



# **Un aperçu des réseaux de pollinisation dans les agroécosystèmes de l'île de Tahiti, selon des pratiques agricoles contrastées (bio VS conventionnel) dans un contexte d'intensification apicole**

Présenté par : Maylis Peyré

Encadré par : Kathleen Grignet et Hervé Jourdan

Année 2021-2022

Master 2 Mention Biologie Ecologie Evolution (BEE)

Spécialité Ecosystèmes Insulaires Océaniens (EIO)

Organisme du stage : Communauté du Pacifique (CPS), Programme de changement climatique et durabilité environnementale, projet PROTEGE. Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

Organisme d'accueil du stage : Direction de l'agriculture de Polynésie Française (DAG). Pirae, Tahiti.



Pacific  
Community  
Communauté  
du Pacifique



## INTRODUCTION

La pollinisation est un processus vital pour les écosystèmes terrestres naturels et cultivés. Le transport du pollen peut se produire de manière abiotique (par le vent ou l'eau), mais il est le plus souvent biotique : effectué par des animaux (Faegri et al. 2013). En effet, 87,5% des angiospermes (plantes à fleurs) sont pollinisées par des animaux invertébrés et vertébrés (Ollerton et al. 2011). Cette interaction mutualiste permet aux pollinisateurs de bénéficier du nectar et du pollen des fleurs pour assurer leur nutrition et celle de leur progéniture. Ces visites profitent aux plantes à fleurs puisque les animaux déplacent les pollens (les gamètes mâles) vers les parties femelles des fleurs, ce qui assure leur reproduction (Fattorini & Glover 2020). La pollinisation entomophile dépend d'abord des hyménoptères (abeilles, bourdons, guêpes) puis des diptères (mouches, syrphes), des lépidoptères (papillons) et des coléoptères (charançons) (Faegri et al. 2013). Le déclin alarmant de ces espèces de pollinisateurs qui s'inscrit dans la sixième extinction menace la biodiversité et la sécurité alimentaire humaine (Ollerton et al. 2017). En effet, le service de pollinisation des cultures est globalement menacé par l'intensification de l'agriculture (forte utilisation d'insecticides), le changement climatique, la fragmentation des habitats et l'introduction d'espèces exotiques envahissantes (Sanchez-Bayo et al. 2019 ; Plentovitch et al. 2021). Les cultures qui dépendent des pollinisateurs assuraient 35 % de la production alimentaire mondiale en 2007 (Gallai et al. 2009). En Polynésie française, le maraîchage et la copraculture sont particulièrement dépendants de ce service écosystémique (DAG 2019).

Le fort taux d'endémisme et la pauvreté spécifique qui caractérisent les îles océaniques les placent en première ligne de la crise de la biodiversité (Russel et al. 2019). Du fait de son isolement dans le Pacifique Sud, la Polynésie française, reconnue comme hotspot de biodiversité, présente des taux d'endémisme élevés notamment au niveau végétal (Meyer 2011). Cependant, l'anthropisation croissante de ces milieux réduit leur richesse spécifique. Dans le cas des abeilles, elles sont représentées par un faible nombre d'espèces en Polynésie française et elles sont presque exclusivement introduites (Groom et al. 2017). On peut donc supposer que le service de pollinisation serait très vulnérable aux variations des communautés de pollinisateurs, de la flore et des réseaux de pollinisation.

Il y a eu très peu d'études sur les processus de pollinisation en Polynésie française donc ils sont encore assez méconnus (Hembry et al. 2013 ; Hembry et al. 2018). En 2017, douze espèces d'abeilles ont été recensées en Polynésie française et presque toutes ont été introduites (tableau 1). Parmi elles, seules deux espèces apparaissent comme indigènes avec un taxon observé uniquement dans l'archipel des Tuamotu. Les réseaux de pollinisation en Polynésie française reposeraient donc presque exclusivement sur des espèces de pollinisateurs exotiques appartenant majoritairement aux familles Apidae et Megachilidae (Groom et al. 2017).

*Apis mellifera*, "l'abeille domestique" ou "abeille à miel" est l'abeille la plus répandue dans le monde et en Polynésie française où elle a été introduite vers 1860 dans l'archipel des Gambiers avant d'être propagée dans les autres archipels polynésiens à la fin du 19<sup>ème</sup> siècle (DAG 2019). Les impacts potentiels de cette espèce sur les réseaux de pollinisation sont encore méconnus en Polynésie française. Les impacts d'*Apis mellifera* sont discutés dans le monde entier comme dans d'autres archipels du Pacifique comme les Fidji, la Nouvelle-Zélande ou Hawaï (Russo et al. 2016 ; Iwasaki et al. 2018 ; Groutsch et al. 2019 ; Valido et al. 2019 ; Ing et al. 2020). Elle pourrait exercer une pression de compétition sur d'autres espèces de pollinisateurs en monopolisant les ressources florales et/ou en

pollinisant sélectivement des espèces végétales envahissantes (Russo et al. 2016 ; Iwasaki et al. 2018 ; Groutsch et al. 2019 ; Valido et al. 2019 ; Ing et al. 2020).

**Table 1:** Espèces d'abeilles recensées en Polynésie Française

Family	Species	Status	References
Apidae	<i>Amegilla pulchra</i>	Exotic	Groom et al. (2016)
	<i>Apis mellifera</i>	Exotic	Adamson (1939)
	<i>Braunsapis puangensis</i>	Exotic	Groom et al. (2016)
	<i>Ceratina dentipes</i>	Exotic	Rejas (2008)
	<i>Xylocopa sonora</i>	Exotic	Michener (1965)
Colletidae	<i>Hylaeus tuamotuensis</i>	Endemic	Michener (1965)
Halictidae	<i>Halictidae sp.</i>	Endemic ?	Adamson (1939)
Megachilidae	<i>Lithurgus scabrosus</i>	Exotic	Cheesman (1928)
	<i>Megachile diligens</i>	Exotic	Cheesman (1928)
	<i>Megachile doanei</i>	Exotic	Cockerell (1908)
	<i>Megachile laticeps</i>	Exotic	Pauly and Munzinger (2003)
	<i>Megachile umbripennis</i>	Exotic	Michener (1965)

Depuis quelques années, nous constatons un engouement pour la filière apicole et un développement rapide des ruchers dans les archipels polynésiens (DAG 2019). La Polynésie française compte actuellement 570 apiculteurs et un total de 13 400 ruches abritant chacune une colonie d'abeilles (DAG 2019). Une densité excessive de ruches pourrait entraîner des cas de compétition inter-spécifique mais aussi intra-spécifique au détriment du développement de la colonie et de la production de miel (Dynes et al. 2019). Il est donc essentiel de comprendre le statut d'*Apis mellifera* dans les réseaux de pollinisation polynésiens pour prévenir les désagréments liés à son exploitation et encourager une apiculture responsable et durable par une implantation raisonnée des ruchers (choix d'implantation cohérent et dimensionnement adapté des ruchers).

Par ailleurs, il existe plusieurs modes de gestion des parcelles agricoles. L'agriculture conventionnelle menace les services de pollinisation (Steffan-Dewenter et al. 2005). Elle est souvent associée à l'utilisation d'insecticides qui affectent plus ou moins les pollinisateurs selon le type et la quantité utilisée (Brittain et al. 2010). Elle est également souvent gérée en monocultures qui défavorisent la diversité des plantes et de l'entomofaune (Varah et al. 2020). Les agriculteurs qui suivent les principes de l'agriculture biologique utilisent souvent des moyens naturels comme pesticides et engrais naturels favorisant la diversité des plantes et de bonnes conditions d'habitat pour les insectes, y compris les pollinisateurs. L'Agriculture Biologique permettrait donc des réseaux de pollinisation plus complexes qui favoriseraient une meilleure résilience de ces derniers (Gabriel et al. 2007 ; Holzschuh et al. 2010 ; Kremen et al. 2012).

Concernant le contexte agricole sur l'île de Tahiti, elle concentre près de 70 % de la population de la Polynésie française (ISPF 2017). Les agriculteurs tahitiens emploient plusieurs pratiques agricoles comme le maraîchage en plein champ ou sous abris, la culture hydroponique sous serre ou sur table et l'arboriculture. Les agriculteurs gèrent des systèmes de production diversifiés en optant pour une ou plusieurs de ces pratiques de production sous traitement conventionnel ou biologique (DAG 2019).

Les objectifs de cette étude sont donc d'évaluer les conséquences de différents niveaux de densité d'*Apis mellifera* et l'influence des modes de gestion des parcelles agricoles (conventionnelle vs biologique) sur la richesse/diversité des pollinisateurs et les réseaux de pollinisation.

## **MATERIEL ET METHODES**

### **1. Sites d'étude**

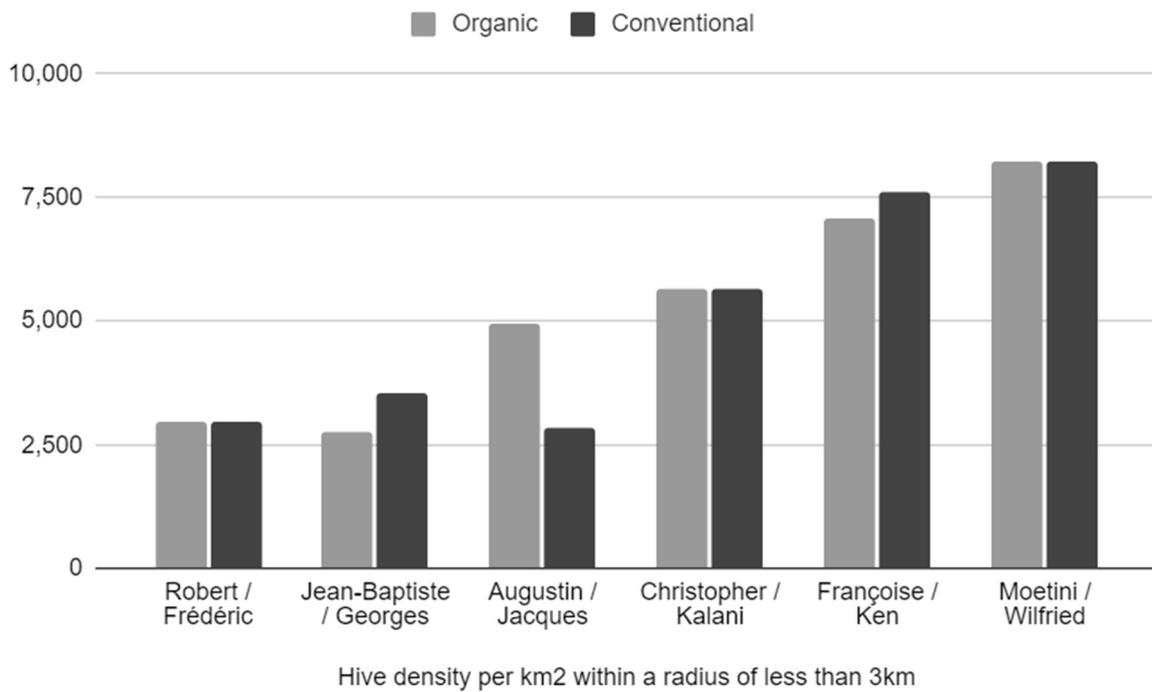
Cette étude a été menée sur l'île haute volcanique de Tahiti. Elle couvre une superficie de 1042 km<sup>2</sup> et culmine à 2241 mètres d'altitude. Tahiti est composée de deux cônes volcaniques : Tahiti nui et Tahiti iti. L'île est caractérisée par un relief montagneux escarpé, des bassins versants et des plaines plus ou moins larges le long de la côte (Davis, 1918). Le climat est marqué par deux saisons : l'été austral ou saison des pluies (novembre à mars) qui est la période pendant laquelle se sont déroulées nos séances de terrain, et l'hiver austral ou saison sèche (avril à octobre). Les variations moyennes de température entre ces deux saisons sont de l'ordre de 2 ou 3 degrés et les précipitations sont plus faibles en saison sèche. Les côtes Est et Ouest présentent des climats et des précipitations annuelles très différents en raison de la topographie de l'île. La côte ouest enregistre des précipitations annuelles moyennes d'environ 1700 mm tandis que la côte Est atteint environ 5000 mm (ORSTOM 1993).

