

Université de Mons
Faculté des Sciences
Département de Biologie - Laboratoire de Zoologie
Année académique 2024 - 2025

**Altérations des traits fonctionnels des
plantes et pollinisateurs par l'espèce
exotique invasive *Buddleja davidii***

Promoteur
Guillaume Ghisbain

Superviseur (Doctorant)
Clément Tourbez

Mémoire de fin d'études

Présenté par **Alice Naveaux**

En vue d'obtention du diplôme de
Master en Biologie des Organismes et Écologie
À finalité approfondie

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

Remerciements

Les débuts de ces remerciements sont dédiés au Professeur Denis Michez pour m'avoir permis de faire mon mémoire au sein du laboratoire de Zoologie. Cette expérience m'a aidé à développer mon esprit scientifique et d'apprendre énormément aux cours de cette année grâce à vous.

Je tiens également à remercier Dr Guillaume Ghisbain pour sa correction et ses conseils avisés dans la rédaction de ce mémoire. Je voudrais aussi remercier Clément Tourbez pour son aide précieuse, pour les opportunités offertes dans le cadre du projet SOBIS, mais également pour sa fenêtre toujours ouverte. Merci à l'équipe SOBIS (Florian Cosa, Clara Leconte, Pol Vannechel) pour leur aide et les moments passés avec eux. Un merci particulier à Clara pour m'avoir supporté quotidiennement, conseillé, offert des chocolats, et, en bref, pour avoir égayé les journées passées à travailler sur cette étude.

Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont participé aux collectes de données (Thomas Brau, Lucie Marin, Anatole Maugendre, Blandine Rigaut, Pol Vannechel). Merci aux personnes du laboratoire (professeurs, post-doctorants, doctorants, techniciens, mémorants et stagiaires) pour leur accueil chaleureux, particulièrement aux personnes du bureau des mémorants pour leur soutien moral dans les moments difficiles et les fous rires que nous avons eus dans ce bureau.

Merci à mes amis (Thomas, Axel, Clara, Lauralyne, Maïlys) pour leur soutien durant ces cinq années pleines de rebondissements, d'avoir partagé avec moi les moments de stress, de doute, mais également les moments de joie. Je souhaite remercier également mes amis de longue date qui ne m'ont, certes, pas vue beaucoup durant ces dernières années, mais qui m'ont permis de m'évader de temps en temps. Je tiens particulièrement à remercier Eloïse et Rebecca pour m'avoir toujours encouragé et fêté avec moi mes petites victoires.

Enfin, la fin de ces remerciements est dédiée à ma sœur et à mes parents de m'avoir soutenu durant chaque blocus, d'avoir été compréhensifs lorsque je devais travailler et ne pouvais pas passer du temps avec eux. Ces sacrifices ont finalement porté leurs fruits.

Résumé et mots clés

Au cours de ce dernier siècle, le nombre d'espèces exotiques invasives a considérablement augmenté, contribuant à 60 % des déclinés d'espèces documentés dans le monde. Parmi les groupes menacés par les espèces exotiques invasives se trouve un groupe d'une importance majeure pour le maintien des écosystèmes et les besoins socio-économiques humains, celui des abeilles. Pour évaluer l'effet des espèces exotiques invasives sur les abeilles, ce mémoire explore l'impact de *Buddleja davidii* dans le cadre du projet SOBIS (*Save Our Bees from Invasive Species*, projet de thèse de Clément Tourbez). Afin de comprendre cet impact, un recensement des espèces florales et des abeilles a été réalisé sur 14 terrils du Hainaut, dans le but de comparer des sites envahis par *B. davidii* avec des sites non envahis. De plus, pour chaque espèce florale et chaque espèce d'abeille, une collecte des traits fonctionnels a été réalisée. Pour les espèces florales, (i) la profondeur de la corolle, (ii) la largeur de la corolle, (iii) la couleur, (iv) la symétrie (bilatérale ou radiale) et (v) le ratio entre protéine et lipide ont été étudiés. En ce qui concerne les espèces d'abeilles, les traits fonctionnels étudiés sont (i) la distance inter-tégulaire, (ii) l'indice de pilosité, (iii) la longueur de la langue, (iv) la spécialisation de la diète (espèces spécialistes ou généralistes) et (v) le mode de vie (espèces eusociales, parasites ou solitaires). Ces collectes de données ont permis d'examiner l'effet de *B. davidii* (i) sur la flore et les ressources florales, (ii) sur les communautés d'abeilles et (iii) sur les traits fonctionnels des espèces florales et des abeilles. *Buddleja davidii* a eu un impact significatif sur les espèces florales avec une diminution de la richesse spécifique avec l'augmentation du gradient d'invasion. Cette plante exotique invasive a également affecté les abeilles avec une diminution (i) de l'abondance avec le gradient d'invasion, (ii) de la richesse spécifique avec le gradient d'invasion. Pour les traits fonctionnels, une diminution de la richesse fonctionnelle des espèces florales et des abeilles a été constatée sur les sites envahis par *B. davidii*. De plus, les abeilles spécialistes sont les plus affectées par cette invasion, avec une diminution de leur abondance sur les sites envahis. Ce mémoire a permis une meilleure compréhension des impacts de *B. davidii* sur la flore et les abeilles sauvages, ce qui met en lumière le besoin d'instaurer des mesures de gestion à l'encontre de cette espèce.

Mots clés : Biologie de la conservation, *Buddleja davidii*, Espèce exotique invasive, Espèce florale, Interaction plante-pollinisateur, Pollinisateur, Terrils, Traits fonctionnels.

Abstract and keywords

Over the last century, the number of invasive alien species has increased significantly, accounting for 60% of documented species declines worldwide. Among the groups threatened by these species, bees play a particularly crucial role in maintaining ecosystems and supporting human socio-economic needs. This study explores the impact of *Buddleja davidii* on bees as part of the SOBIS project (Save Our Bees from Invasive Species) to assess the effect of invasive alien species on bees. To understand this impact, a survey of floral and bee species was conducted on 14 spoil heaps in Hainaut, comparing sites invaded by *B. davidii* with non-invaded sites. Additionally, an analysis focusing on functional traits was carried out for each floral and bee species. For floral species, the following functional traits were studied: (i) corolla depth; (ii) corolla width; (iii) colour; (iv) symmetry (bilateral or radial) and (v) protein-to-lipid ratio. For bee species, the functional traits studied were: (i) intertegular distance; (ii) hairiness index; (iii) tongue length; (iv) lecty (specialist or generalist species); and (v) lifestyle (eusocial, parasitic, or solitary). These data sets enabled us to examine the impact of *B. davidii* on (i) floral species, (ii) bee communities and (iii) the functional traits of floral species and bees. *Buddleja davidii* had a significant impact on floral species, decreasing their specific richness with an increasing invasion gradient. This invasive alien plant also affected bees, decreasing their abundance and species richness with the invasion gradient. For functional traits, a decrease in the functional richness of both floral species and bees was observed on sites invaded by *B. davidii*. In addition, specialist bees were the most impacted, with a greater decrease in abundance at invaded sites when compared with generalist bees. These results have improved our understanding of the impact of *B. davidii* on floral species and wild bees, emphasising the need for management measures against this species.

Keywords: *Buddleja davidii*, Conservation biology, Floral species, Functional traits, Invasive alien species, Plant-pollinator interaction, Pollinator, Spoil heaps.

Table des matières

REMERCIEMENTS

RÉSUMÉ ET MOTS CLÉS

ABSTRACT AND KEYWORDS

I. INTRODUCTION.....	1
1. LES ESPÈCES EXOTIQUES INVASIVES : UN DANGER POUR LA BIODIVERSITÉ	1
1.1. Généralité.....	1
1.3. Impact.....	3
2. LA POLLINISATION : UN SERVICE ESSENTIEL POUR LA BIODIVERSITÉ.....	5
2.1. Généralité.....	5
2.2. Importance	6
2.3. Principaux pollinisateurs : les abeilles.....	7
2.4. Interactions plantes-abeilles	8
2.5. Impact des plantes exotiques invasives sur les abeilles	9
3. LES TRAITS FONCTIONNELS : UNE CLÉ POUR DÉCRYPTER LES INTERACTIONS	10
3.1. Généralités	10
3.2. Traits floraux.....	11
3.4. Influence des espèces exotiques invasives sur les traits fonctionnels	16
II. QUESTIONS BIOLOGIQUES.....	17
III. MATÉRIEL ET MÉTHODES	19
1. ESPÈCE BIOLOGIQUE - <i>BUDDLEJA DAVIDII</i>	19
2. SITES ÉCHANTILLONNÉS ET DESIGN EXPÉRIMENTAL.....	21
3. RECENSEMENTS BOTANIQUES	23
4. RECENSEMENTS DES ABEILLES	24
5. TRAITS FONCTIONNELS	25
5.1. Traits floraux.....	25
5.2. Traits des abeilles	25
6. ANALYSES STATISTIQUES	29
6.1. Impact sur les espèces florales.....	29
6.2. Impact sur les espèces d'abeilles	30
6.3. Impact sur les traits fonctionnels	30
IV. RÉSULTATS.....	32
1. IMPACT SUR LES ESPÈCES FLORALES.....	32
1.1. Recensement des espèces florales	32
1.2. Impact sur l'abondance et la diversité taxonomique	32
1.3. Impact sur les espèces dominantes	34

2. IMPACT SUR LES ESPÈCES D'ABEILLES	36
2.1. Description du recensement des abeilles	36
2.2. Impact sur l'abondance et la diversité taxonomique	37
2.3. Impact sur les espèces dominantes	39
3. IMPACT SUR LES TRAITS FONCTIONNELS	41
3.1. Traits fonctionnels des espèces florales	41
3.2. Description des traits fonctionnels des abeilles	42
3.3. Traits fonctionnels des abeilles	43
V. DISCUSSION.....	46
1. IMPACT SUR LES ESPÈCES FLORALES	46
1.1. Impact sur l'abondance et la richesse spécifique	46
1.2. Impact sur les espèces dominantes	47
2. IMPACT SUR LES ESPÈCES D'ABEILLES	48
2.1. Impact sur l'abondance et la richesse spécifique	48
2.2. Impact sur les espèces dominantes	49
3. IMPACT SUR LES TRAITS FONCTIONNELS	51
3.1. Traits fonctionnels des espèces florales	51
3.2. Traits fonctionnels des abeilles	51
3.3. Mismatch fonctionnel	53
4. PERSPECTIVES	53
VI. CONCLUSION.....	55
VII. RÉFÉRENCES	
VIII. ANNEXES	
1. TABLEAUX SUPPLÉMENTAIRES	
2. GRAPHE SUPPLÉMENTAIRE	

I. Introduction

1. Les espèces exotiques invasives : un danger pour la biodiversité

1.1. Généralité

Bien que l'homme ait toujours impacté la biodiversité et causé des extinctions d'espèces, cette tendance s'est considérablement accélérée durant l'Anthropocène (révisé par Johnson *et al.*, 2017). Ce déclin de la biodiversité est le résultat de plusieurs changements environnementaux dérivés de l'activité humaine tels que l'utilisation de pesticides, la déforestation, la perte d'habitats, le changement climatique, les pratiques de gestion ou la pollution (Lima *et al.*, 2022 ; Prakash & Verma, 2022 ; Shi *et al.*, 2023). Un autre facteur menaçant la biodiversité est l'introduction d'espèces exotiques dans de nouveaux écosystèmes (Jaureguiberry *et al.*, 2022). Depuis le XVI^e siècle, notamment avec le début de la colonisation et de l'exploration mondiale, l'introduction d'espèces exotiques n'a cessé d'augmenter (Davis, 2003). Cependant, la fréquence d'introduction a pris une ampleur sans précédent depuis 1950 en raison de l'augmentation du commerce international (Union of Concerned Scientists (UCS), 2001 ; Roy *et al.*, 2023). On estime que le commerce international engendre l'introduction d'environ 200 espèces exotiques par an (Roy *et al.*, 2023). Ces introductions d'espèces exotiques, particulièrement les exotiques invasives, contribuent à 60 % des extinctions documentées dans le monde (Roy *et al.*, 2024). La définition d'espèce exotique invasive est fortement débattue dans le domaine scientifique (Richardson *et al.*, 2000 ; révisé par Roberts *et al.*, 2013). Pour qu'une espèce soit définie comme exotique invasive, elle doit avoir franchi plusieurs barrières (Roy *et al.*, 2023 ; Fig. 1). Lorsqu'une espèce est introduite en dehors de son aire de répartition native, elle passe une première barrière « géographique », et est définie comme espèce exotique (Funk, 2015 ; Fig. 1). Après cette introduction, si l'espèce exotique est capable d'établir une population viable (barrière « écologique ») et auto-suffisante (barrière « reproductive »), elle est alors définie comme espèce naturalisée (Kočovský *et al.*, 2018 ; Fig. 1). Enfin, les espèces exotiques naturalisées qui se répandent de manière incontrôlée, en raison de leur fort potentiel de dispersion, et engendrent des impacts environnementaux ou socio-économiques sont définies comme des espèces exotiques invasives (Beck *et al.*, 2008 ; révisé par Roberts *et al.*, 2013 ; Pérez-Granados *et al.*, 2024 ; Fig. 1). Cependant, cette définition est sujette à débat et certains auteurs considèrent qu'une espèce exotique invasive n'entraîne pas nécessairement d'impacts environnementaux ou socio-économiques (Mack *et al.*, 2000 ; révisé par Kolar & Lodge, 2001). En termes de services écosystémiques, en 2019, à l'échelle mondiale, le coût des espèces

exotiques invasives a atteint 423 milliards de dollars américains (Roy, 2024). En effet, en 2023, plus de 3 500 espèces exotiques invasives sont recensées dans le monde, dont 1 061 plantes (Jaureguiberry *et al.*, 2022 ; Roy *et al.*, 2023). En Belgique, en 2024, 58 plantes exotiques invasives ont été répertoriées (révisé par Kalusová *et al.*, 2024).

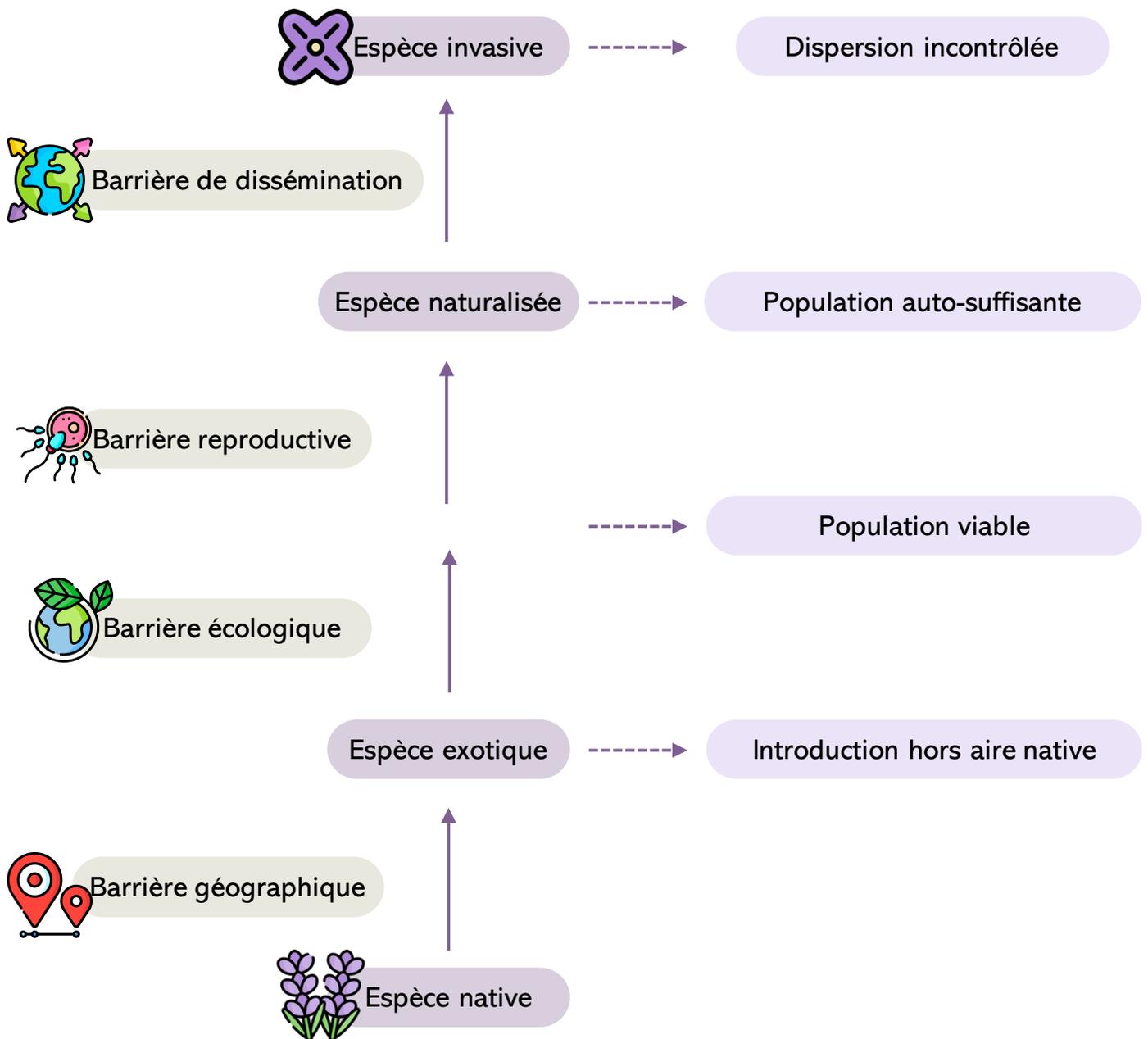


Fig. 1 : Processus d'invasion et terminologie correspondante. Avant d'être qualifiée d'espèce exotique invasive, une espèce doit franchir quatre barrières successives. (i) D'abord, son introduction hors de son aire d'origine lui permet de franchir la barrière géographique, devenant ainsi une espèce exotique. (ii) Ensuite, elle passe la barrière écologique et établit une population viable. (iii) Après la barrière écologique, l'espèce traverse la barrière reproductive, ce qui lui permet de se naturaliser et de former une population auto-suffisante. (iv) Enfin, elle franchit la barrière de dissémination et est capable de se disperser de manière incontrôlée, marquant son passage au statut d'espèce exotique invasive.

1.2. Modes d'introduction

L'introduction de plantes exotiques par l'homme peut être volontaire ou involontaire (UCS, 2001 ; Keller *et al.*, 2011 ; Roy *et al.*, 2023). Les introductions volontaires de plantes exotiques visent des objectifs économiques ou récréatifs (*e.g.*, plantes horticoles, bois de chauffage, plantes d'aquaculture, arbres forestiers, bois d'œuvre, plantes agricoles et ressources pour l'industrie mellifère ; McNeely, 2001 ; Mashhadi & Radosevich, 2004 ; Cierjacks *et al.*, 2013 ; Sladonja & Poljuha, 2018 ; révisé par Montagnani *et al.*, 2022). Concernant les introductions involontaires, elles sont principalement liées aux transports ou à des évasions d'espèces d'infrastructures telles que les jardins botaniques (UCS, 2001 ; Pascal *et al.*, 2003 ; Alpert, 2006 ; Keller *et al.*, 2011). L'exportation de plantes exotiques peut se faire aussi bien par voie aérienne, maritime que terrestre lors de transports commerciaux ou touristiques (UCS, 2001 ; Alpert, 2006 ; Keller *et al.*, 2011). Enfin, des vecteurs naturels tels que le vent, l'eau ainsi que des sols contaminés peuvent également favoriser leur transfert (Alpert, 2006). Les espèces exotiques invasives possèdent des caractéristiques qui favorisent la conquête de nombreux écosystèmes. Leur plasticité écologique leur permet de supporter une large gamme de variations dans l'environnement (Souty-Grosset *et al.*, 2015). (i) Souvent généralistes, elles ont une tolérance à un panel étendu de conditions climatiques et environnementales (Barney & DiTomaso, 2011). (ii) Les espèces exotiques invasives possèdent souvent une forte capacité de dissémination, en raison de la production de nombreuses graines, d'une fécondité élevée et de générations courtes (Geiger *et al.*, 2005 ; Wickert *et al.*, 2017). (iii) Elles ont également une grande résilience aux différents stress environnementaux (Funk *et al.*, 2016). L'introduction des plantes exotiques invasives est facilitée par les co-invasions (*i.e.*, établissement simultané de plusieurs espèces exotiques invasives via des interactions interspécifiques ou via la modification de l'environnement ; révisé par Thakur *et al.*, 2019 ; Vujanović *et al.*, 2022 ; Guo *et al.*, 2024 ; Lone *et al.*, 2024). Cette facilitation peut se traduire par des changements : (i) dans les sols et les nutriments (*e.g.*, *Lantana camara* (L., 1753) et *Pogostemon benghalensis* ((Burm.f.) Kuntze, 1891)), (ii) dans la couverture végétale, et (iii) dans les communautés végétales et animales (*e.g.*, *Erigeron annuus* ((L.) Pers., 1807) et *Solidago canadensis* (L., 1753) ; Wang *et al.*, 2020 ; Lone *et al.*, 2024).

1.3. Impact

L'impact des espèces de plantes exotiques invasives est moins étudié dans la littérature que celui d'autres taxons (Powell *et al.*, 2011). Cependant, des études montrent un impact direct ou

indirect sur les communautés végétales natives, ce qui affecte les services écosystémiques et dégrade les habitats (Powell *et al.*, 2011 ; Eviner *et al.*, 2012 ; révisé par Rai & Singh, 2020 ; Vujanović *et al.*, 2022 ; Qureshi *et al.*, 2023). Différents mécanismes peuvent contribuer aux impacts directs (Allen *et al.*, 2020). (i) Les espèces exotiques invasives peuvent créer de la compétition pour les ressources ou (ii) transmettre des maladies aux plantes natives (Mooney & Cleland 2001 ; Díaz *et al.*, 2006 ; révisé par Pyšek & Richardson, 2010 ; Shochat *et al.*, 2010 ; révisé par Wauters *et al.*, 2023 ; Fig. 2). (iii) Certaines espèces exotiques invasives avec un taux d'évapotranspiration élevé réduisent la disponibilité en eau pour les autres espèces (Charles & Dukes, 2007 ; Fig. 2). Contrairement aux impacts directs, les impacts indirects affectent les plantes natives via un intermédiaire (Allen *et al.*, 2020). Par exemple, (i) les espèces provoquant une modification des communautés microbiennes du sol peuvent affecter les cycles des nutriments et (ii) réduire la fertilité des sols (révisé par Ehrenfeld, 2003 ; Fig. 2). Des études sur les plantes exotiques invasives montrent que leurs effets sont très espèces-spécifiques et diffèrent en fonction des plantes natives concernées (Powell *et al.*, 2011 ; Drossart *et al.*, 2017). Les modifications induites par les invasions influencent la diversité et l'abondance des plantes natives sur les parcelles envahies (Mooney & Cleland 2001 ; Díaz *et al.*, 2006 ; révisé par Pyšek & Richardson, 2010 ; Shochat *et al.*, 2010 ; révisé par Wauters *et al.*, 2023). Cette réduction de la biodiversité a des conséquences négatives sur de nombreux systèmes (*e.g.*, régulation des nuisibles, résilience des écosystèmes ; Charles & Dukes, 2007 ; Hejda *et al.*, 2009 ; Davies, 2011 ; révisé par Vilà *et al.*, 2011 ; Qureshi *et al.*, 2023). Au-delà de leurs effets écologiques, ces impacts affectent négativement la qualité de vie, mais également l'économie en perturbant les activités humaines (*e.g.*, réduction de la quantité et de la qualité des récoltes agricoles). Effectivement, la dégradation des services écosystémiques et les coûts associés à la lutte ainsi qu'au contrôle des plantes exotiques invasives ont une incidence sur les activités humaines (Panetta, 2009 ; révisé par Senator & Rozenberg, 2017 ; Rabie *et al.*, 2023 ; Fig. 2). Les effets sur la végétation native impactent également le processus de pollinisation (Aizen *et al.*, 2008 ; révisé par Nepi *et al.*, 2018). En effet, les changements au sein des communautés végétales modifient les dynamiques d'interaction entre les plantes et les pollinisateurs, affectant ainsi les deux groupes de manière réciproque (Rafferty & Ives, 2011).

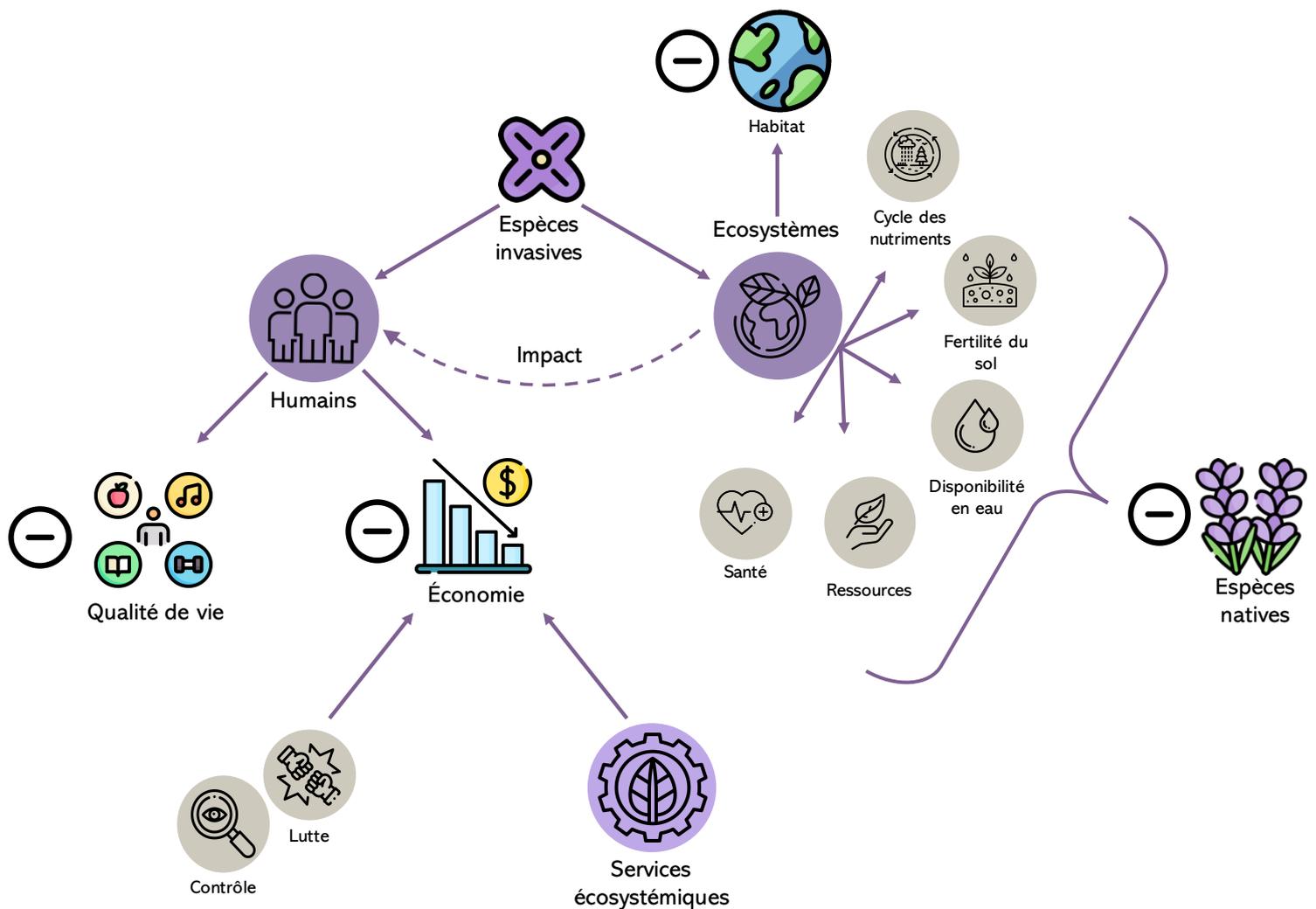


Fig. 2 : Impact des espèces exotiques invasives sur les écosystèmes et les sociétés humaines.

Les espèces exotiques invasives impactent les écosystèmes de plusieurs manières. (i) D’abord, elles ont un effet négatif sur les habitats en les envahissant. (ii) Ensuite, elles réduisent l’abondance des espèces natives, en modifiant le cycle des nutriments et la fertilité des sols, en réduisant la disponibilité en eau pour les espèces natives, en créant de la compétition pour les ressources ou encore en transmettant des maladies. Ces impacts sur les écosystèmes affectent indirectement l’homme, mais des conséquences directes sont également observables. (i) Les espèces exotiques invasives sont un coût économique important en raison des méthodes de gestion et des tentatives d’éradication de ces espèces, mais également des services écosystémiques perturbés. (ii) Les espèces exotiques invasives affectent également la qualité de vie via la perturbation des activités humaines.

2. La pollinisation : un service essentiel pour la biodiversité

2.1. Généralité

La pollinisation est un processus permettant le transport du pollen des anthères d’un individu aux stigmates d’un autre (allogamie) ou de ce même individu (autogamie) via un transport abiotique ou biotique (Pacini, 2008 ; révisé par Khalifa *et al.*, 2021). La pollinisation abiotique inclut notamment l’anémophilie, pollinisation par le vent, et l’hydrophilie, pollinisation par

l'eau. La pollinisation biotique concerne la zoophilie, pollinisation par les animaux, et particulièrement l'entomophilie, pollinisation par les insectes (Fleming & Muchhala, 2008 ; Pacini, 2008 ; Anderson *et al.*, 2016). Cette dernière apporte de nombreux avantages, comme une moindre influence des conditions météorologiques sur l'efficacité de la pollinisation (Tamura & Kudo, 2000). La première étape du processus de pollinisation est l'attraction des pollinisateurs par la fleur via des signaux visuels et olfactifs. Ces signaux indiquent aux pollinisateurs que la fleur agit comme une source alimentaire (Mayer *et al.*, 2011). En effet, l'insecte entre en contact avec les organes reproducteurs de la fleur lorsqu'il la visite afin de prélever du nectar, du pollen, voire même des pièces florales (Johnson & Nicolson, 2001 ; Fontaine *et al.*, 2008 ; Mayer *et al.*, 2011 ; Karolyi, 2019). Lors de cette visite, le pollen des étamines peut alors être déposé sur son corps et transporté à une autre plante. Il peut alors être transféré au stigmate, ce qui déclenche un processus de germination et donc une possible fécondation de la fleur (Mayer *et al.*, 2011 ; Tushabe & Rosbakh, 2021).

2.2. Importance

La pollinisation est un service écosystémique d'importance majeure pour le maintien des écosystèmes via le rôle des plantes dans le cycle des nutriments, les chaînes alimentaires ainsi que dans le contrôle de l'érosion des sols (révisé par Dubeux Jr *et al.*, 2007 ; Winfree, 2013 ; Porto *et al.*, 2020 ; révisé par Khalifa *et al.*, 2021 ; Fig. 3). La pollinisation permet le maintien d'une biodiversité riche et d'écosystèmes plus résilients, qui assurent une meilleure adaptation aux changements environnementaux (Winfree, 2013 ; Porto *et al.*, 2020 ; Fig. 3). Les espèces animales dépendent également de la pollinisation, car celle-ci offre des habitats et des ressources alimentaires (Winfree, 2013 ; Fig. 3). L'importance économique de la pollinisation a été évaluée à 153 milliards d'euros dans le monde pour l'année 2005, équivalant à 9,5 % de la production agricole totale pour l'alimentation humaine (révisé par Khalifa *et al.*, 2021). En effet, la pollinisation est nécessaire pour la reproduction de 75 % des cultures directement utilisées pour la consommation humaine (Winfree, 2013 ; Porto *et al.*, 2020). Cependant, le service économique de la pollinisation est globalement sous-estimé, puisque les évaluations ne prennent en compte que la production alimentaire humaine. Or, de nombreux autres services écosystémiques sont rendus par la pollinisation, comme la production de plantes médicinales pour l'industrie pharmaceutique, la production de miel ou encore les services esthétiques et récréatifs (Winfree, 2013 ; Porto *et al.*, 2020 ; Fig. 3).

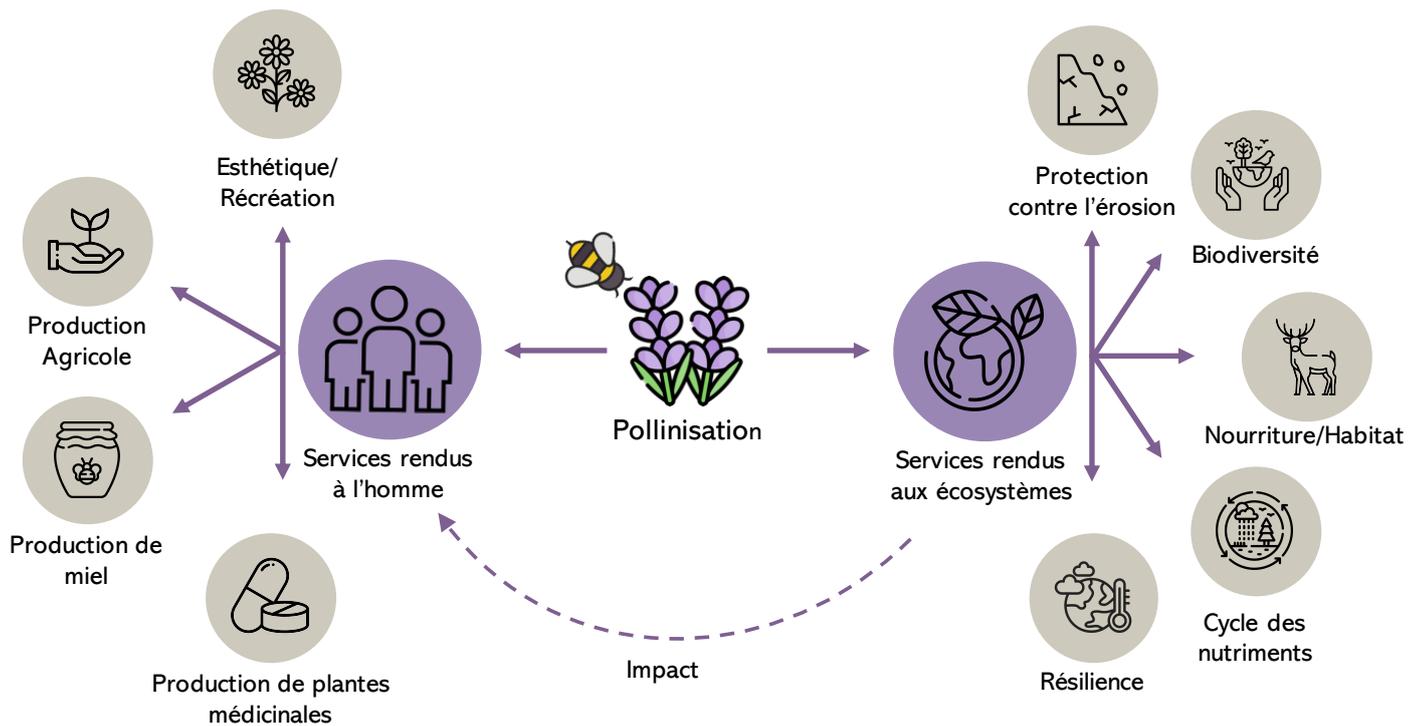


Fig. 3 : Importance de la pollinisation. La pollinisation rend de nombreux services, que ce soit pour l'homme ou pour les écosystèmes. (i) La pollinisation participe aux services esthétiques et récréatifs, mais aussi à la production de ressources alimentaires, de miel et de plantes médicinales. (ii) En ce qui concerne les écosystèmes, la pollinisation joue un rôle de barrière à l'érosion. Elle participe également à la biodiversité, à l'approvisionnement en termes de nourriture et d'habitat pour les autres espèces, au cycle des nutriments et à la résilience face aux changements environnementaux.

