



**HAL**  
open science

# Modélisation des effets des pratiques agricoles sur les pollinisateurs

Remi Noraz

► **To cite this version:**

Remi Noraz. Modélisation des effets des pratiques agricoles sur les pollinisateurs. Sciences de l'environnement. 2023. hal-04337610

**HAL Id: hal-04337610**

**<https://hal.inrae.fr/hal-04337610>**

Submitted on 12 Dec 2023

**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.

# Rapport de stage M2 BEE parcours EE

2022-2023

## Modélisation des effets des pratiques agricoles sur les pollinisateurs

NORAZ Rémi

Mai 2023

**Structure d'accueil :** Laboratoire Agronomie Environnement  
UMR1121 INRAE Colmar  
28 Rue de Herrlisheim, 68000 Colmar

**Encadrant(e)s de stage :** RABOLIN MEINRAD Chantal  
ROUABAH Abdelhak  
THEROND Olivier



## Table des matières

1	Introduction.....	3
1.1	L'importance des pollinisateurs .....	3
1.2	Le déclin des pollinisateurs .....	3
1.3	Les modèles comme outils d'aides à la décision pour optimiser la gestion des paysages agricoles et favoriser les pollinisateurs .....	5
2	Matériel et méthode .....	8
2.1	Caractérisation et implémentation de la dynamique des ressources florales pour les pollinisateurs.....	8
2.1.1	Caractérisation des différents éléments du paysage d'intérêt apicole.....	8
2.1.2	Données utilisées pour mesurer la production de ressources.....	10
2.1.3	Implémentation de la dynamique des ressources florales .....	10
2.2	Fonctionnement du modèle .....	11
2.2.1	Le fonctionnement théorique du modèle.....	11
2.2.2	La partie collecte de nourriture .....	12
2.2.3	Dispersion des pollinisateurs sauvages .....	13
2.2.4	La partie pollinisatrice.....	13
2.3	Etudes de sensibilité .....	15
3	Résultats.....	16
3.1	Exemple de résultats de simulations.....	16
3.2	La dynamique des ressources florales et des pollinisateurs .....	16
3.3	Analyses de sensibilité.....	18
4	Discussion .....	18
4.1	Caractérisation de la ressource florale.....	18
4.2	Analyse de sensibilité .....	21
4.3	Application possible du modèle .....	23
4.4	Piste d'amélioration du modèle .....	24
4.4.1	Concernant la dynamique de la ressource florale.....	24

4.4.2	Concernant la dynamique des pollinisateurs .....	25
5	Conclusion .....	27
6	Bibliographie.....	28
7	Annexes.....	33
7.1	Annexe 1 : calcul du GDD .....	33
7.2	Annexe 2 : le module dynamique des abeilles domestiques .....	33

# **1 Introduction**

## **1.1 L'importance des pollinisateurs**

La grande majorité des plantes à fleurs sont pollinisées par les animaux, principalement des insectes. Les pollinisateurs sont donc vitaux au bon fonctionnement de l'ensemble des écosystèmes, naturels comme anthropisés. Les hyménoptères, abeilles et bourdons en particulier, sont parmi les pollinisateurs les plus efficaces. Le rôle joué par d'autres groupes tels que les lépidoptères, les diptères et les coléoptères, dans la pollinisation reste tout de même significatif. Leur rôle peut même devenir plus important que celui des hyménoptères dans certains milieux (Klein et al. 2007). L'évaluation réalisée dans le cadre de l'EFESE (évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques) montre que le service de pollinisation entomophile représentait en France une valeur marchande de la production agricole qui est comprise entre 2,3 et 5,3 milliards d'euros (EFESE, 2017).

## **1.2 Le déclin des pollinisateurs**

Nous traversons aujourd'hui une crise démographique massive et systémique des pollinisateurs avec des niveaux d'abondances historiquement bas. Les populations de papillons des prairies européennes ont diminué de moitié entre 1990 et 2011 (European Environment Agency. 2013). La même tendance est observée pour plusieurs autres taxons (Conrad et al. 2002, Goulson et al. 2008, Woodcock et al. 2016). Une étude révèle que la biomasse d'insectes a diminué de plus de 75 % en 27 ans dans une soixantaine de réserves protégées allemandes (Hallmann et al. 2017). Ce chiffre est d'autant plus inquiétant que l'étude analyse uniquement des relevés réalisés dans des zones où les pressions anthropiques sont moindres. Le déclin observé est systématique et indépendant du type d'habitat ou de la configuration du paysage. L'intensification de l'agriculture n'a pas été prise en compte au sein de ces analyses. Toutefois, la quasi-totalité des parcelles étudiées étaient entourées de parcelles agricoles, ce qui, selon les auteurs, pourrait expliquer une part significative du déclin des populations d'insectes (Hallmann et al. 2017). Les causes de ce déclin sont belles et bien connues et sont considérées comme d'origine multifactorielle. Elles sont les conséquences des activités anthropiques, notamment de la perte et la fragmentation des espaces semi-naturels qui servent de source de ressources alimentaires et de site de nidification pour les insectes pollinisateurs, de l'introduction d'espèces exotiques, du changement d'utilisation des terres et de certaines pratiques agricoles utilisées en agriculture conventionnelle (Potts et al. 2010, Goulson et al. 2015). L'augmentation de la taille des parcelles et l'utilisation d'intrants tels que les insecticides font parties des pratiques agricoles les plus néfastes aux pollinisateurs. Elles menacent directement leur survie, notamment via

l'exposition à des substances nocives telles que les néonicotinoïdes par exemple (Woodcock et al. 2016), mais aussi de manière indirecte via l'uniformisation de la ressource florale et à une plus grande variabilité de la quantité des ressources disponible pour les pollinisateurs (Potts et al. 2010, Bommarco et al. 2012). Or, plus de 70 % des productions agricoles mondiales dépendent de manière plus ou moins directe de la pollinisation par les animaux (Klein et al. 2007). De plus, une baisse de l'abondance et de la diversité des pollinisateurs est associée avec un service de pollinisation moindre se traduisant par une baisse de la productivité agricole (Morandin and Winston 2006). La protection des populations de pollinisateurs est donc un enjeu vital et permettrait de répondre, entre autres, au fait que la production agricole actuelle doit croître de 70 % d'ici 2050 pour soutenir la croissance démographique (Rahimi et al. 2021). Ceci est d'autant plus important que la surface de culture dépendant de la pollinisation a fortement augmenté ces dernières années. L'écart entre la demande en pollinisation des cultures et la capacité de pollinisation des abeilles domestiques ne cesse de croître malgré une augmentation du nombre de colonies (Lautenbach et al. 2012). De plus, les pertes massives de colonies d'abeilles domestiques des dernières années laissent penser que le rôle des pollinisateurs sauvages dans la pollinisation sera crucial (Breeze et al. 2011). Comprendre comment les populations de pollinisateurs répondent aux changements d'utilisation des terres et aux différentes pratiques agricoles devrait donc être une priorité afin d'assurer leur protection et le maintien du service de pollinisation (Hallmann et al. 2017).

L'utilisation d'auxiliaires de cultures dans le cadre de la lutte biologique des ravageurs de cultures, la diversification de la ressource florale ou encore l'augmentation du potentiel de nidification sont des exemples de mesures connues pour être favorables aux pollinisateurs. De telles pratiques sont à inscrire dans les nouvelles stratégies de développement agricole afin de contrer le déclin des pollinisateurs (Nicholls and Altieri 2013). Toutefois, il est difficile d'évaluer leur impact sur les pollinisateurs. Cela s'explique par la difficulté de lier la disponibilité en ressource avec le service de pollinisation en raison de processus spatio-temporels complexes régissant le comportement et la croissance des populations de pollinisateurs (Häussler et al. 2017). Par exemple, diversifier la ressource florale est bénéfique aux populations de pollinisateurs sur le long terme, mais peut réduire le service de pollinisation rendu aux cultures sur le court terme en raison d'un effet de compétition (Lander et al. 2011). En outre, les différences entre les distances de dispersion des individus reproducteurs et les distances de collecte de nourriture des butineuses rendent difficile à comprendre jusqu'à quelle échelle les pollinisateurs peuvent être impactés par des changements dans la disponibilité de la

ressource florale suite à des modifications du paysage (Häussler et al. 2017). De surcroît, en plus d'être abondante, la ressource florale doit aussi être présente tout au long de l'année. Par exemple, les cultures à floraison massive, telles que le colza ou le tournesol, créent une dynamique source puits dans la ressource florale avec des périodes d'abondances courtes au moment de leur floraison et de périodes de disettes plus longues lorsque les espaces non cultivés sont les seuls espaces à produire de la ressource. Une telle variation dans la ressource florale ne permet pas de soutenir de grandes populations de pollinisateurs (Nicholls and Altieri 2013).

### **1.3 Les modèles comme outils d'aide à la décision pour optimiser la gestion des paysages agricoles et favoriser les pollinisateurs**

Mettre en lien l'évolution des populations de pollinisateurs et la structure des paysages agricoles est nécessaire afin d'optimiser la prise de décision en matière de gestion de ces paysages pour promouvoir la biodiversité des pollinisateurs et les services écosystémiques qui lui sont associés. Cependant, il existe aujourd'hui peu de pays ayant suffisamment de données pour pouvoir le faire. De telles données peuvent être obtenues par des suivis réalisés directement sur le terrain. Bien qu'économiquement et scientifiquement viables, ces méthodes sont lentes et ne permettent pas d'évaluer ni de prédire à elles seules la réponse des populations de pollinisateurs face à des changements dans le paysage ou à des variations de certains paramètres biotiques ou abiotiques (Gardner et al. 2020, Breeze et al. 2021), ce que les modèles spatiaux permettent eux de faire. Ces modèles sont basés sur les connaissances fondamentales déjà acquises sur le comportement des pollinisateurs et leur dynamique. Ils permettent de mesurer et prédire rapidement la réponse des pollinisateurs à différents paysages et changements de paramètres. De tels modèles sont de véritables outils de décision pour les politiques, agriculteurs ou gestionnaires du territoire afin de préserver les populations de pollinisateurs (Gardner et al. 2020). De nombreux modèles de ce type existent déjà. Les plus simples se basent uniquement sur les distances entre les zones de nidification avec les zones de production de ressources ainsi que sur les capacités de vol des pollinisateurs, afin d'estimer le service de pollinisation rendu (Priess et al. 2007). D'autres modèles plus complexes prennent en compte les différences dans les préférences d'habitats et de ressources des pollinisateurs, en attribuant une note de qualité de nidification et de ressource à chaque type d'habitat présents dans le paysage (Lonsdorf et al. 2009). Cette méthode a par la suite été reprise dans de nombreuses autres études afin de prendre en compte les comportements de pollinisateurs visant à optimiser leur recherche et la collecte de ressources (Olsson et al. 2015) ainsi que pour capturer les dynamiques de ressources florales (Blasi et al. 2022). Toutefois, certains des processus impliqués dans l'écologie des pollinisateurs, tels que la

compétition entre les pollinisateurs ou les effets des pratiques agricoles demeurent peu ou pas du tout intégrés dans ces modèles qui peuvent parfois manquer de réalisme écologique (Becher et al. 2013).

Ces dernières années, de nouveaux modèles dits multi-agents ont été développés afin de répondre à cette problématique. La modélisation multi-agent est utilisée dans l'étude des systèmes complexes pour lesquels il est impossible de prédire leur évolution à l'aide d'équations linéaires. Ce type de modèle est composé d'un ensemble d'agents actifs évoluant dans un environnement. Chaque agent est une entité autonome définie par un ensemble de règles régissant son comportement, qui évolue selon l'environnement qui l'entoure. Lors d'une simulation, l'ensemble des interactions entre agents, entre eux et avec leur environnement, génère des dynamiques impliquées qui fait évoluer le système dans sa globalité. Grâce à la modélisation, il est possible de suivre cette évolution (Ferber 1997). A ce jour, les modèles pollinisateurs les plus complets sont les modèles BEEHAVE (Becher et al. 2014) et bumble-BEEHAVE (Becher et al. 2018). Ce sont tous deux des modèles multi-agents utilisés pour étudier respectivement l'abeille domestique et les bourdons. Etant donné que ces modèles nécessitent un grand nombre d'informations sur la biologie des pollinisateurs pour fonctionner, seules quelques espèces peuvent être étudiées. De plus, leur coût computationnel est très élevé, ce qui rend leur utilisation à de grandes échelles impossible à l'inverse des modèles mécanistes (Gardner et al. 2020).

Une autre limite des modèles actuels de pollinisateurs réside dans la caractérisation de la dynamique de la ressource florale. Par exemple, le Poll4pop proposé par Häussler et al. (2017) est considéré comme le modèle mécaniste le plus avancé pour décrire l'abondance des abeilles sauvages solitaires et sociales. Dans ce modèle, la dynamique de la ressource florale est modélisée à partir des périodes de floraison et d'une évaluation experte de la capacité d'un habitat à produire de la ressource florale. Toutefois, la dynamique de ressource florale n'a pu être capturée que pour les habitats monospécifiques. La ressource des habitats multi spécifiques à l'instar des éléments semi-naturels est toujours considérée comme constante tout au long de l'année. Cela est lié à la difficulté à distinguer la composition de ces milieux (Häussler et al. 2017). Le modèle Bumble-BEEHAVE caractérise les habitats en leur assignant à chacun une composition d'espèces typique. Cependant, le modèle ne fournit qu'une liste restreinte d'espèces florales et ne permet donc pas de représenter la diversité qui peut réellement être observée dans ce type de milieux.



De plus, il est connu que la production de ressource florale est influencée par des facteurs climatiques tels que l'hydrométrie et la température. En effet, la température est directement liée à un certain nombre de processus écologiques, tels que les interactions entre les plantes et les pollinisateurs. Des modifications de température peuvent par exemple conduire à des décalages dans la phénologie des plantes notamment de leur période de floraison et ainsi entraîner une désynchronisation entre les plantes et les pollinisateurs (Memmott et al. 2007). De plus, les périodes de sécheresse induisent une baisse de production chez les espèces florales (Phillips et al. 2018). Cependant, peu de modèles pollinisateurs prennent en compte les effets de la variabilité climatique, le LandscapePhenoBEE modèle (Blasi et al. 2022) en fait partie. Dans ce dernier, les périodes de floraison et les différentes étapes de développement des populations d'abeilles sauvages sont définies en fonction des degrés jour de croissance (GDD). Seule la température est intégrée dans le modèle. La prise en compte de la variabilité climatique dans les modèles pollinisateurs permettrait d'étudier les réponses et la capacité de résilience de ces populations face au dérèglement climatique (Blasi et al. 2022, Allan et al. 2022).

