

Paysage et évolution de la ressource végétale mellifère : étude diachronique en secteur de moyenne montagne (vallée de la Ballongue – Ariège & Haute-Garonne)

Gérard Briane

*Laboratoire GEODE - UMR 5602 CNRS (Géographie de l'Environnement), Université de Toulouse-Le Mirail,
Maison de la Recherche, 5 Allées Antonio Machado, F-31058 TOULOUSE Cedex.
Correspondance E-mail : briane@univ-tlse2.fr*

RÉSUMÉ

Les menaces qui pèsent sur les abeilles et les insectes pollinisateurs sont devenues au fil du temps des problématiques environnementales majeures. Il s'agit d'évaluer comment et dans quelle mesure les transformations du paysage ont une influence sur la ressource mellifère dans un milieu naturel. Concrètement, cela se traduit par l'analyse des structures paysagères et de leurs évolutions entre 1993 et 2012.

Cette étude se situe dans une vallée pyrénéenne de moyenne montagne : la vallée de la Ballongue (Ariège/Haute-Garonne). L'intérêt est de voir si les milieux semi-naturels et naturels sont effectivement des zones refuges pour l'abeille domestique. En d'autres termes, il s'agit de voir si le recul de la pression anthropique a un effet (néfaste, bénéfique ou neutre) sur les ressources mellifères dans cette vallée. Contrairement aux zones de grandes cultures pour lesquelles la pression anthropique est importante, le phénomène de déprise est une des principales caractéristiques de cette vallée. Une étude de l'évolution des paysages via la réalisation de cartes de la végétation a été réalisée pour analyser l'évolution de la ressource. Il s'agit de déterminer les milieux qui ont un fort potentiel ainsi que leurs caractéristiques dominantes. Les facteurs de répartition spatio-temporelle de la ressource mellifère sont autant de clés pour mieux saisir les mécanismes actifs dans les différents milieux ainsi que leurs évolutions.

La cartographie s'appuie sur une étude qualitative et quantitative fondée sur des relevés de terrain, notamment par une approche phénologique en fonction des besoins de l'abeille et de la disponibilité de la ressource végétale.

La fragmentation des paysages et leur tendance à l'homogénéisation peuvent être préjudiciables à la diversité des ressources mellifères. La pluralité des structures paysagères demeure néanmoins importante et permet d'éviter les périodes de disettes ou du moins d'en limiter l'ampleur. Cette analyse nous donne des indications sur la situation apicole de la vallée et donne la possibilité d'ouvrir des pistes de réflexion sur la problématique plus large des relations entre les paysages et le développement des ruchers.

La dimension diachronique permet quant à elle de prendre du recul et d'avoir une meilleure connaissance des dynamiques à l'œuvre dans les écosystèmes. Ceci peut permettre de développer des aménagements durables plus favorables aux abeilles et à l'apiculture dans les milieux naturels.

Mots-clés : flore apicole, cartographie, ressource mellifère, évolution des paysages, moyenne montagne, abeilles, Pyrénées.

Landscape and evolution of the melliferous vegetation resource: diachronic analysis in a mid-mountain area (Ballongue valley – Ariège/Haute-Garonne)

ABSTRACT

The threats which hang over bees and insect pollinators have become over time major environmental sets of problems. The aim of this communication is to estimate how and to what extent the transformations of the landscape have an influence on the melliferous resource in a natural environment. Concretely, this is translated by the analysis of the landscape structures and their evolution between 1993 and 2012.

This study is situated in a Pyrenean valley of low mountain range: the Ballongue valley (Ariège & Haute-Garonne). Its interest consists in evaluating if the semi-natural and natural environments are effectively refuge zones for the domestic bee. In other words, it is a question of observing if the reduction of anthropic pressure has an effect (fatal, beneficial or neutral) on the melliferous resources in this valley. Contrary to the zones of arable crops for which the anthropic pressure is important, the phenomenon of agricultural decline is one of the main characteristics of this valley. A study of the landscape evolution via the realization of vegetation maps was realized in order to evaluate the evolution of the resource. It concerns the determination of environments which have a high potential as well as their dominant characteristics. The factors of spatiotemporal distribution of the melliferous resource are just as many keys to seize more efficiently the active mechanisms in the various environments as well as their evolution.

The cartography relies on a qualitative and quantitative study based on field surveys, in particular by a phenological approach according to the needs of the bee and to the availability of the vegetation resource.