2.3. Principaux pollinisateurs : les abeilles

De nombreux ordres d'insectes sont pollinisateurs, les plus souvent cités étant les ordres des Coleoptera (Linnaeus, 1758), Diptera (Linnaeus, 1758), Hymenoptera (Linnaeus, 1758) et Lepidoptera (Linnaeus, 1758) (Mawdsley *et al.*, 2016 ; Bashir *et al.*, 2019 ; Maldonado-Cepeda *et al.*, 2024). Parmi ces taxons, les Hymenoptera, et plus précisément les abeilles appartenant à la super-famille des Apoidea (Latreille, 1802) et au clade des Anthophila (Latreille, 1804), sont les pollinisateurs les plus importants (Larson *et al.*, 2001 ; révisé par Danforth *et al.*, 2013). Plus de 20 500 espèces d'abeilles sont répertoriées dans le monde, réparties dans sept familles (*i.e.*, Apidae, Megachilidae, Andrenidae, Colletidae, Halictidae, Melittidae et Stenotritidae) et 25 sous-familles (révisé par Danforth *et al.*, 2013 ; Lima *et al.*, 2022). Durant le Crétacé, en parallèle de l'expansion des angiospermes, un groupe de guêpes apoïdes solitaires a adopté une alimentation à base de pollen, ce qui a permis l'apparition et la diversification du groupe des abeilles (révisé par Danforth *et al.*, 2013 ; Murray *et al.*, 2018 ; Poinar, 2020). Ce changement de régime alimentaire a engendré l'apparition de comportements typiques lors de la prise de

pollen chez certaines espèces d'abeilles (Badger *et al.*, 2015 ; Pritchard & Vallejo-Marín, 2020 ; Chan & Raine, 2023 ; Vallejo-Marín & Russell, 2024). La sonication florale (*i.e.*, génération de vibrations par contraction des muscles thoraciques avec les ailes repliées) est un exemple de l'un de ces comportements qui permet de faciliter la collecte de pollen (Pritchard & Vallejo-Marín, 2020 ; Vallejo-Marín & Russell, 2024). Cette grande affinité pour la collecte de pollen, fait des abeilles d'excellents pollinisateurs de grande importance économique. De fait, un tiers des aliments d'origine végétale consommés par l'humain proviennent d'espèces pollinisées par les abeilles (révisé par Danforth *et al.*, 2013 ; López-Uribe, 2021). On estime que ces dernières fournissent un bénéfice annuel de 3,07 milliards de dollars grâce aux services écosystémiques rendus aux États-Unis (révisé par Khalifa *et al.*, 2021).

Malgré leur importance, les abeilles sont en régression et l'état de leurs populations s'aggrave au fil du temps (révisé par Drossart & Gérard, 2020 ; Panziera *et al.*, 2022). En Europe, la liste rouge, établie en 2014, a recensé 0,4 % des espèces d'abeilles en danger critique d'extinction, 2,4 % en danger d'extinction et 1,2 % vulnérables (Nieto *et al.*, 2014). Cependant, 56,7 % de ces espèces ne sont pas évaluées, ce qui montre un manque de connaissances sur les espèces menacées (Nieto *et al.*, 2014). Ce déclin est dû à de nombreuses causes, telles que les pathogènes, la fragmentation des habitats, le changement climatique, la déforestation, l'urbanisation, l'agriculture intensive, ou encore les pesticides (Brosi, 2009 ; Le Féon *et al.*, 2010 ; Fürst *et al.*, 2014 ; Raine & Gill, 2015 ; Pope & Jha, 2018 ; Soroye *et al.*, 2020 ; Herrmann *et al.*, 2023). Les plantes exotiques invasives contribuent également à ce déclin en modifiant les communautés végétales, ce qui impacte les interactions plantes-abeilles (Nienhuis *et al.*, 2009 ; révisé par Stout & Morales, 2009 ; Rojas-Nossa & Calviño-Cancela, 2020).

2.4. Interactions plantes-abeilles

Les abeilles dépendent toutes largement des ressources florales pour leur nutrition. Cependant, la composition florale de leur diète varie considérablement entre les espèces d'abeilles, ce qui permet de distinguer traditionnellement deux stratégies alimentaires (Vanderplanck *et al.*, 2014 ; Ritchie *et al.*, 2016). Les abeilles polylectiques (ou généralistes) exploitent une grande diversité de ressources florales pour la collecte de pollen, tandis que les abeilles oligolectiques (ou spécialistes), voire monolectiques, se limitent à un petit nombre d'espèces ou à une seule espèce pour la collecte de cette ressource. Par exemple, en Belgique, *Hylaeus communis* (Nylander, 1852) est une espèce hautement polylectique qui collecte du pollen sur une grande

diversité de familles de plantes (*e.g.*, Amaryllidaceae, Apiaceae, Asteraceae, Boraginaceae, *etc.* ; Martins *et al.*, 2017 ; Casanelles-Abella *et al.*, 2022). À l'opposé, *Chelostoma florissomme* (Linnaeus, 1758) est une espèce oligolectique stricte spécialisée sur le genre *Ranunculus* (L., 1753) à fleurs jaunes (Milet-Pinheiro *et al.*, 2012 ; Casanelles-Abella *et al.*, 2022). Le régime polylectique permet de sélectionner un pollen de meilleure qualité et de se rapprocher des besoins nutritifs propres à l'espèce en modulant l'apport de pollen de compositions nutritives différentes (Vanderplanck *et al.*, 2014). Les abeilles oligolectiques sont dépendantes de la présence d'un nombre restreint d'espèces de plantes pour leur nutrition et donc plus sensibles aux fluctuations climatiques et aux changements environnementaux, y compris à l'introduction d'espèces exotiques invasives (Ritchie *et al.*, 2016). L'oligolectisme a également des avantages pour les abeilles, notamment une efficacité accrue dans la collecte et la digestion du pollen et une réduction de la compétition pour les ressources (Weiner *et al.*, 2010). Ces catégories ne sont pas strictes, car la diète des abeilles est un continuum allant d'abeilles peu à très généralistes (Bogusch *et al.*, 2020).

2.5. Impact des plantes exotiques invasives sur les abeilles

Compte tenu du mutualisme qui lie les abeilles et les plantes, les conséquences des espèces exotiques invasives sur la flore pourraient aussi influencer ces dernières (Aizen *et al.*, 2008 ; révisé par Nepi *et al.*, 2018). En effet, plusieurs effets indirects des plantes exotiques invasives sur les abeilles ont déjà été documentés : (i) Une perturbation des communautés de plantes natives est parfois engendrée par les espèces exotiques invasives, ce qui se répercute sur les abeilles natives qui dépendent d'espèces de plantes spécifiques pour leur survie (révisé par Stout & Morales, 2009 ; Fig. 4). (ii) Une modification des réseaux de pollinisation (*i.e.*, modèles bipartites qui représentent les interactions entre une communauté d'abeilles et les plantes qu'elles pollinisent, illustrant un système écologique d'interdépendance) a déjà été constatée avec une centralisation de l'espèce exotique invasive dans le réseau via l'attraction des abeilles pour celle-ci (Bartomeus *et al.*, 2008 ; Vilà *et al.*, 2009 ; révisé par Parra-Tabla & Arceo-Gómez, 2021 ; Fig. 4). À ces effets indirects s'ajoutent les effets directs (Aizen *et al.*, 2008 ; Padrón *et al.*, 2009 ; Tiedeken *et al.*, 2016 ; Leuzinger & Rewald, 2021 ; Fig. 4) : (i) Certaines plantes exotiques invasives sont également toxiques pour les pollinisateurs (*e.g.*, *Rhododendron ponticum* (L., 1762) possédant des grayanotoxines ; Aizen *et al.*, 2008 ; Tiedeken *et al.*, 2016 ; Fig. 4). (ii) Les plantes exotiques invasives fournissent des ressources florales dont la qualité varie selon l'accessibilité des ressources, ainsi que selon leur disponibilité dans le temps et

l'espace (révisé par Stout & Morales, 2009 ; Fig. 4). (iii) La plante exotique invasive peut attirer les pollinisateurs loin des plantes natives, affectant le nombre d'interactions entre plantes natives et pollinisateurs (Padrón *et al.*, 2009 ; Fig. 4). Les impacts des espèces exotiques invasives sur les abeilles sont fortement espèce-dépendants (*e.g.*, impact négatif de *Senecio inaequidens* (D.C., 1838) sur *Osmia bicornis* (Linnaeus, 1758), dû à la toxicité de la plante, mais impact neutre sur *Heriades truncorum* (Linnaeus, 1758) ; Heneberg *et al.*, 2025). Ces derniers sont liés aux traits fonctionnels spécifiques à chaque espèce d'abeille et aux plantes dont elles se nourrissent (Leuzinger & Rewald, 2021 ; Szigeti *et al.*, 2023).

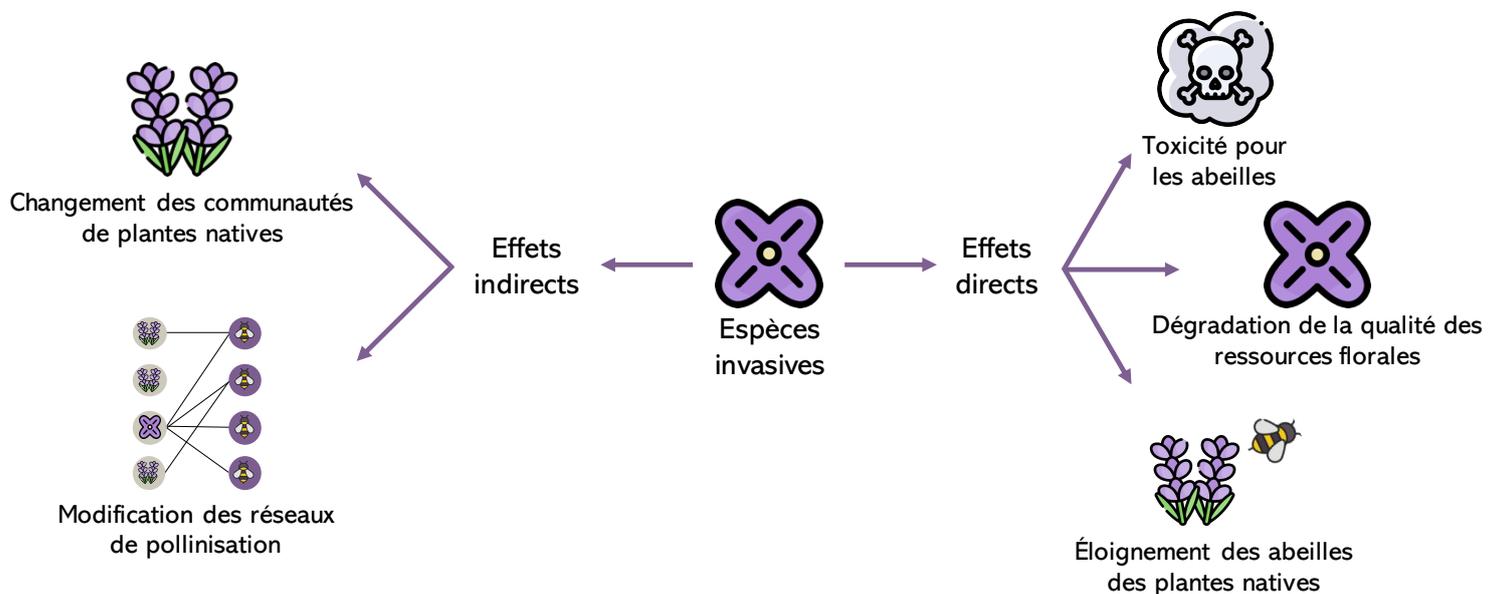


Fig. 4 : Effets des plantes exotiques invasives sur les abeilles. Ces effets peuvent être indirects et directs. Pour les effets indirects, (i) un changement des communautés de plantes natives peut impacter les abeilles et (ii) une modification des réseaux de pollinisation est constatée avec une centralisation sur l'espèce exotique invasive. Pour les effets directs, (i) la plante exotique invasive peut être toxique pour les abeilles natives. (ii) Les ressources florales de l'espèce exotique invasive peuvent être de faible qualité. (iii) Les plantes exotiques invasives peuvent provoquer un éloignement des abeilles des plantes natives.

3. Les traits fonctionnels : une clé pour décrypter les interactions

3.1. Généralités

Les traits fonctionnels sont des traits résultant d'une réponse à l'environnement ou influencés par des processus écologiques, comme par exemple la pollinisation (Malaterre *et al.*, 2019 ; Leuzinger & Rewald, 2021). Ces traits regroupent des caractéristiques physiques, biologiques, saisonnières et comportementales, qui apportent un avantage pour la survie, la reproduction ou le fonctionnement de l'organisme dans les écosystèmes (Malaterre *et al.*, 2019 ; Leuzinger & Rewald, 2021). Les espèces aux traits fonctionnels similaires réagissent de façon

comparable aux changements. Ces similarités en termes de réponses en font de précieux indicateurs pour évaluer les réponses des communautés aux perturbations, notamment aux espèces exotiques invasives (Bernhardt-Römermann *et al.*, 2008). Les traits fonctionnels des plantes et des pollinisateurs sont intéressants à étudier car ces traits influencent la pollinisation (Fornoff *et al.*, 2017 ; Murúa, 2020 ; Cappellari *et al.*, 2022).

3.2. Traits floraux

Certains traits floraux sont souvent utilisés dans l'étude des interactions fleurs-abeilles, comme la couleur de la fleur, la longueur et la largeur de la corolle, la symétrie florale et la structure chimique du pollen (Caruso, 2000 ; Gegear & Laverty, 2005 ; Citerne *et al.*, 2010 ; Lázaro & Totland, 2014 ; Kuriya *et al.*, 2015 ; Fornoff *et al.*, 2017 ; Vanderplanck *et al.*, 2017 ; Palmer-Young *et al.*, 2019 ; Fig. 5).

(i) La couleur des fleurs, mesurée en termes de teinte, de saturation et de réflectance, joue un rôle crucial dans l'attraction des abeilles, qui sont particulièrement sensibles aux couleurs bleu, bleu-vert, violet et lilas (Reverté *et al.*, 2016 ; Bauer *et al.*, 2017 ; Brunet *et al.*, 2021 ; révisé par Zariman *et al.*, 2022). Ainsi, les fleurs bleues ou violettes attirent davantage les abeilles, contrairement aux fleurs rouges (Reverté *et al.*, 2016). En plus des couleurs visibles par l'humain, les abeilles perçoivent également les ultraviolets et l'iridescence (de Premorel *et al.*, 2017 ; Klomberg *et al.*, 2019). Ces caractéristiques colorimétriques sont souvent liées à la qualité et à la quantité des récompenses alimentaires offertes par les fleurs (Bauer *et al.*, 2017 ; Rowe *et al.*, 2020).

(ii) La profondeur de la corolle, mesurée de la base de la corolle jusqu'au point où les extrémités de la corolle se séparent, varie de courte à longue selon les espèces (McCarren *et al.*, 2023). Elle joue un rôle clé dans la préférence des abeilles (Laha *et al.*, 2020). La profondeur de la corolle joue un rôle de filtre mécanique ne donnant accès au nectar qu'aux espèces avec une longueur de langue adaptée à la plante. Les corolles courtes permettent l'accès du nectar et du pollen à toutes les abeilles, tandis que seules celles à longue langue accèdent aux corolles longues (Barrios *et al.*, 2016 ; Laha *et al.*, 2020 ; Szigeti *et al.*, 2023). Ainsi, la taille de la corolle détermine non seulement l'accès aux ressources, mais influence également la présence et la répartition des différentes espèces d'abeilles dans les milieux (Mallinger & Prasifka, 2017 ; Laha *et al.*, 2020 ; Brunet *et al.*, 2021).

(iii) Tout comme la profondeur de la corolle, sa largeur, correspondant au diamètre de la corolle mesuré par la distance en millimètre entre les bords de deux pétales opposés, influence l'accessibilité au nectar pour les abeilles (Mothershead & Marquis, 2000 ; Gómez *et al.*, 2008a ; Portlas *et al.*, 2018 ; Brunet *et al.*, 2021). Certaines plantes présentent une corolle avec un diamètre réduit, tandis que d'autres ont un diamètre plus large (Bauder *et al.*, 2011). La largeur de la corolle influence la taille des abeilles pollinisatrices visitant la fleur. En effet, les fleurs étroites attirent les petites abeilles (Gómez *et al.*, 2008b ; Maad *et al.*, 2013).

(v) La qualité du pollen joue également un rôle clé dans les préférences alimentaires des abeilles (Brochu *et al.*, 2020). Le ratio protéine-lipide (ratio P/L), qui varie selon les espèces végétales, influence le comportement de butinage des abeilles. Ce ratio contribue ainsi à structurer une niche nutritionnelle spécifique (*i.e.*, ensemble des ressources nutritionnelles qu'un organisme peut exploiter pour maintenir sa viabilité spécifique à l'espèce), définie par les besoins en protéines et lipides des abeilles (Vaudo *et al.*, 2015 ; Machovsky-Capuska *et al.*, 2016).

(vi) La symétrie florale est définie selon l'agencement des organes floraux par rapport à un ou plusieurs plans de symétrie (Citerne *et al.*, 2010). Elle peut être soit bilatérale (*i.e.*, symétrie selon un seul plan qui divise la fleur en deux moitiés en miroir), soit radiale (*i.e.*, symétrie autour d'un centre, avec plusieurs plans de symétrie passant par ce centre ; Lázaro & Totland, 2014). Bien que cette relation ne soit pas stricte, les fleurs à symétrie bilatérale sont visitées par des pollinisateurs plus spécialisés, tandis que les fleurs à symétrie radiale attirent une plus grande diversité d'espèces (Citerne *et al.*, 2010 ; Lázaro & Totland, 2014).

3.3. Traits des abeilles

La distance inter-tégulaire (ITD), la longueur de la langue, la pilosité, la spécialisation de la diète et la socialité sont des traits fortement étudiés afin de mieux comprendre l'interaction plantes-pollinisateurs (Vaudo *et al.*, 2015 ; Portlas *et al.*, 2018 ; Laha *et al.*, 2020 ; Khan & Liu, 2022 ; Roquer-Beni *et al.*, 2022 ; Casanelles-Abella *et al.*, 2023 ; Cortés-Gómez *et al.*, 2023 ; Fig. 5). Ces traits fonctionnels sont particulièrement utilisés en raison de leur impact direct sur la pollinisation, de leur grande variabilité entre les espèces, de la facilité de les mesurer, de leur

pertinence écologique et de leur grande utilisation dans la littérature scientifique (Chase *et al.*, 2023).

(i) L'ITD correspond à la distance entre les deux points d'insertion des ailes d'une abeille, mesurée à travers son mésosome. Cette distance, qui est liée à la taille corporelle de l'abeille, permet donc de l'évaluer indirectement (Casanelles-Abella *et al.*, 2023). La taille de l'abeille est très variable, allant de la plus petite abeille du monde *Perdita minima* (Cockerell, 1923), mesurant moins de deux millimètres de long, à *Megachile pluto* (Smith, 1861), la plus grande abeille du monde, avec un corps mesurant 38 mm de long (Buchmann, 2007 ; Tanuğur Samanci *et al.*, 2024). Cette taille influence les comportements de butinage, notamment la distance qu'une abeille parcourt lors de la recherche de ressources florales (Rowe *et al.*, 2020 ; Casanelles-Abella *et al.*, 2023). Ainsi, une abeille de plus grande taille aura un rayon de butinage plus large que celle de plus petite taille, ce qui lui permet d'explorer plus de fleurs (Parreño *et al.*, 2024). En outre, l'ITD est positivement corrélée à la profondeur de la corolle, ce qui fait que les abeilles plus grandes sont mieux adaptées pour butiner les corolles longues (Theodorou *et al.*, 2020). Cependant, les espèces d'abeilles plus petites que le diamètre de la corolle visitent également les fleurs à corolles longues (Laha *et al.*, 2020).

(ii) La longueur de la langue des abeilles détermine leur régime alimentaire en filtrant les types de fleurs qu'elles peuvent butiner (Portlas *et al.*, 2018 ; Laha *et al.*, 2020 ; Liao *et al.*, 2020 ; Casanelles-Abella *et al.*, 2023). Une langue plus longue permet aux abeilles d'accéder à une plus grande diversité de fleurs, ce qui enrichit leur régime alimentaire et influence ainsi leur diversité nutritionnelle (Casanelles-Abella *et al.*, 2023).

(iii) La pilosité des abeilles joue un rôle essentiel dans la collecte du pollen (Khan & Liu, 2022). L'efficacité de cette collecte dépend non seulement de la longueur des soies, mais aussi de leur densité et de leur degré de ramification (Phillips *et al.*, 2018 ; Khan & Liu, 2022). En effet, des soies longues et fortement ramifiées sont plus efficaces pour retenir le pollen, ce qui améliore leur capacité à le transférer d'une fleur à l'autre, contrairement aux soies plus courtes et moins ramifiées (Khan & Liu, 2022). De plus, une plus grande densité de soies permet aux abeilles d'être particulièrement efficaces lorsque la morphologie de l'abeille est compatible avec la structure de la plante visitée (Roquer-Beni *et al.*, 2022).

(iv) Le lectisme est une adaptation d'une espèce à exploiter un nombre restreint de ressources alimentaires en raison de compromis évolutifs (Shipley *et al.*, 2009). En fonction de leur degré de spécialisation (*e.g.*, oligolectique ou polylectique) et de leurs besoins nutritionnels, les abeilles ajustent leurs choix alimentaires, ce qui influence non seulement leur comportement de butinage, mais aussi les communautés d'abeilles qui visitent les plantes (Brochu *et al.*, 2020 ; Vaudo *et al.*, 2024). Cet ajustement dans le choix alimentaire restreint l'accès de certaines espèces d'abeilles à certaines plantes (*e.g.*, *Chelostoma rapunculi* (Lepeletier, 1841) avec les plantes du genre *Campanula* (L., 1753) ; Schlindwein *et al.*, 2005).

(v) Les abeilles présentent quatre modes de vie, correspondant à des types d'organisation sociale et d'interactions intra-spécifique, qui influencent leurs interactions avec les plantes et leur efficacité en pollinisation (Cardinal & Danforth, 2011 ; Smith *et al.*, 2019). (i) Les abeilles solitaires, dont les femelles s'occupent seules de la construction du nid et de leur progéniture, agissent indépendamment. (ii) Les abeilles communales, en revanche, forment des groupes où plusieurs femelles adultes, bien que se reproduisant de manière autonome, s'entraident à l'entretien des larves, mais sans division du travail (Wcislo *et al.*, 2017). (iii) Les abeilles eusociales se distinguent par une organisation du travail plus complexe, avec une division du travail coopératif et la prise en charge des jeunes par la communauté (Wcislo *et al.*, 2017). (iv) Enfin, les abeilles parasites placent leurs larves dans le nid des abeilles hôtes et remplacent, par la même occasion, les larves des abeilles. Ces abeilles parasites ne participent donc pas directement à la pollinisation (révisé par Litman, 2019 ; Casanelles-Abella *et al.*, 2023). Ces différentes formes de socialité influencent non seulement la dynamique des communautés d'abeilles, mais aussi leurs interactions avec les plantes, ce qui a un impact direct sur l'efficacité de la pollinisation (Casanelles-Abella *et al.*, 2023).

Impact

Impact

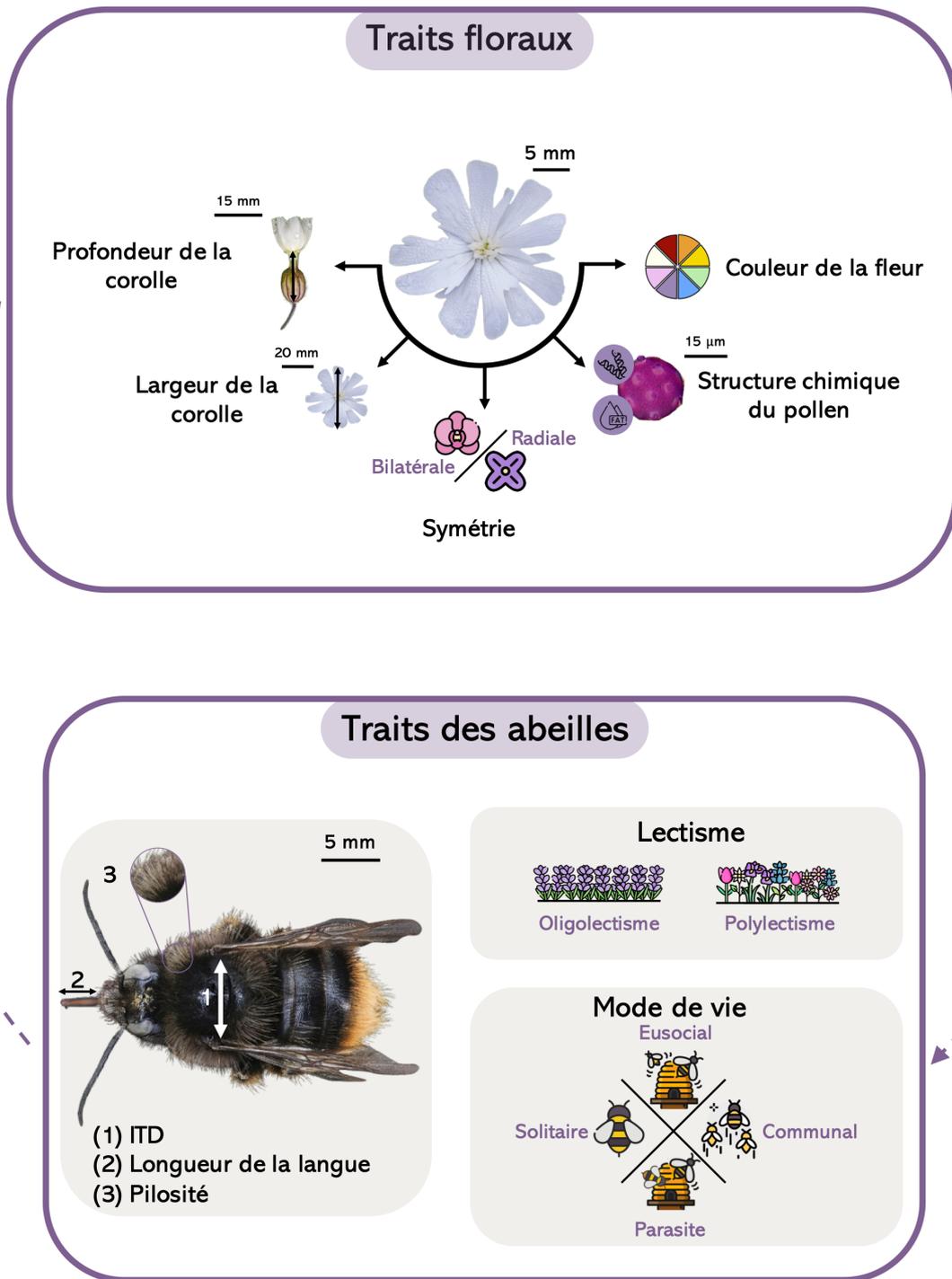


Fig. 5 : Traits fonctionnels des plantes et des abeilles dans la compréhension de la pollinisation. Les traits fonctionnels des plantes et des abeilles interagissent et s'influencent mutuellement. (i) Les traits fonctionnels floraux les plus souvent étudiés dans le cadre des interactions plantes-abeilles sont la profondeur, la largeur de la corolle, la symétrie (bilatérale ou radiale), la qualité du pollen et la couleur de la fleur. (ii) Pour les abeilles, ces traits sont l'ITD, la longueur de la langue, la pilosité, le lectisme (oligolectisme à polylectisme) et le mode de vie (espèces eusociales, communales, solitaires, parasites). (Photos de *Silene latifolia* (Poir., 1789) : Pixabay ; photo du pollen : T. Stebler (Pollen Wiki) ; photo de *Bombus ruderarius* (Müller, 1776) : C. Cheng (Flickr))

3.4. Influence des espèces exotiques invasives sur les traits fonctionnels

L'observation de ces traits permet de révéler l'impact encore peu étudié des espèces exotiques invasives sur les écosystèmes, à la fois sur les plantes natives et sur les abeilles (révisé par Bjerknes *et al.*, 2007 ; Beans & Roach, 2015 ; Leuzinger & Rewald, 2021 ; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2022 ; Szigeti *et al.*, 2023). Les études réalisées révèlent que les plantes exotiques invasives réduisent la richesse spécifique des espèces natives, favorisant des communautés dominées par quelques espèces (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2022). Cette réduction de la richesse spécifique engendre une sélection de certains traits fonctionnels au sein des communautés végétales natives (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2022). En plus de cette sélection, les traits héréditaires des plantes natives, tels que la couleur, la forme ou la taille des fleurs, peuvent évoluer sous la pression de la présence d'espèces exotiques invasives (révisé par Bjerknes *et al.*, 2007). Par exemple, la présence d'*Impatiens glandulifera* (Royle, 1835) modifie la sélection naturelle sur la longueur des corolles chez les plantes natives telles qu'*Impatiens capensis* (Meerb., 1775 ; Beans & Roach, 2015). Deux réponses à l'invasion sont possibles : soit les plantes natives avec des traits fonctionnels similaires à l'espèce exotique invasive sont favorisées, soit les plantes natives favorisent des traits fonctionnels opposés à l'espèce exotique invasive (révisé par Bjerknes *et al.*, 2007). Pour les pollinisateurs, l'espèce exotique invasive peut influencer directement les traits fonctionnels de ceux-ci mais également indirectement via le changements de diversité fonctionnelle des communautés végétales natives (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2022 ; Szigeti *et al.*, 2023). (i) Pour les effets directs, par exemple, les abeilles plus petites sont généralement associées aux plantes exotiques invasives à fleurs peu profondes. Au contraire, les abeilles plus grandes, dotées de longues langues, se trouvent davantage sur des plantes exotiques invasives à corolles profondes avec un accès floral restreint (Szigeti *et al.*, 2023). (ii) Pour les effets indirects, une étude a démontré que les abeilles, surtout les abeilles sauvages spécialistes, subissaient une réduction de la diversité fonctionnelle, liée à la diminution de la diversité et de la qualité des ressources florales des plantes natives (Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2022). Au vu du peu d'études réalisées à ce sujet et des effets très variables selon l'espèce de plantes exotiques invasives étudiées, l'effet des espèces exotiques invasives sur les traits fonctionnels des plantes natives et des abeilles reste encore assez méconnu.

II. Questions biologiques

Ce mémoire s'inscrit dans le cadre du projet SOBIS (*Save Our Bees from Invasive Species*, projet de thèse de Clément Tourbez). L'objectif de ce projet est d'explorer l'impact des espèces de plantes exotiques invasives sur les abeilles. Il se concentre sur l'espèce modèle *Buddleja davidii* (Franch., 1887) et les conséquences de son invasion sur les espèces florales et les abeilles natives. Ce travail vise à fournir de nouveaux éléments permettant de comprendre le déclin des abeilles sauvages au travers des potentiels impacts des espèces exotiques invasives sur les communautés florales et d'abeilles. Pour investiguer les effets de *B. davidii* sur les communautés de plantes et d'abeilles, plusieurs questions biologiques sont examinées (Fig. 6) :

(i) Quel est l'impact de l'invasion par *B. davidii* sur la flore et la disponibilité des ressources florales ?

L'effet subséquent à l'invasion de *B. davidii* sur les paramètres suivants sera considéré : (a) la richesse spécifique des plantes entomophiles ; (b) l'abondance des ressources florales totales et (c) l'abondance des ressources florales disponibles aux pollinisateurs hors *B. davidii*. Cette première question vise à déterminer le potentiel impact de l'invasion sur la flore et ses conséquences pour les ressources alimentaires disponibles pour les abeilles en explorant l'effet de la plante exotique invasive sur les espèces dominantes, l'abondance, la diversité de ces ressources. Au vu de la littérature, une diminution de la richesse spécifique des plantes avec l'augmentation du gradient d'invasion de *B. davidii* est attendue, de même qu'une diminution de l'abondance des ressources natives.

(ii) Quel est l'impact de l'invasion par *B. davidii* sur la communauté d'abeilles ?

Cet impact sera étudié sur deux paramètres clés : (a) l'abondance et (b) la richesse spécifique des abeilles natives. L'hypothèse formulée pour cette question est que le gradient d'invasion aurait un impact négatif sur l'abondance et la richesse spécifique des abeilles natives, en raison de la diminution de la richesse spécifique en plantes et la réduction des ressources florales disponibles.

(iii) Quel est l'impact de l'invasion par *B. davidii* sur les traits fonctionnels des plantes et des abeilles ?

Cette invasion influence-t-elle : (i) la richesse fonctionnelle des communautés de (a) plantes et (b) d'abeilles sauvages ? (ii) Est-ce que certains traits floraux ou certains traits des abeilles sauvages sont favorisés par le gradient ? (iii) Le potentiel filtre fonctionnel opéré par *B. davidii* entraîne-t-il un mismatch fonctionnel ? Cette question vise à explorer les changements de traits fonctionnels que pourrait opérer la pression exercée par la présence de *B. davidii*. Il sera ensuite examiné si ces changements engendrent un décalage fonctionnel entre les espèces florales et les abeilles. La présence d'une langue longue permettant de polliniser *B. davidii* devrait être observée. De plus, la présence d'une majorité de pollinisateurs ayant des traits fonctionnels spécifiques à *B. davidii* devrait engendrer une sélection des plantes à corolles longues capables d'être pollinisées par ces mêmes espèces. Cette double sélection engendrerait un mismatch entre les espèces de plantes natives et les espèces d'abeilles à langue courte.

