



HAL
open science

Rôle de la diversification végétale, à différentes échelles, pour le maintien de la diversité des communautés d'insectes pollinisateurs dans les paysages agricoles

Tristan Berry

► To cite this version:

Tristan Berry. Rôle de la diversification végétale, à différentes échelles, pour le maintien de la diversité des communautés d'insectes pollinisateurs dans les paysages agricoles. Biodiversité et Ecologie. 2018. hal-02791728

HAL Id: hal-02791728

<https://hal.inrae.fr/hal-02791728>

Submitted on 5 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Rôle de la diversification végétale, à différentes échelles, pour le maintien de la diversité des communautés d'insectes pollinisateurs dans les paysages agricoles

Tristan Berry



Maitres de stage : Stéphanie Aviron et Audrey Alignier
Réfèrent universitaire : Frédéric Ysnel

Sommaire

Introduction	1
a. La pollinisation, d'un processus écologique vers un service écosystémique	1
b. La pollinisation, fruit d'une diversité des communautés de pollinisateurs?.....	1
c. Les pollinisateurs, un déclin florissant ?.....	2
d. Le bourgeonnement des mesures de conservation pour les pollinisateurs	3
I. Liens entre diversification végétale et diversité des communautés de pollinisateurs	4
a. La richesse végétale comme moteur structurant les communautés de pollinisateurs ?.....	4
b. Vers une approche fonctionnelle pour expliquer la structuration des communautés ?	5
c. Diversification végétale et diversité de niches.....	5
II. Modulation des effets en fonction du paysage	6
a. Diversification végétale et composition du paysage	6
III. Modulation des effets en fonction du temps	8
a. Diversification végétale à l'échelle saisonnière	8
b. Diversification végétale à l'échelle pluriannuelle	9
IV. Conclusion	10

Introduction

a. La pollinisation, d'un processus écologique vers un service écosystémique

La pollinisation, définie chez les plantes à fleurs (angiospermes) comme le processus par lequel un vecteur assure le transport du pollen depuis l'anthère de l'étamine jusqu'au stigmate du carpelle, correspond au mécanisme de reproduction sexuée des plantes ¹. Le vecteur qui conditionne ce processus correspond le plus souvent aux animaux (zoogamie)¹. En effet, la zoogamie serait un mode de pollinisation retrouvé chez 78 à 94% des angiospermes ². Parmi ces animaux, ce sont les insectes (entomogamie) qui assurent la pollinisation de la majorité des angiospermes zoogames ³. Les abeilles, comprenant près de 20 000 espèces ⁴, sont considérées comme les pollinisateurs les plus importants ⁵. L'abeille domestique (*Apis mellifera*) est largement considérée comme l'un des pollinisateurs les plus efficaces alors que les pollinisateurs sauvages (abeilles et autres), souvent négligés, constituent de très bons, voire de meilleurs pollinisateurs pour les cultures ^{6,7}. Ces insectes sont principalement regroupés dans les ordres des diptères, des hyménoptères, des coléoptères et des lépidoptères ^{7,8}.

La conservation du processus de pollinisation est un enjeu majeur puisqu'il joue un rôle crucial à la fois pour les espèces végétales cultivées et sauvages ⁹, induisant des enjeux écologiques, économiques et sociaux ⁹⁻¹¹. Tout d'abord, la pollinisation possède une importance directe pour la reproduction de la flore sauvage ² et indirecte pour la faune de consommateurs primaires ¹⁰. De plus, la pollinisation est souvent assimilée à un service écosystémique au sens de Daily ¹², c'est-à-dire un processus par lequel les écosystèmes et les espèces qui les composent soutiennent la vie et le bien-être humain. Dans les milieux agricoles, ce sont 35 % des volumes de production et plus de 70 % des 124 cultures principales pour l'alimentation mondiale qui dépendent dans une certaine mesure (moins de 10% à 90% d'augmentation du rendement) de la pollinisation ¹³. Ainsi, ce service, dont les bénéfices pour l'agriculture sont estimés à 153 milliards d'euros dans le monde pour une année ¹⁴ présente un enjeu fort pour la production d'environ un tiers des volumes marchands, mais surtout pour le maintien d'une diversité alimentaire permettant de fournir des nutriments essentiels pour la sécurité alimentaire ¹⁰. La pollinisation représente également un service écosystémique d'ordre culturel du fait du lien fort entre l'Homme et les pollinisateurs ¹⁰.

b. La pollinisation, fruit d'une diversité des communautés de pollinisateurs?

Les liens qui relient le service de pollinisation et la diversité des communautés de pollinisateurs sont encore mal compris et constituent une question de recherche qui occupe de nombreux scientifiques depuis près de deux décennies ¹⁵. Tout d'abord, plusieurs études, à l'échelle de la parcelle, soutiennent que la diversité de pollinisateurs (mesurée par la richesse spécifique ou la diversité fonctionnelle), en opposition avec l'abondance, permettait une augmentation du service de pollinisation dans des cultures de caféiers ¹⁶ de courges musquées ¹⁷ et de tournesols ¹⁸. Cependant, de récentes études tendent à montrer que les relations

service-biodiversité sont dirigées par l'abondance des espèces dominantes et non par la diversité ¹⁹. En effet, Winfree *et al.* ²⁰ et Kleijn *et al.* ²¹ ont montré, que l'abondance des espèces communes et tolérantes aux perturbations, soutenaient la majorité du service de pollinisation. Cependant, une nouvelle approche menée par Winfree *et al.* ²², vient apporter une vision différente sur les liens pouvant exister entre service de pollinisation et diversité de pollinisateurs grâce à sa résolution spatiale (3700km² en conditions naturelles) et sa mesure fine du service de pollinisation. Ce travail met en évidence l'importance du *turnover* d'espèces qui est une composante de la diversité beta dominée par le remplacement d'espèces et qui traduit une variation de la composition spécifique entre sites. Le *turnover* aurait une importance 14 fois plus importante, que la dominance (abondance des espèces) à large échelle. Par exemple, pour atteindre le seuil de 50% de pollinisation, il faut en moyenne 5,5 espèces à l'échelle d'une parcelle cultivée (dominance de quelques espèces) tandis qu'il en faudrait 55 à large échelle. Cette étude souligne donc l'importance de considérer de larges échelles et de prendre en compte la variabilité de la composition des communautés et pas seulement le nombre et l'abondance des espèces. La diversité des pollinisateurs fournirait donc une stabilité spatiale pour le service de pollinisation (rendement stable à tout endroit du territoire considéré). Cette notion de stabilité peut également être réfléchi du point de vue temporel à travers l'effet d'assurance ²³ notamment dans un contexte de changements globaux. Bien que des espèces paraissent redondantes pour une fonction dans un type de contexte, beaucoup d'espèces seraient nécessaires pour maintenir une fonction à différents endroits, différents moments et dans un monde en constante évolution ²⁴. Ainsi, les connaissances actuelles tendent à montrer une importance cruciale du maintien de la diversité des communautés de pollinisateurs dans les milieux agricoles pour la pérennité du service de pollinisation, dans le temps et dans l'espace.

c. Les pollinisateurs, un déclin florissant ?