L'étude a été menée sur douze sites agricoles situés entre Papara et Vairao sur la côte Sud-Ouest de Tahiti (voir carte - fig 1). Tous les sites d'étude se trouvent entre 0 et 300 mètres d'altitude avec une exposition au vent et des précipitations annuelles comparables (voir carte - fig 1). Les températures entre 6h et 16h varient entre 26°C et 34°C pendant la saison des pluies (novembre à avril) et l'humidité relative est d'environ 80%.

Six des sites sélectionnés sont gérés selon des pratiques conventionnelles et les six autres sites sont gérés selon des pratiques biologiques (voir carte - fig 1). Tous les sites sont sélectionnés par « paires » qui regroupent un site conventionnel et un site biologique suffisamment proches pour présenter des densités similaires de ruches environnantes (fig 2). La densité des ruches a été estimée à partir du nombre de ruches situées dans un rayon de 3 km. Chaque site agricole porte le nom du prénom de son propriétaire.



**Figure 1 :** Vue satellite de la côte Sud-Est de Tahiti montrant les sites agricoles étudiés



**Fig 2:** Nombre moyen de ruches par km<sup>2</sup> dans un rayon de 3km autour de chaque site

## **2. Observations des interactions plantes-pollinisateurs**

Six transects (20m x1m =20 m<sup>2</sup>) sont définis sur chaque site. Trois transects sont sélectionnés à l'intérieur des parcelles agricoles (où poussent les cultures) quand les trois autres sont sélectionnés dans des bandes de friches en pourtour des cultures. Les friches sont définies comme des bandes végétalisées sauvages (strates herbacées, haies d'arbres, etc.) bordant les cultures à l'intérieur des sites agricoles. Elles sont considérées comme des zones de contrôle (sans impacts directs des pratiques agricoles et avec des fleurs sauvages) et peuvent également constituer des refuges pour les pollinisateurs lorsque les cultures ne fleurissent pas (Boutin et al. 2009).

Il y a eu neuf sessions d'observation par site entre octobre 2021 et mars 2022. Les sites ont été étudiés à différents moments de la matinée (entre 6h et 11h) afin de tenir compte de la dynamique temporelle des interactions plantes-pollinisateurs et d'éviter les heures trop chaudes pendant lesquelles l'activité des pollinisateurs est limitée (Clarke et al. 2018).

Chaque session correspond à 10 minutes d'observation par transect pendant lesquelles toutes les interactions plantes-pollinisateurs sont enregistrées. Les interactions sont considérées comme tout contact entre les pollinisateurs et les organes reproducteurs des fleurs. L'observateur se déplace d'un mètre toutes les 30 secondes le long du transect et enregistre chaque espèce de pollinisateur et ses actions (f=mouches, n=prend du nectar, np=prend du nectar et du pollen...). Le temps d'étude, les espèces florales, l'abondance florale ainsi que les conditions météorologiques telles que la température, la couverture nuageuse, la vitesse du vent et l'ombre sont également enregistrées.

## **3. Échantillonnage d'insectes**

La diversité des insectes sur les sites étudiés a été enregistrée grâce à des captures par coupelles colorées. Les coupelles colorées sont des pots en plastique de 15 cm de diamètre et de 15 cm de hauteur. Ils ont été peints avec des couleurs réfléchissantes (blanc, jaune, rouge et bleu) qui émettent des longueurs d'onde permettant la sélection des insectes floricoles (Vrdoljak et al. 2012). Les coupelles colorées sont remplies d'eau et de quelques gouttes de savon liquide dont la fonction est de briser la tension superficielle de l'eau et de faire couler les insectes capturés (Buffington et al. 2021). Chaque coupelle est fixée à la hauteur moyenne des fleurs environnantes à l'aide de serres flex sur un bâton en bois planté dans le sol à l'aide d'un maillet.

Seize coupelles colorées par site, quatre de chaque couleur, sont placées le long des transects où les observations ont été faites.

Les coupelles sont collectées 24 heures après avoir été placées. Leur contenu est filtré à travers un tamis et les insectes capturés sont conservés dans des eppendorfs de 2mL avec de l'alcool. Ce protocole est répété trois fois en novembre 2021, janvier 2022 et mars 2022 afin de tenir compte des variations saisonnières et météorologiques qui peuvent influencer sur la biodiversité. Au laboratoire et grâce à une loupe binoculaire, les insectes sont comptés et identifiés jusqu'à la famille voire l'espèce. Leur groupe fonctionnel est également noté.

## **4. Identification des pollens portés par les principaux pollinisateurs**

Afin d'évaluer la pertinence des interactions plantes-pollinisateurs observées pour décrire les réseaux de pollinisation, les séances d'observation ont été suivies de captures de pollinisateurs porteurs de pollen. Ces captures ont été faites de manière aléatoire sur les sites et sur la durée de l'étude à l'aide d'un filet fauchoir. Quatre espèces des pollinisateurs les plus observés ont été sélectionnées pour l'analyse pollinique, l'Apidae domestique *Apis mellifera*, deux Apidae sauvages *Amegille pulchra* et *Ceratina dentipes* et une Syrphidae, *Palpada vinetorum*. Une trentaine d'individus de chaque espèce ont été capturés au hasard sur les sites étudiés. Les insectes capturés en vol ou sur les fleurs ont été stockés individuellement dans des Eppendorfs de 2 mL et placés au congélateur jusqu'à l'analyse.

Les pollens ont été analysés à l'aide d'une méthode modifiée de Jones 2012 et de Manincor et al. 2020: chaque insecte a été placé dans un eppendorf de 2mL avec 90% d'alcool pour un volume total de 1,5mL, couvrant tout le corps de l'insecte. L'eppendorf est vortexé pendant 30 secondes pour extraire le pollen du corps de l'insecte. L'insecte est extrait de l'eppendorf et si nécessaire le pollen restant sur son corps est gratté avec une pince et placé dans l'eppendorf.

L'eppendorf est complété avec de l'alcool pour atteindre à nouveau un volume de 1,5mL puis il passe 2 minutes en centrifugation pour sédimentation du pollen. 1 mL du surnageant est retiré. L'eppendorf contenant le pollen et le reste du surnageant sont à nouveau vortexés pendant 30 secondes pour obtenir une solution de 0,5mL bien diluée et concentrée en pollen. Une goutte de cette solution est prélevée et déposée sur une lame. La lame est placée sur une plaque histologique chauffée à 40°C pour évaporer l'alcool. Ensuite, une goutte de milieu de montage (glycérine gélatinisée) et de colorant (Fuschine de ziele) préalablement liquéfiés au bain-marie est déposée sur la lame. Une lamelle est ajoutée et la lame est conservée 24 heures pour imprégnation du colorant et solidification du milieu de montage. Les lamelles sont fixées aux lames avec du vernis à ongles transparent. Les lames sont ensuite observées au microscope. Les pollens observés sont comparés à une palynothèque de référence pour identification jusqu'à l'espèce pour les plantes cultivées et à la famille pour les plantes sauvages. Cette analyse pollinique met en lumière la diversité et la proportion de pollens trouvés sur les corps d'insectes mais l'abondance de pollen n'est pas enregistrée.

## 5. L'analyse des données

Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide des logiciels Excel 2019 et Rstudio 4.2.0 (R core team 2022).

Premièrement, la normalité de la distribution de toutes les données a été testée avec des tests de Shapiro-Wilk. Comme les données ne suivent pas une loi normale, toute l'étude est basée sur des tests statistiques non paramétriques.

Concernant les insectes collectés grâce aux pièges par coupelles colorées, les effets des traitements agricoles (conventionnels ou biologiques) et du type de végétation (bandes de culture ou de friches) sur l'abondance et la richesse spécifique ont été testés à l'aide des tests de Kruskal Wallis.

Il a été considéré qu'une p-value inférieure à 0,05 indiquerait une différence significative entre les variances. Dans ce cas, une analyse résiduelle a été effectuée pour mettre en évidence les variances significativement différentes. Les indices de Shannon selon les traitements agricoles et le type de végétation ont également été calculés.

Pour étudier les interactions plantes-pollinisateurs, les liens entre le traitement agricole, le type de végétation et les espèces de pollinisateurs enregistrées ont été testés grâce à une analyse factorielle des correspondances à 2 axes.

Une analyse des correspondances principales (ACP) a également été réalisée pour étudier les corrélations entre la température, la couverture nuageuse, la densité des ruches dans un rayon de 3 km, le nombre de fleurs et le nombre de fleurs visitées par *Apis mellifera* et les autres pollinisateurs. Les résultats ont été représentés par un cercle de corrélation.

Ensuite, le nombre de fleurs visitées a été comparé pour chaque espèce de pollinisateur principalement observée et selon le traitement agricole à l'aide des tests de Kruskal Wallis, en considérant des différences significatives entre les variances avec une p-value inférieure à 0,05. Des analyses résiduelles ont été effectuées pour mettre en évidence les variances significativement différentes. Pour étudier l'effet de la densité des ruches, des régressions linéaires du nombre total d'individus de chaque espèce de pollinisateur principal en fonction de la densité des ruches ont également été effectuées.

Ensuite, afin de visualiser toutes les interactions plantes-pollinisateurs observées, nous avons utilisé le package Bipartite. Tous les liens observés entre pollinisateurs et espèces végétales ont été établis en tenant compte de la récurrence de chaque lien possible et selon le traitement agricole et le type de végétation. Les indices de réseaux liés ont été calculés.

