

Photographie 1. Cassissier en début de floraison.
La floraison est étalée, certaines fleurs sont prêtes à polliniser alors que d'autres sont encore en bouton.



La pollinisation du cassis : État des lieux dans un contexte de changements anthropiques

Marie Charlotte ANSTETT¹, Manon LÉON DE TREVERET¹ & Philippe LOUÂPRE¹

Résumé

Les plantes cultivées sont incluses dans l'agroécosystème dont elles dépendent. Les changements anthropiques récents ont modifié et surtout appauvri le compartiment sauvage des agroécosystèmes menant à la raréfaction des services écosystémiques comme la pollinisation. Le cassis est pollinisé au moins partiellement par des insectes. Nous avons montré dans une étude sur 8 sites de Côte-d'Or que l'abondance des insectes pollinisateurs est très faible avec moins de 0,5 pollinisateur par minute d'observation dans les vergers de cassis. Les vergers sont préférentiellement visités par les *Bombus* et dans une moindre mesure par les *Andrènes* et les *Apis*. La comparaison de la pollinisation en 2018 avec des données anciennes montre que si le taux d'avortement des fleurs n'a pas changé, le nombre d'insecte pollinisateur a chuté de 99 % en 38 ans. Des mesures de restauration de la biodiversité dans les agroécosystèmes sont indispensables pour arrêter la chute, puis restaurer la biodiversité des agroécosystèmes et redévelopper les services écosystémiques.

Mots-clés : Agroécologie, service écosystémique, insectes, hyménoptères, *Bombus*.

Blackcurrant pollination : state of the art in a context of anthropic changes

Abstract

Cultivated plants are part of their agroecosystem. Recent anthropic changes modified and decreased the wild compartment of agroecosystems leading to a lowering of ecosystemic services such as pollination. Blackcurrant is pollinated at least partially by insects. In a study on 8 sites in Côte-d'Or, Burgundy, France we showed that pollinator density is lower than 0.5 pollinators per minute of observation in blackcurrant orchards. Blackcurrant are preferentially visited by *Bombus* sp. and to a lesser extent by *Andrena* and *Apis* sp. Comparison of pollinator abundance between 2018 data and data from ancient publications show that even if the floral abortion rate did not vary significantly, the number of insect pollinators decreased by 99% in 38 years. Measures to restore biodiversity in agroecosystems are essential to stop the fall, then restore agroecosystem biodiversity and redevelop ecosystem services to crops.

Key words : Agroecology, ecosystem services, insect, hymenoptera, *Bombus*.

¹ Biogéosciences, UMR 6282 CNRS, Université Bourgogne Franche-Comté - 6 Boulevard Gabriel - 21000 Dijon, France - marie-charlotte.anstett@u-bourgogne.fr

Introduction

Depuis le début de la révolution industrielle, l'emprise de l'homme sur le milieu naturel a augmenté de façon spectaculaire, menant à des effets au niveau de la planète (IPCC, 2014). Dès les années 90, les chercheurs prédisaient des changements climatiques qui sont maintenant perceptibles par tout un chacun, en milieu naturel comme en milieu anthropisé. S'y ajoutent d'autres changements anthropiques : la destruction des habitats, les invasions d'espèces exotiques, les pollutions, l'emprise des populations humaines et la surexploitation généralisée des ressources naturelles. Cette exploitation des ressources naturelles par l'homme est telle, que le renouvellement des ressources ne se fait plus à un taux suffisant pour assurer la persistance des populations naturelles dans leur environnement, et qu'une rupture d'équilibre menace. Les activités humaines perturbent durablement le fonctionnement des écosystèmes, qu'ils soient naturels, ou anthropisés. Les agro écosystèmes sont les écosystèmes modifiés par l'homme pour favoriser les rendements d'un petit nombre d'espèces cultivées au détriment des espèces sauvages. Ils ont une diversité spécifique particulièrement basse et sont particulièrement impactés par les modifications importantes des pratiques agricoles ayant eu lieu ces dernières décennies, notamment l'utilisation démesurée des insecticides et des autres pesticides. Même si la biodiversité locale de ces systèmes est relativement faible, la Surface Agricole

Utile (SAU) française occupe plus de la moitié du territoire national et les agroécosystèmes forment donc une part importante de la biodiversité totale. Ces systèmes fortement anthropisés nous servent de modèle d'étude pour mieux comprendre l'influence des perturbations anthropiques sur le fonctionnement des écosystèmes.

Des études récentes documentent un déclin généralisé des populations d'insectes dans le monde entier, avec près de 40 % des espèces menacées d'extinction (SÁNCHEZ-BAYO & WYCKHUIS, 2019). En Allemagne, les zones naturelles ont perdu plus de 75 % de leur biomasse en insectes ces 27 dernières années (HALLMANN *et al.*, 2017). Ce déclin généralisé des insectes se répercute sur beaucoup de cultures qui souffrent actuellement de la trop faible densité, voire de l'absence de pollinisateurs. On estime que 90 % des espèces cultivées bénéficient d'une pollinisation animale (KLEIN *et al.*, 2018). Les abeilles domestiques sont des pollinisateurs bien connus et très visibles, mais les abeilles sauvages ont un rôle de pollinisateur quasiment aussi important (PFIFFNER & MÜLLER, 2007) ; enfin les autres insectes effectuent environ 39 % de la pollinisation des cultures au niveau mondial (RADER *et al.*, 2016). Aujourd'hui les rendements de nombreuses cultures, comme par exemple le colza, les arbres fruitiers (pommiers, cerisiers...), les tomates, souffrent déjà du manque de pollinisateurs naturels. Pour pallier ce manque, les apiculteurs organisent des transhumances de ruches d'abeilles domestiques, et de nouvelles espèces de pollinisateurs sont domestiquées comme les osmies ou les bourdons. Ces services de pollinisations sont bien sûr payants et l'on observe aujourd'hui le remplacement d'un service écosystémique fourni par des populations naturelles, qui est un bien commun et public de l'humanité, par un bien privé. En France, le plan national d'actions « France terre de pollinisateurs » pour la préservation des abeilles et des insectes pollinisateurs sauvages vise à remédier cette perte de services écosystémiques (OPIE, 2018).

La fonction pollinisatrice de l'entomofaune auxiliaire des cultures est souvent mal connue et uniquement basée sur la prédiction de l'identité du pollinisateur en fonction d'un ensemble de traits morphologiques de la fleur appelé syndrome de pollinisation (ROSAS-GUERRERO *et al.*, 2014). La fleur est l'organe de la plante qui a été sélectionné pour permettre la dispersion du pollen et la fécondation des ovules soit par du pollen de la même plante (auto-fécondation) soit par le pollen d'une autre plante (allo-fécondation). Dans les deux cas, la dispersion du pollen peut se faire par le vent (anémophilie), ou par l'intermédiaire d'animaux. La pollinisation entomophile est la plus répandue et en particulier la pollinisation par les hyménoptères (entre autres, les abeilles et les bourdons), les diptères (LARSON *et al.*, 2001), ou les charançons (ANSTETT, 1999). Néanmoins certaines plantes sont pollinisées par des oiseaux (BOEHM *et al.*, 2018), des chauves-souris (FLEMING & MÜCHHALA, 2008) ou même des lézards (HANSEN *et al.*, 2006) montrant la diversité des interactions de pollinisation.

