombus campestris</i>	1/14	1	2
	<i>Bombus hortorum</i>	9/14	17	11
	<i>Bombus hypnorum</i>	12/14	61	23
	<i>Bombus lapidarius</i>	9/14	59	31
	<i>Bombus pascuorum</i>	14/14	350	60
	<i>Bombus pratorum</i>	10/14	29	21
	<i>Bombus sensu stricto</i>	14/14	497	65
	<i>Bombus vestalis</i>	2/14	3	3
	<i>Ceratina cyanea</i>	7/14	14	13
	<i>Epeolus variegatus</i>	4/14	5	6
	<i>Eucera nigrescens</i>	1/14	1	1
<i>Xylocopa violacea</i>	1/14	1	2	
Colletidae	<i>Colletes daviesanus</i>	10/14	68	5
	<i>Colletes hederæ</i>	4/14	5	3
	<i>Colletes similis</i>	7/14	15	5
	<i>Hylaeus brevicornis</i>	6/14	12	7
	<i>Hylaeus communis</i>	6/14	8	10
	<i>Hylaeus confusus</i>	3/14	3	5

	<i>Hylaeus cornutus</i>	1/14	1	1
	<i>Hylaeus difformis</i>	3/14	3	6
	<i>Hylaeus dilatatus</i>	10/14	27	16
	<i>Hylaeus gredleri</i>	1/14	3	2
	<i>Hylaeus hyalinatus</i>	1/14	1	3
	<i>Hylaeus incongruus</i>	1/14	1	4
	<i>Hylaeus pictipes</i>	1/14	1	1
	<i>Halictus quadricinctus</i>	1/14	1	1
	<i>Halictus rubicundus</i>	1/14	2	2
	<i>Halictus scabiosae</i>	12/14	39	16
	<i>Lasioglossum calceatum</i>	6/14	8	8
	<i>Lasioglossum laticeps</i>	9/14	27	10
	<i>Lasioglossum leucozonium</i>	10/14	18	9
	<i>Lasioglossum malachurum</i>	1/14	1	1
Halictidae	<i>Lasioglossum morio</i>	9/14	22	14
	<i>Lasioglossum nitidulum</i>	2/14	2	3
	<i>Lasioglossum pauxillum</i>	10/14	47	19
	<i>Lasioglossum punctatissimum</i>	3/14	3	3
	<i>Lasioglossum villosulum</i>	12/14	56	14
	<i>Seladonia tumulorum</i>	6/14	13	15
	<i>Sphecodes monilicornis</i>	1/14	1	1
	<i>Sphecodes pellucidus</i>	1/14	1	1
	<i>Anthidiellum strigatum</i>	3/14	4	6
	<i>Anthidium manicatum</i>	4/14	10	7
	<i>Anthidium oblongatum</i>	3/14	4	7
	<i>Anthidium punctatum</i>	7/14	40	16
	<i>Chelostoma campanularum</i>	1/14	4	1
	<i>Chelostoma distinctum</i>	1/14	1	1
	<i>Chelostoma florissomne</i>	1/14	1	2
	<i>Chelostoma rapunculi</i>	4/14	12	3
	<i>Coelioxys afer</i>	1/14	1	1
	<i>Heriades truncorum</i>	3/14	4	3
	<i>Hoplitis adunca</i>	7/14	18	7
	<i>Hoplitis claviventris</i>	1/14	1	1
Megachilidae	<i>Hoplitis leucomelana</i>	8/14	17	9
	<i>Megachile alpicola</i>	1/14	1	3
	<i>Megachile argentata</i>	5/14	8	6
	<i>Megachile centuncularis</i>	3/14	4	10
	<i>Megachile ericetorum</i>	6/14	20	14
	<i>Megachile ligniseca</i>	1/14	1	4
	<i>Megachile rotundata</i>	9/14	44	17
	<i>Megachile versicolor</i>	3/14	4	4
	<i>Megachile willughbiella</i>	7/14	15	14
	<i>Osmia aurulenta</i>	1/14	2	5
	<i>Osmia bicolor</i>	1/14	2	2
	<i>Osmia bicornis</i>	2/14	3	6
	<i>Osmia caerulescens</i>	1/14	1	2

