

Paysages, pollinisateurs et niveaux de pollinisation

Emmanuelle Porcher, Colin Fontaine

► **To cite this version:**

Emmanuelle Porcher, Colin Fontaine. Paysages, pollinisateurs et niveaux de pollinisation. Paysage, biodiversité fonctionnelle et santé des plantes, 2019, 979-10-275-0345-2. mnhn-02915524

HAL Id: mnhn-02915524

<https://hal-mnhn.archives-ouvertes.fr/mnhn-02915524>

Submitted on 14 Aug 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.

Paysages, pollinisateurs et niveaux de pollinisation

Chapitre 9

Emmanuelle Porcher et Colin Fontaine

L'objectif de ce chapitre est de comprendre comment la structure et la composition des paysages, et leurs changements, influencent les populations et les communautés de pollinisateurs, ainsi que l'efficacité de la pollinisation, aussi bien pour les cultures que pour les plantes sauvages. Cette connaissance est indispensable pour penser des pratiques agricoles alternatives permettant de maintenir des pollinisateurs dans les champs et d'assurer la pollinisation des cultures.

Les pollinisateurs jouent un rôle écologique et économique fondamental dans les agroécosystèmes, en permettant la reproduction de nombreuses espèces de plantes sauvages, et donc le maintien de leurs populations : 80 à 90 % des espèces de plantes à fleurs dépendent, au moins en partie, des pollinisateurs pour leur reproduction. Ces plantes sauvages sont le support de la biodiversité sauvage des agroécosystèmes, parmi laquelle bon nombre d'auxiliaires des cultures. Par ailleurs, dans les agroécosystèmes, les pollinisateurs sont indispensables pour la production d'une majorité d'espèces cultivées. Bien que certaines des grandes cultures principales ne dépendent pas des pollinisateurs pour leur production de graines (riz, maïs et blé par exemple), à l'échelle mondiale, le rendement des trois quarts des espèces cultivées, représentant 35 % de la production alimentaire, est amélioré par leur présence. En Europe, ce chiffre monte jusqu'à 84 %. La diminution du rendement constatée en l'absence de pollinisateurs caractérise la dépendance des plantes aux pollinisateurs : elle varie entre 0 (cas des espèces entièrement autofécondes ou exclusivement pollinisées par le vent) et 100 % (espèces exigeant une visite des pollinisateurs pour la production de graines).

Les pollinisateurs en général sont encore peu étudiés, à l'exception des abeilles et espèces apparentées, mais plusieurs études suggèrent déjà leur déclin dans plusieurs régions du monde. Par exemple, Biesmeijer *et al.* (2006) montrent un déclin parallèle du nombre d'espèces de pollinisateurs sauvages et des plantes sauvages qui en dépendent aux Pays-Bas et au Royaume-Uni. Un autre exemple emblématique de cette crise de la pollinisation est le syndrome d'effondrement des colonies d'abeilles domestiques, observé principalement en Europe et aux États-Unis depuis le début des années 2000. Les causes probables de ces changements sont multiples ; elles incluent, parmi beaucoup d'autres causes, les changements dans la structure et la composition des paysages, dont la fragmentation et la perte des habitats des pollinisateurs. C'est singulièrement le cas dans les agroécosystèmes qui ont vu une réduction importante de la part des espaces non cultivés depuis le milieu du XX^e siècle. Ces changements paysagers modifient la disponibilité des ressources alimentaires et des sites de nidification pour les pollinisateurs, particulièrement les espèces sauvages. Ils peuvent également interagir avec les effets d'autres changements environnementaux, telle l'augmentation de l'intensité des pratiques agricoles, dont l'utilisation croissante de pesticides.

Les communautés de pollinisateurs dans un paysage agricole

Comme décrit en détail précédemment dans cet ouvrage (cf. chap. 6), en Europe, les pollinisateurs sont essentiellement des insectes, notamment des hyménoptères (dont abeilles et bourdons), lépidoptères (papillons), diptères (particulièrement les groupes des syrphes, des empididae, des muscidae, des anthomyiidae) et coléoptères (encadré 9.1 pour la France métropolitaine).

Encadré 9.1. Quels sont les pollinisateurs en France métropolitaine ?

Le Suivi photographique des insectes pollinisateurs (SPIPoll, <http://spipoll.org>) est une opération de science participative autour de la relation plante/pollinisateurs, qui permet de documenter la diversité des visiteurs des fleurs, sans toutefois démontrer leur rôle de pollinisateur efficace. Une synthèse effectuée à partir des 260 000 premières observations confirme la place prépondérante des hyménoptères, en particulier des abeilles, ainsi que des diptères parmi ces visiteurs. Mais ces données montrent également une grande variabilité entre espèces de plantes, avec par exemple une forte contribution des hyménoptères mais aussi des diptères pour le genre *Prunus*, qui inclut plusieurs espèces d'arbres fruitiers cultivés (abricotiers, amandiers, cerisiers, pêchers, pruniers), alors que les lépidoptères sont les visiteurs dominants de l'espèce introduite en France *Buddleja davidii* (le bien nommé « arbre aux papillons »).

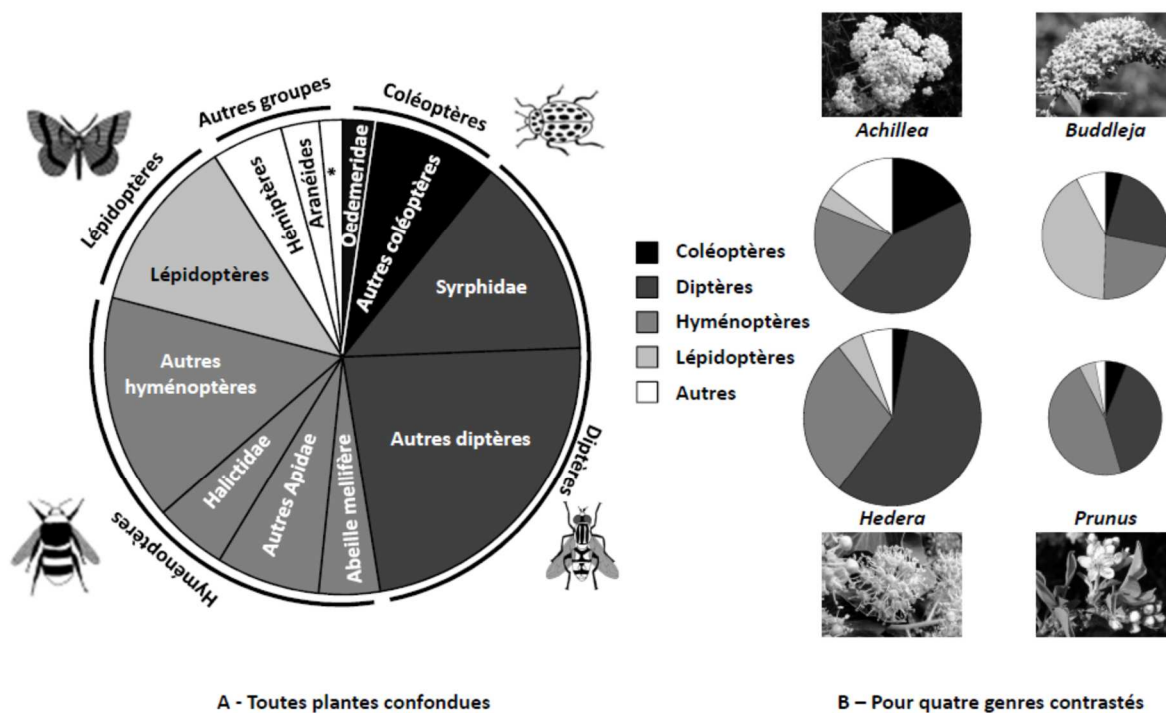


Figure 9.1. Distribution des principaux groupes de visiteurs des fleurs obtenue à partir des données du Suivi photographique des insectes pollinisateurs, soit en combinant toutes les espèces de plantes à fleurs incluses dans la base de données du SPIPoll (A), soit pour quatre genres de plantes avec des compositions contrastées de leurs communautés de visiteurs (B) : *Achillea* (Astéracées, dont *A. millefolium*, l'achillée millefeuille), *Buddleja* (Buddlejacées, principalement *B. davidii*), *Hedera* (Araliacées, principalement le lierre grimpant, *H. helix*) et *Prunus* (Rosacées).

Les parts de chaque graphique représentent la proportion des différents visiteurs de fleurs entre les quatre principaux ordres d'insectes. En (B), les tailles des graphiques sont proportionnelles au nombre moyen de visiteurs de fleurs différents observés en 20 minutes sur chaque genre. (*) Sont regroupés ici des ordres peu fréquents sur les fleurs, comme les blattes, les collemboles, les orthoptères, les dermaptères, les éphéméroptères ou les névroptères. © Photos : *Achillea*, *Hedera* : cvd@spipoll ; *Buddleja* : cybelle@spipoll ; *Prunus* : emma@spipoll. Dessins d'insectes : François Ory.

La grande diversité des communautés de pollinisateurs fait qu'il est rarement possible de suivre tous les individus de toutes les espèces. On décrit généralement l'abondance (nombre d'individus) d'une espèce particulière ou bien l'abondance totale de toutes les espèces de pollinisateurs potentiels présents à un endroit, la diversité taxonomique des communautés de pollinisateurs, mesurée soit comme le nombre d'espèces différentes, soit en utilisant des

indices de diversité combinant le nombre d'espèces et l'abondance relative de chacune de ces espèces. Ces descripteurs peuvent être mesurés de façon répétée dans le temps ou dans l'espace, pour caractériser la variabilité ou au contraire la stabilité spatiale ou temporelle des communautés de pollinisateurs.