Les plantes doivent d'abord attirer le pollinisateur en émettant différents signaux généralement visuels (taille, forme, couleur de la fleur dans le spectre visible ou dans les ultraviolets) ou olfactifs (parfums). Ensuite, la plupart des fleurs offrent une ressource aux pollinisateurs, le plus souvent sous forme de nectar et/ou de pollen, mais parfois aussi sous forme d'huile (NEFF & SIMPSON, 2017) ou de site de reproduction (DUFAY & ANSTETT, 2003). Chez certaines espèces, les fleurs d'un sexe offrent moins ou pas de récompense, on parle alors de pollinisation par déception (WILLSON & ÅGREN, 1989) avec à l'extrême certaines espèces de



Photographie 2. Femelle d'*Andrena fulva* visitant une fleur de cassis. On peut noter que pour boire le nectar l'abeille entre quasiment toute sa tête dans la fleur.



Photographie 3. *Bombus* sp. visitant une fleur de cassis.



Photographie 4. *Bombus lapidarius* visitant une inflorescence de cassis.

plantes qui dupent leurs visiteurs et n'offrent aucune récompense (GASKETT *et al.*, 2008). De façon générale, les récompenses offertes favorisent la fidélité de l'insecte à l'ensemble des caractéristiques d'un type de fleur, et augmentent la probabilité que le pollinisateur ayant visité une fleur recherche une fleur de la même espèce et puisse y transporter le pollen spécifique. Enfin, pour que la pollinisation ait lieu, il faut de plus que le pollen se dépose sur le corps de l'insecte par un contact anthère/ corps puis soit ensuite déposé par un contact corps/ stigma sur une fleur de la même espèce. Le pollen collecté par les abeilles dans des structures spécialisées (e.g. corbeilles à pollen) n'est généralement pas disponible pour la fécondation. C'est en général le pollen qui est déposé sur la tête, le ventre ou les pattes avant qui pourra être déposé sur les stigmates des fleurs visitées ultérieurement. Certains insectes visitent les fleurs, récoltent les récompenses (pollen et/ ou nectars) mais ne participent pas ou peu au transfert effectif de pollen. Par exemple des insectes à proboscis long vont pouvoir boire le nectar sans entrer en contact avec les anthères ni avec le stigma et donc sans polliniser. À l'extrême des insectes visiteurs dérobent le nectar en perçant la corolle des fleurs, sans mettre la tête dans la fleur et récoltent la récompense sans assurer le service de pollinisation (IRWIN *et al.*, 2010). Tous les visiteurs floraux ne sont donc pas de bons pollinisateurs. De plus, le comportement du ou des espèces pollinisatrices va aussi grandement influencer la qualité de la pollinisation en fonction du nombre de fleurs visitées, des distances de dispersion ou de la fidélité à la plante.

Le cassis est une plante récemment domestiquée. Ses propriétés pharmaceutiques sont décrites dès le XII^e siècle dans les écrits d'Hildegarde de Bingen (GOPALAN *et al.*, 2012) et pendant longtemps le cassis était cultivé uniquement à petite échelle dans les jardins, ses feuilles et ses baies étant utilisées dans des préparations médicinales (GUENIN, 2003). La culture du cassis pour ses fruits s'est développée au milieu du XIX^e siècle, suite à l'invention et à la diffusion de la crème de cassis par Denis Lagoutte (GUENIN, 2003). Le cassis était cultivé alors en grand jardin ou en complant de vigne, fournissant aux agriculteurs Bourguignons une culture de repli au moment de la crise phylloxérique (GADILLE, 1969). La mécanisation de la récolte du cassis dans les années 70 permet l'exploitation de parcelles plus grandes telles que nous les connaissons aujourd'hui. Le cassis est aussi cultivé selon un autre itinéraire technique pour produire des bourgeons odorants utilisés en parfumerie (GUENIN, 2003).

Le cassis a toujours été une culture délicate, à la reproduction difficile, montrant de grandes variations de rendement (POUVREAU, 1984). Cependant, les faibles rendements observés ces dix dernières années en Bourgogne pourraient avoir d'autres causes : modifications du climat, perte de diversité génétique, invasion de pathogènes, perte d'auxiliaires des cultures et en particulier des pollinisateurs.

Les variétés de cassis auto incompatibles sont historiquement cultivées avec une variété donneuse de pollen associée (par exemple, le Noir de Bourgogne, est complanté avec le Royal de Naples comme donneur de pollen), afin d'assurer une bonne fécondation et une bonne production de fruits, en quantité comme en qualité. D'autres variétés de cassis sont dites auto-compatibles, puisqu'elles peuvent plus facilement s'autoféconder, mais pour toutes les variétés, une pollinisation croisée avec du pollen d'une autre variété, donne généralement plus de graines par fruit et des fruits plus gros (POUVREAU, 1984).

Chaque fleur de cassis renferme plus d'une centaine d'ovules. La moitié de ces ovules doit être fécondée pour éviter la chute des jeunes fruits ; de plus la taille du fruit augmente avec le nombre de graines (GRÉGOIRE *et al.*, 1982). Une bonne production de fruits nécessite donc une quantité conséquente de pollen (préférentiellement de l'allo pollen) déposé sur les stigmates des fleurs. À défaut, le taux de coulure ou d'avortement des jeunes fruits est souvent très important (KIKAS *et al.*, 2011) et une mauvaise pollinisation est souvent invoquée pour expliquer les années à rendement médiocre du cassis (DENISOW, 1997).

Cette étude se concentre sur la variété de cassis Noir de Bourgogne et son donneur de pollen le Royal de Naples qui représentent le couple cultivé le plus sensible aux variations de rendements. Nous avons comparé dans un premier temps la phénologie florale des deux variétés, puis nous avons quantifié l'abondance des pollinisateurs dans les parcelles de cassis. Enfin, nous avons comparé l'évolution du taux d'avortement de fleurs et de l'abondance des pollinisateurs en intégrant à notre étude des données issues d'observations antérieures.

Matériel et méthode

Phénologie florale

Le suivi phénologique habituel du cassis décrit la phénologie moyenne au niveau de la grappe (Chambre d'Agriculture de Côte-d'Or & DRAF-SRPV-Bourgogne, 2003). Ici, nous avons réalisé un suivi individuel des fleurs d'une variété dite auto incompatible, le Noir de Bourgogne et d'une variété dite auto compatible, le Royal de Naples. Huit plantes de chaque variété ont été aléatoirement sélectionnées dans une parcelle située à Bretenières (Côte-d'Or, France), avec 3 grappes de fleurs marquées et suivies pour 3 branches par plante, soit un total de 72 grappes par variété et de 1427 fleurs au total. Le stade phénologique de chaque fleur a été relevé les 19 et 24 avril et le 2 mai 2018. Les stades suivants ont été distingués : fleur en bouton, fleur ouverte, fleur ouverte et style brun qui correspond à une fleur pollinisée ou passée et fleur nouée avec un début de développement de l'ovaire. À partir de ces données, nous avons déterminé la probabilité pour une fleur ouverte de rester ouverte à la date suivante en fonction de sa variété en utilisant un test du χ^2 .