	<i>Osmia leaiana</i>	3/14	4	7
	<i>Osmia spinulosa</i>	3/14	8	9
	<i>Pseudoanthidium nanum</i>	2/14	2	3
	<i>Stelis ornatula</i>	1/14	1	1
	<i>Trachusa byssina</i>	1/14	1	4
Melittidae	<i>Dasypoda hirtipes</i>	3/14	20	5
	<i>Melitta nigricans</i>	1/14	16	1

Tab. S8 | Liste des espèces de plantes/morphotypes inclus dans les réseaux de pollinisation des terrils hainuyers étudiés. Pour chaque espèce/morphotype, le nombre de terrils sur lesquels il a été observé, ainsi que la richesse de ses interactions (*i.e.*, le nombre d'espèces d'abeilles avec lesquelles il a interagi dans l'ensemble des réseaux), ont été déterminés. Un gradient de couleur indique l'importance de la richesse des interactions de chaque espèce. Les espèces et morphotypes incluant des espèces considérées comme exotiques invasives en Belgique sont indiqués en gras.

Famille	Espèce	Nombre de terrils	Richesse des interactions
Amaryllidaceae	<i>Allium</i> type	1/14	1
Apiaceae	<i>Daucus carota</i>	12/14	20
	<i>Pastinaca sativa</i>	1/14	1
Asteraceae	<i>Carlina vulgaris</i>	4/14	5
	<i>Centaurea cyanus</i>	1/14	1
	<i>Centaurea jacea</i>	6/14	9
	<i>Cirsium</i> type	14/14	14
	<i>Erigeron annuus</i>	3/14	3
	<i>Hieracium laevigatum</i>	2/14	3
	<i>Hieracium murorum</i>	1/14	2
	<i>Hieracium vulgatum</i>	1/14	1
	<i>Hypochaeris radicata</i>	8/14	16
	<i>Jacobaea vulgaris</i>	7/14	13
	<i>Leontodon hispidus</i>	2/14	4
	<i>Leucanthemum vulgare</i>	7/14	16
	<i>Pentanema squarrosus</i>	1/14	1
	<i>Picris hieracioides</i>	14/14	42
	<i>Pilosella officinarum</i>	2/14	6
	<i>Pilosella piloselloides</i>	4/14	7
	<i>Scorzoneroides autumnalis</i>	1/14	1
	<i>Senecio inaequidens</i>	5/14	12
	<i>Solidago canadensis</i>	2/14	2
	<i>Solidago gigantea</i>	1/14	2
<i>Sonchus asper</i>	1/14	2	
<i>Tanacetum vulgare</i>	9/14	17	
<i>Taraxacum complex</i>	6/14	12	
<i>Achillea millefolium</i>	1/14	1	
<i>Crepis capillaris</i>	1/14	1	
Balsaminaceae	<i>Impatiens</i> spp.	3/14	3
Boraginaceae	<i>Echium vulgare</i>	14/14	35
	<i>Myosotis</i> spp.	4/14	4
	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	3/14	3
	<i>Symphytum officinale</i>	3/14	4
Brassicaceae	<i>Cardamine</i> type	1/14	1
Campanulaceae	<i>Campanula rapunculus</i>	7/14	15
Caprifoliaceae	<i>Dipsacus fullonum</i>	7/14	5
	<i>Valerianella locusta</i>	1/14	1
Caryophyllaceae	<i>Petrorhagia prolifera</i>	2/14	2
	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1/14	1
	<i>Cerastium fontanum</i>	1/14	3