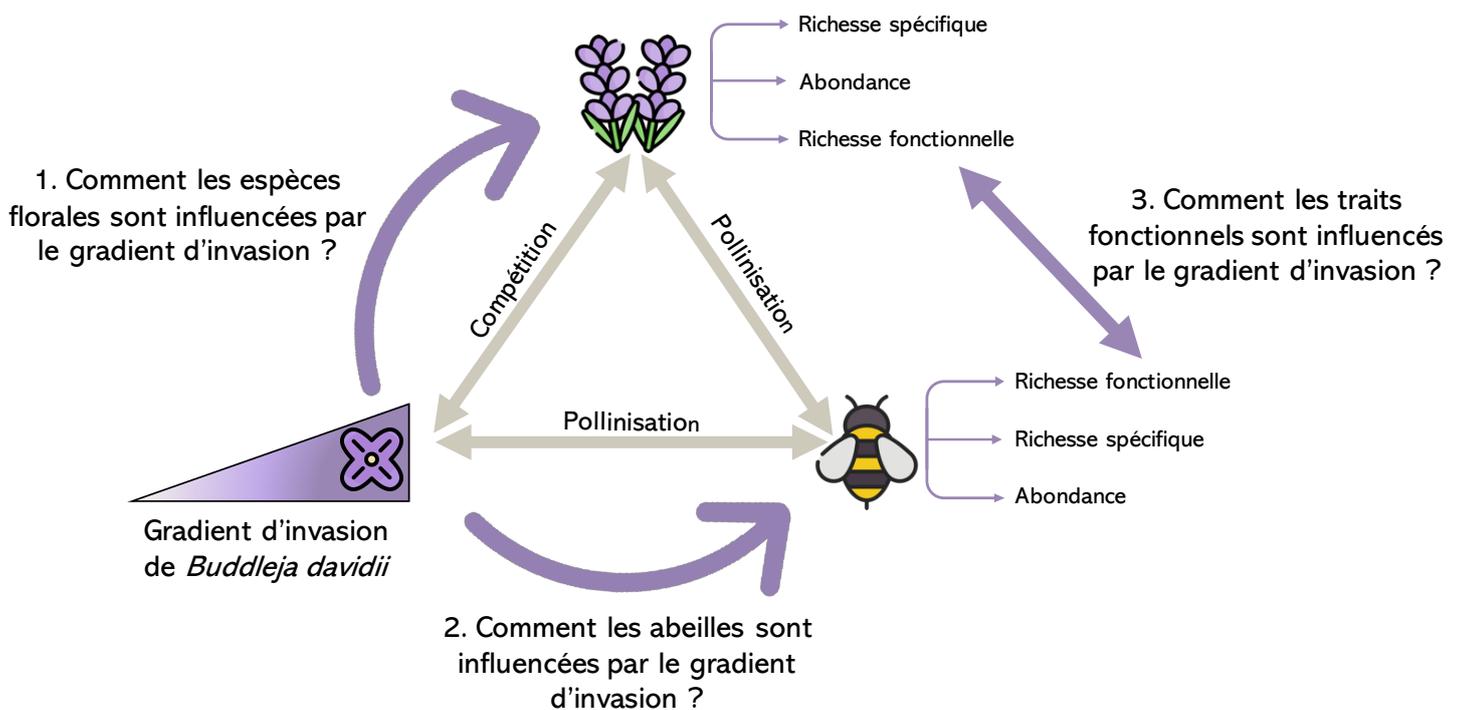


Fig. 6 : Résumé des questions biologiques et lien entre les différents acteurs de ces questions.

III. Matériel et méthodes

1. Espèce biologique - *Buddleja davidii*

Buddleja davidii, « arbre aux papillons », est un arbuste exotique invasif de la famille des Scrophulariaceae originaire de Chine, introduit dans de nombreuses régions du monde, telles que l'Amérique, l'Australie, l'Europe, la Nouvelle-Zélande ou encore l'Afrique (Ebeling *et al.*, 2008 ; révisé par Tallent-Halsell & Watt, 2009 ; Kriticos *et al.*, 2011 ; Fig. 7A). Cette espèce s'établit dans des habitats pionniers et perturbés des régions aux climats tempérés, subtropicaux ou tropicaux. Elle a été importée comme plante ornementale grâce à ses couleurs attrayantes et à son parfum puissant (révisé par Tallent-Halsell & Watt, 2009). En Europe, elle a été introduite dans deux pays, en France et au Royaume-Uni, avant de se répandre sur tout le continent au cours du XIX^e siècle (révisé par Tallent-Halsell & Watt, 2009). Cet arbuste mesure entre 0,5 et cinq mètres, et son inflorescence est en panicules thyrsoides (*i.e.*, type d'inflorescence où les fleurs sont disposées sur des branches ramifiées avec deux branches latérales courtes et une branche centrale longue) de quatre à 30 cm de long (Ebeling *et al.*, 2008 ; Fig. 7B-C). Cette plante a des fleurs à corolle profonde, avec une longueur moyenne de 9,2 mm (Corbet, 2000 ; Fig. 7D). Son caractère invasif est dû à ses nombreuses caractéristiques lui permettant d'envahir très rapidement les écosystèmes (Ebeling *et al.*, 2008) : (i) Cette plante possède une grande tolérance environnementale, ce qui lui permet d'envahir des milieux très perturbés (Ebeling *et al.*, 2008). (ii) Sa grande production de graines, pouvant aller jusqu'à plusieurs millions par plante, lui permet de se répandre très rapidement (Ebeling *et al.*, 2008). (iii) Son développement rapide et sa capacité de régénération sont également un avantage pour s'étendre rapidement et remplacer les espèces natives. Effectivement, *B. davidii* fleurit et fructifie généralement deux ans après sa germination et forme des populations denses à forte compétition avec les espèces de plantes natives (Ebeling *et al.*, 2008). Des impacts sur la succession végétale et sur la fertilité des sols ont déjà été recensés (Tallent-Halsell, 2008 ; Gasperini *et al.*, 2020). L'invasion débute dans un milieu avec une faible couverture herbacée, une grande disponibilité en lumière, des sols bien drainés et pauvres en nutriments. Ensuite, *B. davidii* surpasse les plantes natives, notamment les arbustes natifs, mais également les espèces herbacées, entraînant un dérèglement de la succession végétale (Gasperini *et al.*, 2020). De plus, par la modification de la chimie (*e.g.*, augmentation de la concentration en phosphore et en azote) et de la fertilité des sols en conséquence, *B. davidii* perturbe davantage la succession végétale (Tallent-Halsell, 2008). Comme *B. davidii* ne s'autopollinise pas, elle dépend de la pollinisation croisée pour sa

reproduction (Chen *et al.*, 2011 ; Ebeling *et al.*, 2012). Cette espèce attire de nombreux pollinisateurs, notamment les papillons, les abeilles et les mouches, qui visitent *B. davidii* en réponse à ses signaux visuels et olfactifs (Ebeling *et al.*, 2012 ; Garbuzov *et al.*, 2015 ; Gong *et al.*, 2015 ; Carlsson, 2017 ; Lehner *et al.*, 2022).

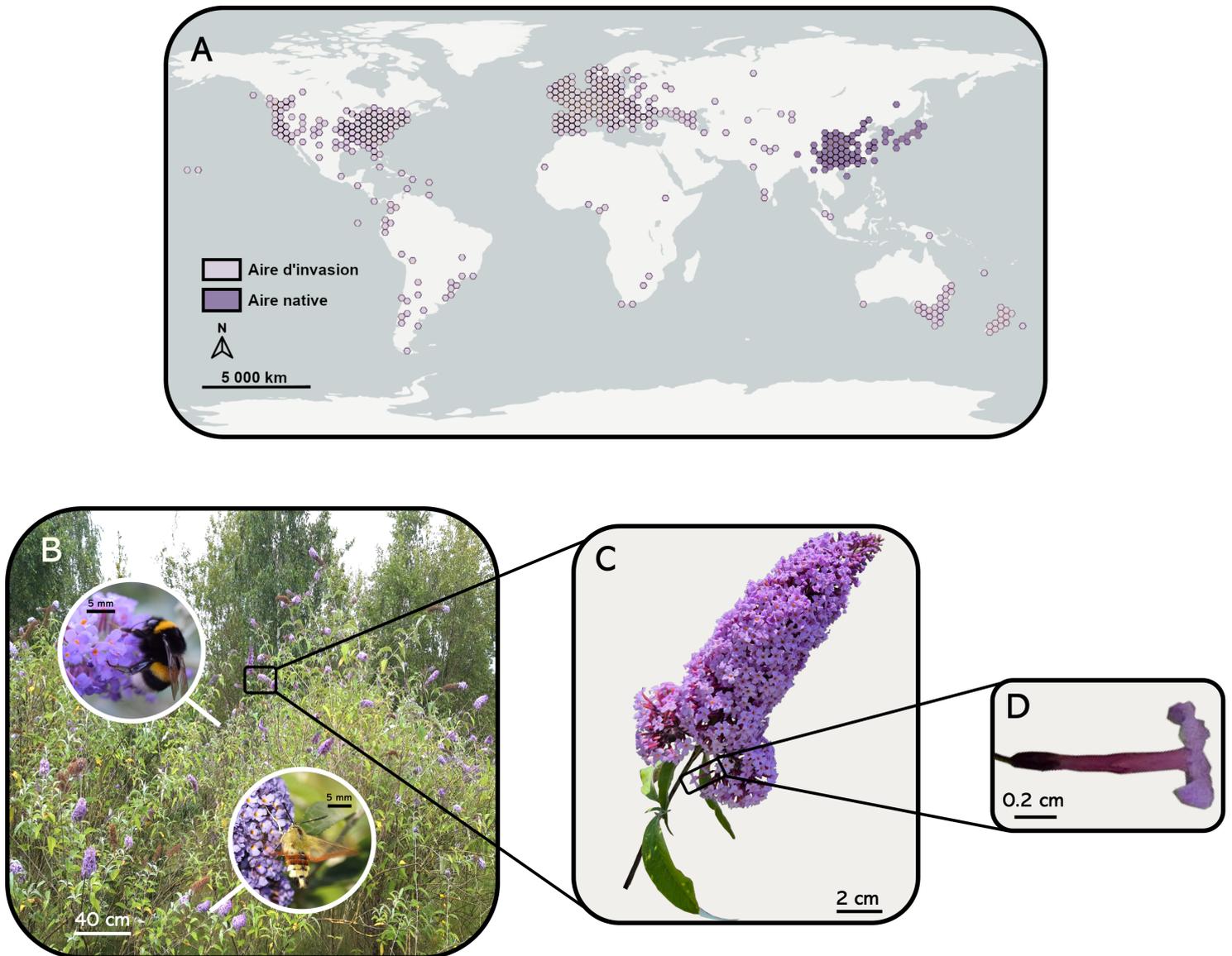


Fig. 7 : Caractéristiques biogéographiques, écologiques et morphologiques de *Buddleja davidii*. A. Carte de l'aire de répartition de *B. davidii* réalisée à partir des données du Global Biodiversity Information Facility (GBIF), consulté en mars 2025. B. Arbuste de *B. davidii* avec deux exemples de pollinisateurs (*Bombus* sp. (Latreille, 1802) et *Sphingidae* sp. (Latreille, 1802)). C. Inflorescence en panicles thyrsoides de *B. davidii*. D. Fleur à corolle longue de *B. davidii*. (Photos des pollinisateurs : Pixabay ; photo de l'arbuste : A. Naveaux, 2024 ; photos de l'inflorescence et de la fleur : F. Cosa, 2024)

2. Sites échantillonnés et design expérimental

En Belgique, les terrils (*i.e.*, collines artificielles créées par l'accumulation des déchets miniers) sont des milieux idéaux pour l'étude des plantes exotiques invasives, de par leur grande biodiversité, la présence d'espèces protégées (*e.g.*, *Seladonia confusa* (Blüthgen, 1926), *Bombus campestris* (Panzer, 1801) et *Megachile pilidens* (Alfken, 1924)) et la présence de nombreuses plantes exotiques invasives (*e.g.*, *Solidago canadensis*, *Robinia pseudoacacia* (L., 1753) et *B. davidii* ; Castiau *et al.*, 2012 ; Woch *et al.*, 2013 ; Drossart *et al.*, 2019 ; Valisena, 2022 ; Bakr *et al.*, 2024). L'échantillonnage s'est déroulé sur 14 terrils, situés dans la province du Hainaut en Belgique, de début avril 2024 à fin septembre 2024 afin de couvrir toute la saison de floraison 2024 (Fig. 8 ; Tab. S1). Sur chaque terril, deux sites de 25 x 20 m (500 m²) ont été sélectionnés : l'un sans la présence de *B. davidii* (*i.e.*, non envahi) et le second avec la présence de *B. davidii* (*i.e.*, envahi ; Tab. S1). Les sites ont été sélectionnés sans présence massive d'autres espèces exotiques invasives afin de se concentrer sur l'effet de *B. davidii*. De plus, avant l'installation de *B. davidii*, les sites envahis étaient des prairies aux caractéristiques environnementales similaires à celles des sites non envahis. Les échantillonnages ont été réalisés de 10 h à 17 h lorsque les conditions météorologiques étaient optimales pour l'activité des insectes (Barkmann *et al.*, 2023). La température devait être supérieure à 13 °C lorsque le temps était ensoleillé, tandis que cette température devait être supérieure à 17 °C en temps nuageux (Barkmann *et al.*, 2023). De plus, un vent faible, un temps sec et une couverture nuageuse ≤ 40 % étaient requis afin de collecter les pollinisateurs (Barkmann *et al.*, 2023). Un relevé météorologique indiquant la vitesse du vent, la température et le pourcentage de couverture nuageuse a été effectué durant chaque échantillonnage.

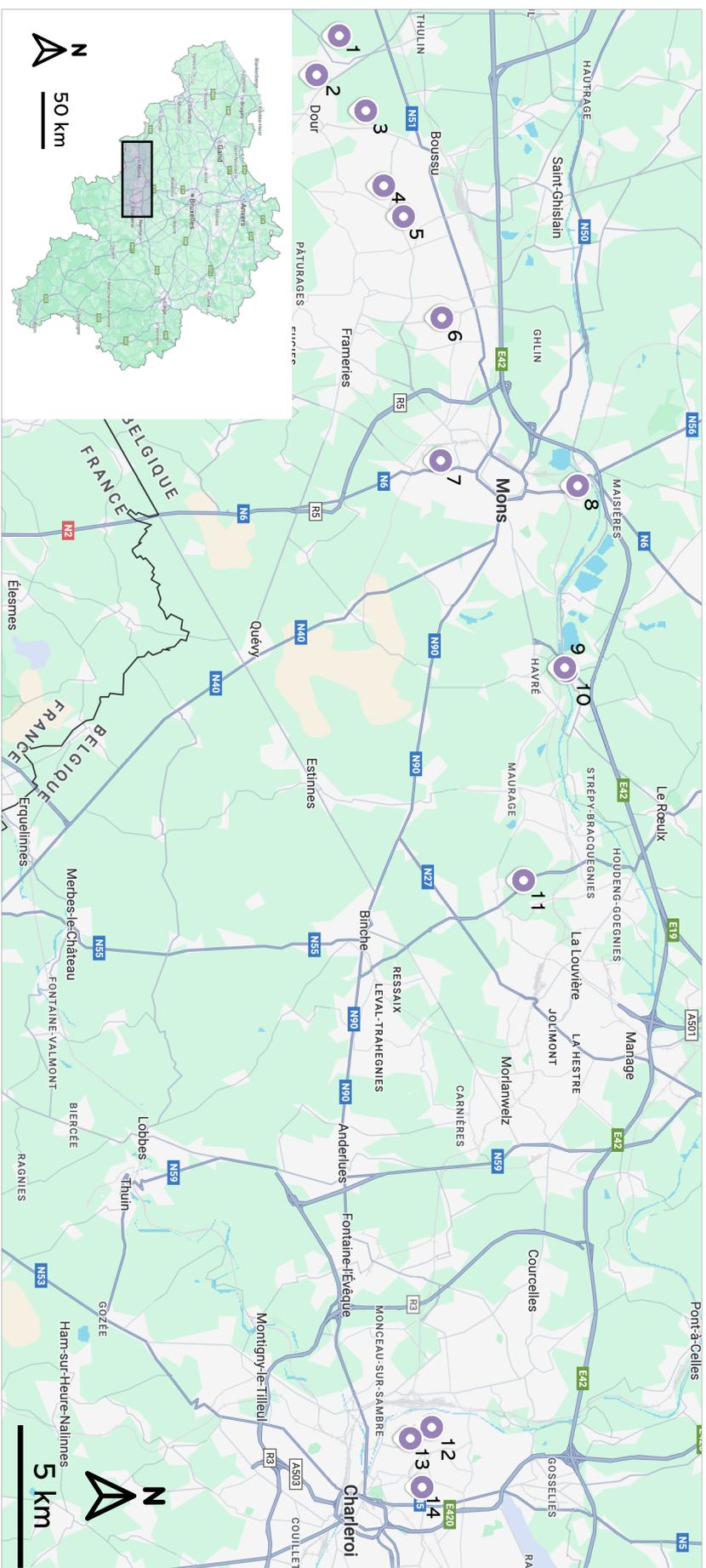


Fig. 8 : Carte des terrils échantillonnés réalisée avec Google Maps. 1 : Terril d'Élouges. 2 : Terril Belle vue du huit. 3 : Terril Saint-Antoine. 4 : Terril du Grand Buisson. 5 : Terril de la Marcasse. 6 : Terril Rieu-du-Cœur. 7 : Terril de l'Héribus. 8 : Terril Usine de Nimy. 9 : Terril d'Hayré. 10 : Coron des Anges. 11 : Terril du Quesnoy. 12 : Terril Naye-à-bois. 13 : Terril Bayemont-Saint-Charles. 14 : Terril Sacré Français.

3. Recensements botaniques

Pour chaque recensement botanique, huit quadrats de quatre mètres carrés ont été placés de manière aléatoire sur le site. Dans ces quadrats, toutes les espèces de plantes entomophiles en fleur ont été identifiées et le nombre d'unités florales de chaque espèce a été compté. Sachant que toutes les fleurs ne se valent pas en termes de production de ressources florales, il a été nécessaire de standardiser les comptages (Carvalho *et al.*, 2008). Une unité florale a donc été définie comme un centimètre carré contenant au minimum une source viable de nectar et de pollen (Carvalho *et al.*, 2014). Toujours dans un objectif de standardisation, les inflorescences et les fleurs de surface égale ou plus petite qu'un centimètre carré ont été considérées comme étant une unité florale (Fig. 9A-B), tandis que les inflorescences de plus d'un centimètre carré ont été divisées en plusieurs unités florales qui valaient un centimètre carré. Pour effectuer ces changements, des facteurs de conversion ont été employés : (i) le nombre de fleurs par inflorescence pour convertir des fleurs en inflorescences (Fig. 9C) ; (ii) la surface des inflorescences pour transformer des inflorescences en unités florales (Fig. 9D) ; et (iii) le nombre de fleurs par cm² pour convertir des fleurs en unités florales (Fig. 9E). Pour les sites envahis, lors de la floraison de *B. davidii*, le stade de floraison de la plante a été pris en compte. Un pourcentage d'inflorescences en début de floraison (avec des fleurs fermées et des fleurs ouvertes), en floraison complète, en fin de floraison (avec des fleurs sèches et des fleurs ouvertes) et post-floraison a été évalué.

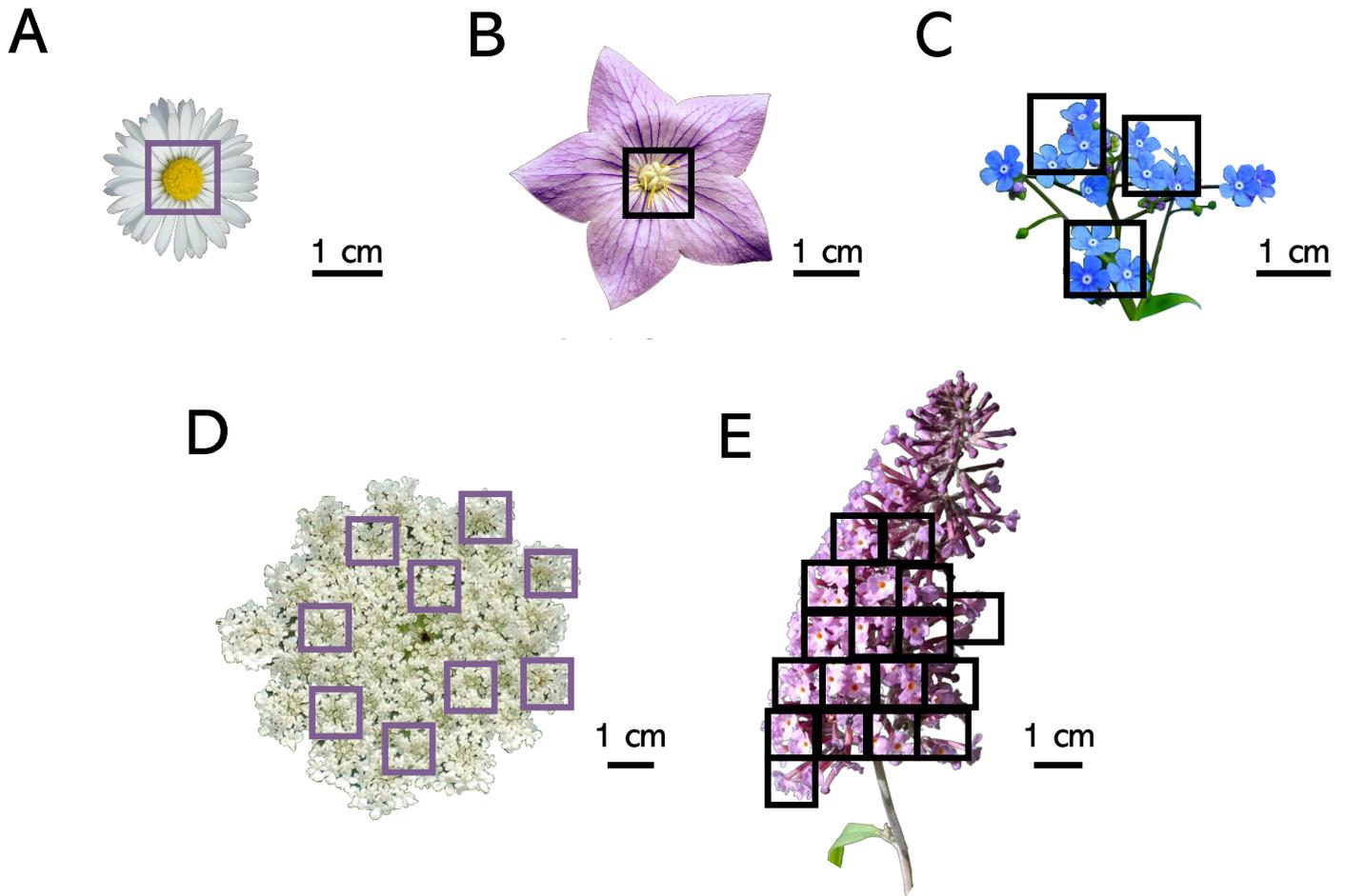


Fig. 9 : Standardisation des unités florales. Une unité florale correspond à une surface d'un cm^2 (\square). Les différents cas sont : A. inflorescences plus petites ou égales à un cm^2 (*Bellis perennis* (L., 1753)) ; B. fleurs plus petites ou égales à un cm^2 (*Campanula* sp.) ; C. fleurs plus petites qu'un cm^2 dans une inflorescence plus petite ou égale à un cm^2 (*Myosotis* sp. (L., 1753)) ; D. fleurs plus petites ou égales à un cm^2 dans une inflorescence de plus d'un cm^2 (*Daucus carota* (L., 1753)) ; E. exemple du cas D pour la standardisation de l'espèce modèle *B. davidii*. (Photos de *B. perennis*, *Campanula* sp., *Myosotis* sp. et *D. carota* : Pixabay ; photo de *B. davidii* : C. Leconte, 2024)

4. Recensements des abeilles

Un permis d'échantillonnage du service public de Wallonie (SPW) a été obtenu dans le but de pouvoir collecter les abeilles sur les terrils, dont les espèces d'abeilles protégées. L'échantillonnage des pollinisateurs a été réalisé par deux personnes, une fois par mois sur chaque site. Chaque abeille se posant sur une fleur et y récoltant activement du pollen ou du nectar a été collectée pendant 60 minutes effectives à l'aide d'un filet entomologique. Le chronomètre a été arrêté à chaque capture afin de les placer dans des tubes Eppendorf® (1,5 ml), annotés avec le nom de la plante visitée par l'insecte. Par la suite, ils ont été euthanasiés sur glace directement pendant l'échantillonnage pour être ensuite conservés au réfrigérateur durant

une nuit. Les abeilles domestiques (*Apis mellifera* (Linnaeus, 1758)) ont également été comptées, en tenant compte des plantes visitées. Après la collecte, les spécimens ont été épinglés et étiquetés selon les conventions entomologiques (Droege *et al.*, 2016). L'identification a été réalisée par les différents experts du laboratoire de Zoologie (*Halictus* et *Epeolus* par Thomas Brau ; *Andrena*, *Colletes* et *Sphecodes* par William Fiordialiso ; *Lasioglossum* et *Seladonia* par Simone Flaminio ; *Hylaeus* par Romain Le Divelec et les autres genres par Clément Tourbez). La localisation de l'échantillonnage, la date d'échantillonnage, la famille et l'espèce de plante visitée par l'abeille ainsi que la famille, l'espèce et le sexe de l'abeille ont été collectés afin d'être analysés.

5. Traits fonctionnels

5.1. Traits floraux

Les traits fonctionnels des fleurs étudiées lors de ce mémoire sont : (i) la profondeur de la corolle, (ii) la largeur de la corolle, (iii) la couleur, (iv) la symétrie et (v) le ratio P/L. Ces traits floraux ont été sélectionnés en raison de leur importance dans l'interaction plante-pollinisateur. Effectivement, ces traits jouent un rôle clé dans l'attraction des pollinisateurs et impactent directement ou indirectement les communautés d'abeilles. Inversement, les communautés d'abeilles influencent elles-mêmes les communautés florales (Caruso, 2000 ; Gegear & Laverty, 2005 ; Citerne *et al.*, 2010 ; Lázaro & Totland, 2014 ; Kuriya *et al.*, 2015 ; Fornoff *et al.*, 2017 ; Vanderplanck *et al.*, 2017 ; Palmer-Young *et al.*, 2019). La profondeur de la corolle, la largeur de la corolle, la couleur et la symétrie florale ont été déterminées et/ou mesurées à partir de photographies avec échelles, retrouvées sur une base de données en ligne (<https://flora.lefnaer.com/cgi-bin/photosearch.pl?name=ALL>, consulté en mars 2025). Les ratios P/L de chaque espèce ont, quant à eux, été trouvés dans la littérature scientifique (voir Mandal *et al.*, 2012 ; Vanderplanck *et al.*, 2017 ; Vaudo *et al.*, 2020 ; Wood *et al.*, 2021 ; Hao *et al.*, 2023 ; Vaudo *et al.*, 2024).

5.2. Traits des abeilles

Les traits fonctionnels des abeilles étudiées lors de ce mémoire sont : (i) l'ITD, (ii) l'indice de pilosité, (iii) la longueur de la langue, (iv) la spécialisation de la diète et (v) le mode de vie. Ces traits ont été sélectionnés pour deux raisons. (i) L'ITD, la longueur de la langue, la spécialisation de la diète et le mode de vie sont des traits impactés par les interactions avec les

espèces florales. De plus, ils permettent de constater comment les abeilles s'adaptent ou sont vulnérables aux changements environnementaux (Vaudo *et al.*, 2015 ; Portlas *et al.*, 2018 ; Laha *et al.*, 2020 ; Roquer-Beni *et al.*, 2022 ; Casanelles-Abella *et al.*, 2023 ; Cortés-Gómez *et al.*, 2023). (ii) Les changements de communautés d'abeilles affectent les traits fonctionnels, notamment la pilosité (Bernauer *et al.*, 2024). Or, ce trait fonctionnel a un rôle clé dans la collecte de pollen, ce qui influence la capacité de pollinisation (Khan & Liu, 2022 ; Bernauer *et al.*, 2024). Ces traits ont tous été obtenus via une base de données réalisée au préalable dans le cadre des projets européens Safeguard et WildPosh. Pour les espèces absentes de la base de données, certains traits tels que l'ITD et l'indice de pilosité ont été mesurés par microscopie numérique à haute résolution (Keyence VHX-970F et VHX-1000, précision de 0,0001 mm ; Fig. 10). Ce microscope permet d'obtenir une image nette de l'ensemble de l'individu par *stacking* (*i.e.*, empilement d'images prises à différentes distances focales). Afin d'obtenir l'ITD moyen de chaque espèce, jusqu'à cinq individus ont été utilisés (Peters *et al.*, 2016 ; Tab. 1). Pour la pilosité, la moyenne de la longueur des soies et la moyenne de la densité de la pilosité ont été mesurées sur le mésoscutum afin d'obtenir l'indice de pilosité de l'espèce. Cette zone a été choisie car elle est impliquée dans le transport de pollen (Martins *et al.*, 2013). Jusqu'à trois spécimens ont été utilisés pour ces trois paramètres. L'obtention de la longueur moyenne des soies par espèce a été obtenue sur base de la longueur de cinq soies par individu (Tab. 1). Par la suite, cette moyenne a été pondérée (Tab. 1). La moyenne de la densité de la pilosité a été effectuée sur deux zones de 0,01 mm². Cette valeur a été pondérée et a été multipliée par 100 pour obtenir une donnée en 1/mm² (Roquer-Beni *et al.*, 2020 ; Tab. 1). À partir de ces deux variables, l'indice de pilosité a été obtenu grâce à la multiplication des moyennes de la longueur moyenne par individu et de la densité moyenne par individu (Roquer- Beni *et al.*, 2020 ; Tab. 1). Pour la longueur de la langue, elle a été estimée avec une équation prédictive (Cariveau *et al.*, 2016 ; Tab. 1).

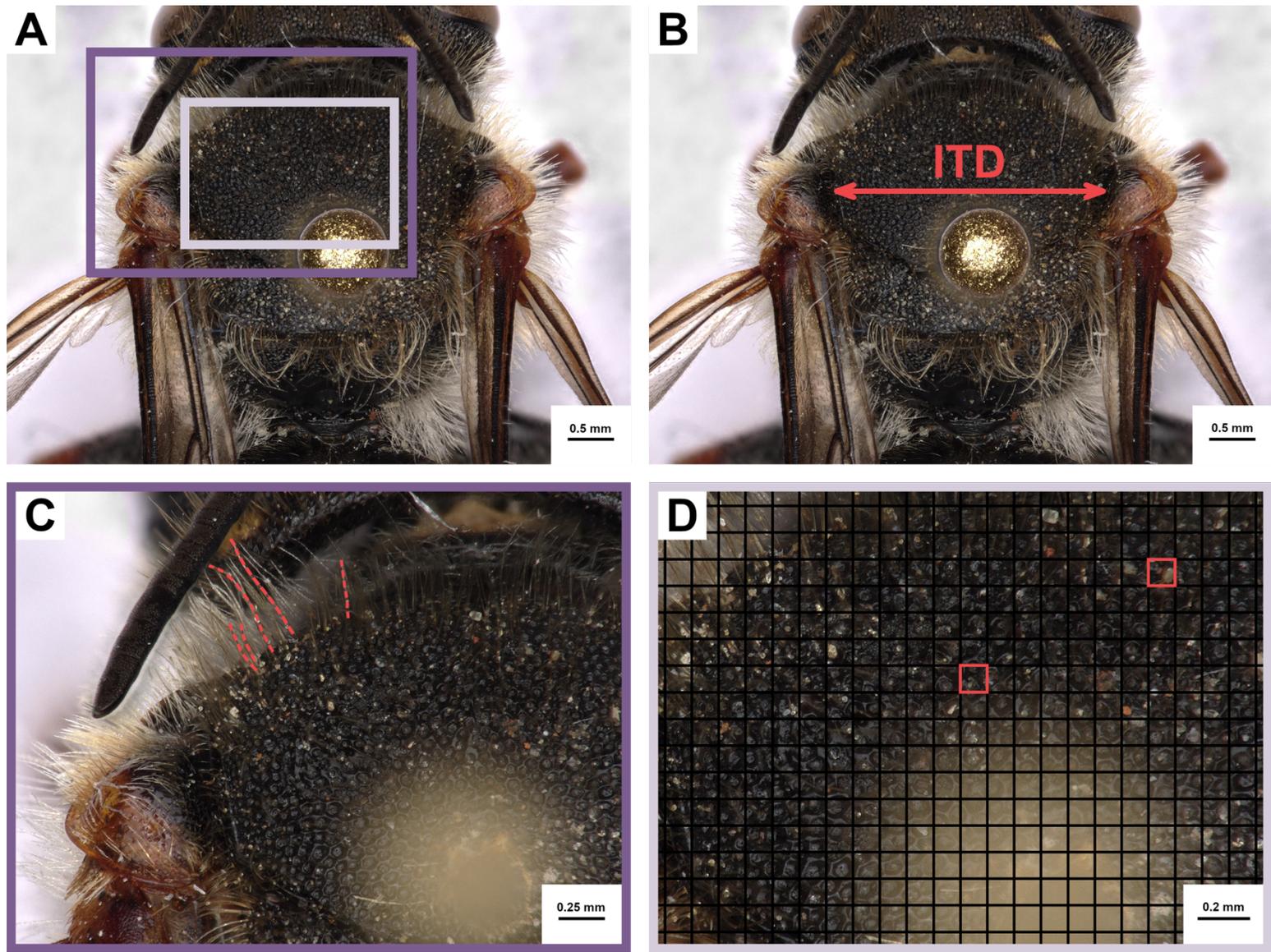


Fig. 10 : Mesures des traits fonctionnels des abeilles prises avec un microscope numérique à haute résolution. A. Zones mesurées sur un mâle d'*Anthidium oblongatum* (Illiger, 1806). B. ITD. C. Longueur des soies. D. Densité de la pilosité. (Photo : A. Naveaux, 2025).

Tab. 1 : Détails des calculs des différents traits fonctionnels.

Paramètre	Formule	Variable
Exemple du détail des calculs de l'ITTD		
ITTD moyen par espèce E (mm)	$E = (D_1 + D_2 + D_3 + D_4 + D_5)/5$	D_n = ITTD du même individu (mm)
Exemple du détail des calculs de l'indice de pilosité		
Longueur moyenne des soies par individu X (mm)	$X = (W_1 + W_2 + W_3 + W_4 + W_5)/5$	W_n = Longueur de la même soie (mm)
Longueur moyenne pondérée d'un individu Y (mm)	$Y = r \times X$	<ul style="list-style-type: none"> r = Proportion de la surface totale du mésoscutum occupée par la longueur de ces soies X = Longueur moyenne des soies (mm)
Longueur moyenne des soies par espèce Z (mm)	$Z = (Y_1 + Y_2 + Y_3)/3$	Y_n = Longueur moyenne pondérée des soies du même individu (mm)
Densité de la pilosité par individu B (1/0,01mm ²)	$B = (A_1 + A_2)/2$	A_n = Densité de la même zone (1/0,01 mm ²)
Densité pondérée de la pilosité d'un individu C (1/0,01 mm ²)	$C = e \times B$	<ul style="list-style-type: none"> e = Proportion de la surface totale du mésoscutum occupée par ces densités B = Densité de la pilosité par individu (1/0,01 mm²)
Densité moyenne de la pilosité par espèce D (1/mm ²)	$D = (C_1 + C_2 + C_3)/3 \times 100$	C_n = Densité pondérée du même individu (1/0,01 mm ²)
Indice de pilosité par individu α	$\alpha = Y \times B \times 100$	<ul style="list-style-type: none"> Y = Longueur moyenne des soies par individu (mm) B = Densité moyenne de la pilosité par individu (1/0,01 mm²)
Indice de pilosité par espèce β	$\beta = (\alpha_1 + \alpha_2 + \alpha_3)/3$	α_n = Indice de pilosité du même individu
Détail du calcul de la longueur de la langue		
Longueur de la langue y (mm)	$\ln(y) = \ln(a) + b \times \ln(c)$	<ul style="list-style-type: none"> a = Coefficient spécifique à la famille d'abeilles b = Coefficient d'échelle allométrique c = ITTD (mm)

6. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées avec la version 4.4.1 de R Studio (R Core Team, 2024). Des modèles linéaires généralisés (GLMs) et des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMMs) ont permis d'explorer l'impact de *B. davidii* via la fonction *glmmTMB* du package R *glmmTMB* v.1.1.10 (Brooks *et al.*, 2017). Dans ces modèles, différentes distributions ont été employées selon la nature des données (Tab. S3-S5, S7-S11, S13-S16). Pour tous les GLMMs, les terrils ont été utilisés comme effet aléatoire au vu de la superposition des communautés d'abeilles sur un même terril (Zurbuchen *et al.*, 2010). Les conditions d'existence de ces modèles ont été vérifiées avec la fonction *simulateResiduals* du package R *DHARMA* v.0.4.7 (Hartig, 2024).