Photographie 5. Verger de Cassis *Ribes nigrum* en Côte-d'Or.



Photographie 6. Peu après la floraison, les jeunes fruits se développent à la base de la fleur. On observe les pétales séchés au-dessus du renflement vert. Les fleurs non pollinisées sont desséchées.

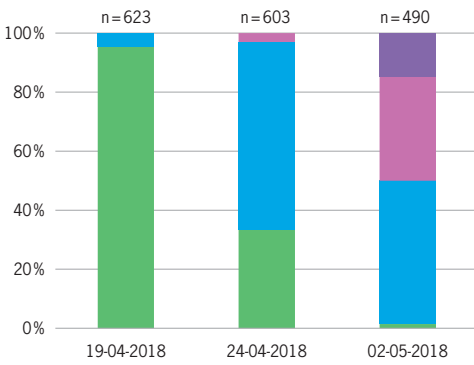
Abondance et identité des pollinisateurs

Pour déterminer l'identité et l'abondance des insectes visitant les plantations de cassis de Côte-d'Or, nous avons choisi 8 parcelles de cassis en Côte-d'Or (LÉON DE TREVERRET, 2018) caractérisées par des régimes d'exploitations variés et des situations paysagères différentes (proche de zones naturelles ou au milieu de grandes cultures). Chaque parcelle a été échantillonnée 3 jours différents entre 10h et 17h30, en choisissant uniquement des journées propices à une forte activité de pollinisateurs, à savoir des journées ensoleillées, peu ou pas ventées et avec une température d'au moins 13 °C. À chaque visite, 20 transects ont été réalisés, 10 dans les zones bien fleuries aux alentours pour déterminer l'environnement biotique de la parcelle, et 10 autres au milieu ou en bordure de parcelle. Chaque transect a été réalisé en parcourant 25 m d'un pas lent pendant une minute, tout en notant le genre de chaque hyménoptère rencontré (adapté d'après HERRERA, 1989). Compte tenu du très faible nombre d'insectes observés, ils n'ont pas été capturés pour identification, la détermination visuelle se limitant au genre. Le nombre total d'insectes, le nombre de bourdons, le nombre d'Apis et le nombre d'andrénes ont été analysés par un modèle linéaire généralisé mixte (Package lmer R) en modèle poissonien (ou log-linéaire), avec l'effet parcelle et l'effet jour considérés comme aléatoires. Les effets fixes (localisation, culture bio ou conventionnelle, proximité de milieu naturel, heure) et leurs interactions ont été ajoutés au modèle par sélection ascendante avec comme critère la minimisation du critère d'Akaiké. Les différents niveaux de la variable localisation (alentours, bord et milieu de parcelles) ont été testés par des tests de Tukey avec une correction de Holm Bonferroni pour comparaison multiple.

Comparaison avec des données anciennes

Nous avons relevé dans la littérature récente et ancienne les données disponibles sur les taux de coulure (ou d'avortement) des fleurs et l'abondance de pollinisateurs du Noir de Bourgogne en Côte-d'Or. Il s'agissait de rapports de travail issus de l'ancienne équipe « petits fruits » de l'INRA de Dijon (HEMMERLE & LEJAILLE, 1980 ; GRÉGOIRE *et al.*, 1982 ; GRÉGOIRE, 1984 ; Chambre d'Agriculture de Côte-d'Or, 1981 ; INRA, 1981 ; POUVREAU,

a) Noir de Bourgogne



b) Royal de Naples

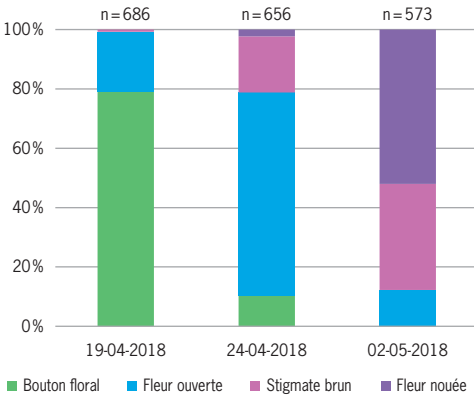


Figure 1. Phénologie florale. Variation de la proportion des différents stades floraux au cours du temps pour a) le Noir de Bourgogne et b) le Royal de Naples

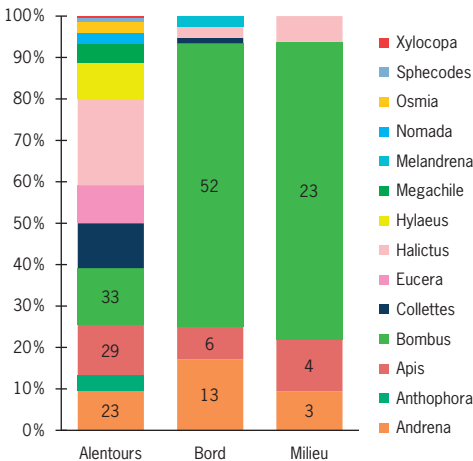


Figure 2. Composition générique des populations d'hyménoptères visitant les fleurs dans les parcelles de cassis et aux alentours. Les nombres dans les histogrammes donnent l'effectif observé pour les principaux genres. Au total on a compté 240 insectes dans les alentours fleuris des parcelles de cassis (soit 1,14 insecte par minute), 76 dans les bords de parcelle (soit 0,5 insecte min⁻¹), et seulement 32 insectes au milieu des parcelles (soit 0,35 insectes min⁻¹).

1984) et d'un rapport de Master récent (LÉON DE TREVERRET, 2018). Les anciens travaux ont été initiés vers 1979 alors que les producteurs de cassis se plaignaient déjà (!) de taux de coulure importants et de mauvaise pollinisation. Pour permettre une bonne comparaison, les données de comptage de 1979 à 1981 ont été ramenées à l'unité utilisée en 1993 et 2018, à savoir un nombre d'insectes comptés pour 100 m de transect.

Résultats

Phénologie florale

Le 19 avril, les premières fleurs de Noir de Bourgogne ont commencé à s'ouvrir alors que 20 % des fleurs de Royal de Naples étaient déjà ouvertes. Cette précocité de floraison du Royal de Naples est également observée aux deux autres dates (figure 1). Le 24 avril, seules 10 % des fleurs de Royal de Naples ne s'étaient pas encore ouvertes alors que plus d'un tiers des fleurs de Noir de Bourgogne étaient encore en bouton. Cette tendance s'est amplifiée dans le temps puisque le 2 mars, seules 12 % des fleurs de Royal de Naples étaient encore ouvertes alors que 50 % des fleurs de Noir de Bourgogne attendaient toujours d'être pollinisées. Le suivi individuel des fleurs nous a permis de comparer la probabilité pour une fleur ouverte de rester ouverte à la date suivante ou de poursuivre son développement, en fonction de la variété de cassis considérée. Les fleurs de Noir de Bourgogne sont restées ouvertes plus longtemps que les fleurs de Royal de Naples, entre le 19 et le 24 avril ($\chi^2 = 4,58$, $df = 1$, $p = 0,03$) et entre le 24 avril et le 2 mai ($\chi^2 = 71,7$, $df = 1$, $p < 10^{-6}$).

