



HAL
open science

Origine de la diversité des insectes pollinisateurs d'altitude : le cas des diptères Empidinae dans le Parc National du Mercantour

Vincent Lefebvre

► **To cite this version:**

Vincent Lefebvre. Origine de la diversité des insectes pollinisateurs d'altitude : le cas des diptères Empidinae dans le Parc National du Mercantour. *Ecologie, Environnement*. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2017. Français. NNT : 2017MNHN0019 . tel-02377138

HAL Id: tel-02377138

<https://theses.hal.science/tel-02377138>

Submitted on 23 Nov 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

MUSEUM NATIONAL



D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2017

N° attribué par la bibliothèque



THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : « Ecologie / Entomologie »

Présentée et soutenue publiquement par

Vincent Lefebvre

Le 22 Novembre 2017

Origine de la diversité des insectes pollinisateurs d'altitude : le cas des diptères Empidinae dans le Parc National du Mercantour

Sous la direction de : **Mme Claire Villemant, Maître de Conférences du MNHN, et
M. Christophe Daugeron, Maître de Conférences du MNHN**

JURY :

M.		Président
Mme Villemant, Claire	Docteur, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (France)	Directrice de Thèse
M. Daugeron, Christophe	Docteur, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (France)	Directeur de Thèse
M. Michez, Denis	Professeur, Université de Mons, Mons (Belgique)	Rapporteur
M. Sarthou, Jean-Pierre	Professeur, INRA / INP-ENSAT (Paris VII), Toulouse (France)	Rapporteur
Mme Dajoz, Isabelle	Professeur, Université Paris-Diderot (UMPC-iEES), Paris (France)	Examineur
M. Bœuf, Gilles	Professeur, Université Pierre-et-Marie-Curie (Paris VI), Paris (France)	Examineur
M. Fontaine, Colin	Docteur, Chargé de recherches CNRS, Paris (France)	Invité

À **Benoît Holliger**

Et à **Clément**, né entre deux pages de ce manuscrit

REMERCIEMENTS

MERCI à toutes les personnes qui ont contribué à cette thèse, en espérant n'oublier personne :

Merci Claire et Christophe pour m'avoir fait confiance, sur le terrain comme au laboratoire. Vous m'avez offert l'opportunité de travailler dans des environnements stimulants et privilégiés tant au Museum que dans les prairies alpines. Je me souviendrai toujours de certaines matinées où, arrivant pour échantillonner au col de la Cayolle au milieu des orchidées, des edelweiss et des marmottes sifflant sous un ciel presque trop bleu, je me disais qu'une thèse dans le Mercantour, ça devrait durer au moins 15 ans. C'était grâce à vous ! Vous m'avez fait découvrir la recherche de la plus belle façon.

Merci Colin, maître-ès-écologie-et-statistiques ! Pour ta gentillesse, ta patience, ton optimisme et tes enseignements : j'ai beaucoup appris grâce à toi aussi. Mais oui, on va arriver à les rentrer en une page A4, ces réseaux de 5500 interactions (ah... ?).

Cyrille et Éric, un énorme merci pour votre disponibilité, votre humeur, votre humour, votre expertise en phylogénie, et aussi évidemment pour le BoEM. Merci à Alexia, stagiaire de l'équipe en 2014 dans ce labo de biologie moléculaire, pour tous ses conseils pratiques.

Merci à Emmanuel Delfosse, vraiment un grand merci Manu, pour toute l'aide que tu m'as apportée. Il serait trop long d'énumérer les occasions où tu as facilité ma vie de thésard.

Jocelyne, mille mercis pour être la bibliothécaire-entomologiste parfaite. Le temps que tu as généreusement passé à exhumer ces feuilles de chou introuvables parce que « Ce serait quand même pas mal que je la lise, cette référence... » m'en a tellement fait gagner. Et encore des mercis pour ces inoubliables Creusois aux noisettes, et ces petits chèvres bio.

Merci aux taxonomistes qui ont consacré du temps à l'identification des insectes collectés dans les prairies du Mercantour : David R. Smith (Hymenoptera Symphyta), Adrian Pont (Diptera, Muscidae et Anthomyiidae), Axel Ssymank (Diptera, Syrphidae et Stratiomyidae), Knut Rognes (Diptera, Calliphoridae), Hans-Peter Tschorsnig (Diptera, Tachinidae), Pascal Leblanc (Coleoptera, Mordellidae), Robert Constantin (Coleoptera, Dasytidae et Malachiidae), Matthieu Aubert (Hymenoptera, Apidae, Halictidae, Megachilidae, Colletidae), David Genoud (Hymenoptera, Andrenidae, Halictidae), Eric Dufrene (Hymenoptera, Apidae – *Nomada*), Jérôme Barbut et Axel Dehalleux (Lepidoptera).

Merci à l'équipe chaleureuse, accueillante et passionnée des gardes du secteur Verdon-Ubaye du Parc National du Mercantour, pour m'avoir aiguillé vers ces magnifiques prairies alpines où mes prospections ne m'auraient probablement jamais conduit. Des mercis tout particuliers à

François Breton : pour les Meyries, pour l'Isabelle, ou plutôt la troupe d'Isabelles... Cette merveille, la star des papillons de France, c'était comme un rêve de gosse.

Merci Martin ! Pour ta gentillesse, pour avoir simplement décidé de ne pas faucher ta prairie l'année ou j'ai échantillonné chez toi, et pour ces quelques soirées agréables sous le ciel de Pra-Loup. Pour m'avoir montré comment démonter une roue récalcitrante dans des conditions... de montagne. J'ai eu l'occasion de passer ce savoir à... il se reconnaîtra :)

Merci à Lorène Lombard, souriante et énergique tôlière de Séolane, et à Yves Aglio, Sylvain Antiq, Fabrice Bouvet, Jean-Paul Fortoul, Isabelle Le Hir et Joël Rougon pour m'avoir laissé appauvrir leurs prairies fleuries d'un certain nombre de pollinisateurs.

Merci à tous les chercheurs passionnés et compétents des équipes du muséum, amis et collègues, que j'ai eu la chance de côtoyer durant cette thèse, et particulièrement la « troupe du café », réunion pétillante d'entomologistes dont les discussions animées autour d'une petite douceur (encore ce Creusois...) ont donné une autre saveur à mes après-midis : Thierry, Dominique, Armand, Hélène, Stéphane, Jean-Marc, Azadeh,... et merci aussi à toute l'équipe « papillons-drosophiles » : Vincent, Antoine, Marianne, Violaine et tous les autres. Merci Adrien (tu l'as, ton poste de MC !) et Clément pour toutes ces discussions chargées de conseils.

MERCI à toutes les personnes de mon entourage qui m'ont supporté pendant ce doctorat, rien n'aurait été pareil sans vous :

La famille évidemment, Merci Maman, Papa et le Frangin ! Vous avez toujours été là pour soutenir mes choix, et toujours été là pour tout. Merci ! Les deux J, grâce à vous qui avez également été productifs en cette fin de thèse, je suis Tonton !!! C'était le meilleur texto de 5h02 du matin que je puisse recevoir. Espérons qu'il reste encore longtemps des petites fleurs et des marmottes dans les prairies alpines pour t'écarquiller les yeux, petit Clément. En tout cas, promis, on y travaille.

Merci Marina, tu es celle qui a partagé les meilleurs et les pires moments au quotidien ; tes capacités d'encaissement défient jusqu'aux torrents froids du Mercantour où contrairement à toi je n'ai pas eu le cran de me baigner (même de glisser un orteil entier, en fait). Bisous pupak !

Merci aux potos, à vous aussi désolé pour les absences de ces dernières années : Léo (l'entomologie, c'est en grande partie grâce à toi !), Cédric (on va pouvoir se remettre à ramper sous terre), Manu (toi aussi, maintenant tu changes les couches), Colin (à toute pour une petite mousse), Yanis, Marie, Elodie, les Guillaume(s), Thibaut... Merci Julien pour nos longues discussions du midi (Pickle Rick !).