Certaines études portent aussi sur la diversité fonctionnelle des communautés de pollinisateurs, en caractérisant la diversité des traits présents dans la communauté. En effet, entre groupes et au sein des groupes, il existe une grande diversité en termes d'exigences écologiques, de phénologies (périodes de vol et de reproduction) ou encore de capacités de déplacement. Ces caractéristiques jouent un rôle important dans le lien entre la dynamique de population d'une espèce et le paysage. Il peut donc être utile de distinguer les espèces de pollinisateurs selon certains traits susceptibles d'influencer leur relation au paysage, notamment :

- le type de nidification. Existe-t-il un nid fixe ou non ? S'il existe, il peut servir pour les œufs et les larves ou pour stocker la nourriture ; on parle alors d'approvisionnement centralisé (*central place foraging*, en anglais, qui concerne beaucoup d'abeilles mais nettement moins les diptères). Dans ce cas le pollinisateur doit faire des allers-retours quotidiens entre son nid et les sources de nourriture, et est donc contraint dans ses déplacements. On peut également distinguer la localisation des nids : en cavité surélevée, dans des coquilles d'escargot abandonnées, dans le sol...
- le type de régime alimentaire. Ce régime peut être caractérisé par le nombre d'espèces de plantes visitées (oligolectisme, butinage sur une ou quelques espèces de fleurs souvent dans un même genre *vs* polylectisme, butinage sur un grand nombre d'espèces de fleurs dans plusieurs genres ou familles), le régime alimentaire des larves pour les pollinisateurs autres que les abeilles, le cleptoparasitisme (utilisation des ressources alimentaires récoltées par d'autres espèces), la morphologie des pièces buccales utilisées pour la récolte du nectar ou du pollen...
- les besoins en ressources alimentaires. Socialité ou non de l'espèce, le cas échéant, taille de la colonie, phénologie...
- les capacités de déplacement. L'espèce est-elle migratrice ou non ? Quelle est la distance moyenne des déplacements journaliers si elle est connue, sinon quels sont les indicateurs de ces capacités *via* la taille du corps ou des ailes ?... Ainsi, l'abeille solitaire *Chelostoma florissomme*, longue de quelques millimètres, se déplace au maximum à 150 m de son nid, alors qu'une abeille mellifère de 1 ou 1,5 cm peut parcourir plusieurs kilomètres lors d'un seul déplacement.

Enfin, dans les rares cas où les communautés de plantes et de pollinisateurs sont décrites au même endroit, la caractérisation de l'ensemble des interactions entre plantes et pollinisateurs, sous la forme de réseaux d'interactions, permet de mettre en lumière les interdépendances entre espèces et d'explorer le rôle du paysage dans la formation ou au contraire la disparition de certaines interactions. Cette approche par réseau est particulièrement pertinente car les ressources alimentaires fournies par la floraison d'une culture ne sont en général pas suffisantes pour le maintien de la plupart des populations d'insectes la pollinisant, soit parce que la période de floraison ne couvre pas l'ensemble de la période d'activité des pollinisateurs, soit parce que les apports nutritifs des ressources offertes par la culture ne couvrent pas tous les besoins des pollinisateurs. Un réseau d'interactions permet d'identifier les plantes également visitées par les pollinisateurs de la culture, avant, pendant et après la floraison de la culture, et qui fournissent des ressources alimentaires tout au long de la période d'activité des pollinisateurs (fig. 9.2). Ces plantes peuvent être situées dans le champ, dans les

bordures ou bien dans des éléments du paysage plus ou moins proches, selon les distances d’approvisionnement des pollinisateurs. Cette dépendance des cultures envers d’autres plantes, pour leur pollinisation, est appelée interaction indirecte car ces plantes favorisent le service de pollinisation des cultures non directement mais *via* un effet positif sur leurs pollinisateurs. De tels effets positifs des plantes sauvages sur la pollinisation des cultures ont été mis en évidence dans le cas de plantes fleurissant avant ou après la culture, ainsi que pour des plantes poussant dans les champs ou dans des éléments adjacents du paysage. Inversement, ces mêmes approches permettent de mettre en évidence que certaines bordures de champs n’ont pas d’effet sur la pollinisation des cultures, car non visitées par les pollinisateurs des cultures.

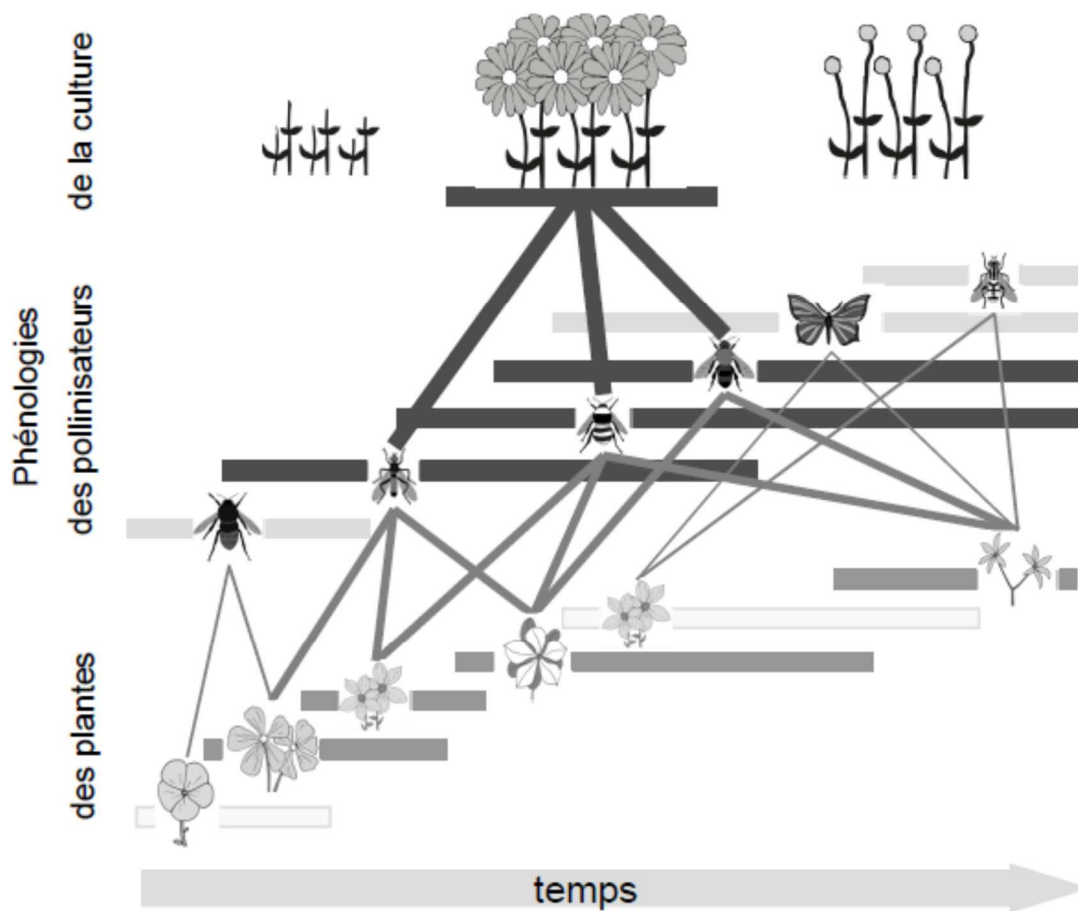


Figure 9.2. Réseau d’interactions liant une culture à la faune pollinisatrice et à la flore sauvage.

Les lignes obliques représentent les interactions entre les espèces. Les lignes horizontales représentent les périodes d’activité des pollinisateurs et de floraison des plantes. Les nuances de gris indiquent le degré de séparation des espèces par rapport à la culture. Plus le gris est clair, plus l’espèce est lointainement connectée à la culture, et moins elle aura d’effet sur le service de pollinisation de celle-ci. © Dessins d’insectes : François Ory.

Caractériser le paysage pour l’étude des pollinisateurs

Pour étudier les effets de la composition et de la configuration des paysages agricoles sur les pollinisateurs et la pollinisation, on essaie de décrire l’hétérogénéité du paysage en termes d’éléments « favorables » ou « défavorables » pour les pollinisateurs. Comme vu

précédemment, les exigences écologiques des espèces varient grandement et, par exemple, les éléments considérés comme « favorables » ne seront pas les mêmes pour des espèces d'insectes qui nichent dans des cavités (cavicoles), et qui trouveront des sites de nidification plutôt dans des biotopes contenant des végétaux pérennes (tiges, troncs d'arbres...), que pour des espèces qui nichent dans le sol, qui pourront trouver des sites de nidification y compris dans les espaces cultivés pourvu que les perturbations ne soient pas trop fréquentes. En général, on oppose les terres cultivées aux éléments semi-naturels, ces derniers incluant souvent essentiellement les forêts, les haies et parfois les prairies permanentes. Une description de l'hétérogénéité plus détaillée peut être justifiée par des connaissances *a priori* sur l'adéquation de certains types d'occupation du sol pour le cycle de vie des pollinisateurs, telles des parcelles fleuries avec une forte densité de ressources en nectar et en pollen. Elle peut aussi être motivée par la volonté de tester des pratiques agricoles particulières, comme l'agriculture biologique ou le non-labour. Cette description détaillée du paysage pour les pollinisateurs est toutefois souvent limitée, à la fois par le manque de connaissances sur les besoins écologiques des pollinisateurs, au-delà de quelques espèces d'abeilles, bourdons et papillons, et par la difficulté à décrire le paysage avec des informations pertinentes, par exemple la composition en fleurs voire le potentiel nectarifère ou pollinifère des éléments du paysage. On citera ici l'étude de Baude *et al.* (2016), qui ont produit une carte de disponibilité en nectar à l'échelle de toute la Grande-Bretagne, en combinant des informations sur la composition des communautés de plantes à fleurs et leur production de nectar.