Abondance et identité des pollinisateurs

Nous avons réalisé un total de 450 transects (210 transects aux alentours, 150 en bord de parcelle et 90 au milieu) représentant 7 h 30 d'observation. Nous avons compté un total de 348 hyménoptères visitant des fleurs : 240 insectes dans les alentours (zones naturelles fleuries autour des vergers de cassis), soit 1,14 visiteur par mn d'observation dans les alentours ; 76 visiteurs soit 0,5 insecte min⁻¹ en bord de parcelle et seulement 32 visiteurs soit 0,35 insecte min⁻¹ en milieu de parcelle. Les alentours de parcelle abritaient 13 morphotypes associés à un genre (figure 2) ; les insectes n'ayant pas été sacrifiés pour identification formelle, les identifications doivent être prises avec la prudence qu'il se doit. Par contre, dans les parcelles de Cassis (bord et milieu), les bourdons, abeilles domestiques et Androne représentaient plus de 90 % des visiteurs observés et les autres genres ne sont représentés que par un ou deux individus (figure 2).

La localisation de la parcelle a influencé l'abondance totale des hyménoptères pollinisateurs, celle-ci augmentant avec la présence de milieu naturel adjacent à la parcelle, et diminuant avec le vent et en fin de journée (tableau I). Plus spécifiquement, le nombre de bourdons dépendait aussi de la localisation, diminue avec le vent et même si l'effet de la température est significatif, son coefficient multiplicateur est très proche de 1 et l'impact de cet effet reste marginal quantitativement (tableau I).

Tableau I. Modèles log-linéaires expliquant l'abondance d'insectes le nombre de bourdons et le nombre d'Apis. Les effets sont multiplicatifs, lorsque l'exponentielle de l'estimation est =1 l'effet est nul ; >1 le nombre d'insectes augmente avec le paramètre, <1 diminue avec le paramètre. Les effets significatif à 1 % sont soulignés en gras.

Variable dépendante	Effets	Exp(estimation)	Estimation	Std. Error	z value	Pr(> z)
Abondance totale	(Intercept)	3,211	1,166	0,441	2,644	8 10-3
	rangbord	0,436	-0,830	0,134	-6,196	<10-4
	rangmilieu	0,305	-1,187	0,189	-6,270	<10-4
	milieu naturel	1,590	0,464	0,251	1,850	0,06
	heure	0,911	-0,093	0,027	-3,415	6 10-4
	vent	0,764	-0,270	0,150	-1,792	0,07
Bourdons	(Intercept)	0,599	-0,513	0,615	-0,834	n.s.
	rangbord	2,249	0,810	0,224	3,620	2 <10-4
	rangmilieu	1,615	0,479	0,272	1,763	0,07
	vent	0,109	-2,218	1,021	-2,171	0,03
	temperature	0,937	-0,065	0,028	-2,323	0,02
Apis	(Intercept)	0,196	-1,631	0,416	-3,918	<10-4
	rangbord	0,290	-1,237	0,445	-2,782	0,005
	rangmilieu	0,315	-1,156	0,525	-2,200	0,03
	vent	0,448	-0,803	0,333	-2,411	0,01

Le nombre d'abeilles mellifères dépend aussi de la localisation et diminue avec le vent. Si l'effet de la localisation est significatif pour l'ensemble des insectes, les bourdons et les abeilles, le sens de la variation n'est pas le même pour ces 3 catégories d'insectes. Les hyménoptères (tous genres confondus) étaient significativement beaucoup plus nombreux aux alentours des parcelles, et légèrement moins nombreux au milieu qu'en bord de parcelle (figure 3). Chez les Apis et les Bombus, on a pu observer la tendance inverse : ils sont plus nombreux en milieu de parcelle et moins abondants dans les alentours de parcelles (figure 3). Ce trait est quantitativement plus fort chez les Bombus montrant l'attractivité des champs de cassis pour ce genre. La diversité et l'abondance des pollinisateurs étaient donc globalement plus faibles dans les parcelles de cassis à l'exception des bourdons et (dans une moindre mesure) des abeilles qui fréquentent préférentiellement les parcelles de cassis plutôt que les zones fleuries aux alentours.

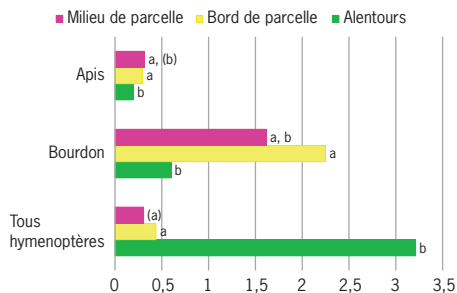


Figure 3. Répartition spatiale des principaux visiteurs floraux. Comparaison de l'effet (multiplicatif) de la localisation dans les modèles log linéaires sur le nombre d'Apis, de Bourdon et sur l'ensemble des hyménoptères comptés dans les vergers de cassis. Des lettres différentes indiquent une différence significative à 1%, les parenthèses une différence significative à 5% pour des tests post hoc de Tukey avec une correction de Holm-Bonferroni.

Comparaison avec des données anciennes

Dans les documents retrouvés, le taux de coulure et l'abondance des pollinisateurs ont été déterminés en 1979, 1980, 1981, puis en 1993 et en 2018 pour le site de Concoeur (Côte-d'Or), et seulement en 1993 et 2018 pour le site de Dijon. Globalement, le taux de coulure observé en pollinisation naturelle variait de 28 à 68 % (figure 4), avec une importante variabilité intra-site, notamment sur le site de Concoeur. Par contre ce taux de coulure ne semblait pas varier avec le temps : les valeurs observées en 2018

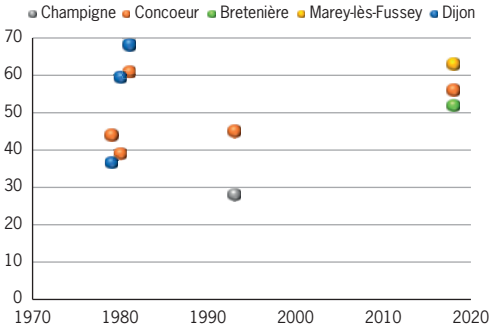


Figure 4. Taux d'avortement des fleurs de cassis de la variété Noir de Bourgogne depuis 1979. Chaque couleur représente une localisation. Les taux d'avortement observés en 2018 sont dans la gamme de ceux observés par le passé.

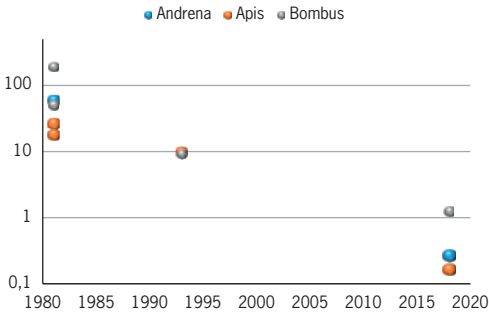


Figure 5. Nombre d'insectes pollinisateurs pour 100m de transect depuis 1981. Chaque couleur représente un des 3 principaux genres de visiteurs floraux du cassis. L'échelle logarithmique permet d'observer une diminution d'ordre 100 entre 1981 et 2018 pour les 3 genres.