The fragmentation of the landscapes and their tendency towards a homogenization can be harmful to the diversity of the melliferous resources. This analysis gives us indications onto the apiarian situation of the valley and gives the opportunity of opening lines of approach on the larger set of problems concerning the relationship between landscape and apiarian development.

The diachronic dimension of this study allows standing back and having a better knowledge of the dynamics at work in the ecosystems. This might allow development of sustainable managements more favourable to bees and to beekeeping in the natural environment.

Key words: bee flora, cartography, melliferous resources, landscape evolution, mid-mountain, bees, Pyrenees.

Paisaje y evolución del recurso vegetal melífero : análisis diacronico en la zona de la montaña media (valle de la Ballongue – Ariège & Haute Garonne)

RESUMEN

Las amenazas que pesan sobre las abejas y los insectos polinizadores se han vuleto con el tiempo problemáticas ambientales mayores. El objetivo de esta conferencia es evaluar cómo y en qué medida las transformaciones del paisaje influyen sobre el recurso melífero en un ambiente natural. Concretamente, este se traduce por el análisis de las estructuras paisajísticas y de sus evoluciones entre 1993 y 2012.

Este estudio se sitúa en un valle pirenaico de montaña media: el valle de la Ballongue (Ariège/Haute Garonne). El objetivo principal es ver si efectivamente los hábitats naturales y semi-naturales son zonas refugio para la abeja doméstica. En otros términos, se trata de ver si la disminución de la presión antrópica tiene un efecto (negativo, positivo o neutro) en los recursos melíferos de este valle. A diferencia de las zonas de grandes cultivos en la que la presión humana es grande, el fenómeno de abandono es una de las principales características de este valle. Se ha realizado un estudio de la evolución de los paisajes a través de la elaboración de mapas de la vegetación para ver la evolución de los recursos. Se trata de determinar las áreas que tienen un alto potencial y sus características dominantes.

La cartografía se apoya en un estudio cualitativo y cuantitativo basado en estudios de campo, sobretodo marcada por un enfoque fenológico en función de las necesidades de la abeja y de la disponibilidad del recurso vegetal.

La fragmentación de los paisajes y su tendencia a una homogenización pueden perjudicar la diversidad de los recursos melíferos. Sin embargo la pluralidad de las estructuras paisajísticas permanece importante y permite evitar periodos de escasez o por lo menos de limitar la importancia. Este análisis nos da informaciones en cuanto a la situación de la apicultura del valle y ofrece la oportunidad de abrir nuevas vías de reflexión sobre la cuestión más amplia de las relaciones entre los paisajes y el desarrollo de los colmenares.

Esta conferencia, que permite desarrollos tan teóricos como aplicados, es parte de la lógica de mejora de los conocimientos y la valoración de la apicultura. Estos últimos deberían permitir la instalación de nuevos apicultores y poner en evidencia los recursos de un territorio desde la perspectiva de un desarrollo local.

La dimensión diacrónica, a su vez permite retroceder y tener un mejor conocimiento de las dinámicas dentro de los ecosistemas. Eso puede contribuir al desarrollo de una ordenación sostenible más favorable a las abejas y a la apicultura en ambientes naturales.

Palabras clave: flora apícola, cartografía, recursos melíferos, evolución del paisaje, media montaña, abejas, Pirineos.

I. Introduction

Les menaces qui pèsent sur les abeilles et les insectes pollinisateurs sont devenues au fil du temps des problématiques environnementales majeures. L'objectif de cet article est d'évaluer comment et dans quelle mesure les transformations du paysage ont une influence sur la ressource mellifère dans un milieu naturel (ADAM 2009, BRIANE & CABROL 1986). Concrètement, cela se traduit par l'analyse et l'étude de l'évolution des structures paysagères entre 1993 et 2012 (BRIANE 1993, JATON 2011).

Le secteur étudié se situe dans une vallée pyrénéenne de moyenne montagne : la vallée de la Ballongue (Ariège & Haute-Garonne). L'intérêt est de voir si les milieux semi-naturels et naturels sont effectivement des zones refuges pour l'abeille domestique. En d'autres termes, il s'agit de voir si le recul de la pression anthropique a un effet (néfaste, bénéfique ou neutre) sur les ressources mellifères dans cette vallée. Contrairement aux zones de grandes cultures pour lesquelles la pression anthropique est importante, le phénomène de déprise est une des principales caractéristiques de cette vallée. La cartographie de l'évolution des paysages végétaux permet de comprendre l'évolution de la ressource. Il s'agit de déterminer les milieux qui ont un fort potentiel mellifère.