Dans les espaces agricoles, les éléments les plus souvent étudiés, quand il s'agit de comprendre la structuration des communautés de pollinisateurs, sont les suivants :

- *les surfaces boisées, bois et forêts.* Ce sont des végétations souvent moins perturbées que les autres types d'occupation du sol, particulièrement dans les agroécosystèmes ; elles hébergent des sites de nidification pour les espèces cavicoles et des ressources alimentaires. Sur ce dernier point, on distingue souvent forêts de conifères et forêts de feuillus, ces dernières étant susceptibles de contenir plus d'espèces nectarifères. De même, les lisières forestières semblent jouer un rôle particulièrement important dans la fourniture alimentaire, car elles abritent souvent des arbustes nectarifères peu présents au cœur des forêts ;
- *les prairies permanentes.* Elles peuvent héberger de nombreuses espèces herbacées nectarifères et pollinifères, mais leur valeur pour les insectes floricoles dépend de leur mode de gestion : elle est plus élevée par exemple pour des prairies anciennes, non fertilisées, avec une fauche tardive ;
- *les terres arables.* Elles sont souvent considérées comme défavorables pour les pollinisateurs, car régulièrement perturbées (labour, récolte, épandage de pesticides) et contenant parfois des espèces qui ne peuvent pas être utilisées par les pollinisateurs (p. ex. céréales). Cependant, elles peuvent fournir temporairement des ressources alimentaires massives : colza, tournesol, haricot, phacélie, vergers, mais aussi maïs ou soja pour le pollen. Comme pour les prairies, leur utilisation par les pollinisateurs dépend de leur gestion, avec par exemple des différences fortes entre agriculture conventionnelle et agriculture biologique, et de façon générale une tendance à des abondances et des diversités moindres quand les pratiques sont plus intensives ;
- *les structures linéaires.* Il s'agit d'éléments permanents ou quasi permanents qui peuvent servir de sites de nidification et de sources alimentaires pour les pollinisateurs, et parfois de guides spatiaux pour leurs déplacements. Parmi eux, les haies semblent avoir un effet positif fort sur l'abondance et la diversité des pollinisateurs, d'autant plus qu'elles sont anciennes et diversifiées, mais les bords de

champ, de route, les bandes enherbées et les bandes fleuries (des aménagements directement conçus pour les pollinisateurs) peuvent également contribuer à l'habitat des pollinisateurs. Notons que d'autres types d'occupation du sol peuvent également être considérés dans les études de la relation entre paysage et pollinisateurs dans les agroécosystèmes : surfaces en eau, zones urbanisées et imperméabilisées, ou encore aires protégées.

Les effets du paysage sur les pollinisateurs et la pollinisation

Les nombreuses études réalisées montrent un schéma général assez constant : les communautés de pollinisateurs sont plus abondantes et plus diverses, dans des paysages contenant plus d'éléments favorables ou une plus grande diversité de ces éléments (effet de la composition) et dans des sites plus proches de ces éléments favorables (effet de la configuration). Ces relations traduisent deux types de phénomènes qui sont discutés ci-dessous.

Paysage et assemblage régional des pollinisateurs

Si la présence des pollinisateurs sur un site dépend de leur comportement quotidien de recherche de nourriture, des caractéristiques du site et de sa position dans le paysage (voir section suivante), elle dépend aussi en grande partie de la quantité et de la diversité des pollinisateurs que le paysage peut abriter, et qui sont susceptibles d'atteindre le site étudié. Cet assemblage régional des pollinisateurs dépend de la quantité, de la qualité et de la diversité des ressources présentes dans le paysage (ressources alimentaires et sites de nidification). La composition du paysage a donc un rôle de premier plan dans la détermination de cet assemblage régional, avec des communautés plus abondantes et/ou plus diversifiées quand le paysage contient plus d'éléments favorables aux pollinisateurs (Kennedy *et al.*, 2013), en général les éléments semi-naturels (forêts, lisières forestières, haies et prairies permanentes).

En outre, l'assemblage régional des pollinisateurs dépend aussi de la configuration du paysage, en particulier de la fragmentation et de l'isolement des occupations du sol les plus favorables aux pollinisateurs. Les effets de la configuration du paysage sont souvent considérés comme plus faibles par rapport à ceux de la composition (p. ex. Kennedy *et al.*, 2013), mais ils sont aussi moins bien connus car il est difficile de séparer effets de composition et effets de configuration dans les études corrélatives du paysage (Hadley and Betts 2012). Comme présenté dans la première partie de cet ouvrage, la fragmentation des habitats diminue la taille des populations de pollinisateurs qui peuvent être hébergées par les fragments restants, ce qui augmente leur probabilité d'extinction. L'isolement de ces fragments d'habitats augmente également la probabilité d'extinction et diminue la probabilité de recolonisation, en réduisant l'arrivée de nouveaux individus en provenance des autres populations. En conséquence de cette dynamique de métapopulation avec des taux d'extinction plus élevés et des taux de recolonisation plus faibles, les paysages fragmentés tendent à présenter des communautés de pollinisateurs avec des compositions appauvries en espèces à faible capacité de dispersion. En revanche, comme les paysages fragmentés contiennent en général une plus grande diversité de types d'occupation du sol, ils peuvent héberger des communautés avec une plus grande diversité taxonomique.

Dans ces études, le paysage est examiné dans un rayon de quelques centaines de mètres à quelques kilomètres (maximum 2-3 km dans la plupart des cas) autour d'un site étudié. La plupart des études montre que la composition ou la configuration du paysage sont plus fortement corrélées à l'abondance ou à la diversité des pollinisateurs sauvages (p. ex. abeilles solitaires, syrphes) pour des petits rayons, alors que pour l'abeille domestique, le paysage a

une influence qui peut s'étendre sur plusieurs kilomètres, voire ne pas avoir d'influence du tout. Il faut cependant noter que les distances de déplacement des pollinisateurs peuvent aussi varier selon le type de paysage. Par exemple chez le bourdon américain *Bombus vosnesenskii*, les distances parcourues dépendent de la richesse en espèces de plantes sur le site visité et de l'homogénéité du paysage : les insectes se déplacent plus loin pour atteindre des sites avec une plus grande diversité de ressources florales et dans des paysages plus homogènes. Beaucoup d'études corrélatives qui comparent abeilles domestiques et autres pollinisateurs montrent que l'abondance de l'abeille domestique est souvent peu influencée par le paysage environnant, ou bien influencée d'une façon opposée à celle des pollinisateurs sauvages. En particulier, son abondance dépend peu de la présence ou la quantité d'éléments semi-naturels mais peut être corrélée positivement à la proportion de terres arables dans le paysage. Cela peut s'expliquer bien sûr par sa grande capacité de déplacement mais aussi par le fait que c'est une espèce gérée. Dès lors, sa distribution dans l'espace est fortement contrainte par l'endroit où ont été placés les ruchers, qui peuvent être disposés indépendamment des éléments semi-naturels mais à proximité des grandes cultures en fleurs.

Paysage et présence locale de pollinisateurs

La présence ponctuelle de pollinisateurs à un site donné, qui détermine le service de pollinisation, dépend de l'assemblage régional des pollinisateurs, mais aussi des caractéristiques du site. Beaucoup de pollinisateurs avec un approvisionnement centralisé, notamment les abeilles, sont contraints par la localisation de leur nid. Leurs déplacements journaliers consistent donc en des allers-retours, coûteux en énergie, entre leur nid et les zones contenant des ressources alimentaires, nectar et pollen. En écologie, une théorie dite de la stratégie optimale de recherche de la nourriture (*optimal foraging*) a été formulée pour expliquer et prédire ces comportements de déplacement et de choix de ressources. L'idée générale de cette théorie est que la sélection naturelle devrait favoriser les comportements les plus efficaces, c'est-à-dire rapportant le maximum de gains énergétiques pour l'individu ou pour la colonie, tout en minimisant la dépense d'énergie. Cette théorie prédit par exemple que les pollinisateurs devraient visiter préférentiellement les sites avec une offre alimentaire plus importante et/ou plus diversifiée, ainsi que les sites proches de leur nid.

De fait, les études sur le terrain montrent que la composition floristique du site étudié influence fortement la visite par les pollinisateurs, avec des pollinisateurs souvent plus abondants et plus divers dans les sites contenant un plus grand nombre de fleurs nectarifères/pollinifères ou une plus grande diversité de plantes. Cette plus grande attractivité pour les pollinisateurs des sites plus riches en ressources peut entraîner un appauvrissement en pollinisateurs sur d'autres sites moins riches. C'est le cas notamment avec certaines cultures à floraison de masse (colza, tournesol), qui attirent un grand nombre de pollinisateurs pendant leur floraison, au détriment des éléments semi-naturels qui tendent à être moins visités. C'est ce qu'on appelle l'effet de dilution (Holzschuh *et al.*, 2016 ; encadré 9.2).

Par ailleurs, un autre phénomène très étudié est la diminution du nombre de pollinisateurs et de la diversité en espèces quand on s'éloigne d'un élément du paysage considéré comme favorable pour ces pollinisateurs, en général un élément semi-naturel contenant des sites de nidification mais aussi des ressources alimentaires. La diminution des pollinisateurs à mesure que l'on s'éloigne de l'élément favorable peut aussi être vue inversement comme une augmentation de ces pollinisateurs à mesure que l'on se rapproche de cet élément : cela constitue un effet de débordement, les sites attractifs bénéficiant aux espaces qui leur sont proches (encadré 9.2). Cet effet de débordement peut également s'appliquer pour les grandes cultures à floraison de masse, qui augmentent parfois l'abondance des pollinisateurs dans les sites à proximité, pendant leur floraison. Les effets relatifs de dilution et de débordement

dépendent de l'échelle spatiale et temporelle à laquelle on les étudie.