(considérée comme une année plutôt bonne par les producteurs) sont comprises dans la gamme de valeur observée entre 1979 et 1981, montrant une absence de différence supportée par un test de moyenne Bayésien, (KRUSCHKE, 2013) ne mettant en évidence aucune différence crédible entre le taux de coulure des années 80 et 2018 (différence moyenne = -7,2, probabilité d'une différence négative = 0,70, probabilité d'une différence positive = 0,30).

Depuis 1979, le nombre de *Bombus*, d'*Apis* et d'*Andrènes* ont été divisé par un facteur proche de 100 (figure 5). Compte tenu de la faible taille des échantillons, nous avons appliqué une méthode bayésienne (KRUSCHKE, 2015) pour estimer la moyenne et l'intervalle de crédibilité des abondances observées. Dans les années 1980, le nombre moyen d'insectes observés estimé pour un transect de 100 m est de 68,71 Intervalle de Crédibilité_{95%} = [61,72 ; 76,29], alors qu'en 2018, le nombre moyen d'insectes était toujours inférieur à 1.

Discussion

Nos résultats montrent que le Royal de Naples est légèrement plus précoce que le Noir de Bourgogne en début de floraison. Les fleurs de Noir de Bourgognes restent ouvertes plus longtemps ce qui augmente le décalage apparent en fin de floraison. Nous avons aussi montré que les *Bombus* sont les visiteurs les plus abondants des fleurs de cassis, avec comme seuls co-pollinisateurs les *Andrènes* et les *Apis*. Si le taux d'avortement des fleurs ne semble pas avoir varié depuis les

années 80, le nombre de pollinisateurs dans les parcelles de cassis de Côte-d'Or a par contre diminué d'un facteur proche de 100, démontrant ainsi la fragilité de cette pollinisation partiellement entomophile.

La phénologie

Les fleurs de Noir de Bourgogne restent ouvertes plus longtemps que celles du Royal de Naples. Pour une plante, maintenir ses fleurs ouvertes représente un coût, par exemple en eau ou en sucre (PRIMACK, 1985), qui n'est plus justifié une fois le pollen enlevé et la fleur pollinisée (ASHMAN & SCHOEN, 1994 ; CHARNOV, 1996). Chez de nombreuses espèces de plantes, c'est la pollinisation qui déclenche la fanaison de la fleur (KHADARI *et al.*, 1995 ; SPIGLER, 2017). Chez certaines espèces au système de reproduction mixte (avec auto et allo fécondation), une grande variété de mécanismes sont impliqués pour optimiser le taux d'autofécondation selon les conditions environnementales (DOMINGOS-MELO *et al.*, 2018). Chez beaucoup d'espèces, les fleurs âgées non pollinisées s'autofécondent (MARSHALL *et al.*, 2010). Les variétés de cassis sont décrites comme allo ou auto fécondes, mais elles réalisent en fait un mélange de ces deux types de reproduction. La capacité à l'autofécondation repose sur deux caractéristiques : i) la capacité de déposer de l'auto pollen sur les stigmates (avec ou sans l'aide d'un insecte ou du vent) et ii) la possibilité de germination et de fécondation par de l'auto pollen. Néanmoins, une étude de 8 cultivars de cassis dits auto-féconds montre que tous produisent plus de fruits et des fruits plus gros et avec plus de graines en allo pollinisation (DENISOW, 2003). Les cultivars de cassis capables de s'autoféconder sans l'aide d'insectes connaissent aussi un taux d'avortement plus faible lorsqu'on ajoute de l'allo-pollen (KIKAS *et al.*, 2011) suggérant une qualité insuffisante de l'auto pollen.

Il semble donc probable que la plus longue durée d'ouverture des fleurs de Noir de Bourgogne soit due au fait que, dans un environnement pauvre en pollinisateurs, les fleurs de cette variété peu autoféconde « attendent » les pollinisateurs, alors que le royal de Naples, s'autoféconde davantage, et termine plus rapidement sa floraison. Le décalage de phénologie observé entre les deux variétés en début de floraison est amplifié par une durée de réceptivité florale plus longue chez le Noir de Bourgogne. Le Royal de Naples fonctionne bien comme un donneur de pollen pour le Noir de Bourgogne mais sa qualité pour fournir du pollen à la variété cible Noir de Bourgogne serait encore meilleure dans un environnement riche en pollinisateurs. Même si le taux de coulure observé en 2018 ne diffère pas de celui observé dans les années 80 une mauvaise pollinisation peut aussi s'exprimer par des fruits plus petits, avec moins de graines et potentiellement moins sucrés.

Les pollinisateurs

Dans l'ensemble, nous avons trouvé une richesse et une abondance en insectes pollinisateurs très faibles dans les parcelles de cassis (moins d'un insecte observé par minute d'observation) bien que nos observations aient été effectuées dans des conditions optimales (période de pleine floraison, observation sous une météo clémente, ensoleillée et sans vent). Dans les alentours des parcelles, choisies pour leur richesse en fleurs sauvages, on a pu par contre observer une quinzaine de genres d'abeilles et de bourdons. Cette diversité de l'entomofaune chute donc, dès que l'on pénètre dans les parcelles de cassis où l'on n'observe plus qu'une majorité de bourdons, et quelques *Andrènes* et *Apis*. Une étude des pollinisateurs de cassis au Royaume Uni montre aussi une faible présence des *Apis*, et une majorité d'abeilles solitaires comme pollinisateurs principaux et des bourdons en pollinisateurs secondaires (FOUNTAIN & HOPSON, 2013). Les *Apis* visitent les fleurs de cassis et sont capables de les polliniser mais aucune étude scientifique ne les présente comme pollinisateur principal. Les bourdons et les abeilles sauvages sont toujours cités comme pollinisateurs principaux du cassis (POUVREAU, 1984 ; GRÉGOIRE, 1984 ; FOUNTAIN & HOPSON, 2013 ; FLISZKIEWICZ *et al.*, 2011), le rôle de chacun dépendant de leur abondance.

Les bourdons, très généralistes et se déplaçant sur de longues distances, semblent avoir une meilleure résistance aux changements anthropiques que les abeilles sauvages, ce qui pourrait expliquer que nous ayons trouvé peu d'*Andrènes* dans les parcelles de cassis étudiées en Côte-d'Or. Les capacités de l'entomofaune à se maintenir dans un agroécosystème dépendent notamment de la capacité de chaque espèce d'insectes à trouver des sites de nidifications et à surmonter les périodes hors-floraison où aucune ressource alimentaire n'est fournie par les plantes cultivées. Historiquement les insectes trouvaient ces ressources dans les haies, pourtours de cultures et bords de chemins laissés sauvages, mais ces milieux ont le plus souvent été détruits et les zones de refuge manquent aux pollinisateurs. En dehors de leur courte période de floraison, les vergers de cassis offrent peu de ressources aux insectes pollinisateurs. Cet effet est d'autant plus accentué par une diversité floristique relativement faible entre les rangs de cassis (espèces adventices). C'est la raison pour laquelle nous n'avons repéré aucun nid de bourdon ou d'*Andrène* dans les parcelles et très rarement des colonies d'abeilles des sables aux abords des parcelles. Il est probable que les nids de pollinisateurs se situent en dehors des parcelles et que seuls les insectes capables de voler sur de longues distances sont capables d'aller jusqu'au milieu des vergers de cassis.