Enfin, le même package nous a permis de visualiser des compétitions apparentes entre pollinisateurs selon les différentes modalités testées.

## RÉSULTATS

### 1. Effets du traitement agricole et du type de végétation sur l'abondance et la diversité des espèces entomologiques

Grâce à la méthode d'échantillonnage des coupelles colorées, un total de 4155 insectes ont été capturés. En friche, 1130 insectes et 1193 insectes ont été capturés respectivement sous traitement biologique et conventionnel. En revanche, en culture 1093 insectes ont été capturés sous traitement biologique contre seulement 739 insectes sous traitement conventionnel.

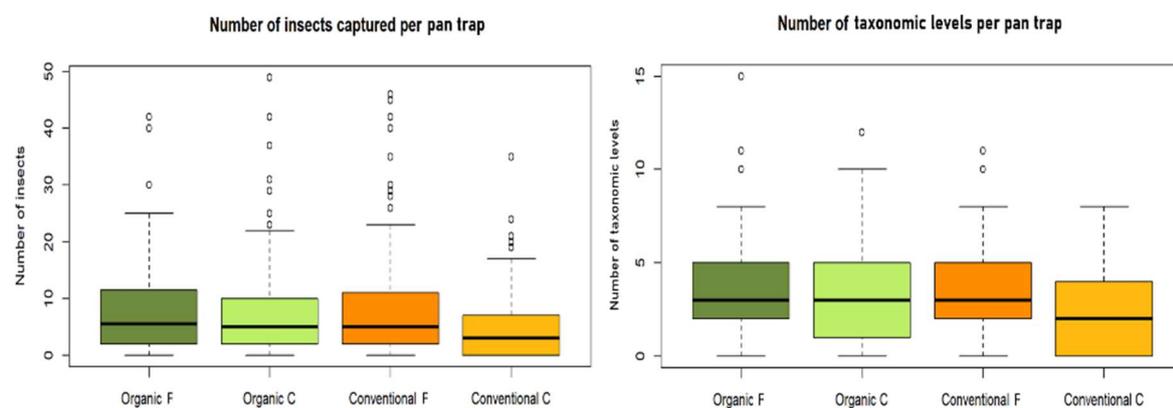


Fig 3 : Représentations du nombre moyen d'individus et des niveaux taxonomiques capturés par coupelle ("pan trap") en fonction du traitement agricole (Conventionnel vs Bio) et du type de végétation (« C » : Culture vs « F » : bandes de friche)

Le nombre moyen d'individus et de taxons capturés par coupelle colorée n'est pas significativement différent selon les traitements agricoles en friche. Ils ne sont pas non plus significativement différents selon le type de végétation en agriculture biologique. Cependant, les nombres d'individus et de taxons d'insectes capturés en culture conventionnelle sont significativement plus faibles qu'en culture biologique et en friche (tous traitements confondus).

**Tableau 2:** Indices de Shannon selon le type de traitement agricole et de végétation

Agricultural treatment and type of vegetation	Shannon indexes
Conventional crops	2,41048
Organic crops	2,63014
Conventional fallow stripes	2,57644
Organic fallow stripes	2,64578

Nous avons calculé des indices de Shannon pour quantifier la biodiversité en fonction du traitement agricole et du type de végétation. Les cultures conventionnelles présentent l'indice de biodiversité le plus faible tandis que les cultures biologiques et friches biologiques présentent les indices les plus élevés. Les friches conventionnelles présentent un indice de biodiversité plus proche de celui des cultures biologiques que de celui des cultures conventionnelles. Cependant, ce sont de petites différences qui ne sont probablement pas significatives.

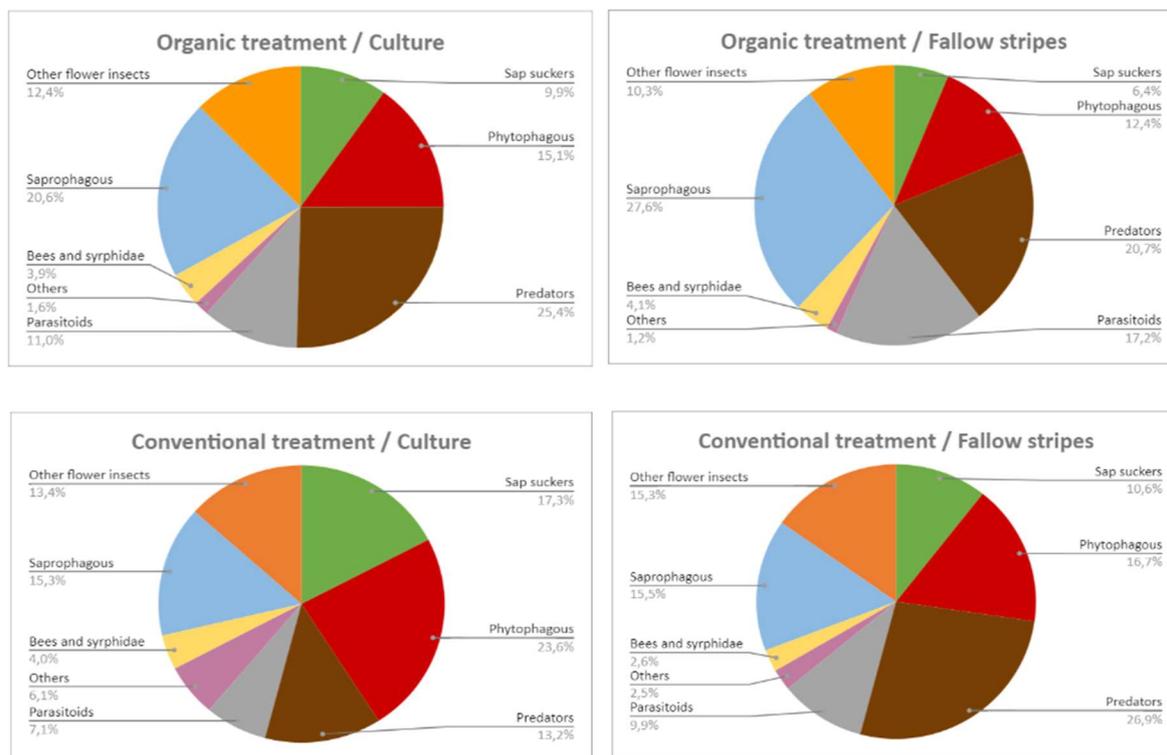


Fig 4 : Répartition des groupes fonctionnels entomologiques selon le traitement agricole et le type de végétation

La figure 4 montre la contribution comparée des groupes fonctionnels d'insectes capturés. Dans les cultures conventionnelles, le pourcentage de prédateurs est plus faible qu'en agriculture biologique et en friche. Il y a aussi une proportion plus élevée de drageons et de phytophages. Ces proportions indiquent un déséquilibre fonctionnel entomologique dans les cultures conventionnelles. Concernant les abeilles et les syrphes, ils représentent ~4% de la diversité entomologique sous traitement biologique et dans les cultures sous traitement conventionnel. Ils ne représentent que 2,6% de la diversité entomologique dans les friches sous traitement conventionnel.

## 2. Effets du traitement agricole (conventionnel ou biologique) et du type de végétation (cultures ou bandes de jachère) sur les espèces de pollinisateurs en interaction avec les plantes

Grâce à la méthode d'étude par observation de transects, 40 975 observations d'interactions plantes-pollinisateurs ont été référencées sur l'ensemble des sites dont 29 027 sous traitement biologique et 11 948 sous traitement conventionnel (friches et cultures confondues);

Dans les résultats suivants, nous avons mentionné les espèces de pollinisateurs les plus présentes dans les sites. Parmi eux figurent les Apidae *Apis mellifera* (« Amel »), *Amegilla pulchra* (« Apul »), *Megachile umbripennis* (« Mumb »), *Xylocopa sonorina* (« Xson »), *Ceratina dentipes* et *Braunsapis puangensis* (« Cden+Bpua ») sont comptées dans la même catégorie car leur morphologie très proche a souvent empêché leur distinction. Parmi les pollinisateurs les plus observés figurent également les

Syrphidae *Ornidia obesa* (« Oobe ») et *Palpada vinetorum* (« Pvin ») ainsi que les Vespidae *Polistes olivaceus* (« Poli »).

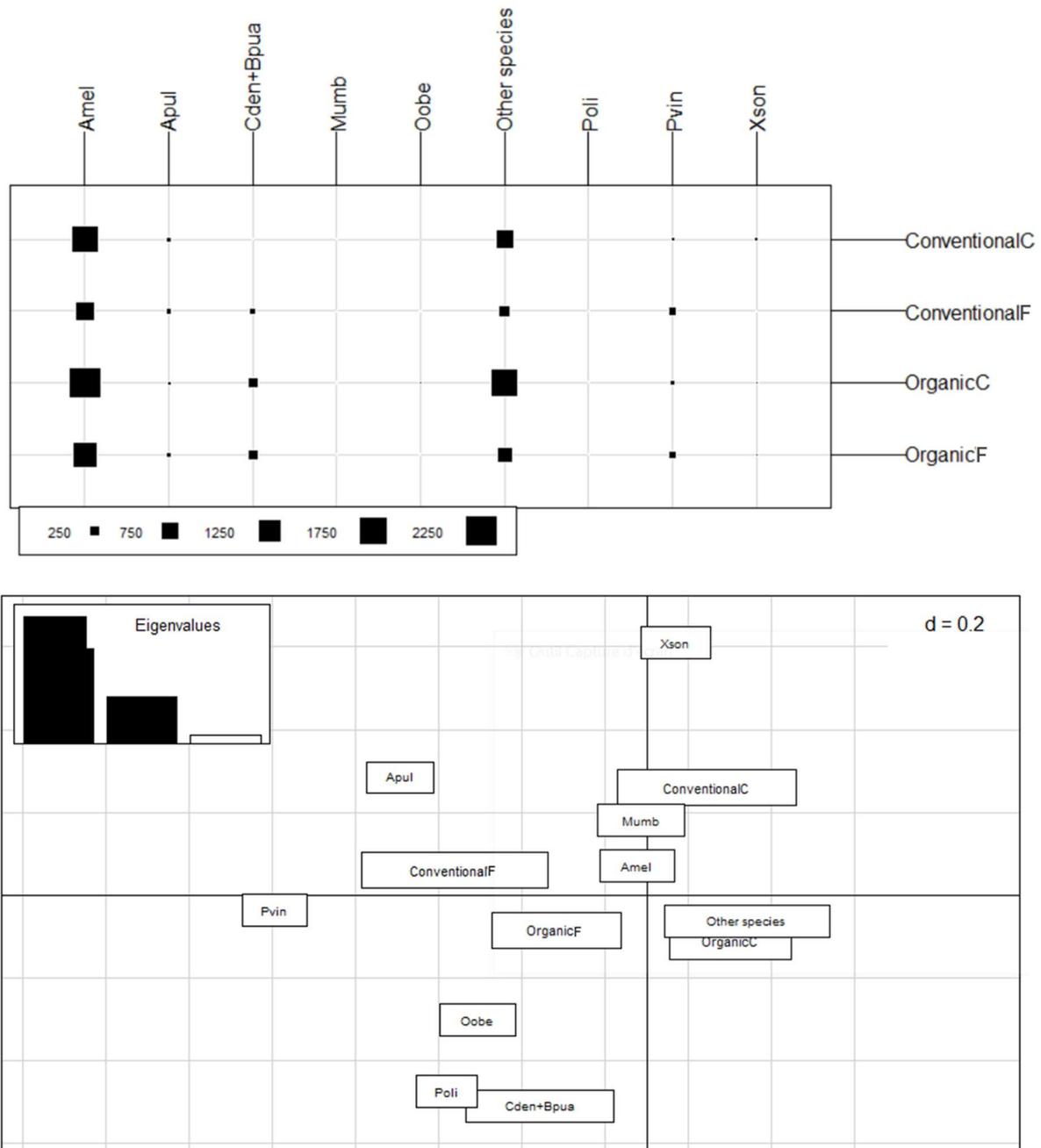


Fig 5 : Répartition des espèces de pollinisateurs observées selon le traitement agricole et le type de végétation (C : culture, F : bandes de jachère)