Enfin, la plupart des modèles existants se concentrent sur une classe unique de pollinisateurs et ne permettent pas de simuler les interactions entre des groupes de pollinisateurs différents. C'est le cas, par exemple, du modèle Bumble-BEEHAVE qui simule uniquement la dynamique des bourdons (Becher et al. 2018). Un autre modèle construit par Baveco et al (2016) permet de simuler la collecte du nectar au sein d'un paysage hétérogène d'un point de vue de l'efficacité énergétique. Ce modèle prend en compte la dynamique de production et de consommation du nectar et la compétition intraspécifique pour l'accès aux ressources. Toutefois, uniquement l'abeille domestique *Apis mellifera* est représentée dans ce modèle, et seules deux espèces florales sont considérées dans l'étude (Baveco et al. 2016).

Nous proposons ici un modèle multi agents permettant de simuler la dispersion et le développement des populations de plusieurs de trois groupes de pollinisateurs : l'abeille domestiques, les bourdons et les abeilles sauvages solitaires. En utilisant des données sur la distribution et la dynamique des ressources florales, notre modèle permet de simuler les interactions entre la structure du paysage (configuration et composition) et ces trois groupes de pollinisateurs en prenant en compte les effets de compétitions intra et inter-groupes pour les ressources florales intra et inter-groupes. L'implémentation de la dynamique des abeilles domestiques et des bourdons dans notre modèle repose sur des modèles existants tandis que celle des abeilles sauvages solitaires a été implémentée à la suite d'un travail de littérature. Les fonctions de collecte de nourriture utilisées dans le modèle s'inspirent des équations proposées

par Häussler (2017) (annexe :4, équations : 1 à 3). La dynamique de la ressource florale de l'ensemble des éléments du paysage, y compris les milieux semi-naturels, est simulé dans le modèle. La composition spécifique de ces différents éléments a d'abord été caractérisée à l'aide de nombreux relevés floristiques provenant de différentes sources. Les travaux de Blasi (2022) ont ensuite servi de base à la modélisation des dynamiques de la ressource florale pour l'ensemble des éléments du paysage (annexe : 4, équations 5 et 6). Enfin, une étude de sensibilité a été réalisée afin de déterminer l'influence de certains paramètres sur les taux de visites et l'abondance des trois classes de pollinisateurs prédites par le modèle.

## **2 Matériel et méthode**

### **2.1 Caractérisation et implémentation de la dynamique des ressources florales pour les pollinisateurs**

#### 2.1.1 Caractérisation des différents éléments du paysage d'intérêt apicole

La composition spécifique des différents objets présents dans le paysage à modéliser a dû être définie afin de pouvoir estimer la ressource produite par ces différents éléments.

##### *2.1.1.1 Cultures monospécifiques*

La localisation et le type de culture de l'ensemble des parcelles agricoles de France sont répertoriés au sein du Registre Parcellaire Graphique 2022®. Ce document permet d'identifier et de caractériser les parcelles agricoles à partir des informations fournies par les agriculteurs. Un code culture est associé à chaque parcelle enregistrée indiquant l'espèce principale cultivée sur celle-ci. Le RPG classe 352 codes culture regroupés en 24 groupes. Ce document est mis à jour annuellement en prenant en compte les changements de pratiques agricoles d'une année à l'autre. En compilant les différentes versions du RPG, il est donc possible de connaître la succession des cultures de chaque parcelle enregistrée.

##### *2.1.1.2 Couvert forestier*

La localisation et le type de couvert forestier sont décrits dans la base de données (BD) FORET 2022®. Ce document est le référentiel géographique français qui répertorie l'ensemble des espaces forestiers et milieux semi-naturels de France. En ce qui concerne les couverts forestiers, Il est possible de connaître la densité, la composition et l'essence dominante. Dans ce document, un élément est caractérisé comme forêt lorsque le taux de couverture des arbres matures de plus de cinq mètres dépasse les 10%. Lorsque ce taux est supérieur à 40 %, la forêt est considérée comme fermée, autrement elle est considérée comme ouverte. Les forêts fermées et ouvertes

peuvent être classées en 4 types : mixtes, feuillues, conifères ou sans couvert arboré. Le type de couvert dépend du taux de couverture libre relatif des essences qui le compose.

Afin de caractériser la composition floristique de l'ensemble des strates végétales du couvert forestier, les données de la BD FORET ont été complétées avec les données des inventaires forestiers nationaux (IFN) de 2004 à 2021 (IGN, 2022). Une note d'abondance-dominance est attribuée à chaque espèce végétale identifiée au sein de la parcelle étudiée en utilisant l'échelle de Braun-Blanquet. Plus de 100 000 relevés sont disponibles et ont été utilisés pour caractériser les différents types de couvert forestier décrits précédemment, à différentes échelles géographiques en fonction du nombre de données disponibles. Ainsi, les différents types de forêts fermées ont été décrits au niveau des sylvo-ecorégions (SERs) tandis que ceux des forêts ouvertes ont été décrits au niveau des grandes régions écologiques (GRECO). Les SERs sont de larges zones homogènes du point de vue du climat, de la topographie et de la nature du sol. Elles permettent de représenter de manière plus pertinente la répartition des écosystèmes forestiers du point de vue écologique. Ces régions peuvent elles-mêmes être regroupées en onze GRECOs.

#### *2.1.1.3 Prairies permanentes*

Les prairies permanentes sont répertoriées dans sein du RPG. Les formations enherbées présentes dans la BD FORET sont aussi considérées comme prairies permanentes dans le modèle. La caractérisation des prairies permanentes a été réalisée à l'aide du référentiel national des prairies permanentes de France (Michaud et al. 2012). Ce référentiel propose une typologie de 19 types de prairies caractéristiques de l'ensemble des prairies permanentes françaises sur la base de l'étude de plus de 190 prairies réparties sur le territoire. Chaque type de prairie est caractérisée par son mode et son intensité d'exploitation, son niveau de fertilisation azotée, son système d'élevage et sa zone géographique. Dans chaque prairie étudiée, des relevés floristiques ont été réalisés en utilisant 8 quadrats de 0.25 m<sup>2</sup> par parcelle. Ainsi chaque prairie permanente s'est vue attribuer un type de prairie de la typologie nationale en fonction des conditions pédoclimatiques de son environnement et des pratiques agricoles qui lui sont propres. La prairie hérite ensuite de la composition floristique caractéristique de la prairie type du référentiel national.

#### *2.1.1.4 Autres structures : bosquets, jachères et bandes enherbées/fleuries*

Les haies et les bosquets ont pu être identifiés en fusionnant les données de la base haies 2022® et des éléments bois et haies de la couche zone de végétation de la BD TOPO 2022®. La caractérisation de ces éléments a été réalisée à partir des données récoltées par l'IFN au niveau

des placettes catégorisées comme bosquets. En raison de la faible quantité de données disponibles, les bosquets et les haies n'ont pu être caractérisés qu'au niveau des GRECOs.

Les jachères et bandes enherbées/fleuries sont répertoriées au sein du RPG. La composition végétale de ces espaces a été définie à l'aide de la liste nationale des espèces pouvant être cultivées dans ce type de parcelle (Telepac, 2023).

### 2.1.2 Données utilisées pour mesurer la production de ressources

Nous avons caractérisé la dynamique des ressources florales en utilisant des données sur la période de floraison, la quantité de pollen et de nectar produits par fleur, ainsi que la densité florale. Le traitement des données et la création des deux banques de données utilisées dans le modèle ont été réalisés sur le logiciel R (version 4.1.1).

#### 2.1.2.1 *Données utilisées pour déterminer les périodes de floraison*

Le premier jeu de données nous renseigne sur les GDD (degré jour de croissance) bornant les périodes de floraison des espèces (annexe 1). Le GDD permet de normaliser les périodes de floraison en fonction de la température, ce qui permet de prendre en compte les différences de climats entre les zones étudiées. Trois bases de données (apibotanica®, baseflore® et bioflore®) ont été compilées pour générer la banque de données de floraison du modèle. Les périodes de floraison ont ensuite pu être converties en GDD en utilisant des données météorologiques des zones géographiques d'où les bases de données ont été construites.

#### 2.1.2.2 *Données utilisées pour déterminer la quantité des ressources florales produites*

Le second jeu de données est utilisé pour quantifier la production journalière de pollen et de nectar par espèces végétales et par unité de surface. Les données utilisées proviennent de huit études (Baude et al. 2016, Hicks et al. 2016, Flo et al. 2018, Timberlake et al. 2019, Guezen and Forrest 2021, Tew et al. 2021, Baden-Böhm et al. 2022, Filipiak et al. 2022). Du fait de différences dans le choix des unités de mesure entre les différentes études, toutes les valeurs ont dû être toutes normalisées, afin de pouvoir les comparer entre elles.

### 2.1.3 Implémentation de la dynamique des ressources florales

L'environnement est décrit à partir de fichiers de représentation spatiale du paysage sous le format shapefile. Ces fichiers proviennent des BD FORET®, BD TOPO®, BD haie® et du RPG 2021®. La composition spécifique et l'abondance des espèces dans chaque élément du paysage sont décrites dans plusieurs fichiers CSV, un fichier dédié par élément. Ensuite, un autre fichier CSV contient les informations sur la production de nectar et de pollen, et les périodes de floraison de chaque espèce de plante présente dans l'élément considéré. Ces fichiers

sont préalablement générés sur R en utilisant la liste d'espèces des fichiers décrivant la composition des différents éléments du paysage. Une moyenne au genre a été réalisée pour les espèces pour lesquelles aucune donnée n'était disponible sur la période de floraison et/ou la production de ressource. Lorsqu'aucune donnée sur la production de ressource d'une espèce n'était disponible au niveau du genre, une moyenne au niveau de la famille a été calculée. A tout cela s'ajoute un dernier fichier de données météorologiques incluant les températures minimales et maximales journalières utilisées lors du calcul de GDD pour définir l'horloge du modèle. Lors de l'initialisation du modèle, ce dernier génère pour chaque élément du paysage une grille régulière, composée de carrés dont la longueur des côtés est définie en paramètre d'entrée du modèle. Chaque cellule de la grille est définie par la surface de recouvrement de l'élément considéré dans cette cellule. Ces grilles sont ensuite fusionnées pour générer une dernière grille, où chaque cellule est définie par le type et la surface de recouvrement des éléments retrouvés dans cette cellule. Cette grille finale permettra de quantifier la production de ressource pour l'ensemble des éléments du paysage. Les populations de pollinisateurs sont ensuite générées sur cette grille. La taille de leur population est estimée par tirage au sort d'une valeur bornée. Les caractéristiques des différentes classes de pollinisateurs doivent être entrées directement en tant que paramètres du modèle.

## **2.2 Fonctionnement du modèle**

### **2.2.1 Le fonctionnement théorique du modèle**

Le pas de temps de la simulation se mesure en jours. A chaque pas de temps, les processus sont exécutés dans un ordre précis.

En premier lieu, le nouveau GDD du jour est calculé. Ensuite, la production de pollen et de nectar de chaque élément du paysage est ensuite estimée en prenant en compte les variations quotidiennes de production (annexe 5 : équations 5 et 6). Une valeur de production journalière de ressources florales (nectar et pollen) est ensuite attribuée à chaque cellule en fonction de son recouvrement de sol et des productions de pollen et de nectar calculées précédemment.

Deuxièmement, les pollinisateurs viennent prélever des ressources pour soutenir la croissance de leur population, mais uniquement si les conditions climatiques leur permettent de butiner et s'ils sont dans leur période d'activité. Chaque espèce de pollinisateur est définie par des périodes d'activités et des conditions climatiques optimales spécifiques.

Chaque groupe de pollinisateurs est composé de populations réparties dans le paysage. Ces populations sont définies par la localisation de la cellule dans laquelle elles se trouvent et par

leur nombre de sous-unités. Dans le cas des abeilles domestiques et des bourdons, la sous-unité représente une colonie tandis que pour les abeilles solitaires elle représente un individu. Le nombre de sous-unités d'une cellule ne peut dépasser la capacité d'accueil maximale de la cellule qui varie selon les groupes de pollinisateurs et la taille de la cellule.

A la fin de la période d'activité des pollinisateurs, les populations arrêtent d'exploiter la ressource, dispersent, dans le cas des pollinisateurs sauvages, et entrent en diapause jusqu'à la saison suivante. Leurs paramètres sont réinitialisés, à l'exception du nombre de sous-unités composant la population. A la fin de leur période de diapause, le nombre de sous-unité est réduit à l'aide d'un facteur de mortalité hivernale.

### 2.2.2 La partie collecte de nourriture

La quantité de ressource prélevée est définie en plusieurs étapes. D'abord, la ressource florale pouvant être prélevée par une population de pollinisateur est calculée pour chaque cellule florale (annexe 5 : équation 2). La part de ressource florale produite par une cellule qui est attribuée à une population de pollinisateur dépend de la taille de cette population par rapport à celles des autres populations de pollinisateurs voisines pouvant elles aussi atteindre la cellule, de la totalité de la ressource florale produite dans la cellule et de la distance entre sa position et la cellule exploitée. La part de ressource attribuée aux différentes colonies pouvant atteindre cette cellule sont calculés. Ceci permet de connaître comment la ressource produite au sein d'une cellule est distribuée entre les colonies qui exploitent cette cellule et ainsi de prendre en compte les effets de compétitions intra et interspécifique liées à la ressource alimentaire. Ces quantités représentent les quantités de pollen ou nectar qui seraient collectées si 100% des butineurs d'une population exploitent l'une de ces deux ressources.

Afin de pouvoir mesurer le service pollinisation, un taux de visite est calculé pour chaque cellule florale (annexe 5 : équation 1). Ce taux de visite est calculé pour chaque espèce de pollinisateurs.