Les pollinisateurs sont aujourd'hui fortement menacés ^{8,9}. En effet, plusieurs études décrivent un déclin de l'abeille domestique aux États-Unis, en Europe, en Asie et en Australie, un fort déclin des bourdons au Royaume-Uni et en Belgique ^{9,25}, un déclin des papillons dans l'hémisphère nord, mais également un déclin des abeilles sauvages et des syrphes au Royaume-Uni et aux Pays-Bas ^{26,27}. Ces déclins, bien que mis en évidence seulement pour certains taxons et sur des zones géographiques limitées ¹⁰, suscitent une inquiétude grandissante. Afin de comprendre les causes de ces déclins, il faut s'intéresser aux facteurs qui impactent les communautés de pollinisateurs. Ces facteurs peuvent jouer un rôle à différentes échelles : à l'échelle locale de l'habitat ou de la tache de ressources (parcelle et bord de champs) ou à l'échelle du paysage. Ce dernier correspond à « un niveau d'organisation des systèmes écologiques, supérieur à l'écosystème, caractérisé essentiellement par son hétérogénéité et par sa dynamique gouvernée pour partie par les activités humaines » ²⁸. Les principaux facteurs influençant les pollinisateurs au niveau de la parcelle et du bord de champ sont liés aux pratiques agricoles affectant indirectement les pollinisateurs via la modification des sites de nidification (labour, irrigation par inondation), et des ressources florales (herbicides, fertilisants minéraux,

fauche, pâturage, type de couvert végétal) ou directement via des effets létaux ou sub-létaux (insecticides, fongicides; Fig.1A) ^{8,29,30}. Les interactions biotiques (compétition, facilitation, parasitisme, infections) sont des facteurs, renforcés par les activités humaines, qui influencent les pollinisateurs ^{8,9}. A l'échelle du paysage, les facteurs clés impactant les pollinisateurs sont liés à la disponibilité et à l'accessibilité des habitats et des ressources. En effet, la composition de la matrice paysagère (habitats semi-naturels (habitats boisés, habitats herbeux), chemins non minéralisés, cultures entomophiles et anémophiles) va influencer directement les ressources florales et les sites de nidifications présents pour les pollinisateurs (Fig.1B) ^{9,30,32}. De plus, la destruction et la fragmentation des habitats de même que la taille des parcelles vont modifier la disponibilité des ressources et leur accessibilité pour les pollinisateurs en fonction des capacités de dispersion des espèces ^{8,9,30}. Le changement climatique impacte également les pollinisateurs notamment via des désynchronisations entre la phénologie des plantes et des pollinisateurs (Fig.1) ⁹. Enfin, il est montré que ces facteurs (interactions biotiques, changement climatique, pratiques agricoles) peuvent agir de manière synergique ⁸ amenant une réflexion urgente sur des solutions efficaces pour le maintien des pollinisateurs.

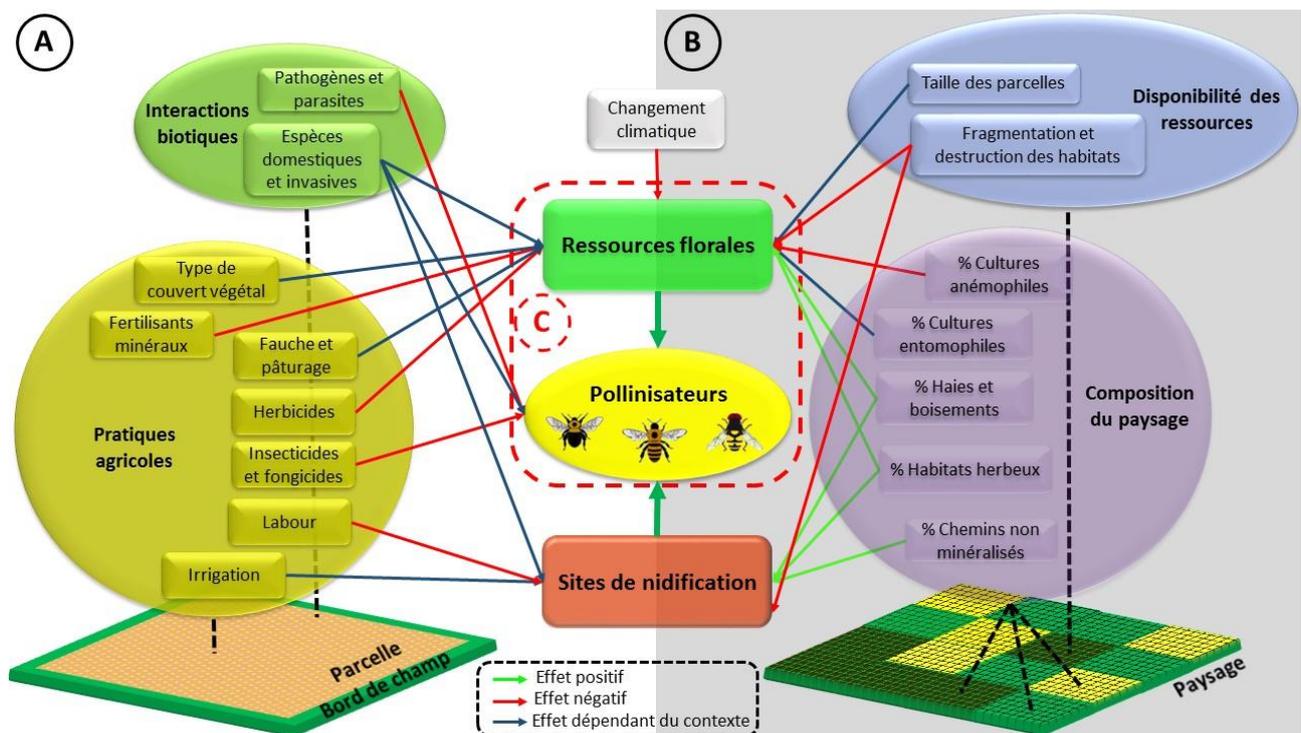


Figure 1 : Facteurs impactant les pollinisateurs à l'échelle de la parcelle/bord de champ (A) et à l'échelle du paysage (B) d'après Le Féon 2010; Vanbergen & the Insect Pollinators Initiative 2013; Garibaldi et al. 2014; Nicholls & Altieri 2013. Cette synthèse porte sur les rôles de la diversification végétale pour le maintien des pollinisateurs (C).