Les bourdons sont de gros insectes à grande distances de vol (2-3 km) qui sont actifs à basse température (dès 11-12 °C). En milieu naturel, les jeunes reines ayant hiverné émergent et fondent un nid. Ce nid produit d'abord des ouvrières puis, plusieurs semaines plus tard des individus sexués (MATECHOU *et al.*, 2018). Le comportement de butinage diffère selon la caste des bourdons : les mâles se nourrissent d'un peu de nectar, alors que la reine fondant son nid et les ouvrières doivent remplir leurs besoins énergétiques et amener en plus des ressources pour les larves ; elles tendent à consommer plus de nectar et à récolter aussi plus de pollen. Les femelles bourdon visitent donc plus de fleurs et sont potentiellement de meilleurs pollinisateurs que les mâles (JENNERSTEN *et al.*, 1991 ; MICHENER, 2000). Cependant, les mâles émergeant après les ouvrières, ils peuvent avoir un rôle important pour la pollinisation tardive des plantes (OGILVIE & THOMPSON, 2015) et donc représenter des auxiliaires de pollinisation intéressants pour

des plantes à floraisons tardives ou étalées dans le temps. Ces plantes à floraison tardive fourniront de plus la nourriture pour les reines nouvellement produites qui devront passer l'hiver avant de fonder leur nid.

Des essais ont été réalisés pour étudier la pollinisation du cassis par des bourdons mâles issus de ruches artificielles (FLISZKIEWICZ *et al.*, 2011). Les mâles de *Bombus terrestris* et d'*Osmia rufa* pollinisent avec succès le cassis sous manchon. Leur comportement de pollinisateur des fleurs de cassis en champs est encore incertaine, notamment leur fidélité aux fleurs de cassis (FLISZKIEWICZ *et al.*, 2011). Par ailleurs, l'utilisation d'auxiliaires de pollinisation peut affecter l'entomofaune locale. Par exemple, les abeilles domestiques dont les ruches sont introduites artificiellement peuvent entrer en compétition avec les abeilles sauvages et les bourdons et affecter les capacités des espèces locales à se maintenir dans l'environnement (HENRY & RODET, 2018). Il est donc nécessaire de vérifier si l'ajout de ruches de bourdons n'engendre pas une compétition délétère avec les pollinisateurs locaux.

Nous avons observé une diminution d'un facteur proche de 100 des populations de pollinisateurs de cassis. Même si nos résultats sont à prendre avec précaution vu le petit nombre de données et la possible différence de méthodes utilisées durant les 40 dernières années, ce chiffre est compatible avec les autres chiffres disponibles sur la disparition des insectes en milieu naturel (HALLMANN *et al.*, 2017) et dans les cultures. Les causes de disparition des insectes sont multiples. D'abord l'utilisation des pesticides et en particulier des néonicotinoïdes (HENRY *et al.*, 2012). Ensuite les modifications du paysage avec par exemple la disparition des zones semi naturelles (BRETAGNOLLE & GABA, 2015) et l'emprise de zones de monocultures qui entraîne entre autres une mauvaise alimentation des abeilles (HENRY *et al.*, 2016), sans oublier, aussi et déjà, les changements climatiques qui modifient les aires de distribution (PARMESAN & HANLEY, 2015) et désynchronisent les cycles de vie des plantes et des insectes (SCHENK *et al.*, 2018).

Conclusion

L'agroécosystème du cassis représente un exemple typique des conséquences de l'intensification des cultures sur les services écosystémiques. On peut s'attendre à ce que le changement climatique empire encore la disparition des pollinisateurs, en affectant directement certaines espèces ou en provoquant de mauvaises synchronies entre la phénologie des espèces ou des modifications d'aires de distribution. Une analyse de 110 ans de données a montré que l'aire de distribution des bourdons diminue au sud mais ne remonte pas au Nord, en Europe comme aux Amériques (KERR *et al.*, 2015). Au Brésil, des projections montrent qu'à la fin du siècle, plus de 50 % des régions plantées aujourd'hui en tomates ne bénéficieront plus des pollinisateurs actuels (ELIAS *et al.*, 2017). Les modifications du climat vont probablement augmenter les pestes agricoles (DEUTSCH *et al.*, 2018) et par conséquent les coûts aux cultures, en termes d'intrants ou de pertes de rendements.

Différentes mesures sont habituellement proposées pour restaurer les services écosystémiques de pollinisation. Il s'agit classiquement de ré-offrir un environnement végétal propice (haies, bandes enherbées...) offrant le gîte et le couvert aux pollinisateurs (MENZ *et al.*, 2011), tout en réduisant les pesticides dont l'effet sur les services écosystémiques sont connus depuis longtemps et perdurent malgré certains efforts de limitation des toxicités (GEIGER *et al.*, 2010). Ces mesures locales permettent de restaurer la biodiversité de certaines espèces même si les vertébrés ont besoin d'une échelle spatiale plus grande (GONTHIER *et al.*, 2014). Localement, une restauration bien menée d'espèces végétales peut favoriser la restauration du fonctionnement du réseau de pollinisateurs, avec plus de généralistes, de redondance et donc de résilience ; ce réseau de pollinisateurs permettant en retour une meilleure production de graines (KAISER-BUNBURY *et al.*, 2017). Cependant, les mesures agroécologiques doivent aussi intégrer une échelle plus globale au niveau du paysage, afin de considérer la diversification des cultures et la structure des paysages agricoles qui, mise en œuvre de concert avec la réduction des intrants conventionnels, permet de meilleurs rendements, plus stables ainsi que l'augmentation des services écosystémiques (ISBELL *et al.*, 2017). L'ajout de légumineuses (qui ont des fleurs nectarifères contrairement aux céréales), comme culture principale ou en inter récolte, permet une bonne alimentation des pollinisateurs sur une grande durée (BEDOUSSAC *et*

al., 2015) tout en apportant une quantité non négligeable d'azote naturel. L'assolement agricole a donc un effet important sur les services écosystémiques et les rendements (PAYEN & RICHARD, 1851).

Remerciements

Les auteurs remercient les producteurs de cassis qui nous ont fait partager leur savoir sur la culture du cassis aujourd'hui et hier et nous ont permis de travailler sur leurs parcelles. Nous remercions en particulier Olivier LENOIR, la famille OLIVIER de la ferme des fruits rouges, et Paul SIMON chez qui cette étude a été réalisée. Nous remercions Fabrice ECALLE de la chambre d'agriculture de la Côte-d'Or pour avoir partagé ses connaissances techniques sur le cassis ; et Ruddy KUZMIN pour son aide sur le terrain. Christian Olivier a gentiment extrait de ses archives les précieux documents des années 80 auxquels nous n'aurions pas eu accès sans son aide. Cette étude a pris naissance grâce à l'impulsion de l'association des acteurs du cassis, elle a été financée par le Fonds Européen Agricole pour le Développement Rural et la Région Bourgogne- Franche-Comté (FEADER RBOU160118CR0260011 « Pérennité et développement de la filière cassis en Bourgogne »).