L'effet de la distance aux éléments favorables est cependant variable, dans l'espace et entre espèces de pollinisateurs. Il est logiquement plus marqué pour les pollinisateurs avec des petites distances de déplacement. Le déclin est aussi plus fort pour les espèces de pollinisateurs sauvages, qui dépendent des sites de nidification naturels, que pour les pollinisateurs gérés par l'humain, dont les ruches ou nids peuvent être placés indépendamment des éléments favorables. L'approvisionnement centralisé est aussi une caractéristique qui peut influencer la sensibilité des espèces au paysage : dans l'étude mondiale de Rader *et al.* (2016), les fleurs sont moins visitées par des abeilles sauvages quand les sites étudiés sont plus éloignés d'un élément semi-naturel, alors que le nombre de visites par les abeilles domestiques ou les pollinisateurs « non-abeilles » ne dépend pas de la distance aux éléments semi-naturels. Cette moindre sensibilité au paysage des pollinisateurs « non-abeilles » par rapport aux abeilles sauvages peut s'expliquer par le fait que la plupart des pollinisateurs « non-abeilles » n'ont pas de nid fixe, et peuvent donc se déplacer plus librement dans le paysage. Alternativement, les pollinisateurs « non-abeilles » sont peut-être sensibles à des éléments du paysage que les chercheurs n'ont pas encore réussi à identifier. Enfin, l'effet négatif de la distance aux éléments favorables est plus fort pour les espèces sociales que pour les solitaires. Dans l'espace, la synthèse de Ricketts *et al.* (2008), centrée presque exclusivement sur les abeilles et sur la pollinisation de plantes cultivées, montre un déclin plus rapide de la richesse en pollinisateurs dans les systèmes tropicaux que dans les systèmes tempérés. La différence entre climats peut avoir plusieurs origines. Tout d'abord, les espèces de pollinisateurs sont différentes, avec une abondance d'espèces d'abeilles sans dard (méliponides) dans les systèmes tropicaux, très dépendantes des cavités naturelles pour la nidification et avec de faibles capacités de déplacement, tandis que les pollinisateurs majoritaires dans les systèmes tempérés sont plutôt des bourdons, capables de nicher dans des cavités au sol et donc au sein des espaces cultivés, et avec des distances de déplacement plus grandes. Ensuite, les différences entre systèmes agricoles et espaces semi-naturels sont possiblement moins contrastées dans les systèmes tempérés que tropicaux, ce qui implique que les pollinisateurs d'un groupe donné pourront plus facilement nidifier au milieu des agroécosystèmes dans les milieux tempérés. Enfin, les agroécosystèmes tropicaux sont plus riches et diversifiés en ressources alimentaires, ce qui permet aux pollinisateurs de se déplacer moins loin pour trouver des ressources.

Il existe tout un champ de recherches s'intéressant aux signaux utilisés par les pollinisateurs pour repérer les sites contenant des ressources alimentaires. La vue joue un rôle très important, avec des coévolutions bien documentées entre couleur des fleurs par exemple et système de vision des pollinisateurs. Certains auteurs ont d'ailleurs défini des « syndromes de pollinisation » pour les espèces de plantes à fleurs, qui correspondent à un ensemble de caractéristiques florales en adéquation avec les capacités de détection et d'exploitation d'un groupe animal pollinisateur (p. ex. fleurs rouge-orange pour les colibris, jaunes à bleues voire ultra-violet pour les apidés). Cependant ces syndromes ne sont pas fortement corrélés à l'identité des visiteurs effectifs des fleurs et leur utilisation en recherche est progressivement abandonnée. Pour les espèces sociales, dont l'abeille domestique, la communication entre individus joue un rôle central, avec des ouvrières « éclaireuses » qui repèrent les zones riches en ressources et orientent les autres ouvrières. Beaucoup de pollinisateurs sont capables de s'orienter également à l'odorat, et certains chercheurs soulignent le besoin d'étudier les « paysages d'odeur ». Enfin, les écotones (zones de transition entre deux écosystèmes) et les éléments linéaires telles les haies peuvent être utilisés comme des guides pour les déplacements dans le paysage ; leur rôle a particulièrement été étudié chez les papillons.

Encadré 9.2. Effets de dilution et de débordement

La composition et la structure du paysage environnant, et en particulier la proximité d'éléments favorables aux pollinisateurs, peuvent avoir deux effets contrastés sur l'abondance ou la diversité de pollinisateurs effectivement présents à un endroit donné :

- la proximité d'un élément favorable peut causer une augmentation de l'abondance et de la diversité des pollinisateurs. Ce phénomène, appelé « effet de débordement », est très souvent observé dans les espaces agricoles : l'abondance et la diversité des pollinisateurs présents dans les parcelles augmentent généralement quand on se rapproche des espaces semi-naturels (Ricketts *et al.*, 2008 ; Garibaldi *et al.*, 2011). Ces espaces naturels pérennes, qui fournissent notamment des sites de nidification, agissent comme des sources de pollinisateurs pour les espaces cultivés, moins riches en sites de nidification (sauf pour les espèces qui nichent dans le sol) et aux ressources alimentaires plus temporaires ;
- à l'inverse, la proximité d'un élément attractif pour les pollinisateurs, particulièrement une source massive de ressources alimentaires, peut causer une diminution de leur abondance ou de leur diversité à proximité. Ce phénomène est appelé « effet de dilution », et il est fréquemment observé pour les grandes cultures fleuries, qui ont tendance à appauvrir temporairement les espaces voisins en pollinisateurs.

Les effets relatifs de ces deux phénomènes dépendent des échelles spatiales et temporelles. Une grande culture peut temporairement diluer la communauté de pollinisateurs au moment de sa floraison, mais favoriser la croissance des populations de pollinisateurs en fournissant des ressources abondantes et avoir un effet de débordement après sa floraison.

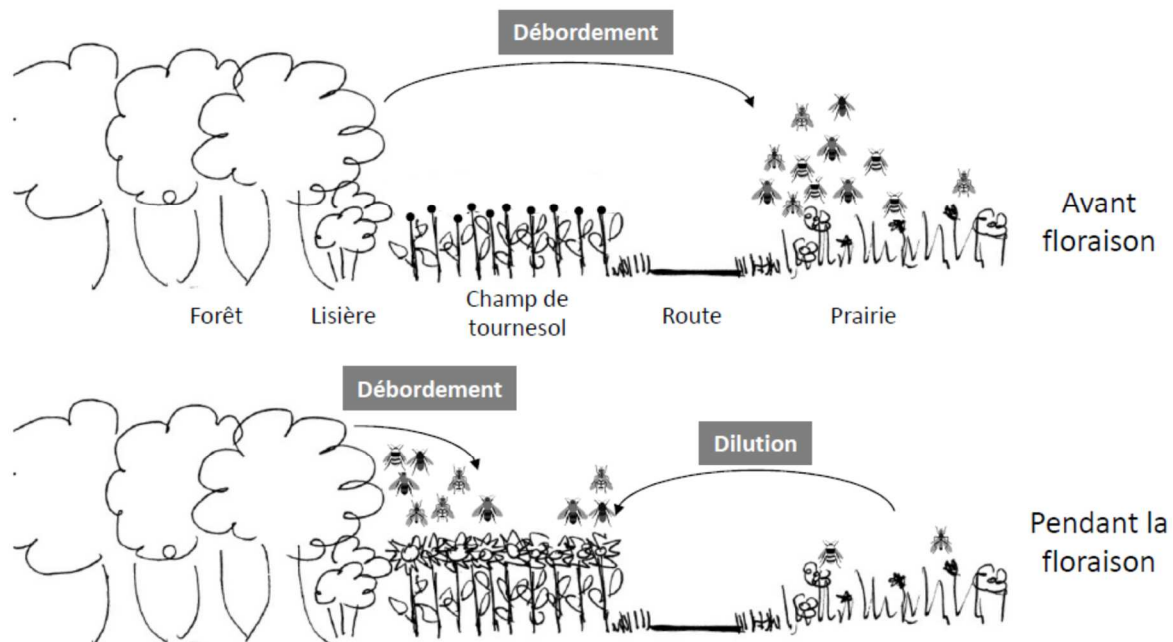


Figure 9.3. Illustration des effets de débordements et de dilution.

Dans cet exemple, la lisière forestière est une source de sites de nidification qui n'apporte peut-être pas toutes les ressources alimentaires nécessaires aux pollinisateurs. Ceux-ci vont donc prospecter dans les éléments du paysage à proximité, en fonction de leur capacité de dispersion. Il y a ainsi un débordement (*spillover*) des pollinisateurs depuis la lisière, avec une abondance et/ou une diversité décroissantes à mesure que l'on s'éloigne de cette lisière. Avant floraison des cultures à floraison massive (ici le tournesol), ce débordement bénéficie aux

communautés végétales avec des plantes nectarifères ou pollinifères en fleurs. Pendant la floraison des cultures à floraison massive, le débordement peut s'orienter principalement vers ces cultures, avec un déficit de visites pour les communautés végétales où la densité de fleurs est plus faible (dilution). © Dessins d'insectes : François Ory.