d. Le bourgeonnement des mesures de conservation pour les pollinisateurs

L'abeille domestique (*Apis mellifera*), est utilisée dans ce contexte de déclin des pollinisateurs sauvages depuis plusieurs décennies comme un substitut pour le maintien de la pollinisation, alors qu'elle ne permet qu'une supplémentation et non un remplacement des espèces sauvages ⁶. Cependant, le développement croissant de l'intérêt pour les pollinisateurs sauvages et leur conservation amène à réfléchir sur de nouvelles perspectives ^{6,33}. Actuellement, les mesures de conservation les plus importantes dans les milieux agricoles

sont les mesures agro-environnementales (MAE) ³⁴. Dans la majorité des cas, ces mesures généralistes tendent à limiter l'intensification agricole (agriculture biologique par ex.) et à restaurer des habitats favorables (prairies, bandes enherbées, bandes fleuries, haies) ^{32,34}. Dans cette synthèse nous considérons toutes les mesures qui améliorent les ressources florales (cultivées ou non) à différentes échelles (Fig.1C). L'ensemble de ces mesures est réuni sous le terme de stratégies de diversification végétale. Dans les paysages agricoles, ces stratégies peuvent s'appliquer pour les espèces cultivées avec une augmentation de la diversité génétique (mélanges variétaux), une mise en place de cultures mixtes ou mélangées (mélanges d'espèces) ou avec la mise en place d'une diversification temporelle des cultures (diversification des rotations) ³⁵. Mais, ces stratégies peuvent également reposer sur l'amélioration des ressources florales non cultivées à l'échelle du paysage avec le maintien, la mise en place ou la restauration d'habitats semi-naturels (bandes enherbées, bandes fleuries, prairies permanentes, haies) ^{25,35} ou à l'échelle de la parcelle en intégrant la flore adventice ^{25,32}. Cette synthèse s'intéresse aux questions suivantes : i) Quels sont les liens entre la diversification végétale et la diversité des communautés de pollinisateurs ? ii) Quels sont les mécanismes sous-jacents expliquant ces liens ? iii) À quelles échelles spatio-temporelles ces mesures sont-elles efficaces ?

I. Liens entre diversification végétale et diversité des communautés de pollinisateurs

a. La richesse végétale comme moteur structurant les communautés de pollinisateurs ?

Lichtenberg *et al.* ¹⁹ ont testé, à travers une méta-analyse de 13 études sur 11 types de cultures, l'effet sur les pollinisateurs de la diversification végétale à l'échelle de la parcelle (inter-cultures dans la parcelle, végétation non cultivée des bordures, diversification entre champs via la prise en compte des champs de surface < 4 ha). Les auteurs mettent en évidence un effet positif de la diversification végétale sur l'abondance, la richesse spécifique locale et régionale des pollinisateurs avec une augmentation respective de 45%, 44% et 29% entre parcelles diversifiées et parcelles peu diversifiées. De plus, l'étude met en évidence une diminution de l'équitabilité des communautés de pollinisateurs (-11%) avec l'augmentation de la diversité de plantes. Cette diminution serait due à la présence de taxons rares potentiellement favorisés par les mesures de diversification. Ainsi, cette étude montre un rôle favorable de la diversification végétale pour le maintien et la diversification des communautés de pollinisateurs. Elle souligne aussi l'importance de ne pas considérer le seul paramètre de la richesse spécifique pour appréhender les différents effets de la diversification sur les communautés de pollinisateurs. L'étude d'Orford *et al.* ³⁷ menée dans des prairies conventionnelles apporte des compléments sur les effets de la diversification végétale. Dans cette étude, les auteurs ont étudié les relations entre 3 types de mélanges de plantes (contenant entre 5, 12 ou 18 espèces) et la diversité fonctionnelle des pollinisateurs (Hyménoptères, Lépidoptères, Coléoptères, Diptères) en termes de niches alimentaires (familles de plantes visitées). Les résultats mettent en avant un effet positif de la richesse

spécifique de plantes sur l'abondance et la richesse des pollinisateurs, mais également sur leur diversité fonctionnelle. Ainsi, la richesse spécifique de plantes semble avoir des effets positifs à la fois sur des paramètres structuraux et fonctionnels des communautés de pollinisateurs.

b. Vers une approche fonctionnelle pour expliquer la structuration des communautés ?