Les résultats de l'analyse factorielle des correspondances (ACF) illustrés sur la figure 5 montrent une nette ségrégation des pollinisateurs observés selon le traitement agricole (conventionnel vs biologique) et le type de végétation (culture vs friche). En effet, *P. olivaceus*, *C. dentipes* + *B. puangensis* et *O. obesa* seraient plus présents sous traitement biologique surtout dans les friches. *P. vinetorum* serait particulièrement observé sur les bandes de friches des sites conventionnels et biologiques. *A. pulchra*

aurait été observé principalement sur les bandes de friche conventionnelles et *X. sonora* serait plus présent sur les sites sous traitement conventionnel. En revanche, les observations d'*A. mellifera*, *M. umbripennis* et des autres espèces sont également réparties sur les différents types de végétation (cultures et friches).

### 3. Implications des facteurs abiotiques, du nombre de fleurs et de la densité des ruches sur les interactions plantes-pollinisateurs

L'analyse des correspondances principales (APC) permet de détecter d'éventuelles corrélations entre le nombre d'interactions (=nombre de fleurs visitées), le nombre total de fleurs, les paramètres abiotiques enregistrés et la densité moyenne de ruches environnantes par km<sup>2</sup> dans un rayon moins de 3 km.

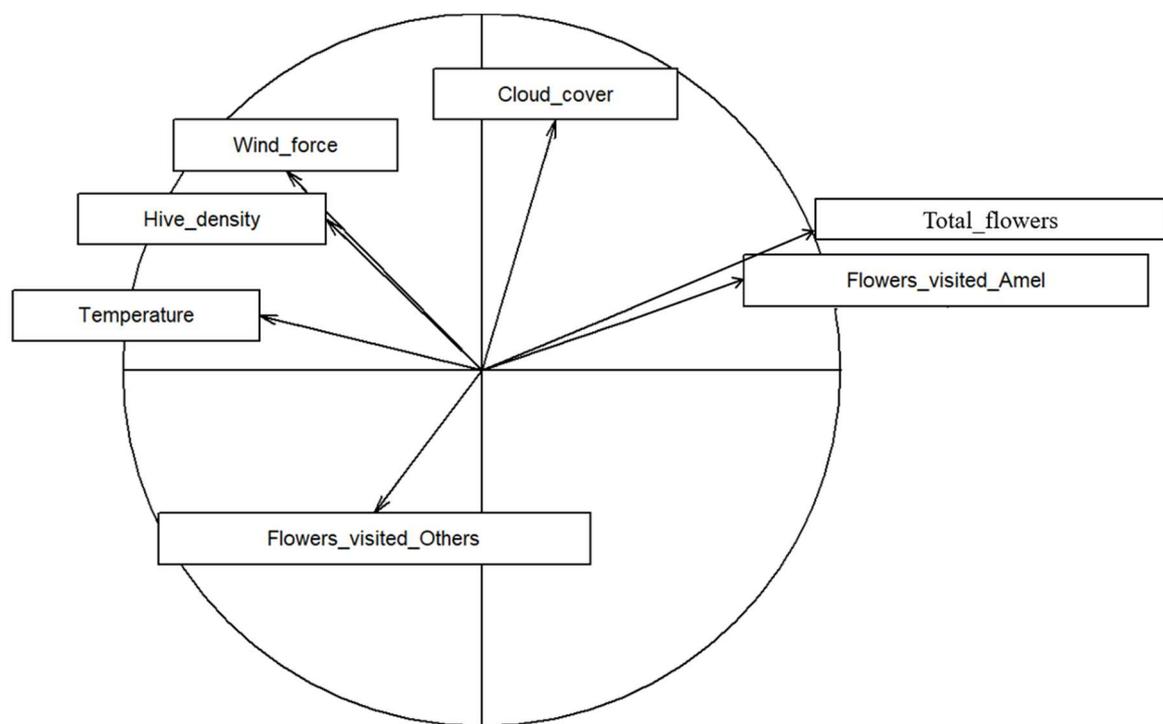
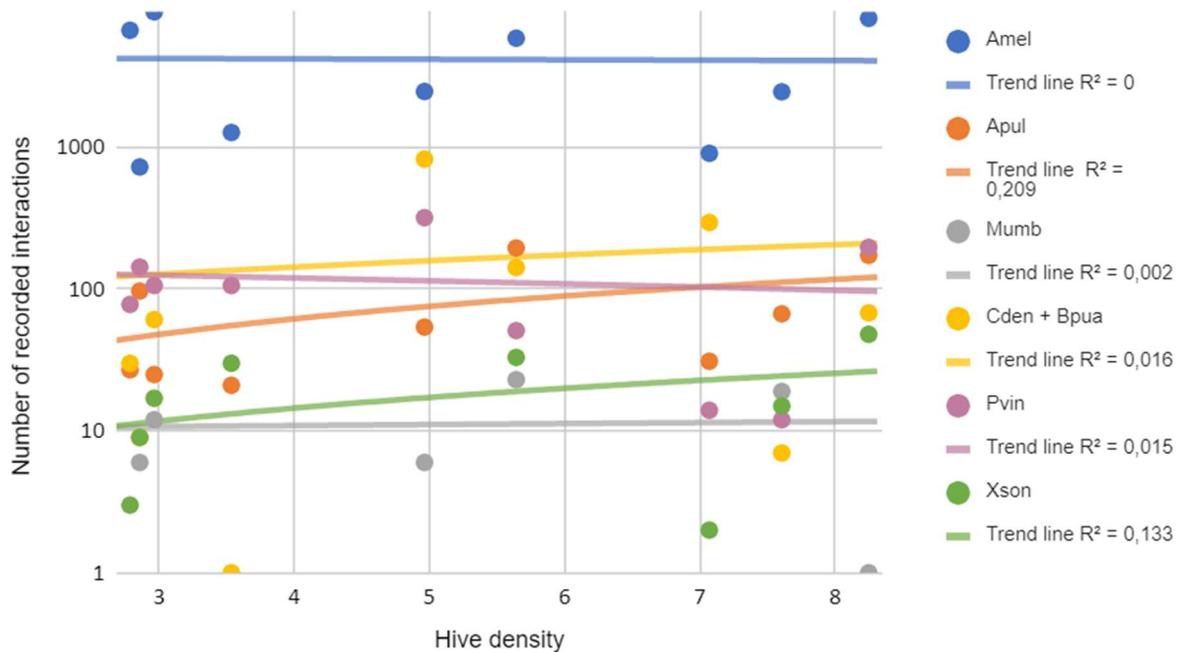


Fig 6 : Cercle représentant les corrélations entre les facteurs abiotiques, les ressources florales (nombre de fleurs), la quantité de fleurs visitées et les densités de ruches

L'analyse des correspondances principales met en évidence que plus il y a de fleurs, plus il y a de visites d'*Apis mellifera* et moins il y a de visites des autres pollinisateurs. La figure 6 montre également que les facteurs environnementaux (vent, température et couverture nuageuse) affectent le nombre de fleurs visitées par les pollinisateurs, comme la densité de ruches. Comme la force du vent et la densité de ruches montrent une forte corrélation, ils pourraient être des facteurs confondants..

### 4. Effets de la densité des ruches et de la présence d'*Apis mellifera* sur le nombre d'interactions réalisées par différentes espèces de pollinisateurs

Pour détailler les effets de la densité des ruches et de la présence d'*Apis mellifera* sur le nombre d'interactions plantes-pollinisateurs, des diagrammes de dispersion ont été réalisés montrant le nombre d'interactions enregistrées par les espèces pollinisatrices en fonction de la densité des ruchers.



**Fig 7 :** Nuages de points et régressions linéaires des interactions plantes-pollinisateurs en fonction de la densité des ruches

Les régressions linéaires sur la figure 7 pourraient permettre une visualisation des tendances des différentes interactions pollinisateurs en fonction de la densité des ruches. La présence d'*A. mellifera* ne semble pas corrélée à la densité des ruches malgré l'influence montrée par l'analyse des correspondances principales. En revanche,, la présence de *C. dentipes*+*B. puangensis*, *A. pulchra* et *X. sonorina* semble être corrélée à la densité des ruches. Cependant, les indices  $R^2$  sont proches de 0, ce qui indique une faible robustesse des régressions notamment pour *M. umbripennis*, *P. vinetorum* et *C. dentipes*+*B. puangensis*. Il est donc impossible de faire des hypothèses sur ce graphique.

## 5. Réseaux de pollinisation en agriculture biologique et conventionnelle

Dans les résultats suivants, les pollinisateurs et les espèces végétales sont désignés par leurs noms abrégés. Leur nom complet, les taxons et le statut de la plante (sauvage ou cultivée) sont référencés dans les annexes 2 et 3.