SOMMAIRE

I. INTRODUCTION : POLLINISATION, INSECTES ET ALTITUDE	4
1. Pollinisation entomogame	5
1. 1. Reproduction des Angiospermes : le rôle des insectes.....	5
1. 2. Pourquoi étudier la pollinisation le long d'un gradient altitudinal ?	10
1. 3. Objectifs de la thèse.....	15
2. Groupe modèle : les Empidinae (Diptera, Empididae)	17
2. 1. Les Empidinae : positionnement systématique et biologie.....	18
▪ Présentation du groupe (article publié dans <i>Insectes</i>)	19
▪ Description de deux espèces nouvelles (article publié dans <i>Zoosystema</i>).....	23
2. 2. Anthophilie chez les Empidinae : revue synthétique.....	30
3. Cadre de l'étude : Le nord du Mercantour	36
II. STRUCTURATION DES COMMUNAUTES ANTHOPHILES LE LONG D'UN GRADIENT ALTITUDINAL	40
▪ Structuration spatiale, temporelle et trophique de l'entomofaune floricole le long d'un gradient altitudinal : « Altitudinal, temporal and trophic partitioning of flower visitors in Alpine communities » (article soumis à <i>Ecography</i>)	42
III. VISITES ET POLLINISATION : LE RÔLE DES EMPIDINAE	75
1. Importance des Empidinae dans les réseaux plantes-visiteurs à l'étage subalpin : « Are empidine dance flies major flower visitors in alpine environments ? A case study in the Alps, France » (article publié dans <i>Biology Letters</i>)	77
2. Mesure de l'efficacité pollinisatrice des Empidinae : le cas du Geranium des bois : « Size matters : traits influence pollination efficiency more than species identity » (Manuscrit <i>in prep</i>)	82
IV. ANTHOPHILIE EN ALTITUDE CHEZ LES EMPIDINAE : APPORTS DE LA PHYLOGENIE	100
▪ Rôle de l'anthophilie dans la diversification des Empidinae et origine des adaptations à l'altitude	101
V. DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES	115
REFERENCES	126

ANNEXES	132
ANNEXE 1 : Carte des sites d'étude.....	133
ANNEXE 2 : Annexes du chapitre I : Synthèse des interactions Empidinae-Angiospermes.....	135
ANNEXE 3 : Annexes du chapitre II : « Supplementary material » de l'article soumis à <i>Ecography</i>	150
Appendix 1 : Additional graphs and tables for the manuscript.....	151
Appendix 2 : Species-level networks - overlap between orders.....	182
Appendix 3 : Species-level networks - overlap between fly families.....	184
ANNEXE 4 : Annexes du chapitre III : « Supplementary material » de l'article publié dans <i>Biology Letters</i>	187
ANNEXE 5 : Annexes du chapitre IV :	
1. Table 1 : Espèces incluses dans la phylogénie des Empidinae.....	194
2. Figure 1 : Phylogénie moléculaire des Empidinae.....	199
3. Figure 2 : Structure du proboscis chez les Empidini.....	200
4. Figure 3 : Cladogramme des grands groupes d'Angiospermes.....	201

“If one browses the more general alpine literature, one gets the impression that abundance and activity of pollinators decreases with elevation, so that alpine plants have a problem.”

Körner 1999

“Among plants, the nuptials cannot be celebrated without the intervention of a third party to act as a marriage priest.”

Rothrock 1867

PARTIE I

INTRODUCTION GENERALE :

POLLINISATION, INSECTES ET ALTITUDE

I. 1. POLLINISATION ENTOMOGAME

1. 1. Reproduction des Angiospermes : le rôle des insectes

Compenser l'immobilisme en déléguant le transport du pollen

La pollinisation est une étape obligatoire de la reproduction sexuée des Angiospermes qui précède la fécondation. Il s'agit de la fixation sur le pistil d'une fleur d'au moins un grain de pollen, dont la germination produira le tube pollinique par lequel les gamètes mâles rejoindront le gamète femelle. Les Angiospermes étant des organismes fixes, et à l'exception des fleurs qui s'autofécondent (dites autogames), le transport des grains de pollen depuis l'étamine jusqu'au pistil est tributaire d'un agent externe : c'est la pollinisation croisée ou **allogamie** (Fig. 1). Ce régime de pollinisation génère un brassage génétique entre individus conspécifiques qui n'a pas lieu en situation d'autogamie et confère des avantages sélectifs majeurs. En générant de la variabilité entre individus, l'allogamie augmente le potentiel adaptatif de l'espèce face aux changements environnementaux. Elle permet aussi d'éviter la dépression de consanguinité inhérente à l'autofécondation, et de masquer les mutations délétères récessives qui apparaissent aléatoirement dans le génome. La majorité des plantes ne sont ni complètement autogames ni complètement allogames : elles utilisent les deux régimes de reproduction dans des proportions variables, et ce caractère est donc à considérer comme un trait continu (Vogler & Kalisz 2001). Quand la fécondation croisée devient impossible, en général par déficit d'agent externe transporteur de pollen, c'est l'autofécondation qui assure alors le maintien des populations. Seules les plantes auto-incompatibles, chez qui l'autofécondation est impossible, dépendent totalement d'un intermédiaire pour leur pollinisation.

Le pollen peut être transporté soit par un vecteur abiotique aléatoire...

Deux stratégies d'allogamie existent, la première étant celle des Gymnospermes qui incluent tous les conifères : produire une très grande quantité de pollen dispersée par un vecteur abiotique et aléatoire, le vent dans 98% des cas (Willmer 2011). La probabilité infime qu'un grain de pollen rencontre un pistil conspécifique est compensée par leur très grand nombre, responsable des « nuages polliniques » qui saturent l'air pendant la floraison de l'espèce : c'est l'**anémogamie**. Chez les Angiospermes, on retrouve ce mode de pollinisation chez environ 10% des espèces (Ackermann 2000), dont les graminées et beaucoup d'arbres des forêts tempérées (Pesson et Louveaux 1984), comme les noisetiers (Corylaceae) et les peupliers (Salicaceae). Les fleurs à pollinisation anémogame montrent des adaptations typiques, qui tendent à diminuer le gaspillage massif de pollen inhérent à ce type de reproduction : en particulier les pistils sont

grands, très exposés au vent et en général plumeux pour retenir le pollen (Fig. 2.a). Les caractéristiques florales issues des coévolutions avec les butineurs sont souvent absentes, notamment la fragrance, les pétales grands et colorés et les glandes nectarifères. Chez les Angiospermes, le caractère ancestral de la pollinisation par l'intermédiaire des animaux fait maintenant consensus, car les analyses indiquent que les anémogames sont le résultat de réversions (Friedman et Barrett 2008). C'est le cas dans plus de 60 familles d'Angiospermes, qui comprennent la plupart du temps quelques espèces anémogames seulement ; mais pour d'autres ce régime de pollinisation est redevenu prédominant, comme chez les orties (Urticaceae), les graminées (Poaceae) ou les carex (Cyperaceae).

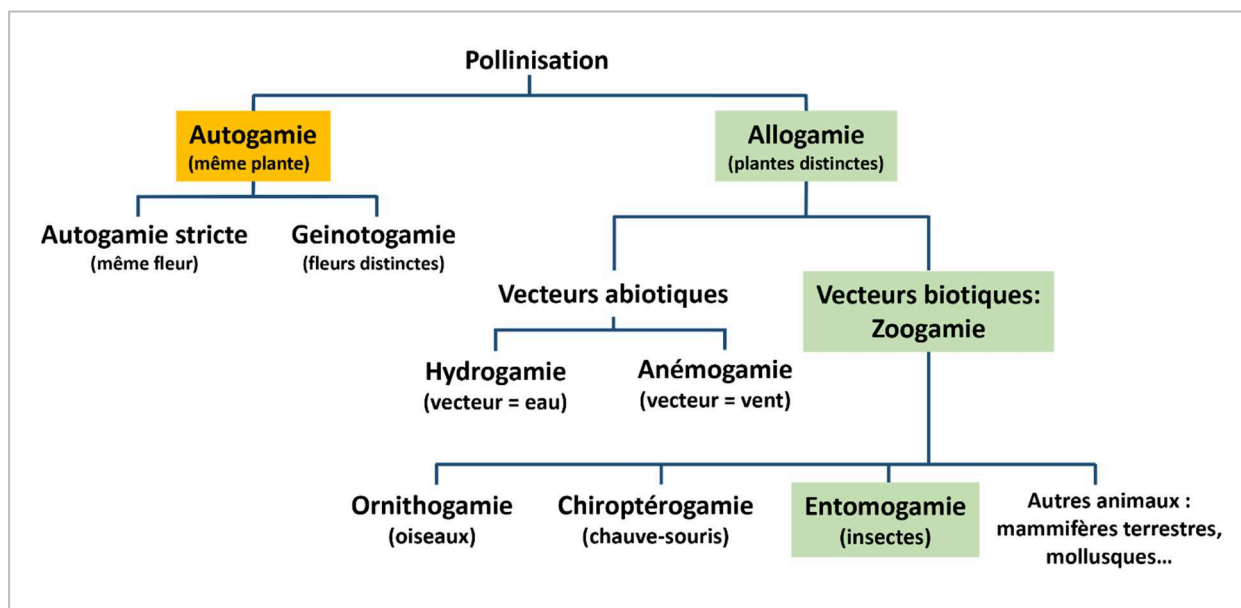


Figure 1. Les différents régimes de pollinisation. Pour certains auteurs, l'allogamie désigne tout acte de pollinisation qui n'a pas lieu au sein d'une fleur unique, et comprend donc la geinotogamie (qui se produit entre deux fleurs distinctes d'un même pied). L'allogamie entre deux pieds différents s'appelle alors xénogamie. Dans la terminologie adoptée ici, l'allogamie (=xénogamie ou « pollinisation croisée ») désigne toute acte de pollinisation entre deux pieds distincts (Pesson & Louveaux 1984 ; Willmer 2011).