La quantité de ressource réellement collectée par une population de pollinisateurs est ensuite calculée (annexe 5 : équation 3). Celle-ci dépend de l'attractivité de la cellule par rapport à l'ensemble des cellules exploitable par la colonie considérée, la distance séparant la cellule de la population de la cellule d'où la ressource est prélevée, du nombre de butineurs et des besoins de la population. Afin de prendre en compte l'impact des différences de besoins en ressources entre les populations, des stimuli de récolte pollen et de nectar sont calculés afin d'estimer la portion de butineurs dédiée à la collecte de chaque type de ressource. Ils sont générés en

comparant les stocks de pollen et de nectar réalisés de la population en question avec une réserve théorique optimale à atteindre. Ces réserves optimales sont déduites à partir des consommations journalières des populations. Plus l'écart entre les stocks réalisés et les stocks optimaux est grand, plus le stimulus sera important et plus la portion de butineurs exploitants la ressource en question sera importante. En normalisant le stimulus pollen et le stimulus nectar par la somme des deux il est possible de déterminer la portion de butineurs qui se spécialise sur telle ou telle ressource. Les quantités de pollen et de nectar maximales sont ensuite ramenées aux quantités de pollen et de nectar réellement prélevées à l'aide des deux facteurs.

La ressource est ensuite partagée équitablement entre les différentes sous-unités de la population avant d'être retirée de la cellule butinée. Cette quantité de ressource collectée servira de paramètre d'entrée au module de dynamique des pollinisateurs pour modéliser la croissance des populations de pollinisateurs.

### 2.2.3 Dispersion des pollinisateurs sauvages

La dispersion des populations de pollinisateurs sauvages est modélisée à la fin de période d'activité des pollinisateurs avant que les individus entrent en diapause à l'aide de l'équation (4) proposée par Häussler et al. (2017). La période d'activité varie selon l'espèce considérée. Le nombre d'individus qui disperse dépend de la quantité d'individus reproducteurs produits par la population d'une cellule sur toute la saison, de la distance entre cette cellule et la cellule d'établissement, de la distance moyenne de dispersion dont la valeur diffère entre les espèces et enfin du taux de survie par mètre parcouru. Si un migrant s'établit dans une cellule où aucun de ses congénères n'est présent, alors une nouvelle population sera créée. Le nombre de sous-unité de cette nouvelle population est égale au nombre de migrants. Dans le cas contraire, les migrants s'ajouteront à la population déjà établie qui verra ainsi sa taille augmenter. Si le nombre de sous-unité de cette nouvelle population est supérieure à la capacité d'accueil maximale de la cellule, une nouvelle taille de population sera calculée à l'aide d'une loi de poisson avec comme intensité la capacité d'accueil maximale de la cellule.

### 2.2.4 La partie pollinisatrice

#### 2.2.4.1 *Le module dynamiques des populations*

Trois groupes de pollinisateurs sont représentées dans ce modèle : l'abeille domestique *A. mellifera*, les bourdons et les abeilles sauvages solitaires. Chaque groupe est défini par un jeu d'équations visant à représenter sa dynamique de population. Ce module vise à estimer entre autres le nombre de butineurs produits par les différentes populations de pollinisateurs et ainsi

estimer la quantité de ressource pouvant être collectée dans le paysage. Le pollen est utilisé pour pondre des œufs et pour le développement du couvain tandis que le nectar est consommé par les adultes.

#### 2.2.4.2 *Les abeilles domestiques*

La dynamique des abeilles domestiques a été modélisée à partir des équations différentielles d'un modèle visant à explorer les effets de la disponibilité en ressource sur la croissance des colonies d'abeilles (Khoury et al. 2013, annexe 2).

#### 2.2.4.3 *Les abeilles sauvages sociales : les bourdons*

La dynamique des abeilles sauvages sociales s'inspire de la partie simulant le développement de la colonie du modèle bumble-BEEHAVE (Becher et al. 2018). Cette partie a été conçue sur la base des travaux de Duchateau & Velthuis (1998) sur le développement des colonies de bourdons terrestres. Jusqu'à deux espèces de bourdons peuvent être modélisées dans le modèle en même temps. En début de saison, la colonie est composée d'un seul individu, la reine. Celle-ci récolte de la ressource jusqu'à ce que les réserves de nourriture dépassent une valeur seuil et qu'elle pondre une première série d'œufs. Les œufs éclosent après une certaine période fixe. Dès l'apparition des premières travailleuses, la colonie rentre alors en phase eusociale. La reine ne fera plus que pondre des œufs diploïdes, donnant dans un premier temps des ouvrières, puis dans un second temps ces œufs pourront alors donner des reines. La production d'œufs destinés à devenir des reines débute lorsque le ratio larve/travailleuses est inférieur à trois et lorsque la phase eusociale a duré au moins 5 jours. Dès que les jeunes reines deviennent adultes, elles quittent la colonie pour s'accoupler, disperser et fonder une nouvelle colonie l'année suivante. La phase eusociale se termine au moment du point de transition. Dès lors, la reine ne pond plus que des œufs haploïdes donnant naissance à des mâles. Les mâles ne butinent pas mais consomment tout de même de la ressource. La date de transition arrive 5 jours après que le premier œuf destiné à être une reine ait été pondu. La colonie rentre ensuite dans une troisième phase de compétition. La date de début de cette troisième phase est calculée à partir de la date de début de production des reines. Durant cette phase, le taux de mortalité des œufs pondus est de 100% du fait d'une augmentation des niveaux d'agression et de l'oophagy. Cependant les œufs pondus avant la date de compétition continueront leur développement. La taille de la colonie diminue peu à peu jusqu'à la fin de la période d'activité. La dispersion des reines fondatrices est calculée et les paramètres de la colonie sont réinitialisés.



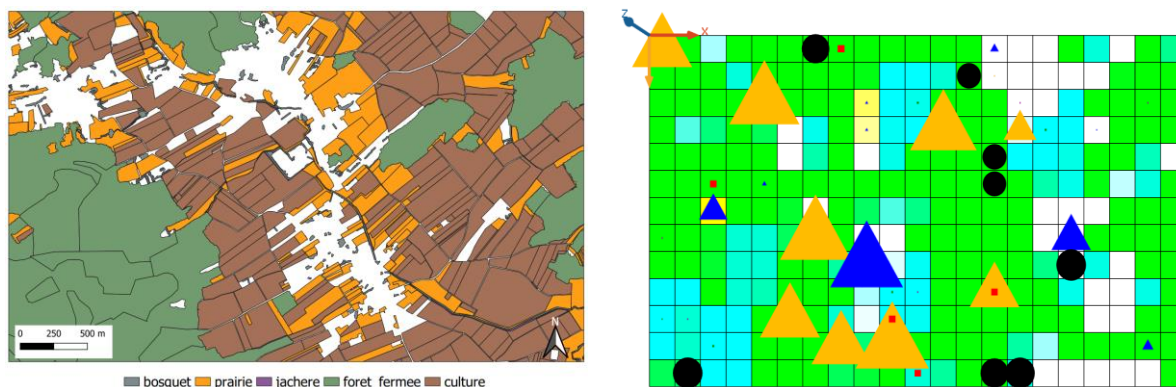


Figure 1 : exemple de paysage simulé. A gauche, la carte avec les couches de vecteurs. A droite, la discrétisation sous forme de grille. Les cellules de la grille mesurent 200m de côté. La couleur d'un pixel indique la quantité de ressource florale produite par les éléments le composant (bleu : nectar, jaune : pollen). Les symboles représentent des populations de pollinisateurs (triangle : bourdons, carré : abeille solitaire, rond: abeille domestique). La taille du symbole est proportionnelle à la taille de la population de pollinisateur. En sélectionnant directement une cellule ou un symbole, il est possible de voir les caractéristiques de l'agent représenté. Les informations disponibles pour une cellule florale sont par exemple sa composition de recouvrement de sol, sa production de ressource journalière et par type d'éléments, etc. Pour une population de pollinisateur, il est par exemple possible de connaître le nombre et la taille moyenne des sous-unités ou encore les réserves de nourriture accumulées.

#### 2.2.4.4 *Les abeilles sauvages solitaires*

La dynamique des abeilles sauvages solitaires a été construite sur la base de plusieurs études (Sydenham et al. 2016, Kratschmer et al. 2019, Twerd et al. 2021, Rivers-Moore n.d.). A l'inverse des deux autres groupes de pollinisateurs où le temps d'incubation est fixe, le développement des abeilles solitaires varie avec la. Suivant le voltinisme de l'espèce, les nouveaux individus peuvent soit participer à la collecte de nourriture dans le cas des espèces polyvoltines soit, entrer en diapause et devenir actifs qu'à partir de la saison suivante dans le cas des espèces univoltines. Jusqu'à trois espèces d'abeilles solitaires peuvent être modélisées en même temps dans le modèle.

### 2.3 Etudes de sensibilité

La sensibilité du modèle a été déterminée pour 5 paramètres biologiques des pollinisateurs. Pour chaque paramètre testé, 5 scénarii ont été réalisés en implémentant à chaque fois une valeur nouvelle au paramètre testé. Les autres paramètres ont gardé leur valeur par défaut. Chaque scénario a été simulé 4 fois sur une période de 5 ans. La taille des différentes populations de pollinisateurs et le nombre de nids/colonies sur l'ensemble du paysage ont été mesurés à la fin de chaque simulation puis comparés entre les différentes simulations.

### 3 Résultats

#### 3.1 Exemple de résultats de simulations

Le paysage modélisé en exemple se situe au niveau des communes de Bréchaumont, Traubach-le-Haut et Traubach-le-bas dans le département du Haut-Rhin, dans la région du Grand-Est en France. La superficie du paysage est d'un peu plus de 10 km<sup>2</sup>. Il est composé principalement par des cultures (47%) puis par des forêts fermées (34.7%), tandis que les prairies représentent seulement 15.7% du paysage, les bosquets 2.9% et enfin les jachères 0.07%. Cette région appartient à la grande régions écologique C et la sylvoécorégion C42. Selon le référentiel national des prairies permanentes de France, les prairies de cette région sont de type PSC2.

#### 3.2 La dynamique des ressources florales et des pollinisateurs

Les dynamiques de production de pollen et de nectar par unité de surface sont représentées en figure 2. Les prairies sont les éléments du paysage qui produisent le plus de nectar par m<sup>2</sup>, jusqu'à 15 mL/m<sup>2</sup> au pic de production aux alentours de mi-juillet. La production de nectar au m<sup>2</sup> des autres éléments du paysage ne dépassent pas le 1 ml/m<sup>2</sup>. Les jachères et les prairies sont les éléments du paysage qui produisent le plus de pollen, jusqu'à 140 mg/m<sup>2</sup> et 145 mg/m<sup>2</sup> respectivement au moment du pic de production fin avril pour les jachères et mi-juillet pour les

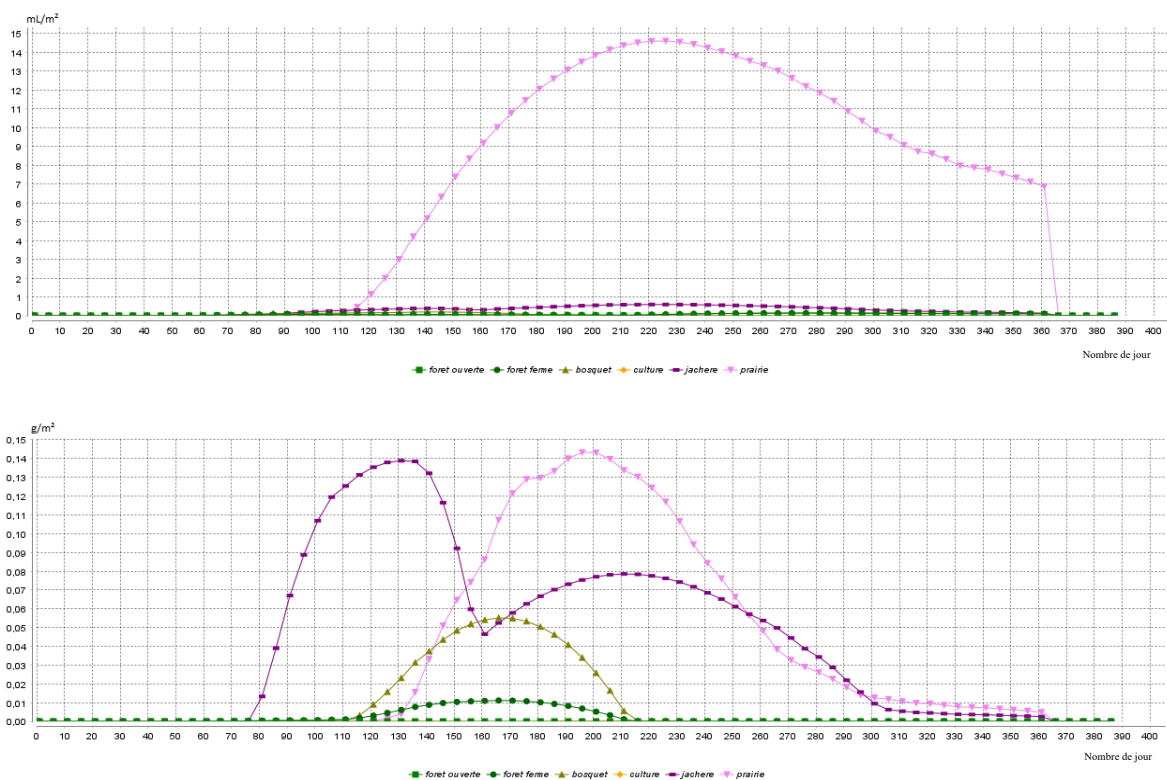


Figure 2 : dynamique de production de nectar (en haut) et de pollen (en bas) par unité de surface pour les différents éléments du paysage

prairies. La production de pollen par les bosquets et les forêts fermées reste tout de même non négligeable, en particulier début juin au moment de leurs pics de production.