Effet du paysage sur la stabilité temporelle des communautés de pollinisateurs

Au-delà d'effets ponctuels sur l'abondance ou la composition des communautés de pollinisateurs, le paysage peut influencer la stabilité dans le temps de ces communautés. À l'heure actuelle, l'effet le plus étudié est celui de la distance aux éléments semi-naturels. Par exemple, Garibaldi *et al.* (2011) ont compilé les résultats de 29 études pour montrer que la variabilité, tant spatiale que temporelle, de la richesse en espèces de pollinisateurs et du nombre de visites reçues par les fleurs dans une culture augmentait à mesure qu'on s'éloignait des éléments semi-naturels du paysage.

De façon plus générale, la composition et la configuration du paysage peuvent influencer la dynamique temporelle des communautés de pollinisateurs en tamponnant les variations temporelles de disponibilité alimentaire. Cet effet est surtout étudié pour les abeilles domestiques : les grandes cultures à floraison massive, comme le colza ou le tournesol, fournissent temporairement une source de nourriture abondante qui peut favoriser la croissance des colonies. Cependant, la fin de leur floraison peut correspondre à une période de disette, avec des conséquences négatives sur la survie des colonies. Pendant cette période de disette, les abeilles dépendent essentiellement des ressources présentes dans les éléments semi-naturels du paysage, mais aussi des plantes adventices des terres cultivées. Un paysage contenant une forte proportion d'éléments semi-naturels et/ou des terres arables avec beaucoup d'adventices (p. ex. agriculture biologique) peut donc atténuer l'effet de disette.

Enfin, les variations temporelles de la disponibilité alimentaire dans le paysage peuvent se répercuter dans le temps par l'intermédiaire des réseaux d'interactions (cf. fig. 9.1). Ces cascades d'effets le long des réseaux d'interactions peuvent aussi exister entre les pollinisateurs diurnes et les pollinisateurs nocturnes. Ces derniers sont encore très peu étudiés, mais quelques études démontrent déjà qu'une modification de la pollinisation nocturne peut se répercuter sur les pollinisateurs diurnes et vice-versa.

Comment les effets du paysage sur les pollinisateurs se répercutent-ils sur la pollinisation ?

La pollinisation et son efficacité peuvent être caractérisées de différentes façons. Le plus souvent, on mesure soit le nombre de grains de pollen déposés sur les stigmates des plantes, ce qui demande une étape assez longue de comptage au microscope, soit le nombre de graines ou de fruits produits, soit le rendement des cultures (masse récoltée par unité de surface). L'efficacité de la pollinisation est alors caractérisée en comparant des situations contrastées : avec ou sans pollinisateurs, en mettant certaines fleurs en cage, ou avec un gradient de disponibilité des pollinisateurs, par exemple en s'éloignant d'un élément semi-naturel (voir Eckert *et al.* [2010], pour un détail des techniques de mesure de la pollinisation).

D'autres études plus indirectes peuvent renseigner sur la pollinisation dans les agroécosystèmes. Certains travaux se sont intéressés aux types de croisement réalisés, par exemple la proportion d'autofécondation par rapport à la fréquence de croisements entre individus différents. L'autofécondation a des conséquences importantes aussi bien pour la dynamique des populations d'espèces de plantes sauvages que pour la qualité de la production des espèces cultivées, à cause de la dépression de consanguinité. D'autres travaux étudient les conséquences de la pollinisation sur la composition des communautés de plantes, et ses corrélations avec le paysage, pour détecter des sur- ou sous-représentations des espèces très dépendantes des pollinisateurs.

Relation entre communautés de pollinisateurs et efficacité de la pollinisation

Dans les populations naturelles de plantes, et pour les plantes cultivées dépendantes des pollinisateurs, la production de graines ou de fruits est très souvent limitée par la quantité de pollen reçue par les fleurs. La limitation en pollen reçue peut avoir deux origines non exclusives : une limitation des plantes de la même espèce (limitation des sources de pollen) ou une limitation des vecteurs de pollen. La limitation en partenaires pour la reproduction est rarement un problème pour les espèces cultivées, pour lesquelles en général un grand nombre d'individus est planté simultanément. À l'inverse, chez les plantes sauvages, elle peut être une source importante de limitation en pollen, influencée par le paysage.

Dans beaucoup de cas cependant, la limitation en pollen est causée par une limitation des pollinisateurs. Une deuxième étape importante pour appréhender les effets du paysage sur l'efficacité de la pollinisation est donc de comprendre comment les caractéristiques des communautés de pollinisateurs se traduisent en termes d'efficacité de la pollinisation (p. ex. Klein *et al.*, 2003). L'efficacité de la pollinisation (mesurée par exemple par la production de graines) dépend en premier lieu de l'abondance des pollinisateurs, qui contrôle le nombre de visites reçues par les fleurs (Garibaldi *et al.*, 2016). Néanmoins d'autres caractéristiques de la communauté de pollinisateurs peuvent affecter l'efficacité de la pollinisation. Ces caractéristiques ne sont pas les mêmes d'une espèce de plante à l'autre, en fonction notamment de :

- la dépendance des plantes aux pollinisateurs. Elle peut être estimée par la réduction de la production de graines ou de fruits en l'absence de pollinisateurs (Klein *et al.*, 2007). Elle dépend de plusieurs caractéristiques des plantes, dont la capacité à s'autoféconder de façon autonome, la possibilité d'émettre et de recevoir des grains de pollen par le vent, la présence d'un système d'auto-incompatibilité, ou encore la dépression de consanguinité ;
- la spécialisation aux pollinisateurs. Elle est inversement reliée au nombre d'espèces de pollinisateurs susceptibles de visiter la plante et de transférer efficacement du pollen. Pour certaines espèces de plantes très spécialistes, la pollinisation dépend de l'abondance d'une ou quelques espèces de pollinisateurs (p. ex. la vanille ou les fruits de la passion ; Klein *et al.*, 2007). Cependant, le plus souvent, les relations entre plantes et pollinisateurs sont caractérisées par un très fort degré de généralisme ; beaucoup d'espèces végétales sont donc généralistes et susceptibles d'être pollinisées par plusieurs espèces de pollinisateurs.

Pour les plantes généralistes et dépendantes des pollinisateurs, l'efficacité de la pollinisation et sa stabilité temporelle peuvent être améliorées par la diversité des pollinisateurs. L'effet positif de cette diversité sur l'efficacité de la pollinisation est expliqué par des complémentarités de niche entre pollinisateurs : tous n'ont pas les mêmes comportements et peuvent visiter différentes fleurs sur une même plante, ou visiter les mêmes fleurs à différents moments de la journée (y compris la nuit), de l'année ou selon les conditions météorologiques, ce qui permet des transferts de pollen plus continus dans le temps et entre fleurs, avec une plus grande diversité d'espèces de pollinisateurs. La complémentarité entre pollinisateurs peut aussi être favorisée par les interactions entre espèces de pollinisateurs (déplacement vers une autre espèce de plante en cas de rencontre d'une espèce compétitrice de pollinisateur). Enfin, l'effet positif de la diversité sur l'efficacité de la pollinisation est également expliqué par des effets de sélection : la probabilité d'avoir des pollinisateurs efficaces est plus importante avec un plus grand nombre d'espèces. Pour l'effet de la diversité sur la stabilité temporelle de la pollinisation, les principaux mécanismes sont une compensation des densités (covariance négative entre les abondances des différentes espèces) et des réponses différentes des espèces aux différentes variables environnementales ou à différentes échelles spatiales.

L'abeille mellifère est parmi les pollinisateurs les plus étudiés. Cependant quelques études récentes montrent qu'elle est un pollinisateur parfois moins efficace que les espèces sauvages. Par exemple, dans une étude de 41 cultures à l'échelle mondiale, Garibaldi *et al.* (2013) ont montré que la production de graines et de fruits augmentait toujours quand les fleurs étaient visitées un plus grand nombre de fois par des insectes sauvages. En revanche, une augmentation du nombre de visites par les abeilles mellifères n'augmentait la production de graines et de fruits que dans 14 % des cas. Par ailleurs, à nombre de visites sur les fleurs équivalent, les pollinisateurs sauvages sont deux fois plus efficaces que les abeilles mellifères. Enfin, leurs résultats suggèrent que les abeilles mellifères ne peuvent pas remplacer les pollinisateurs sauvages, mais peuvent contribuer à une augmentation des rendements en plus de ceux fournis par les pollinisateurs sauvages. Si l'étude de Garibaldi *et al.* (2013) ne détaillait pas l'identité des pollinisateurs sauvages, celle de Rader *et al.* (2016), à partir de 39 études sur 17 plantes cultivées, montre que les pollinisateurs sont pour moitié des abeilles, sauvages ou domestique, mais pour moitié appartiennent à d'autres groupes, parmi lesquels les syrphes ou d'autres diptères. Si ces pollinisateurs « non-abeilles » sont moins efficaces que les abeilles en général pour la pollinisation, ils visitent les fleurs plus souvent, ce qui fait qu'ils contribuent autant à la pollinisation dans cette étude.

L'effet de la diversité des pollinisateurs sur l'efficacité du transfert de pollen ainsi que la structure des réseaux d'interactions entre plantes et pollinisateurs dépendent des traits des espèces impliquées dans l'interaction, plantes et pollinisateurs : morphologie, phénologie, comportement des pollinisateurs, couleur et odeur des fleurs, récompenses, etc. Ces traits pourraient être utilisés pour prédire l'identité des espèces impliquées dans la pollinisation et l'efficacité des transferts de pollen. De façon plus quantitative, on peut caractériser plus précisément pour chaque espèce de plante la relation entre l'abondance, la diversité et la composition (en espèces, en traits) des communautés de pollinisateurs, et le taux de pollinisation. Cette méthode est cependant très demandeuse en données.