La cartographie s'appuiera sur une étude qualitative et quantitative fondée sur des relevés de terrain, notamment par une approche phénologique en fonction des besoins de l'abeille et de la disponibilité de la ressource végétale. Par ailleurs, on s'appuiera également sur l'analyse multivariée, des données combinées aux informations géographiques stationnelles.

Malgré la tendance à l'homogénéisation des paysages qui peut être préjudiciable à la diversité des ressources mellifères, la pluralité des structures paysagères demeure néanmoins importante et permet d'éviter les périodes de disettes ou du moins d'en limiter l'ampleur. Cette analyse nous donne des indications sur la situation apicole de la vallée et donne la possibilité d'ouvrir des pistes de réflexion sur la problématique plus large des relations entre les paysages et le développement des ruchers.

II. Évaluation du potentiel mellifère forestier à travers l'exemple de la vallée de la Ballongue

La connaissance des ressources mellifères passe par un inventaire des espèces de la flore apicole ; on a ainsi noté l'époque et la durée de floraison, leur localisation au sein des formations végétales, leur abondance, leur attractivité et leur intérêt mellifère (nectar, pollen, miellat, propolis...).

La ressource mellifère s'organise à la fois dans l'espace et en fonction des différentes strates (herbacée, arbustive, arborescente...), mais aussi en fonction de la phénologie (floraison) et du cycle des abeilles (besoins importants en pollen en début de saison pour l'élevage du couvain) (BRIANE 1993, JATON 2011, 2012).

La vallée de la Ballongue, dans les Pyrénées centrales (Ariège et Haute-Garonne) est un bon exemple pour comprendre l'évolution de la ressource mellifère au fil d'une année. De plus, nous pouvons aussi étudier l'évolution spatiale d'une ressource forestière de moyenne montagne sur un pas de temps de 20 ans. Elle est très diversifiée au niveau de ces milieux qui vont de l'étage collinéen à l'étage subalpin (2200 m).

Parmi les principales espèces, on peut citer en fonction de la phénologie de la ressource :

Les espèces de fin d'hiver (février/mars) qui permettent le démarrage du couvain. Ce sont le plus souvent des espèces d'arbres ou d'arbustes d'écotones ou situées en lisières de forêts. C'est le cas du noisetier (*Corylus avellana* L.) ou du buis (*Buxus sempervirens* L.) qui apportent du pollen, le saule (*Salix* spp.) qui fournit nectar et pollen, l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) ou le tremble (*Populus tremula* L.) fournissent pollen et propolis. Ces espèces sont essentielles à la sortie de l'hivernage de la ruche pour nourrir les premières abeilles dans le démarrage de la colonie.

Les espèces à floraison printanière (avril/mai), plus nombreuses, s'observent dans les prairies (pissenlit et autres composées, trèfles et autres fabacées...), au cœur des bois mixtes : érables (*Acer* spp.), merisier (*Prunus avium* (L.) L.), bourdaine (*Rhamnus frangula* L.), aubépine (*Crataegus monogyna* Jacq.) et apportent des éléments nutritifs pour les jeunes abeilles, notamment du pollen...

Les espèces à floraison estivale (juin/juillet) qui fournissent les principales miellées pour les abeilles. Ce sont des espèces des pelouses et prairies, des milieux arborés issus des recrus ou des bas étages (étage collinéen) : châtaignier (*Castanea sativa* Mill.), tilleul (*Tilia cordata* Mill.), robinier (*Robinia pseudoacacia* L.) et des étages montagnard à subalpin : houx (*Ilex aquifolium* L.), myrtille (*Vaccinium myrtillus* L.), ou rhododendron (*Rhododendron ferrugineum* L.).

Enfin, les espèces du pré-hivernage sont très importantes pour la survie du rucher. Elles sont issues des regains des prairies, des friches et du bord des eaux comme le lierre (*Hedera helix* L.) ou des espèces invasives comme la renouée du Japon (*Reynoutria japonica* Houtt.) et de l'étage subalpin avec les landes à callunes (*Calluna vulgaris* (L.) Hull.).