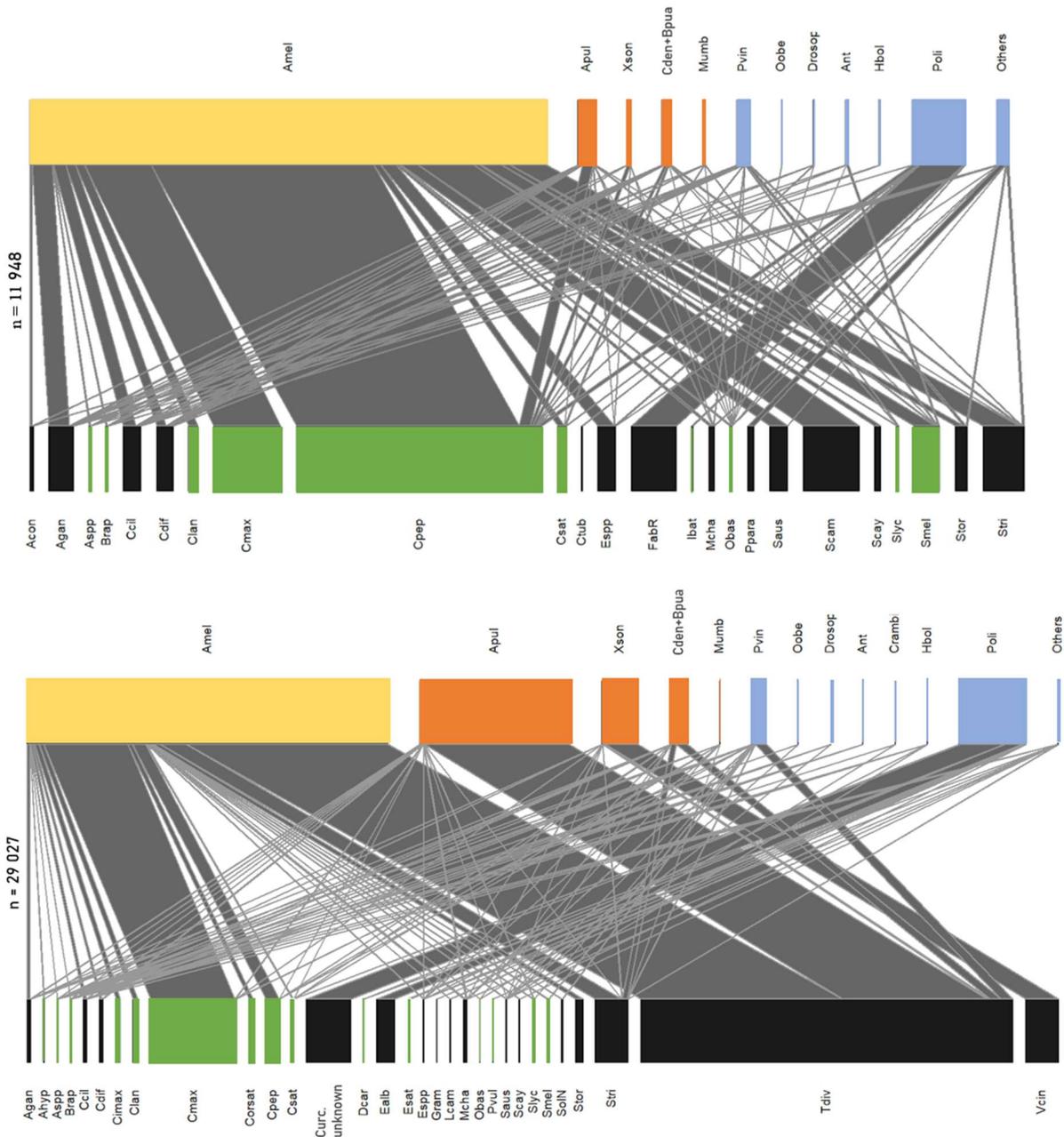
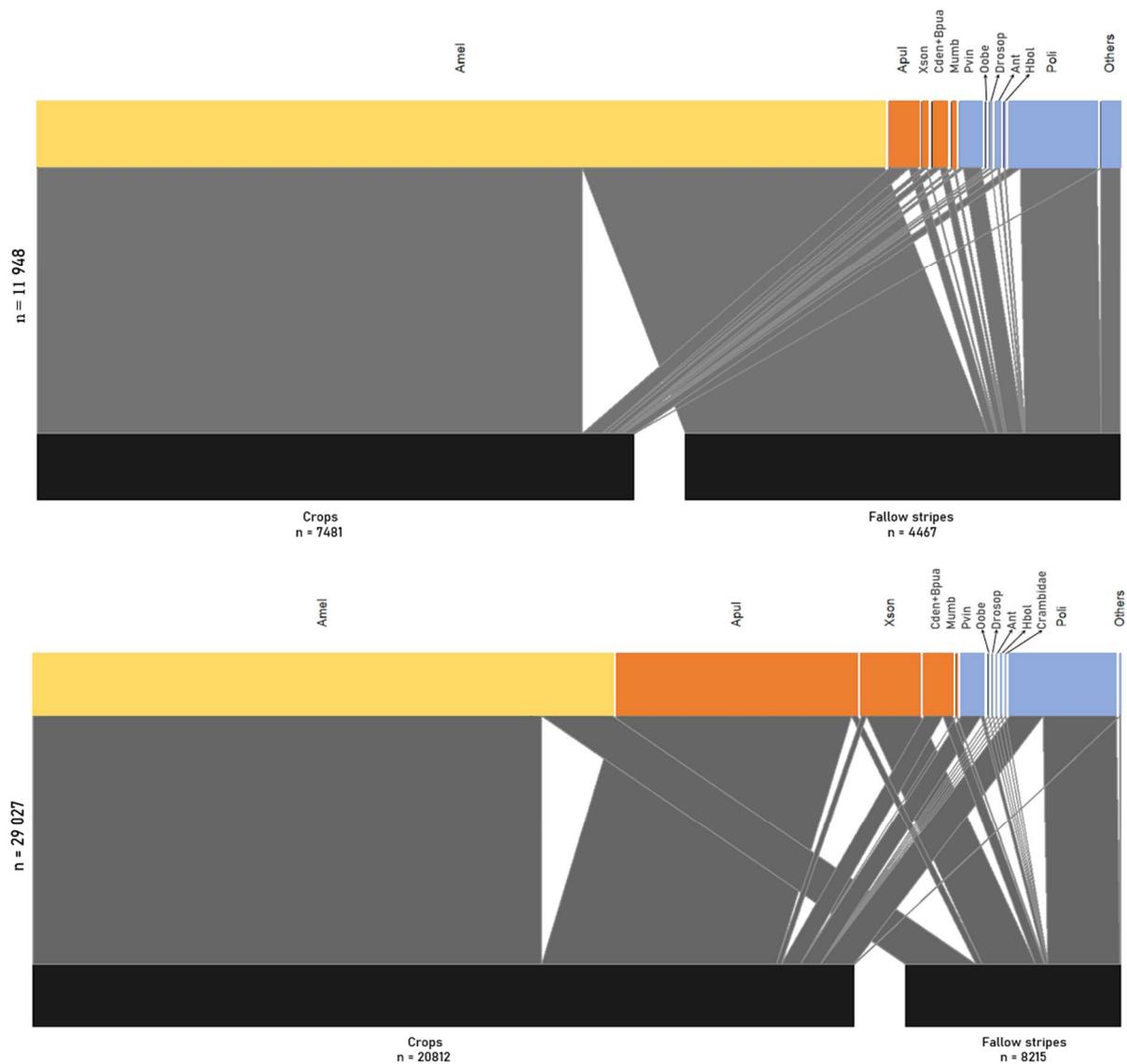


Fig 8 : réseau d'interactions entre espèces pollinisatrices (en haut) et espèces végétales (en bas), cultures et friches combinées a) sous traitement conventionnel b) sous traitement biologique. Le nombre d'interactions a été pondéré par le nombre de fleurs présentes pour chaque espèce végétale dans chaque transect. *Apis mellifera* est représentée en jaune, les autres abeilles sont représentées en orange et les autres visiteurs sont représentés en bleu. Les plantes cultivées sont représentées en vert.

Concernant les espèces végétales, au sein des sites sous traitement conventionnel, un total de 24 espèces ont été observés en interaction avec les pollinisateurs, dont 10 espèces cultivées. Au sein des sites sous traitement biologique, un total de 31 espèces végétales ont été observées en interaction avec les pollinisateurs, dont 15 espèces cultivées.

Les figures 8a et 8b montrent une prédominance de l'abeille mellifère *Apis mellifera* dans les réseaux de pollinisation, aussi bien sous traitement conventionnel que bio. Cependant, *Apis mellifera* semble

moins contribuer aux réseaux d'interaction dans les sites sous traitement biologique, là où l'abeille sauvage *Amegilla pulchra* est fortement présente. Les sites sous traitement biologique montreraient également une plus grande diversité végétale, donc de meilleures opportunités pour développer des interactions plantes-pollinisateurs plus riches et diversifiées et permettre aux abeilles sauvages de faire face à la concurrence des abeilles mellifères.



**Fig 9** : réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs dans les cultures et friches a) sous traitement conventionnel b) sous traitement biologique. Le nombre d'interactions a été pondéré par le nombre de fleurs pour chaque espèce végétale dans chaque transect. *Apis mellifera* est représentée en jaune, les autres abeilles sont représentées en orange et les autres visiteurs sont représentés en bleu.

Les figures 9a et 9b montrent un nombre plus important d'interactions dans les cultures et les friches sur les sites sous traitement conventionnel que sous traitement biologique. Le nombre d'interactions est trois à quatre fois plus important dans les cultures que dans les friches sous traitement biologique. Les figures révèlent une dominance d'*Apis mellifera* dans les cultures conventionnelles et biologiques ainsi

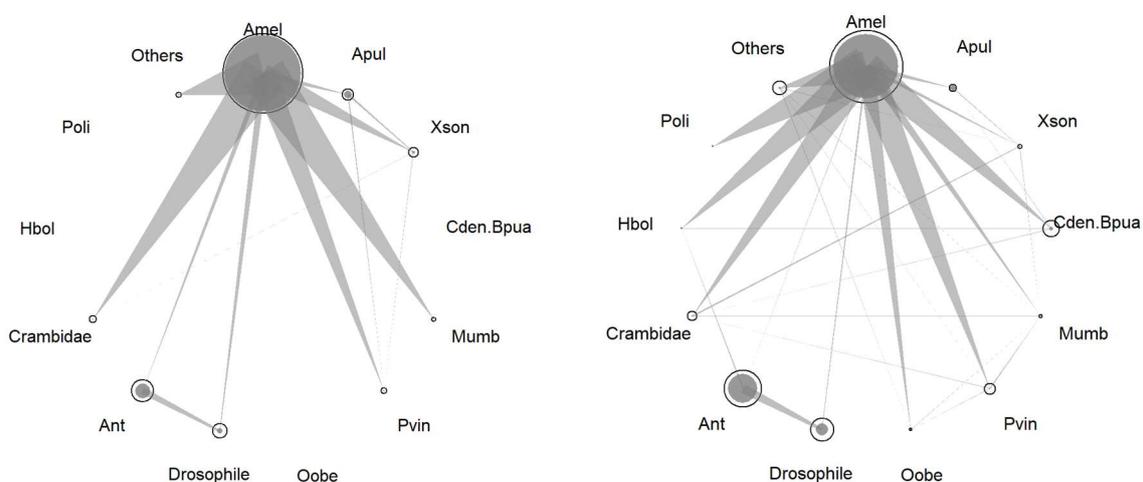
que dans les friches conventionnelles. Cependant, les friches biologiques semblent être dominées par le prédateur *Vespidae Polistes olivaceus*.