Des études récentes ont cherché à comprendre de manière plus fine quelle était la composante de la diversité végétale qui structurait les communautés de pollinisateurs. L'étude de Warzecha *et al.* ¹¹, menée en conditions expérimentales, a testé l'effet de mélanges de fleurs, recommandés pour les pollinisateurs dans le cadre de MAE, sur les communautés de syrphes et d'abeilles. Le but était de tester si les mélanges plus riches en espèces attiraient plus de pollinisateurs ou si, au-delà de la richesse de plantes, certaines espèces étaient plus attractives que d'autres. Il ressort que 14 plantes « clés » appartenant à 6 familles différentes couvrent le pool d'espèces échantillonné et que 42% des individus pollinisateurs et 81% des espèces échantillonnées sont retrouvés sur seulement 4 plantes principales. Parmi elles, on retrouve des plantes cultivées (par ex. *Phacelia tanacetifolia* Benth, 1835) mais aussi adventices (comme *Chenopodium album* Linné, 1753). Cette étude souligne ainsi l'importance de quelques espèces de plantes particulières et confirme l'intérêt de la flore sauvage et adventice dans le maintien des pollinisateurs ^{25,32}. Sutter *et al.* ³⁶ confirment, à travers une étude en conditions naturelles, que l'abondance de certaines plantes « clés » est le facteur déterminant qui influence les visites des abeilles plutôt que la richesse ou l'abondance des différentes espèces florales présentes. Ces résultats amènent une réflexion sur les traits fonctionnels de ces plantes « clés » qui peuvent influencer l'accessibilité de la ressource pour les pollinisateurs. Ainsi, Balzan *et al.* ³⁸ ont manipulé de façon expérimentale cette diversité fonctionnelle de plantes en utilisant différents mélanges possédant des traits différents en termes d'accessibilité des ressources pour les pollinisateurs : 1) un mélange d'Apiacées (ressources très accessibles aux pollinisateurs, à langues courtes), 2) un mélange d'Apiacées et de Fabacées (ressources difficiles d'accès, accessibles aux pollinisateurs à langues longues), et 3) un mélange plus diversifié de familles végétales (Apiacées, Fabacées, Astéracées, Polygonacées et Brassicacées). Cette étude met en évidence un effet positif de la diversité fonctionnelle de plantes sur l'abondance des abeilles et de punaises floricoles. Si les relations entre diversité fonctionnelle de plantes et diversité des communautés de pollinisateurs semblent confirmées, elles sont encore mal comprises et nécessiteraient des investigations plus poussées.

c. Diversification végétale et diversité de niches

Bien que les relations entre diversité de plantes et communautés de pollinisateurs soient mises en évidence, les mécanismes qui structurent ces communautés sont encore peu étudiés ³⁹. Une récente étude menée par Venjakob *et al.* ³⁹ a cherché à comprendre la complexité de la différenciation de niches de groupes de pollinisateurs (abeilles *lato sensu* et syrphes) dans le temps et dans l'espace en fonction de la diversité de ressources florales. Pour cela, les auteurs ont manipulé la richesse spécifique de plantes en conditions

expérimentales, en créant un gradient allant de 1 à 60 espèces de plantes. Les résultats montrent que tous les groupes (abeille domestique, bourdons, abeilles solitaires et syrphes) diffèrent de manière significative dans leur utilisation de la ressource au niveau spatio-temporel en fonction de la richesse de plantes (Fig. 2). Ainsi, la diversification végétale permettrait d'augmenter la complémentarité de niches, diminuant la compétition et assurant la pérennité des services de pollinisation.

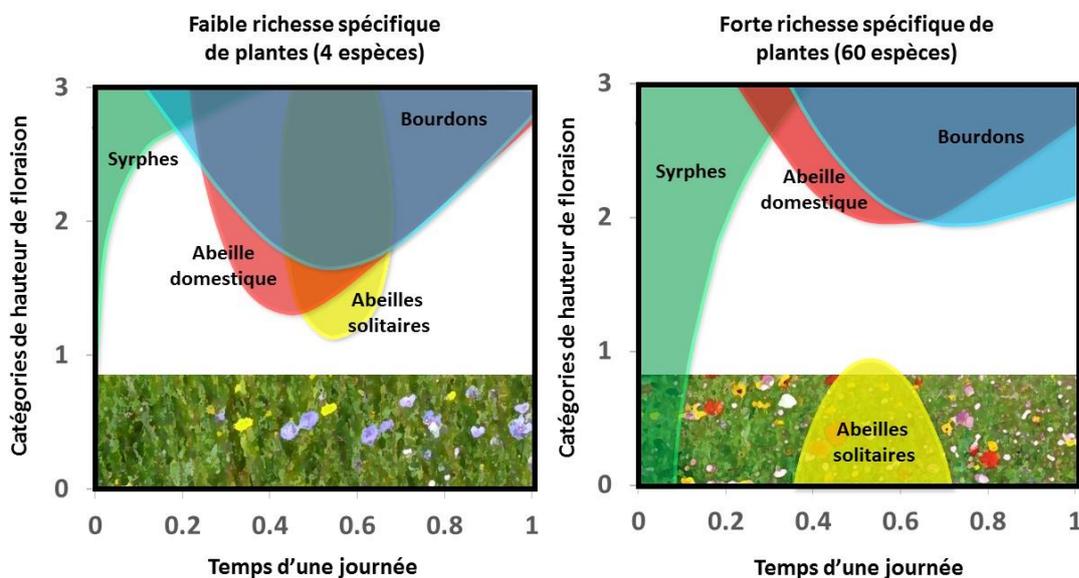


Figure 2 : Complémentarité et recouvrement de niches chez 4 groupes fonctionnels de pollinisateurs montrant les effets de la richesse de plantes, de la hauteur de floraison et du temps de la journée sur les taux de visites des différents groupes. Le temps dans une journée est standardisé entre 0 et 1. Les catégories de hauteurs de floraison sont les suivantes : 1 (1-10cm), 2 (11-25cm) et 3 (Plus de 26cm) d'après Venjakob et al. (2016).

II. Modulation des effets en fonction du paysage

a. Diversification végétale et composition du paysage

Les études citées précédemment s'accordent sur les effets bénéfiques de la diversification végétale sur les communautés de pollinisateurs mais d'autres études ne montrent aucun effets de ces mesures ⁴². Cette absence d'effets peut être expliquée, pour partie, par le contexte paysager. L'hétérogénéité (complexité) du paysage, ou propriété d'être formée par des éléments hétérogènes, disparates et contrastés, est un facteur reconnu pour son influence sur les processus écologiques ²⁸. Pour la prendre en compte, il faut considérer à la fois la composition (quantité et diversité) et la configuration spatiale des différents éléments qui composent un paysage²⁸. Concernant les pollinisateurs, les habitats semi-naturels (HSN) tels que les prairies, bandes enherbées ou fleuries, haies et boisements, sont le plus souvent considérés dans les études du fait de leurs apports de diverses ressources. L'hypothèse de l'hétérogénéité intermédiaire prédit que les mesures de conservation devraient être plus efficaces dans les paysages ayant une complexité intermédiaire ("simplifiés") par rapport aux paysages complexes ou extrêmement simplifiés ("ouverts"), du fait d'un manque de ressources, mais de la présence de populations sources ⁴³. De plus, l'hypothèse de concentration-dilution