La quantité, la qualité et les périodes de floraison sont des points cruciaux concernant le potentiel mellifère d'un secteur. Une floraison trop tardive ou trop précoce fragilise le développement des ruchers. Les floraisons connaissent des variations parfois significatives entre deux années, le climat ayant une forte incidence sur elles. L'attractivité des espèces végétales est également une donnée variable, selon les espèces considérées, au niveau intra-spécifique et selon les moments de la journée (BRUNEAU 2006). À partir de ces critères, il est possible d'établir une liste des espèces végétales clés du point de vue du potentiel mellifère. On a ainsi pu recenser plus de

200 espèces mellifères pour un rayon d'une quinzaine de kilomètres. Nous nous appuyons sur les cartes de répartition de végétation (et/ou ressource mellifère) et sur le suivi des périodes de floraisons.

Pour attribuer les valeurs de productions de nectar, pollen, miellat et propolis, nous nous sommes appuyés sur des données bibliographiques (CRANE *et al.* 1984, CRANE 1979, BRIANE 1993, POTTS *et al.* 2010, BRUNEAU 2006, DOUTEAU & CHARME, 2010) ainsi que sur des bases de données informatiques de Tela Botanica et celles de l'INRA (station du Magneraud).

L'objectif est d'avoir une idée du potentiel mellifère des différents milieux au sein de la zone en y incluant la phénologie des plantes.

III. Les principales dynamiques de la végétation dans la vallée de la Ballongue

Pour avoir une idée de l'évolution de la répartition et des surfaces qu'occupent les milieux étudiés sur près des 9000 ha de la Ballongue, nous nous basons sur la carte de la végétation réalisée en 1993 (BRIANE 1993) et sur la carte de la végétation de 2011 (JATON 2011) en se fondant sur des relevés de terrains couplés à la photo-interprétation.

Une première évaluation montre que la superficie des milieux entretenus a tendance à se réduire considérablement (de 1435 hectares en 1993 à 1090 en 2011, Fig. 1). Ce sont les milieux ouverts et notamment les prairies qui contribuent le plus largement à cette baisse (-524 hectares sur la période étudiée) tandis que la surface des plantations de conifères augmente (+ 25 hectares) de même que les habitats avec les jardins (+ 56 hectares). Les milieux en voie d'abandon dans les zones intermédiaires connaissent le plus net recul (de 1478 hectares en 1993 à environ 465 hectares en 2011) dans la vallée. Ils sont difficilement accessibles et la mécanisation est quasiment impossible dans ces zones. Dans cette catégorie des milieux en voie d'abandon, les friches ont connu un net recul au profit des milieux forestiers, notamment la hêtraie avec une hausse de 963 hectares et dans une moindre mesure la chênaie (hausse de 138 hectares). C'est d'ailleurs un fait inquiétant compte tenu de la non attractivité de la ressource représentée par la hêtraie et la chênaie.

Les bois mixtes feuillus ainsi que les recrus forestiers sont nettement plus présents puisqu'ils passent d'une superficie d'environ 1070 hectares en 1993 à 1643 hectares en 2011 (Fig. 1). Ils remplacent les taillis de bouleaux (108 hectares en 1993, présence relictuelle en 2011) et les friches hautes (de 354 hectares en 1993 à 323 en 2011). La sapinière naturelle et la ripisylve sont également en recul respectivement de 43 et 59 hectares, suite à plusieurs coupes rases.

Dans la zone montagnarde et sub-alpine, les landes à houx (*Ilex aquifolium*) et à rhododendron (*Rhododendron ferrugineum*) diminuent au profit des bois mixtes feuillus dans les parties les plus basses. Les estives (de 584 hectares en 1993 à 582 en 2011) se maintiennent car la pression pastorale est constante bien que la structure des troupeaux a connu de profondes modifications (Fig. 2).