*Apis mellifera* présenterait un quasi-monopole de la pollinisation dans les cultures conventionnelles. Les autres pollinisateurs seraient présents sur les sites sous traitement conventionnel mais interagiraient principalement avec les végétaux en friche. Sur les sites sous traitement biologique, les abeilles et les syrphes occupent une fonction plus importante dans les cultures que dans les friches. L'abeille *Amegilla pulchra* occuperait notamment une fonction importante dans les cultures biologiques. La place d'*Apis mellifera* dans les friches biologiques semble moindre par rapport à sa place dans les friches conventionnelles.

**Tableau 3:** Indices liés aux réseaux d'interactions plante-pollinisateurs (cultures et friches confondues)

	Link per species	Connectivity	Nestedness	Shannon diversity	Robustness	Vulnerability
Conventional	2,667	0,333	10,585	2,631	0,852	1,54
Organic	2,568	0,280	13,445	2,561	0,855	2,023

Dans le tableau 3, la « vulnérabilité » est le nombre effectif moyen d'espèces végétales par espèce de pollinisateurs pondéré par leurs totaux marginaux, « les liens par espèce » est le nombre moyen de liens par espèce, la « connectivité » est la proportion réalisée de liens possibles, la « imbrication » exprime la tendance des espèces spécialisées à interagir avec un sous-ensemble de partenaires d'interaction d'espèces plus généralisées (Almeida-Neto et al. 2008). La "diversité de Shannon" est la diversité des interactions et la "robustesse" est la robustesse aux extinctions des espèces. Ici, il y a plus de liens par espèce et une meilleure connectivité sous traitement conventionnel que traitement biologique du fait du plus faible nombre d'espèces. La diversité et la robustesse de Shannon sont assez similaires sous traitement conventionnel et biologique. L'imbrication et la vulnérabilité sont plus importantes sous traitement biologique que sous traitement conventionnel.



**Fig 10 :** Réseau apparent de compétition entre pollinisateurs au sein des réseaux observés dans les cultures sous traitement a) conventionnel et b) biologique.

Le réseau apparent de compétition entre pollinisateurs (fig 10) montre moins de différences entre les traitements biologiques et conventionnels que prévus suite aux résultats montrés par les graphiques précédents. Cependant, il permet la détection d'un nombre inférieur de ressources partagées en traitement conventionnel qu'en traitement biologique.

*Apis mellifera* semble exercer une pression compétitive sur tous les autres pollinisateurs sous traitement biologique. De plus, certains pollinisateurs semblent partager des ressources entre eux. Sous traitement conventionnel, *A. mellifera* semble être presque la seule à partager des ressources avec d'autres pollinisateurs. Elle exerce une pression de compétition sur presque tous les autres pollinisateurs à l'exception de *H. bolina*, *P. olivaceus* et *O. obesa*.

## 6. Panorama des charges polliniques transportées par les principaux pollinisateurs

Lors d'un suivi sur le terrain en mars 2022, des individus des espèces de pollinisateurs les plus courantes ont été collectés pour identifier les espèces végétales composant leurs charges de pollen transportées (*A. mellifera*, *A. pulchra*, *C. dentipes*, *B. puangensis* et *P. vinetorum*). Les résultats obtenus sont présentés dans le tableau 4.

**Tableau 4:** Résultats des caractérisation des pollens transportés par les principaux pollinisateurs

Taxonomic family	Species	N (number of captured individuals)	Percentage of individuals carrying pollen loads	Average number of plant families found in pollen loads	Number of plant families found at least once	Average percentage of cultivated plants identified in pollen loads
Apidae apinae	<i>Apis mellifera</i>	31	74%	2	23	27%
Apidae anthophorinae	<i>Amegilla pulchra</i>	33	67%	3	22	30%
Apidae xylocopinae	<i>Braunsapis puangensis</i>	14	50%	1,3	7	0%
Apidae xylocopinae	<i>Ceratina dentipes</i>	45	40%	1	18	17%
Syrphidae	<i>Palpada vinetorum</i>	25	76%	2	19	26%

Selon le tableau 4, seulement 40 % des individus de *C. dentipes* capturés portaient des charges de pollen, provenant principalement de plantes non cultivées. De plus, cette espèce semble faire preuve de « fidélité pollinique » : bien que l'espèce semble polliniser un large éventail de plantes, les individus seraient fidèles à une seule espèce végétale. Concernant *B. puangensis*, aucun pollen de plantes cultivées n'a été observé sur les individus collectés. *A. mellifera* et *P. vinetorum* montrent des résultats assez similaires malgré leurs différences de comportement, *A. mellifera* est une abeille sociale alors que *P. vinetorum* est un syrphé (Syrphidae). Les individus de ces deux espèces portent en moyenne ~2 familles de plantes par charge pollinique, et 27% à 30% des espèces identifiées sont des plantes cultivées. *A. pulchra* semble être le pollinisateur avec la plus grande diversité de familles polliniques et la plus grande proportion de pollen de plantes cultivées. Toutes les espèces étudiées porteraient une majorité de pollen d'espèces sauvages.

## DISCUSSION

Notre étude est la première en Polynésie française portant sur les réseaux de pollinisation, notamment dans les agroécosystèmes. Il s'agit donc également de la première étude portant sur *Apis mellifera* dans ces réseaux. Nous avons souhaité aborder des méthodologies d'étude complémentaires : coupelles colorées et étude du pollen transporté pour détecter d'éventuels biais manqués par la seule méthode d'observation par transect. Dans un contexte de méconnaissance des interactions plantes-insectes dans les agroécosystèmes de Tahiti, nous avons dû établir un état des lieux de la diversité entomologique dans les agroécosystèmes. La méthode d'échantillonnage grâce aux pièges coupelles permet d'obtenir un proxy rapide afin de définir la proportion de pollinisateurs (Vdorljak et al. 2012). Cette méthode permet de mettre en évidence la présence de différents types d'insectes (espèce, morphologie, groupe fonctionnel, sexe) grâce aux différentes couleurs utilisées. L'attractivité de ces couleurs peut différer selon le type d'habitat : voir annexe 1 (Wang et al. 2017).

Les études précédentes montrent une meilleure attraction des coupelles blanches et jaunes pour la majorité des abeilles et des diptères, tandis que les coupelles bleues et rouges permettent la capture d'espèces plus rares (Heneberg et al 2014 ; Sircom et al. 2018 ; Wang et al. 2017 ; Vdorljak et al. 2021). Les coupelles colorées utilisées sont donc complémentaires pour estimer la diversité de l'entomofaune globale sur les sites (Moreira et al. 2016 ; Buffington et al. 2021).

Nos résultats montrent une plus faible abondance et diversité des cultures conventionnelles par rapport aux cultures biologiques. On observe également un déséquilibre des groupes fonctionnels avec une forte proportion de phytophages et suceurs de sève et une faible proportion de prédateurs dans les cultures conventionnelles. Ces résultats s'expliquent probablement par l'intensification de l'agriculture en cultures conventionnelles, notamment du fait de l'utilisation de pesticides et de la pauvreté spécifique végétale (Andow 1991 ; Van Lexmond et al. 2015).

L'observation des interactions plantes-pollinisateurs montre d'abord un paradoxe entre une faune de pollinisateurs complètement exotique et un hotspot de biodiversité comme la Polynésie française (Gillespie et al. 2008). Il est à noter que notre étude cible les agroécosystèmes. Ce sont des zones soumises à une très forte anthropisation illustrée par une domination des plantes exotiques malgré des taux élevés d'endémisme végétal dans les zones non anthropisées (Meyer 2011). Il n'est donc pas si

surprenant de ne trouver que des pollinisateurs exotiques dans les milieux que nous avons étudiés qui sont finalement des néo-écosystèmes.

L'analyse factorielle des correspondances nous montre une certaine versatilité d'*Apis mellifera*. Elle semble être présente sur tous les types de végétation, en bio comme en conventionnel. Les autres pollinisateurs apparaissent principalement dans les friches biologiques et conventionnelles, ce qui représente un danger pour la sécurité alimentaire car *Apis mellifera* ne peut assurer seule le service de pollinisation dans les cultures (Kremen et al. 2002 ; Albrecht et al. 2012 ; Vazquez et al. 2012).

L'abeille *Amegilla pulchra* a été observée principalement dans les friches conventionnelles. On aurait pu s'attendre à une fréquentation particulière des cultures par cette abeille qui est connue pour ses services de pollinisation de la tomate (*S. lycopersicum*) (Hogerdoorn et al. 2006). Cependant, cette attractivité des Solanacées n'est pas systématique selon le milieu (Groutsch et al. 2019). Une étude ciblée sur le comportement de cette espèce en Polynésie française permettrait de mieux comprendre sa fonction dans les réseaux de pollinisation.

*C. dentipes* et *B. puangensis* ont été observés principalement dans les friches biologiques. L'étude a montré que *C. dentipes* et *B. puangensis* seraient les pollinisateurs étudiés transportant le plus de pollen de plantes non cultivées. Ces espèces auraient une préférence pour les plantes introduites, ce qui expliquerait leur présence sur les sites que nous avons étudiés qui sont dominés par des espèces végétales sauvages introduites (Da Silva et al. 2016).

Dans les figures de réseaux, on constate une fréquentation relativement faible des friches biologiques par *Apis mellifera* par rapport aux autres modalités. *C. dentipes* et *B. puangensis* pourraient donc trouver refuge dans des zones à faible densité d'*Apis mellifera* (ici en friches biologiques) du fait de la pression compétitive exercée par *A. mellifera*. Enfin, la présence de *C. dentipes* et de *B. puangensis* sur les mêmes fleurs soulève des questions en raison de leurs différences de comportement. En effet, *B. puangensis* est une abeille sociale contrairement à *C. dentipes* (Da Silva et al. 2016 ; Shell et al. 2019).