6.1. Impact sur les espèces florales

Pour comprendre l'impact de *B. davidii* sur les espèces florales, l'indice de diversité de Shannon a été utilisé en complément de la richesse spécifique et de l'abondance des unités florales (abondance florale). Cet indice est utilisé car il permet de prendre en compte à la fois la richesse spécifique et l'abondance relative via une formule d'entropie logarithmique (Tab. 2 ; Ravera, 2001 ; Jost, 2006). Des GLMMs ont été utilisés pour étudier l'effet de la présence de *B. davidii* sur la richesse spécifique, l'abondance florale et l'indice de Shannon. Pour le gradient d'invasion, des deltas ont été calculés en soustrayant les valeurs obtenues sur le site envahi de celles mesurées sur le site non envahi pour un même terril. Ces deltas permettent d'évaluer l'impact de *B. davidii* d'un site en se référant à un site similaire non envahi servant ainsi de contrôle. Un GLM a ensuite été utilisé pour analyser l'effet du gradient sur la richesse spécifique, l'abondance florale et l'indice de Shannon. En complément de l'analyse incluant *B. davidii*, ces variables ont également été étudiées en excluant cette espèce. Pour analyser les espèces florales dominantes, les 20 espèces de plantes les plus abondantes ont été étudiées pour analyser l'effet de la présence de *B. davidii*. Ces 20 espèces ont été sélectionnées en tenant compte de l'abondance de ces espèces et du nombre de sites où chaque espèce était présente afin de maximiser ces valeurs. Des GLMMs ont été réalisés pour évaluer l'impact de la présence de *B. davidii* sur l'abondance florale des espèces analysées. Au vu du grand nombre de modèles réalisés pour cette analyse, les *p-values* ont été corrigées en utilisant la méthode de Benjamini & Hochberg, qui contrôle le taux de fausses découvertes (FDR). Cette méthode tient compte du nombre total de tests et du rang de chaque *p-value*, afin d'ajuster leur interprétation de façon plus rigoureuse (Ferreira & Zwinderman, 2006). Cet ajustement de *p-value* a été réalisé car la multiplication de tests

statistiques augmente le risque d’obtenir un résultat faussement positif (Ferreira & Zwinderman, 2006).

Tab. 2 : Formule de l’indice de Shannon.

Paramètre	Formule	Variable
Indice de Shannon	$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i)$	<ul style="list-style-type: none"> • S = nombre total d’espèces (richesse spécifique). • p_i = la proportion d’individus de l’espèce i, calculée par $p_i = \frac{n_i}{N}$, avec n_i le nombre d’individus de l’espèce i, et N le total d’individus.

6.2. Impact sur les espèces d’abeilles

Afin de se concentrer sur les abeilles sauvages, *Apis mellifera* a été retiré du jeu de données pour l’analyse des espèces d’abeilles. Comme pour les espèces florales, des GLMMs ont été utilisés pour comprendre l’effet de la présence de *B. davidii* sur la richesse spécifique, l’abondance et l’indice de Shannon. Pour le gradient d’invasion, un GLM a été utilisé de façon à analyser l’effet du gradient sur le delta de la richesse spécifique, l’abondance et l’indice de Shannon. Pour les espèces dominantes, 15 espèces ont été sélectionnées en fonction de leur abondance ainsi que du nombre de sites sur lesquels elles sont présentes, de manière à maximiser ces deux variables. Des GLMMs ont été réalisés en vue d’analyser l’impact de la présence de *B. davidii* sur l’abondance des espèces dominantes. Comme pour les espèces florales, les *p-values* ont été corrigées avec la méthode de Benjamini & Hochberg, qui contrôle le FDR, au vu du grand nombre de modèles réalisés (Ferreira & Zwinderman, 2006).

6.3. Impact sur les traits fonctionnels

Pour la richesse fonctionnelle des espèces florales, l’effet de la présence de *B. davidii* a été analysé grâce à un GLMM. Cette richesse fonctionnelle a pris en compte la profondeur de la corolle, la largeur de la corolle, la richesse des couleurs, le ratio entre la symétrie bilatérale et radiale ainsi que le ratio P/L. Cependant, l’abondance relative de chaque espèce n’a pas été considérée pour cette variable. Enfin, afin de faciliter l’interprétation visuelle des résultats, un logarithme en base 10 a été utilisé. Pour l’analyse spécifique à chaque trait fonctionnel, l’effet du gradient d’invasion a été analysé avec un GLM pour : (i) l’étendue (*i.e.*, mesure de dispersion qui correspond à la soustraction de la valeur maximale par la valeur minimale d’un ensemble de données) de la profondeur et de la

largeur de la corolle ainsi que du ratio P/L ; (ii) la richesse des couleurs ; et (iii) le ratio entre la symétrie bilatérale et radiale. Le ratio entre la symétrie bilatérale et radiale a pris en compte l'abondance relative des espèces contrairement aux autres traits floraux étudiés.

Pour ce qui est des traits fonctionnels des abeilles, l'effet de la présence de *B. davidii* sur la richesse fonctionnelle a été analysé avec un GLMM. Afin d'analyser la richesse fonctionnelle, l'ITD, l'indice de pilosité, la taille de la langue, le mode de vie et le lectisme ont été utilisés, sans prendre en compte l'abondance relative des espèces. La taille de la langue a été obtenue avec la fonction *tonguelength* du package R *pollimetry* v.1.0.1 (Kendall *et al.*, 2019). Une seconde analyse a été réalisée de façon à évaluer l'effet du gradient d'invasion sur le delta de la richesse fonctionnelle via un GLM. Pour analyser plus précisément ces traits fonctionnels, l'effet de la présence de *B. davidii* sur l'ITD moyen, l'indice de pilosité moyen, la taille de la langue moyenne et la proportion de spécialistes a été exploré avec un GLMM. Ces différents traits fonctionnels prennent tous en compte l'abondance relative des espèces. Au vu du grand nombre de *Bombus* spp. (Latreille, 1802) sur les sites envahis, la corrélation entre *B. davidii* et *Bombus* spp. a été analysée avec un GLMM. Un dernier GLMM a été effectué en enlevant les *Bombus* spp. en vue de comprendre l'effet de la présence de *B. davidii* sur l'ITD, l'indice de pilosité, la taille de la langue et le lectisme des abeilles sauvages hors *Bombus* spp..

IV. Résultats

1. Impact sur les espèces florales

1.1. Recensement des espèces florales

Lors de l'échantillonnage, 144 espèces florales appartenant à 29 familles différentes ont été recensées. Les familles majoritairement échantillonnées sont les Asteraceae avec 33 espèces, les Fabaceae avec 19 espèces et les Rosaceae avec 13 espèces (Tab. S2). Les espèces florales avec le plus grand nombre d'unités florales sont *Daucus carota* (L., 1753) avec 358 561 unités florales et *Buddleja davidii* (Franch., 1887) avec 33 793 unités florales. À l'inverse, les espèces florales avec le moins d'unités florales sont *Hieracium murorum* (L., 1753), *Dianthus armeria* (L., 1753), *Calystegia sepium* (L., 1753), *Oenothera parviflora* (L., 1759), *Papaver dubium* (L., 1753), *Veronica opaca* (Fr., 1828) et *Viola arvensis* (Murray, 1770) avec, pour toutes, une unité florale répertoriée durant les échantillonnages (Tab. S2).

1.2. Impact sur l'abondance et la diversité taxonomique

L'invasion a un effet significatif sur la richesse spécifique, mais également sur l'abondance des unités florales et la diversité de Shannon, que ce soit au total ou sans *B. davidii* (Fig. 11A, C, D ; Tab. S3). Cependant, seuls les deltas de la richesse spécifique et de l'indice de Shannon hors *B. davidii* montrent une augmentation significative avec le gradient d'invasion (Fig. 11B, F ; Tab. S4). En effet, le delta de l'abondance florale au total, le delta de l'abondance florale hors *B. davidii* ainsi que le delta de l'indice de Shannon total ne montrent pas d'augmentation significative avec le gradient d'invasion (Fig. 11D, F ; Tab. S4).

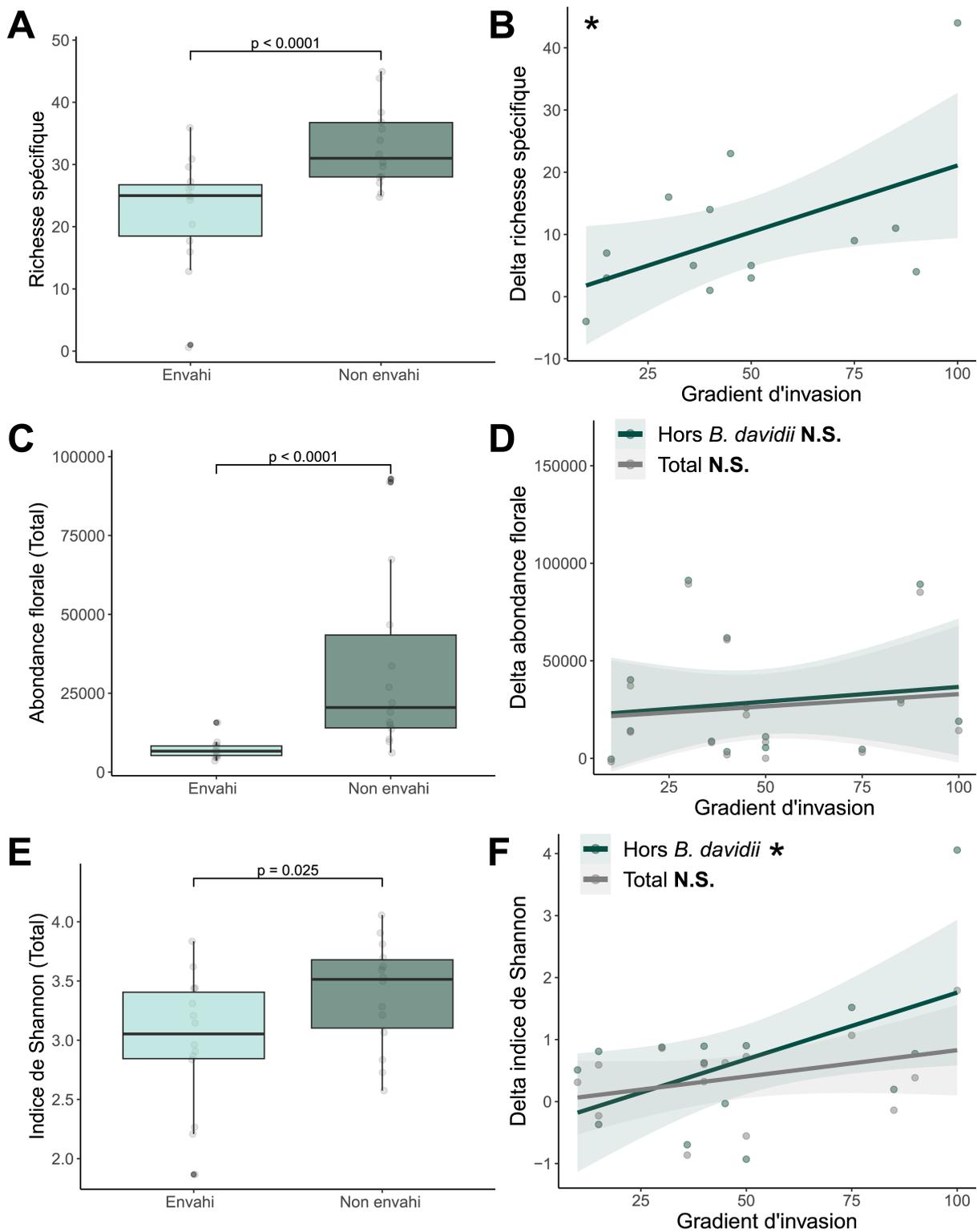


Fig. 11 : Influence de l'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur les espèces florales des terrils du Hainaut. À droite, l'effet de l'invasion sur (A) la richesse spécifique, (C) l'abondance florale totale et (E) l'indice de Shannon total est représenté pour les sites envahis et non envahis. Les sites envahis regroupent les sites avec présence de *B. davidii*, tandis que les sites non envahis regroupent ceux sans présence de *B. davidii*, pour les 14 terrils. Les *p-values* indiquées sont issues des GLMMs. À gauche, l'influence du gradient d'invasion sur le delta de (B) la richesse spécifique, (D) l'abondance florale et (F) l'indice de Shannon est représentée selon le pourcentage de recouvrement par *B. davidii*. La significativité des résultats issus des GLMs est annotée par «*» indiquant une *p-value* entre 0,01 et 0,05 et «N.S.» indiquant que la *p-value* est non significative.

1.3. Impact sur les espèces dominantes

L'analyse de l'impact de *B. davidii* sur les espèces dominantes des espèces florales montre que cet effet est différent selon l'espèce native. En effet, parmi les 20 espèces de plantes les plus abondantes, 15 espèces sont significativement impactées par *B. davidii* avec une diminution de l'abondance des unités florales sur les sites envahis. Cette diminution est observée chez *Cerastium fontanum* (Baumg., 1816), *Daucus carota* (L., 1753), *Echium vulgare* (L., 1753), *Hypericum perforatum* (L., 1753), *Hypochaeris radicata* (L., 1753), *Jacobaea vulgaris* (Gaertn., 1791), *Picris hieracioides* (L., 1753), *Leucanthemum vulgare* (Lam., 1779), *Lotus corniculatus* (L., 1753), *Myosotis ramosissima* (Rochel, 1814), *Senecio inaequidens* (DC., 1837), *Tanacetum vulgare* (L., 1753), *Taraxacum* spp. (Weber ex F.H.Wigg., 1780), *Trifolium campestre* (Schreber, 1804), *Vicia sativa* (L., 1753 ; Fig. 12A-F ; Tab. S5). À l'inverse, trois taxons de plantes, *Melilotus albus* (Medik., 1787), *Myosotis arvensis* ((L.) Hill, 1764) et *Rubus* spp. (L., 1753), sont significativement plus abondants sur les sites envahis (Fig. 12G-H ; Tab. S5). Enfin, la présence de *B. davidii* n'impacte pas significativement *Cerastium glomeratum* (Thuill., 1799) et *Fragaria vesca* (L., 1753 ; Fig. 12I ; Tab. S5).

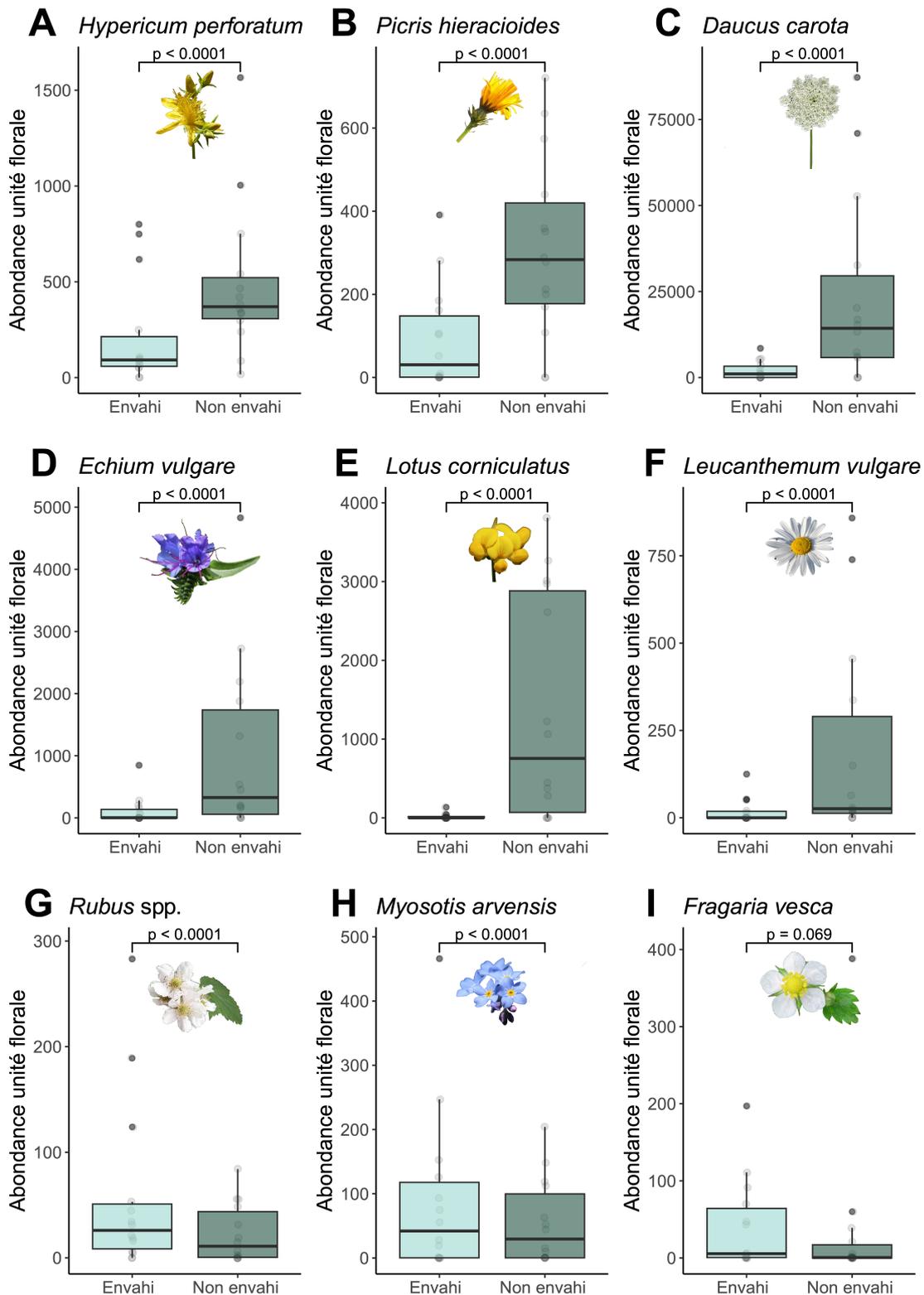


Fig. 12 : Influence de l'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur les espèces florales dominantes des terrils du Hainaut. Effet de l'invasion sur l'abondance des unités florales de (A) *Hypericum perforatum*, (B) *Picris hieracioides*, (C) *Daucus carota*, (D) *Echium vulgare*, (E) *Lotus corniculatus*, (F) *Leucanthemum vulgare*, (G) *Rubus* spp., (H) *Myosotis arvensis* et (I) *Fragaria vesca*. Les sites envahis regroupent les sites avec présence de *B. davidii*, tandis que les sites non envahis regroupent ceux sans présence de *B. davidii*, pour les 14 terrils. Les *p-values* indiquées sont issues des GLMMs. (Photos : Pixabay)

2. Impact sur les espèces d'abeilles

2.1. Description du recensement des abeilles

Au total, 1 794 individus d'abeilles ont été collectés, compris dans 92 espèces et 27 genres différents (Fig. 13). La majorité des spécimens sont du genre *Bombus* (Latreille, 1802), *Lasioglossum* (John Curtis, 1833) et *Megachile* (Latreille, 1802). Les taxons d'abeilles les plus collectés sont les *Bombus sensu stricto* avec 497 spécimens collectés, les *Bombus pascuorum* (Scopoli, 1763) avec 350 spécimens et les *Colletes daviesanus* (Smith, 1846) avec 68 spécimens (Tab. S6). En termes de diversité, la famille des Megachilidae est la plus diverse avec 30 espèces recensées, soit 33 % de la diversité échantillonnée, tandis que la famille avec le moins de diversité est les Melittidae avec deux espèces, soit 2 % de la diversité échantillonnée (Fig. 13 ; Tab. S6).

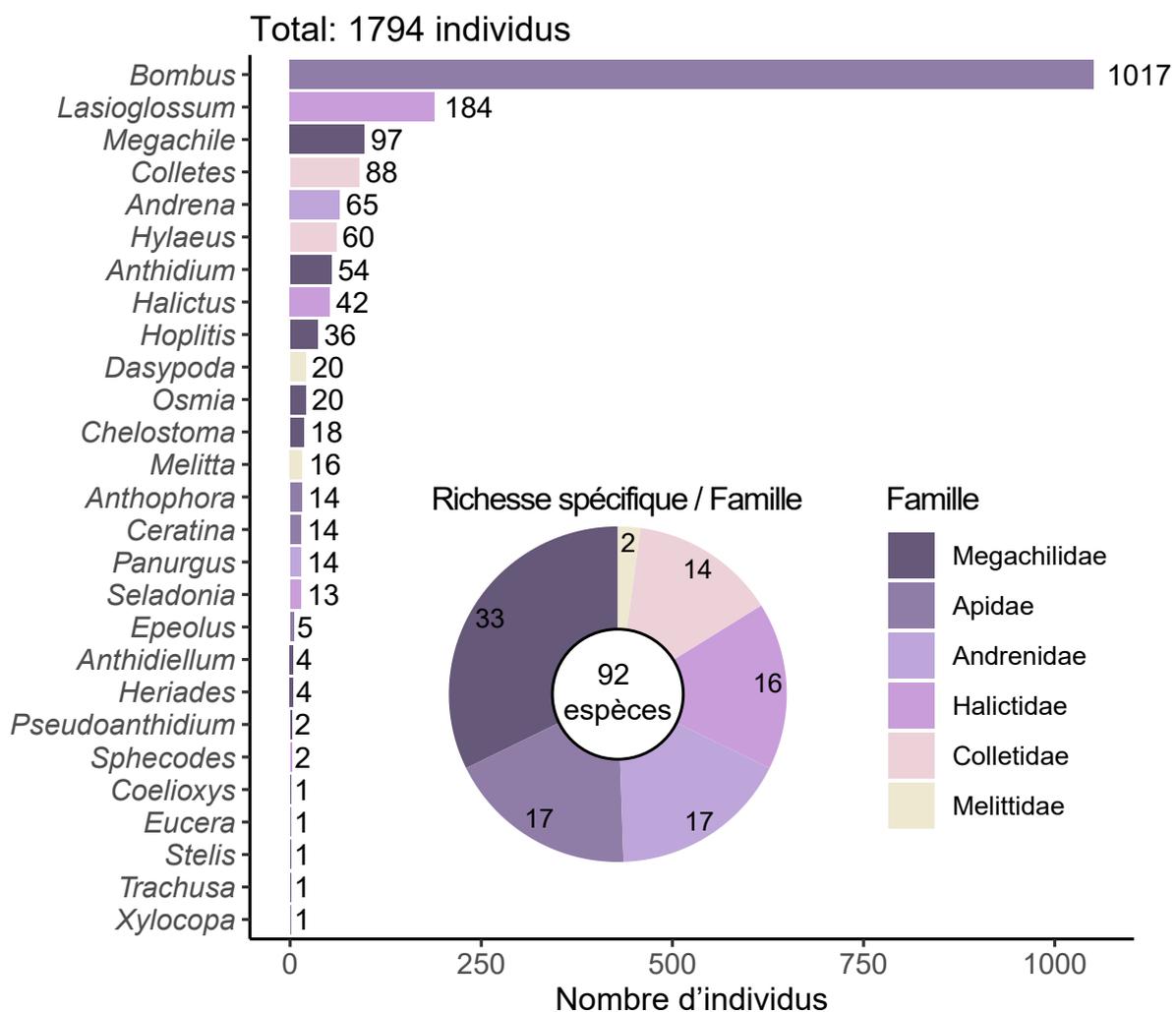


Fig. 13 : Description des données relatives aux abeilles collectées sur les terrils du Hainaut dans le cadre de ce mémoire. Ce résumé présente le nombre d'individus par genre, le nombre total d'espèces et la richesse spécifique, exprimée en pourcentage, de chaque famille. Les pourcentages ont été arrondis à l'unité.

2.2. Impact sur l'abondance et la diversité taxonomique

L'invasion a un effet significatif sur la richesse spécifique, sur l'abondance et sur la diversité de Shannon des abeilles, qui diminuent toutes sur les sites envahis (Fig. 14A, C, D ; Tab. S7). De plus, les deltas de la richesse spécifique, de l'abondance et de l'indice de Shannon montrent une augmentation significative avec le gradient d'invasion (Fig. 14B, F ; Tab. S8).

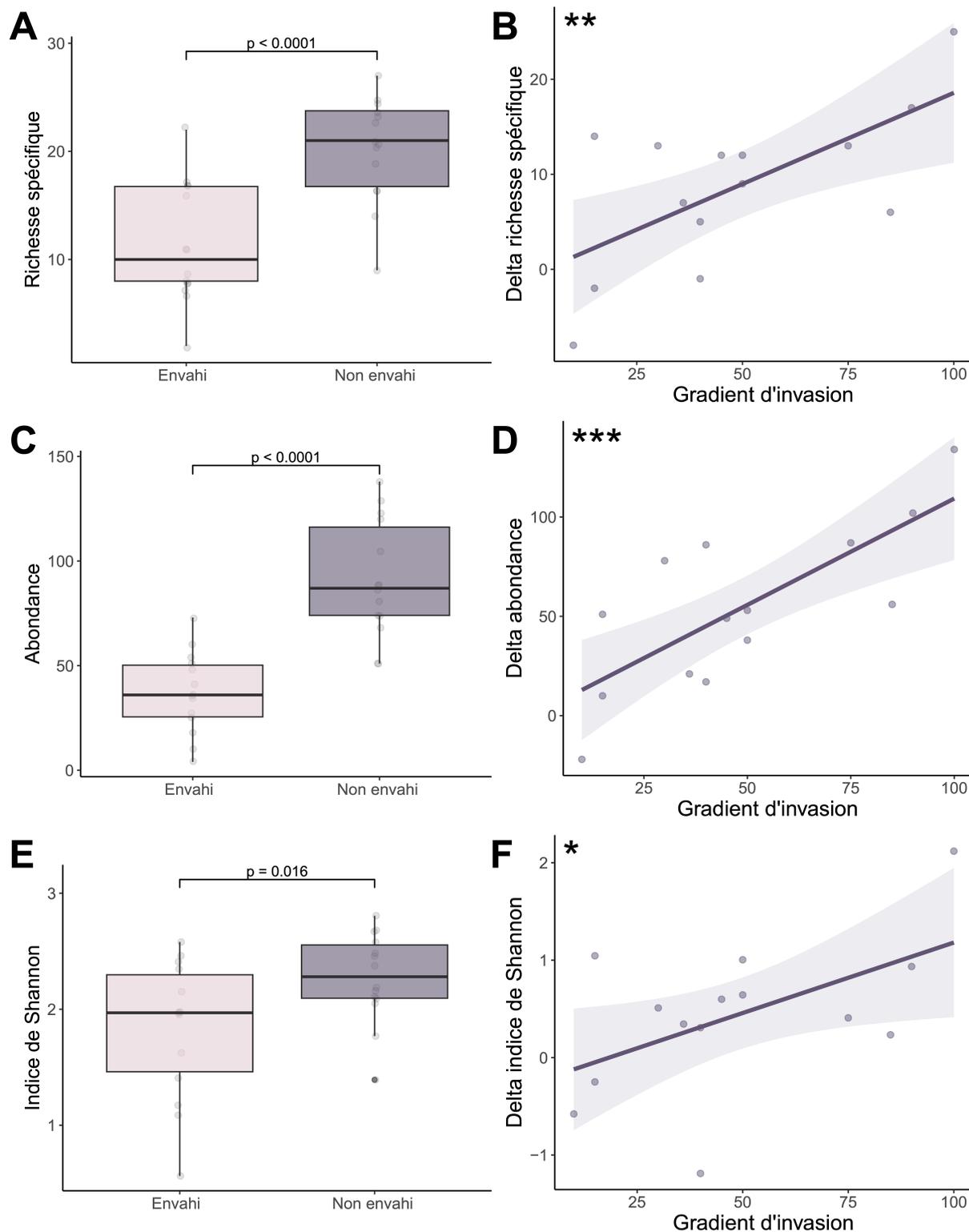


Fig. 14 : Influence de l'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur les abeilles des terrils du Hainaut. À droite, l'effet de l'invasion sur (A) la richesse spécifique, (C) l'abondance florale totale et (E) l'indice de Shannon total est représenté pour les sites envahis et non envahis. Les sites envahis regroupent les sites avec présence de *B. davidii*, tandis que les sites non envahis regroupent ceux sans présence de *B. davidii*, pour les 14 terrils. Les p -values indiquées sont issues des GLMMs. À gauche, l'influence du gradient d'invasion sur le delta de (B) la richesse spécifique, (D) l'abondance florale et (F) l'indice de Shannon est représentée selon le pourcentage de recouvrement par *B. davidii*. La significativité des résultats issus des GLMs est annotée par ***** indiquant une p -value entre 0,01 et 0,05, ****** indiquant une p -value entre 0,001 et 0,01, ******* indiquant une p -value inférieure à 0,001.

2.3. Impact sur les espèces dominantes

L'effet de *B. davidii* sur les espèces dominantes d'abeilles varie selon l'espèce considérée. Sur les 15 espèces retrouvées les plus abondamment durant l'échantillonnage, neuf espèces d'abeilles sont significativement impactées par *B. davidii*, avec une diminution de l'abondance sur les sites envahis. Les taxons affectés négativement sont *Bombus lapidarius* (Linnaeus, 1758), *Bombus pascuorum* (Scopoli, 1763), *Bombus sensu stricto* (Latreille, 1802), *Colletes daviesanus* (Smith, 1846), *Halictus scabiosae* (Rossi, 1790), *Hylaeus dilatatus* (Kirby, 1802), *Lasioglossum leucozonium* (Schrank, 1781), *Lasioglossum pauxillum* (Schenck, 1853) et *Lasioglossum villosulum* (Kirby, 1802 ; Fig. 15A-C, G-I ; Tab. S9). Contrairement à *Bombus hypnorum* (Linnaeus, 1758) qui est significativement plus abondant sur les sites envahis (Fig. 15D ; Tab. S9). Enfin, la présence de *B. davidii* n'impacte pas significativement *Bombus hortorum* (Linnaeus, 1761), *Bombus pratorum* (Illiger, 1806), *Hoplitis leucomelana* (Kirby, 1802), *Lasioglossum laticeps* (Schenck, 1868), *Lasioglossum morio* (Fabricius, 1793 ; Fig. 15E-F ; Tab. S9).

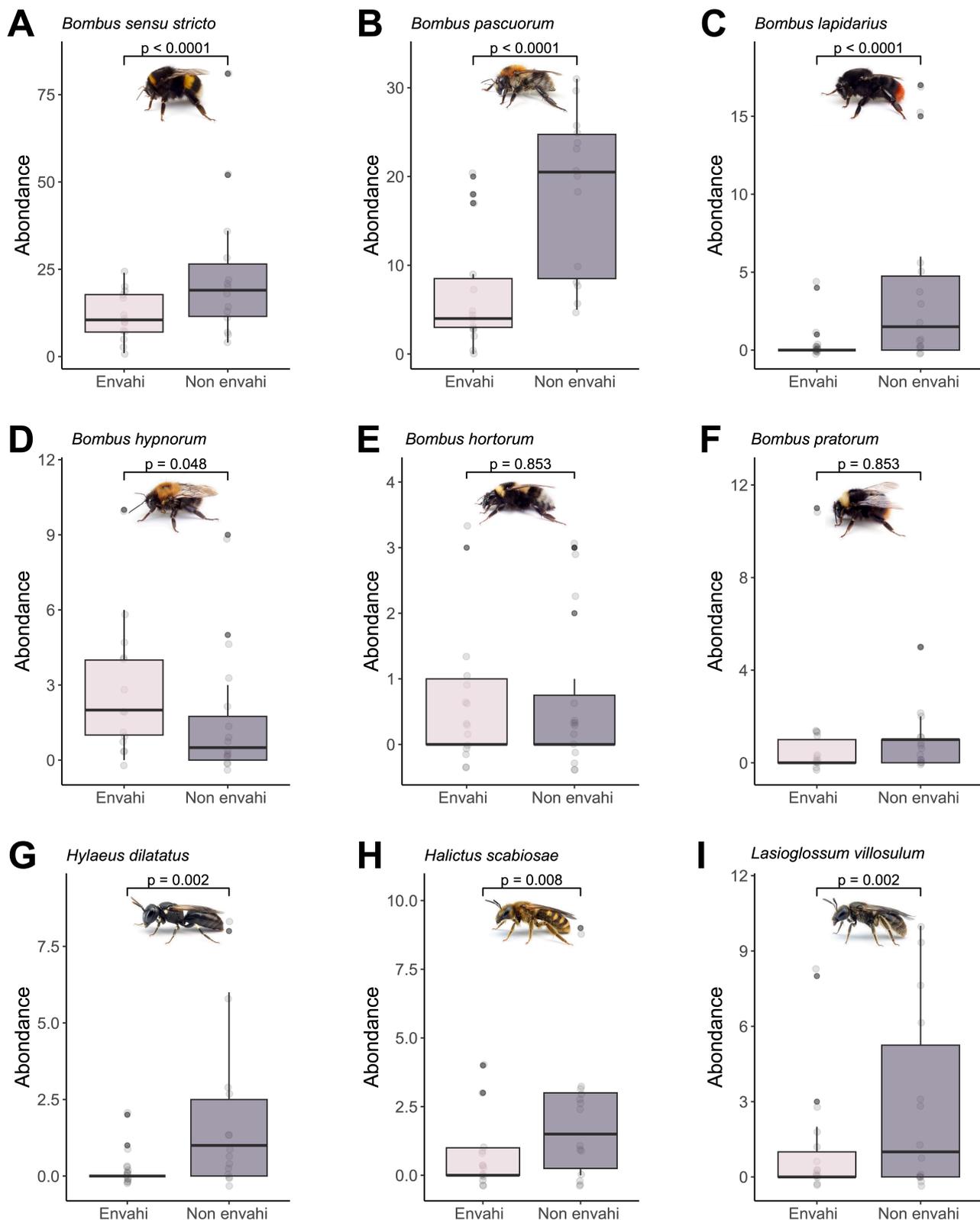


Fig. 15 : Influence de l'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur les espèces d'abeilles dominantes des terrils du Hainaut. Effet de l'invasion sur l'abondance de (A) le sous-genre des *Bombus sensu stricto*, (B) *Bombus pascuorum*, (C) *Bombus lapidarius*, (D) *Bombus hypnorum*, (E) *Bombus hortorum*, (F) *Bombus pratorum*, (G) *Hylaeus dilatatus*, (H) *Halictus scabiosae*, (I) *Lasioglossum villosulum*. Les sites envahis regroupent les sites avec présence de *B. davidii*, tandis que les sites non envahis regroupent ceux sans présence de *B. davidii*, pour les 14 terrils. Les *p-values* indiquées sont issues des GLMMs. (Photos : © Michael & Mandy Fritzsche *Apidarium*)

3. Impact sur les traits fonctionnels

3.1. Traits fonctionnels des espèces florales

Les traits fonctionnels utilisés pour explorer l'effet de l'invasion de *B. davidii* sur la richesse fonctionnelle des espèces sont le ratio entre les individus à symétrie bilatérale et radiale, la richesse des couleurs florales, l'étendue de la profondeur et de la largeur de la corolle, l'étendue du ratio P/L. L'invasion a un effet significatif sur la richesse fonctionnelle avec une diminution de la richesse sur les sites envahis (Fig. 16A ; Tab. S10). Le gradient d'invasion n'a pas eu d'effet significatif sur le ratio entre les individus à symétrie bilatérale et radiale, ni sur l'étendue de la largeur de la corolle et du ratio P/L (Fig. 16B, E, F ; Tab. S11). La richesse des couleurs et l'étendue de la profondeur de la corolle, quant à elles, diminuent significativement le long du gradient d'invasion (Fig. 16C, D ; Tab. S11).