... soit par les animaux

La seconde stratégie, plus efficace car plus ciblée, a participé au succès de la diversification des Angiospermes et concerne presque 90% d'entre eux (Linder 1998 ; Ollerton et al. 2011). La dispersion des grains de pollen n'est plus totalement aléatoire, car le vecteur qui les transporte est un animal qui trouve un intérêt à venir régulièrement visiter les fleurs (ou qui se fait leurrer dans ce but) : c'est la **zoogamie** (Fig. 1). Le pollen voyage ainsi de fleur en

fleur, et la probabilité qu'il rencontre un pistil conspécifique dépend de caractéristiques propres à l'animal, comme sa morphologie, sa façon de butiner et la fréquence de ses visites. Les zones où le pollen est déposé sont partiellement restreintes aux fleurs visitées, mais le succès reproducteur de la plante butinée n'est susceptible d'augmenter que si le pollen déposé appartient à la même espèce. Un ratio défavorable entre pollen conspécifique et hétérosécifique sur un même pistil peut réduire le succès de fécondation (Morales et Traveset 2008). Il existe donc une compétition pour les pollinisateurs entre les espèces qui fleurissent simultanément dans un habitat, chacune d'elle ayant intérêt à maximiser les flux de pollen conspécifique. En comparaison des plantes anémogames, ce mode de pollinisation permet également de réduire considérablement la quantité de ressources allouée à la production du pollen.



Figure 2. Exemples d'adaptations de plusieurs espèces d'angiospermes à deux régimes de pollinisation. (a) **Anémogamie** - à gauche, apex d'un épi de maïs (*Zea mays* L.) avec de longs pistils très nombreux ; à droite, chatons de noisetier (*Corylus* sp.) pleins de pollen. (b) **Entomogamie** - fleurs d'espèces entomogames de quatre familles différentes (de gauche à droite : Crassulaceae, Asteraceae, Gentianaceae, Orobanchaceae), avec des pétales colorés.

L'écrasante majorité des pollinisateurs sont des insectes

Sur le continent Américain certaines plantes zoogames sont pollinisées majoritairement par des oiseaux (ornithogamie), souvent des colibris (Lange et al. 2000). Dans les zones tropicales, des chauves-souris (chiroptérogamie) peuvent également jouer ce rôle (Gardner 1977, Tschapka 2003) ; et certaines espèces sont même adaptées à une pollinisation par des escargots (Willmer 2011), des écureuils (Yumoto et al. 1999) ou encore des lézards (Olesen & Valido 2003). Mais pour une immense majorité des plantes à fleurs, le transport des grains de pollen depuis les anthères jusqu'à la partie réceptive du stigmate dépend des interactions entre la fleur et le cortège des insectes qui la visite : c'est l'**entomogamie** (Fig.1 et 2.b). Ce mutualisme plantes-insectes passionne les biologistes depuis des siècles (Baker 1983), et a nourri une abondante littérature : outre le fait qu'il rend possible ou améliore, au moins partiellement, plus d'un tiers de la production végétale composant notre alimentation (Klein et al. 2007), il explique aussi la grande diversité de formes, de couleurs et d'odeurs rencontrées chez les fleurs.

Pour que l'entomogamie procure des avantages par rapport à l'anémogamie, il faut qu'un insecte donné visite les fleurs d'une même espèce avec une certaine récurrence. En effet il ne peut déposer du pollen que s'il en a préalablement accumulé sur le corps, en visitant d'autres fleurs aux anthères déhiscentes. Les plantes entomogames présentent donc des caractères attractifs capables d'influencer l'assiduité relative des anthophiles, c'est-à-dire leur **degré de spécialisation**. La longue coévolution plantes-butineurs a favorisé la sélection de multiples traits floraux qui, à l'instar des adaptations citées précédemment chez les plantes anémogames, tendent à augmenter le succès de cette stratégie de reproduction. Les formes, la symétrie, les couleurs (Fig. 2.b), les odeurs, le type et la quantité de récompense éventuellement fournie, l'exposition, la hauteur, la phénologie ou encore l'heure d'ouverture d'une fleur contribuent à façonner le cortège des insectes qui la visitent ; réciproquement, les butineurs les plus efficaces jouent un rôle dans la sélection de ces caractères.

L'idée que les caractéristiques florales d'une espèce d'angiosperme puissent permettre de prédire le taxon animal majoritairement impliqué dans sa pollinisation a donné naissance au concept de **syndromes de pollinisation** (Faegri & Van Der Pijl 1979), qui sont en réalité la formalisation d'hypothèses proposées il y a presque un siècle et demi (Delpino 1873–1874). Depuis, la fiabilité et la pertinence de ces syndromes ont fait l'objet de nombreux débats. Les prédictions du pollinisateur majoritaire d'après l'observation des fleurs se révèlent généralement correctes en région tropicale, et pour les plantes totalement dépendantes des pollinisateurs pour leur reproduction (Rosas-Guerrero et al. 2014). Dans la plupart des autres cas, elles s'avèrent

erronées : les syndromes actuellement définis se recouvrent entre eux, et ne décrivent pas l'ensemble des morphotypes floraux existants dans la nature (Hingston & McQuillan 2000 ; Ollerton et al 2009). Dans les prairies alpines particulièrement riches en flore de petite taille et où les seuls pollinisateurs disponibles sont des insectes, il est en général impossible de formuler des prédictions basées sur les syndromes de pollinisation.

A l'exception des abeilles, l'entomofaune anthophile est méconnue

Parmi la trentaine d'ordres d'insectes actuellement décrits (Delfosse 2015), quatre comportent un grand nombre d'espèces floricoles susceptibles de polliniser les plantes visitées : les Coléoptères, les Diptères, les Lépidoptères et les Hyménoptères. On trouve des visiteurs de fleurs réguliers ou obligatoires dans d'autres ordres, certains étant des pollinisateurs reconnus comme les Thysanoptères (thrips) malgré leur très petite taille (Williams & Adam 2010 ; Eliyahu et al. 2015). Beaucoup de ces espèces anthophiles ont pour unique ressource alimentaire une ou plusieurs productions florales : le pollen (abeilles, symphytes, syrphes, longicornes, thrips), le nectar (abeilles, symphytes, papillons, mouches), les étamines entières voire les pétales (cétoines, longicornes, symphytes), ou encore des sécrétions huileuses ou cireuses pour certaines abeilles spécialisées (Rasmussen & Olesen 2000).

Malgré cette grande diversité d'insectes dont au moins une partie du cycle de vie est lié aux fleurs, une écrasante majorité des travaux d'anthécologie (= biologie de la pollinisation) s'est longtemps focalisée sur un groupe particulier d'Hyménoptères, les apoïdes. Ce sont majoritairement des abeilles solitaires, avec quelques genres incluant des espèces sociales comme les bourdons (*Bombus* spp.) et les abeilles du genre *Apis*, depuis longtemps exploitées par l'homme. Leur prépondérance dans la littérature s'explique d'abord par la richesse spécifique de ce groupe : plus de 25 000 espèces ont été décrites à ce jour, et on estime que leur nombre total dépasse 40 000 (Willmer 2011). Ensuite, par leur biologie et leur éthologie : les apoïdes dépendent toute leur vie du nectar et du pollen, qui satisfont leurs besoins énergétiques et constituent les réserves permettant le développement des larves. Ils passent donc l'essentiel de leur vie adulte à visiter les fleurs, ce qui les place parmi les butineurs les plus visibles et les pollinisateurs les plus efficaces. Enfin, par le fait que la majorité des études sur les relations plantes-butineurs ont été conduites dans des milieux où les apoïdes dominent : les zones de basse altitude des régions tempérées et tropicales. Durant les dernières décennies, le nombre croissant d'études similaires réalisées dans les zones froides de haute altitude et/ou latitude ont révélé que cette prédominance des apoïdes n'était pas généralisable à l'ensemble des régions du globe, et que divers groupes de Diptères semblent alors prendre leur place (Mani 1968; Hocking

1968; Kevan 1972; Mani & Giddings 1980; Kearns 1992; Elberling & Olsen 1999; Larson et al. 2001; Zoller et al. 2002; Ssymank et al. 2008; Olito et al. 2014; Tiisanen et al. 2016; Wagner et al. 2016).