Les dynamiques de production et de consommation par les pollinisateurs à l'échelle du paysage sont visibles en figure 3. Au cours des premières années de simulation, la production de nectar et de pollen dépasse largement la consommation des pollinisateurs. Cependant au bout de quelques années, les pollinisateurs consomment une grande partie de la ressource florale produite. Cela est particulièrement visible pour le pollen où au bout de trois ans à peine la consommation de pollen représente plus de la moitié de la production de pollen. L'évolution du nombre de populations, de nids et de pollinisateurs au cours de la simulation sont représentées en figure 4. Au fur et à mesure de la simulation le nombre de populations augmente jusqu'à un palier, lorsque toutes les cellules de la grille sont occupées par toutes les espèces. Le nombre de nids/colonies semblent aussi tendre vers un équilibre. Toutefois cet équilibre n'est pas atteint puisque le nombre de nids/colonies des espèces les plus nombreuses diminue tandis que celui

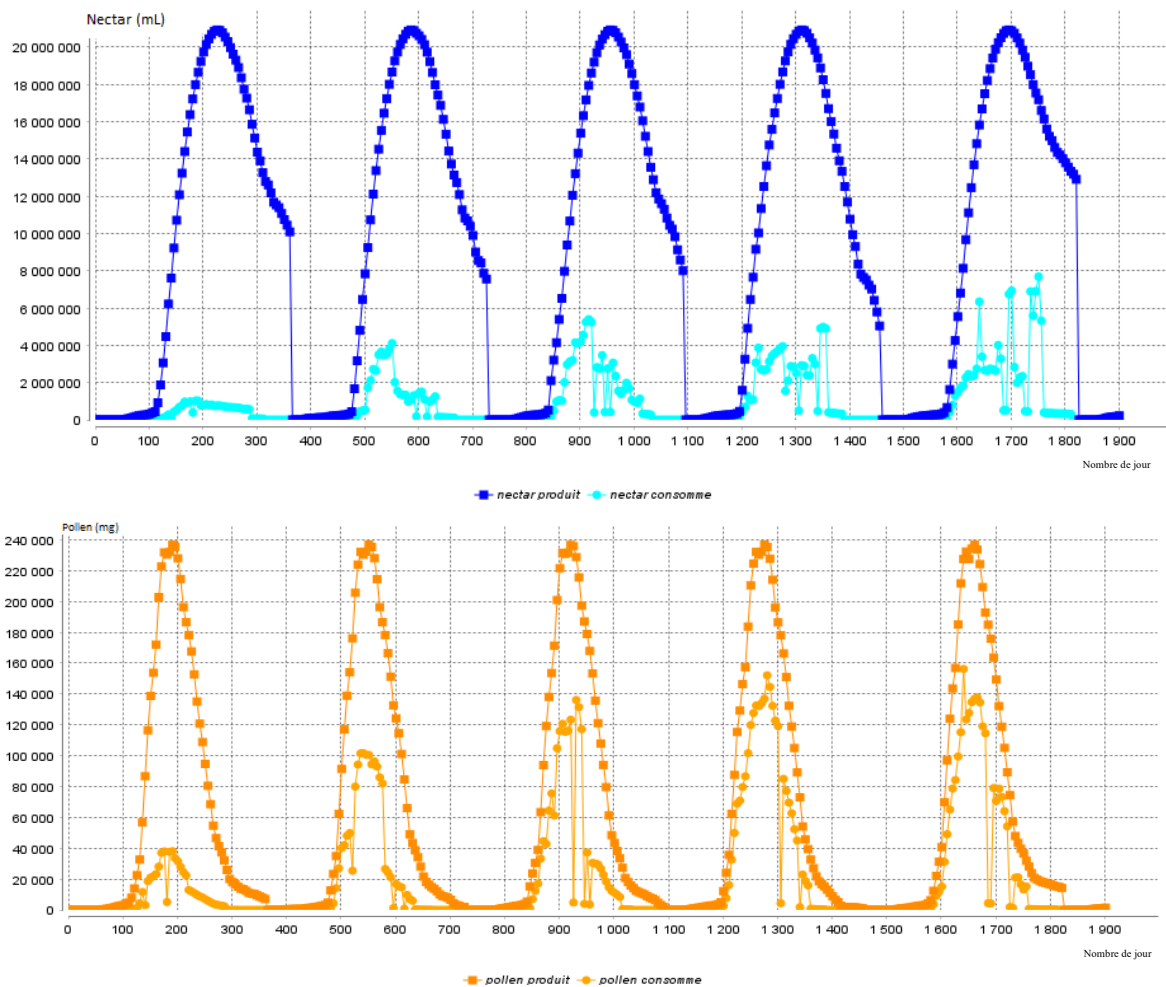


Figure 3 : dynamique de production et de consommation de nectar (en haut) et de pollen (en bas) sur l'ensemble du paysage

de l'espèce de bourdon la moins répandue continue d'augmenter. L'équilibre sera atteint lorsque les nids/colonies créés lors des événements de dispersion compenseront ceux perdus à cause de la mortalité hivernale. Le nombre de populations et de colonies d'abeilles domestiques restent constants tout le long de la simulation.

### **3.3 Analyses de sensibilité**

La sensibilité des pollinisateurs aux différents paramètres testés varie selon le groupe. Les abeilles domestiques ne semblent pas être sensibles à des changements dans la quantité de pollen nécessaire au développement des larves, à l'inverse des deux autres groupes. En effet, en augmentant cette quantité, la taille des colonies de bourdons diminue en particulier en début de saison, mais le nombre de colonies augmente. La taille et le nombre de nids par population d'abeille sauvage semble diminuer lorsque la demande en pollen augmente. Une hausse de la mortalité hivernale conduit à des colonies de bourdons plus petites mais ne semble pas avoir d'impact sur le nombre de colonies. A l'inverse des abeilles solitaires, pour lesquelles le nombre de population diminue avec la mortalité hivernale. La mortalité par mètre parcouru semble n'impacter que la taille des populations sans pour autant pouvoir observer une tendance généralisée entre les groupes. Augmenter la taille des pixels inhibe le développement des colonies d'abeilles domestiques et de bourdons en début de saison mais stimule la croissance des populations d'abeilles solitaires et le développement des bourdons en fin de saison. Le nombre de populations semble rester constant pour l'ensemble des groupes de pollinisateurs. Enfin augmenter la densité ne semble pas impacter la taille et le nombre de colonies des abeilles solitaires à l'inverse des bourdons et des abeilles pour lesquels la taille de population semble diminuer avec une augmentation de la densité d'abeilles domestiques.

## **4 Discussion**

### **4.1 Caractérisation de la ressource florale**

La méthode proposée ici pour caractériser les différents éléments du paysage a permis de simuler les dynamiques de la ressource en pollen et nectar pour un grand nombre d'habitats, y compris les éléments semi-naturels du paysage pour lesquels la ressource était encore considérée comme constante au cours de la saison. Pourtant, il s'avère que la majeure partie de la ressource florale de certains paysages, comme celui modélisé ici, est produite par les éléments semi-naturels du paysage. Puisque la caractérisation de ces éléments a été réalisée au niveau du

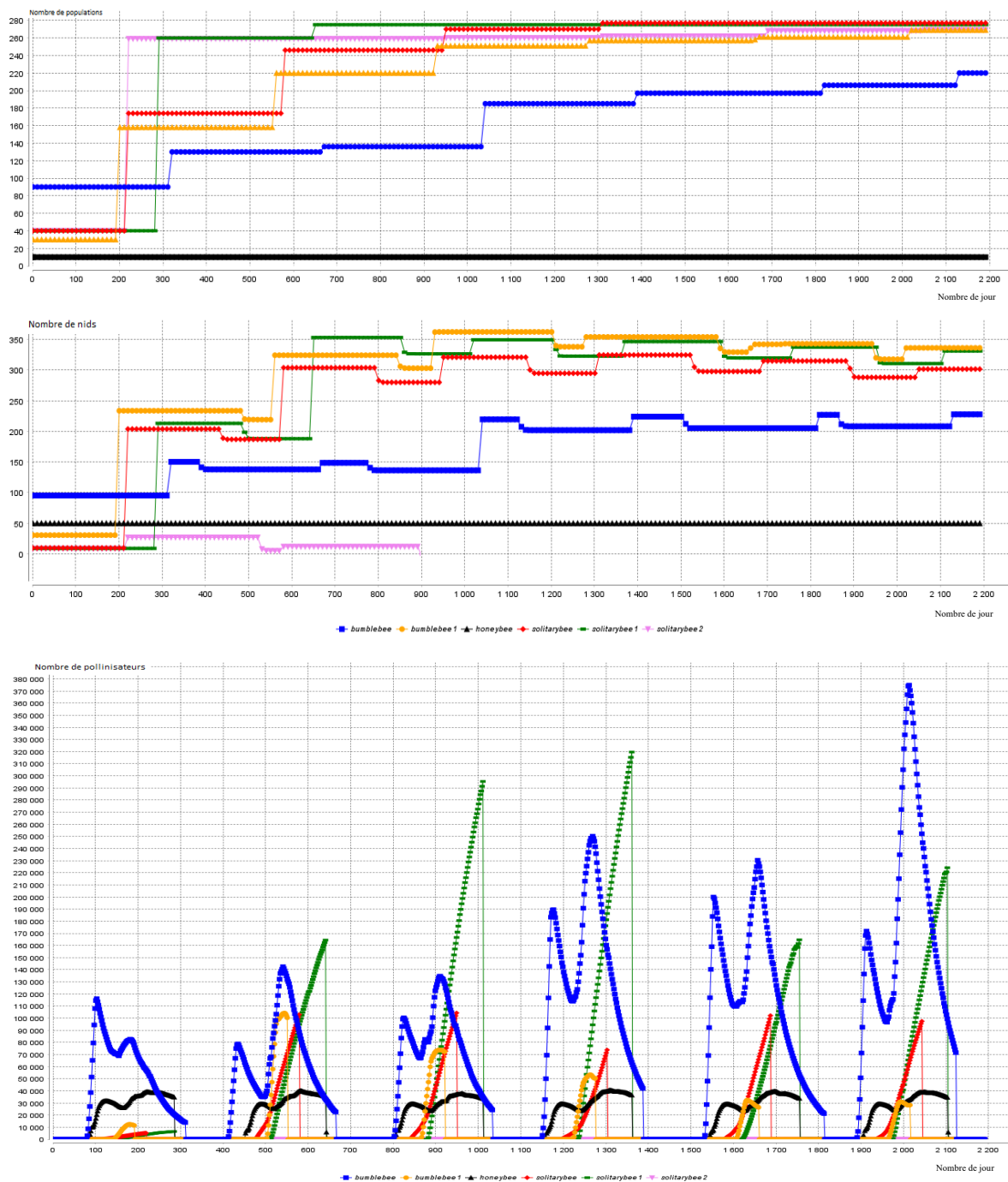


Figure 4 : évolution du nombre de population (en haut), du nombre de nids/colonies (au milieu) et du nombre de pollinisateurs (en bas) sur l'ensemble du paysgae pour les différentes espèces de pollinisateurs.

territoire métropolitain, il est possible de déterminer et de comparer les dynamiques de la ressource florale pour l'ensemble des paysages français. Il est donc possible de distinguer les zones favorables aux pollinisateurs des zones peu favorables, où des efforts doivent être fait pour assurer une ressource florale constante et abondante nécessaire à la survie des populations de pollinisateurs. De plus, de nombreux relevés floristiques viennent compléter les bases de données utilisées pour caractériser les différents éléments du paysage. Par exemple, tous les ans des centaines de relevés floristiques sont réalisés dans le cadre de l'IFN sur des centaines de

parcelles représentatives de 20% du territoire. En 5 ans, c'est tout le territoire qui a été caractérisé (IGN, 2022). Toutes ces informations sont en libre accès et il est donc possible d'actualiser les banques de données du modèle, afin de pouvoir caractériser fidèlement les éléments naturels dans un contexte de dérèglement climatique où la composition des communautés végétales évolue constamment. En ce qui concerne la ressource florale, le modèle révèle que la part de la ressource produite qui est consommée par les pollinisateurs augmente au fil des ans. Cela est dû au fait qu'en début de simulation, toutes les cellules ne sont pas exploitées par les pollinisateurs. Au fur et à mesure des années et des événements de dispersion,

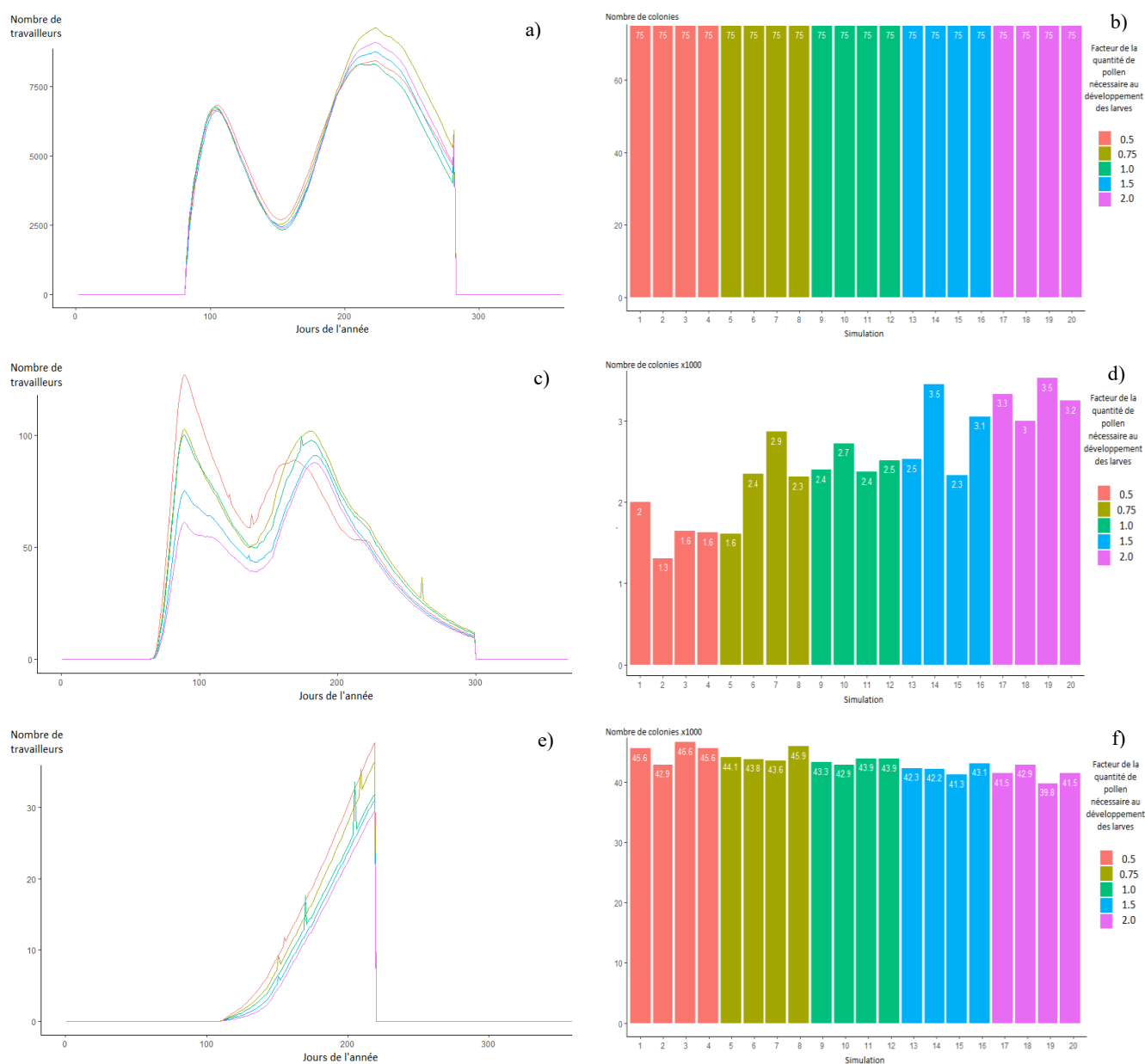


Figure 5 : analyse de sensibilité sur la quantité de pollen nécessaire au développement des larves : Evolution de la taille des colonies d'abeilles domestiques (a), de bourdons (c) et des nids d'abeilles solitaires (e) ainsi que le nombre de populations d'abeilles domestiques (b), bourdons (d) et abeilles solitaires (f)