Effet du paysage sur l'efficacité de la pollinisation

Les effets du paysage sur l'abondance et la diversité des pollinisateurs ou le nombre de visites sont bien connus et vont presque toujours dans le même sens : les pollinisateurs sont plus abondants, plus divers, et les fleurs sont plus visitées dans des paysages avec beaucoup d'éléments favorables aux pollinisateurs ou dans des sites à proximité de tels éléments. En revanche, les effets de la composition et de la configuration du paysage sur l'efficacité de pollinisation sont plus variables. Pour les espèces de plantes sauvages, il existe par exemple un effet négatif assez universel de la fragmentation du paysage sur la pollinisation et la production de graines (synthétisé dans Aguilar *et al.*, 2006). Chez les plantes cultivées, beaucoup d'études montrent aussi que les effets du paysage observés pour les pollinisateurs se traduisent par un effet cohérent sur l'efficacité de la pollinisation : la production de graines des espèces cultivées tend à augmenter à proximité des espaces semi-naturels, ou avec une plus grande proportion d'éléments favorables aux pollinisateurs dans le paysage.

Cependant ce n'est pas toujours le cas et de l'ordre d'un quart à un tiers des travaux examinant la relation entre rendement et structure du paysage observent que le rendement ne dépend pas du paysage, alors même que ce dernier avait un effet sur l'abondance ou la diversité des pollinisateurs, et le nombre de visites. La synthèse de Ricketts *et al.* (2008) ne détecte par exemple pas de relation significative entre la production de fruits et la distance aux éléments semi-naturels, bien que la richesse en pollinisateurs et le nombre de visites décroissent fortement avec cette distance. En revanche, d'autres études montrent que le paysage peut influencer la stabilité temporelle de la pollinisation. Ainsi, Garibaldi *et al.* (2011) observent une tendance à une plus grande stabilité spatiale de la pollinisation des

cultures à proximité d'éléments semi-naturels. Cependant, cet effet reste modeste en comparaison de l'effet stabilisant de la proximité des éléments semi-naturels sur la richesse en pollinisateurs ou sur le nombre de visites.

Cette incohérence entre les effets du paysage sur les pollinisateurs et ceux sur la pollinisation a plusieurs origines possibles, dont peut-être des problèmes de petite taille d'échantillon (12 études) du travail pionnier de Ricketts *et al.* (2008). Il est cependant probable que ces situations où le paysage influence les communautés de pollinisateurs mais pas la pollinisation soient essentiellement dues à deux phénomènes :

- certaines espèces de plantes, sauvages ou cultivées, sont capables de produire des graines même en l'absence de pollinisateurs, par autofécondation. Pour ces espèces, la production de graines peut être maintenue à un niveau élevé malgré des variations importantes de la disponibilité en pollinisateurs, même si la qualité des graines peut varier. Par exemple, Aguilar *et al.* (2006) n'observent un effet négatif de la fragmentation sur la reproduction que chez les espèces de plantes auto-incompatibles (incapables d'autofécondation), mais pas chez les espèces auto-compatibles. Néanmoins, une augmentation du taux d'autofécondation peut être associée à des graines de moindre qualité, du fait de la dépression de consanguinité ;
- la plante étudiée peut être pollinisée efficacement par un petit nombre de grains de pollen ou par quelques espèces de pollinisateurs assez abondantes et peu dépendantes du paysage, comme l'abeille domestique, des pollinisateurs « non-abeilles » ou des abeilles sauvages capables de nicher dans les espaces cultivés (nicheurs en cavité dans le sol).

La variabilité des effets du paysage sur les différents types de pollinisateurs et sur la pollinisation peut parfois être exploitée pour identifier les pollinisateurs les plus probables d'une espèce de plante. Par exemple, la production de fruits du merisier (*Prunus avium*) en Belgique diminue avec le pourcentage de vergers en agriculture intensive dans un rayon de 250 m, de même que l'abondance des pollinisateurs sauvages. En revanche, l'abondance des abeilles domestiques tend à augmenter avec le pourcentage de cultures intensives, ce qui suggère que celles-ci ne sont pas des pollinisateurs efficaces du merisier.

Autres mécanismes affectant les pollinisateurs dans les agroécosystèmes et interactions avec les effets du paysage

Principaux mécanismes affectant les communautés de pollinisateurs dans les agroécosystèmes

Outre les effets du paysage, la structure et la composition des communautés de pollinisateurs dépendent de nombreuses autres variables environnementales. Dans les agroécosystèmes, les pratiques agricoles sont une variable centrale modelant ces communautés, mais ces dernières sont également les résultats du climat, des interactions avec d'autres espèces, etc. Plusieurs synthèses des facteurs influençant les pollinisateurs sont disponibles, par exemple Potts *et al.* (2010) ou Vanbergen *et al.* (2013). Ces mécanismes sont susceptibles d'interagir entre eux, leur interaction pouvant amplifier les effets individuels.

Certaines pratiques agricoles ont des effets négatifs marqués sur la diversité ou l'abondance des communautés de pollinisateurs. Ces effets ont beaucoup été étudiés sur la base d'une comparaison entre pratiques adoptées en agriculture biologique et pratiques conventionnelles, avec toutefois le problème que l'agriculture biologique se distingue à la fois par des pratiques dans les parcelles, mais aussi par des paysages différents. D'autres études se sont focalisées sur des pratiques plus spécifiques, dont l'utilisation d'insecticides (avec des effets

globalement négatifs sur les pollinisateurs, par exemple Goulson [2013] ; Godfray *et al.* [2015] pour les néonicotinoïdes), d'herbicides ou d'engrais (les deux pouvant avoir un effet négatif indirect *via* les populations et communautés de plantes sauvages), le labour (effet négatif par destruction des nids), la diversité et le choix des espèces cultivées (particulièrement pour éviter des périodes de disette entre la floraison des principales espèces cultivées), les pressions de pâturage (à effets variables mais souvent négatifs dans les agroécosystèmes intensifs) ou l'utilisation de variétés particulières, notamment OGM. Les effets des OGM dépendent du type de modification des plantes. Des plantes productrices d'insecticides peuvent avoir des effets directs négatifs, mais des effets indirects positifs, *via* une diminution des épandages d'insecticides. Les plantes résistantes aux herbicides sont susceptibles d'avoir des effets indirects négatifs, par le biais des communautés de plantes adventices réduites, mais peu d'études ont démontré de tels effets. Enfin, toutes les pratiques réduisant l'abondance ou la diversité des plantes sauvages, dans les cultures ou les prairies, ont un effet indirect négatif sur les pollinisateurs par l'intermédiaire de la réduction des ressources alimentaires disponibles (pour une synthèse, voir Bretagnolle et Gaba, 2015). L'agriculture biologique combine certaines des pratiques mentionnées ci-dessus et a un effet positif démontré sur l'abondance et la diversité des pollinisateurs sauvages (synthèse dans Kennedy *et al.*, 2013), voire directement sur la pollinisation. Les mécanismes impliqués dans ces effets positifs de l'agriculture biologique sur les pollinisateurs sont cependant encore débattus, entre des mécanismes à l'échelle de la parcelle (absence de pesticides de synthèse) ou à des échelles plus larges, de l'exploitation au paysage (présence d'espaces semi-naturels, de sites de nidification, diversité des ressources alimentaires fournies par les plantes sauvages ou les cultures...).

Les introductions d'espèces ont des effets contradictoires sur la composition des communautés de pollinisateurs et l'efficacité de la pollinisation, selon le type d'espèces introduites (pollinisateurs — incluant les espèces gérées —, plantes, voire herbivores ou prédateurs des pollinisateurs) et la nature des interactions interspécifiques, compétitives ou facilitatrices. La structure des communautés de pollinisateurs peut ainsi être affectée par des interactions de compétition avec des pollinisateurs introduits intentionnellement ou non par les humains. La plupart des études sur les pollinisateurs introduits se sont en fait concentrées sur les pollinisateurs gérés (abeille domestique et bourdons). S'il existe quelques études démontrant un effet de la compétition de ces pollinisateurs gérés sur les pollinisateurs sauvages, elles sont encore trop peu nombreuses pour dégager une tendance nette ; en revanche, le rôle de ces pollinisateurs gérés dans la transmission de maladies aux populations sauvages est beaucoup plus consensuel. Les pathogènes en question, parmi lesquels les *Varroa* sp. (acariens) sont les plus connus, incluent aussi des bactéries, champignons, virus, acariens et insectes. Toutefois, s'ils paraissent impliqués dans le déclin des pollinisateurs gérés, leurs effets réels sur les pollinisateurs sauvages sont encore peu documentés. En tout état de cause, il semble que la commercialisation à large échelle de pollinisateurs gérés favorise la transmission de certains pathogènes à des populations sauvages. Les plantes introduites peuvent fournir des ressources supplémentaires aux pollinisateurs, mais si elles deviennent dominantes dans la communauté végétale, elles peuvent d'une part entrer en compétition auprès des pollinisateurs avec les plantes natives, et d'autre part entraîner une diminution de la diversité du régime alimentaire des pollinisateurs. La synthèse la plus récente montre relativement peu d'effets des invasions de plantes sur l'abondance et la richesse des communautés de pollinisateurs, et un léger effet négatif sur les taux de visite des espèces natives.

Les changements climatiques sont susceptibles d'entraîner des changements phénologiques et des changements d'aire de répartition des pollinisateurs (Hegland *et al.*, 2009). De tels

changements peuvent résulter en un découplage spatial, temporel et/ou fonctionnel entre plantes et pollinisateurs, mais ces conséquences ne sont pas toujours observées. Par ailleurs, les implications de ces changements pour la pollinisation ne sont pas encore étudiées.