1. 2. Pourquoi étudier la pollinisation le long d'un gradient altitudinal ?

L'environnement change avec l'altitude

Le cortège des insectes qui pollinisent une plante dans un habitat donné est par nature un sous-ensemble de la faune entomologique qui y prospère. Les conditions biotiques et abiotiques qui règnent dans cet habitat constituent un filtre qui détermine la présence ou l'absence des divers taxons animaux et végétaux, et qui varie avec l'altitude. Parallèlement aux facteurs écologiques, les interactions plantes-pollinisateurs sont donc susceptibles d'évoluer le long d'un gradient altitudinal (Sundqvist et al. 2013 ; Hoiss et al. 2015). Or la pollinisation croisée de la majorité des plantes alpines repose sur les insectes (Pojar 1974 ; Primack 1978 ; Arroyo et al. 1982 ; Bingham & Orthner 1998).

L'étude d'un phénomène le long d'un gradient altitudinal nécessite de dissocier deux catégories de paramètres abiotiques : ceux qui sont physiquement liés à l'élévation par rapport au niveau de la mer, et ceux qui ne le sont pas (Körner 2007). Dans la première catégorie, les plus importants sont les diminutions croissantes de surface disponible (Fig. 3.a) et de température annuelle moyenne quand l'altitude augmente, avec une perte d'environ 5.5°C à 6.5°C par étage de 1000 m (Anslow & Shawn 2002 ; Barry 2008). A chaque kilomètre la pression atmosphérique diminue également d'environ 11% (Peacock 1988), donc les quantités d'O₂ et de CO₂ décroissent pour un même volume d'air ; à l'inverse, le rayonnement solaire et la proportion d'UV-B augmentent (Iziomon & Mayer, 2002). Les conditions de vie sont donc plus rudes en altitude qu'en plaine, ce qui implique chez les insectes des adaptations métaboliques, développementales, et comportementales (Hodkinson 2005).

Bien que n'évoluant pas systématiquement en corrélation directe avec l'altitude, les paramètres de la seconde catégorie influencent aussi la présence et la survie des organismes. Parmi eux les précipitations ont tendance à augmenter le long du gradient altitudinal pour les montagnes des régions tempérées (Körner 2007 ; Barry 2008 ; Fig. 3.b) et donc les Alpes, où l'ensemble des données de la thèse ont été collectées. Il en va de même pour la force du vent (Hodkinson 2005) et la persistance de la couverture neigeuse (Latarnser & Schneebeli, 2003), qui diminue significativement la durée de la saison favorable au développement des insectes (Coulson et al., 1995). Cela implique que globalement l'humidité du sol augmente avec

l'altitude, tandis que la durée de la belle saison décroît. Les patrons d'évolution de ces paramètres sont cependant très variables entre les différentes régions du globe, et en fonction de la topographie du massif montagneux considéré (Körner 2007). Selon que l'on se situe en climat tropical ou tempéré, et donc selon la latitude, ces tendances peuvent aller jusqu'à s'inverser, notamment pour les précipitations (Fig. 3.b).

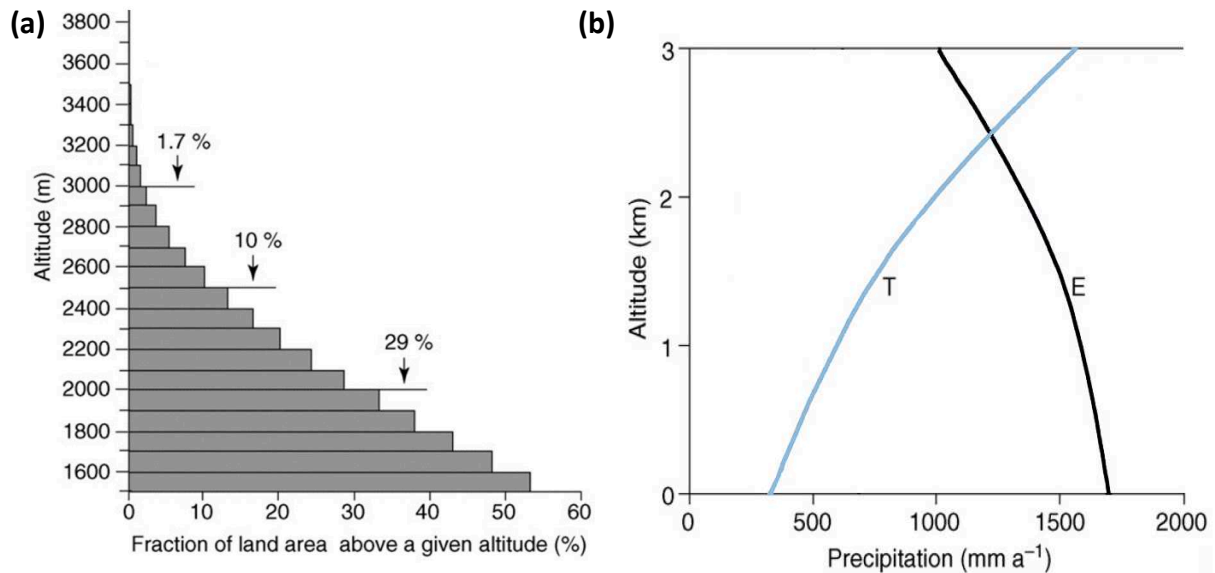


Figure 3. Effets de l'altitude sur la surface de terrain disponible et les précipitations. (a) Répartition de la surface de terrain par pas de 100 m dans les Alpes, à partir de 1500 m au-dessus du niveau de la mer. (b) Tendances globales des niveaux de précipitations en fonction de l'altitude, pour deux zones latitudinales : **T** = Tempérée (lat. 40-60°), **E** = Equatorial (lat. 0-10°). Figures d'après Körner (2007) et Lauscher (1976).

Ces facteurs abiotiques impactent directement la croissance (Hodkinson 2005), les performances métaboliques (Dillon et al. 2010) et par conséquent la capacité de survie des animaux ectothermes que sont les insectes, limitant l'amplitude de leur distribution altitudinale. Il en va de même pour les plantes (Inouye 2000). Le long d'un gradient altitudinal, les variations des facteurs abiotiques s'accompagnent donc d'une modification progressive de l'environnement biotique pour chaque taxon (relations de compétition, prédation, mutualisme, parasitisme...). Les interactions interspécifiques sont ainsi susceptibles de changer avec l'altitude, et en particulier les interactions plantes-pollinisateurs qui engagent deux taxa éloignés sur le plan phylogénétique, et dont les réponses à l'altitude sont très différentes (Guo et al. 2013).

Les insectes ne réagissent pas tous de la même façon à ces changements

En entomologie, environ 75% des études sur les relations entre altitude et richesse spécifique révèlent une distribution unimodale (McCoy 1990 ; Rahbek 2005), avec un maximum souvent situé à l'étage montagnard autour de 1000m. L'altitude de ce pic peut varier selon l'hémisphère, la latitude, l'étendue du gradient, les valeurs des altitudes de ses points extrêmes, mais surtout le groupe taxonomique considéré (Guo et al. 2013). L'autre patron le plus fréquemment observé est une décroissance monotone de richesse spécifique tout le long du gradient. Il en résulte que, indépendamment de la montagne et du groupe d'insectes considérés, tous les pollinisateurs se raréfient au-delà d'une certaine altitude. Cependant, au sein des quatre ordres d'insectes qui totalisent la plupart des espèces anthophiles et donc pollinisatrices (Coléoptères, Diptères, Hyménoptères, Lépidoptères), on constate des différences notables de réponse à l'augmentation de l'altitude entre les différents clades (Mani 1968). Par exemple chez les Hyménoptères, la tendance générale pour toutes les familles d'abeilles (Apiformes) est une diminution nette de richesse et d'abondance le long du gradient, ce qui aboutit à leur absence aux plus hautes altitudes (Hoiss et al. 2012). Pourtant certaines espèces, notamment dans le genre *Bombus*, sont adaptées aux conditions montagnardes et prospèrent en zone alpine, où elles peuvent être d'importantes pollinisatrices (Moldenke 1979a).