Bibliographie

- ANSTETT M.C. 1999. An experimental study of the interaction between the dwarf palm (*Chamaerops humilis*) and its floral visitor *Dereolomus chamaeropsis* throughout the life cycle of the weevil. *Acta Oecologica* 20(5): 551-558.
- BEDOUSSAC L., JOURNET E.-P., HAUGGAARD-NIELSEN H., NAUDIN C., CORRE-HELLOU G., JENSEN E.S., PRIEUR L. & JUSTES E. 2015. Ecological principles underlying the increase of productivity achieved by cereal-grain legume intercrops in organic farming. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 35(3): 911-935.
- BOEHM M., SCHOLER M., KENNEDY J., HEAVYSIDE J., DAZA A., GUEVARA-APAZA D. & JANKOWSKI J. 2018. The Manú Gradient as a study system for bird pollination. *Biodiversity Data Journal* 6, e22241.
- BRETAGNOLLE V. & GABA S. 2015. Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development* 35(3): 891-909.
- Chambre d'Agriculture de Côte-d'Or & DRAF-SRPV-Bourgogne, 2003. Les stades repères du cassis fruit, 1 p.
- Chambre d'Agriculture de Côte-d'Or, 1981. Journée technique petits fruits. Dijon.
- IPCC, 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 p.
- DENISOW B. 1997. The variability of yield structure of black currant cultivars (*Ribes nigrum* L.) in different pollination conditions. *Standing Commission of Pollination and Bee Flora*, 6 p.
- DENISOW B. 2003. Self-pollination and self-fertility in eight cultivars of blackcurrant (*Ribes nigrum*). *Acta biologica cracoviensis, series botanica* 45(1): 111-114.
- DEUTSCH C.A., TEWKSBURY J.J., TIGCHELAAR M., BATTISTI D.S., MERRILL S.C., HUEY R.B. & NAYLOR R.L. 2018. Increase in crop losses to insect pests in a warming climate. *Science (New York, N.Y.)* 361(6405): 916-919.
- DOMINGOS-MELO A., LIMA NADIA T. de & MACHADO I.C. 2018. At the beginning and at the end: Combined mechanisms of prior and delayed self-pollination interact to make a "winner" species. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 249(September): 24-30.
- DUFAY M. & ANSTETT M.C. 2003. Conflicts between plants and pollinators that reproduce within inflorescences: Evolutionary variations on a theme. *Oikos* 100(1): 3-14.
- ELIAS M.A.S., BORGES F.J.A., BERGAMINI L.L., FRANCESCINELLI E.V. & SUJII E.R. 2017. Climate change threatens pollination services in tomato crops in Brazil. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 239: 257-264.
- FLEMING T.H. & MUCHHALA N. 2008. Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography* 35(5): 764-780.
- FLISZKIEWICZ M., GIEJDASZ K. & WILKANIEC Z. 2011. The importance of male red mason bee (*Osmia rufa* L.) and male buff-tailed bumblebee (*Bombus terrestris* L.) pollination in blackcurrant (*Ribes nigrum* L.). *Journal of horticultural science and biotechnology* 86(5): 457-460.
- FOUNTAIN M. & HOPSON C. 2013. Pollinating insects in UK perennial crops. *Newsletter of the East Malling Research Association* 23.
- GOPALAN A., REUBEN S.C., AHMED S. & DARVESH A.S., HOHMANN J. & BISHAVEE A. 2012. The health benefits of blackcurrants. *Food Funct.* 3: 795-809.
- GADILLE R. 1969. Les cultures de petits fruits (cassis, groseilles, framboises) en Côte-d'Or. *Revue géographique de l'Est* 9(1-2): 127-148.
- GASKETT A.C., WINNICK C.G. & HERBERTSTEIN M.E. 2008. Orchid sexual deceit provokes ejection. *The American naturalist* 171(6): E206-E212.
- GEIGER F., BENGTSSON J., BERENDSE F., WEISSER W.W., EMMERSON M., MORALES M.B., CERYNGIER P., LIRIA J., TSCHARNTKE T., WINGVIST C., EGGERS S., BOMMARCO R., PÄRT T., BRETAGNOLLE V., PLANTEGENEST M., CLEMENT L.W., DENNIS C., PALMER C., ONATE J.J., GUERRERO I., HAWRO V., AAVIK T., THIES C., FLOHRE A., HÄNKE S., FISCHER C., GOEDHART P.W. & INCHAUSTI P. 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* 11(2): 97-105.
- GONTHIER D.J., ENNIS K.K., FARINAS S., HSIEH H.-Y., IVERSON A.L., BATARY P., RUDOLPHI J., TSCHARNTKE T., CARDINALE B.J. & PERFECTO I. 2014. Biodiversity conservation in agriculture requires a multi-scale approach. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281(1791): 20141358.
- GRÉGOIRE S., HEMMERLE G., LATRASSE A. & MUSSILLON P. 1982. Le cassis (*Ribes nigrum* L.) Contribution à la connaissance d'une culture traditionnelle en Bourgogne. Beaune, 21 p.



Marie Charlotte ANSTETT

Écologiste, elle est chargée de recherche au CNRS spécialisée en écologie des interactions.



Manon LÉON DE TREVERET

Écologiste, elle est étudiante en Master Biodiversité Écologie Evolution à l'Université de Bourgogne.



Philippe LOUËRE

Écologiste, il est Maître de conférences à l'Université de Bourgogne, spécialisé dans les interactions hôte parasitoïdes.