L'ACP illustre les facteurs qui influencent l'activité des abeilles et autres pollinisateurs. Des facteurs abiotiques tels que les conditions météorologiques (vent, ensoleillement, température) ainsi que la disponibilité des fleurs influencent l'activité des abeilles. La densité de ruches est également un facteur explicatif de l'activité et, comme les conditions environnementales, elle affecterait l'activité générale des pollinisateurs. D'autres facteurs non mesurés dans cette étude pourraient influencer nos résultats selon les sites : le taux d'artificialisation et de fragmentation des habitats (Choate et al. 2017 ; Olynyk et al. 2021), la proximité de certains milieux végétaux denses comme les forêts (Patricio-Roberto et al. 2014), la superficie des sites agricoles (Hass et al. 2018), les quantités et types de pesticides utilisés en culture conventionnelle (Brittain et al. 2010), le type de culture conventionnelle : par exemple l'agriculteur Frédéric cultive en monoculture sous serre tandis que Georges cultive en agroforesterie ce qui favorise les services de pollinisation (Steffan-Dewenter et al. 2005 ; Varah et al. 2020).

Concernant *Apis mellifera*, sa présence ne suit pas la tendance attendue en fonction de la densité de ruches. Les données de densité de ruches que nous avons utilisées se limitent aux rapports des apiculteurs et n'ont pas été mises à jour depuis 2019. Certaines ruches peuvent ne pas être comptées, ce qui réduirait nos données de densité dans certaines régions. De plus, il pourrait y avoir une végétation

mellifère plus dense et plus attractive à proximité de certains sites, ce qui impliquerait une faible présence d'*A. mellifera* sur certains sites malgré une forte densité de ruches (Abou-Shaara, 2014).

L'agriculture biologique montre des réseaux de pollinisation plus complexes et équilibrés que l'agriculture conventionnelle. Ceci s'illustre par une plus grande robustesse et imbrication des réseaux de pollinisation sous traitement biologique. Sous traitement conventionnel, les pollinisateurs sauvages semblent se réfugier dans les friches avec très peu de fréquentation des cultures, alors que leur fréquentation des cultures bio semble assez équilibrée avec leur fréquentation des friches bio.

La diversité des plantes et des pollinisateurs permet une meilleure résilience des réseaux de pollinisation (Kremen et al. 2012 ; Hass et al. 2018). Les friches seraient donc une source de diversité et d'abondance de pollinisateurs qui optimiserait la résilience des réseaux notamment sous traitement conventionnel et pourraient représenter une ressource alternative lorsque les surfaces cultivées sont en culture intercalaire ou après récolte de semis (Brittain et al. 2010 ; Schrader et al. 2017). De plus, la diversité des pollinisateurs augmente le succès reproducteur des plantes, c'est-à-dire la quantité et la qualité des graines produites. Chaque pollinisateur montre un comportement de recherche de nourriture et une efficacité de pollinisation différents (Vasquez et al. 2012 ; Marzinzig et al. 2018). La richesse spécifique des pollinisateurs peut permettre de meilleurs rendements pour l'agriculture. Cette pauvreté spécifique en pollinisateurs caractéristique des cultures conventionnelles soutient le contraste entre traitements conventionnels et biologiques (Albrecht et al. 2012). Une étude utilisant des plantes phytométriques pourrait quantifier ces variations de service de pollinisation entre les traitements conventionnels et biologiques (Marzinzig et al. 2018).

Bien que nous prenions en compte les friches, nous n'étudions pas les milieux sauvages proches ni les plantes de plus de 2 mètres de haut. En effet, les 5 espèces de pollinisateurs étudiées transportaient du pollen provenant majoritairement de plantes non cultivées et souvent d'arbres ou d'arbustes (ex. Cecropiaceae ou Arecaceae). L'étude des pollens permet donc d'illustrer certaines limites de notre étude des interactions plantes-pollinisateurs par la seule méthode des observations de transects. La comparaison des deux types de réseaux d'interactions (observé versus réalisé, c'est-à-dire pollen transporté) permet donc de mieux comprendre les réseaux de pollinisation. Dans le cadre de notre étude, le nombre limité d'insectes et d'espèces capturées empêche une comparaison fiable entre les réseaux observés et les réseaux réalisés.

L'étude des pollens transportés par les principaux pollinisateurs montre cependant des similitudes pour *Palpada vinetorum* et *Apis mellifera*. *P. vinetorum* occupe une place beaucoup plus discrète qu'*A. mellifera* dans nos réseaux observés. Il pourrait y avoir un décalage des pics d'activité de *A. mellifera* et *P. vinetorum* donc un sous-échantillonnage de *P. vinetorum* lors de nos observations. Une étude plus approfondie des Syrphidae et l'identification précise des espèces polliniques transportées permettraient de caractériser leur comportement de pollinisation (Klecka et al. 2018). *C. dentipes* et *B. puangensis* semblent transporter les pollens d'une seule espèce végétale à la fois. Les individus de ces espèces pourraient montrer une fidélité au pollen malgré une grande guildes de plantes pollinisées (Miller et al. 2015 ; Da Silva et al. 2016).

Enfin, les réseaux de pollinisation sont constamment dynamiques du fait de leur dépendance aux ressources florales qui peuvent fluctuer en nature, quantité et qualité. De plus, les séances d'observation

de cette étude ont été répétées neuf fois sur une période de sept mois. Il faudrait répéter ces observations tout au long de l'année pour tenir compte de la phénologie végétale et entomologique (Iwasaki et al. 2018 ; Buteaud et al. 2020). Les variations interannuelles doivent également être prises en compte afin de pouvoir considérer les tendances globales indépendamment de l'année étudiée (CaraDonna et al. 2017).

D'autres insectes envahissants peuvent avoir un impact sur les pollinisateurs indigènes tels que certaines fourmis exotiques. Les fourmis exotiques sont une menace importante pour l'exploitation du nectar, mais elles peuvent aussi être prédatrices, usurpant éventuellement les nids ou exerçant une pression concurrentielle sur les sites de nidification. Les fourmis particulièrement concernées sont *Wasmannia auropunctata* (« petite fourmi de feu » ou « fourmi électrique »), *Anoplolepis gracilipes* (« fourmis folles jaunes »), *Ochetellus glaber* et *Pheidole megacephala* (Sinu et al. 2017 ; Plentovitch et al. 2021). Ce sujet n'est pas abordé dans notre étude malgré l'observation de fourmis visitant les plantes observées. Cela mériterait une certaine attention et pourrait justifier, par exemple, la faible abondance et le faible indice de Shannon dans les sites d'agriculture biologique de Françoise (soumis à l'invasion de la petite fourmi de feu depuis quelques années).

Enfin, des études comportementales de chaque espèce pollinisatrice impliquée dans notre réseau (notamment *Amegilla pulchra*, *Palpada vinetorum*, *Ceratina dentipes* et *Braunsapis puangensis*) permettraient de mieux interpréter les réseaux de pollinisation et les éventuelles compétitions entre pollinisateurs. Une analyse plus complète des charges polliniques portées par ces espèces, allant jusqu'à la caractérisation spécifique de l'ensemble des grains de pollen, permettrait de rendre compte des habitudes alimentaires réelles de ces pollinisateurs. Au vu de nos résultats et dans le contexte de crise actuelle des pollinisateurs, il est indispensable de compléter cette étude préliminaire par des études plus précises sur l'influence d'*Apis mellifera* sur les autres espèces de pollinisateurs. L'impact des fortes densités de colonies d'*Apis mellifera* sur la santé et la productivité des ruches devrait également être étudié.

## CONCLUSION

Cette étude révèle de faibles abondances et richesses spécifiques des abeilles pollinisatrices et des syrphes ainsi qu'un déséquilibre des groupes fonctionnels entomologiques retrouvés dans les cultures sous traitement conventionnel. En comparaison, les sites sous traitement biologique abritent une végétation et une entomofaune plus variées et plus abondantes. La diversité des plantes et des pollinisateurs dans les sites sous traitement biologique permet des réseaux de pollinisation plus complexes et résilients. L'étude de ces réseaux dans ces différents types d'agroécosystèmes a montré un quasi-monopole d'*Apis mellifera* dans les cultures conventionnelles contre une plus grande diversité de pollinisateurs dans les cultures biologiques. Quoiqu'il en soit, *Apis mellifera* est le pollinisateur le plus répandu dans tous les sites agricoles, tous traitements confondus. L'étude des friches en bordure de culture a mis en évidence leur rôle potentiel d'abri pour les pollinisateurs sauvages, notamment sur les sites sous traitement conventionnel.

Notre étude préliminaire sur les réseaux de pollinisation dans les agroécosystèmes de Tahiti s'inscrit dans un contexte où les services de pollinisation reposent uniquement sur des espèces pollinisatrices introduites qui doivent avoir diverses fonctions. Nous encourageons un effort de recherche sur l'écologie et les comportements de chacun des principaux pollinisateurs observés au cours de cette étude. Une attention particulière est requise concernant l'impact des fortes densités d'*Apis mellifera* sur le reste de l'entomofaune pollinisatrice. Les données de densité de ruches doivent être mises à jour régulièrement et leur fiabilité doit être optimisée en encourageant le recensement des apiculteurs.

A terme, dans le contexte polynésien de perte rapide de biodiversité et au vu des réseaux de pollinisation dominés par les espèces exotiques, il conviendrait d'ouvrir la discussion sur les mesures de conservation à mettre en place pour préserver la diversité des pollinisateurs et les services de pollinisation en Polynésie française, surtout en contexte naturel et en altitude, comme déjà fait dans d'autres contextes insulaires (ocio-Roberto et al. 2014, Crichton et al. 2018).

## REFERENCES

- Abou-Shaara, H. F. (2014). The foraging behaviour of honey bees, *Apis mellifera*: a review. *Veterinarni medicina*, 59(1).
- Adamson, A. M. (1939). Review of the fauna of the Marquesas Islands and discussion of its origin. *Bernice P. Bishop Mus. Bull*, 159.
- Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimaraes Jr, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117(8), 1227-1239
- Albrecht, M., Schmid, B., Hautier, Y., & Müller, C. B. (2012). Diverse pollinator communities enhance plant reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1748), 4845-4852.
- Andow, D. A. (1991). Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual review of entomology*, 36(1), 561-586.
- Buffington, M. L., Garretson, A., Kula, R. R., Gates, M. W., Carpenter, R., Smith, D. R., & Kula, A. A. (2021). Pan trap color preference across Hymenoptera in a forest clearing. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 169(3), 298-311.
- Brittain, C., Bommarco, R., Vighi, M., Settele, J., & Potts, S. G. (2010). Organic farming in isolated landscapes does not benefit flower-visiting insects and pollination. *Biological Conservation*, 143(8), 1860-1867.
- CaraDonna, P. J., Petry, W. K., Brennan, R. M., Cunningham, J. L., Bronstein, J. L., Waser, N. M., & Sanders, N. J. (2017). Interaction rewiring and the rapid turnover of plant–pollinator networks. *Ecology letters*, 20(3), 385-394.
- Cheesman, L. E., & Crawley, W. C. (1928). LXVI.—A Contribution towards the Insect Fauna of French Oceania.—Part III. Formicidæ. *Annals and Magazine of Natural History*, 2(11), 514-525.
- Clarke, D., & Robert, D. (2018). Predictive modelling of honey bee foraging activity using local weather conditions. *Apidologie*, 49(3), 386-396.
- Crichton, A., Francis, N., Doherty, S., Tuiwawa, M., Hayes, S., Stevens, M. I., & Schwarz, M. P. (2018). Low endemic bee diversity and very wide host range in lowland Fiji: support for the pollinator super-generalist hypothesis in island biogeography. *Pacific conservation biology*, 25(2), 135-142.
- Davis, W. M., & Foncin, M. (1918, July). Les falaises et les récifs coralliens de Tahiti. In *Annales de Géographie* (Vol. 27, No. 148/149, pp. 241-284). Armand Colin.
- Dynes, T. L., Berry, J. A., Delaplane, K. S., Brosi, B. J., & de Roode, J. C. (2019). Reduced density and visually complex apiaries reduce parasite load and promote honey production and overwintering survival in honey bees. *PLoS One*, 14(5), e0216286.
- Faegri, K., & Van Der Pijl, L. (2013). Principles of pollination ecology.
- Fattorini, R., & Glover, B. J. (2020). Molecular mechanisms of pollination biology. *Annual review of plant biology*, 71, 487-515.