Les principales dynamiques des paysages dans la vallée sur les trente dernières années se traduisent par une forte

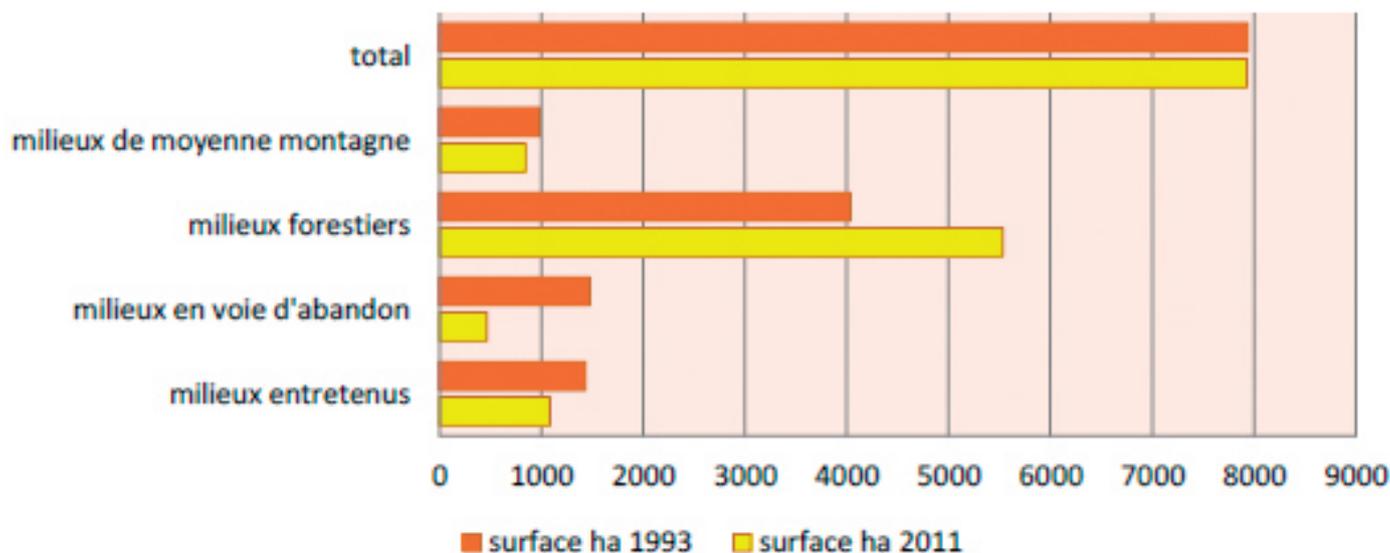


Fig.1. Évolution générale des milieux dans la vallée de la Ballongue entre 1993 et 2011 (JATON 2011).

augmentation des milieux forestiers (+ 1493 hectares) au détriment des milieux ouverts et des milieux en voies d'abandon. Cela est probablement dû aux recrues forestiers. Ces mécanismes contribuent à l'homogénéisation et à la fragmentation des paysages de la vallée. Ceci peut poser un problème quant à la diversité de la ressource mellifère et sa disponibilité au cours des saisons. Ce constat doit cependant être nuancé par le fait que certaines espèces forestières ont un fort potentiel mellifère, notamment les bois mixtes (érables, merisiers, châtaigniers).

En dix-huit ans (1993–2011), la vallée a connu de profondes modifications (Fig. 2). Trois tendances principales sont visibles. La première est le maintien des espaces de moyenne et haute montagne. La deuxième se caractérise par une nette diminution des espaces entretenus et en voie d'abandon de la vallée. A contrario, la superficie des milieux forestiers a fortement augmenté.

Les milieux ouverts n'ont pas tous le même intérêt du point de vue mellifère. Dans notre étude, ce sont les pâturages en voie d'abandon et les prairies fauchées ou pâturées qui attirent notre attention. Dans les deux cas, elles ont des végétaux herbacés attractifs mais ce sont les composantes arbustives (pour les parties de la parcelle qui commence à s'enfricher) et arborées pour les haies qui présentent le plus d'intérêt. Ce sont les écotones qui ont le plus fort potentiel du fait de leur diversité spécifique. Les milieux ouverts sont ceux qui connaissent les plus fortes variations sur un laps de temps court. Les premiers stades de l'enfrichement sont les plus favorables car ils mettent à disposition des ressources variées tout au long de l'année.

Les landes à callune (*Calluna vulgaris*), à rhododendron (*Rhododendron ferrugineum*) et à houx (*Ilex aquifolium*) sont des milieux très importants dans la ressource mellifère. Les floraisons des différentes landes se succèdent à partir du mois de juin avec le rhododendron (*Rhododendron ferrugineum*) et le houx (*Ilex aquifolium*), suivis en période de pré-hivernage de la callune (*Calluna vulgaris*) jusqu'au mois de novembre.