prédit que des changements spatio-temporels de composition dans le paysage peuvent induire une concentration ou une dilution transitoire des populations pouvant avoir des conséquences fonctionnelles⁴³. Enfin l'hypothèse du débordement entre habitats prédit des mouvements d'organismes entre habitats anthropiques et semi-naturels⁴³. Une méta-analyse, portant sur 39 études dans plusieurs biomes différents, met en évidence des effets importants de la composition du paysage et dans une moindre mesure de sa configuration sur l'efficacité de la diversification végétale à l'échelle locale pour les communautés de pollinisateurs³¹. Une seconde méta-analyse, menée par Scheper *et al.*³⁴, portant sur 71 études, indique des effets positifs des mesures agro-environnementales (MAE; bandes fleuries, bandes enherbées, prairies permanentes) sur la richesse et l'abondance des pollinisateurs (abeilles, syrphes, papillons) dans les agrosystèmes. Ces effets sont cependant clairement influencés par le contexte paysager en termes de % d'HSN. De même, les MAE implantées dans les paysages simplifiés (1% < HSN < 20%) sont plus efficaces que celles mises en place dans les paysages complexes (HSN > 20%) ou dans les paysages très « ouverts » (HSN < 1%), où aucun effet des MAE n'est retrouvé (Fig. 3).

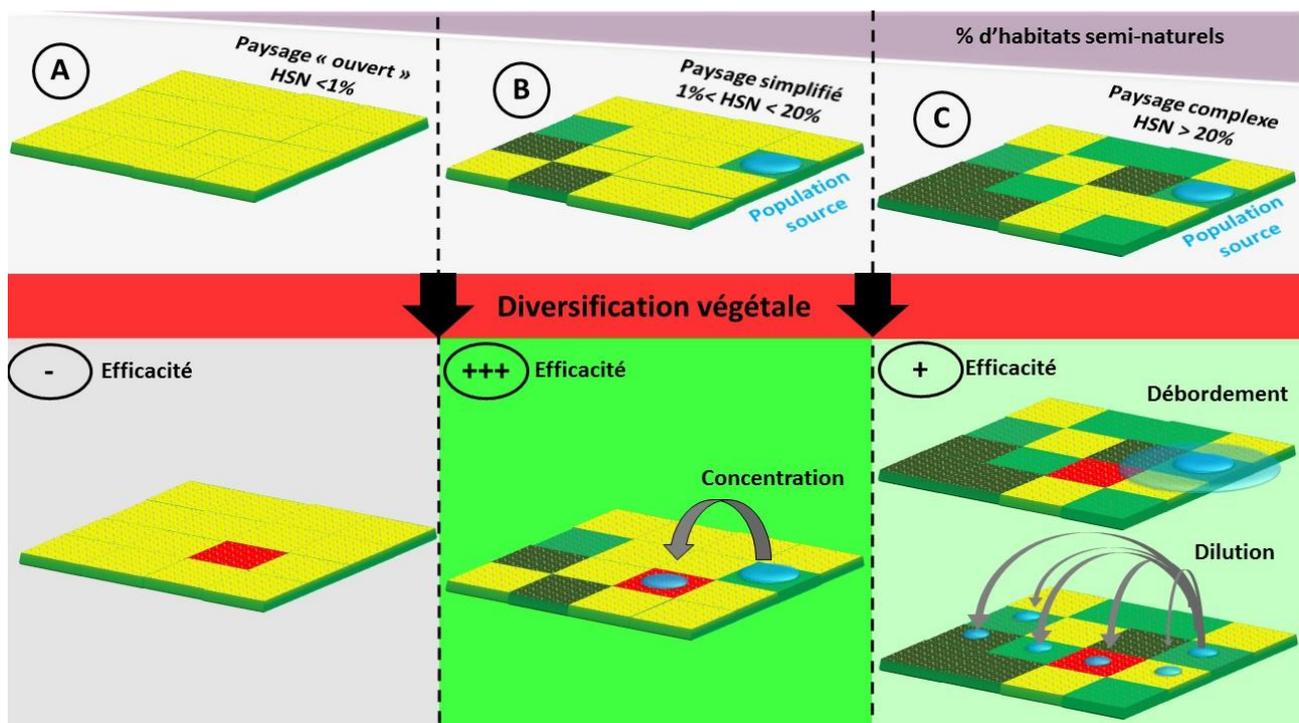


Figure 3 : Efficacité des mesures de diversification végétale en fonction de la complexité du paysage et illustration des différents mécanismes impliqués d'après Scheper *et al.* (2013) et Tschardtke *et al.* (2012).

Ainsi, comme prédit par l'hypothèse de la complexité intermédiaire du paysage, les paysages simplifiés bénéficieraient d'une manière plus importante des MAE du fait d'une amélioration des ressources favorisant le maintien de populations sources encore présentes³⁴ (Fig. 3B). Il est également possible que dans les paysages simplifiés un effet de concentration augmentant l'effet de la mesure soit observé. Dans les paysages « ouverts », l'absence de populations sources ne permet pas un effet des MAE (Fig 3A)^{30,34}. Enfin, dans les paysages complexes, le fait que les MAE influencent positivement les pollinisateurs, mais de manière

moins importante que dans les paysages simplifiés, peut s'expliquer par un besoin de restauration moins important ³⁰ mais également par des effets de débordement et de dilution ³⁴ (Fig. 3C). Dans un paysage complexe, les parcelles peuvent être proches des HSN, favorisant des débordements d'individus vers les cultures et minimisant l'effet de la mesure. Concernant l'effet dilution, Holzschuh *et al.* ⁴⁴ ont mené une étude sur l'effet de l'augmentation de ressources florales dans le paysage (cultures entomophiles) sur les bourdons. Cette étude met en évidence un effet de dilution des pollinisateurs et une baisse du service de pollinisation. Ces effets du paysage modulant l'efficacité de la diversification végétale dépendent des taxons et notamment de leurs capacités de dispersion et de leurs besoins écologiques comme les ressources florales, les ressources pour les larves ou les sites de nidification.