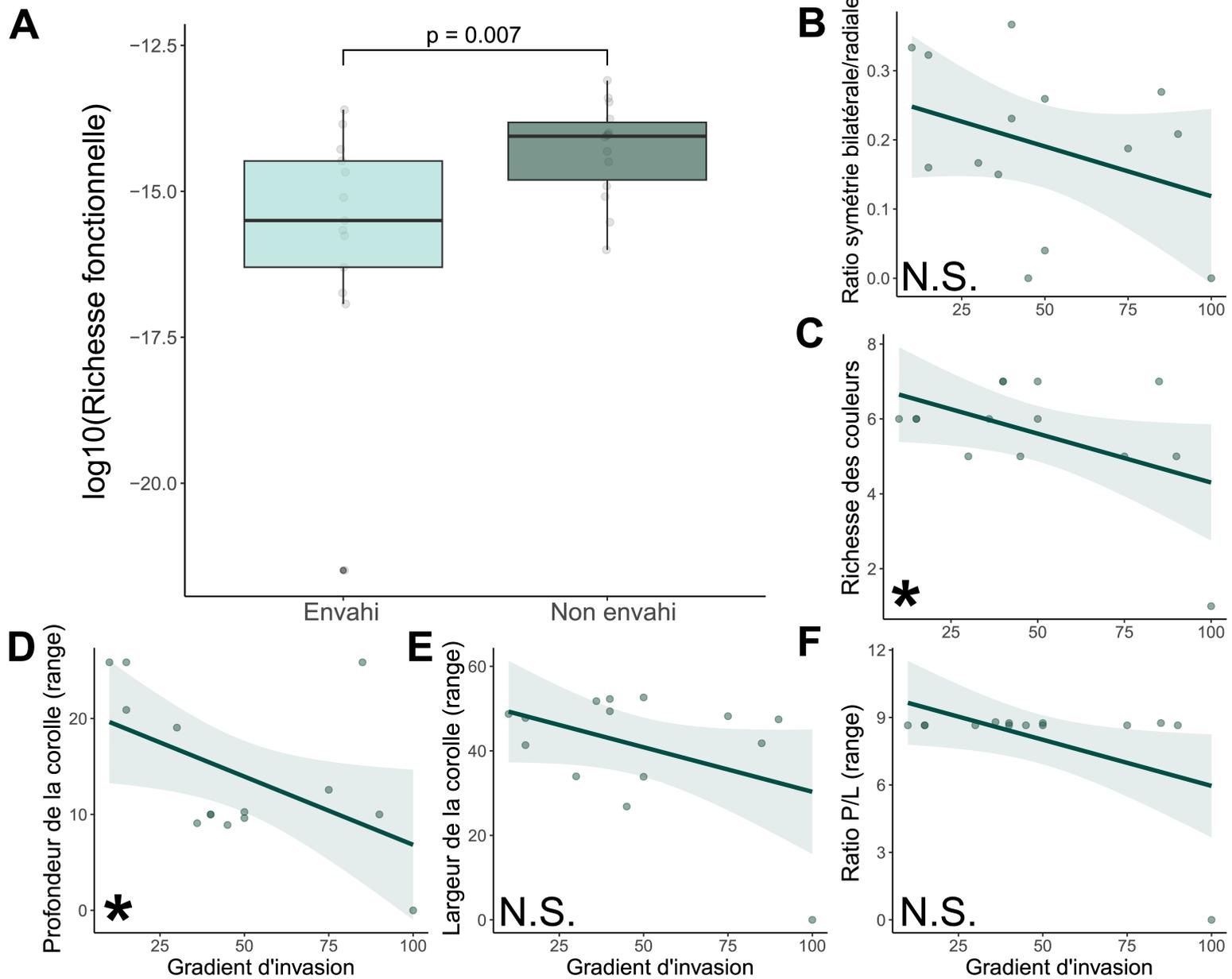


Fig. 16 : Influence de l'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur les traits fonctionnels des espèces florales des terrils du Hainaut. (A) Effet de l'invasion sur la richesse fonctionnelle. Les sites envahis regroupent les sites avec présence de *B. davidii*, tandis que les sites non envahis regroupent ceux sans présence de *B. davidii*, pour les 14 terrils. Les *p*-values indiquées sont issues des GLMMs. (B-F) Effet du gradient d'invasion sur le ratio entre les individus à symétrie bilatérale et radiale, la richesse des couleurs, l'étendue de la profondeur de la corolle (mm), l'étendue de la largeur de la corolle (mm) et l'étendue du ratio P/L. Le gradient d'invasion correspond au pourcentage de recouvrement par *B. davidii* de chaque site. La significativité des résultats issus des GLMs est annotée par «*» indiquant une *p*-value entre 0,01 et 0,05 et « N.S. » indiquant que la *p*-value est non significative.

3.2. Description des traits fonctionnels des abeilles

Les traits des abeilles recensées durant ce mémoire sont le lectisme, l'ITD, la longueur de la langue, l'indice de pilosité et le mode de vie (Tab. S12). (i) Les abeilles collectées sont majoritairement

généralistes (polylectiques) avec 72 abeilles contre 20 abeilles spécialistes (oligolectiques ou monolectiques ; Tab. S12). (ii) Parmi les espèces collectées, *Hylaeus brevicornis* (Nylander, 1852) présente le plus faible ITD (0,98 mm), ainsi que la langue la plus courte (0,84 mm). À l’opposé, *Xylocopa violacea* (Linnaeus, 1758) présente le plus grand ITD (6,67 mm), ainsi que la langue la plus longue (13,17 mm ; Tab. S12). (iii) L’indice de pilosité varie de 10,77 chez *Hylaeus pictipes* (Nylander, 1852) à 580,2 chez *B. hypnorum* (Tab. S12). (iv) Concernant le mode de vie, la majorité des espèces collectées sont solitaires avec 70 espèces d’abeilles contre 15 espèces d’abeilles eusociales et sept espèces d’abeilles parasites (Tab. S12).

3.3. Traits fonctionnels des abeilles

Les traits fonctionnels utilisés pour explorer l’effet de l’invasion de *B. davidii* sur la richesse fonctionnelle des abeilles sont le lectisme, l’ITD, la longueur de la langue, l’indice de pilosité et le mode de vie (Tab. S12). L’invasion a un effet significatif sur la richesse fonctionnelle avec une diminution de la richesse sur les sites envahis (Fig. 17A ; Tab. S13). Cette diminution suit significativement le gradient d’invasion. En effet, plus le site est envahi, plus l’écart de richesse est grand (Fig. 17B ; Tab. S13).

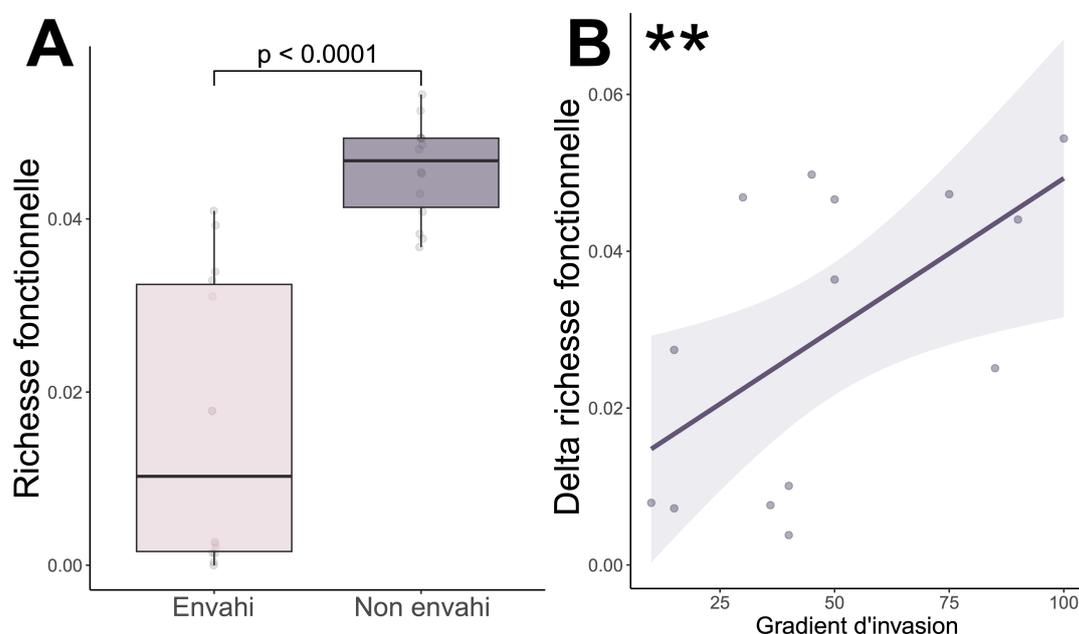


Fig. 17 : Influence de l’invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur la richesse fonctionnelle des abeilles présentes sur les terrils du Hainaut. (A) Effet de l’invasion sur la richesse fonctionnelle. Les sites envahis regroupent les sites avec présence de *B. davidii*, tandis que les sites non envahis regroupent ceux sans présence de *B. davidii*, pour les 14 terrils. Les p -values indiquées sont issues des GLMMs. (B) Effet du gradient d’invasion sur le delta de la richesse fonctionnelle. Le gradient d’invasion correspond au pourcentage de recouvrement par *B. davidii* de chaque site. La significativité des résultats issus des GLMs est annotée par “**” indiquant une p -value entre 0,001 et 0,01.

L'invasion a un effet significatif sur chaque trait avec une augmentation de l'ITD moyen, de la longueur de la langue moyenne, de l'indice de pilosité moyen et une diminution de la proportion d'individus spécialistes (Fig. S1 ; Tab. S14). Une corrélation entre le pourcentage de *Bombus* spp. et de *B. davidii* est trouvée (Tab. S15). Une seconde analyse est faite sans *Bombus* spp. afin de ne pas biaiser l'analyse avec les traits spécifiques à ces espèces. L'invasion n'a pas d'effet significatif sur l'ITD moyen, la largeur de la langue moyenne et l'indice de pilosité moyen des abeilles hors *Bombus* spp. (Fig. 18A, B, C ; Tab. S16). Cependant, la proportion d'individus spécialistes montre, quant à elle, une diminution significative sur les sites envahis des abeilles hors *Bombus* spp. (Fig. 18D ; Tab. S16).

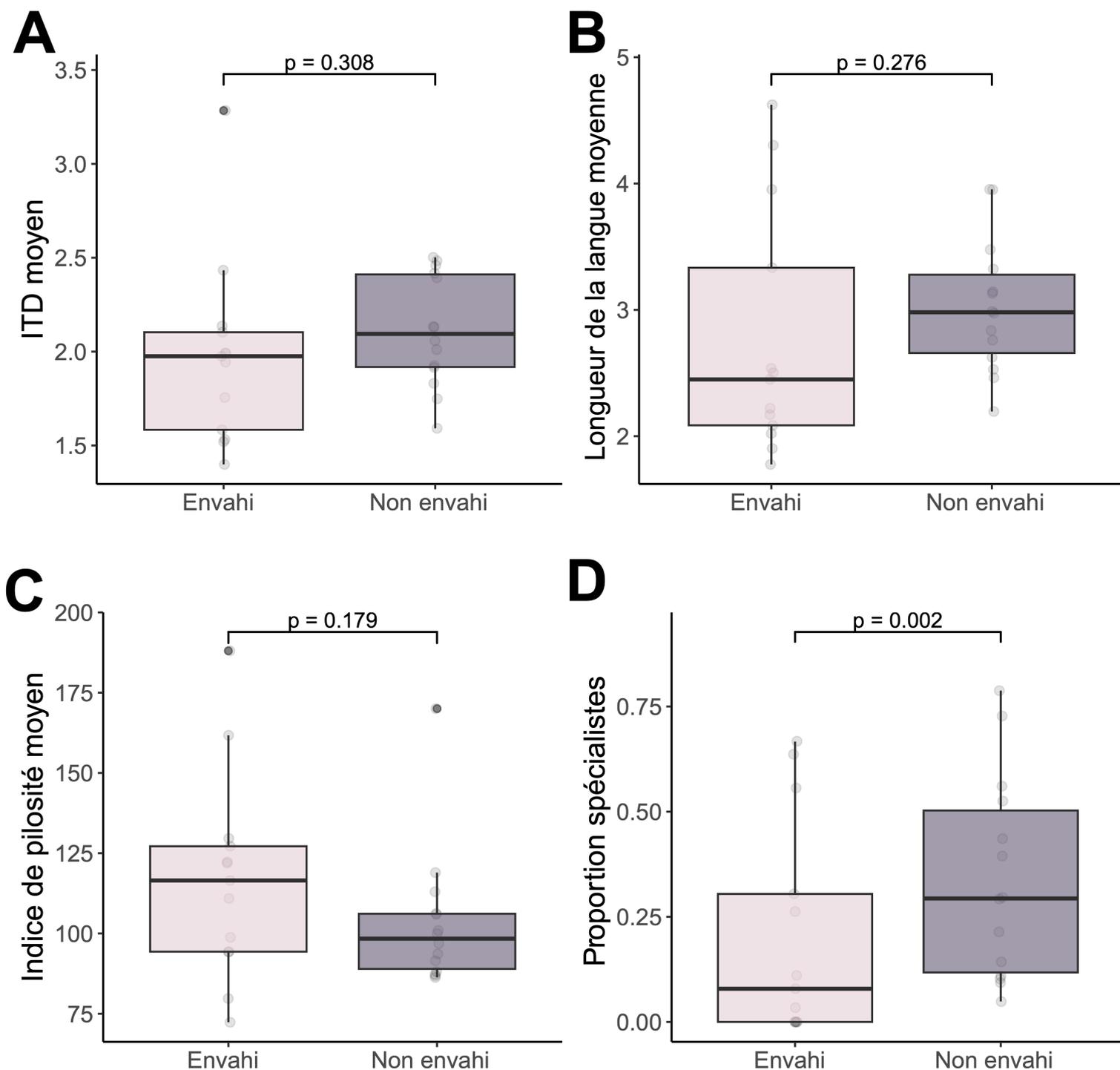


Fig. 18 : Influence de l'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur les traits fonctionnels des abeilles présentes sur les terrils du Hainaut, en dehors des espèces du genre *Bombus*. Effet de l'invasion sur (A) l'ITD moyen (mm), (B) la longueur de la langue moyenne (mm), (C) l'indice de pilosité moyen (densité moyenne de la pilosité x longueur moyenne des soies) et (D) la proportion d'individus spécialistes. Les sites envahis regroupent les sites avec présence de *B. davidii*, tandis que les sites non envahis regroupent ceux sans présence de *B. davidii*, pour les 14 terrils. Les *p-values* indiquées sont issues des GLMMs.

V. Discussion

1. Impact sur les espèces florales

1.1. Impact sur l'abondance et la richesse spécifique

La présence de *Buddleja davidii* a entraîné des impacts négatifs significatifs sur la communauté florale, se traduisant par une diminution de la richesse spécifique, de l'abondance des unités florales et de l'indice de Shannon. Des résultats similaires ont été constatés le long des rivières de Toscane (Italie) avec une réduction de l'indice de Shannon (Gasperini *et al.*, 2020). Cependant, une seconde étude, dans les plaines fluviales de Nouvelle-Zélande, n'a relevé aucun effet sur la végétation (Bellingham *et al.*, 2005). Cette différence de résultats peut être expliquée par l'avancée de l'invasion. En effet, l'étude menée sur les plaines fluviales néo-zélandaises s'est basée uniquement sur des sites avec un gradient de *B. davidii* allant jusqu'à 50 %, contrairement à celle réalisée le long des rivières italiennes qui a inclus des sites atteignant jusqu'à 80 % d'invasion (Bellingham *et al.*, 2005 ; Gasperini *et al.*, 2020). Cette différence peut expliquer l'absence d'impact de *B. davidii* dans les plaines fluviales néo-zélandaises, car l'effet de *B. davidii* est réduit en début d'invasion, mais augmente à mesure que l'invasion progresse. Cet effet est constaté dans l'analyse de ce mémoire. La richesse spécifique diminue avec l'augmentation de la couverture de *B. davidii*. Cette diminution est illustrée par l'augmentation du delta en parallèle de l'augmentation du gradient d'invasion. La flore des sites faiblement envahis par *B. davidii* est donc peu affectée par sa présence. Cependant, en raison de la forte capacité de dispersion de *B. davidii*, les sites actuellement peu envahis risquent d'être rapidement colonisés, ce qui entraînera une nette diminution de la richesse spécifique des plantes (Ebeling *et al.*, 2008). Contrairement à la richesse spécifique, le gradient d'invasion n'affecte pas l'abondance florale totale, l'abondance florale hors *B. davidii* et l'indice de Shannon total. Plusieurs facteurs peuvent expliquer l'absence d'effet significatif du gradient d'invasion sur l'abondance florale et l'indice de Shannon. (i) *Buddleja davidii* est la deuxième espèce avec le plus grand nombre d'unités florales retrouvées sur les sites échantillonnés après *Daucus carota*. Elle augmente donc l'abondance d'unités florales dans les sites envahis. (ii) Certaines plantes sont favorisées par la présence de *B. davidii* (e.g., *Melilotus albus*, *Myosotis arvensis* et *Rubus* spp.) et remplacent ainsi l'abondance florale des espèces disparues.

1.2. Impact sur les espèces dominantes

Les espèces affectées négativement par la présence de *B. davidii* sont des espèces de milieu ouvert à semi-ouvert. Ces plantes ont donc besoin de lumière afin de se développer. Ceci est en accord avec de précédentes études portant sur l'invasion de certaines espèces d'arbustes. La majorité des plantes en déclin sur les sites envahis se retrouve dans des habitats ouverts et perturbés (*e.g.*, prairie, bord des routes, lisière de forêt ou pelouse ; Lamborn & Ollerton, 2000 ; Clements *et al.*, 2004 ; Leiss & Klinkhamer, 2005 ; Mix *et al.*, 2006 ; Isermann, 2008 ; Smith *et al.*, 2009 ; Tomić *et al.*, 2009 ; Katayama & Suzuki, 2011 ; van de Voorde *et al.*, 2012 ; Pedrotti, 2015 ; de Jong *et al.*, 2016 ; Hou *et al.*, 2019 ; Konieczny & Ślęzak, 2019 ; Mascaro *et al.*, 2021 ; Shota & Fumio, 2021 ; Hao *et al.*, 2024 ; Quaglini *et al.*, 2024 ; Abraham *et al.*, 2025). Les espèces qui prospèrent avec l'invasion de *B. davidii* sont également des espèces de milieux ouverts et perturbés. Cependant, contrairement aux plantes en déclin sur les sites envahis, celles-ci sont capables de prospérer dans des milieux en cours de fermeture (Hsu *et al.*, 2002 ; Stránská, 2004 ; Arnold *et al.*, 2009 ; Graham & Woodhead, 2010 ; Kim *et al.*, 2018 ; Pungar *et al.*, 2021 ; Sedláčková *et al.*, 2025). En effet, ces espèces s'établissent dans les trouées où la lumière est disponible (Stránská, 2004). De plus, une baisse de compétition est créée par la diminution de la richesse spécifique des espèces florales. Les plantes capables de prospérer dans le milieu envahi pourraient profiter de cette baisse de compétition pour prospérer ou gagner en abondance (Tsai *et al.*, 2018). *Buddleja davidii* a la capacité de former des fourrés denses à lumière filtrante, mais également d'enrichir le sol en phosphore, azote et matière organique, défavorisant ainsi certaines plantes au profit d'autres (Bellingham *et al.*, 2005). Ce phénomène a déjà été noté avec l'établissement de certains arbustes qui monopolisent la lumière, provoquant dès lors une réduction de l'abondance des plantes de milieux ouverts (*e.g.*, *Rosa rugosa* et *Hippophae rhamnoides* ; Isermann, 2008). La diminution de la richesse spécifique en plantes réduit la diversité florale disponible pour les abeilles, ce qui impacte particulièrement les abeilles généralistes pollinisatrices, les espèces communes et menace les espèces rares (Chi & Molano-Flores, 2015 ; Sutter *et al.*, 2017 ; Mathiasson & Rehan, 2020). De plus, les plantes affectées par *B. davidii* sont des plantes fortement attrayantes pour les abeilles et qui soutiennent une grande diversité d'espèces sauvages. Par exemple, *Echium vulgare*, *Trifolium* spp., *Taraxacum* spp., *Lotus corniculatus* et *D. carota* sont particulièrement importantes pour les abeilles sauvages, notamment les oligolectiques (Kuppler *et al.*, 2023). Ce changement dans les communautés de plantes influence également les espèces d'abeilles, en raison du mutualisme qui lie ces deux groupes (Aizen *et al.*, 2008 ; révisé par Nepi *et al.*, 2018).

2. Impact sur les espèces d'abeilles

2.1. Impact sur l'abondance et la richesse spécifique

Une diminution de l'abondance, de la richesse spécifique et de l'indice de Shannon est constatée sur les sites envahis en comparaison aux sites non envahis. Les caractéristiques écologiques de *B. davidii* et l'impact sur les plantes peuvent expliquer cette diminution (Nienhuis *et al.*, 2009 ; révisé par Stout & Morales, 2009 ; Rafferty & Ives, 2011 ; Rojas-Nossa & Calviño-Cancela, 2020). (i) Les effets des plantes exotiques invasives sur les abeilles sont très différents selon les caractéristiques écologiques de l'espèce. En effet, lors d'une étude réalisée sur la plante exotique invasive *Impatiens glandulifera*, la richesse spécifique et l'abondance des abeilles sauvages n'étaient pas significativement affectées. En outre, une plus grande abondance de *Bombus* spp. avait été répertoriée sur les sites envahis (Nienhuis *et al.*, 2009). Ce plus faible impact d'*I. glandulifera* peut être expliqué par son pouvoir attractif pour une grande diversité d'abeilles sauvages, particulièrement pour les *Bombus* spp., dû à son nectar riche en sucre, sa symétrie bilatérale, sa visibilité et sa période de floraison tardive (Nienhuis *et al.*, 2009). Le taux de visite plus élevé est également constaté dans le cas de la plante exotique invasive *Senecio inaequidens*, une plante exotique invasive qui fleurit, également, en fin de saison. Cette augmentation s'explique par la diminution de l'abondance florale à cette saison (Heneberg *et al.*, 2025). Or, *B. davidii* n'attire pas une grande diversité d'abeilles sauvages, mais est majoritairement visitée par *Bombus* spp. et *Apis mellifera* (Ebeling *et al.*, 2012). Cette plus faible attractivité est expliquée par des traits fonctionnels moins attrayants pour les abeilles sauvages, comme une plus faible concentration de sucre dans le nectar, ou une floraison moins tardive (juillet – août) donnant la possibilité aux abeilles de visiter une plus grande diversité de fleurs (Nienhuis *et al.*, 2009 ; Chen *et al.*, 2014). (ii) Cette réduction est également directement liée à la réduction de la richesse spécifique en plantes autres que *B. davidii* (révisé par Stout & Morales, 2009). De plus, la majorité des plantes favorisées par la présence de *B. davidii* sont visitées par une diversité restreinte d'abeilles (Nichols *et al.*, 2019 ; Wignall *et al.*, 2020 ; Kuppler *et al.*, 2023). Par exemple, *M. arvensis* est visitée par une faible diversité d'abeilles sauvages, tandis que *M. albus* est visité par une diversité moyenne d'espèces d'abeilles sauvages (Nichols *et al.*, 2019 ; Kuppler *et al.*, 2023). Les *Rubus* spp. sont, quant à eux, visités majoritairement par *A. mellifera* et *Bombus* spp., tout comme *B. davidii* (Ebeling *et al.*, 2012 ; Wignall *et al.*, 2020). Or, certaines espèces en diminution dans les sites envahis attirent une grande diversité d'espèces d'abeilles sauvages (*e.g.*, *E. vulgare*, *Hypochaeris radicata*, *Picris hieracioides*, *Taraxacum* spp. et *Tanacetum vulgare* ; Kuppler *et al.*, 2023). (iii) Enfin, au-delà des impacts sur

les ressources alimentaires, *B. davidii* a également pu affecter la disponibilité des sites de nidification des abeilles sauvages. Cet effet a déjà été étudié dans le cas de la plante exotique invasive *Rhododendron ponticum*. Son invasion a eu pour effet l'élimination des micro-habitats nécessaires à la nidification de certaines espèces d'abeilles (révisé par Stout & Morales, 2009). À l'instar de *R. ponticum*, *B. davidii* est un arbuste exotique invasif qui modifie le paysage et peut affecter négativement les sites de nidification des abeilles via des changements dans l'humidité, la température ou encore les caractéristiques du sol (Erfmeier & Bruelheide, 2004 ; révisé par Antoine & Forrest, 2021).

2.2. Impact sur les espèces dominantes

Contrairement à ce qui était attendu, certaines espèces de *Bombus* spp. sont moins présentes sur les sites envahis que sur les sites non envahis, tandis que d'autres sont favorisées par cette invasion. (i) Cette diminution peut être expliquée par la qualité des ressources florales, en particulier par le ratio P/L du pollen. En effet, le pollen recherché par les bourdons est souvent plus riche en protéines qu'en lipides. Cependant, cette préférence varie en fonction de l'espèce étudiée, ce qui peut expliquer l'abondance plus élevée de certaines espèces de *Bombus* spp. sur les sites non envahis par rapport aux sites envahis. Par exemple, *Bombus terrestris* (Linnaeus, 1758), qui appartient au sous-genre des *Bombus sensu stricto*, a un ratio P/L préférentiel de 14. Il est donc poussé à visiter des plantes dont le pollen possède un ratio P/L compris entre cinq et 10 (Vaudo *et al.*, 2016). Cependant, le pollen de *B. davidii*, de *M. albus* et de *Rubus* spp., des plantes favorisées sur les sites envahis, présente un ratio P/L relativement faible (respectivement 0,8 ; 3,84 et 1,75). Leurs qualités nutritionnelles sont donc moindres pour *B. terrestris*, comparées à celles des plantes en déclin sur ces mêmes sites (Vaudo *et al.*, 2020 ; Vaudo *et al.*, 2024). De plus, certaines espèces d'abeilles recherchent des milieux avec une richesse spécifique élevée pour diversifier leurs ressources florales et maintenir une alimentation équilibrée (Kaluza *et al.*, 2017). La diminution de ces espèces pourrait provoquer une forte réduction de la capacité de pollinisation sur les terrils. Effectivement, les espèces du sous-genre *B. sensu stricto* et *Bombus pascuorum* sont les abeilles les plus collectées dans notre échantillonnage, avec 497 et 350 spécimens, soit 47,2 % du total des abeilles collectées. (ii) *Bombus hypnorum* a été favorisée par la présence de *B. davidii* tandis que *Bombus hortorum* et *Bombus pratorum* n'ont pas été significativement impactés par la présence de *B. davidii*. Plusieurs facteurs peuvent expliquer que ces espèces soient, soit favorisées, soit peu affectées par l'invasion (Carvell, 2002 ; Connop *et al.*, 2010 ; Crowther *et al.*, 2014 ; Vaudo *et al.*, 2020 ; Vaudo *et al.*, 2024). (i) *Bombus hypnorum* a une préférence pour les milieux boisés, ce qui explique sa plus grande

abondance dans les milieux envahis (Crowther *et al.*, 2014). (ii) Une préférence alimentaire pour les plantes présentes sur les sites envahis peut également constituer un facteur favorable pour certaines abeilles. En effet, certains *Bombus* spp. ont une préférence pour des espèces de plantes dont le ratio P/L est plus faible que le ratio préférentiel de *B. terrestris* (Crowther *et al.*, 2014 ; Vaudo *et al.*, 2020 ; Vaudo *et al.*, 2024). Par exemple, *B. hypnorum* a une préférence pour *Crataegus monogyna* (Jacq., 1775) et pour *Prunus serotina* (Ehrh., 1788). Or le ratio P/L est de 4,31 pour *C. monogyna* et de 0,59 pour *Prunus* spp. (L., 1753 ; Crowther *et al.*, 2014 ; Vaudo *et al.*, 2020 ; Vaudo *et al.*, 2024). (iii) Une préférence marquée pour les fleurs à corolles longues peut expliquer l'absence d'impact de *B. davidii*. En effet, les abeilles du genre *Bombus* ont une longue langue qui permet un accès plus efficace au nectar dans les fleurs à corolles longues (*e.g.*, *B. davidii* ; Carvell, 2002). (iv) Enfin, certaines espèces très généralistes semblent capables d'inclure l'espèce exotique invasive ou les espèces favorisées par l'invasion dans leur régime alimentaire. Ce phénomène a déjà été observé avec *A. mellifera* ou encore *B. terrestris* (révisé par Stout & Morales, 2009 ; Connop *et al.*, 2010 ; Drossart *et al.*, 2017).

Pour les autres genres, la diminution d'abondance dans les sites envahis est majoritairement expliquée par les préférences alimentaires. Les abeilles négativement affectées par *B. davidii* sont majoritairement oligolectiques ou polylectiques avec une préférence marquée pour certaines familles de plantes. Par opposition, les abeilles peu impactées sont toutes strictement polylectiques (Scheuchl & Willner, 2016 ; Wood *et al.*, 2016 ; Zaninotto *et al.*, 2023). (i) *Colletes daviesanus* est une abeille spécialiste des Asteraceae ayant donc plus de ressources alimentaires sur les sites non envahis (Mueller & Kuhlmann, 2008 ; Wood *et al.*, 2016). (ii) *Lasioglossum villosulum* est largement oligolectique sur Asteraceae (Wood *et al.*, 2016). (iii) Pour *Halictus scabiosae* et *Lasioglossum leucozonium*, ces abeilles sont polylectiques mais ont une grande préférence pour les Asteraceae (Fortunato & Zandigiaco, 2012 ; Wood *et al.*, 2016). Cependant, bien que *Lasioglossum pauxillum* et *Hylaeus dilatatus* soient polylectiques au sens strict, elles sont plus abondantes sur les sites non envahis (Wood *et al.*, 2016 ; Müller, 2023). Tout comme pour les *Bombus* spp., la diminution de l'abondance de ces espèces pourrait s'expliquer par une qualité de pollen plus appropriée et une richesse spécifique plus élevée sur les sites non envahis en comparaison aux sites envahis. Ces abeilles semblent donc gérer plus efficacement leurs besoins alimentaires sur les sites non envahis (Kaluza *et al.*, 2017 ; Vaudo *et al.*, 2024). Ces changements de communautés ne semblent pas aléatoires, mais semblent plutôt liés à des traits fonctionnels qui influencent la capacité des plantes et des abeilles à s'adapter aux environnements envahis.

3. Impact sur les traits fonctionnels

3.1. Traits fonctionnels des espèces florales

Comme attendu, la présence de *B. davidii* a entraîné une diminution de la richesse fonctionnelle des espèces florales (Petchey & Gaston, 2002 ; Dalerum *et al.*, 2012 ; Kovács-Hostyánszki *et al.*, 2022). En effet, la réduction de la richesse fonctionnelle est provoquée généralement par une diminution de la richesse spécifique qui est influencée par la présence d'espèces dominantes compétitives (Petchey & Gaston, 2002 ; Creed *et al.*, 2009 ; Dalerum *et al.*, 2012). De manière plus précise, *B. davidii* a montré un effet significatif sur l'étendue de la profondeur des corolles et la richesse des couleurs. (i) Une homogénéisation de la profondeur des corolles est observée, et cette homogénéisation est d'autant plus élevée que le gradient d'invasion l'est également. Une sélection de traits fonctionnels similaires ou opposés a déjà été constatée dans de précédentes études (révisé par Bjercknes *et al.*, 2007). Dans le cas de *B. davidii*, une sélection de profondeur de corolle similaire à la plante exotique invasive est constatée chez les autres espèces florales. Cette sélection permet à la même communauté de pollinisateurs de polliniser à la fois *B. davidii* et les espèces natives (Mallinger & Prasifka, 2017 ; Laha *et al.*, 2020 ; Brunet *et al.*, 2021). (ii) La richesse des couleurs décroît avec le gradient d'invasion de *B. davidii* à cause de la réduction de la richesse spécifique. En effet, une corrélation entre la richesse des couleurs et la richesse spécifique a déjà été constatée dans le cadre d'intensification agricole (Binkenstein *et al.*, 2013). L'invasion n'a, cependant, pas eu d'effet significatif sur le ratio entre le nombre d'individus à symétrie bilatérale et radiale, l'étendue de largeur de la corolle et l'étendue du ratio P/L. Ces traits ne semblent pas subir de pression de sélection par *B. davidii*. Cette absence de pression de sélection est peut-être due à un comportement généraliste des abeilles favorisées par la présence du *B. davidii* pour ces traits fonctionnels. En effet, certaines abeilles n'ont pas de préférence spécifique pour un trait fonctionnel (*e.g.*, *Osmia bicornis* visite les fleurs indépendamment de leurs couleurs), tandis que d'autres sont plus spécialisées (*e.g.*, *Lasioglossum villosulum* préfère les fleurs jaunes ; Heuel *et al.*, 2024). Ces changements dans les traits fonctionnels des espèces florales impactent également les traits fonctionnels des abeilles (Johnson & Anderson, 2010).

3.2. Traits fonctionnels des abeilles

La présence de *B. davidii* a provoqué une réduction de la richesse fonctionnelle des abeilles sur les sites envahis. Cette réduction est associée à l'augmentation progressive du gradient d'invasion de *B. davidii*. Elle peut être expliquée par deux facteurs. (i) Tout comme les traits fonctionnels des

plantes, la richesse spécifique et la richesse fonctionnelle sont généralement liées, ce qui engendre une réduction de la richesse fonctionnelle par la réduction de la richesse spécifique (Dalerum *et al.*, 2012). Cette diminution se manifeste par une baisse progressive de la richesse fonctionnelle, qui suit de près la réduction de la richesse spécifique, parallèlement à l'intensification du gradient d'invasion. (ii) La composition des communautés joue un rôle essentiel dans la richesse fonctionnelle. Quand certaines espèces dominent dans un milieu, une réduction de cette richesse peut avoir lieu en raison de la similarité des traits fonctionnels de ces espèces (Petchey & Gaston, 2002). Or, la proportion de *Bombus* spp. est corrélée à la présence de *B. davidii* et les traits fonctionnels totaux sont influencés par les traits des *Bombus* spp., ce qui peut suggérer leur dominance dans les milieux envahis. Cette dominance pourrait ainsi conduire à une homogénéisation des traits au sein de la communauté et à une réduction de la richesse fonctionnelle. Cette réduction serait donc causée par un genre surreprésenté.