	<i>Silene latifolia</i>	2/14	1
Convolvulaceae	<i>Calystegia sepium</i>	2/14	1
Cornaceae	<i>Cornus</i> spp.	4/14	5
Crassulaceae	<i>Sedum acre</i>	3/14	5
Cucurbitaceae	<i>Bryonia dioica</i>	3/14	2
	<i>Cytisus scoparius</i>	4/14	8
	<i>Lathyrus latifolius</i>	2/14	7
	<i>Lathyrus sylvestris</i>	1/14	5
	<i>Lotus corniculatus</i>	13/14	33
	<i>Medicago lupulina</i>	2/14	7
Fabaceae	<i>Medicago sativa</i>	2/14	7
	<i>Melilotus</i> spp.	11/14	31
	<i>Onobrychis viciifolia</i>	3/14	9
	<i>Robinia pseudoacacia</i>	3/14	3
	<i>Trifolium pratense</i>	9/14	4
	<i>Trifolium repens</i> type	11/14	13
	<i>Vicia</i> spp.	9/14	6
Fagaceae	<i>Castanea sativa</i>	5/14	3
Gentianaceae	<i>Centaurium</i> spp.	1/14	3
Geraniaceae	<i>Geranium dissectum</i>	1/14	1
Hypericaceae	<i>Hypericum perforatum</i>	14/14	46
	<i>Clinopodium vulgare</i>	5/14	6
	<i>Glechoma hederacea</i>	4/14	5
	<i>Lamium</i> spp.	8/14	6
Lamiaceae	<i>Origanum vulgare</i>	2/14	3
	<i>Prunella vulgaris</i>	3/14	6
	<i>Stachys sylvatica</i>	1/14	2
	<i>Teucrium scorodonia</i>	6/14	5
Lythraceae	<i>Lythrum salicaria</i>	2/14	13
Malvaceae	<i>Malva</i> spp.	4/14	2
	<i>Tilia</i> spp.	13/14	8
Oleaceae	<i>Ligustrum vulgare</i>	7/14	3
Onagraceae	<i>Epilobium</i> spp.	2/14	2
Papaveraceae	<i>Papaver</i> spp.	2/14	3
Plantaginaceae	<i>Linaria vulgaris</i>	5/14	8
	<i>Plantago</i> spp.	1/14	1
Primulaceae	<i>Lysimachia arvensis</i>	1/14	1
Ranunculaceae	<i>Clematis vitalba</i>	11/14	8
	<i>Ranunculus</i> spp.	7/14	9
	<i>Cotoneaster franchetii</i>	1/14	2
	<i>Crataegus</i> spp.	4/14	7
	<i>Fragaria vesca</i>	4/14	5
	<i>Potentilla reptans</i>	3/14	19
Rosaceae	<i>Prunus avium</i>	2/14	2
	<i>Rosa canina</i>	1/14	1
	<i>Rubus complex</i>	14/14	24
	<i>Cotoneaster horizontalis</i>	1/14	4
	<i>Potentilla recta</i>	1/14	1
Salicaceae	<i>Salix</i> spp.	5/14	6

Sapindaceae	<i>Acer</i> spp.	6/14	7
	<i>Aesculus hippocastanum</i>	3/14	3
Scrophulariaceae	<i>Buddleja davidii</i>	14/14	13
	<i>Scrophularia auriculata</i>	1/14	5
	<i>Veronica</i> spp.	1/14	1
Solanaceae	<i>Solanum</i> spp.	1/14	1
Verbenaceae	<i>Verbena officinalis</i>	1/14	1

Tab. S9 | Abondance des abeilles mellifères lors des échantillonnages. Le nombre total d'individus d'*A. mellifera* collectés ou observés sur chaque terril échantillonné est recensé pour chaque site et chaque mois d'échantillonnage.

Terril	Site	Abondance d' <i>A. mellifera</i>					
		Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre
Terril de la Marcasse	Non envahi	0	0	191	13	4	0
	Envahi	2	1	14	2	0	0
Terril Bayemont-Saint-Charles	Non envahi	0	8	126	70	19	0
	Envahi	0	1	9	74	8	2
Terril Belle vue du Huit	Non envahi	0	0	3	19	2	0
	Envahi	0	0	1	29	7	0
Terril de Nimy	Non envahi	0	1	15	8	5	1
	Envahi	0	0	15	8	2	0
Terril du Grand Buisson	Non envahi	0	0	3	18	2	7
	Envahi	0	0	0	8	3	0
Terril du Quesnoy	Non envahi	0	5	17	57	34	0
	Envahi	0	0	20	34	1	0
Terril Naye-à-bois	Non envahi	0	4	20	99	17	0
	Envahi	0	0	79	96	11	0
Terril Rieu-du-Cœur	Non envahi	0	1	15	409	9	0
	Envahi	0	18	5	6	0	0
Terril Sacré-Français	Non envahi	2	1	138	51	0	0
	Envahi	0	2	19	43	3	0
Terril Saint-Antoine	Non envahi	0	3	47	132	9	1
	Envahi	0	0	17	15	7	0
Coron des Anges	Non envahi	1	0	102	5	12	0
	Envahi	1	7	84	3	5	0
Terril de l'Héribus	Non envahi	0	0	21	1	2	0
	Envahi	0	1	85	611	4	0
Terril d'Havré	Non envahi	0	0	19	702	237	0
	Envahi	0	0	19	5	0	0
Terril d'Élouges	Non envahi	0	0	5	5	0	0
	Envahi	0	0	5	5	1	0