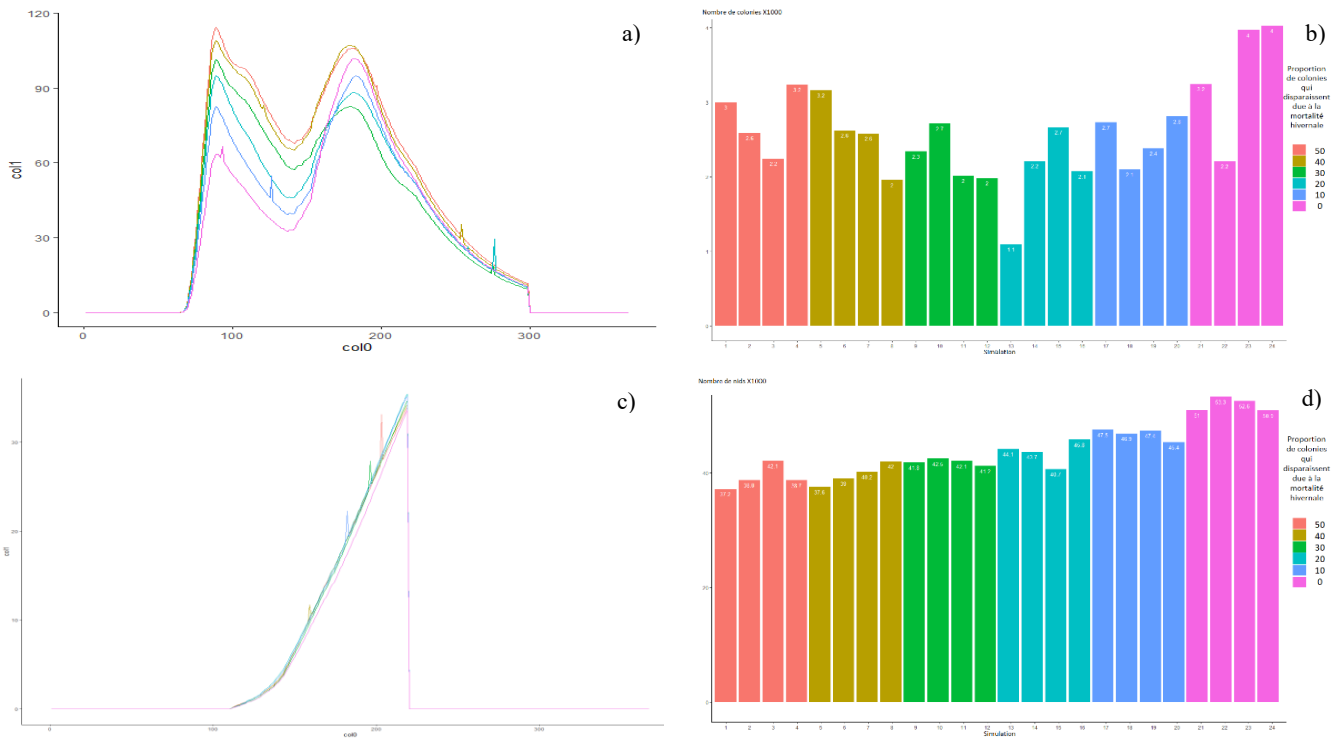


Figure 6 : analyse de sensibilité sur l'intensité de la mortalité hivernale : Evolution de la taille des colonies de bourdons (a) et des nids d'abeilles solitaires (c) ainsi que le nombre de populations de bourdon (b) et d'abeille solitaire (d). Les abeilles domestiques ne figurent pas dans l'analyse puisque le facteur de mortalité hivernale n'est appliqué uniquement aux pollinisateurs sauvages

de plus en plus de cellules peuvent être exploitées jusqu'à ce qu'elles le soient toutes et qu'un palier soit atteint. La rapidité à laquelle le palier est atteint dépend des densités initiales des différents pollinisateurs. De plus, la part de ressource consommée est plus importante pour le pollen que pour le nectar. Ceci est en accord avec d'autres études qui révèlent que le pollen est souvent la ressource limitante dans un grand nombre de paysage. La baisse drastique de la production de ressource des dernières années due aux changements d'utilisation des terres (Baude et al. 2016) menacent encore plus la survie des populations de pollinisateurs et pourrait être la cause du déclin inexplicable de certaines populations de pollinisateurs (Müller et al. 2006). Les pollinisateurs les plus gros sont particulièrement impactés par cette limitation de la ressource à cause de leur besoin en pollen plus important (Müller et al. 2006). Ceci est confirmé par l'analyse de sensibilité sur la demande en pollen requis pour le développement des larves en particulier pour les populations d'abeilles solitaires dont la taille diminue lorsque la demande en pollen augmente.

#### 4.2 Analyse de sensibilité

La significativité des résultats obtenus ne permet pas de dégager des différences statistiques entre la taille et le nombre de populations des simulations des différents scénarii. Toutefois des

tendances ont quand même pu être observées pour la plupart des paramètres testés. Les trois groupes de pollinisateurs ont des sensibilités qui diffèrent selon les paramètres. Ceci peut s'expliquer par les dynamiques de population propre à chaque groupe qui leur imposent des contraintes et besoins plus ou moins différents et importants. Les analyses de sensibilité ont permis de révéler certaines limites du modèle qui devront être corrigées dans les mises à jour futures du modèle. Par exemple, l'analyse de sensibilité sur la mortalité par mètre parcouru montre que les abeilles solitaires ne semblent pas sensibles à ce paramètre. En effet, dans la plupart des cas, les abeilles solitaires ne peuvent exploiter que la cellule dans laquelle elles se trouvent, du fait de leur courte distance de vol. D'après le modèle, la distance parcourue est alors nulle, ce qui n'est pas le cas dans la réalité. En déterminant un nombre d'aller-retour que peut faire une abeille solitaire dans son aire de butinage au cours d'une journée, il serait possible de connaître la distance parcourue et ainsi appliquer un facteur de mortalité comme c'est le cas pour les deux autres groupes de pollinisateurs.

La manière par laquelle l'analyse de sensibilité a été réalisée peut aussi être contestée. En effet, les paramètres ont été testés indépendamment les uns des autres sur de larges étendues afin d'avoir une vision plus globale de la manière par laquelle un paramètre influence le comportement du modèle. Dans la grande majorité des analyses de sensibilité, les valeurs des paramètres testés diffèrent seulement de 5 à 10% maximum de la valeur par défaut (Saltelli et al. 2008). Cependant, notre analyse ne permet pas d'explorer les effets d'interaction entre paramètres, ce qu'une analyse de sensibilité globale aurait permis de faire. Dans ce type d'analyse, chaque combinaison de paramètres est testée. Bien que plus complète, cette méthode augmente drastiquement le temps de calcul et la demande en puissance computationnelle (Saltelli et al. 2008). De plus, l'analyse de sensibilité révèle que les résultats des simulations d'un même scénario montrent une grande variabilité, en particulier pour certains paramètres tels que celui sur la demande en pollen pour le développement des larves. Cela suggère que l'emplacement initial des populations semble avoir un grand impact sur le devenir des populations de pollinisateurs au moins sur quelques années. Il serait intéressant de tester cette hypothèse en déterminant la robustesse du modèle en comparant les densités de populations entre différentes simulations démarrant toutes avec la même répartition initiale de pollinisateur. Une autre raison pourrait être que les populations n'ont pas pu atteindre leur point d'équilibre. Allonger le temps de simulation permettrait de vérifier ce point.



### 4.3 Application possible du modèle

De manière générale, le modèle présenté ici permet d'explorer les effets combinés de la structure et de la configuration du paysage, de la compétition intra et inter-groupe, de la variabilité du climat et de la ressource florale ainsi que plusieurs autres facteurs de stress sur les populations de pollinisateurs. Les applications de ce modèle sont donc diverses et variées. Par exemple, il peut être utilisé pour déterminer la présence de points de bascule au-delà desquels les populations de pollinisateurs ne peuvent plus se maintenir. De tels points ont déjà été trouvés à l'aide de modèles existants (Khoury et al. 2013). Cependant, un certain nombre de processus écologiques sont absents de ces modèles. Il serait donc pertinent de vérifier si ces points de bascule sont toujours vérifiés avec un modèle prenant en compte un plus grand nombre de processus écologiques.

Ce modèle permet aussi de comprendre les effets de la structure et de la configuration du paysage sur les populations de pollinisateurs et le maintien du service de pollinisation. Il constitue ainsi un véritable outil décisionnel pour mesurer l'impact que peuvent avoir différentes pratiques agricoles sur les pollinisateurs avant leur mise en place. Par exemple, depuis 2021, des subventions sont versées dans le cadre du paiement vert aux agriculteurs aux pratiques agricoles jugées bénéfiques pour l'environnement et la biodiversité. Trois critères sont à respecter, à savoir le maintien ou la création de prairies permanentes et de surfaces d'intérêt écologique tels que les jachères ou les bandes fleuries et enfin assurer une diversification des cultures (Télépac, 2023). Le modèle peut mesurer directement l'efficacité de telles méthodes pour la protection et le maintien des populations de pollinisateurs. L'analyse des dynamiques de la ressource florale par unité de surface pour les différents éléments du paysage révèle que les prairies et les jachères sont les deux éléments qui produisent le plus de pollen, souvent considéré comme ressource limitante. Ces éléments sont donc cruciaux au développement des pollinisateurs. Le modèle peut aussi être utilisé pour déterminer la surface minimale d'éléments semi-naturels au sein d'un paysage nécessaire pour assurer la pérennité des pollinisateurs et ainsi savoir s'il est nécessaire d'en créer de nouvelles ou non. Les agriculteurs pourraient également utiliser cet outil pour déterminer si une configuration optimale de leur parcelle existe qui leur permettrait de consacrer un maximum de surface à la production sans impacter les pollinisateurs ou si un changement de pratiques agricoles pourrait augmenter le service de pollinisation de certaines de leurs cultures sans pour autant diminuer leur surface de production (Nicholls and Altieri 2013).

Enfin, la prise en compte de la variabilité du climat permet d'utiliser le modèle pour mesurer la réponse de la dynamique florale et/ou celle des pollinisateurs face à différents scénarii climatiques. Il est par exemple possible de simuler la réponse des populations de pollinisateurs face à une désynchronisation entre la dynamique de la ressource florale et celle des pollinisateurs suite à une hausse de températures (Bartomeus et al. 2013).

#### **4.4 Piste d'amélioration du modèle**

##### 4.4.1 Concernant la dynamique de la ressource florale

Les périodes de floraison sont décrites au niveau de l'espèce pour un grand nombre d'espèces florales. Ce n'est pas le cas pour la production de nectar et encore moins pour la production de pollen pour lesquelles une moyenne au genre voire à la famille a dû être réalisée afin d'assigner une production de ressource à un maximum d'espèces. Le manque de donnée sur les productions de pollen pourrait être en partie expliquer pourquoi, dans le paysage simulé ici, le pollen est la ressource limitante. Enrichir la banque de données utilisée dans le modèle pour déterminer la production de ressources avec des données provenant d'autres études permettrait de s'assurer que la production de ressource soit caractérisée plus finement pour un plus grand nombre d'espèces de plantes.

De plus, la production de nectar et de pollen peut différer selon les individus d'une même espèce et suivant les années (Guezen and Forrest 2021). Différents processus expliquent ces différences. Les périodes de sécheresse sont, par exemple, associées avec une diminution de la production de ressource florale (Phillips et al. 2018) tandis qu'une diversité importante de plantes peut conduire à une augmentation de la production de ressource par effet de compétition (Becher et al. 2013). Implémenter ces processus permettrait une meilleure prise en compte de l'hétérogénéité de la production de ressources dans le paysage.

Les pollinisateurs modélisés ici sont généralistes et peuvent exploités l'ensemble des espèces florales présentes dans le paysage. Cependant, il est aujourd'hui connu que les pollinisateurs ont des préférences qui diffèrent selon les espèces considérées dans le choix de la ressource florale. Celles-ci peuvent s'expliquer par une compatibilité entre la fleur et le pollinisateur notamment par rapport à la profondeur du tube floral et la taille du proboscis ou encore par des différences de perception du pollinisateur qui est attiré par certaines couleurs ou formes de fleurs (Müller et al. 2006). Certains pollinisateurs se spécialisent même sur un genre de fleur ou parfois même une seule espèce comme c'est le cas pour l'andrènes de la Bryone (Rivers-Moore 2022). La prise en compte de ces paramètres dans le modèle permettrait une meilleure

représentation de l'environnement perçu par le pollinisateur, des effets de compétitions et de comparer les stratégies pollinisatrices généralistes et spécialistes.

Les dynamiques de changement de structure des communautés ne sont pas considérées dans le modèle. En effet, la composition pour les différents habitats reste inchangée d'une année l'autre. Cependant, certaines pratiques agricoles ou de gestion du paysage peuvent favoriser le développement de certaines espèces florales et modifier la composition des communautés florales au fil des ans. Par exemple, le pâturage et la fauche constituent les deux principaux modes de gestions des prairies permanentes et conduisent tous deux à des changements dans les communautés végétales. Entre autres, les préférences du bétail pour certaines espèces plus digestes conduisent à une sélection positive des espèces aux taux de lignines plus important tandis que la fauche limite le développement d'espèces florales dont la phénologie n'est pas synchronisée avec le régime de fauche (Kołos and Banaszuk 2018, Rakosy et al. 2022).