En enlevant le genre *Bombus* de l'analyse, seule la proportion d'individus spécialistes a été affectée par la présence de *B. davidii*. Effectivement, la proportion d'individus spécialistes a significativement diminué, tandis que l'ITD moyen, la longueur de la langue moyenne et l'indice de pilosité moyen n'ont pas été affectés significativement par l'invasion de *B. davidii*. (i) La diminution de la proportion d'individus spécialistes coïncide avec la diminution de la richesse spécifique en espèces florales. Ce mécanisme a déjà été constaté, notamment dans des cas de perturbations anthropiques, mais également lors de processus naturels de fermeture du milieu. Une baisse massive de la diversité florale peut mener au déclin et à la disparition des abeilles spécialistes de ces milieux (Grundel *et al.*, 2010 ; Muñoz-Urias *et al.*, 2025). En effet, certaines familles de plantes ayant disparu des zones urbaines ou fermées sont des ressources clés pour certaines abeilles oligolectiques (Grundel *et al.*, 2010 ; Muñoz-Urias *et al.*, 2025). (ii) Contrairement à ce qui était attendu, *B. davidii* n'a pas eu d'effet sur l'ITD moyen et sur la longueur de la langue moyenne. Étant donné la corolle profonde du *B. davidii*, les grandes abeilles à longues langues sont plus avantagées que les petites abeilles à langues courtes pour collecter le nectar (Szigeti *et al.*, 2023). Un phénomène de sélection des ressources florales moins exploitées par *Bombus* spp. pourrait expliquer cette absence d'effet. Vu que le genre *Bombus* est majoritaire sur les sites envahis, les autres abeilles se concentrent sur les ressources florales moins exploitées afin d'éviter la compétition. Or, les fleurs à corolles courtes sont peu visitées par les *Bombus* spp., ce qui rend leurs ressources accessibles aussi bien aux abeilles grandes à langue longue qu'aux abeilles petites à langue courte (Fründ *et al.*, 2013). (iii) Le changement des communautés végétales n'a pas affecté la pilosité des abeilles. L'efficacité de la pollinisation des abeilles hors *Bombus* spp. ne semble donc pas avoir été affectée

par l'invasion (Phillips *et al.*, 2018 ; Khan & Liu, 2022 ; Roquer-Beni *et al.*, 2022). Ces changements de traits pourraient engendrer un décalage entre les espèces florales et leurs pollinisateurs.

3.3. Mismatch fonctionnel

Lorsque l'on considère toutes les abeilles, une sélection de celles à langues longues a été constatée sur les sites envahis. Cette sélection est causée par la présence massive du genre *Bombus*, qui domine au détriment des autres espèces. La surreprésentation des *Bombus* spp. conduit à une sélection de corolles profondes similaires à celles de *B. davidii*. En effet, les fleurs à corolle longue sont favorisées par les grandes abeilles, car leurs morphologies sont adaptées à l'exploitation des ressources florales de ces fleurs (Theodorou *et al.*, 2020). Cette homogénéisation peut être également expliquée par la diminution des espèces florales à corolles courtes. Celles-ci sont doublement affectées (i) par la compétition pour les ressources avec *B. davidii* et (ii) par la perte de leurs pollinisateurs (Isermann, 2008). En parallèle, à l'exception des *Bombus* spp., la taille des langues des abeilles solitaires n'est pas significativement différente entre les sites envahis et non envahis. Cela pourrait provoquer un mismatch fonctionnel entre les espèces florales et les espèces d'abeilles sauvages en dehors des *Bombus* spp.. Effectivement, ces espèces pourraient être incapables d'accéder efficacement aux ressources florales des sites envahis (Barrios *et al.*, 2016 ; Laha *et al.*, 2020 ; Szigeti *et al.*, 2023).

4. Perspectives

La compréhension des effets de *B. davidii* est cruciale pour la protection des abeilles. En effet, elle peut permettre son inscription dans la liste des espèces exotiques envahissantes préoccupantes au niveau de l'Union européenne. Cette inscription assure la mise en place d'actions de gestion et de prévention afin de réguler les espèces exotiques invasives (EU Commission, 2016 ; EU Commission, 2017 ; Tollington *et al.*, 2017 ; Tsiamis *et al.*, 2017 ; EU Commission, 2018 ; Roy *et al.*, 2020 ; EU Commission, 2022). Cependant, seules 88 espèces exotiques invasives sont strictement régulées par l'Union européenne alors qu'environ 11 000 espèces exotiques invasives sont répertoriées en Europe (EU Commission, 2016 ; EU Commission, 2017 ; EU Commission, 2018 ; Roy *et al.*, 2020 ; EU Commission, 2022). Des mesures de gestion par éradication, suppression agressive (*i.e.*, réduction de la population d'au moins 90 %, sans nécessairement l'éliminer dans la totalité) ou contrôle des populations ont déjà montré leur efficacité dans 69 % des cas (révisé par Prior *et al.*, 2018). Or les terrils sont des refuges pour les espèces rares et menacées

(Castiau *et al.*, 2012). En effet, au cours de l'échantillonnage, neuf espèces d'abeilles de la liste rouge des abeilles de Belgique ont été collectées : deux espèces en danger critique d'extinction (*e.g.*, *Andrena curvungula* (Thomson, 1870) et *Coelioxys afer* (Lepeletier, 1841)), deux espèces en danger (*e.g.*, *Anthophora retusa* (Linnaeus, 1758) et *Eucera nigrescens* (Latreille, 1802)) et enfin, cinq espèces vulnérables (*e.g.*, *Bombus campestris*, *Chelostoma distinctum* (Stöckert, 1929), *Hoplitis claviventris* (Thomson, 1872), *Megachile alpicola* (Alfken, 1924) et *Stelis ornatula* (Klug, 1808 ; Drossart *et al.*, 2019). La mise en place de mesures de conservation permettrait de préserver ces habitats riches en espèces menacées et particulièrement sensibles à l'établissement des plantes exotiques invasives (Castiau *et al.*, 2012 ; Woch *et al.*, 2013 ; Drossart *et al.*, 2019 ; Valisena, 2022 ; Bakr *et al.*, 2024).

VI. Conclusion

Ce mémoire a permis d'améliorer la compréhension des effets de la plante exotique invasive *Buddleja davidii* via l'étude de son effet sur les espèces florales, les abeilles sauvages et leurs traits fonctionnels. Des effets négatifs sur la flore et la faune des terrils ont été mis en évidence : (i) la richesse spécifique des espèces florales diminue sous l'effet de *B. davidii*, et cette diminution s'intensifie avec l'augmentation du gradient d'invasion ; (ii) l'abondance et la richesse spécifique des abeilles diminuent significativement avec le gradient d'invasion ; (iii) les richesses fonctionnelles des espèces florales et des abeilles diminuent significativement avec l'invasion ; (iv) les abeilles spécialistes sont les plus affectées par celle-ci.

Ces résultats soulignent l'importance d'une gestion active des milieux envahis par *B. davidii* dans une optique de conservation des communautés d'abeilles sauvages. Cela est d'autant plus crucial pour les espèces classées comme vulnérables, en danger ou en danger critique d'extinction sur la liste rouge de Belgique. En effet, celles-ci sont présentes dans des milieux propices à l'établissement d'espèces exotiques invasives comme les terrils.

VII. Références

-A-

- Abraham, T., Abraham, T., & Thomas, S. (2025). Dandelion (*Taraxacum officinale*) has successfully adapted to Grow in Suburban Environments. *Discover Plants*, 2(1), 59. <https://doi.org/10.1007/s44372-025-00139-x>
- 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>
- Allen, W. J., Wainer, R., Tylianakis, J. M., Barratt, B. I., Shadbolt, M. R., Waller, L. P., & Dickie, I. A. (2020). Community-level direct and indirect impacts of an invasive plant favour exotic over native species. *Journal of Ecology*, 108(6), 2499-2510. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13433>
- Alpert, P. (2006). The advantages and disadvantages of being introduced. *Biological Invasions*, 8, 1523-1534. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-5844-z>
- Anderson, S. H., Kelly, D., Robertson, A. W., & Ladley, J. J. (2016). Pollination by birds. *Why birds matter : avian ecological function and ecosystem services*, 73. <https://doi.org/10.7208/9780226382777-006>
- Antoine, C. M., & Forrest, J. R. (2021). Nesting habitat of ground-nesting bees : a review. *Ecological Entomology*, 46(2), 143-159. <https://doi.org/10.1111/een.12986>
- Arnold, S. E., Le Comber, S. C., & Chittka, L. (2009). Flower color phenology in European grassland and woodland habitats, through the eyes of pollinators. *Israel Journal of Plant Sciences*, 57(3), 211-230. <https://doi.org/10.1560/IJPS.57.3.211>

-B-

- Badger, M., Ortega-Jimenez, V. M., von Rabenau, L., Smiley, A., & Dudley, R. (2015). Electrostatic charge on flying hummingbirds and its potential role in pollination. *PLoS One*, 10(9), e0138003. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138003>
- 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>
- Barkmann, F., Huemer, P., Tappeiner, U., Tasser, E., & Rüdiger, J. (2023). Standardized butterfly surveys : comparing transect counts and area-time counts in insect monitoring.

- Biodiversity and Conservation*, 32(3), 987-1004. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02534-2>
- Barney, J. N., & DiTomaso, J. M. (2011). Global climate niche estimates for bioenergy crops and invasive species of agronomic origin : potential problems and opportunities. *PLoS One*, 6(3), e17222. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017222>
- Barrios, B., Pena, S. R., Salas, A., & Koptur, S. (2016). Butterflies visit more frequently, but bees are better pollinators : the importance of mouthpart dimensions in effective pollen removal and deposition. *AoB Plants*, 8, plw001. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plw001>
- Bartomeus, I., Vilà, M., & Santamaría, L. (2008). Contrasting effects of invasive plants in plant–pollinator networks. *Oecologia*, 155, 761-770. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0946-1>
- Bashir, M. A., Saeed, S., Sajjad, A., Khan, K. A., Ghramh, H. A., Shehzad, M. A., ... & Ansari, M. J. (2019). Insect pollinator diversity in four forested ecosystems of southern Punjab, Pakistan. *Saudi journal of biological sciences*, 26(7), 1835-1842. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2018.02.007>
- Bauder, J. A., Lieskonig, N. R., & Krenn, H. W. (2011). The extremely long-tongued Neotropical butterfly *Eurybia lycisca* (Riodinidae) : proboscis morphology and flower handling. *Arthropod structure & development*, 40(2), 122-127. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2010.11.002>
- Bauer, A. A., Clayton, M. K., & Brunet, J. (2017). Floral traits influencing plant attractiveness to three bee species : Consequences for plant reproductive success. *American journal of botany*, 104(5), 772-781. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600405>
- Beans, C. M., & Roach, D. A. (2015). An invasive plant alters pollinator-mediated phenotypic selection on a native congener. *American Journal of Botany*, 102(1), 50-57. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400385>
- Beck, K. G., Zimmerman, K., Schardt, J. D., Stone, J., Lukens, R. R., Reichard, S., ... & Thompson, J. P. (2008). Invasive species defined in a policy context : Recommendations from the Federal Invasive Species Advisory Committee. *Invasive Plant Science and Management*, 1(4), 414-421. <https://doi.org/10.1614/IPSM-08-089.1>
- 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>

- Bernauer, O. M., Branstetter, M. G., Cook, J. M., & Tierney, S. M. (2024). Functional trait mismatch between native and introduced bee pollinators servicing a global fruitcrop. *BMC Ecology and Evolution*, 24(1), 104. <https://doi.org/10.1186/s12862-024-02293-4>
- Bernhardt-Römermann, M., Römermann, C., Nuske, R., Parth, A., Klotz, S., Schmidt, W., & Stadler, J. (2008). On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. *Oikos*, 117(10), 1533-1541. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16776.x>
- Binkenstein, J., Renoult, J. P., & Schaefer, H. M. (2013). Increasing land-use intensity decreases floral colour diversity of plant communities in temperate grasslands. *Oecologia*, 173(2), 461-471. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2627-6>
- 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>
- 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>
- Brochu, K. K., van Dyke, M. T., Milano, N. J., Petersen, J. D., McArt, S. H., Nault, B. A., ... & Danforth, B. N. (2020). Pollen defenses negatively impact foraging and fitness in a generalist bee (*Bombus impatiens* : Apidae). *Scientific reports*, 10(1), 3112. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58274-2>
- 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. <https://doi.org/10.3929/ethz-b-000240890>
- Brosi, B. J. (2009). The complex responses of social stingless bees (Apidae : Meliponini) to tropical deforestation. *Forest ecology and management*, 258(9), 1830-1837. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.02.025>
- Brunet, J., Flick, A. J., & Bauer, A. A. (2021). Phenotypic selection on flower color and floral display size by three bee species. *Frontiers in plant science*, 11, 587528. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.587528>
- Buchmann, S. (2007). Pollinators and Plants in Peril : Can we prevent a pollinator crisis in North America ?.

- Cappellari, A., Bonaldi, G., Mei, M., Paniccia, 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>
- Cardinal, S., & Danforth, B. N. (2011). The antiquity and evolutionary history of social behavior in bees. *PLOS one*, 6(6), e21086. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021086>
- Cariveau, D. P., Nayak, G. K., Bartomeus, I., Zientek, J., Ascher, J. S., Gibbs, J., & Winfree, R. (2016). The allometry of bee proboscis length and its uses in ecology. *PLoS one*, 11(3), e0151482. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207900>
- Carlsson, M. K. (2017). BLITZWEED : the rise and fall of *Buddleia davidii* in England (1896–2008). *Studies in the History of Gardens & Designed Landscapes*, 37(1), 87-96. <https://doi.org/10.1080/14601176.2016.1227570>
- Caruso, C. M. (2000). Competition for pollination influences selection on floral traits of *Ipomopsis aggregata*. *Evolution*, 54(5), 1546-1557. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00700.x>
- Carvalho, L. G., Barbosa, E. R. M., & Memmott, J. (2008). Pollinator networks, alien species and the conservation of rare plants : *Trinia glauca* as a case study. *Journal of Applied Ecology*, 45(5), 1419-1427. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01518.x>
- Carvalho, L. G., Biesmeijer, J. C., Benadi, G., Fründ, J., Stang, M., Bartomeus, I., ... & Kunin, W. E. (2014). The potential for indirect effects between co-flowering plants via shared pollinators depends on resource abundance, accessibility and relatedness. *Ecology letters*, 17(11), 1389-1399. <https://doi.org/10.1111/ele.12342>
- Carvell, C. (2002). Habitat use and conservation of bumblebees (*Bombus* spp.) under different grassland management regimes. *Biological conservation*, 103(1), 33-49. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00114-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00114-8)
- Casanelles-Abella, J., Müller, S., Keller, A., Aleixo, C., Alós Orti, M., Chiron, F., ... & Moretti, M. (2022). How wild bees find a way in European cities : Pollen metabarcoding unravels multiple feeding strategies and their effects on distribution patterns in four wild bee species. *Journal of Applied Ecology*, 59(2), 457-470. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14063>
- Casanelles-Abella, J., Fontana, S., Meier, E., Moretti, M., & Fournier, B. (2023). Spatial mismatch between wild bee diversity hotspots and protected areas. *Conservation Biology*, 37(4), e14082.n. <https://doi.org/10.1111/cobi.14082>

- Castiau, E., Haine, M., Pons, T., Queriat, S., & Godart, M. F. (2012). *Atlas des paysages de Wallonie. La Haine et la Sambre*. Conférence Permanente du Développement Territorial-SPW.
- Chan, S., & Raine, N. E. (2023). Sharing the wealth : pollen partitioning in a Cucurbita crop pollination system with reference to the wild hoary squash bee. *Journal of Pollination Ecology*, 34, 228-238. [https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2023\)751](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2023)751)
- Charles, H., & Dukes, J. S. (2007). Impacts of invasive species on ecosystem services. *Biological invasions*, 217-237. https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_13
- Chase, M. H., Fraterrigo, J. M., & Harmon-Threatt, A. (2023). Bee functional traits and their relationship to pollination services depend on many factors : a meta-regression analysis. *Insect Conservation and Diversity*, 16(3), 313-323. <https://doi.org/10.1111/icad.12635>
- Chen, G., Sun, H., Sun, W., & Norman, E. (2011). Buddleja davidii and Buddleja yunnanensis : exploring features associated with commonness and rarity in Buddleja. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(10), 892-895. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.05.006>
- Chen, G., Gong, W., Ge, J., Dunn, B. & Sun, W. (2014). Inflorescence scent, color, and nectar properties of “butterfly bush” (Buddleja davidii) in its native range. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(3-4), 172-178. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.02.003>
- Chi, K., & Molano-Flores, B. (2015). Degradation of habitat disrupts plant–pollinator interactions for a rare self-compatible plant. *Plant Ecology*, 216, 1275-1283. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0507-3>
- Cierjacks, A., Kowarik, I., Joshi, J., Hempel, S., Ristow, M., von der Lippe, M., & Weber, E. (2013). Biological flora of the British Isles : Robinia pseudoacacia. *Journal of ecology*, 101(6), 1623-1640. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12162>
- Citerne, H., Jabbour, F., Nadot, S., & Damerval, C. (2010). The evolution of floral symmetry. *In Advances in botanical research* (Vol. 54, pp. 85-137). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(10\)54003-5](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(10)54003-5)
- Clements, D. R., Cole, D. E., King, J., & McClay, A. (2004). The biology of Canadian weeds. 128. Leucanthemum vulgare Lam. *Canadian journal of plant science*, 84(1), 343-363. <https://doi.org/10.4141/P02-112>

- Connop, S., Hill, T., Steer, J., & Shaw, P. (2010). The role of dietary breadth in national bumblebee (*Bombus*) declines : Simple correlation ?. *Biological Conservation*, *143*(11), 2739-2746. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.021>
- Corbet, S. A. (2000). Butterfly nectaring flowers : butterfly morphology and flower form. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *96*(3), 289-298. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00708.x>
- Cortés-Gómez, A. M., González-Chaves, A., Urbina-Cardona, N., & Garibaldi, L. A. (2023). Functional traits in bees : the role of body size and hairs in the pollination of a Passiflora crop. *Neotropical Entomology*, *52*(4), 642-651. <https://doi.org/10.1007/s13744-023-01058-w>
- Creed, R. P., Cherry, R. P., Pflaum, J. R., & Wood, C. J. (2009). Dominant species can produce a negative relationship between species diversity and ecosystem function. *Oikos*, *118*(5), 723-732. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17212.x>
- Crowther, L. P., Hein, P. L., & Bourke, A. F. (2014). Habitat and forage associations of a naturally colonising insect pollinator, the tree bumblebee *Bombus hypnorum*. *PLoS One*, *9*(9), e107568. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107568>

-D-

- Dalerum, F., Cameron, E. Z., Kunkel, K., & Somers, M. J. (2012). Interactive effects of species richness and species traits on functional diversity and redundancy. *Theoretical Ecology*, *5*, 129-139. <https://doi.org/10.1007/s12080-010-0104-y>
- 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>
- Davies, K. W. (2011). Plant community diversity and native plant abundance decline with increasing abundance of an exotic annual grass. *Oecologia*, *167*(2), 481-491. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1992-2>
- 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)
- de Jong, T. J., Grebenstein, C., & Tamis, W. L. (2016). Demography and life history of *Daucus carota* L. populations in the Netherlands. *Flora*, *224*, 154-158. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.07.017>

- de Premorel, G., Giurfa, M., Andraud, C., & Gomez, D. (2017). Higher iridescent-to-pigment optical effect in flowers facilitates learning, memory and generalization in foraging bumblebees. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 284(1865), 20171097. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1097>
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin III, F. S., & Tilman, D. (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS biology*, 4(8), e277. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040277>
- Droege, S., Engler, J., Sellers, E., & O'Brien, L. (2016). National protocol framework for the inventory and monitoring of bees. *US Fish and Wildlife Service, Fort Collins, Colorado*.
- 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>
- Drossart, M., Rasmont, P., Vanormelingen, P., Dufrière, M., Folschweiller, M., Pauly, A., ... & Michez, D. (2019). *Belgian red list of bees*. Presse universitaire de l'Université de Mons, Mons, Belgium.
- Drossart, M., & Gérard, M. (2020). Beyond the decline of wild bees : Optimizing conservation measures and bringing together the actors. *Insects*, 11(9), 649. <https://doi.org/10.3390/insects11090649>
- Dubeux Jr, J. C. B., Sollenberger, L. E., Mathews, B. W., Scholberg, J. M., & Santos, H. Q. (2007). Nutrient cycling in warm-climate grasslands. *Crop Science*, 47(3), 915-928. <https://doi.org/10.2135/cropsci2006.09.0581>

-E-

- 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>
- Ebeling, S. K., Schreiter, S., Hensen, I., Durka, W., & Auge, H. (2012). Outcrossing breeding system does not compromise invasiveness in *Buddleja davidii*. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 207(12), 843-848. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.09.010>
- Ehrenfeld, J. G. (2003). Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*, 6, 503-523. <https://doi.org/10.1007/s10021-002-0151-3>
- Erfmeier, A., & Bruelheide, H. (2004). Comparison of native and invasive *Rhododendron ponticum* populations : growth, reproduction and morphology under field

conditions. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 199(2), 120-133. <https://doi.org/10.1078/0367-2530-00141>

EU Commission. (2016). Commission Implementing Regulation (EU) 2016/1141 of 13 July 2016 adopting a list of invasive alien species of Union concern pursuant to Regulation (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council. *Official Journal of the European Union*, 189, 4-8.

EU Commission. (2017). Commission Implementing Regulation (EU) 2017/1263 of 12 July 2017 updating the list of invasive alien species of Union concern established by Implementing Regulation (EU) 2016/1141 pursuant to Regulation (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council. *Official Journal of the European Union*, 37-38.

EU Commission. (2019). Commission implementing regulation (EU) 2019/1262 of 25 July 2019 amending implementing regulation (EU) 2016/1141 to update the list of invasive alien species of union concern. *Official Journal of the European Union*, 199.

EU Commission. (2022). Commission implementing regulation (EU) 2022/1203 of 12 July 2022 amending Implementing Regulation (EU) 2016/1141 to update the list of invasive alien species of Union concern. *Official Journal of the European Union*, 10-13.

Eviner, V. T., Garbach, K., Baty, J. H., & Hoskinson, S. A. (2012). Measuring the effects of invasive plants on ecosystem services : challenges and prospects. *Invasive Plant Science and Management*, 5(1), 125-136. <https://doi.org/10.1614/IPSM-D-11-00095.1>

-F-

Ferreira, J. A., & Zwinderman, A. H. (2006). On the benjamini–hochberg method. <https://doi.org/10.1214/009053606000000425>

Fleming, T. H., & Muchhala, N. (2008). Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds : pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography*, 35(5), 764-780. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01833.x>

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>

Fornoff, F., Klein, A. M., Hartig, F., Benadi, G., Venjakob, C., Schaefer, H. M., & Ebeling, A. (2017). Functional flower traits and their diversity drive pollinator visitation. *Oikos*, 126(7), 1020-1030. <https://doi.org/10.1111/oik.03869>

- Fortunato, L., & Zandigiaco, P. (2012). Fenologia e preferenze florali di *Halictus scabiosae* (Rossi) in Friuli Venezia Giulia. *Bollettino della Società Naturalisti Silvia Zenari*, 36, 147-156.
- Fründ, J., Dormann, C. F., Holzschuh, A., & Tschardtke, T. (2013). Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology*, 94(9), 2042-2054. <https://doi.org/10.1890/12-1620.1>
- Funk, J. L. (2015). Invasive species : a global problem in need of a global solution. *BioScience*, Volume 65, Issue 6, June 2015, Pages 623–624. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv053>
- Funk, J. L., Standish, R. J., Stock, W. D., & Valladares, F. (2016). Plant functional traits of dominant native and invasive species in mediterranean-climate ecosystems. *Ecology*, 97(1), 75-83. <https://doi.org/10.1890/14-0974.1>
- Fürst, M. A., McMahon, D. P., Osborne, J. L., Paxton, R. J., & Brown, M. J. F. (2014). Disease associations between honeybees and bumblebees as a threat to wild pollinators. *Nature*, 506(7488), 364-366. <https://doi.org/10.1038/nature12977>

-G-

- Garbuzov, M., Samuelson, E. E., & Ratnieks, F. L. (2015). Survey of insect visitation of ornamental flowers in Southover Grange garden, Lewes, UK. *Insect Science*, 22(5), 700-705. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12162>
- 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/10.13133/2239-3129/14649>
- Gegear, R. J., & Laverty, T. M. (2005). Flower constancy in bumblebees : a test of the trait variability hypothesis. *Animal Behaviour*, 69(4), 939-949. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.06.029>
- Geiger, W., Alcorlo, P., Baltanas, A., & Montes, C. (2005). Impact of an introduced Crustacean on the trophic webs of Mediterranean wetlands. *Biological Invasions*, 7, 49-73. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-5844-z>
- Gómez, J. M., Bosch, J., Perfectti, F., Fernández, J. D., Abdelaziz, M., & Camacho, J. P. M. (2008a). Spatial variation in selection on corolla shape in a generalist plant is promoted by the preference patterns of its local pollinators. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 275(1648), 2241-2249. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0512>
- Gómez, J. M., Bosch, J., Perfectti, F., Fernández, J. D., Abdelaziz, M., & Camacho, J. P. M. (2008b). Association between floral traits and rewards in *Erysimum mediohispanicum*

- (Brassicaceae). *Annals of botany*, 101(9), 1413-1420. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn053>
- Gong, W. C., Chen, G., Vereecken, N. J., Dunn, B. L., Ma, Y. P., & Sun, W. B. (2015). Floral scent composition predicts bee pollination system in five butterfly bush (*Buddleja*, Scrophulariaceae) species. *Plant Biology*, 17(1), 245-255. <https://doi.org/10.1111/plb.12176>
- Graham, J., & Woodhead, M. (2010). Rubus. In *Wild Crop Relatives : Genomic and Breeding Resources : Temperate Fruits* (pp. 179-196). Berlin, Heidelberg : Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-16057-8_9
- Grundel, R., Jean, R. P., Frohnapple, K. J., Glowacki, G. A., Scott, P. E., & Pavlovic, N. B. (2010). Floral and nesting resources, habitat structure, and fire influence bee distribution across an open-forest gradient. *Ecological applications*, 20(6), 1678-1692. <https://doi.org/10.1890/08-1792.1>
- Guo, Y., Shao, M., Guan, P., Yu, M., Geng, L., Gao, Y., ... & Qu, B. (2024). Co-invasion of congeneric invasive plants adopts different strategies depending on their origins. *Plants*, 13(13), 1807. <https://doi.org/10.3390/plants13131807>

-H-

- Hao, K., Xu, Q., & Huang, S. Q. (2023). Pollen-feeding behavior of diverse insects on *Geranium delavayi*, a flower with large, accessible pollen grains. *American Journal of Botany*, 110(1), e16113. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16113>
- Hao, Y., Dong, P., Wang, L., Ke, X., Hao, X., He, G., ... & Guo, F. (2024). Predicting the Potential Distribution of *Hypericum perforatum* under Climate Change Scenarios Using a Maximum Entropy Model. *Biology*, 13(6), 452. <https://doi.org/10.3390/biology13060452>
- Hartig, F. (2024). DHARMA : Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.7, <https://github.com/florianhartig/dharma>
- 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>
- Heneberg, P., Bogusch, P., Černý, J., Žáček, P., & Karlík, P. (2025). Invasive plant serves as an important complementary food resource for diverse pollinators in anthropogenic environments at the end of the flowering season. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 387, 109627. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2025.109627>

- Herrmann, J., Buchholz, S., & Theodorou, P. (2023). The degree of urbanisation reduces wild bee and butterfly diversity and alters the patterns of flower-visitation in urban dry grasslands. *Scientific Reports*, 13(1), 2702. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-29275-8>
- Heuel, K. C., Haßberger, T. A., Ayasse, M., & Burger, H. (2024). Floral Trait Preferences of Three Common wild Bee Species. *Insects*, 15(6), 427. <https://doi.org/10.3390/insects15060427>
- Hou, X. Y., Liu, S. L., Cheng, F. Y., Zhang, Y. Q., Dong, S. K., Su, X. K., & Liu, G. H. (2019). Vegetation community composition along disturbance gradients of four typical open-pit mines in Yunnan Province of southwest China. *Land Degradation & Development*, 30(4), 437-447. <https://doi.org/10.1002/ldr.3234>
- Hsu, T. W., Chiang, T. Y., & Wang, J. C. (2002). *Myosotis arvensis* (L.) Hill (Boraginaceae), a Naturalized Species. *Taiwania*, 47(2), 159-163. [https://doi.org/10.6165/tai.2002.47\(2\).159](https://doi.org/10.6165/tai.2002.47(2).159)

-I-

- Isermann, M. (2008). Expansion of *Rosa rugosa* and *Hippophaë rhamnoides* in coastal grey dunes : effects at different spatial scales. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 203(4), 273-280. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2007.03.009>

-J-

- Jaureguiberry, P., Titeux, N., Wiemers, M., Bowler, D. E., Coscieme, L., Golden, A. S., ... & Purvis, A. (2022). The direct drivers of recent global anthropogenic biodiversity loss. *Science advances*, 8(45), eabm9982. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abm9982>
- Johnson, S. A., & Nicolson, S. W. (2001). Pollen digestion by flower-feeding Scarabaeidae : protea beetles (Cetoniini) and monkey beetles (Hopliini). *Journal of Insect Physiology*, 47(7), 725-733. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(00\)00166-9](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(00)00166-9)
- Johnson, S. D., & Anderson, B. (2010). Coevolution between food-rewarding flowers and their pollinators. *Evolution : Education and Outreach*, 3, 32-39. <https://doi.org/10.1007/s12052-009-0192-6>
- Johnson, C. N., Balmford, A., Brook, B. W., Buettel, J. C., Galetti, M., Guangchun, L., & Wilmschurst, J. M. (2017). Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science*, 356(6335), 270-275. <https://doi.org/10.1126/science.aam9317>
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363-375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>

-K-

- Kalusová, V., Čeplová, N., Danihelka, J., Večeřa, M., Pyšek, P., Albert, A., ... & Axmanová, I. (2024). Alien plants of Europe : an overview of national and regional inventories. *Preslia*, 96(2), 149-182. <https://doi.org/10.23855/preslia.2024.149>
- Kaluza, B. F., Wallace, H., Keller, A., Heard, T. A., Jeffers, B., Drescher, N., ... & Leonhardt, S. D. (2017). Generalist social bees maximize diversity intake in plant species-rich and resource-abundant environments. *Ecosphere*, 8(3), e01758. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1758>
- Karolyi, F. (2019). What's on the Menu : Floral Tissue, Pollen or Nectar ? Mouthpart Adaptations of Anthophilous Beetles to Floral Food Sources. *Insect Mouthparts : Form, Function, Development and Performance*, 419-442. https://doi.org/10.1007/978-3-030-29654-4_13
- Katayama, N., & Suzuki, N. (2011). Anti-herbivory defense of two *Vicia* species with and without extrafloral nectaries. *Plant Ecology*, 212, 743-752. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9862-2>
- 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>
- Kendall, L. K., Rader, R., Gagic, V., Cariveau, D. P., Albrecht, M., Baldock, K. C., ... & Bartomeus, I. (2019). Pollinator size and its consequences : Robust estimates of body size in pollinating insects. *Ecology and Evolution*, 9(4), 1702-1714. <https://doi.org/10.1002/ece3.4835>
- 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>
- Khan, K. A., & Liu, T. (2022). Morphological structure and distribution of hairiness on different body parts of *Apis mellifera* with an implication on pollination biology and a novel method to measure the hair length. *Insects*, 13(2), 189. <https://doi.org/10.3390/insects13020189>
- Kim, T. W., Seo, J. M., Park, Y. J., Moon, H. S., & Kang, M. Y. (2018). The flora of vascular plants of Ohdosan natural recreation forest in Hapcheon-gun. *Journal of Environmental Impact Assessment*, 27(2), 139-151. <https://doi.org/10.14249/eia.2018.27.2.139>

- Klomberg, Y., Dywou Kouede, R., Bartoš, M., Mertens, J. E., Tropek, R., Fokam, E. B., & Janeček, Š. (2019). The role of ultraviolet reflectance and pattern in the pollination system of *Hypoxis camerooniana* (Hypoxidaceae). *AoB Plants*, *11*(5), plz057. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plz057>
- Kočovský, P., Sturtevant, R., & Schardt, J. (2018). What it is to be established : policy and management implications for non-native and invasive species. <https://doi.org/10.3391/mbi.2018.9.3.01>
- 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)
- Konieczny, M., & Ślęzak, E. (2019). The influence of the environment on the content of macro- and microelements in the *Tanacetum vulgare*. *Journal of Ecological Engineering*, *20*(4), 1-7. <https://doi.org/10.12911/22998993/99734>
- 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>
- Kuppler, J., Neumüller, U., Mayr, A. V., Hopfenmüller, S., Weiss, K., Prosi, R., ... & Burger, H. (2023). Favourite plants of wild bees. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *342*, 108266. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108266>
- Kuriya, S., Hattori, M., Nagano, Y., & Itino, T. (2015). Altitudinal flower size variation correlates with local pollinator size in a bumblebee-pollinated herb, *Prunella vulgaris* L.(Lamiaceae). *Journal of evolutionary biology*, *28*(10), 17. <https://doi.org/10.1111/jeb.12693>

-L-

- 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>

- Lamborn, E., & Ollerton, J. (2000). Experimental assessment of the functional morphology of inflorescences of *Daucus carota* (Apiaceae) : testing the ‘fly catcher effect’. *Functional Ecology*, 14(4), 445-454. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00440.x>
- Larson, B. M. H., Kevan, P. G., & Inouye, D. W. (2001). Flies and flowers : taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. *The Canadian Entomologist*, 133(4), 439-465. <https://doi.org/10.4039/Ent133439-4>
- Lázaro, A., & Totland, Ø. (2014). The influence of floral symmetry, dependence on pollinators and pollination generalization on flower size variation. *Annals of Botany*, 114(1), 157-165. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu083>
- Le Féon, V., Schermann-Legionnet, A., Delettre, Y., Aviron, S., Billeter, R., Bugter, R., ... & Burel, F. (2010). Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities : a large scale study in four European countries. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 137(1-2), 143-150. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.01.015>
- 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>
- Leiss, K. A., & Klinkhamer, P. G. L. (2005). Genotype by environment interactions in the nectar production of *Echium vulgare*. *Functional Ecology*, 454-459. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.00>
- Leuzinger, S., & Rewald, B. (2021). The who or the how ? Species vs. ecosystem function priorities in conservation ecology. *Frontiers in Plant Science*, 12, 758413. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.758413>
- Liao, C., Xu, Y., Sun, Y., Lehnert, M. S., Xiang, W., Wu, J., & Wu, Z. (2020). Feeding behavior of honey bees on dry sugar. *Journal of insect physiology*, 124, 104059. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2020.104059>
- Lima, M. A. P., Cutler, G. C., Mazzeo, G., & Hrncir, M. (2022). The decline of wild bees : Causes and consequences. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 1027169. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.1027169>
- Litman, J. R. (2019). Under the radar : detection avoidance in brood parasitic bees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1769), 20180196. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0196>
- Lone, S. A., Ahmed, R., Rasray, B. A., Rashid, I., Nuñez, M. A., & Khuroo, A. A. (2024). Disentangling the impacts of plant co-invasions : additive, antagonistic and

synergistic. *Biological Invasions*, 26(11), 3795-3809. <https://doi.org/10.1007/s10530-024-03411-5>

López-Urbe, M. M. (2021). Wild bees : diversity, ecology, and stressors of non-Apis bees. *Honey bee medicine for the veterinary practitioner*, 81-91. <https://doi.org/10.1002/9781119583417.ch7>

-M-

Maad, J., Armbruster, W. S., & Fenster, C. B. (2013). Floral size variation in *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae) along altitudinal gradients : patterns and possible selective mechanisms. *Nordic Journal of Botany*, 31(3), 361-371. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.01766.x>