Le long du gradient altitudinal, ces différences de réaction à l'altitude entre les groupes anthophiles entraînent un changement de leurs proportions relatives dans la communauté des pollinisateurs disponibles. Malgré le faible nombre de travaux sur le sujet, les grandes tendances de ces patrons de variations, c'est-à-dire à l'échelle de l'ordre, semblent communes à l'ensemble des montagnes du globe en ce qui concerne les richesses spécifiques (Fig. 4). En résumé, on observe le long des gradients altitudinaux une diminution des proportions d'Hyménoptères et de Coléoptères dans les fleurs, une réponse variable pour les Lépidoptères, et une augmentation de la proportion des Diptères. Le groupe de pollinisateurs dominant en plaine, les abeilles, semble donc remplacé progressivement par des mouches quand l'altitude augmente. Parmi les nombreuses familles de Diptères floricoles, celles qui ont été observées dans les fleurs dans les zones froides sont d'une part quelques familles de Nématocères contenant des espèces de très petite taille (regroupées familièrement sous l'appellation de « moucherons » : Chironomidae, Cecidomyiidae, Ceratopogonidae, Sciaridae, ...), et d'autre part des familles de Brachycères (les mouches « vraies » : Anthomyiidae, Bombyliidae, Calliphoridae, Conopidae, Empididae, Fannidae, Muscidae, Syrphidae, Tachinidae...). A ce jour une seule étude publiée, conduite dans les Rocky Mountains au Colorado (U.S.A.), analyse les effets de l'altitude sur l'abondance et la richesse des groupes de Diptères (Kearns 1992). Le point bas de ce gradient est à 2500m

d'altitude et les prairies subalpines apparaissent vers 3000m, ce qui rend difficile les comparaisons avec d'autres chaînes de montagnes où la zonation altitudinale est différente. Par exemple au-dessus de 2700m dans le sud des Alpes, la végétation est déjà quasi-inexistante (Fig. 5). L'évolution des communautés de pollinisateurs dans l'espace et le temps, particulièrement les Diptères censés représenter le groupe floricole majoritaire aux hautes altitudes, reste encore non documentée à l'heure actuelle dans la plupart des montagnes du globe.

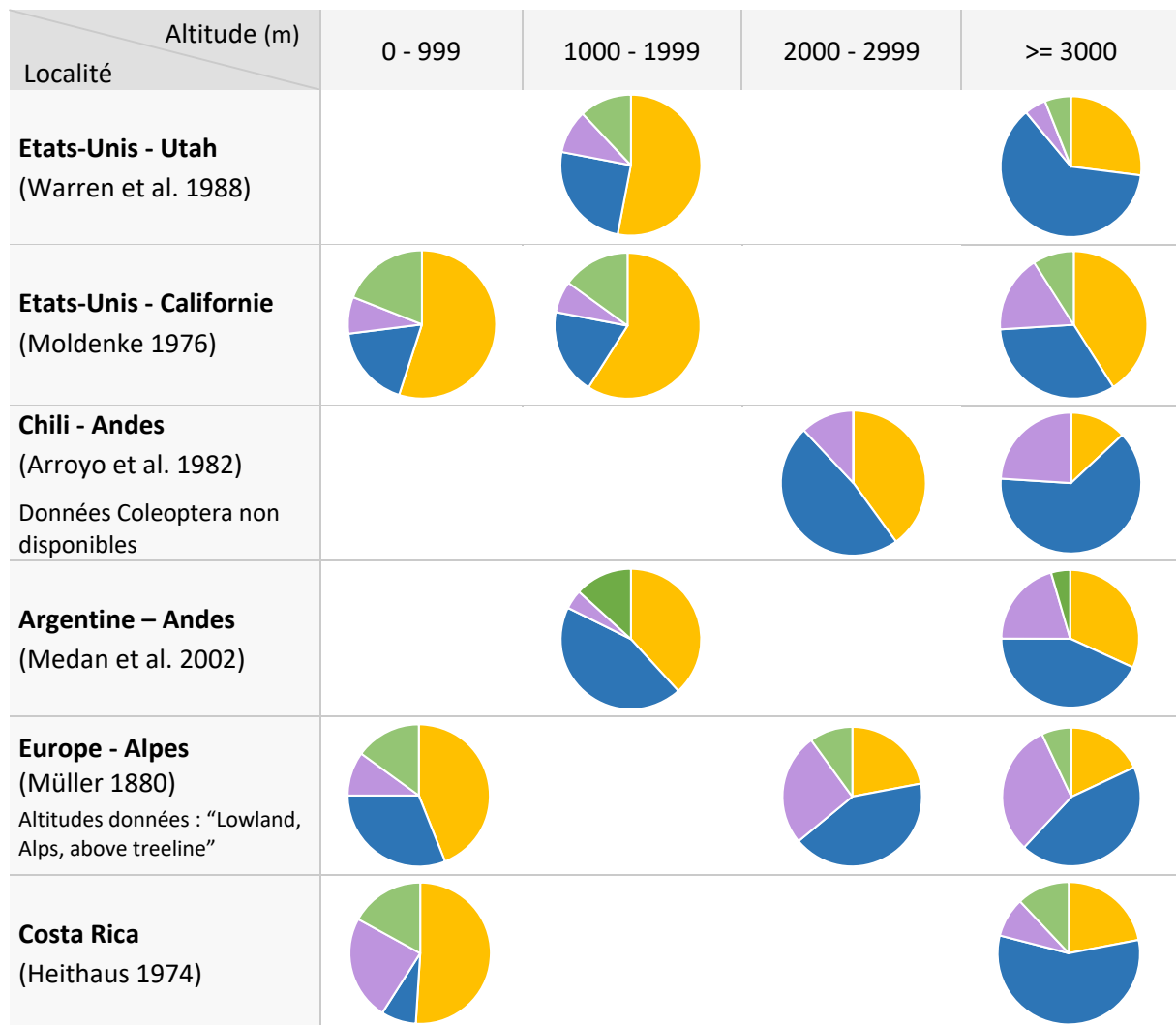


Figure 4. Richesse spécifique relative des quatre principaux groupes d'insectes anthophiles par étage altitudinal. Figure modifiée et complétée à partir des données de Warren et al. (1988).

 **Coleoptera**
  **Diptera**
  **Hymenoptera**
  **Lepidoptera**

Dans un contexte où le réchauffement climatique commence à perturber non seulement la phénologie, la distribution géographique (latitudinale ou altitudinale) mais aussi la physiologie des espèces animales et végétales (Scaven & Rafferty 2013), la fonction écosystémique majeure qu'est la pollinisation se retrouve fragilisée. Elle engage en effet deux groupes d'êtres vivants, plantes et insectes, dont les réactions face aux perturbations environnementales peuvent être bien différentes, aboutissant à des changements dans la structure de leurs réseaux d'interactions. Les asynchronies temporelles (phénologie), spatiales (distribution) et fonctionnelles (physiologie) induites par le réchauffement peuvent en outre se combiner et précipiter la dégradation de telles associations mutualistes. Potentiellement, le nombre d'espèces d'angiospermes et d'insectes floricoles affectés directement par ces perturbations est déjà considérable; mais il faut en plus y ajouter la totalité des animaux qui sera obligatoirement, même si parfois indirectement, touchée par la diminution des produits de la pollinisation. Ces conséquences pourraient être dramatiques pour le fonctionnement des écosystèmes, et ne peuvent être anticipées qu'en améliorant notre compréhension des éléments structurant les réseaux de pollinisation. Les gradients altitudinaux représentent un cadre idéal pour de telles études : ils sont assimilables à des laboratoires en conditions naturelles, où il devient possible d'essayer de prédire les effets du réchauffement.