En outre, certains habitats restent encore mal caractérisés dans le modèle. C'est le cas des parcelles agricoles dominées par une espèce avec un couvert végétale au sol, telles que les vignes ou les vergers. Seule l'espèce dominante est prise en compte dans le modèle réduisant ainsi la quantité de ressources produites dans ce type de milieu. C'est aussi le cas pour certains éléments naturels tels que les landes pour lesquelles il n'existe pas assez de relevé floristique pour permettre de les caractériser sur de grandes échelles. Le fait d'occulter le mode de gestion dans la caractérisation de la ressource florale des bosquets peut aussi être critiqué puisque la structure de ces éléments dépend fortement de la manière par laquelle ils sont entretenus.

Pour finir, la température est le seul facteur pris en compte dans le modèle lors du calcul de la quantité de ressource produite par une espèce florale. Or, d'autres paramètres tels que l'humidité sont aussi importants (Phillips et al. 2018). Intégrer un module d'hydrologie au modèle permettrait de prendre en compte ce paramètre dans la dynamique de la ressource florale.

#### 4.4.2 Concernant la dynamique des pollinisateurs

Quelques pistes d'améliorations peuvent aussi être considérées pour les dynamiques de populations des pollinisateurs. Une première amélioration consisterait à introduire des facteurs inhibant le développement des colonies. Pour le moment, seule la mortalité journalière et la mortalité par mètre parcouru au moment de la collecte de nourriture sont prises en compte. D'autres processus pourraient être implémentés. Par exemple, aucun facteur ne prend en compte la mortalité des pollinisateurs liée à la présence de parasites ou de maladies. Les parasites et

les maladies des pollinisateurs sont pourtant diverses et variés et peuvent fortement impacter les pollinisateurs (Goulson et al. 2015). Le varroa est l'un des parasites le plus redoutable des colonies d'abeilles domestiques causant chaque la perte de nombreuses colonies jusqu'à 13% (ANSES, 2023). Introduire de tels facteurs permettrait de réduire les abondances des pollinisateurs prédites par le modèle qui sont supérieures à celles prédites par d'autres modèles (Becher et al. 2014, 2018). Il serait aussi pertinent d'implémenter un taux de mortalité par mètre parcouru qui dépendrait de l'habitat traversé par les butineurs. Cela permettrait de refléter les différences de vulnérabilité des pollinisateurs suivant les habitats. Ces différences peuvent être dues entre autres à la prédation ou encore l'utilisation de pesticides (Fischer and Lindenmayer 2007). De plus, il est impossible pour une population de pollinisateurs de s'éteindre en cours de la saison dans le modèle. De telles extinctions existent pourtant dans la nature et peuvent être dues entre autres à un manque de ressources ou à la propagation de maladies/parasites (Goulson et al. 2015). Implémenter un facteur de mortalité prenant en compte ces deux paramètres permettrait d'introduire une mortalité intra-saisonnière. En ce qui concerne la mortalité hivernale, elle est considérée comme fixe dans le modèle. Cependant, celle-ci varie avec le climat et le phénotype des pollinisateurs. Chez les bourdons, par exemple, les reines les plus grosses ont une chance plus élevée de survivre à l'hiver que les reines les plus chétives (Becher et al. 2018). De même, plus l'hiver est doux et plus la mortalité hivernale est faible (Becher et al. 2014). Il serait par exemple de mettre en place un compteur afin de mesurer la rudesse de l'hiver en fonction du nombre de jours, au cours de la saison hivernale, où la température est au-dessous d'une valeur seuil. Le taux de mortalité hivernale serait ensuite pondéré par ce compteur en début de saison. Il est important de mieux définir la mortalité hivernale du fait de la sensibilité des populations de pollinisateurs sauvages à ce paramètre.

Ensuite, il serait pertinent de calibrer les paramètres du modèle à partir de données d'abondances de pollinisateurs mesurées directement au sein de différents paysages agricoles afin de choisir les valeurs de paramètres qui permettent d'obtenir les valeurs les plus proches de celles observées. Cela permettrait également de définir le pouvoir prédictif du modèle et de peut-être mettre à jour d'autres limites du modèle.

De surcroît, la répartition aléatoire des pollinisateurs en initialisation du modèle peut aussi être critiquée en particulier pour les abeilles domestiques. En effet, certains habitats sont plus propices à accueillir des ruchers en fonction de l'accessibilité du site par les apiculteurs et de la densité locale en rucher par exemple (ANSES, 2023). La disposition initiale des ruches est d'autant plus importante que la dispersion des abeilles domestiques n'est pas permise dans le

modèle et que les populations d'abeilles domestiques et de bourdons sont sensible à la densité locale en abeille domestique (annexe :7). De plus, les variations entre les différentes simulations pour d'un même scénario révélées par les analyses de sensibilités suggèrent que la disposition initiale des populations de pollinisateurs ait un impact important sur leur dynamique à court termes.

Une dernière piste d'amélioration consisterait à prendre en compte l'occupation du sol lors du calcul de la capacité maximale d'accueil des cellules. Pour le moment, seule la taille de la cellule est prise en compte ce qui ne tient pas rigueur de la préférence d'habitat des pollinisateurs dans leur site de nidification. Cela peut être réalisé en donnant des notes de qualité aux différents habitats du paysage qui permettraient d'assigner à chaque cellule un indice de nidification en fonction des éléments qui les composent. Cet indice de nidification peut ensuite être utilisé pour estimer la capacité maximale d'une cellule à accueillir une population de pollinisateurs, comme c'est le cas dans de nombreux autres modèles (Häussler et al. 2017).

## **5 Conclusion**

De nombreux facteurs dont l'agriculture intensive sont responsables du déclin massif et systémique des populations de pollinisateurs pourtant cruciales au fonctionnement des écosystèmes et donc vitales à l'Homme. Mieux comprendre la manière par laquelle les pollinisateurs sont influencés par la structure et la composition du paysage ou entre le climat est crucial afin de mieux les protéger et ralentir ou inverser la tendance actuelle. De nombreux modèles ont déjà été créés afin de répondre à cette problématique. Cependant en occultant certains mécanismes et processus écologiques, ces modèles manquent parfois de réalisme. C'est dans ce soucis de réalisme que le modèle présenté ici a été construit en prenant en compte entre autres la dynamique de la ressource florale de la majorité des éléments du paysage en incluant les éléments semi-naturels, le climat ou encore les effets de compétitions entre pollinisateurs du même groupe ou non pour l'accès à la ressource. Bien que novateur sur de nombreux points, des pistes d'améliorations sont encore à considérer et feront l'objet de futures mises à jour. Ce modèle vise à devenir un véritable outil de compréhension des populations de pollinisateurs et d'aide à la décision lors de la mise en place des stratégies de politiques agricoles ou de l'aménagement du territoire.

## 6 Bibliographie

Allan RP, Cassou C, Chen D, Cherchi A, Connors L, Doblas-Reyes FJ, Douville H, Driouech F, Edwards TL, Fischer E, Flato GM, Forster P, AchutaRao KM, Adhikary B, Aldrian E, Armour K  
Summary for Policymakers.

Baden-Böhm F, App M, Thiele J (2022) The FloRes Database: A floral resources trait database for pollinator habitat-assessment generated by a multistep workflow. *Biodiversity Data Journal* 10: e83523. <https://doi.org/10.3897/BDJ.10.e83523>

Bartomeus I, Park MG, Gibbs J, Danforth BN, Lakso AN, Winfree R (2013) Biodiversity ensures plant-pollinator phenological synchrony against climate change. *Eubanks M (Ed.). Ecology Letters* 16: 1331–1338. <https://doi.org/10.1111/ele.12170>

Baude M, Kunin WE, Boatman ND, Conyers S, Davies N, Gillespie MAK, Morton RD, Smart SM, Memmott J (2016) Historical nectar assessment reveals the fall and rise of floral resources in Britain. *Nature* 530: 85–88. <https://doi.org/10.1038/nature16532>

Baveco JM, Focks A, Belgers D, van der Steen JJM, Boesten JJTI, Roessink I (2016) An energetics-based honeybee nectar-foraging model used to assess the potential for landscape-level pesticide exposure dilution. *PeerJ* 4: e2293. <https://doi.org/10.7717/peerj.2293>

Becher MA, Osborne JL, Thorbek P, Kennedy PJ, Grimm V (2013) REVIEW: Towards a systems approach for understanding honeybee decline: a stocktaking and synthesis of existing models. *Steffan-Dewenter I (Ed.). Journal of Applied Ecology* 50: 868–880. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12112>

Becher MA, Grimm V, Thorbek P, Horn J, Kennedy PJ, Osborne JL (2014) BEEHAVE: a systems model of honeybee colony dynamics and foraging to explore multifactorial causes of colony failure. *The Journal of Applied Ecology* 51: 470–482. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12222>

Becher MA, Twiston-Davies G, Penny TD, Goulson D, Rotheray EL, Osborne JL (2018) *Bumble - BEEHAVE* : A systems model for exploring multifactorial causes of bumblebee decline at individual, colony, population and community level. *Beggs J (Ed.). Journal of Applied Ecology* 55: 2790–2801. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13165>

Blasi M, Clough Y, Jönsson AM, Sahlin U (2022) A model of wild bee populations accounting for spatial heterogeneity and climate-induced temporal variability of food resources at the landscape level. *Ecology and Evolution* 12. <https://doi.org/10.1002/ece3.9014>

Bommarco R, Lundin O, Smith HG, Rundlöf M (2012) Drastic historic shifts in bumble-bee community composition in Sweden. *Proceedings. Biological Sciences* 279: 309–315. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0647>

Breeze TD, Bailey AP, Balcombe KG, Potts SG (2011) Pollination services in the UK: How important are honeybees? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 142: 137–143.

<https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.03.020>

Breeze TD, Bailey AP, Balcombe KG, Brereton T, Comont R, Edwards M, Garratt MP, Harvey M, Hawes C, Isaac N, Jitlal M, Jones CM, Kunin WE, Lee P, Morris RKA, Musgrove A, O'Connor RS, Peyton J, Potts SG, Roberts SPM, Roy DB, Roy HE, Tang CQ, Vanbergen AJ, Carvell C (2021) Pollinator monitoring more than pays for itself. *Journal of Applied Ecology* 58: 44–57.

<https://doi.org/10.1111/1365-2664.13755>

Conrad KF, Woiwod IP, Perry JN (2002) Long-term decline in abundance and distribution of the garden tiger moth (*Arctia caja*) in Great Britain. *Biological Conservation* 106: 329–337.

[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00258-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00258-0)

European Environment Agency. (2013) The European grassland butterfly indicator: 1990–2011. Publications Office, LU. Available from: <https://data.europa.eu/doi/10.2800/89760> (May 9, 2023).

Ferber J (1997) Les systemes multi-agents : un aperçu general. *Technique Et Science Informatiques - TSI* 16: 79–1012.

Filipiak M, Walczyńska A, Denisow B, Petanidou T, Ziółkowska E (2022) Phenology and production of pollen, nectar, and sugar in 1612 plant species from various environments. *Ecology* 103: e3705.

<https://doi.org/10.1002/ecy.3705>

Fischer J, Lindenmayer DB (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16: 265–280. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x>

Flo V, Bosch J, Arnan X, Primante C, Martín González AM, Barril-Graells H, Rodrigo A (2018) Yearly fluctuations of flower landscape in a Mediterranean scrubland: Consequences for floral resource availability. Wong WO (Ed.). *PLOS ONE* 13: e0191268. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191268>

Gardner E, Breeze TD, Clough Y, Smith HG, Baldock KCR, Campbell A, Garratt MPD, Gillespie MAK, Kunin WE, McKerchar M, Memmott J, Potts SG, Senapathi D, Stone GN, Wäckers F, Westbury DB, Wilby A, Oliver TH (2020) Reliably predicting pollinator abundance: Challenges of calibrating process-based ecological models. Freckleton R (Ed.). *Methods in Ecology and Evolution* 11: 1673–1689. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13483>

Goulson D, Lye GC, Darvill B (2008) Decline and Conservation of Bumble Bees. *Annual Review of Entomology* 53: 191–208. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093454>

Goulson D, Nicholls E, Botías C, Rotheray EL (2015) Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science* 347: 1255957.