Tab. S10 | Métriques décrivant les réseaux de pollinisation des sites envahis et non envahis des terrils hainuyers étudiés. Les différentes métriques sont indiquées pour chaque site des 14 terrils échantillonnés.

Terril	Invasion	Richesse spécifique des abeilles	Richesse spécifique des plantes	Richesse des interactions	Connectance	H_2'	Robustness	Niche overlap des abeilles	Niche overlap des plantes	Degree des abeilles	Degree des plantes
Terril de la Marcasse	Envahi	8	10	21	0.2625	0.284791	0.512709	0.281558	0.723351	2.62	2.1
	Non envahi	25	27	85	0.125926	0.3378	0.634578	0.202143	0.257377	3.4	3.15
Terril Saint-Antoine	Envahi	7	19	34	0.255639	0.353477	0.445848	0.398518	0.369235	4.86	1.79
	Non envahi	16	23	69	0.1875	0.30188	0.590703	0.27996	0.330864	4.31	3
Coron des Anges	Envahi	11	15	32	0.193939	0.379426	0.524198	0.300287	0.267523	2.91	2.13
	Non envahi	24	24	85	0.147569	0.249684	0.638463	0.255032	0.193127	3.54	3.54
Terril de l'Héribus	Envahi	17	14	53	0.222689	0.33053	0.636542	0.364633	0.199217	3.12	3.79
	Non envahi	24	23	70	0.126812	0.40643	0.640119	0.139356	0.198787	2.92	3.04
Terril d'Havré	Envahi	7	13	23	0.252747	0.414064	0.505332	0.133892	0.332419	3.29	1.77
	Non envahi	19	29	75	0.136116	0.238406	0.58792	0.357967	0.228769	3.95	2.59
Terril d'Élouges	Envahi	8	12	16	0.166667	0.667695	0.430438	0.065	0.113069	2	1.33
	Non envahi	14	20	47	0.167857	0.385914	0.553148	0.244185	0.289615	3.36	2.35
Terril Bayemont-Saint-Charles	Envahi	17	20	39	0.114706	0.43477	0.567585	0.092689	0.101271	2.29	1.95
	Non envahi	16	26	61	0.146635	0.351832	0.583653	0.130603	0.450457	3.81	2.35
Terril Belle vue du huit	Envahi	17	20	50	0.147059	0.393836	0.59335	0.156013	0.220007	2.94	2.5
	Non envahi	9	15	36	0.266667	0.41782	0.536428	0.362316	0.255327	4	2.4
Terril de Nimy	Envahi	22	23	56	0.110672	0.36844	0.601894	0.099385	0.196682	2.55	2.43
	Non envahi	20	22	67	0.152273	0.404742	0.618765	0.152735	0.25628	3.35	3.05
Terril du Grand Buisson	Envahi	8	13	20	0.192308	0.119368	0.439417	0.2327	0.165597	2.5	1.54
	Non envahi	21	32	79	0.11756	0.354666	0.559665	0.177989	0.25545	3.76	2.47
Terril du Quesnoy	Envahi	2	4	6	0.75	0	0.18625	0.886076	0.924779	3	1.5
	Non envahi	27	42	115	0.101411	0.325824	0.596263	0.18459	0.169134	4.26	2.74
Terril Naye-à-bois	Envahi	9	13	28	0.239316	0.433623	0.552821	0.23892	0.320412	3.11	2.15
	Non envahi	23	22	63	0.124506	0.272098	0.60495	0.196984	0.222817	2.74	2.86