La pratique de la transhumance apicole permet de profiter au mieux de cette ressource d'altitude.

Les milieux forestiers sont les plus nombreux dans la vallée. Certains milieux ont des potentiels très faibles, comme la hêtraie ou les plantations de résineux, ou aléatoire pour les chênaies. Les recrues forestiers et les formations forestières jeunes (pionnières) conservent un fort intérêt du fait de la diversité des essences qui les composent. On y observe notamment le merisier (*Prunus avium*), les érables (*Acer spp.*), le robinier (*Robinia pseudoacacia*), le tilleul (*Tilia cordata*) ou le châtaignier (*Castanea sativa*) qui est ici bien abondant sous forme de taillis. La sapinière peut présenter un potentiel de miel de miellat non négligeable quand les conditions sont favorables.

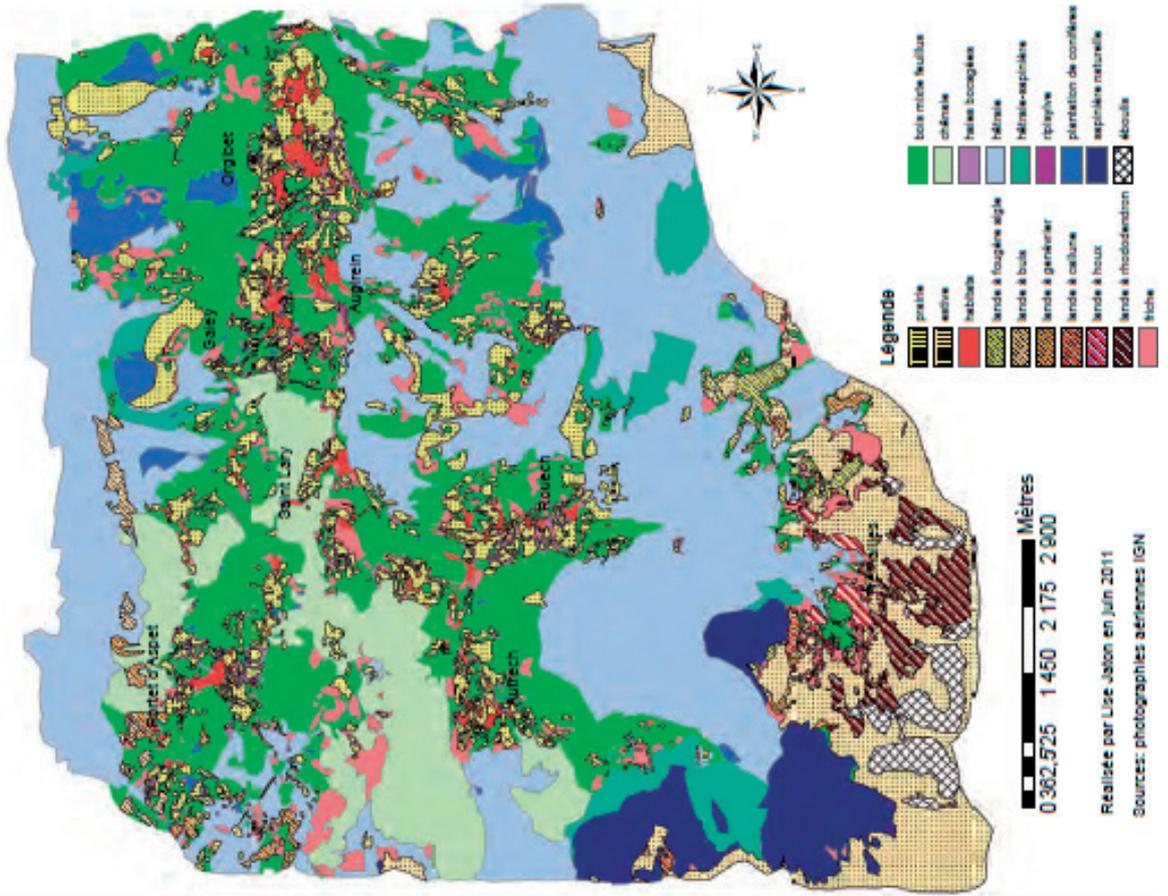
Les cartes de répartition de la végétation entre 1993 et 2011 permettent de visualiser l'évolution des paysages mellifère en Ballongue. On peut ainsi observer que les milieux arborés sont clairement majoritaires. Une distinction doit cependant être faite entre les milieux homogènes, avec une faible diversité végétale, comme les plantations de conifères ou la hêtraie, et ceux très divers comme les recrues forestiers et les bois mixtes de feuillus ou les haies arborées.