III. Modulation des effets en fonction du temps

a. Diversification végétale à l'échelle saisonnière

Les pollinisateurs utilisent différentes espèces florales pendant la saison ⁴⁰. Or, les périodes de vols des pollinisateurs dépassent le plus souvent la période de floraison de certaines espèces végétales, impliquant la nécessité de présence d'autres espèces (complémentarité de phénologies) pour combler la perte de cette ressource ⁴⁰. L'étude menée par Scheper *et al.* ⁴⁸ met en évidence un effet positif de l'augmentation des ressources florales dans le paysage en début de saison (colza) mais pas en fin de saison sur la diversité de bourdons dans des bandes fleuries. Ainsi, il existerait des moments plus favorables pour mettre en place une diversification végétale comme le début de saison notamment pour des espèces organisées en colonies comme les bourdons. Il existe également des complémentarités de phénologies entre espèces cultivées et non-cultivées ²⁵ (Fig. 4B). En effet, les cultures entomophiles comme le colza et le tournesol peuvent fournir de grandes quantités de ressources mais durant des périodes espacées et limitées dans le temps, induisant des manques de ressources florales durant la saison notamment pour l'abeille domestique (Fig. 4A). Durant ces périodes « creuses », ce sont les espèces non-cultivées qui peuvent soutenir les communautés de pollinisateurs (abeilles sauvages et domestique) ²⁵. Ces espèces correspondent à la flore des HSN mais également à la flore adventice des cultures anémophiles (Fig. 4). L'efficacité de la diversification végétale va dépendre de la disponibilité de ressources pendant la saison entière pour les communautés de pollinisateurs. Cependant, peu d'études empiriques ont porté sur la manipulation de la phénologie des plantes pour le maintien des pollinisateurs ³⁰. Pourtant, la prise en compte de cette problématique dans les stratégies de diversification végétale est d'autant plus importante dans un contexte de changement climatique et de désynchronisation des interactions plantes-pollinisateurs.

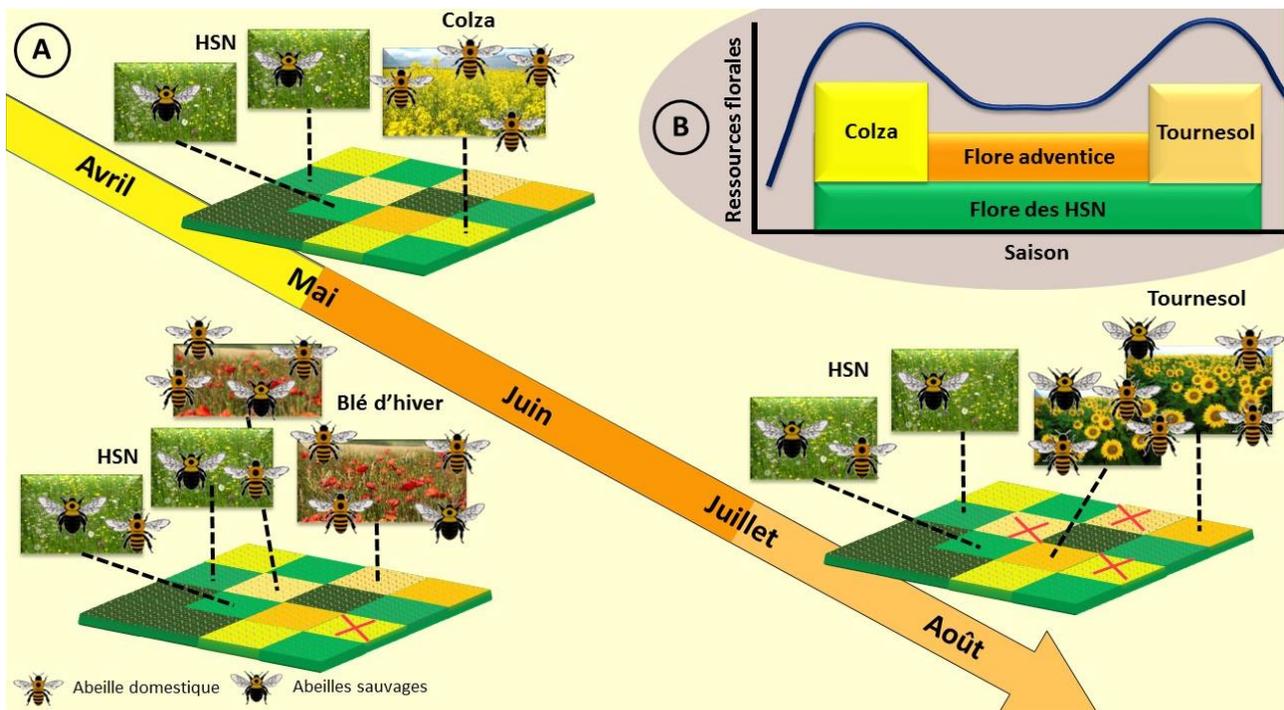


Figure 4 : Pattern d'utilisation temporelle des ressources florales pour les abeilles sauvages et l'abeille domestique dans un paysage agricole d'après Bretagnolle & Gaba (2015).

b. Diversification végétale à l'échelle pluriannuelle

Les mesures de diversification végétale mises en place peuvent mettre plusieurs années avant de montrer des effets. C'est ce qu'ont montré Blaauw & Isaacs ⁴⁵, dans un travail évaluant les effets sur 4 ans de la plantation de bandes fleuries sur les pollinisateurs (abeille domestique, abeilles sauvages et syrphes) dans des champs de myrtilles. Les résultats mettent en évidence une augmentation de l'abondance des abeilles sauvages et des syrphes 3 ans après la plantation tandis que l'abeille domestique ne semble pas répondre à cette mesure. Ces observations peuvent s'expliquer par le fait que les pollinisateurs présentent un temps de réponse (lié au délai de colonisation) et des variations interannuelles importantes liées principalement à des facteurs climatiques ^{45,46}. Ces variations naturelles suggèrent la nécessité de mettre en place des études pluriannuelles.

Une autre étude menée par Le Féon *et al.* ⁴⁷ met en évidence l'importance de la diversification végétale passée (mise sous couvert prairial durant au moins 1 an sur 5 années de rotation de cultures de blé) dans la structuration des communautés d'abeilles solitaires. La proportion de parcelles sans diversification des couverts dans la rotation (en blé durant 5 ans) dans des rayons de 800 et 1200 mètres autour du bord de parcelle influence de manière négative l'abondance et la richesse spécifique des abeilles solitaires. À l'inverse des blés, les prairies, par une gestion moins intensive, peuvent fournir un plus grand nombre de ressources florales et de zones de nidification, favorisant les communautés de pollinisateurs. Il semble donc primordial de considérer des échelles de temps de pluriannuelles pour rendre compte de l'efficacité des mesures de diversification végétale sur les communautés de pollinisateurs.