Terril Rieu-du-Cœur	Envahi	11	12	27	0.204545	0.189081	0.531979	0.358041	0.267117	2.45	2.25
	Non envahi	23	25	71	0.123478	0.316822	0.580848	0.283252	0.158586	3.09	2.84
Terril Sacré-Français	Envahi	16	21	54	0.160714	0.384359	0.582894	0.226407	0.172459	3.38	2.57
	Non envahi	21	21	76	0.172336	0.312051	0.605256	0.335395	0.143887	3.62	3.62

Tab. S11 | Métriques décrivant les réseaux de pollinisation des terrils hainuyers étudiés incluant *Apis mellifera*. Les différentes métriques sont indiquées pour chaque site non envahi de chaque terril et chaque échantillonnage lors du pic d'abondance d'*Apis mellifera* (i.e., juin, juillet et août).

Terril	Mois	Abondance des abeilles sauvages	Richesse des abeilles	Richesse des plantes	Richesse des interactions	H_2'	Niche overlap des abeilles	Degree des abeilles sauvages
Terril de la Marcasse	Juin	30	6	4	10	0.363842	0.287318	1.4
	Juillet	42	18	8	24	0.598625	0.202499	1.12
	Août	30	10	5	14	0.721923	0.15796	1.22
Terril Saint-Antoine	Juin	31	9	7	17	0.326239	0.36969	1.5
	Juillet	7	6	5	10	0.68405	0.417667	1
	Août	9	7	4	10	0.340095	0.590476	1.5
Coron des Anges	Juin	36	11	3	16	0.48059	0.396858	1.4
	Juillet	45	9	6	14	0.711688	0.185934	1.5
	Août	37	13	7	19	0.677613	0.2542	1.42
Terril de l'Héribus	Juin	25	12	5	17	0.440156	0.385776	1.27
	Juillet	32	13	7	14	0.938487	0.130178	1.08
	Août	15	11	5	13	0.627211	0.242424	1.2
Terril d'Havré	Juin	27	10	6	19	0.535932	0.26959	1.78
	Juillet	28	10	3	14	0.589175	0.551812	1.22
	Août	31	8	4	9	0.852672	0.359094	1.14
Terril d'Élouges	Juin	6	5	3	5	1	0.3	1
	Juillet	30	7	9	15	0.704115	0.189426	2
	Août	35	11	4	13	0.872144	0.277403	1.18
Terril Bayemont-Saint-Charles	Juin	32	9	5	15	0.302041	0.304487	1.38
	Juillet	24	4	5	9	0.687266	0.197269	1.33
	Août	47	7	8	17	0.53056	0.262067	2
Terril Belle vue du huit	Juin	1	2	3	3	1	0	1
	Juillet	11	5	4	7	0.461514	0.350198	1
	Août	38	9	4	12	0.848993	0.260113	1.25
Terril de Nimy	Juin	20	8	5	9	0.819747	0.147931	1.14
	Juillet	38	12	9	19	0.759113	0.135425	1.36
	Août	22	7	6	10	0.942103	0.127166	1.33
Terril du Grand Buisson	Juin	29	10	6	14	0.81075	0.174275	1.33
	Juillet	23	9	5	13	0.777672	0.183535	1.25
	Août	11	7	7	8	1	0.031746	1
Terril du Quesnoy	Juin	16	10	8	17	0.28162	0.448046	1.22
	Juillet	46	13	10	21	0.646234	0.193279	1.25
	Août	13	5	6	11	0.489253	0.162735	1.5
Terril Naye-à-bois	Juin	21	14	7	18	0.63026	0.146035	1.15
	Juillet	7	4	6	9	0.398852	0.445742	1.67
	Août	15	11	2	12	0.730606	0.566567	1
Terril Rieu-du-Cœur	Juin	19	11	6	16	0.569298	0.217696	1.3
	Juillet	10	9	4	12	0.530783	0.287628	1.12
	Août	23	11	7	17	0.183175	0.716719	1.4

Terril Sacré- Français	Juin	29	8	4	13	0.724272	0.317004	1.43
	Juillet	19	13	6	21	0.504426	0.360921	1.25
	Août	2	2	2	2	0	0	1

Tab. S12 | Résultats des analyses statistiques. Pour chaque test, les paramètres et les résultats sont compilés pour l'analyse de l'impact de *B. davidii* sur les réseaux de pollinisation des terrils échantillonnés. Les *p-values* significatives ($p < 0,05$) sont indiquées en gras.