<https://doi.org/10.1126/science.1255957>

- Guezen JM, Forrest JRK (2021) Seasonality of floral resources in relation to bee activity in agroecosystems. *Ecology and Evolution* 11: 3130–3147. <https://doi.org/10.1002/ece3.7260>
- Hallmann CA, Sorg M, Jongejans E, Siepel H, Hofland N, Schwan H, Stenmans W, Müller A, Sumser H, Hörren T, Goulson D, de Kroon H (2017) More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE* 12: e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- Häussler J, Sahlin U, Baey C, Smith HG, Clough Y (2017) Pollinator population size and pollination ecosystem service responses to enhancing floral and nesting resources. *Ecology and Evolution* 7: 1898–1908. <https://doi.org/10.1002/ece3.2765>
- Hicks DM, Ouvrard P, Baldock KCR, Baude M, Goddard MA, Kunin WE, Mitschunas N, Memmott J, Morse H, Nikolitsi M, Osgathorpe LM, Potts SG, Robertson KM, Scott AV, Sinclair F, Westbury DB, Stone GN (2016) Food for Pollinators: Quantifying the Nectar and Pollen Resources of Urban Flower Meadows. Li C (Ed.). *PLOS ONE* 11: e0158117. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158117>
- Khoury DS, Barron AB, Myerscough MR (2013) Modelling Food and Population Dynamics in Honey Bee Colonies. Dyer AG (Ed.). *PLoS ONE* 8: e59084. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059084>
- Klein A-M, Vaissière BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Tscharntke T (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Kołos A, Banaszuk P (2018) Mowing may bring about vegetation change, but its effect is strongly modified by hydrological factors. *Wetlands Ecology and Management* 26: 879–892. <https://doi.org/10.1007/s11273-018-9615-x>
- Kratschmer S, Pachinger B, Schwantzer M, Paredes D, Guzmán G, Gómez JA, Entrenas JA, Guernion M, Burel F, Nicolai A, Fertil A, Popescu D, Macavei L, Hoble A, Bunea C, Kriechbaum M, Zaller JG, Winter S (2019) Response of wild bee diversity, abundance, and functional traits to vineyard inter-row management intensity and landscape diversity across Europe. *Ecology and Evolution* 9: 4103–4115. <https://doi.org/10.1002/ece3.5039>
- Lander TA, Bebbler DP, Choy CTL, Harris SA, Boshier DH (2011) The Circe Principle Explains How Resource-Rich Land Can Waylay Pollinators in Fragmented Landscapes. *Current Biology* 21: 1302–1307. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.06.045>
- Lautenbach S, Seppelt R, Liebscher J, Dormann CF (2012) Spatial and Temporal Trends of Global Pollination Benefit. Ollerton J (Ed.). *PLoS ONE* 7: e35954. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035954>



- Lonsdorf E, Kremen C, Ricketts T, Winfree R, Williams N, Greenleaf S (2009) Modelling pollination services across agricultural landscapes. *Annals of Botany* 103: 1589–1600.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcp069>
- Memmott J, Craze PG, Waser NM, Price MV (2007) Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters* 10: 710–717. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01061.x>
- Michaud A, Plantureux S, Amiaud B, Carrère P, Cruz P, Duru M, Dury B, Farruggia A, Fiorelli JL, Kerneis E, Baumont R (2012) Identification of the environmental factors which drive the botanical and functional composition of permanent grasslands. *The Journal of Agricultural Science* 150: 219–236. <https://doi.org/10.1017/S0021859611000530>
- Morandin LA, Winston ML (2006) Pollinators provide economic incentive to preserve natural land in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 116: 289–292.  
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.02.012>
- Müller A, Diener S, Schnyder S, Stutz K, Sedivy C, Dorn S (2006) Quantitative pollen requirements of solitary bees: Implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. *Biological Conservation* 130: 604–615. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.01.023>
- Nicholls CI, Altieri MA (2013) Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators in agroecosystems. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 33: 257–274.  
<https://doi.org/10.1007/s13593-012-0092-y>
- Olsson O, Bolin A, Smith HG, Lonsdorf EV (2015) Modeling pollinating bee visitation rates in heterogeneous landscapes from foraging theory. *Ecological Modelling* 316: 133–143.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.08.009>
- Phillips BB, Shaw RF, Holland MJ, Fry EL, Bardgett RD, Bullock JM, Osborne JL (2018) Drought reduces floral resources for pollinators. *Global Change Biology* 24: 3226–3235.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.14130>
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE (2010) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution* 25: 345–353.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Priess JA, Mimler M, Klein A-M, Schwarze S, Tschardt T, Steffan-Dewenter I (2007) Linking Deforestation Scenarios to Pollination Services and Economic Returns in Coffee Agroforestry Systems. *Ecological Applications* 17: 407–417. <https://doi.org/10.1890/05-1795>

Rahimi E, Barghjelveh S, Dong P (2021) Estimating landscape structure effects on pollination for management of agricultural landscapes. *Ecological Processes* 10: 59. <https://doi.org/10.1186/s13717-021-00331-3>

Rakosy D, Motivans E, Ștefan V, Nowak A, Świerszcz S, Feldmann R, Kühn E, Geppert C, Venkataraman N, Sobieraj-Betlińska A, Grossmann A, Rojek W, Pochrzast K, Cielniak M, Gathof AK, Baumann K, Knight TM (2022) Intensive grazing alters the diversity, composition and structure of plant-pollinator interaction networks in Central European grasslands. *PLOS ONE* 17: e0263576. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0263576>

Rivers-Moore J Effets de la complémentarité des habitats semi-naturels dans les paysages agricoles sur les communautés d'abeilles sauvages Quelles contributions des habitats arborés?

Sydenham MAK, Moe SR, Stanescu-Yadav DN, Totland Ø, Eldegard K (2016) The effects of habitat management on the species, phylogenetic and functional diversity of bees are modified by the environmental context. *Ecology and Evolution* 6: 961–973. <https://doi.org/10.1002/ece3.1963>

Tew NE, Memmott J, Vaughan IP, Bird S, Stone GN, Potts SG, Baldock KCR (2021) Quantifying nectar production by flowering plants in urban and rural landscapes. *Journal of Ecology* 109: 1747–1757. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13598>

Timberlake TP, Vaughan IP, Memmott J (2019) Phenology of farmland floral resources reveals seasonal gaps in nectar availability for bumblebees. *Journal of Applied Ecology* 56: 1585–1596. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13403>

Twerd L, Banaszak-Cibicka W, Sobieraj-Betlińska A, Waldon-Rudziolek B, Hoffmann R (2021) Contributions of phenological groups of wild bees as an indicator of food availability in urban wastelands. *Ecological Indicators* 126: 107616. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107616>

Woodcock BA, Isaac NJB, Bullock JM, Roy DB, Garthwaite DG, Crowe A, Pywell RF (2016) Impacts of neonicotinoid use on long-term population changes in wild bees in England. *Nature Communications* 7: 12459. <https://doi.org/10.1038/ncomms12459>

## 7 Annexes

### 7.1 Annexe 1 : calcul du GDD

Le GDD (Degrés jour de croissance ou Growing day degree en anglais) mesure l'accumulation de température au sein d'une gamme de température où la plante croît. Cette mesure est majoritairement utilisée en agronomie afin de prédire les stades de développement des cultures. Le GDD s'obtient en additionnant la valeur du degré jour (DJ) de chaque jour depuis le début d'année/plantation. Pour cela, il est nécessaire d'établir une température de base (0°C ici) et de connaître les températures minimales et maximales de la journée. Il est alors possible de calculer le degré jour avec cette formule :

$$DJ = \frac{T_{max} - T_{min}}{2} - T_{base}$$

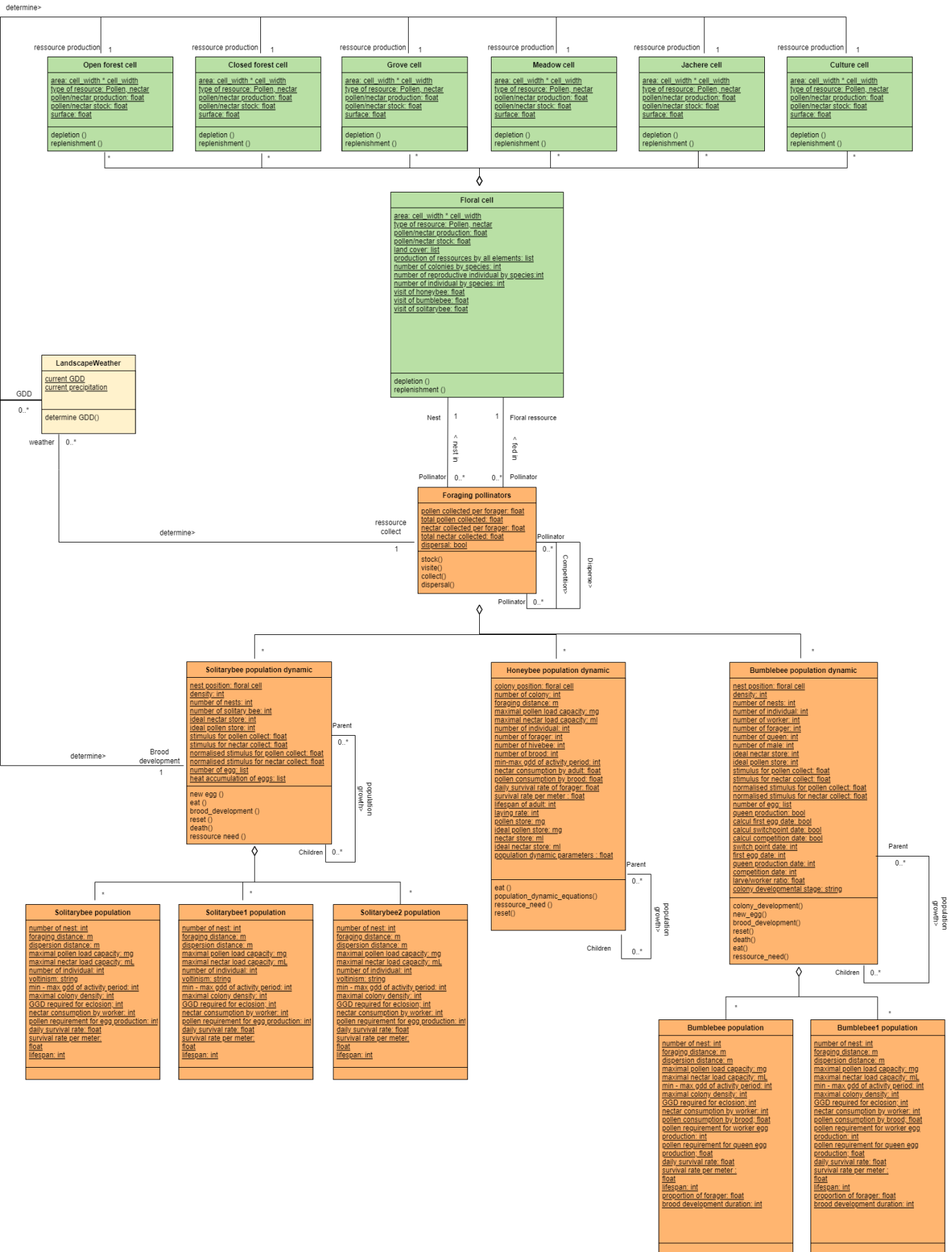
Si la valeur du DJ est inférieure à la température de base, le DJ est nul. De même, si la valeur du DJ excède une température maximale (ici 18°C), le DJ prend la valeur de la température maximale. La température maximale correspond à la température au-delà de laquelle la croissance d'une plante stagne même si la température augmente tandis que la température de base est la température au-dessous de laquelle la croissance de la plante est nulle.

### 7.2 Annexe 2 : le module dynamique des abeilles domestiques

$$\begin{aligned} \frac{dB}{dt} &= L \underbrace{\frac{f^2}{f^2 + b^2} \frac{H}{H + v}}_{\text{Ponte}} - \underbrace{\phi B(t)}_{\text{Passage du stade larvaire au stade d'adulte}}, \\ \frac{dH}{dt} &= \underbrace{\phi B(t - \tau)}_{\text{Passage du stade larvaire au stade d'adulte}} - \underbrace{H(\alpha_{min} + \alpha_{max} \frac{b^2}{b^2 + f^2} - \sigma \frac{F}{F + H})}_{\text{Recrutement des butineuses}}, \\ \frac{dF}{dt} &= \underbrace{H(\alpha_{min} + \alpha_{max} \frac{b^2}{b^2 + f^2} - \sigma \frac{F}{F + H})}_{\text{Recrutement des butineuses}} - \underbrace{d_f M(a) F}_{\text{Mortalité}}, \\ \frac{df_p}{dt} &= \underbrace{c_T N(a) F}_{\text{Pollen récolté}} - \underbrace{\gamma_b B}_{\text{Consommation des larves}}, \\ \frac{df_n}{dt} &= \underbrace{c_T N(a) F}_{\text{Nectar récolté}} - \underbrace{\gamma_a (H + F)}_{\text{Consommation des adultes}}, \end{aligned}$$

Les individus de la colonie sont répartis entre trois castes : le stade juvénile (B), les nourrices (H) et les butineuses (F). Les équations régissant le passage des individus entre les différentes castes sont présentées ci-dessus. Dans le modèle, la survie des larves dépend des quantités de pollen de la ruche et du nombre de nourrices. Le recrutement des butineuses dépend des besoins de la colonie en ressource et l'inhibition sociale qui inhibe la transition de nourrices vers butineuses en fonction de la proportion de butineuses de la ruche.  $L$  : taux de ponte journalier (2000 œufs),  $v$  : nombre de nourrice pour lequel la probabilité qu'une larve meurt faute de soin vaut 0.5 (5000),  $\Theta$  : proportion de pupes dans le couvain (1/9),  $\tau$  : durée de la phase pupes en jour (12),  $\alpha_{min}$  : taux de recrutement des butineuses en absence de butineuses mais en présence de nourriture (0.25),  $\alpha_{max}$  : taux de recrutement des butineuses en absence de butineuses et de nourriture (0.25),  $b$  : force de l'effet du manque de ressource sur les facteurs dépendant de la ressource (500),  $\sigma$  : force de l'inhibition sociale (0.75),  $y_a$  : taux de consommation du nectar par les abeilles adultes (7 mL/jour),  $y_b$  : taux de consommation du pollen par le couvain (0.018g/jour). Les valeurs des paramètres sont celles utilisées par Khoury et al.