- GRÉGOIRE S. 1984. Contrôle des conditions de fécondation du cassissier au champ. *Bulletin petits fruits* 24: 28-35.
- GUENIN A.-M. 2003. Machinisme et bricolages. Ed. de la Maison des sciences et de l'homme, INRA, Paris, 386 p.
- HALLMANN C.A., SORG M., JONGEJANS E., SIEPEL H., HOFLAND N., SCHWAN H., STENMANS W., MÜLLER A., SUMSER H., HÖRREN T., GOULSON D. & DE KROON H. 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas (ed. E. G. Lamb). *PLOS ONE* 12(10): e0185809.
- HANSEN D.M., BEER K. & MÜLLER C.B. 2006. Mauritian coloured nectar no longer a mystery: a visual signal for lizard pollinators. *Biology Letters* 2(2): 165-168.
- HEMMERLE G. & LEJAILLE P. 1980. Contribution à l'étude de la couleure du cassis en Bourgogne.
- HENRY M., BÉGUIN M., REQUIER F., ROLLIN O., ODOUX J., AUPINEL P., APTEL J., TCHAMITCHIAN S. & DECOURTIE A. 2012. A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science (New York, N.Y.)* 336(April): 3-5.
- HENRY M., ODOUX J.F., ALAUX C., AUPINEL P., BRETIGNOLLE V., DI PASCALE G., REQUIER F., ROLLIN O. & DECOURTIE A. 2016. Alimentation des abeilles domestiques et sauvages en système de grandes cultures. *Innovations Agronomiques* 53: 39-47.
- HENRY M. & RODET G. 2018. Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas. *Scientific reports* 8: 9308, 10 p.
- HERRERA C.M. 1989. Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the "quantity" component in a plante-pollination system. *Oecologia* 80(2): 241-248.
- INRA 1981. Étude des petits fruits en Bourgogne. Dijon, France.
- IRWIN R.E., BRONSTEIN J.L., MANSON J.S. & RICHARDSON L. 2010. Nectar Robbing: Ecological and Evolutionary Perspectives. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41(1): 271-292.
- ISELL F., ADLER P.R., EISENHÄUER N., FORNARA D., KIMMEL K., KREMEN C., LETOURNEAU D.K., LIEBMAN M., POLLEY H.W., QUIJAS S. & SCHERER-LORENZEN M. 2017. Benefits of increasing plant diversity in sustainable agroecosystems (ed. R. Bardgett). *Journal of Ecology* 105(4): 871-879.
- JENNERSTEN O., MORSE D.H. & O'NEIL P. 1991. Movements of Male and Worker Bumblebees on and between Flowers. *Oikos* 62(3): 319-324.
- KAISER-BUNBURY C.N., MOUGAL J., WHITTINGTON A.E., VALENTIN T., GABRIEL R., OLESEN J.M. & BLÜTHGEN N. 2017. Ecosystem restoration strengthens pollination network resilience and function. *Nature* 542(7640): 223-227.
- KERR J.T., PINDAR A., GALPERN P., PACKER L., POTTS S.G., ROBERTS S.M., RASMONT P., SCHWEIGER O., COLLA S.R., RICHARDSON L.L., WAGNER D.L. & GALL L.F. 2015. Climate change impacts on bumblebees converge across continents. *Science* 349(6244): 177-180.
- KHADARI B., GIBERNAU M., ANSTETT M.C., KJELLBERG F. & HOSSAERT-MCKEY M. 1995. When figs wait for pollinators: The length of fig receptivity. *American Journal of Botany* 82(8): 992-999.
- KIKAS A., KALDMÄE H. & LIBEK A. 2011. Genotype and climate conditions influence the drop off of flowers and premature berries of blackcurrant (*Ribes nigrum* L.). *Acta Agriculturae Scandinavica Section B: Soil and Plant Science* 61(6): 551-558.
- KLEIN A.M., BOREUX V., FORNOFF F., MUPEPELE A.C. & PUFAL G. 2018. Relevance of wild and managed bees for human well-being. *Current Opinion in Insect Science* 26: 82-88.
- KRUSCHKE J. 2013. Bayesian estimation Supersedes the t-test. *Journal of Experimental Psychology: General* 142(2): 573-603.
- KRUSCHKE J. 2015. Doing bayesian data analysis, a Tutorial with R, JAGS, and Stan. Elsevier, 759 p.
- LARSON B.M.H., KEVAN P.G. & INOUE D.W. 2001. Flies and flowers: Taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. *Canadian Entomologist* 133(4): 439-465.
- LÉON DE TREVERRET M. 2018. Rôle des hyménoptères de la super-famille des Apoïdes dans la pollinisation du cassis Noir de Bourgogne (*Ribes nigrum*). Université de Bourgogne, Dijon, France, 27 p.
- MARSHALL D.L., AVRITT J.J., MALIAKAL-WITT S., MEDEIROS J.S. & SHANER M.G.M. 2010. The impact of plant and flower age on mating patterns. *Annals of Botany* 105(1): 7-22.
- MATECHOU E., FREEMAN S.N. & COMONT R. 2018. Caste-Specific Demography and Phenology in Bumblebees: Modelling BeeWalk Data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 23(4): 427-445.
- MENZ M.H.M., PHILLIPS R.D., WINFREE R., KREMEN C., AIZEN M.A., JOHNSON S.D. & DIXON K.W. 2011. Reconnecting plants and pollinators: Challenges in the restoration of pollination mutualisms. *Trends in Plant Science* 16(1): 4-12.
- MICHENER C. 2000. The bees of the world. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 913 p.
- NEFF J.L. & SIMPSON B.B. 2017. Vogel's great legacy: The oil flower and oil-collecting bee syndrome. *Flora* 232: 104-116.
- OGLIVIE J.E. & THOMPSON J.D. 2015. Male bumble bees are important pollinators of a late-blooming plant. *Arthropod-Plant interactions* 9(20): 205-213.
- OPIE, 2018. Plan national d'action, France terre de pollinisateurs.
- PARMESAN C. & HANLEY M.E. 2015. Plants and climate change: Complexities and surprises. *Annals of Botany* 116(6): 849-864.
- PAYEN A. & RICHARD A. 1851. Précis d'agriculture théorique et pratique à l'usage des écoles d'agricultures, des propriétaires et des fermiers (vol 2). L. Hachette et Cie, Paris, 532 p.
- PIFFNER L. & MÜLLER A. 2007. Abeilles sauvages et pollinisation. Fiche d'information. Institut de recherche de l'agriculture biologique (FiBL), CH-Frick, 8 p.
- POUVREAU A. 1984. Culture de petits fruits. In : PESSON J. & LOUVEAUX P. (ed.) Pollinisation et productions végétales. INRA, Paris: 373-392.
- PRIMACK R.B. 1985. Longevity of Individual Flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16(1): 15-37.
- 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., BRITAIN C., CARVALHEIRO 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., JAGGAR S., JAUKER F., KLEIN A.-M., KLEIN D., KRISHNAN S., LEMOS C.Q., LINDSTRÖM S.A.M., MANDELİK Y., MONTEIRO V.M., NELSON W., NILSSON L., PATTEMORE D.E., DE O. PEREIRA N., PISANTY G., POTTS S.G., REEMER M., RUNDLÖF M., SHEFFIELD C.S., SCHEPER J., SCHÜEPF 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.
- ROSAS-GUERRERO V., AGUILAR R., MARTÉN-RODRÍGUEZ S., ASHWORTH L., LOPEZ-RAIZA-MIKEL M., BASTIDA J.M. & QUE-SADA M. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: Do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters* 17(3): 388-400.
- SÁNCHEZ-BAYO F. & WYCKHUYS K.A.G. 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* 232(January): 8-27.
- SCHENK M., KRAUSS J. & HOLZSCHUH A. 2018. Desynchronizations in bee-plant interactions cause severe fitness losses in solitary bees. *Journal of Animal Ecology* 87(1): 139-149.
- SPIGLER R.B. 2017. Plasticity of floral longevity and floral display in the self-compatible biennial *Sabatia angularis* (Gentianaceae): Untangling the role of multiple components of pollination. *Annals of Botany* 119(1): 167-176.
- WILLSON M.F. & ÅGREN J. 1989. Differential Floral Rewards and Pollination by Deceit in Unisexual Flowers. *Oikos* 55(1): 23-29.