Les milieux dominés par les arbustes, comme les landes, sont plus homogènes mais ont souvent un fort potentiel mellifère. Ils se rencontrent essentiellement en altitude. D'autres milieux ont également un fort potentiel mellifère : les friches hautes (ronciers par exemple). Elles correspondent à des milieux intermédiaires qui sont souvent en transition dynamique vers le stade forestier. Les milieux ouverts ont, quant à eux, des faciès très différents. Ceci est le fait des caractéristiques environnementales et des activités humaines qui connaissent parfois de profondes mutations.

IV. Conclusion

Peu de travaux ont été réalisés quant à la répartition de la ressource mellifère en milieux naturels. L'intérêt de mener des études phénologiques et diachroniques sur les évolutions des ressources mellifères est d'avoir un point de comparaison, et

Carte de la végétation de la vallée de la Ballongue en 2011



Carte de la végétation de la vallée de la Ballongue en 1993

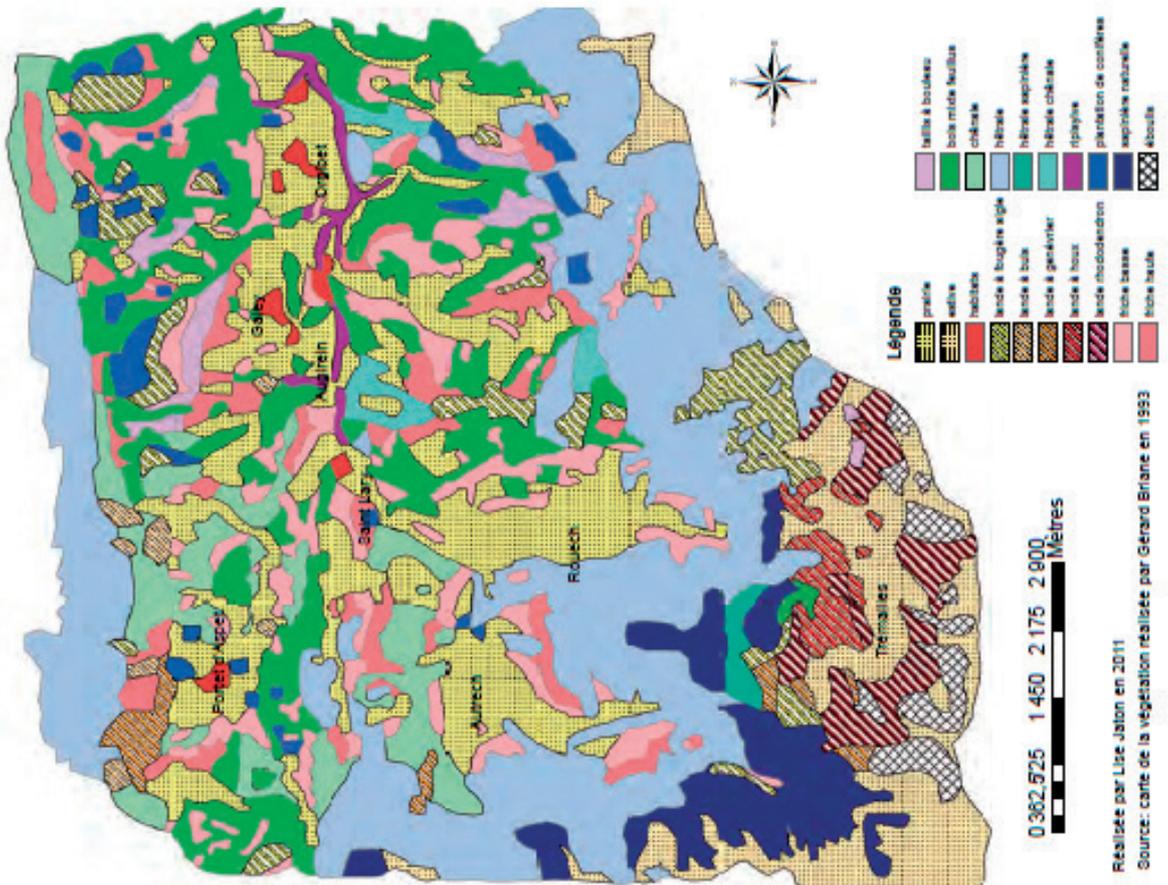


Fig. 2. Évolution de la végétation de la Ballongue de 1993 (figure du haut) à 2011 (figure du bas). Crédit G. Briane & L. Jaton.