# Annexe 3 : Schémas ULM général du modèle



#### Annexe 4 : équation utilisée

Calcul du taux de visite (Häussler et al. 2017):

$$(1) \quad VR_{j \rightarrow i}^k = X_{kj} \frac{AR_{j \rightarrow i}^k e^{-d_{ij}/\beta}}{\sum_{q=1}^n AR_{j \rightarrow i}^k e^{-d_{qj}/\beta}} \rho_F^{d_{i,j}}$$

Avec  $X_{kj}$  le nombre de butineurs présents dans la cellule K, le dénominateur qui représente l'attractivité de la cellule qui dépend de la quantité de ressource présente et de sa distance avec la cellule j où niche les pollinisateurs, le dénominateur qui représente l'attractivité de l'ensemble des cellules exploitables par les pollinisateurs,  $\beta$  la distance de butinage maximale des pollinisateurs,  $\rho_F$  le taux de mortalité des butineurs par mètre parcouru

Calcul de la ressource d'une cellule alloué à une population de pollinisateurs :

$$(2) \quad AR_{j \rightarrow i}^k = F_{kj} \frac{X_{i,k} e^{-d_{ij}/\beta}}{\sum_{q=1}^n X_{q,k} e^{-d_{qj}/\beta}} \rho_F^{d_{i,j}}$$

Avec  $F_{kj}$  la ressource florale présente dans la cellule K, le dénominateur qui représente la capacité de pollinisation de la population de pollinisateur de la cellule i en fonction de son nombre de pollinisateurs et de sa distance avec la cellule j où se trouve la ressource florale, le dénominateur qui représente la capacité de pollinisation de l'ensemble des populations pouvant exploiter la cellule,  $\beta$  la distance de butinage maximale,  $\rho_F$  le taux de mortalité des butineurs par mètre parcouru

Calcul de la ressource totale récoltée (Häussler et al. 2017) :

$$(3) \quad R_{k,i} = \frac{X_{k,i}}{N_i} \sum_{j=1}^n AR_{j \rightarrow i}^k \frac{e^{-d_{ij}/\beta}}{\sum e^{-d_{ij}/\beta}}$$

Avec  $N_i$  le nombre sous-unité de la population de pollinisateur

Calcul du nombre d'individus qui dispersent (Häussler et al. 2017):

$$(4) \quad Q_{E,j \rightarrow i} = Q_{E,j} \frac{e^{-d_{ij}/\beta_1}}{\sum_{q=1}^n e^{-d_{kj}/\beta_1}} \rho_N^{d_{i,j}}$$

Avec  $Q_{E,j}$ , le nombre d'individus pouvant disperser produit par la cellule de départ j, la fraction qui pondère le nombre d'individu qui disperse de la cellule j vers la cellule i en fonction de la distance entre les deux cellules,  $\beta_1$  la distance de dispersion moyenne,  $\rho_N^{d_{ij}}$  le taux de mortalité par mètre parcouru des individus qui dispersent

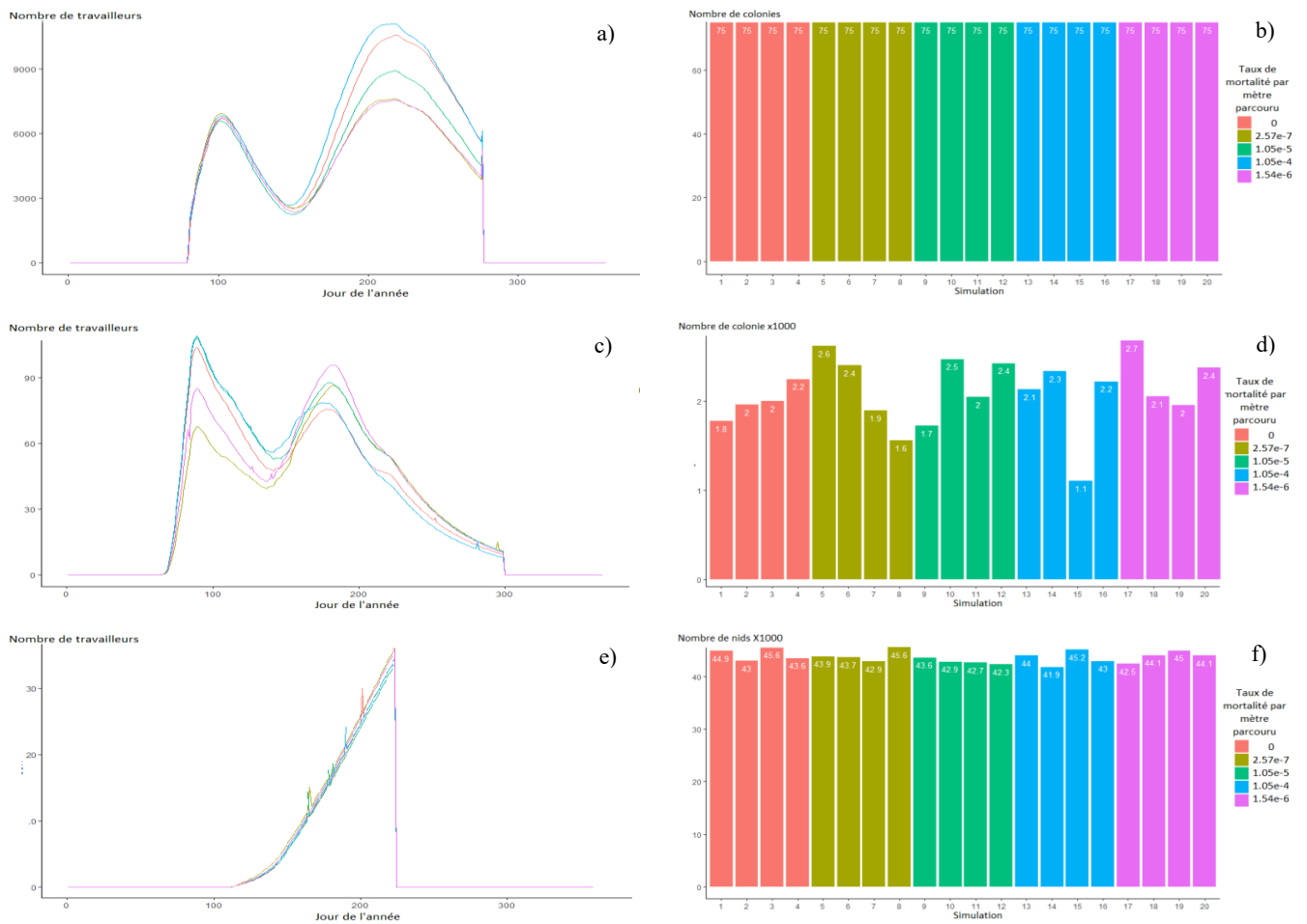
Calcul de la ressource florale F produite dans la cellule i à un temps t (Blasi et al. 2022):

$$(5) \quad F(t, i) = \sum_h (1 - 4 * (z_h(t) - 0.5)^2) * R_{max,h}$$

$$(6) \quad z_h(t) = (gdd - gdd_{debut,h}) / (gdd_{fin,h} - gdd_{debut,h})$$

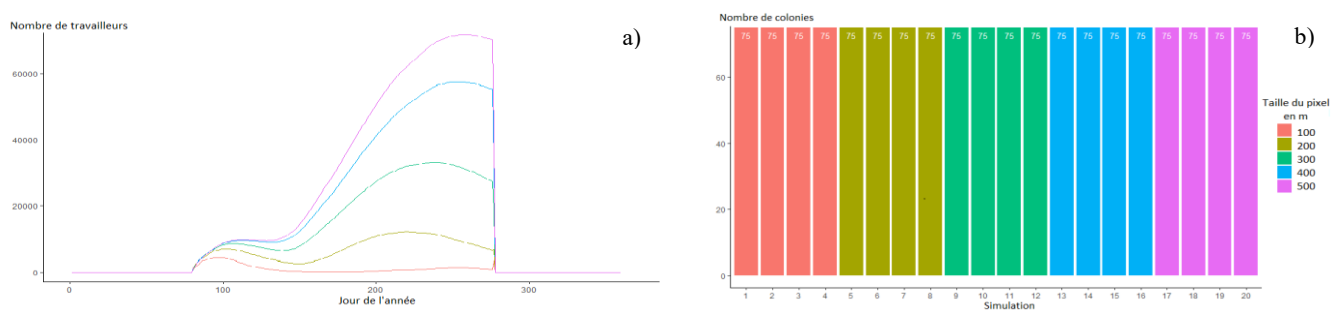
Avec  $z_h(t)$  une valeur standardisée de l'intensité de la floraison de l'espèce florale h,  $R_{max,h}$  la quantité de ressource produite par l'espèce florale h au pic de floraison,  $gdd_{debut,h}$  et  $gdd_{debut,h}$  les GDDs de début et de fin de floraison de l'espèce florale h

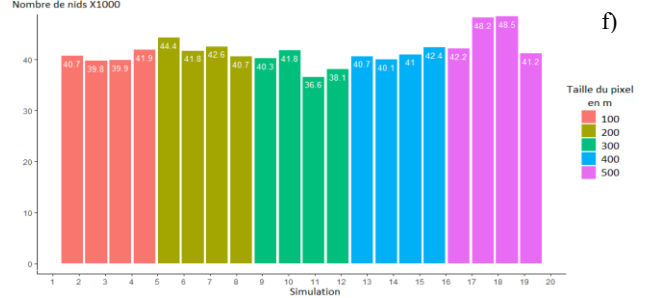
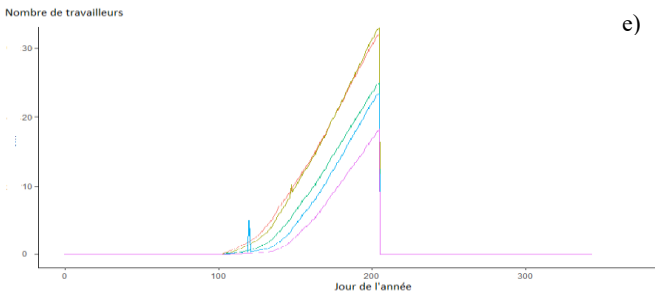
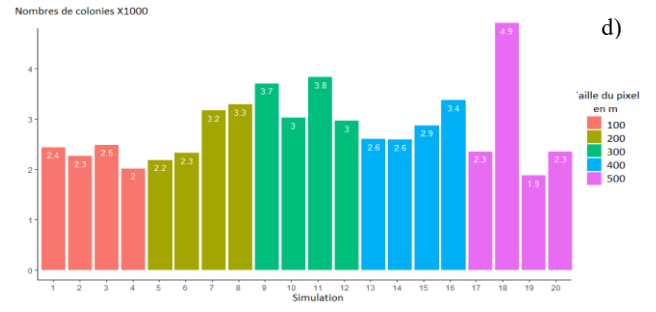
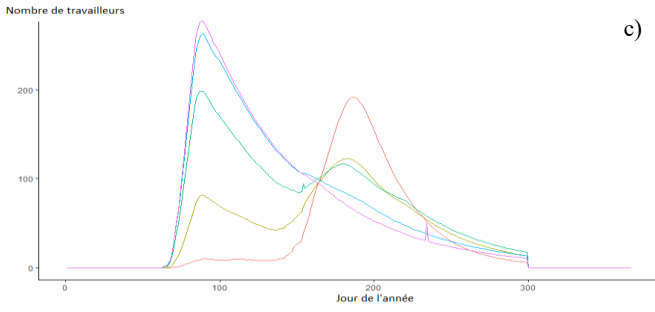
## Annexe 5 : résultats d'analyses de sensibilité du modèle à la mortalité par mètre parcouru



Evolution de la taille des colonies d'abeilles domestiques (a), de bourdons (c) et des nids d'abeilles solitaires (e) ainsi que le nombre de populations d'abeilles domestiques (b), bourdons (d) et abeilles solitaires (f)

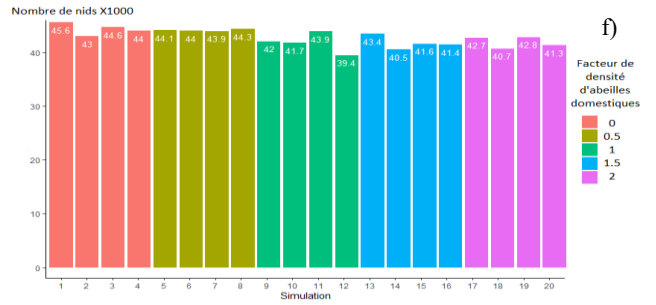
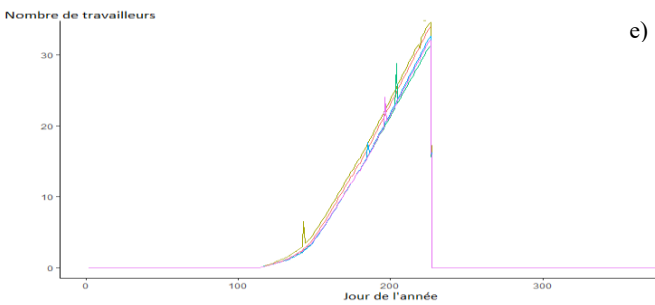
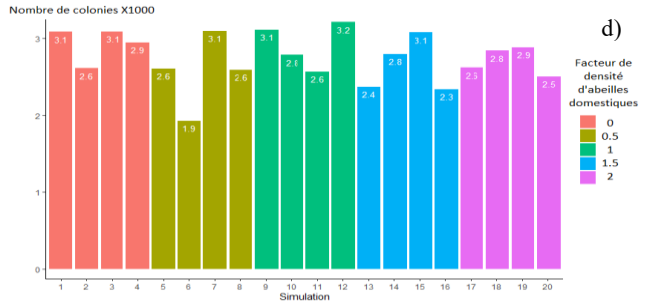
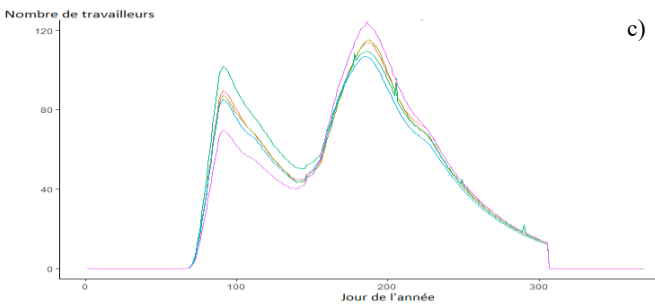
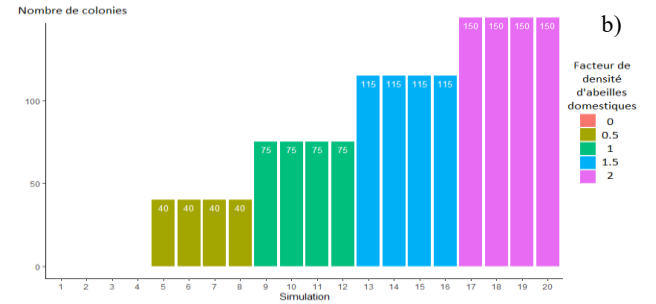
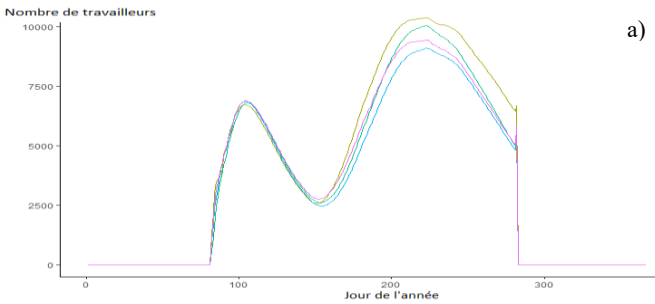
## Annexe 6 : résultats d'analyses de sensibilité du modèle à la taille des cellules





Evolution de la taille des colonies d'abeilles domestiques (a), de bourdons (c) et des nids d'abeilles solitaires (e) ainsi que le nombre de populations d'abeilles domestiques (b), bourdons (d) et abeilles solitaires (f)

### Annexe 7 : résultats d'analyses de sensibilité du modèle à la densité en abeille domestique



Evolution de la taille des colonies d'abeilles domestiques (a), de bourdons (c) et des nids d'abeilles solitaires (e) ainsi que le nombre de populations d'abeilles domestiques (b), bourdons (d) et abeilles solitaires (f)