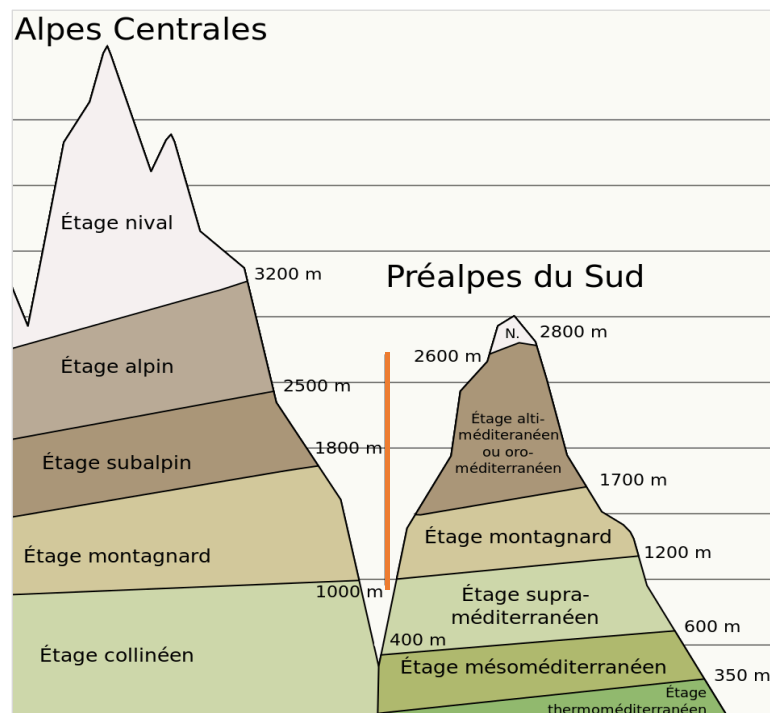


Figure 5. Amplitude altitudinale du gradient échantillonné au cours de la thèse (barre orange) par rapport à la zonation altitudinale du sud des Alpes ; la vallée de l'Ubaye montre une zonation intermédiaire entre les Alpes centrales et les Préalpes du sud (Brousse et al. 2011).

1. 3. Objectifs de la thèse

Ce travail est organisé en deux grands axes. Le premier axe a consisté à étudier la communauté anthophile dans son ensemble, par une analyse des éléments qui déterminent sa composition le long du gradient altitudinal. Le second axe s'est focalisé sur un groupe que le premier axe a révélé comme étant central dans cette communauté : les Empidinae. Nous l'avons utilisé comme groupe modèle pour étudier d'abord leur action pollinisatrice, souvent considérée négligeable chez les visiteurs non apoïdes, puis les origines évolutives de leur diversification en relation avec l'anthophilie et l'altitude.

- **Axe 1 – Structure des communautés anthophiles le long du gradient altitudinal**

Le premier objectif de cette thèse est d'analyser comment évolue la composition des communautés anthophiles en relation avec l'augmentation de l'altitude. Plus précisément, j'ai étudié les effets de l'altitude, du groupe taxonomique et de la phénologie sur 1) l'abondance des interactions plantes-visiteurs et 2) la richesse spécifique de ces visiteurs, le long d'un gradient altitudinal allant de 970 à 2700 m dans le sud des Alpes. J'ai également testé dans quelle mesure les espèces des groupes de butineurs majoritaires se partagent les fleurs disponibles à chaque altitude, et plus globalement le long du gradient. Ces analyses reposent sur des données collectées au cours de deux années consécutives, de mai à juillet 2014 et 2015, sur un total de 13 sites répartis tout le long du gradient. Afin que cet état des lieux puisse servir de référence, en particulier dans le cadre de travaux traitant des effets du réchauffement climatique sur les interactions plantes-pollinisateurs, j'ai suivi un protocole d'échantillonnage strict et reproductible durant toute l'étude. D'après le peu de littérature publiée sur le sujet, la seule hypothèse prédictive formulée était un remplacement des abeilles par divers groupes de diptères aux hautes altitudes. Cette étude est présentée dans la **PARTIE II**.

- **Axe 2 – Anthophilie chez les Empidinae : écologie et évolution**

Le second objectif consiste à évaluer l'importance relative du groupe modèle, les Empidinae, dans le réseau d'interactions plante-pollinisateurs d'une prairie subalpine. Cette prairie est très abondamment fleurie et riche en diptères floricoles, supposés être les acteurs majeurs de la pollinisation en altitude. Deux paramètres principaux sont à étudier pour évaluer l'importance d'un insecte dans la pollinisation d'une angiosperme : 1) la fréquence de ses visites, et 2) l'efficacité de chaque visite en termes de bénéfices apportés au succès reproducteur de la plante. J'ai donc d'abord comparé les fréquences de visite des Empidinae à celles des deux groupes

témoins les plus réputés pour leur activité pollinisatrice : les abeilles (Hymenoptera, Apoidea Apiformes) et les syrphes (Diptera, Syrphidae). Cette étude est présentée dans la **PARTIE III.1**. Ensuite, pour tester si les Empidinae sont des pollinisateurs efficaces comparativement aux autres visiteurs, j'ai sélectionné dans le réseau construit à l'étape précédente une plante qu'ils visitent fréquemment : *Geranium sylvaticum* L. (Geraniaceae). J'ai utilisé le nombre de graines produites par une fleur après une visite unique comme un estimateur de l'efficacité pollinisatrice de chaque espèce de butineur. J'ai conduit ces expériences matin et après-midi, dans différentes conditions d'exposition, et en attribuant différentes catégories de taille aux visiteurs, grâce à des manipulations d'isolement de fleurs par ensachage. Cette étude est présentée dans la **PARTIE III.2**.

Le troisième objectif de la thèse vise à analyser l'origine du succès des Empidinae en tant que pollinisateurs d'altitude, par l'analyse de leur histoire évolutive. J'ai plus précisément cherché à comprendre : 1) l'origine et l'historique de leurs interactions avec les Angiospermes, ainsi que l'évolution de la structure de leurs pièces buccales, pour estimer le rôle de la floricolie dans leur diversification ; et 2) l'origine de leur abondance en altitude. Ces analyses reposent sur une phylogénie moléculaire des Empidinae que j'ai construite sur la base de quatre marqueurs moléculaires, et dont l'échantillonnage taxonomique représente environ 15% des 2000 espèces décrites actuellement. Cette étude est présentée dans la **PARTIE IV**.

I. 2. GROUPE MODELE : LES EMPIDINAE (DIPTERA, EMPIDIDAE)



Empis tessellata chargé de pollen sur *Sanguisorba minor* (Angleterre) - Photo : Heath McDonald

I. 2. 1. Positionnement systématique et éléments de biologie

1. Article de vulgarisation scientifique paru dans Insectes :

Daugeron, C., and V. Lefebvre. 2014. Les Empidinés : une composante essentielle de l'entomofaune d'altitude. *Insectes* 172(1): 35-37.

<https://www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i172-daugeron-lefebvre.pdf>



Empis pennipes sur géranium - Cliché Fabien Vol

Par Christophe Daugeron et Vincent Lefebvre

Les Empidinés : une composante essentielle de l'entomofaune d'altitude

Dans les prairies d'altitude du parc du Mercantour, les Diptères occupent une place de choix parmi les pollinisateurs. La sous-famille – nombreuse – des Empidinés en particulier, n'a gardé de ses ancêtres prédateurs que la particularité de capturer des proies en guise d'offrande sexuelle. Beaucoup sont nectarivores et grands transporteurs de pollen.

Les Empididés forment une famille de Diptères Brachycères de petite taille (1 à 12 mm) qui se divise en trois sous-familles (Clinocérinés, Hémérodromiïnés et Empidinés) auxquelles s'ajoutent quelques genres isolés dont la position phylogénétique est encore incertaine.

Les Clinocérinés sont parmi les Diptères prédateurs les mieux adap-

tés aux cours d'eau où ils s'installent souvent sur les rochers humides à la recherche de petites proies. Ils sont capables de chasser à la surface de l'eau, au sol et même en vol. Ils sont communs partout dans l'Hémisphère nord, rares sous les tropiques.

Les Hémérodromiïnés, également prédateurs, ont une morphologie très caractéristique : les pattes an-

térieures sont ravisseuses et présentent une ou plusieurs séries d'épines en particulier sur la surface ventrale des fémurs. On les trouve principalement dans les milieux humides et ombragés des forêts tempérées et tropicales.