Interactions entre les effets du paysage et les autres facteurs affectant les pollinisateurs et la pollinisation

Les effets du paysage sont assez souvent dépendants d'autres facteurs environnementaux, et vice-versa. Une des interactions les plus étudiées est celle entre la structure du paysage et les pratiques agricoles dans les parcelles. De nombreuses études montrent que les effets positifs du paysage sur les pollinisateurs, notamment la composition en éléments semi-naturels, sont surtout détectés dans un contexte d'agriculture intensive et conventionnelle (Kennedy *et al.*, 2013). *A contrario*, la composition des communautés de pollinisateurs dans les parcelles en agriculture biologique est peu sensible à la composition ou la configuration du paysage. Cette interaction se traduit aussi par le fait que les systèmes de culture en agriculture biologique hébergent des communautés de pollinisateurs plus abondantes et plus diversifiées qu'en agriculture conventionnelle, mais cet effet est surtout visible par rapport à un paysage simplifié caractérisé par une grande proportion des surfaces couvertes par des terres arables. Ce phénomène s'explique par le fait que les exploitations en agriculture biologique peuvent constituer des habitats pour les pollinisateurs, notamment parce qu'elles contiennent plus de plantes adventices sources de nectar et de pollen, et potentiellement plus d'éléments stables du paysage qui peuvent servir de sites de nidification. Inversement, les effets de l'agriculture conventionnelle, ou plus spécifiquement de l'utilisation de pesticides de synthèse, sont tamponnés par la présence d'éléments semi-naturels dans le paysage, qui permettent une recolonisation rapide des pollinisateurs à partir de ces éléments, agissant comme source, après une perturbation dans les parcelles.

Dans le même ordre d'idée, certaines études suggèrent que les effets d'interactions entre pratiques dans les parcelles et structure/composition du paysage peuvent faire que certains éléments du paysage, en général favorables aux pollinisateurs, en viennent à générer ponctuellement des effets négatifs. Par exemple, les bandes fleuries ou les cultures à floraison massives, qui sont une source importante de ressources alimentaires pour les pollinisateurs, peuvent les exposer plus fréquemment aux pesticides qui seraient épandus sur ces parcelles ou bords de parcelles.

Le paysage peut aussi interagir avec les effets du climat. Une des réponses possibles au changement climatique en cours est le déplacement de l'aire de répartition des pollinisateurs. Or ces déplacements étant facilités par une meilleure connectivité du paysage, on peut s'attendre à des effets (négatifs) plus forts des changements climatiques dans des paysages homogènes, où les occupations du sol seraient peu favorables à la croissance des populations de pollinisateurs ou à leurs déplacements.

Prise en compte du paysage dans les actions de conservation des pollinisateurs dans les agroécosystèmes

Les pratiques permettant de favoriser indirectement la pollinisation, *via* les pollinisateurs sauvages, ont été détaillées dans les articles de synthèse de Garibaldi *et al.* (2014) et Gill *et al.* (2016). À l'échelle de la parcelle, il s'agit par exemple de réduire les pesticides (particulièrement des insecticides), de limiter le travail du sol pour favoriser les espèces qui y nichent, d'augmenter la diversité floristique intra-parcelle, soit *via* les adventices (qui peuvent être tolérées au bord des parcelles dans des « bandes messicoles »), soit en travaillant sur l'extensification des prairies permanentes (fauche tardive et fertilisation limitée pour favoriser les dicotylédones et les laisser fleurir).

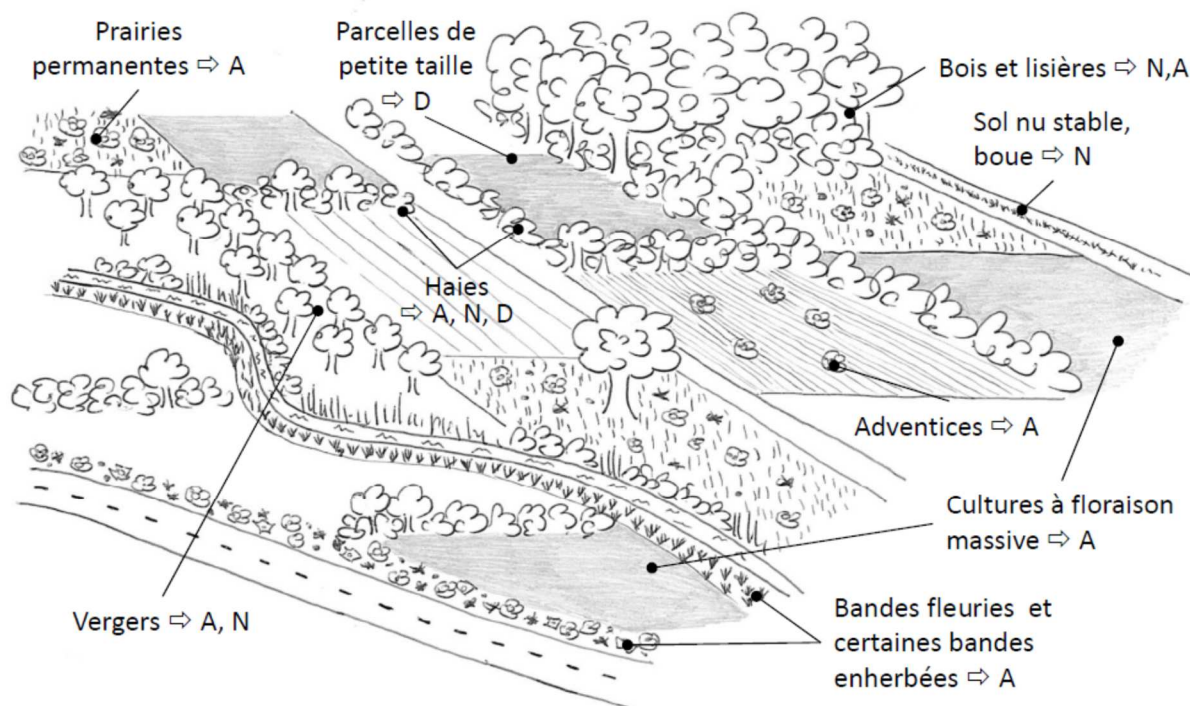


Figure 9.4. Exemple de caractéristiques du paysage favorisant le maintien d'insectes pollinisateurs et le service de pollinisation, dans un agroécosystème.

Les lettres suivant les différents éléments représentent les utilisations possibles par les différents pollinisateurs : A = ressources alimentaires ; N = sites de nidification ; D = corridors pour les déplacements quotidiens ou la dispersion.

À l'échelle du paysage, les principales mesures proposées (p. ex. fig. 9.4 consistent essentiellement en :

- l'apport de ressources pour les pollinisateurs, de façon raisonnée dans l'espace mais aussi dans le temps, pour éviter les périodes de disettes. La plupart des réflexions sur ce sujet se sont concentrées sur les ressources alimentaires (nectar et pollen), en promouvant le maintien ou l'implantation d'éléments semi-naturels et/ou de bandes/jachères fleuries. Cependant certaines recommandations concernent également les sites de nidification, par exemple en laissant des petites surfaces de sol nu dans l'exploitation ou en favorisant les éléments semi-naturels pour les nicheurs en cavité. De façon générale, une plus grande diversité du paysage est souvent associée à une plus grande abondance ou diversité des pollinisateurs, grâce à la diversité des ressources présentes et leur continuité dans le temps ;
- la restauration de la connectivité du paysage, pour permettre le déplacement des pollinisateurs entre les sites de nidification et les ressources alimentaires, ou entre les différents sites contenant des ressources alimentaires. Cela passe par exemple par la mise en place de haies ou par un pourcentage suffisant et une fragmentation limitée des éléments favorables aux pollinisateurs, notamment en réduisant la taille des parcelles en grande culture.

Certaines de ces actions sont déjà proposées, par exemple dans le cadre de la Politique agricole commune de l'Union européenne, soit de façon contractuelle (mesures agroenvironnementales et climatiques, MAEC, second pilier), soit de façon imposée (surfaces d'intérêt écologique, premier pilier). Si ces mesures ne sont pas toutes explicitement en faveur

des pollinisateurs, certaines d'entre elles visant à maintenir des surfaces non cultivées dans les paysages agricoles peuvent leur bénéficier directement. Plusieurs synthèses ont mis en lumière une interaction forte entre les effets des MAE(C) et le paysage : les MAE ont généralement des effets positifs sur la biodiversité, pollinisateurs inclus, dans des paysages simplifiés et avec une forte proportion de grandes cultures. Leurs effets sont plus faibles, voire inexistant, dans des paysages complexes incluant beaucoup d'éléments semi-naturels ou de prairies permanentes. Ces mesures de conservation des pollinisateurs et de la pollinisation dans les espaces agricoles sont souvent coûteuses pour les agriculteurs, car elles peuvent diminuer soit la surface cultivée (restauration d'éléments semi-naturels, haies, bandes fleuries...), soit le rendement des cultures (par la diminution des pesticides). Ces coûts peuvent être compensés par des outils tels des subventions (MAEC), des paiements pour services environnementaux, ou encore l'utilisation de labels qui permettent d'augmenter les prix de vente (Agriculture biologique). Cependant, plusieurs études suggèrent que certaines mesures de conservation des pollinisateurs peuvent être rentables économiquement sur le long terme, en augmentant les rendements des cultures dépendantes des pollinisateurs (Garibaldi *et al.*, 2014), encore que cette efficacité reste à généraliser. Il demeure toutefois plusieurs questions en suspens pour optimiser davantage la conservation des pollinisateurs en milieu agricole.