IV. Conclusion

La diversification végétale est une mesure prometteuse pour le maintien des communautés de pollinisateurs dans les paysages agricoles. Son efficacité est cependant dépendante de la présence d'autres éléments essentiels pour les pollinisateurs comme les sites de nidification. De plus, sa mise en place serait plus intéressante dans des paysages simplifiés et durant des périodes où les ressources florales sont peu abondantes pour les pollinisateurs. Actuellement, la mise en place des stratégies de diversification végétale n'est pas optimale ⁴⁹ et les mesures peuvent être améliorées ⁵⁰. Pour cela, les recherches doivent continuer à s'intéresser à l'ensemble des communautés (pas seulement aux abeilles, syrphes et papillons) avec une vision plus holistique ^{42,51}. La diversification végétale pourrait en effet, favoriser des espèces nuisibles ⁴². Les compromis entre coûts et bénéfices d'implantation de ces mesures pour les agriculteurs doivent donc absolument être pris en compte. D'autant que la mise en place de ces mesures peut dépendre du contexte paysager, mais que l'emprise des agriculteurs est souvent à l'échelle locale. Enfin, la diversification végétale est une mesure pouvant avoir également des effets sur d'autres services comme la régulation par exemple ³⁵ permettant d'adopter une approche de conservation multifonctionnelle.

Bibliographie

1. Abrol, D. P. Pollination – Chapter 2: Basic Concepts. in *Pollination biology: biodiversity conservation and agricultural production* (Springer, 2010).
2. Ollerton, J., Winfree, R. & Tarrant, S. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* **120**, 321–326 (2011).
3. Abrol, D. P. Chapter 9: Non Bee Pollinators-Plant Interaction. in *Pollination biology: biodiversity conservation and agricultural production* 792 (Springer, 2010).
4. FAO. Plant Production and Protection Division: Pollination. (2013). Available at: <http://www.fao.org/agriculture/crops/core-themes/theme/biodiversity/pollination/en/>. (Accessed: 31st March 2018)
5. Danforth, B. Bees. *Curr. Biol.* **17**, R156–R161 (2007).
6. Garibaldi, L. A. *et al.* Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science* **339**, 1608–1611 (2013).
7. Rader, R. *et al.* Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **113**, 146–151 (2016).
8. Vanbergen, A. J. & the Insect Pollinators Initiative. Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Front. Ecol. Environ.* **11**, 251–259 (2013).
9. Potts, S. G. *et al.* Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* **25**, 345–353 (2010).
10. Sluijs, J. P. van der & Vaage, N. S. Pollinators and Global Food Security: the Need for Holistic Global Stewardship. *Food Ethics* **1**, 75–91 (2016).
11. Warzecha, D., Diekötter, T., Wolters, V. & Jauker, F. Attractiveness of wildflower mixtures for wild bees and hoverflies depends on some key plant species. *Insect Conserv. Divers.* **11**, 32–41 (2018).
12. Daily, G. *Nature's Services: Societal Dependence On Natural Ecosystems*. (Island Press, 2012).
13. Klein, A.-M. *et al.* Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **274**, 303–313 (2007).
14. Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J. & Vaissière, B. E. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol. Econ.* **68**, 810–821 (2009).
15. Kremen, C. The value of pollinator species diversity. 3 (2018).
16. Klein, A.-M., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **270**, 955–961 (2003).
17. Hoehn, P., Tscharntke, T., Tylianakis, J. M. & Steffan-Dewenter, I. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **275**, 2283–2291 (2008).
18. Carvalheiro, L. G. *et al.* Natural and within farmland biodiversity enhances crop productivity. *Ecol. Lett.* **14**, 251–259 (2011).
19. Lichtenberg, E. M. *et al.* A global synthesis of the effects of diversified farming systems on arthropod diversity within fields and across agricultural landscapes. *Glob. Change Biol.* **23**, 4946–4957 (2017).
20. Winfree, R., Fox, J. W., Williams, N. M., Reilly, J. R. & Cariveau, D. P. Abundance of common species, not species richness, drives delivery of a real world ecosystem service. *Ecol. Lett.* **18**, 626–635 (2015).
21. Kleijn, D. *et al.* Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nat. Commun.* **6**, (2015).
22. Winfree, R. *et al.* Species turnover promotes the importance of bee diversity for crop pollination at regional scales. *Science* **359**, 791–793 (2018).