d'avoir une vision sur le moyen terme des processus à l'œuvre à différentes échelles spatiales et temporelles dans un secteur de montagne. Cela permet ainsi d'avoir un aperçu des effets des principales modifications du paysage sur la végétation et plus particulièrement sur la ressource mellifère. D'un point de vue économique, cet inventaire de la ressource mellifère pourrait permettre de réaliser une carte du potentiel mellifère et de réaliser des cartes de crus de miels, beaucoup plus valorisant que les miels toutes fleurs.

La fragmentation des paysages et leur tendance à l'homogénéisation peuvent être préjudiciables à la diversité des ressources mellifères (STEFFAN-DEWENTER *et al.* 2002, DECOURTYE *et al.* 2006). La pluralité des structures paysagères demeure néanmoins importante et permet d'éviter les périodes de disettes ou du moins d'en limiter l'ampleur (BRUNEAU 2006). Cette étude nous donne des indications sur la situation apicole de la vallée de la Ballongue et donne la possibilité d'ouvrir des pistes de réflexion sur la problématique plus large des relations entre les paysages et le développement des ruchers (ODOUX 2009).

BIBLIOGRAPHIE

- ADAM. 2009. – *Lettre d'information du développement apicole en Midi Pyrénées*, n°20, 16 pp.
- BRIANE, G. 1993. – *La ressource mellifère en moyenne montagne, analyse floristique et cartographique (Ballongue, Ariège et Haute-Garonne)*. Thèse Université Toulouse II Le Mirail, tomes I et II ; 385 pp. et 395 pp.
- BRIANE, G., J.L. CABROL. 1986. – L'abeille dans le géosystème : essai de cartographie des ressources mellifères. *Revue Géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest*, 57 (3) : 363-374.
- BRUNEAU, E. 2006. – Nutrition et malnutrition des abeilles. Biodiversité des plantes, une clé pour l'alimentation et la survie de l'abeille. *Académie d'agriculture de France*, C.R. séance du 14 juin 2006, 10 pp.
- CRANE, E. 1979. – *Honey, a comprehensive survey*. Reprint first edition, Editions Heinemann, London, XVI + 608 pp.
- CRANE, E., D. WALKER, R. DAY. 1984. – *Directory of important world honey source*. I.B.R.A., 384 pp.
- DECOURTYE, A., J. L. BERNARD, P. LECOMPTE, B. VAISSIÈRE. 2006. – Pour une gestion de l'aménagement rural alliée des abeilles. *Académie d'Agriculture de France*, C.R. séance du 14 juin 2006, 7 pp.
- DOUTEAU, A.L. et M. CHARME. 2010. – *Cahier des charges de l'outil « abeilles et territoire »*. Rapport Projet d'ingénieur AgroParisTech – InVivo, 36 pp.
- JATON, L. 2011. – *Cartographie de la ressource mellifère en lien avec le paysage dans la vallée de la Ballongue (Haute Garonne-Ariège) entre 1993 et 2011*. Mémoire Master I géographie de l'environnement, Université Toulouse II Le Mirail, 180 pp.
- JATON, L. 2012. – *Paysage et évolution de la ressource mellifère : analyse diachronique en secteur de moyenne montagne*. Mémoire Master 2, Université Toulouse II Le Mirail, 210 pp.
- ODOUX, J.F. 2009. – *Quels facteurs de paysage influent sur l'écologie des colonies d'abeilles dans un système de grandes cultures ?* Mémoire Master 2, Écologie, biodiversité et évolution, spécialité : Ingénierie écologique et gestion des écosystèmes, 45 pp.
- POTTS, S.G., J.C. BIESMEIJER, C. KREMEN, P. NEUMANN, O. SCHWEIGER, W.E. KUNIN. 2010. – Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, 25 (6): 345-353.
- STEFFAN-DEWENTER, I., U. MUNZENBERG, C. BURGER, C. THIES, T. TSCHARNTKE. 2002. – Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology*, 83 (5): 1421-1432. DOI: 10.2307/3071954.