Machovsky-Capuska, G. E., Senior, A. M., Simpson, S. J., & Raubenheimer, D. (2016). The multidimensional nutritional niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(5), 355-365. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.009>

Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions : causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications*, 10(3), 689-710. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0689:BICEGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2)

Malaterre, C., Dussault, A. C., Mermans, E., Barker, G., Beisner, B. E., Bouchard, F., ... & Suttle, C. A. (2019). Functional diversity : An epistemic roadmap. *BioScience*, 69(10), 800-811. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz089>

Maldonado-Cepeda, J. D., Gómez, J. H., Benavides, P., Jaramillo, J., & Gil, Z. N. (2024). Taxonomic and Functional Diversity of Flower-Visiting Insects in Coffee Crops. *Insects*, 15(3), 143. <https://doi.org/10.3390/insects15030143>

Mallinger, R. E., & Prasifka, J. R. (2017). Bee visitation rates to cultivated sunflowers increase with the amount and accessibility of nectar sugars. *Journal of Applied Entomology*, 141(7), 561-573. <https://doi.org/10.1111/jen.12375>

Mandal, J., Chakraborty, P., Roy, I., & Gupta-Bhattacharya, S. (2012). Aerobiological, clinical and immunobiochemical studies on *Lantana camara* pollen and cross-reactivity with other Verbenaceae pollen species. *Aerobiologia*, 28, 107-119. <https://doi.org/10.1007/s10453-011-9215-1>

Martins, A. C., Aguiar, A. J., & Alves-dos-Santos, I. (2013). Interaction between oil-collecting bees and seven species of Plantaginaceae. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 208(7), 401-411. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.07.001>

- Martins, K. T., Normandin, É., & Ascher, J. S. (2017). *Hylaeus communis* (Hymenoptera : Colletidae), a new exotic bee for North America with generalist foraging and habitat preferences. *The Canadian Entomologist*, 149(3), 377-390. <https://doi.org/10.4039/tce.2016.62>
- Mascaro, M. E., Pellegrino, G., De Rose, I., & Palermo, A. M. (2021). Contribution to the Knowledge of Biodeteriogenic Flora on Three Historical Calabrian (Southern Italy) Churches. *Open Journal of Ecology*, 11(03), 287. <https://doi.org/10.4236/oje.2021.113021>
- Mashhadi, H. R., & Radosevich, S. R. (2004). Invasive plants. In *Weed biology and management* (pp. 1-28). Dordrecht : Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0552-3_1
- 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>
- Mawdsley, J., Harrison, J., & Sithole, H. (2016). Natural history of a South African insect pollinator assemblage (Insecta : Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera) : diagnostic notes, food web analysis and conservation recommendations. *Journal of Natural History*, 50(45-46), 2849-2879. <https://doi.org/10.1080/00222933.2016.1216194>
- Mayer, C., Adler, L., Armbruster, W. S., Dafni, A., Eardley, C., Huang, S. Q., ... & Potts, S. (2011). Pollination ecology in the 21st century : key questions for future research. *Journal of Pollination Ecology*, 3, 8-23. [https://doi.org/10.26786/1920-7603\(2011\)1](https://doi.org/10.26786/1920-7603(2011)1)
- McCarren, S., Johnson, S. D., Theron, G. L., Coetzee, A., Turner, R., & Midgley, J. (2023). Flower orientation and corolla length as reproductive barriers in the pollinator-driven divergence of *Erica shannonea* and *Erica ampullacea*. *Plant Biology*, 25(7), 1083-1090. <https://doi.org/10.1111/plb.13575>
- McNeely, J. (2001). Invasive species : a costly catastrophe for native biodiversity. *Land Use and Water Resources Research*, 1. <http://dx.doi.org/10.22004/ag.econ.47850>
- Milet-Pinheiro, P., Ayasse, M., Schlindwein, C., Dobson, H. E., & Dötterl, S. (2012). Host location by visual and olfactory floral cues in an oligolectic bee : innate and learned behavior. *Behavioral Ecology*, 23(3), 531-538. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr219>
- Mix, C., Picó, F. X., van Groenendael, J. M., & Ouborg, N. J. (2006). Inbreeding and soil conditions affect dispersal and components of performance of two plant species in

- fragmented landscapes. *Basic and Applied Ecology*, 7(1), 59-69. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.04.007>
- Montagnani, C., Gentili, R., Brundu, G., Caronni, S., & Citterio, S. (2022). Accidental introduction and spread of top invasive alien plants in the European Union through human-mediated agricultural pathways : What should we expect ? *Agronomy*, 12(2), 423. <https://doi.org/10.3390/agronomy12020423>
- Mooney, H. A., & Cleland, E. E. (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10), 5446-5451. <https://doi.org/10.1073/pnas.091093398>
- Mothershead, K., & Marquis, R. J. (2000). Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant–pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology*, 81(1), 30-40. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0030:FIOHTI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0030:FIOHTI]2.0.CO;2)
- Mueller, A., & Kuhlmann, M. (2008). Pollen hosts of western palaeartic bees of the genus *Colletes* (Hymenoptera : Colletidae) : the Asteraceae paradox. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95(4), 719-733. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01113.x>
- Müller, A. (2023). The hidden diet–examination of crop content reveals distinct patterns of pollen host use by Central European bees of the genus *Hylaeus* (Hymenoptera, Colletidae). *Alpine Entomology*, 7, 21-35. <https://doi.org/10.3897/alpento.7.102639>
- Muñoz-Urias, A., Araujo-Alanis, L., Huerta-Martínez, F. M., Jacobo-Pereira, C., & Razo-León, A. E. (2025). Effects of urbanization and floral diversity on the bee community (Hymenoptera, Apoidea) in an oak forest in a Protected Natural Area of Mexico. *Journal of Hymenoptera Research*, 98, 47-68. <https://doi.org/10.3897/jhr.98.131191>
- 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>
- Murúa, M. (2020). Different pollinators' functional traits can explain pollen load in two solitary oil-collecting bees. *Insects*, 11(10), 685. <https://doi.org/10.3390/insects11100685>

-N-

- Nepi, M., Grasso, D. A., & Mancuso, S. (2018). Nectar in plant–insect mutualistic relationships : from food reward to partner manipulation. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1063. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01063>

- Nichols, R. N., Goulson, D., & Holland, J. M. (2019). The best wildflowers for wild bees. *Journal of Insect Conservation*, 23(5), 819-830. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00180-8>
- Nienhuis, C. M., Dietzsch, A. C., & Stout, J. C. (2009). The impacts of an invasive alien plant and its removal on native bees. *Apidologie*, 40(4), 450-463. <https://doi.org/10.1051/apido/2009005>
- Nieto, A., Roberts, S. P. M., Kemp, J., Rasmont, P., Kuhlmann, M., García Criado, M., ... IUCN (International Union for Conservation of Nature). (2014). European red list of bees. *Luxembourg : Publications Office*. <https://doi.org/10.2779/51181>

-P-

- 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>
- Palmer-Young, E. C., Farrell, I. W., Adler, L. S., Milano, N. J., Egan, P. A., Junker, R. R., ... & Stevenson, P. C. (2019). Chemistry of floral rewards : intra-and interspecific variability of nectar and pollen secondary metabolites across taxa. *Ecological Monographs*, 89(1), e01335. <https://doi.org/10.1002/ecm.1335>
- Panetta, F. D. (2009). Weed eradication—an economic perspective. *Invasive Plant Science and Management*, 2(4), 360-368. <https://doi.org/10.1614/IPSM-09-003.1>
- Panziera, D., Requier, F., Chantawannakul, P., Pirk, C. W., & Blacquièrre, T. (2022). The diversity decline in wild and managed honey bee populations urges for an integrated conservation approach. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 767950. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.767950>
- 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>
- Parreño, M. A., Werle, S., Buydens, L., Leroy, C., Roberts, S., Koirala, S., ... & Leonhardt, S. D. (2024). Landscape heterogeneity correlates with bee and pollen diversity while size and specialization degree explain species-specific responses of wild bees to the environment. *Science of the Total Environment*, 954, 176595. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.176595>

- Pascal, M., Lorvelec, O., Vigne, J. D., Keith, P., & Clergeau, P. (2003). *Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France : invasions et extinctions*. Institut national de la recherche agronomique.
- Pedrotti, F. (2015). The genus *Cerastium* (Caryophyllaceae) in the Stelvio National Park (Central Alps). *FLORA MEDITERRANEA*, 257. <https://doi.org/10.7320/FlMedit25SI.257>
- Pérez-Granados, C., Lenzner, B., Golivets, M., Saul, W. C., Jeschke, J. M., Essl, F., ... & Roura-Pascual, N. (2024). European scenarios for future biological invasions. *People and Nature*, 6(1), 245-259. <https://doi.org/10.1002/pan3.10567>
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology letters*, 5(3), 402-411. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>
- Peters, M. K., Peisker, J., Steffan-Dewenter, I., & Hoiss, B. (2016). Morphological traits are linked to the cold performance and distribution of bees along elevational gradients. *Journal of Biogeography*, 43(10), 2040-2049. <https://doi.org/10.1111/jbi.12768>
- 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>
- Poinar, G. (2020). Discoscapiidae fam. nov.(Hymenoptera : Apoidea), a new family of stem lineage bees with associated beetle triungulins in mid-Cretaceous Burmese amber. *Palaeodiversity*, 13(1), 1-9. <https://doi.org/10.18476/pale.v13.a1>
- Pope, N. S., & Jha, S. (2018). Seasonal food scarcity prompts long-distance foraging by a wild social bee. *The American Naturalist*, 191(1), 45-57. <https://doi.org/10.1086/694843>
- Portlas, Z. M., Tetlie, J. R., Prischmann-Voldseth, D., Hulke, B. S., & Prasifka, J. R. (2018). Variation in floret size explains differences in wild bee visitation to cultivated sunflowers. *Plant Genetic Resources*, 16(6), 498-503. <https://doi.org/10.1017/S1479262118000072>
- 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>

- Powell, K. I., Chase, J. M., & Knight, T. M. (2011). A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales. *American journal of botany*, 98(3), 539-548. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000402>
- Prakash, S., & Verma, A. K. (2022). Anthropogenic activities and Biodiversity threats. *International Journal of Biological Innovations, IJBI*, 4(1), 94-103. <https://doi.org/10.46505/IJBI.2022.4110>
- Prior, K. M., Adams, D. C., Klepzig, K. D., & Hulcr, J. (2018). When does invasive species removal lead to ecological recovery ? Implications for management success. *Biological Invasions*, 20, 267-283. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1542-x>
- Pritchard, D. J., & Vallejo-Marín, M. (2020). Buzz pollination. *Current Biology*, 30(15), R858-R860. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.05.087>
- Pungar, D., Bunce, R. G. H., Raet, J., Kaart, T., & Sepp, K. (2021). A survey of habitats on agricultural land in Estonia II. Detailed interpretation of the habitats' landscape ecology and how this relates to alien plant species. *Global Ecology and Conservation*, 27, e01568. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3364-9>
- Pyšek, P., & Richardson, D. M. (2010). Invasive species, environmental change and management, and health. *Annual review of environment and resources*, 35(1), 25-55. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-033009-095548>

-Q-

- Quaglini, L. A., Yannelli, F., Fasano, F., Montagnani, C., Caronni, S., Citterio, S., & Gentili, R. (2024). Biotic interactions more than abiotic conditions determine the invasion success of *Senecio inaequidens* DC. *ARPHA Preprints*, 5, e130649. <https://doi.org/10.3897/arphapreprints.e130649>
- Qureshi, H., Anwar, T., Mohibullah, M., Fatima, S., Younas, R., Habiba, U., ... & Iqbal, M. (2023). Paired plot experiments to assess impact of invasive species on native floral diversity in Pakistan. *Frontiers in Environmental Science*, 10, 1037319. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2022.1037319>

-R-

- R Core Team (2024). R : A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rabie, D., Farhi, K., Chedad, A. (2023). What does the diet of the Common Starling (*Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758) in the Ziban Oasis (Algeria) indicate : pest or useful in

- agriculture ? *Zoology and Ecology* 33(2), 193–202. <https://doi.org/10.35513/21658005.2023.2.10>
- Rafferty, N. E., & Ives, A. R. (2011). Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant–pollinator interactions. *Ecology letters*, 14(1), 69–74. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01557.x>
- Rai, P. K., & Singh, J. S. (2020). Invasive alien plant species : Their impact on environment, ecosystem services and human health. *Ecological indicators*, 111, 106020. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.106020>
- Raine, N. E., & Gill, R. J. (2015). Tasteless pesticides affect bees in the field. *Nature*, 521(7550), 38–39. <https://doi.org/10.1038/nature14391>
- Ravera, O. (2001). A comparison between diversity, similarity and biotic indices applied to the macroinvertebrate community of a small stream : the Ravella river (Como Province, Northern Italy). *Aquatic Ecology*, 35(2), 97–107. <https://doi.org/10.1023/A:1011433813309>
- Reverté, S., Retana, J., Gómez, J. M., & Bosch, J. (2016). Pollinators show flower colour preferences but flowers with similar colours do not attract similar pollinators. *Annals of botany*, 118(2), 249–257. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw103>
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmanek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants : concepts and definitions. *Diversity and distributions*, 6(2), 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Ritchie, A. D., Ruppel, R., & Jha, S. (2016). Generalist behavior describes pollen foraging for perceived oligolectic and polylectic bees. *Environmental Entomology*, 45(4), 909–919. <https://doi.org/10.1093/ee/nvw032>
- Roberts, P. D., Diaz-Soltero, H., Hemming, D. J., Parr, M. J., Wakefield, N. H., & Wright, H. J. (2013). What is the evidence that invasive species are a significant contributor to the decline or loss of threatened species ? A systematic review map. *Environmental Evidence*, 2, 1–7. <https://doi.org/10.1186/2047-2382-2-5>
- Rojas-Nossa, S. V., & Calviño-Cancela, M. (2020). The invasive hornet *Vespa velutina* affects pollination of a wild plant through changes in abundance and behaviour of floral visitors. *Biological Invasions*, 22(8), 2609–2618. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02275-9>
- Roquer-Beni, L., Rodrigo, A., Arnan, X., Klein, A. M., Fornoff, F., Boreux, V., & Bosch, J. (2020). A novel method to measure hairiness in bees and other insect

- pollinators. *Ecology and evolution*, 10(6), 2979-2990. <https://doi.org/10.1002/ece3.6112>
- Roquer-Beni, L., Arnan, X., Rodrigo, A., & Bosch, J. (2022). What makes a good pollinator? Relationship between pollinator traits and pollination effectiveness in apple flowers. *Entomologia Generalis*, 42(6). <https://doi.org/10.1127/entomologia/2022/1471>
- Rowe, L., Gibson, D., Bahlai, C. A., Gibbs, J., Landis, D. A., & Isaacs, R. (2020). Flower traits associated with the visitation patterns of bees. *Oecologia*, 193, 511-522. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04674-0>
- Roy, D., Alderman, D., Anastasiu, P., Arianoutsou, M., Augustin, S., Bacher, S., ... & Reyserhove, L. (2020). DAISIE - Inventory of alien invasive species in Europe. Version 1.7. *Research Institute for Nature and Forest (INBO)*. <https://doi.org/10.15468/ybwd3x>
- 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.7430682>
- Roy, H. E., Pauchard, A., Stoett, P. J., Renard Truong, T., Meyerson, L. A., Bacher, S., ... & Ziller, S. R. (2024). Curbing the major and growing threats from invasive alien species is urgent and achievable. *Nature ecology & evolution*, 1-8. <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02412-w>
- S-
- Scheuchl, E., & Willner, W. (2016). *Taschenlexikon der Wildbienen Mitteleuropas : Alle Arten im Porträt*. Quelle & Meyer Verlag.
- Schlindwein, C., Wittmann, D., Martins, C. F., Hamm, A., Siqueira, J. A., Schiffler, D., & Machado, I. C. (2005). Pollination of *Campanula rapunculus* L.(Campanulaceae) : How much pollen flows into pollination and into reproduction of oligolectic pollinators?. *Plant Systematics and Evolution*, 250, 147-156. <https://doi.org/10.1007/s00606-004-0246-8>
- Sedláčková, V. H., Vergun, O., Grygorieva, O., Jankurová, S., Ferencová, J., & Krivosudská, E. (2025). ANTIOXIDANT ACTIVITY, POLYPHENOL AND ANTHOCYANIN CONTENT OF THREE STRAWBERRY SPECIES (FRAGARIA X ANANASSA DUCHESNE EX ROZIER, FRAGARIA VESCA L., AND FRAGARIA MOSCHATA WESTON). *Journal of microbiology, biotechnology and food sciences*, e11448-e11448. <https://doi.org/10.55251/jmbfs.11448>

- Senator, S. A., & Rozenberg, A. G. (2017). Assessment of economic and environmental impact of invasive plant species. *Biology Bulletin Reviews*, 7, 273-278. <https://doi.org/10.1134/S2079086417040089>
- Shi, X., Ma, C., Gustave, W., Orr, M. C., Yuan, Z., Chen, J., ... & Zhu, C. (2023). The impact of heavy metal pollution on wild bee communities in smallholder farmlands. *Environmental Research*, 233, 116515. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2023.116515>
- Shipley, L. A., Forbey, J. S., & Moore, B. D. (2009). Revisiting the dietary niche : when is a mammalian herbivore a specialist ? *Integrative and comparative biology*, 49(3), 274-290. <https://doi.org/10.1093/icb/icp051>
- Shochat, E., Lerman, S. B., Anderies, J. M., Warren, P. S., Faeth, S. H., & Nilon, C. H. (2010). Invasion, competition, and biodiversity loss in urban ecosystems. *BioScience*, 60(3), 199-208. <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.3.6>
- Shota, K., & Fumio, Y. (2021). Comparison of summer vegetative dormancy between *Taraxacum platycarpum* and *Taraxacum officinale* in a warm temperate region of Japan. *専修自然科学紀要*, 52, 13-24. <https://doi.org/10.34360/00011856>
- Sladonja, B., & Poljuha, D. (2018). Non-Native Invasive Species as Ecosystem Service. *Ecosystem services and global ecology*, 39. <http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.71316>
- Smith, B. M., Diaz, A., Daniels, R., Winder, L., & Holland, J. M. (2009). Regional and ecotype traits in *Lotus corniculatus* L., with reference to restoration ecology. *Restoration Ecology*, 17(1), 12-23. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00327.x>
- Smith, A., Simons, M., Bazarko, V., & Seid, M. (2019). The influence of sociality, caste, and size on behavior in a facultatively eusocial bee. *Insectes sociaux*, 66, 153-163. <https://doi.org/10.1007/s00040-018-00679-4>
- Soroye, P., Newbold, T., & Kerr, J. (2020). Climate change contributes to widespread declines among bumble bees across continents. *Science*, 367(6478), 685-688. <https://doi.org/10.1126/science.aax8591>
- Souty-Grosset, C., Grandjean, F., & Renault, D. (2015). Les invasions biologiques : potentiel invasif et plasticité des traits d'histoire de vie des espèces introduites. *Revue d'écologie*, 12-15. <https://doi.org/10.3406/revec.2015.1807>
- 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>

- Stránská, M. (2004). Successional dynamics of *Cynosurus* pasture after abandonment in Podkrkonoší. *Plant Soil Environ*, 40(8), 364-370. <https://doi.org/10.17221/4045-PSE>
- Sutter, L., Jeanneret, P., Bartual, A. M., Bocci, G., & Albrecht, M. (2017). Enhancing plant diversity in agricultural landscapes promotes both rare bees and dominant crop-pollinating bees through complementary increase in key floral resources. *Journal of Applied Ecology*, 54(6), 1856-1864. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12907>
- 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>

-T-

- Tallent-Halsell, N. G. (2008). Impacts of an invasive shrub, *Buddleja davidii* (butterfly bush), on plant succession on New Zealand floodplains. *UNLV Retrospective Theses & Dissertations*. 2804. <http://dx.doi.org/10.25669/r7df-d6qp>
- 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>
- Tamura, S., & Kudo, G. (2000). Wind pollination and insect pollination of two temperate willow species, *Salix miyabeana* and *Salix sachalinensis*. *Plant Ecology*, 147, 185-192. <https://doi.org/10.1023/A:1009870521175>
- Tanuğur Samancı, A. E., Bayar Muluk, N., Samancı, T., & Cingi, C. (2024). Bee Families. In *Propolis : Prevention and Healing Effects in Otorhinolaryngology* (pp. 21-28). Cham : Springer Nature Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-031-68546-0_4
- Thakur, M. P., Van der Putten, W. H., Cobben, M. M., van Kleunen, M., & Geisen, S. (2019). Microbial invasions in terrestrial ecosystems. *Nature Reviews Microbiology*, 17(10), 621-631. <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0236-z>
- Theodorou, P., Herbst, S. C., Kahnt, B., Landaverde-González, P., Baltz, L. M., Osterman, J., & Paxton, R. J. (2020). Urban fragmentation leads to lower floral diversity, with knock-on impacts on bee biodiversity. *Scientific Reports*, 10(1), 21756. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-78736-x>
- 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>

- Tollington, S., Turbe, A., Rabitsch, W., Groombridge, J. J., Scalera, R., Essl, F., & Shwartz, A. (2017). Making the EU legislation on invasive species a conservation success. *Conservation Letters*, 10(1), 112-120. <https://doi.org/10.1111/conl.12214>
- Tomić, Z., Bijelić, Z., & Krnjaja, V. (2009). Analysis of grassland associations of Stara Planina Mountain. *Biotechnology in Animal Husbandry*, 25(5-6-1), 451-464. <https://doi.org/10.2298/BAH0906451T>
- Tsai, H. C., Chiang, J. M., McEwan, R. W., & Lin, T. C. (2018). Decadal effects of thinning on understory light environments and plant community structure in a subtropical forest. *Ecosphere*, 9(10), e02464. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2464>
- Tsiamis, K., Gervasini, E., Deriu, I., D'Amico, F., Nunes, A., Addamo, A., ... & Addamo, A. M. (2017). Baseline distribution of invasive alien species of Union concern. *Ispira (Italy) : Publications Office of the European Union*, 1-96. <https://doi.org/10.2760/345310>
- Tushabe, D., & Rosbakh, S. (2021). A compendium of in vitro germination media for pollen research. *Frontiers in Plant Science*, 12, 709945. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.709945>

-U-

- Union of Concerned Scientists. (2001). The science of invasive species. <https://www.cbd.int/doc/pa/tools/The%20science%20of%20invasive%20species.pdf>

-V-

- Valisena, D. (2022). WALKING ON TERRILS. RUDERAL ECOLOGIES AND TOXIC HERITAGE IN WALLONIA, BELGIUM. *PATHWAYS : EXPLORING THE ROUTES OF A MOVEMENT HERITAGE*, 264, 264. <https://doi.org/10.3197/63787710662654.ch13>
- Vallejo-Marín, M., & Russell, A. L. (2024). Harvesting pollen with vibrations : towards an integrative understanding of the proximate and ultimate reasons for buzz pollination. *Annals of Botany*, 133(3), 379-398. <https://doi.org/10.1093/aob/mcad189>
- van de Voorde, T. F., van der Putten, W. H., & Bezemer, T. M. (2012). The importance of plant–soil interactions, soil nutrients, and plant life history traits for the temporal dynamics of *Jacobaea vulgaris* in a chronosequence of old-fields. *Oikos*, 121(8), 1251-1262. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19964.x>
- Vanderplanck, M., Moerman, R., Rasmont, P., Lognay, G., Wathelet, B., Wattiez, R., & Michez, D. (2014). How does pollen chemistry impact development and feeding

- behaviour of polylectic bees ? *PloS one*, 9(1), e86209. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086209>
- Vanderplanck, M., Vereecken, N. J., Grumiau, L., Esposito, F., Lognay, G., Wattiez, R., & Michez, D. (2017). The importance of pollen chemistry in evolutionary host shifts of bees. *Scientific Reports*, 7(1), 43058. <https://doi.org/10.1038/srep43058>
- 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., 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>
- Vaudo, A. D., Dyer, L. A., & Leonard, A. S. (2024). Pollen nutrition structures bee and plant community interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 121(3), e2317228120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2317228120>
- 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>
- Vujanović, D., Losapio, G., Milić, S., & Milić, D. (2022). The impact of multiple species invasion on soil and plant communities increases with invasive species co-occurrence. *Frontiers in plant science*, 13, 875824. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.875824>

- Wang, C., Wei, M., Wang, S., Wu, B., & Cheng, H. (2020). *Erigeron annuus* (L.) Pers. and *Solidago canadensis* L. antagonistically affect community stability and community invasibility under the co-invasion condition. *Science of the Total Environment*, 716, 137128. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137128>
- Wauters, L. A., Lurz, P. W., Santicchia, F., Romeo, C., Ferrari, N., Martinoli, A., & Gurnell, J. (2023). Interactions between native and invasive species : A systematic review of the red squirrel-gray squirrel paradigm. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11, 1083008. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1083008>
- Wislo, W., Fewell, J. H., Rubenstein, D. R., & Abbot, P. (2017). Sociality in bees. *Comparative social evolution*, 50-83. <https://doi.org/10.1017/9781107338319.004>
- Weiner, C. N., Hilpert, A., Werner, M., Linsenmair, K. E., & Blüthgen, N. (2010). Pollen amino acids and flower specialisation in solitary bees. *Apidologie*, 41(4), 476-487. <https://doi.org/10.1051/apido/2009083>
- Wickert, K. L., O'Neal, E. S., Davis, D. D., & Kasson, M. T. (2017). Seed production, viability, and reproductive limits of the invasive *Ailanthus altissima* (Tree-of-Heaven) within invaded environments. *Forests*, 8(7), 226. <https://doi.org/10.3390/f8070226>
- Wignall, V. R., Arscott, N. A., Nudds, H. E., Squire, A., Green, T. O., & Ratnieks, F. L. (2020). Thug life : bramble (*Rubus fruticosus* L. agg.) is a valuable foraging resource for honeybees and diverse flower-visiting insects. *Insect Conservation and Diversity*, 13(6), 543-557. <https://doi.org/10.1111/icad.12436>
- Winfrey, R. (2013). Global change, biodiversity, and ecosystem services : What can we learn from studies of pollination ?. *Basic and applied ecology*, 14(6), 453-460. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.07.004>
- 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>
- Wood, T. J., Holland, J. M., & Goulson, D. (2016). Diet characterisation of solitary bees on farmland : dietary specialisation predicts rarity. *Biodiversity and Conservation*, 25, 2655-2671. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1191-x>
- Wood, T. J., Vanderplanck, M., Vastrade, M., Vaudo, A. D., & Michez, D. (2021). Trees for bees : could woody plant pollen be used as a consistent resource in bee-focused agri-environment schemes. *Entomologia Generalis*, 42, 361-374. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.10.003>

-Z-

- Zaninotto, V., Fauviau, A., & Dajoz, I. (2023). Diversity of greenspace design and management impacts pollinator communities in a densely urbanized landscape : the city of Paris, France. *Urban Ecosystems*, 26(2), 503-515. <https://doi.org/10.1007/s11252-023-01351-x>
- Zariman, N. A., Omar, N. A., & Huda, A. N. (2022). Plant attractants and rewards for pollinators : their significant to successful crop pollination. *International Journal of Life Sciences and Biotechnology*, 5(2), 270-293. <https://doi.org/10.38001/ijlsb.1069254>
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., & Dorn, S. (2010). Maximum foraging ranges in solitary bees : only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation*, 143(3), 669-676. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.003>

VIII. Annexes

1. Tableaux supplémentaires

Tab. S1 : Liste des sites échantillonnés. Chaque terril contient deux sites, un envahi et un non envahi. Tous se situent en Belgique, dans la province du Hainaut. Les coordonnées GPS sont basées sur le système géodésique mondial (WGS 84). La couverture de *B. davidii* correspond à la proportion du site recouvert par cette espèce.

Terrils	Invasion	Latitude	Longitude	Altitude	Commune	Couverture <i>B. davidii</i>
Terril de la Marcasse	Envahi	50,41699	3,82757	68	Colfontaine	90
	Non envahi	50,41587	3,82795	67	Colfontaine	0
Terril Saint-Antoine	Envahi	50,41111	3,77322	72	Dour	50
	Non envahi	50,41263	3,77382	79	Dour	0
Coron des Anges	Envahi	50,46601	4,04008	41	Havré	75
	Non envahi	50,46670	4,04058	40	Havré	0
Terril de l'Héribus	Envahi	50,43389	3,94076	116	Mons	36
	Non envahi	50,43278	3,94341	74	Mons	0
Terril d'Havré	Envahi	50,46879	4,04602	45	Havré	50
	Non envahi	50,46693	4,04392	36	Havré	0
Terril d'Élouges	Envahi	50,39778	3,74094	57	Dour	85
	Non envahi	50,39180	3,74154	54	Dour	0
Terril Bayemont-Saint-Charles	Envahi	50,42020	4,40454	148	Charleroi	40
	Non envahi	50,42237	4,39978	126	Charleroi	0
Terril Belle vue du huit	Envahi	50,39364	3,75622	69	Dour	10
	Non envahi	50,39362	3,75529	64	Dour	0
Terril Usine de Nimy	Envahi	50,47219	3,95252	32	Nimy	10
	Non envahi	50,47198	3,95087	32	Nimy	0
Terril du Grand Buisson	Envahi	50,41218	3,81461	85	Boussu	30
	Non envahi	50,41280	3,81308	77	Boussu	0
Terril du Quesnoy	Envahi	50,45457	4,13477	95	La Louvière	100
	Non envahi	50,45493	4,13686	102	La Louvière	0
Terril Naye-à-bois	Envahi	50,42710	4,40142	158	Charleroi	15
	Non envahi	50,42761	4,39894	159	Charleroi	0
Terril Rieu-du-Cœur	Envahi	50,42992	3,87289	71	Quaregnon	45
	Non envahi	50,42934	3,87188	48	Quaregnon	0
Terril Sacré-Français	Envahi	50,42672	4,43395	166	Dampremy	40
	Non envahi	50,42628	4,43455	160	Dampremy	0

Tab. S2 : Récapitulatif des espèces florales recensées durant l'échantillonnage de ce mémoire sur les terrils du Hainaut. Pour chaque espèce de plante, le récapitulatif comprend la famille, l'espèce, l'unité florale utilisée (un cm², capitule, fleur ou inflorescence), le nombre de terrils sur lesquels l'espèce a été retrouvée par le nombre total de terrils (N (Terrils)), le nombre total d'unités florales de l'espèce obtenues durant l'échantillonnage et le pourcentage d'unités florales recensées pour chaque mois d'échantillonnage (avril (A), mai (M), juin (J), juillet (J), août (A), septembre (S)).

Famille	Espèce	Unité florale	N (Terrils)	Total Unité Florale	A	M	J	J	A	S
Apiaceae	<i>Aegopodium podagraria</i>	1 cm ²	1/14	6				■		
	<i>Conium maculatum</i>	1 cm ²	1/14	89		■				
	<i>Daucus carota</i>	1 cm ²	12/14	358561				■	■	■
	<i>Pastinaca sativa</i>	1 cm ²	4/14	5993				■	■	
	<i>Torilis arvensis</i>	1 cm ²	1/14	50				■	■	
	<i>Torilis japonica</i>	1 cm ²	1/14	618				■	■	
Asteraceae	<i>Achillea millefolium</i>	1 cm ²	6/14	2469			■	■	■	
	<i>Bellis perennis</i>	Capitule	1/14	4	■					
	<i>Carlina vulgaris</i>	Capitule	4/14	146				■	■	■
	<i>Centaurea jacea</i>	Capitule	4/14	90			■	■	■	
	<i>Cichorium intybus</i>	Capitule	1/14	33				■	■	■
	<i>Cirsium arvense</i>	Capitule	5/14	255			■	■	■	
	<i>Cirsium vulgare</i>	1 cm ²	9/14	1499			■	■	■	
	<i>Crepis capillaris</i>	Capitule	5/14	43			■	■	■	■
	<i>Dittrichia graveolens</i>	Capitule	1/14	142						■
	<i>Erigeron annuus</i>	Capitule	8/14	2250			■	■	■	■
	<i>Erigeron canadensis</i>	1 cm ²	5/14	238						■
	<i>Eupatorium cannabinum</i>	1 cm ²	2/14	2284				■	■	■
	<i>Hieracium laevigatum</i>	Capitule	4/14	187				■	■	■
	<i>Hieracium murorum</i>	Capitule	1/14	1				■		
	<i>Hypochaeris radicata</i>	Capitule	10/14	192		■	■	■	■	■
	<i>Jacobaea vulgaris</i>	Capitule	10/14	1049				■	■	■
	<i>Leontodon hispidus</i>	Capitule	3/14	94			■	■	■	■
	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Capitule	11/14	2967		■	■	■	■	■
	<i>Matricaria chamomilla</i>	Capitule	3/14	92				■	■	■
	<i>Pentanema squarrosum</i>	Capitule	3/14	338				■	■	■
	<i>Picris hieracioides</i>	Capitule	13/14	5633				■	■	■
	<i>Pilosella officinarum</i>	Capitule	4/14	134		■	■	■	■	■
	<i>Pilosella piloselloides</i>	Capitule	5/14	627		■	■	■	■	■
	<i>Scorzoneroides autumnalis</i>	Capitule	2/14	20						■
	<i>Senecio inaequidens</i>	Capitule	11/14	688			■	■	■	■
	<i>Solidago canadensis</i>	1 cm ²	1/14	57				■	■	■
	<i>Solidago gigantea</i>	1 cm ²	1/14	141				■	■	■
	<i>Solidago virgaurea</i>	1 cm ²	2/14	33				■	■	■
	<i>Sonchus asper</i>	Capitule	1/14	6		■	■			
	<i>Tanacetum vulgare</i>	Capitule	10/14	11886				■	■	■
	<i>Taraxacum spp.</i>	1 cm ²	11/14	833		■				
	<i>Tripleurospermum inodorum</i>	Capitule	2/14	18				■	■	

	<i>Tussilago farfara</i>	Capitule	2/14	8	■				
Boraginaceae	<i>Echium vulgare</i>	Fleur	12/14	16133		■	■	■	■
	<i>Myosotis arvensis</i>	Inflorescence	12/14	2033	■	■	■	■	■
	<i>Myosotis discolor</i>	Inflorescence	3/14	61		■			
	<i>Myosotis ramosissima</i>	Inflorescence	8/14	1505	■	■	■	■	■
	<i>Symphytum officinale</i>	Fleur	1/14	41		■		■	■
Brassicaceae	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Inflorescence	5/14	65	■	■			
	<i>Berteroa incana</i>	Fleur	1/14	48				■	
	<i>Cardamine hirsuta</i>	Inflorescence	6/14	22	■	■	■	■	■
	<i>Draba verna</i>	Inflorescence	4/14	229	■	■	■	■	■
	<i>Lepidium campestre</i>	1 cm ²	1/14	70	■	■			
Campanulaceae	<i>Campanula persicifolia</i>	Fleur	1/14	3			■		
	<i>Campanula rapunculus</i>	Fleur	4/14	891			■	■	■
Caprifoliaceae	<i>Dipsacus fullonum</i>	1 cm ²	6/14	9991				■	■
	<i>Valerianella locusta</i>	1 cm ²	4/14	265	■	■			
Caryophyllaceae	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	Inflorescence	8/14	221	■	■	■	■	■
	<i>Cerastium fontanum</i>	Fleur	11/14	530		■			
	<i>Cerastium glomeratum</i>	1 cm ²	9/14	62	■	■			
	<i>Dianthus armeria</i>	Fleur	1/14	1					■
	<i>Herniaria glabra</i>	1 cm ²	1/14	144			■		
	<i>Petrorhagia prolifera</i>	Fleur	6/14	146			■	■	■
	<i>Silene latifolia</i>	Fleur	3/14	95	■	■	■	■	■
	<i>Silene vulgaris</i>	Fleur	1/14	17				■	■
Convolvulaceae	<i>Calystegia sepium</i>	Fleur	1/14	1				■	
Crassulaceae	<i>Sedum acre</i>	Fleur	2/14	2281			■		
Fabaceae	<i>Cytisus scoparius</i>	Fleur	2/14	1849	■				
	<i>Lathyrus latifolius</i>	Fleur	1/14	1446			■	■	■
	<i>Lathyrus sylvestris</i>	Fleur	1/14	380					■
	<i>Lotus corniculatus</i>	Fleur	11/14	19306			■	■	■
	<i>Medicago falcata</i>	Fleur	1/14	2					■
	<i>Medicago lupulina</i>	Inflorescence	7/14	1658			■	■	■
	<i>Medicago sativa</i>	1 cm ²	4/14	795			■	■	■
	<i>Melilotus albus</i>	1 cm ²	9/14	3655			■	■	■
	<i>Melilotus officinalis</i>	1 cm ²	5/14	2175			■	■	■
	<i>Onobrychis viciifolia</i>	Fleur	1/14	507			■	■	■
	<i>Trifolium arvense</i>	Inflorescence	4/14	2831			■	■	■
	<i>Trifolium campestre</i>	Inflorescence	10/14	13720			■	■	■
	<i>Trifolium dubium</i>	Inflorescence	4/14	721			■	■	■
	<i>Trifolium pratense</i>	1 cm ²	6/14	3318			■	■	■
	<i>Trifolium repens</i>	1 cm ²	8/14	4756			■	■	■
	<i>Vicia cracca</i>	Fleur	2/14	750			■	■	■
	<i>Vicia hirsuta</i>	Inflorescence	9/14	1107			■	■	■
<i>Vicia sativa</i>	Fleur	11/14	1243			■	■	■	
<i>Vicia tetrasperma</i>	Inflorescence	2/14	60			■	■	■	
Gentianaceae	<i>Centaurium erythraea</i>	Fleur	6/14	2079			■	■	■
	<i>Centaurium pulchellum</i>	Fleur	2/14	119			■	■	■
Geraniaceae	<i>Erodium cicutarium</i>	Fleur	1/14	21	■				

	<i>Prunus avium</i>	Fleur	1/14	911					
	<i>Rosa canina</i>	Fleur	6/14	129					
	<i>Rosa rubiginosa</i>	Fleur	1/14	9					
	<i>Rubus</i> spp.	Fleur	14/14	1145					
Rubiaceae	<i>Galium aparine</i>	Inflorescence	6/14	114					
	<i>Galium mollugo</i>	1 cm ²	1/14	19					
Salicaceae	<i>Salix caprea</i>	1 cm ²	1/14	1049					
Saxifragaceae	<i>Saxifraga tridactylites</i>	Fleur	1/14	40					
Scrophulariaceae	<i>Buddleja davidii</i>	1 cm ²	14/14	33793					
	<i>Verbascum thapsus</i>	Fleur	1/14	4					
Verbenaceae	<i>Verbena officinalis</i>	Inflorescence	1/14	3					
Violaceae	<i>Viola arvensis</i>	Fleur	1/14	1					

Tab. S3 : Récapitulatif des tests statistiques cherchant l'effet de l'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur les plantes des terrils du Hainaut. Pour chaque analyse, les paramètres et les résultats ont été compilés avec les *p-values* significatives ($p < 0,05$) en gras.