23. Yachi, S. & Loreau, M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **96**, 1463–1468 (1999).
24. Isbell, F. *et al.* High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* **477**, 199–202 (2011).
25. Bretagnolle, V. & Gaba, S. Weeds for bees? A review. *Agron. Sustain. Dev.* **35**, 891–909 (2015).
26. Biesmeijer, J. C. Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* **313**, 351–354 (2006).
27. Keil, P., Biesmeijer, J. C., Barendregt, A., Reemer, M. & Kunin, W. E. Biodiversity change is scale-dependent: an example from Dutch and UK hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Ecography* **34**, 392–401 (2011).
28. Burel, F. & Baudry, J. *Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications*. (Ed. TEC & DOC, 1999).
29. Le Féon, V. *Insectes pollinisateurs dans les paysages agricoles: approche pluri-échelle du rôle des habitats semi-naturels, des pratiques agricoles et des cultures entomophiles*. (Université Rennes 1, 2010).
30. Garibaldi, L. A. *et al.* From research to action: enhancing crop yield through wild pollinators. *Front. Ecol. Environ.* **12**, 439–447 (2014).
31. Kennedy, C. M. *et al.* A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecol. Lett.* **16**, 584–599 (2013).
32. Nicholls, C. I. & Altieri, M. A. Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators in agroecosystems. A review. *Agron. Sustain. Dev.* **33**, 257–274 (2013).
33. Aebi, A. *et al.* Back to the future: Apis versus non-Apis pollination—a response to Ollerton *et al.* *Trends Ecol. Evol.* **27**, 142–143 (2012).
34. Scheper, J. *et al.* Environmental factors driving the effectiveness of European agri-environmental measures in mitigating pollinator loss - a meta-analysis. *Ecol. Lett.* **16**, 912–920 (2013).
35. Isbell, F. *et al.* Benefits of increasing plant diversity in sustainable agroecosystems. *J. Ecol.* **105**, 871–879 (2017).
36. Orford, K. A., Murray, P. J., Vaughan, I. P. & Memmott, J. Modest enhancements to conventional grassland diversity improve the provision of pollination services. *J. Appl. Ecol.* **53**, 906–915 (2016).
37. Sutter, L., Jeanneret, P., Bartual, A. M., Bocci, G. & Albrecht, M. Enhancing plant diversity in agricultural landscapes promotes both rare bees and dominant crop-pollinating bees through complementary increase in key floral resources. *J. Appl. Ecol.* **54**, 1856–1864 (2017).
38. Balzan, M. V., Bocci, G. & Moonen, A.-C. Augmenting flower trait diversity in wildflower strips to optimise the conservation of arthropod functional groups for multiple agroecosystem services. *J. Insect Conserv.* **18**, 713–728 (2014).
39. Venjakob, C., Klein, A.-M., Ebeling, A., Tschamtker, T. & Scherber, C. Plant diversity increases spatio-temporal niche complementarity in plant-pollinator interactions. *Ecol. Evol.* **6**, 2249–2261 (2016).
40. Grass, I. *et al.* Much more than bees—Wildflower plantings support highly diverse flower-visitor communities from complex to structurally simple agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* **225**, 45–53 (2016).
41. Tschamtker, T. *et al.* Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol. Rev.* **87**, 661–685 (2012).
42. Holzschuh, A. *et al.* Mass-flowering crops dilute pollinator abundance in agricultural landscapes across Europe. *Ecol. Lett.* **19**, 1228–1236 (2016).
43. Blüthgen, N. & Klein, A.-M. Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic Appl. Ecol.* **12**, 282–291 (2011).

44. Scheper, J. *et al.* Local and landscape-level floral resources explain effects of wildflower strips on wild bees across four European countries. *J. Appl. Ecol.* **52**, 1165–1175 (2015).
45. Blaauw, B. R. & Isaacs, R. Flower plantings increase wild bee abundance and the pollination services provided to a pollination-dependent crop. *J. Appl. Ecol.* **51**, 890–898 (2014).
46. Roubik, D. W. Ups and Downs in Pollinator Populations: When is there a Decline? *Conserv. Ecol.* **5**, (2001).
47. Le Féon, V. *et al.* Solitary bee abundance and species richness in dynamic agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* **166**, 94–101 (2013).
48. Wood, T. J., Holland, J. M. & Goulson, D. Providing foraging resources for solitary bees on farmland: current schemes for pollinators benefit a limited suite of species. *J. Appl. Ecol.* **54**, 323–333 (2017).
49. Williams, N. M. & Lonsdorf, E. V. Selecting cost-effective plant mixes to support pollinators. *Biol. Conserv.* **217**, 195–202 (2018).
50. Senapathi, D. *et al.* Pollinator conservation—the difference between managing for pollination services and preserving pollinator diversity. *Curr. Opin. Insect Sci.* **12**, 93–101 (2015).

Résumé

La pollinisation est un processus écologique clé pour de nombreuses espèces de plantes. De ce fait, elle est assimilée à un service écosystémique ayant un intérêt crucial dans les paysages agricoles pour la production alimentaire mondiale. Ce service est fourni par une diversité de communautés d'insectes pollinisateurs (Hyménoptères, Diptères, Coléoptères, Lépidoptères). Cependant, ces organismes sont aujourd'hui fortement menacés et la mise en place de mesures de conservation s'avère urgente. La diversité de plantes est un facteur reconnu pour son rôle déterminant sur les communautés de pollinisateurs. Des mesures de conservation, réunies sous le terme de stratégies de diversification végétale, ont donc été mises en place dans le but d'augmenter la diversité végétale. Ces stratégies de diversification utilisent soit des plantes cultivées (mélanges culturaux, cultures entomophiles), soit des plantes non-cultivées (adventices, haies, bandes fleuries...). Des effets positifs de la diversification végétale ont été mis en évidence sur des paramètres structuraux et fonctionnels des communautés de pollinisateurs. Le fait d'augmenter la diversité végétale permettrait une meilleure complémentarité de niche, favorisant une meilleure coexistence des espèces. Cependant, les effets de ces mesures semblent fortement dépendre du contexte paysager et de facteurs temporels. La mise en place de mesures de diversification semble donc favorable pour le maintien des pollinisateurs dans les paysages agricoles simplifiés et lors de périodes particulières. Cependant, les effets de la diversification végétale sur les pollinisateurs ne sont pas encore pleinement compris et nécessitent des investigations plus poussées notamment en considérant l'ensemble des taxons pollinisateurs suivant une approche plus holistique. Enfin, la diversification végétale peut apporter des réponses pour d'autres services comme la régulation, permettant d'adopter une approche de conservation multifonctionnelle.

Mots-clés : diversification végétale, hétérogénéité du paysage, mesures agro-environnementales, paysages agricoles, pollinisateurs.

Abstract

Pollination is a key ecological process for many plant species. As a result, it is equated as an ecosystem service with a crucial interest in agricultural landscapes for global food production. This service is provided by a diversity of pollinator insect communities (Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Lepidoptera). However, these organisms are now under severe threats and the implementation of conservation measures is urgent. Plant diversity is a known factor for its determining role on pollinator communities. Conservation measures, known as plant diversification strategies, have therefore been implemented to increase plant diversity. These diversification strategies use either cultivated plants (crop mixtures, entomophilous crops) or non-cultivated plants (weeds, hedgerows, flower strips, etc.). Positive effects of plant diversification have been demonstrated on structural and functional parameters of pollinator communities. Increasing plant diversity would allow a better niche complementarity, favoring a better coexistence of species. However, the effects of these measures appear to be highly dependent on the landscape context and temporal factors. The implementation of diversification measures therefore seems favorable for the maintenance of the pollinators in the simplified agricultural landscapes and during particular periods. However, the effects of plant diversity on pollinators are not yet fully understood and require further investigations, especially considering all pollinator taxa using a more holistic approach. Finally, plant diversification can provide answers for other services such as regulation, allowing a multifunctional conservation approach to be adopted.

Keywords: agricultural landscapes, agri-environmental schemes, landscape heterogeneity, plant diversification, pollinators.