■ UNE VASTE SOUS-FAMILLE

Les Empidinés forment le groupe le plus diversifié, sans morphologie particulièrement spécialisée ; cependant on peut facilement les reconnaître grâce à leurs pièces buccales souvent allongées, à l'appareil reproducteur du mâle généralement très développé, et à leur pilosité souvent dense, en particulier sur



Empis glandis : accouplement après offrande d'une proie à la femelle (Afrique du Sud) - Cliché Cyrille D'Haese



Empis abdominalis sur le sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) (Parc national du Mercantour) - Cliché Vincent Lefebvre

les pattes et le thorax. Ils ont colonisé toutes les zones tempérées ou froides de la Planète (l'ensemble de la Région holarctique, la Patagonie, l'Afrique du Sud, l'Australie du Sud-Ouest et du Sud-Est, Tasmanie comprise, la Nouvelle-Zélande) et la plupart des massifs montagneux, y compris ceux des zones tropicales. Quelques espèces sont même connues du Bassin arctique (Alaska, Ellesmere, côtes du Groenland, Svalbard). Il existe cependant quelques groupes d'espèces qui se sont aussi adaptés aux forêts tropicales de basse altitude dans le bassin de l'Amazone, en Afrique tropicale, ou encore en Asie du Sud-Est. Cette sous-famille, traditionnellement divisés en deux tribus, Empidini et Hilarini, inclut plus de 2 000 espèces connues à travers le monde alors que les Clinocerinés et Hemerodromiiné comptent moins de 600 espèces à elles deux. Un grand nombre d'espèces restent à décrire y compris dans les régions historiquement très étudiées telles que l'Europe de l'Ouest ou l'Amérique du Nord.

■ SEXE ET OFFRANDE

La prise de nectar est un caractère dérivé des Empidinés, et il semble qu'au moins toutes les espèces d'Empidini soient des nectarivores obligatoires à des degrés divers alors que ce comportement est plus rare et probablement accessoire chez les Hilarini. Dans tous les cas la prédation a été conservée durant la période de reproduction

pendant laquelle les individus se regroupent en essaims d'une dizaine à plusieurs centaines d'individus selon les espèces : les mâles collectent des proies qui sont offertes aux femelles au moment de l'accouplement. Les Empidini attrapent des insectes vivants de taille variée, dont la femelle se nourrira



Mâles d'*Empis animosa*, chargés de leurs proies, s'appêtant à convoler (Chili) Cliché Cyrille D'Haese

pendant l'accouplement, alors que les Hilarini collectent plutôt des insectes morts de petite taille flottant à la surface de l'eau (rivières, étangs...). Grâce à des glandes séricigènes présentes dans leurs pattes antérieures, les mâles d'Hilarini emballent leur offrande dans un cocon de soie. Parfois, ils se contentent d'offrir un cocon vide. Selon les hypothèses actuelles, le comportement d'offrande serait apparu conjointement à la nectarivorie, afin d'assurer aux femelles l'apport des protéines nécessaires à la maturation des œufs. Secondairement

la nectarivorie aurait disparu (la plupart des Hilarini) et le comportement de cour se serait ritualisé ; dans ce cas l'offrande est constituée d'un insecte mort ou d'un objet non comestible (tel qu'une graine) emballé dans la soie, ou encore d'un cocon vide, et possède une valeur nutritive faible ou nulle ; elle joue alors uniquement le rôle d'un caractère sexuel secondaire permettant d'attirer les femelles.

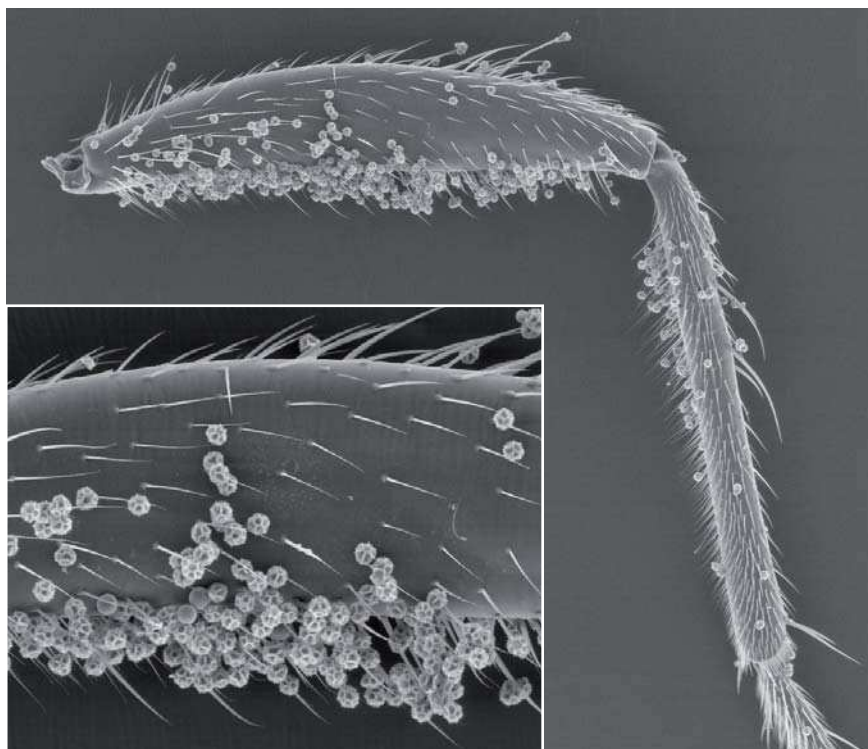
La prise de nourriture n'est donc probablement pas obligatoire pour les adultes de nombreux Hilarini ; les réserves accumulées durant la vie larvaire étant suffisantes au moins chez le mâle, alors que des mécanismes physiologiques complexes se sont peut-être mis en place chez la femelle afin de permettre la production d'œufs sans apport protéique externe (autogénie).

Dans les essaims les femelles ont le choix entre de nombreux mâles pour s'accoupler, et la qualité de l'offrande associée à la qualité du vol est souvent l'un des principaux critères de sélection du partenaire sexuel. Dans certains cas le comportement de cour est inversé : les femelles courtisent et les mâles choisissent leur partenaire sexuel ; dans ce cas ce sont les femelles, qui présentent des caractères sexuels secondaires (soies plumeuses sur les pattes, ailes élargies, sacs abdominaux, couleurs métalliques) afin de séduire les mâles.

■ DES POLLINISATEURS ESSENTIELS

L'inventaire biologique généralisé réalisé dans le Mercantour a été une occasion unique d'améliorer nos connaissances sur la biodiversité des Empidiniés en zone d'altitude. Les collectes ont été effectuées principalement au piège Malaise entre mai et octobre sur les communes de Valdeblore, Saint-Martin-de-Vésubie et Saint-Dalmas-le-Selvage (col de Salèse, Le Boréon, vallons de Sestrière et de Saint-Dalmas) en 2009, de Saorge (forêt de Caïros) en 2010, de Meyronnes et Larche (col de Larche) en 2011. Des collectes complémentaires ont eu lieu en 2012 et 2013 aux cols de la Bonnette, Vars et la Cayolle. Pour le moment seuls les Empidini ont été étudiés avec environ 80 espèces inventoriées, dont au moins 4 nouvelles pour la science.

En 2012 nous avons mené une étude davantage orientée sur l'impact pollinisateur des Empidiniés en altitude. Cette étude a eu lieu entre la fin mai et la mi-juillet au col de la Bonnette sur le plateau des Meyries à 1 800 m, dans le nord du parc (commune de Jausiers). Il s'agit d'une prairie parsemée de mélèzes âgés, fauchée tardivement. Le nombre de visites des différents pollinisateurs a



Grains de pollen retenus dans la pilosité d'une patte d'Empidinié. En bas, détail.
Cliché Julien Cillis et Christophe Daugeron

été suivi pour 23 espèces de plantes à fleurs. Nos analyses ont montré que les Diptères, et plus particulièrement les Empidiniés étaient les principaux visiteurs. Par exemple, en comparant les Empidiniés aux seuls abeilles et bourdons, nous avons trouvé que les premiers étaient les principaux visiteurs de 11 des 23 espèces de plantes étudiées alors que les seconds étaient les visiteurs ma-

ajoritaires de seulement 5 espèces. Par leur diversité et leur abondance, les Empidiniés sont sans aucun doute une composante majeure de l'entomofaune d'altitude ; si on y ajoute leur impact pollinisateur, ils sont aussi un élément clé du fonctionnement des écosystèmes alpins. De ce point de vue ils apparaissent aujourd'hui comme un modèle d'étude particulièrement intéressant pour comprendre le rôle joué par les facteurs écologiques et historiques dans la mise en place des relations entre les plantes à fleurs d'altitude et les pollinisateurs. Ils devraient nous aider à mieux expliquer la transition des Hyménoptères aux Diptères le long du gradient altitudinal. À l'heure où les populations de l'Abeille domestique connaissent un déclin sans précédent, il devient particulièrement pertinent d'étudier l'impact de ces pollinisateurs traditionnellement considérés comme secondaires. ■



Empis liberalis sur une fleur en Patagonie chilienne - Cliché Steve Marshall

Contact

Muséum national d'Histoire naturelle, Institut Systématique, Évolution, Biodiversité, UMR 7205 MNHN, CNRS, UPMC, EPHE, 45 rue Buffon, CP 50, 75005 Paris
Courriel : daugeron@mnhn.fr

2. Description de deux nouvelles espèces du Mercantour

Daugeron, C. and V. Lefebvre. 2015. Description of two new species of Empidinae Rondani, 1841 (Diptera: Empididae) from the Mercantour National Park, France.