Variable réponse	Distribution	Estimate	Std.error	<i>p-value</i>
Richesse spécifique	Poisson	0,367	0,730	< 0,0001
Abondance florale (Hors <i>B. davidii</i>)	Poisson	1,959	0,004	< 0,0001
Abondance florale (Total)	Poisson	1,548	0,003	< 0,0001
Indice de Shannon (Hors <i>B. davidii</i>)	Normale	0,653	0,271	0,016
Indice de Shannon (Total)	Normale	0,393	0,176	0,025

Tab. S4 : Récapitulatif des tests statistiques cherchant l'effet du gradient d'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur les plantes des terrils du Hainaut. Pour chaque analyse, les paramètres et les résultats ont été compilés avec les *p-values* significatives ($p < 0,05$) en gras.

Variable réponse	Distribution	Estimate	Std.error	<i>p-value</i>
Delta richesse spécifique	Normale	0,215	0,095	0,023
Delta abondance florale (Hors <i>B. davidii</i>)	Normale	485,10	334,88	0,147
Delta abondance florale (Total)	Normale	441,605	328,780	0,179
Delta indice de Shannon (Hors <i>B. davidii</i>)	Normale	0,022	0,009	0,023
Delta indice de Shannon (Total)	Normale	0,008	0,006	0,150

Tab. S5 : Récapitulatif des tests statistiques cherchant l'effet de l'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur les 20 espèces de plantes les plus abondantes des terrils du Hainaut. Pour chaque analyse, les paramètres et les résultats ont été compilés avec les *p-values* significatives ($p < 0,05$) en gras. De plus, les *p-values* ont été corrigées en utilisant la méthode de Benjamini & Hochberg, qui contrôle le taux de fausses découvertes (FDR).

Variable réponse	Distribution	Estimate	Std.error	<i>p-value</i> (FDR)
Abondance unité florale <i>Cerastium fontanum</i>	Poisson	1,015	0,098	< 0,0001
Abondance unité florale <i>Cerastium glomeratum</i>	Poisson	0,26	0,256	0,311
Abondance unité florale <i>Daucus carota</i>	Poisson	2,396	0,006	< 0,0001
Abondance unité florale <i>Echium vulgare</i>	Poisson	2,189	0,026	< 0,0001
Abondance unité florale <i>Fragaria vesca</i>	Poisson	-0,112	0,061	0,069
Abondance unité florale <i>Hypericum perforatum</i>	Poisson	0,8	0,022	< 0,0001
Abondance unité florale <i>Hypochaeris radicata</i>	Poisson	0,379	0,147	0,011
Abondance unité florale <i>Jacobaea vulgaris</i>	Poisson	0,731	0,066	< 0,0001
Abondance unité florale <i>Leucanthemum vulgare</i>	Poisson	2,33	0,065	< 0,0001
Abondance unité florale <i>Lotus corniculatus</i>	Poisson	4,358	0,064	< 0,0001
Abondance unité florale <i>Melilotus albus</i>	Poisson	-0,131	0,033	< 0,0001
Abondance unité florale <i>Myosotis arvensis</i>	Poisson	-0,498	0,046	< 0,0001
Abondance unité florale <i>Myosotis ramosissima</i>	Poisson	0,207	0,052	< 0,0001
Abondance unité florale <i>Picris hieracidoides</i>	Poisson	1,208	0,032	< 0,0001
Abondance unité florale <i>Rubus</i> spp.	Poisson	-0,951	0,066	< 0,0001
Abondance unité florale <i>Senecio inaequidens</i>	Poisson	1,03	0,087	< 0,0001
Abondance unité florale <i>Tanacetum vulgare</i>	Poisson	2,335	0,032	< 0,0001
Abondance unité florale <i>Taraxacum</i> spp.	Poisson	1,705	0,096	< 0,0001
Abondance unité florale <i>Trifolium campestre</i>	Poisson	2,135	0,028	< 0,0001
Abondance unité florale <i>Vicia sativa</i>	Poisson	1,509	0,074	< 0,0001

Tab. S6 : Récapitulatif des espèces d'abeilles recensées durant l'échantillonnage de ce mémoire sur les terrils du Hainaut. Pour chaque espèce d'abeille, le récapitulatif comprend la famille, l'espèce, le nombre de terrils sur lesquels l'espèce a été retrouvée par le nombre total de terrils (N (Terrils)), le nombre de spécimens femelles (ouvrière (W) ou reine (Q)), le nombre de spécimens mâles et le pourcentage de spécimens recensés pour chaque mois d'échantillonnage (avril (A), mai (M), juin (J), juillet (J), août (A), septembre (S)).

Famille	Espèce	N (Terrils)	Femelles	Mâles	A	M	J	J	A	S
Andrenidae	<i>Andrena angustior</i>	1/14	2	0		■				
	<i>Andrena bicolor</i>	6/14	7	1			■			
	<i>Andrena cf. curvungula</i>	1/14	1	0			■			
	<i>Andrena cineraria</i>	3/14	2	1	■	■				
	<i>Andrena dorsata</i>	7/14	19	1			■	■	■	■
	<i>Andrena flavipes</i>	3/14	12	0	■			■		
	<i>Andrena haemorrhoa</i>	1/14	1	0	■					
	<i>Andrena humilis</i>	2/14	2	1	■	■				
	<i>Andrena minutula</i>	1/14	0	1			■			
	<i>Andrena minutuloides</i>	1/14	0	1			■			
	<i>Andrena nitida</i>	1/14	1	0	■					
	<i>Andrena ovatula</i>	2/14	2	0				■		
	<i>Andrena propinqua</i>	1/14	2	0	■			■		
	<i>Andrena scotica</i>	2/14	2	0	■					■
	<i>Andrena wilkella</i>	3/14	6	0		■	■			
	<i>Panurgus calcaratus</i>	2/14	7	7				■	■	■
Apidae	<i>Anthophora furcata</i>	1/14	1	0				■		
	<i>Anthophora plumipes</i>	3/14	1	8	■	■				
	<i>Anthophora quadrimaculata</i>	1/14	2	0				■		
	<i>Anthophora retusa</i>	1/14	1	1	■					
	<i>Bombus campestris</i>	1/14	1(Q)	0		■				
	<i>Bombus hortorum</i>	9/14	11(W)	6		■	■	■	■	■
	<i>Bombus hypnorum</i>	12/14	2(Q)/46(W)	13		■	■	■	■	■
	<i>Bombus lapidarius</i>	9/14	1(Q)/52(W)	6		■	■	■	■	■
	<i>Bombus pascuorum</i>	14/14	38(Q)/244(W)	68	■	■	■	■	■	■
	<i>Bombus pratorum</i>	10/14	1(Q)/17(W)	11	■	■	■	■	■	■
	<i>Bombus sensu stricto</i>	14/14	9(Q)/423(W)	65	■	■	■	■	■	■
	<i>Bombus vestalis</i>	2/14	0	3			■			
	<i>Ceratina cyanea</i>	7/14	9	5		■	■	■	■	■
	<i>Epeolus variegatus</i>	4/14	3	2			■	■	■	■
	<i>Eucera nigrescens</i>	1/14	0	1		■				
	<i>Xylocopa violacea</i>	1/14	1	0			■			
Colletidae	<i>Colletes daviesanus</i>	10/14	38	30				■	■	■
	<i>Colletes hederæ</i>	4/14	0	5					■	■
	<i>Colletes similis</i>	7/14	5	10	■	■	■	■	■	■
	<i>Hylaeus brevicornis</i>	6/14	11	1	■	■	■	■	■	■

	<i>Hylaeus communis</i>	6/14	8	0	
	<i>Hylaeus confusus</i>	3/14	2	1	
	<i>Hylaeus cornutus</i>	1/14	1	0	
	<i>Hylaeus difformis</i>	3/14	3	0	
	<i>Hylaeus dilatatus</i>	10/14	25	2	
	<i>Hylaeus gredleri</i>	1/14	2	1	
	<i>Hylaeus hyalinatus</i>	1/14	1	0	
	<i>Hylaeus incongruus</i>	1/14	1	0	
	<i>Hylaeus pictipes</i>	1/14	1	0	
Halictidae	<i>Halictus quadricinctus</i>	1/14	1	0	
	<i>Halictus rubicundus</i>	1/14	2	0	
	<i>Halictus scabiosae</i>	12/14	20	19	
	<i>Lasioglossum calceatum</i>	6/14	6	2	
	<i>Lasioglossum laticeps</i>	9/14	24	3	
	<i>Lasioglossum leucozonium</i>	10/14	17	1	
	<i>Lasioglossum malachurum</i>	1/14	1	0	
	<i>Lasioglossum morio</i>	9/14	22	0	
	<i>Lasioglossum nitidulum</i>	2/14	2	0	
	<i>Lasioglossum pauxillum</i>	10/14	37	10	
	<i>Lasioglossum punctatissimum</i>	3/14	2	1	
	<i>Lasioglossum villosulum</i>	12/14	52	4	
	<i>Seladonia tumulorum</i>	6/14	12	1	
	<i>Sphecodes monilicornis</i>	1/14	1	0	
	<i>Sphecodes pellucidus</i>	1/14	1	0	
	Megachilidae	<i>Anthidiellum strigatum</i>	3/14	2	2
<i>Anthidium manicatum</i>		4/14	7	3	
<i>Anthidium oblongatum</i>		3/14	1	3	
<i>Anthidium punctatum</i>		7/14	19	21	
<i>Chelostoma campanularum</i>		1/14	1	3	
<i>Chelostoma distinctum</i>		1/14	0	1	
<i>Chelostoma florissomne</i>		1/14	0	1	
<i>Chelostoma rapunculi</i>		4/14	2	10	
<i>Coelioxys afer</i>		1/14	1	0	
<i>Heriades truncorum</i>		3/14	4	0	
<i>Hoplitis adunca</i>		7/14	12	6	
<i>Hoplitis claviventris</i>		1/14	0	1	
<i>Hoplitis leucomelana</i>		8/14	11	6	
<i>Megachile alpicola</i>		1/14	1	0	
<i>Megachile argentata</i>		5/14	7	1	
<i>Megachile centuncularis</i>		3/14	3	1	
<i>Megachile ericetorum</i>		6/14	14	6	
<i>Megachile ligniseca</i>		1/14	1	0	
<i>Megachile rotundata</i>		9/14	43	1	
<i>Megachile versicolor</i>		3/14	3	1	
<i>Megachile willughbiella</i>		7/14	11	4	
<i>Osmia aurulenta</i>		1/14	2	0	
<i>Osmia bicolor</i>	1/14	2	0		

	<i>Osmia bicornis</i>	2/14	2	1					
	<i>Osmia caerulescens</i>	1/14	1	0					
	<i>Osmia leaiana</i>	3/14	3	1					
	<i>Osmia spinulosa</i>	3/14	8	0					
	<i>Pseudoanthidium nanum</i>	2/14	2	0					
	<i>Stelis ornatula</i>	1/14	1	0					
	<i>Trachusa byssina</i>	1/14	1	0					
Melittidae	<i>Dasypoda hirtipes</i>	3/14	17	3					
	<i>Melitta nigricans</i>	1/14	15	1					

Tab. S7 : Récapitulatif des tests statistiques cherchant l'effet de l'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur les abeilles des terrils du Hainaut. Pour chaque analyse, les paramètres et les résultats ont été compilés avec les *p-values* significatives ($p < 0,05$) en gras.

Variable réponse	Distribution	Estimate	Std.error	p-value
Richesse spécifique	Négative binomiale	0,588	0,136	< 0,0001
Abondance	Négative binomiale	0,944	0,164	< 0,0001
Indice de Shannon	Normale	0,438	0,182	0,016

Tab. S8 : Récapitulatif des tests statistiques cherchant l'effet du gradient d'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur les abeilles des terrils du Hainaut. Pour chaque analyse, les paramètres et les résultats ont été compilés avec les *p-values* significatives ($p < 0,05$) en gras.

Variable réponse	Distribution	Estimate	Std.error	p-value
Delta richesse spécifique	Normale	0,192	0,059	0,001
Delta abondance	Normale	1,071	0,250	< 0,0001
Delta indice de Shannon	Normale	0,014	0,006	0,020

Tab. S9 : Récapitulatif des tests statistiques cherchant l'effet de l'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur les 15 espèces d'abeilles les plus abondantes des terrils du Hainaut. Pour chaque analyse, les paramètres et les résultats ont été compilés avec les *p-values* significatives ($p < 0,05$) en gras. De plus, les *p-values* ont été corrigées en utilisant la méthode de Benjamini & Hochberg, qui contrôle le taux de fausses découvertes (FDR).

Variable réponse	Distribution	Estimate	Std.error	<i>p-value</i> (FDR)
Abondance <i>Bombus hortorum</i>	Poisson	0,118	0,486	0,853
Abondance <i>Bombus hypnorum</i>	Poisson	-0,573	0,267	0,048
Abondance <i>Bombus lapidarius</i>	Poisson	2,38	0,467	< 0,0001
Abondance <i>Bombus pascuorum</i>	Poisson	0,987	0,12	< 0,0001
Abondance <i>Bombus pratorum</i>	Poisson	-0,069	0,372	0,853
Abondance <i>Bombus sensu stricto</i>	Poisson	0,708	0,095	< 0,0001
Abondance <i>Colletes daviesanus</i>	Poisson	1,758	0,342	< 0,0001
Abondance <i>Halictus scabiosae</i>	Poisson	1,065	0,367	0,008
Abondance <i>Hoplitis leucomelana</i>	Poisson	0,606	0,508	0,29
Abondance <i>Hylaeus dilatatus</i>	Poisson	2,079	0,612	0,002
Abondance <i>Lasioglossum laticeps</i>	Poisson	0,223	0,387	0,651
Abondance <i>Lasioglossum leucozonium</i>	Poisson	2,833	1,029	0,011
Abondance <i>Lasioglossum morio</i>	Poisson	0,981	0,479	0,055
Abondance <i>Lasioglossum pauxillum</i>	Poisson	0,857	0,319	0,012
Abondance <i>Lasioglossum villosulum</i>	Poisson	1,006	0,302	0,002

Tab. S10 : Récapitulatif des tests statistiques cherchant l'effet de l'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur la richesse fonctionnelle des plantes présentes sur les terrils du Hainaut et l'effet du gradient d'invasion sur le delta de cette richesse. Pour chaque analyse, les paramètres et les résultats ont été compilés avec les *p-values* significatives ($p < 0,05$) en gras.

Variable réponse	Distribution	Estimate	Std.error	<i>p-value</i>
Richesse fonctionnelle	Gamma (Link = « Log »)	1,789	0,662	0,007
Delta richesse fonctionnelle	Gamma (Link = « Log »)	-0,036	0,017	0,033

Tab. S11 : Récapitulatif des tests statistiques cherchant l'effet du gradient d'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur les traits fonctionnels des plantes présentes sur les terrils du Hainaut. Pour chaque analyse, les paramètres et les résultats ont été compilés avec les *p-values* significatives ($p < 0,05$) en gras.

Variable réponse	Distribution	Estimate	Std.error	p-value
Ratio symétrie bilatérale/radiale	Gaussian	0,057	0,032	0,075
Richesse des couleurs	Gaussian	1	0,429	0,020
Profondeur de la corolle (range)	Gaussian	4,726	1,821	0,010
Largeur de la corolle (range)	Gaussian	9,031	5,360	0,092
Ratio P/L (range)	Gaussian	0,675	0,600	0,260

Tab. S12 : Récapitulatif des traits des abeilles recensées durant l'échantillonnage de ce mémoire sur les terrils du Hainaut. Pour chaque espèce d'abeille, le récapitulatif comprend la famille, l'espèce, le lectisme, l'ITD (mm), la longueur de la langue (mm), l'indice de pilosité (densité moyenne de la pilosité x longueur moyenne des soies) et le mode de vie des femelles ou des ouvrières dans le cas des *Bombus* spp..

Famille	Espèce	Lectisme	ITD	Longueur de la langue	Indice de pilosité	Mode de vie
Andrenidae	<i>Andrena angustior</i>	Généraliste	1,98	2,04	146,33	Solitaire
	<i>Andrena bicolor</i>	Généraliste	2,01	2,07	158,39	Solitaire
	<i>Andrena cf. curvungula</i>	Spécialiste	2,56	2,61	65	Solitaire
	<i>Andrena cineraria</i>	Généraliste	2,87	2,91	200,76	Solitaire
	<i>Andrena dorsata</i>	Généraliste	2,05	2,12	98,5	Solitaire
	<i>Andrena flavipes</i>	Généraliste	2,36	2,41	220,23	Solitaire
	<i>Andrena haemorrhoa</i>	Généraliste	2,49	2,54	62,34	Solitaire
	<i>Andrena humilis</i>	Spécialiste	2,25	2,31	114,43	Solitaire
	<i>Andrena minutula</i>	Généraliste	1,42	1,49	111,26	Solitaire
	<i>Andrena minutuloides</i>	Généraliste	1,49	1,55	81,46	Solitaire
	<i>Andrena nitida</i>	Généraliste	2,9	2,94	189,03	Solitaire
	<i>Andrena ovatula</i>	Spécialiste	2,23	2,29	72,1	Solitaire
	<i>Andrena propinqua</i>	Généraliste	2,03	2,09	58,27	Solitaire
	<i>Andrena scotica</i>	Généraliste	2,86	2,91	109,45	Solitaire
	<i>Andrena wilkella</i>	Spécialiste	2,36	2,41	138,83	Solitaire
<i>Panurgus calcaratus</i>	Spécialiste	1,76	1,83	58,63	Solitaire	
Apidae	<i>Anthophora furcata</i>	Spécialiste	3,17	6,45	245	Solitaire
	<i>Anthophora plumipes</i>	Généraliste	4,26	8,56	334,72	Solitaire
	<i>Anthophora quadrimaculata</i>	Généraliste	3,26	6,62	222,75	Solitaire
	<i>Anthophora retusa</i>	Généraliste	3,73	7,54	29	Solitaire
	<i>Bombus campestris</i>	Généraliste	4,66	9,34	299,25	Parasite
	<i>Bombus hortorum</i>	Généraliste	4,54	9,1	420,25	Eusociale
	<i>Bombus hypnorum</i>	Généraliste	4,07	8,18	430,02	Eusociale
	<i>Bombus lapidarius</i>	Généraliste	4,28	8,59	580,2	Eusociale
	<i>Bombus pascuorum</i>	Généraliste	3,91	7,88	393,82	Eusociale
	<i>Bombus pratorum</i>	Généraliste	4,03	8,1	415,43	Eusociale
	<i>Bombus sensu stricto</i>	Généraliste	4,69	9,39	428,13	Eusociale
	<i>Bombus vestalis</i>	Généraliste	5,21	10,39	385,83	Parasite
	<i>Ceratina cyanea</i>	Généraliste	1,35	2,85	24,67	Solitaire
	<i>Epeolus variegatus</i>	Généraliste	1,85	3,82	26,67	Parasite
	<i>Eucera nigrescens</i>	Spécialiste	3,56	7,2	85,8	Solitaire
	<i>Xylocopa violacea</i>	Généraliste	6,67	13,17	67,86	Solitaire
Colletidae	<i>Colletes daviesanus</i>	Spécialiste	2,41	2	99,9	Solitaire
	<i>Colletes hederæ</i>	Généraliste	3,32	2,72	158	Solitaire
	<i>Colletes similis</i>	Spécialiste	2,41	2	123,93	Solitaire

	<i>Hylaeus brevicornis</i>	Généraliste	0,98	0,84	47,33	Solitaire
	<i>Hylaeus communis</i>	Généraliste	1,29	1,1	32,33	Solitaire
	<i>Hylaeus confusus</i>	Généraliste	1,4	1,19	41,83	Solitaire
	<i>Hylaeus cornutus</i>	Généraliste	1,4	1,19	39	Solitaire
	<i>Hylaeus difformis</i>	Généraliste	1,43	1,21	27,73	Solitaire
	<i>Hylaeus dilatatus</i>	Généraliste	1,39	1,18	30	Solitaire
	<i>Hylaeus gredleri</i>	Généraliste	1,05	0,99	26,5	Solitaire
	<i>Hylaeus hyalinatus</i>	Généraliste	1,31	1,11	38,83	Solitaire
	<i>Hylaeus incongruus</i>	Généraliste	1,55	1,31	33	Solitaire
	<i>Hylaeus pictipes</i>	Généraliste	1,04	0,89	10,77	Solitaire
	<i>Halictus quadricinctus</i>	Généraliste	2,85	3,78	53,4	Solitaire
	<i>Halictus rubicundus</i>	Généraliste	2,1	2,82	118,2	Eusociale
	<i>Halictus scabiosae</i>	Généraliste	2,52	3,35	163,9	Eusociale
	<i>Lasioglossum calceatum</i>	Généraliste	1,77	2,39	108,08	Eusociale
	<i>Lasioglossum laticeps</i>	Généraliste	1,45	1,97	189,33	Eusociale
	<i>Lasioglossum leucozonium</i>	Généraliste	1,84	2,47	88,85	Solitaire
	<i>Lasioglossum malachurum</i>	Généraliste	1,57	2,12	181,33	Eusociale
Halictidae	<i>Lasioglossum morio</i>	Généraliste	1,1	1,52	121,61	Eusociale
	<i>Lasioglossum nitidulum</i>	Généraliste	1,17	1,6	85,67	Eusociale
	<i>Lasioglossum pauxillum</i>	Généraliste	1,18	1,62	72,22	Eusociale
	<i>Lasioglossum punctatissimum</i>	Généraliste	1,29	1,76	72,37	Solitaire
	<i>Lasioglossum villosulum</i>	Généraliste	1,38	1,87	78	Solitaire
	<i>Seladonia tumulorum</i>	Généraliste	1,45	1,98	121,47	Eusociale
	<i>Sphecodes monilicornis</i>	Généraliste	1,48	2,01	21,75	Parasite
	<i>Sphecodes pellucidus</i>	Généraliste	1,74	2,35	58,33	Parasite
	<i>Anthidiellum strigatum</i>	Généraliste	2,32	4,19	31,33	Solitaire
	<i>Anthidium manicatum</i>	Généraliste	3,51	6,25	75,75	Solitaire
	<i>Anthidium oblongatum</i>	Généraliste	2,67	4,79	45,33	Solitaire
	<i>Anthidium punctatum</i>	Généraliste	2,9	5,19	79,17	Solitaire
	<i>Chelostoma campanularum</i>	Spécialiste	1	1,87	84,17	Solitaire
	<i>Chelostoma distinctum</i>	Spécialiste	1,02	1,9	90,58	Solitaire
	<i>Chelostoma florissomne</i>	Spécialiste	1,69	3,09	137,31	Solitaire
	<i>Chelostoma rapunculi</i>	Spécialiste	1,53	2,82	45,48	Solitaire
	<i>Coelioxys afer</i>	Généraliste	2,07	3,76	24	Parasite
	<i>Heriades truncorum</i>	Spécialiste	1,53	2,81	43,47	Solitaire
Megachilidae	<i>Hoplitis adunca</i>	Spécialiste	2,43	4,38	86,88	Solitaire
	<i>Hoplitis claviventris</i>	Généraliste	1,97	3,58	67	Solitaire
	<i>Hoplitis leucomelana</i>	Généraliste	1,47	2,71	61,88	Solitaire
	<i>Megachile alpicola</i>	Généraliste	2,58	4,64	120,71	Solitaire
	<i>Megachile argentata</i>	Généraliste	2,82	5,06	119,61	Solitaire
	<i>Megachile centuncularis</i>	Généraliste	2,72	4,88	65,71	Solitaire
	<i>Megachile ericetorum</i>	Spécialiste	3,44	6,11	173,21	Solitaire
	<i>Megachile ligniseca</i>	Généraliste	3,55	6,31	74,33	Solitaire
	<i>Megachile rotundata</i>	Généraliste	2,37	4,27	91,75	Solitaire
	<i>Megachile versicolor</i>	Généraliste	3,3	5,87	49	Solitaire

	<i>Megachile willughbiella</i>	Généraliste	3,41	6,06	106,49	Solitaire
	<i>Osmia aurulenta</i>	Généraliste	2,92	5,24	122,92	Solitaire
	<i>Osmia bicolor</i>	Généraliste	2,72	4,89	145,14	Solitaire
	<i>Osmia bicornis</i>	Généraliste	3,08	5,51	321,69	Solitaire
	<i>Osmia caerulescens</i>	Généraliste	2,37	4,28	65	Solitaire
	<i>Osmia leaiana</i>	Spécialiste	2,75	4,93	107,38	Solitaire
	<i>Osmia spinulosa</i>	Spécialiste	1,94	3,54	51,6	Solitaire
	<i>Pseudoanthidium nanum</i>	Généraliste	1,96	3,24	115,5	Solitaire
	<i>Stelis ornatula</i>	Généraliste	1,52	2,8	43,17	Parasite
	<i>Trachusa byssina</i>	Généraliste	3,27	5,83	211,33	Solitaire
Melittidae	<i>Dasypoda hirtipes</i>	Spécialiste	2,87	3,0259	236,67	Solitaire
	<i>Melitta nigricans</i>	Spécialiste	2,72	2,87477	78,67	Solitaire

Tab. S13 : Récapitulatif des tests statistiques cherchant l'effet de l'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur la richesse fonctionnelle des abeilles présentes sur les terrils du Hainaut et l'effet du gradient d'invasion sur le delta de cette richesse. Pour chaque analyse, les paramètres et les résultats ont été compilés avec les *p-values* significatives ($p < 0,05$) en gras.

Variable réponse	Distribution	Estimate	Std.error	<i>p-value</i>
Richesse fonctionnelle	Gaussian	0,030	0,004	< 0,0001
Delta richesse fonctionnelle	Gaussian	0,0004	0,0001	0,008

Tab. S14 : Récapitulatif des tests statistiques cherchant l'effet de l'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur les traits fonctionnels des abeilles. Pour chaque analyse, les paramètres et les résultats ont été compilés avec les *p-values* significatives ($p < 0,05$) en gras.

Variable réponse	Distribution	Estimate	Std.error	<i>p-value</i>
ITD moyen	Gaussian	-0,347	0,161	0,031
Longueur de la langue moyenne	Gaussian	-0,874	0,37	0,018
Indice de pilosité moyen	Gaussian	-50,84	19,9	0,011
Proportion spécialistes	Beta	1,398	0,372	0,0002

Tab. S15 : Récapitulatif des tests statistiques cherchant la corrélation des *Bombus* spp. présents sur les terrils du Hainaut et du *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire. Pour chaque analyse, les paramètres et les résultats ont été compilés avec les *p-values* significatives ($p < 0,05$) en gras.

Variable réponse	Distribution	Estimate	Std.error	<i>p-value</i>
Pourcentage de <i>Bombus</i>	Beta	-0,84	0,302	0,005

Tab. S16 : Récapitulatif des tests statistiques cherchant l'effet de l'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur les traits fonctionnels des abeilles présentes sur les terrils du Hainaut, en dehors du genre *Bombus*. Pour chaque analyse, les paramètres et les résultats ont été compilés avec les *p-values* significatives ($p < 0,05$) en gras.

Variable réponse	Distribution	Estimate	Std.error	<i>p-value</i>
ITD moyen	Gaussian	0,136	0,133	0,308
Longueur de la langue moyenne	Gaussian	0,233	0,214	0,276
Indice de pilosité moyen	Gaussian	-13,483	10,025	0,179
Proportion spécialistes	Beta	1,348	0,432	0,002

2. Graphe supplémentaire

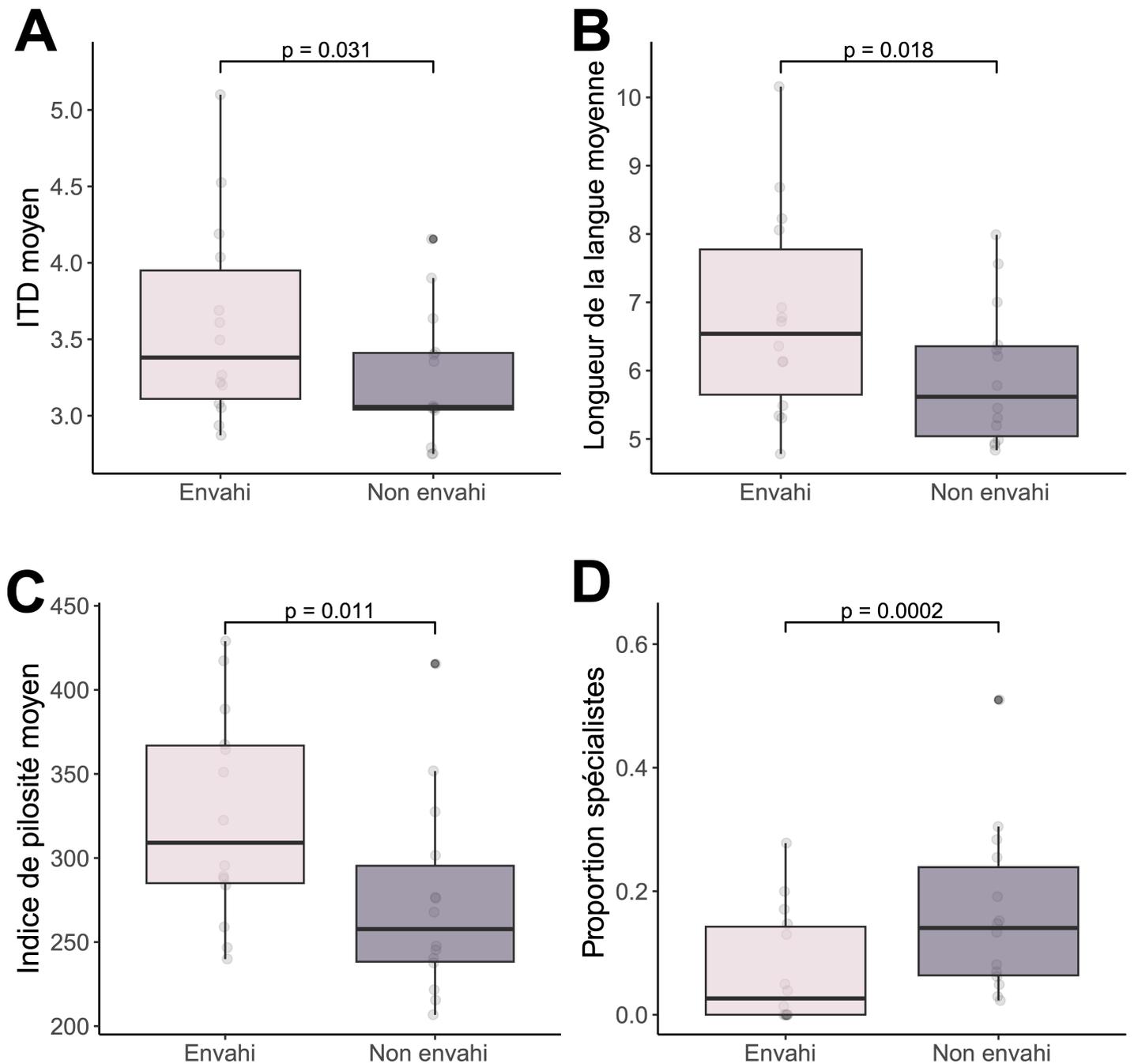


Fig. S1 : Influence de l'invasion de *Buddleja davidii*, plante étudiée dans le cadre de ce mémoire, sur les traits fonctionnels des abeilles présentes sur les terrils du Hainaut. Effet de l'invasion sur (A) l'ITD moyen, (B) la longueur de la langue moyenne, (C) l'indice de pilosité moyen et (D) la proportion de spécialistes. Les sites envahis regroupent les sites avec présence de *B. davidii*, tandis que les sites non envahis regroupent ceux sans présence de *B. davidii*, pour les 14 terrils. Les *p-values* indiquées sont issues des GLMMs.