Gabriel, D., & Tschardtke, T. (2007). Insect pollinated plants benefit from organic farming. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 118(1-4), 43-48.

Gallai, N., Salles, J. M., Settele, J., & Vaissière, B. E. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, 68(3), 810-821.

Gillespie, R. G., Claridge, E. M., & Goodacre, S. L. (2008). Biogeography of the fauna of French Polynesia: diversification within and between a series of hot spot archipelagos. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1508), 3335-3346.

Groom, S. V., Stevens, M. I., Ramage, T., & Schwarz, M. P. (2017). Origins and implications of apid bees (Hymenoptera: Apidae) in French Polynesia. *Entomological Science*, 20(1), 65-75.

Groutsch, J. K., Miller, N. C., Tuiwawa, M., Hayes, S., Stevens, M. I., & Schwarz, M. P. (2019). Not all exotic pollinator introductions are bad: an introduced buzz-pollinating bee *Amegilla pulchra* (Hymenoptera: Apidae) in Fiji indicates little potential for enhancing the spread of weeds. *Austral Entomology*, 58(3), 533-539.

Hass, A. L., Kormann, U. G., Tschardtke, T., Clough, Y., Baillod, A. B., Sirami, C., ... & Batáry, P. (2018). Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1872), 20172242.

Hembry, D. H., Kawakita, A., Gurr, N. E., Schmaedick, M. A., Baldwin, B. G., & Gillespie, R. G. (2013). Non-congruent colonizations and diversification in a coevolving pollination mutualism on oceanic islands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1761), 20130361.

Hembry, D. H., Raimundo, R. L., Newman, E. A., Atkinson, L., Guo, C., Guimarães Jr, P. R., & Gillespie, R. G. (2018). Does biological intimacy shape ecological network structure? A test using a brood pollination mutualism on continental and oceanic islands. *Journal of Animal Ecology*, 87(4), 1160-1171.

Heneberg, P., & Bogusch, P. (2014). To enrich or not to enrich? Are there any benefits of using multiple colors of pan traps when sampling aculeate Hymenoptera?. *Journal of Insect Conservation*, 18(6), 1123-1136.

Hogendoorn, K., Gross, C. L., Sedgley, M., & Keller, M. A. (2006). Increased tomato yield through pollination by native Australian *Amegilla chlorocyanea* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of Economic Entomology*, 99(3), 828-833.

Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., & Tschardtke, T. (2010). How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids?. *Journal of Animal Ecology*, 79(2), 491-500.

Hutchinson, L. A., Oliver, T. H., Breeze, T. D., Bailes, E. J., Brünjes, L., Campbell, A. J., ... & Garratt, M. P. (2021). Using ecological and field survey data to establish a national list of the wild bee pollinators of crops. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 315, 107447.

Ing, K., & Mogren, C. L. (2020). Evidence of competition between honey bees and *Hylaeus anthracinus* (Hymenoptera: Colletidae), an endangered Hawaiian yellow-faced bee. *Pacific Science*, 74(1), 75-85.

Iwasaki, J. M., Dickinson, K. J., Barratt, B. I., Mercer, A. R., Jowett, T. W., & Lord, J. M. (2018). Floral usage partitioning and competition between social (*Apis mellifera*, *Bombus terrestris*)

and solitary bees in New Zealand: Niche partitioning via floral preferences?. *Austral ecology*, 43(8), 937-948.

Jones, G. D. (2012). Pollen extraction from insects. *Palynology*, 36(1), 86-109.

Klecka, J., Hadrava, J., Biella, P., & Akter, A. (2018). Flower visitation by hoverflies (Diptera: Syrphidae) in a temperate plant-pollinator network. *PeerJ*, 6, e6025.

Kremen, C., Williams, N. M., & Thorp, R. W. (2002). Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(26), 16812-16816.

Kremen, C., & Miles, A. (2012). Ecosystem services in biologically diversified versus conventional farming systems: benefits, externalities, and trade-offs. *Ecology and society*, 17(4).

De Manincor, N., Hautekèete, N., Mazoyer, C., Moreau, P., Piquot, Y., Schatz, B., ... & Massol, F. (2020). How biased is our perception of plant-pollinator networks? A comparison of visit-and pollen-based representations of the same networks. *Acta Oecologica*, 105, 103551.

Marzinzig, B., Brünjes, L., Biagioni, S., Behling, H., Link, W., & Westphal, C. (2018). Bee pollinators of faba bean (*Vicia faba* L.) differ in their foraging behaviour and pollination efficiency. *Agriculture, ecosystems & environment*, 264, 24-33.

Meyer, J. Y. (2011). Montane cloud forests on remote islands of Oceania: the example of French Polynesia (South Pacific Ocean). *Tropical montane cloud forests: science for conservation and management*, 121-129.

Michener, C. D. (1965). A classification of the bees of the Australian and South Pacific regions. *Bulletin of the AMNH*; v. 130.

Miller, A. E., Brosi, B. J., Magnacca, K., Daily, G. C., & Pejchar, L. (2015). Pollen Carried By Native and Nonnative Bees in the Large-scale Reforestation of Pastureland in Hawai 'i: Implications for Pollination1. *Pacific Science*, 69(1), 67-79.

Moreira, E. F., Santos, R. L. D. S., Penna, U. L., Angel-Coca, C., de Oliveira, F. F., & Viana, B. F. (2016). Are pan traps colors complementary to sample community of potential pollinator insects?. *Journal of Insect Conservation*, 20(4), 583-596.

Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos*, 120(3), 321-326.

Ollerton, J. (2017). Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 353-376.

Olynyk, M., Westwood, A. R., & Koper, N. (2021). Effects of natural habitat loss and edge effects on wild bees and pollination services in remnant prairies. *Environmental Entomology*, 50(3), 732-743.

Pauly, A., & Munzinger, J. (2003, January). Contribution à la connaissance des Hymenoptera Apoidea de Nouvelle-Calédonie et de leurs relations avec la flore butinée. In *Annales de la Société entomologique de France* (Vol. 39, No. 2, pp. 153-166). Taylor & Francis Group.

Patrício-Roberto, G. B., & Campos, M. J. (2014). Aspects of landscape and pollinators—what is important to bee conservation?. *Diversity*, 6(1), 158-175.

Plentovich, S., Graham, J. R., Haines, W. P., & King, C. B. (2021). Invasive ants reduce nesting success of an endangered Hawaiian yellow-faced bee, *Hylaeus anthracinus*. *NeoBiota*, 64, 137-154.

Rejas, D. (2008). A PRELIMINARY SURVEY OF APOIDEA (ANTHOPHILA) AND THEIR USE OF FLORAL RESOURCES ON THE ISLAND OF MO'OREA, FRENCH POLYNESIA.

Russell, J. C., & Kueffer, C. (2019). Island biodiversity in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 44, 31-60.

Russo, L. (2016). Positive and negative impacts of non-native bee species around the world. *Insects*, 7(4), 69.

Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological conservation*, 232, 8-27.

Schrader, J., Franzén, M., Sattler, C., Ferderer, P., & Westphal, C. (2018). Woody habitats promote pollinators and complexity of plant–pollinator interactions in homegardens located in rice terraces of the Philippine Cordilleras. *Paddy and Water Environment*, 16(2), 253-263.

Shell, W. A., & Rehan, S. M. (2019). Invasive range expansion of the small carpenter bee, *Ceratina dentipes* (Hymenoptera: Apidae) into Hawaii with implications for native endangered species displacement. *Biological invasions*, 21(4), 1155-1166.

da Silva, C. R., Groom, S. V., Stevens, M. I., & Schwarz, M. P. (2016). Current status of the introduced allodapine bee *Braunsapis puangensis* (Hymenoptera: Apidae) in Fiji. *Austral Entomology*, 55(1), 43-48.

Sinu, P. A., Sibisha, V. C., Reshmi, N., Reshmi, K. S., Jasna, T. V., Aswathi, K., & Megha, P. (2017). Invasive ant (*Anoplolepis gracilipes*) disrupts pollination in pumpkin. *Biological invasions*, 19(9), 2599-2607.

Sircom, J., Arul Jothi, G., & Pinksen, J. (2018). Monitoring bee populations: are eusocial bees attracted to different colours of pan trap than other bees?. *Journal of Insect Conservation*, 22(3), 433-441.

Steffan-Dewenter, I., Potts, S. G., & Packer, L. (2005). Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends in ecology & evolution*, 20(12), 651-652.

Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M. C., & Jordano, P. (2019). Honeybees disrupt the structure and functionality of plant–pollinator networks. *Scientific Reports*, 9(1), 1-11.

van Lexmond, M. B., Bonmatin, J. M., Goulson, D., & Noome, D. A. (2015). Worldwide integrated assessment on systemic pesticides. *Environmental Science and Pollution Research*, 22(1), 1-4.

Varah, A., Jones, H., Smith, J., & Potts, S. G. (2020). Temperate agroforestry systems provide greater pollination service than monoculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 301, 107031.

Vázquez, D. P., Lomáscolo, S. B., Maldonado, M. B., Chacoff, N. P., Dorado, J., Stevani, E. L., & Vitale, N. L. (2012). The strength of plant–pollinator interactions. *Ecology*, 93(4), 719-725.

Vrdoljak, S. M., & Samways, M. J. (2012). Optimising coloured pan traps to survey flower visiting insects. *Journal of Insect Conservation*, 16(3), 345-354.

Wang, M., Lu, X., Ding, S., Ren, J., Bian, Z., & Xu, Z. (2017). Pollinator diversity in different habitats of the agricultural landscape in the middle and lower reaches of the Yellow River based on the three-color pan trap method. *Acta Ecologica Sinica*, 37(3), 148-155