1. Effet de la présence-absence de <i>B. davidii</i> (GLMMs¹)				
Variable réponse	Distribution	Estimate	Std. error	<i>p-value</i>
Richesse spécifique (abeilles)	Poisson	0,567	0,099	<0,0001
Richesse spécifique (plantes)	Négative binomiale 1	0,522	0,110	<0,0001
Richesse des interactions	Négative binomiale 1	0,810	0,139	<0,0001
Connectance	Gamma	2,291	0,678	<0,0001
Spécialisation H_2'	Gaussienne	-0,006	0,043	0,897
Robustesse	Bêta	0,353	0,119	0,003
<i>Niche overlap</i> (abeille)	Bêta	-0,091	0,277	0,743
<i>Niche overlap</i> (plante)	Bêta	-0,251	0,291	0,390
<i>Degree</i> (abeille)	Gaussienne	0,649	0,169	0,0001
<i>Degree</i> (plante)	Gaussienne	0,729	0,148	<0,0001
2. Effet du gradient d'invasion de <i>B. davidii</i> (GLMs²)				
Variable réponse	Distribution	Estimate	Std. error	<i>p-value</i>
Richesse spécifique (abeilles)	Gaussienne	0,192	0,059	0,001
Richesse spécifique (plantes)	Gaussienne	0,238	0,075	0,002
Richesse des interactions	Gaussienne	0,743	0,184	<0,0001
Connectance	Gaussienne	-0,004	0,001	0,005
Spécialisation H_2'	Gaussienne	0,0003	0,002	0,820
Robustesse	Gaussienne	0,003	0,001	<0,0001
<i>Niche overlap</i> (abeille)	Gaussienne	-0,004	0,002	0,057
<i>Niche overlap</i> (plante)	Gaussienne	-0,005	0,002	0,008
<i>Degree</i> (abeille)	Gaussienne	0,006	0,006	0,271
<i>Degree</i> (plante)	Gaussienne	0,011	0,004	0,012

¹ GLMM = Modèle linéaire généralisé mixte

² GLM = Modèle linéaire généralisé

Tab. S13 | Résultats des analyses statistiques. Pour chaque test, les paramètres et les résultats sont compilés pour l'analyse de l'impact de *A. mellifera* sur les réseaux de pollinisation des terrils étudiés. Les *p-values* significatives ($p < 0,05$) sont indiquées en gras.

Effet de l'abondance d' <i>A. mellifera</i> (GLMMs ¹)				
Variable réponse	Distribution	Estimate	Std. error	<i>p-value</i>
Abondance (abeilles sauvages)	Négative binomiale 1	0,041	0,054	0,440
Richesse spécifique (abeilles)	Poisson	-0,003	0,034	0,922
Richesse spécifique (plantes)	Négative binomiale 2	-0,023	0,042	0,595
Richesse des interactions	Négative binomiale 1	0,041	0,035	0,242
Spécialisation H_2'	Gaussienne	-0,063	0,021	0,002
<i>Niche overlap</i> (abeilles)	Bêta	0,362	0,008	<0,0001
<i>Degree</i> (abeilles sauvages)	Gamma	-0,012	0,013	0,378
<i>Degree</i> (<i>Bombus sensu stricto</i>)	Poisson	0,066	0,079	0,400
<i>Degree</i> (<i>Bombus lapidarius</i>)	Poisson	0,082	0,156	0,602
<i>Degree</i> (<i>Bombus pascuorum</i>)	Poisson	-0,036	0,085	0,673

¹ GLMM = Modèle linéaire généralisé mixte