(1) Tout d'abord, il n'existe pas de consensus quant à la quantité d'éléments semi-naturels qui doit être maintenue dans un paysage agricole pour obtenir une pollinisation maximum. À cette question sur la composition du paysage se rajoute celle de la configuration : où ces éléments semi-naturels doivent-ils être placés par rapport aux cultures pour maximiser la pollinisation de ces dernières, en fonction des pollinisateurs les plus efficaces ? Les prairies permanentes sont souvent classées parmi les éléments semi-naturels : pour elles, se pose également la question de leur gestion, notamment des fréquences de fauche.

(2) Quelle doit être la composition floristique des bandes/jachères fleuries (diversité et phénologie des plantes présentes), et leur localisation, pour qu'elles attirent les pollinisateurs et bénéficient à la pollinisation des plantes cultivées ? Ce bénéfice peut passer par deux effets : un effet temporaire de débordement, et un effet sur le long terme de croissance de la population de pollinisateurs. Certaines études semblent suggérer que les bandes fleuries assurent le premier effet, mais ne permettent pas toujours de maintenir de plus grandes populations de pollinisateurs : en effet, le bénéfice sur la pollinisation ne se retrouve pas d'une année sur l'autre ou à l'échelle de l'exploitation.

(3) Les mesures de conservation identifiées jusqu'à présent ciblent surtout une pollinisation efficace, et les espèces de pollinisateurs les plus abondantes dans la communauté, en se limitant souvent aux abeilles. Sont-elles efficaces pour la protection des espèces rares et menacées ou moins étudiées ?

Références

Aguilar R., Ashworth L., Galetto L., Aizen M.A., 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, 9, 968-980.

Baude M., Kunin W.E., Boatman N.D., Conyers S., Davies N., Gillespie M.A.K., Morton R.D., Smart S.M., Memmott J., 2016. Historical nectar assessment reveals the fall and rise of floral resources in Britain. *Nature*, 530, 85-88.

Biesmeijer J.C., Roberts S.P.M., Reemer M., Ohlemueller R., Edwards M., Peeters T., Schaffers A.P., Potts S.G., Kleukers R., Thomas C.D., Settele J., Kunin W.E., 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*,

313, 351-354.

Bretagnolle V., Gaba S., 2015. Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35, 891-909.

Eckert C.G., Kalisz S., Geber M.A., Sargent R., Elle E., Cheptou P.-O., Goodwillie C., Johnston M.O., Kelly J.K., Moeller D.A., Porcher E., Ree R.H., Vallejo-Marín M., Winn A.A., 2010. Plant mating systems in a changing world. *Trends in Ecology & Evolution*, 25 (1), 35-43.

Garibaldi L.A., Steffan-Dewenter I., Kremen C., Morales J.M., Bommarco R., Cunningham S.A., Carvalheiro L.G., Chacoff N.P., Dudenhöffer J.H., Greenleaf S.S., Holzschuh A., Isaacs R., Krewenka K., Mandelik Y., Mayfield M.M., Morandin L.A., Potts S.G., Ricketts T.H., Szentgyörgyi H., Viana B.F., Westphal C., Winfree R., Klein A.M., 2011. Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits: habitat isolation and pollination stability. *Ecology Letters*, 14 (10), 1062-1072.

Garibaldi L.A., Steffan-Dewenter I., Winfree R., Aizen M.A., Bommarco R., Cunningham S.A., Kremen C., Carvalheiro L.G., Harder L.D., Afik O., Bartomeus I., Benjamin F., Boreux V., Cariveau D., Chacoff N.P., Dudenhoffer J.H., Freitas B.M., Ghazoul J., Greenleaf S., Hipolito J., Holzschuh A., Howlett B., Isaacs R., Javorek S.K., Kennedy C.M., Krewenka K.M., Krishnan S., Mandelik Y., Mayfield M.M., Motzke I., Munyuli T., Nault B.A., Otieno M., Petersen J., Pisanty G., Potts S.G., Rader R., Ricketts T.H., Rundlof M., Seymour C.L., Schuepp C., Szentgyörgyi H., Taki H., Tscharntke T., Vergara C.H., Viana B.F., Wanger T.C., Westphal C., Williams N., Klein A.M., 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science*, 339 (6127), 1608-1611.

Garibaldi L.A., Carvalheiro L.G., Leonhardt S.D., Aizen M.A., Blaauw B.R., Isaacs R., Kuhlmann M., Kleijn D., Klein A.M., Kremen C., Morandin L., Scheper J., Winfree R., 2014. From research to action: enhancing crop yield through wild pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12 (8), 439-447.

Garibaldi L.A., Carvalheiro L.G., Vaissière B.E., Gemmill-Herren B., Hipólito J., Freitas B.M., Ngo H.T., Azzu N., Sáez A., Aström J., An J., Blochtein B., Buchori D., Garcia F.J.C., Oliveira Da Silva F., Devkota K., Ribeiro M.D.F., Freitas L., Gaglianone M.C., Goss M., Irshad M., Kasina M., Filho A.J.S.P., Kiill L.H.P., Kwapong P., Parra G.N., Pires C., Pires V., Rawal R.S., Rizali A., Saraiva A.M., Veldtman R., Viana B.F., Witter S., Zhang H., 2016. Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science*, 351 (6271), 388-391.

Gill R.J., Baldock K.C.R., Brown M.J.F., Cresswell J.E., Dicks L.V., Fountain M.T., Garratt M.P.D., Gough L.A., Heard M.S., Holland J.M., Ollerton J., Stone G.N., Tang C.Q., Vanbergen A.J., Vogler A.P., Woodward G., Arce A.N., Boatman N.D., Brand-Hardy R., Breeze T.D., Green M., Hartfield C.M., O'Connor R.S., Osborne J.L., Phillips J., Sutton P.B., Potts S.G., 2016. Protecting an ecosystem service: approaches to understanding and mitigating threats to wild insect pollinators. *Advances in Ecological Research*, 54, 135-206.

Godfray H.C.J., Blacquièrre T., Field L.M., Hails R.S., Potts S.G., Raine N.E., Vanbergen A.J., Mclean A.R., 2015. A restatement of recent advances in the natural science evidence base concerning neonicotinoid insecticides and insect pollinators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282 (1818), 6 p.

Goulson D., 2013. Review: an overview of the environmental risks posed by neonicotinoid insecticides. *Journal of Applied Ecology*, 50 (4), 977-987.

Hadley A.S., Betts M.G., 2012. The effects of landscape fragmentation on pollination

- dynamics: absence of evidence not evidence of absence. *Biological Reviews*, 87 (3), 526-544.
- Hegland S.J., Nielsen A., Lázaro A., Bjerknes A.-L., Totland Å.R., 2009. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters*, 12 (2), 184-195.
- Holzschuh A., Dainese M., González-Varo J.P., Mudri-Stojnić S., Riedinger V., Rundlöf M., Scheper J., Wickens J.B., Wickens V.J., Bommarco R., Kleijn D., Potts S.G., Roberts S.P.M., Smith H.G., Vilà M., Vujić A., Steffan-Dewenter I., 2016. Mass-flowering crops dilute pollinator abundance in agricultural landscapes across Europe. *Ecology Letters*, 19 (10), 1228-1236.
- Kennedy C.M., Lonsdorf E., Neel M.C., Williams N.M., Ricketts T.H., Winfree R., Bommarco R., Brittain C., Burley A.L., Cariveau D., Carvalho L.G., Chacoff N.P., Cunningham S.A., Danforth B.N., Dudenhöffer J.-H., Elle E., Gaines H.R., Garibaldi L.A., Gratton C., Holzschuh A., Isaacs R., Javorek S.K., Jha S., Klein A.M., Krewenka K., Mandelik Y., Mayfield M.M., Morandin L., Neame L.A., Otieno M., Park M., Potts S.G., Rundlöf M., Saez A., Steffan-Dewenter I., Taki H., Viana B.F., Westphal C., Wilson J.K., Greenleaf S.S., Kremen C., 2013. A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters*, 16 (5), 584-599.
- Klein A.M., Steffan-Dewenter I., Tschardt T., 2003. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270 (1518), 955-961.
- Klein A.M., Vaissière B.E., Cane J.H., Steffan-Dewenter I., Cunningham S.A., Kremen C., Tschardt T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274 (1608), 303-313.
- Potts S.G., Biesmeijer J.C., Kremen C., Neumann P., Schweiger O., Kunin W.E., 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25 (6), 345-353.
- Rader R., Bartomeus I., Garibaldi L.A., Garratt M.P.D., Howlett B.G., Winfree R., Cunningham S.A., Mayfield M.M., Arthur A.D., Andersson G.K.S., Bommarco R., Brittain C., Carvalho L.G., Chacoff N.P., Entling M.H., Foully B., Freitas B.M., Gemmill-Herren B., Ghazoul J., Griffin S.R., Gross C.L., Herbertsson L., Herzog F., Hipólito J., Jaggard S., Jauker F., Klein A.-M., Kleijn D., Krishnan S., Lemos C.Q., Lindström S.A.M., Mandelik Y., Monteiro V.M., Nelson W., Nilsson L., Pattemore D.E., De O. Pereira N.L., Pisanty G., Potts S.G., Reemer M., Rundlöf M., Sheffield C.S., Scheper J., Schüepp C., Smith H.G., Stanley D.A., Stout J.C., Szentgyörgyi H., Taki H., Vergara C.H., Viana B.F., Woyciechowski M., 2016. Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113 (1), 146-151.
- Ricketts T.H., Regetz J., Steffan-Dewenter I., Cunningham S.A., Kremen C., Bogdanski A., Gemmill-Herren B., Greenleaf S.S., Klein A.M., Mayfield M.M., Morandin L.A., Ochieng' A., Viana B.F., 2008. Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecology Letters*, 11 (5), 499-515.
- Vanbergen A.J., Initiative T.I.P., 2013. Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11 (5), 251-259.