Zoosystema 37(4): 605–610. <http://dx.doi.org/10.5252/z2015n4a6>



Les deux sous-genres auxquels appartiennent les deux nouvelles espèces décrites dans l'article : *Rhamphomyia* (*Lunstroemiella*) sp. (haut, cliché Françoise Vaselli) et *Empis* (*Xanthempis*) sp. (bas, cliché V. Lefebvre)

Descriptions of two new species of Empidinae Schiner, 1862 (Diptera: Empididae) from the Mercantour National Park, France

Christophe DAUGERON
Vincent LEFEBVRE

Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité,
ISYEB, UMR 7205, MNHN, CNRS, UPMC, EPHE,
Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Universités,
case postale 50, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)
daugeron@mnhn.fr

Published on 31 December 2015

urn:lsid:zoobank.org:pub:CD1DF64F-8103-4ADB-9B75-73BCB99A68AB

Daugeron C. & Lefebvre V. 2015. — Descriptions of two new species of Empidinae Schiner, 1862 (Diptera: Empididae) from the Mercantour National Park, France, in Daugeron C., Deharveng L., Isaia M., Villemant C. & Judson M. (eds), Mercantour/Alpi Maritime All Taxa Biodiversity Inventory. *Zoosystema* 37 (4): 605-609. <http://dx.doi.org/10.5252/z2015n4a6>

ABSTRACT

Two new species of Empidinae Schiner, 1862, belonging to the tribe Empidini Collin, 1961, are described. *Empis (Xanthempis) fusca* n. sp. was collected as part of the All Taxa Biodiversity Inventory (ATBI) conducted in the Mercantour National Park between 2009 and 2011, while *Rhamphomyia (Lundstroemiella) brevis* n. sp. was collected in autumn 2013 at 2100 m in one of the highest passes in Europe (Col de la Bonette).

RÉSUMÉ

Description de deux espèces nouvelles d'Empidinae Schiner, 1862 (Diptera: Empididae) collectées dans le Parc national du Mercantour.

Deux espèces nouvelles d'Empidinae Schiner, 1862, appartenant à la tribu des Empidini Collin, 1961 sont décrites : *Empis (Xanthempis) fusca* n. sp. a été collectée dans le cadre de l'Inventaire biologique généralisé mis en place dans le Parc national du Mercantour entre 2009 et 2011, alors que *Rhamphomyia (Lundstroemiella) brevis* n. sp. a été collectée à l'automne 2013 à 2100 m d'altitude dans l'un des plus hauts cols d'Europe (col de la Bonette).

KEY WORDS

Mercantour National Park,
All Taxa Biodiversity Inventory
(ATBI),
Alps,
new species.

MOTS CLÉS

Parc national du Mercantour,
Inventaire biologique généralisé
(IBG),
Alpes,
espèces nouvelles.

INTRODUCTION

Empidinae Schiner, 1862, (Diptera Linnaeus, 1758: Empididae Latreille, 1804), or empidine dance flies, form a strongly diversified subfamily of more than 2000 species. Their distribution is worldwide, with the exception of Antarctica, and they are especially found in temperate areas (Holarctic, Patagonia, South Africa, South Western and South Eastern Australia [including Tasmania] and New Zealand) and most mountainous regions of the world, where they probably play a key role as pollinators (Lefebvre *et al.* 2014). The number of species found in these areas is so large that the biodiversity of the group is only partially known, even in historically well-studied regions (Europe and North America).

The All Taxa Biodiversity Inventory (ATBI) conducted in the Mercantour National Park was an opportunity to sample the subfamily in an area where the climate and topography are particularly suitable for this group. Among the material collected during the ATBI (2009–2011) and several field trips that followed (2012–2014), a number of species were identified as new. The aim of this paper is to describe two of them, belonging to the tribe Empidini Collin, 1961.

MATERIAL AND METHODS

This study is primarily based on the material collected with Malaise traps in the framework of the “Terrestrial Invertebrates fieldwork module” of the ATBI Mercantour project between 2009 and 2011 (Deharveng *et al.* 2015) which greatly contributed to the biodiversity inventory undertaken in this national park (Villemant *et al.* 2015, this issue). Additional collections were made in or near the Park in spring and summer of 2012 and 2014, and the spring and autumn of 2013.

Morphological terminology follows McAlpine (1981), except for the antennal structure, which follows Stuckenberg (1999). Interpretation of male genital sclerites is based on Daugeron (1997). Male genitalia were dissected and then macerated in hot 10% KOH, positioned in glycerine and drawn using a camera lucida.

All the material studied in this work is deposited in the Diptera collection of the Muséum national d’Histoire naturelle.

ABBREVIATIONS

Abbreviations used in the figures

cer	cercus;
epn	epandrium;
ej ap	ejaculatory apodeme;
hyp	hypandrium;
ph	phallus.

Institution

MNHN Muséum national d’Histoire naturelle, Paris.

SYSTEMATICS

Order DIPTERA Linnaeus, 1758
 Family EMPIDIDAE Latreille, 1804
 Subfamily EMPIDINAE Schiner, 1862
 Genus *Empis* Linnaeus, 1758
 Subgenus *Xanthempis* Bezzi, 1909

Empis (Xanthempis) fusca n. sp.
 (Figs 1, 2)

TYPE MATERIAL. — **Holotype.** Male, France, Larche (04), forêt de Boisset, Larch forest, 1986 m, 44.422731°N, 6.878456°E, 24.VI-8.VII.2011, Malaise trap (M11-LAR2000T3-M2), MNHN.

Paratypes. 23 ♂, 11 ♀, same data; 15 ♂, 24 ♀, same data except (M11-LAR2000T3-M1); 10 ♀, same data except 26.V-9.VI.2011 (M11-LAR2000T1-M2), MNHN.

ETYMOLOGY. — From the Latin word *fuscus, a, um* meaning *dark*, with reference to the unusual dark blackish-brown colour of this *Xanthempis* species.

DESCRIPTION

Species of medium size; thorax blackish; abdomen, including male hypopygium, entirely brown (phallus and lower part of epandrial lamella yellowish); fore-femur bicolour, brown dorsally to yellow ventrally.

Male

Head. Occiput blackish, with 2 rows of rather strong, short setae. Ocellar triangle not very prominent, with a pair of fine, short setae. Antenna blackish, postpedicel long, stylus black and short. Frons as broad as face, with minute bristly hairs along margins of eyes. Dichoptic, all ommatidia of equal size. Gena narrow but visible, dark brown. Labrum yellowish, 1.5 × longer than head height, labium brownish, labella thick, with distinct setae, palpus yellow with a few short, bristly hairs.

Thorax. Dark, blackish-brown. Antepronotum bilobed, with about 6–7 rather strong, short setae on each side. Proepisternum bare, prosternum with a few yellowish, bristly hairs. Strong, long setae as follows: 1 postpronotal, 1 notopleural, 1 postalar, 2 scutellars. Acrostichals absent, dorsocentrals uniseriate, distinct, short, ending in 2 stronger, longer setae in prescutellar depression. 1 finer, shorter notopleural. Lateral tergite with fan of 5–6 strong, long setae.

Wing (about 5.5 mm). Rather clear, tinted brown with faint brown stigma, veins brown except for the yellowish base of Sc and R1. Halteres whitish. A1 complete. Anal lobe not strongly developed, anal angle obtuse.

Legs. Coxae yellow, weakly brownish basally, trochanter yellowish-brown. Fore femur distinctly bicolour: dark brown dorsally, yellow ventrally. Mid and hind femora brown. Fore-tibiae yellowish brown at base to dark brown apically. Mid and hind tibiae brownish, darker apically. All tarsi dark, blackish-brown. Legs covered with setulae, fore and mid tibiae with a few more distinct dorsal setae, never longer than tibia depth.

Abdomen. Entirely brownish, with very short, pale setae; stronger, longer blackish setae at posterior margin of segment 8.



FIG. 1. — *Empis (Xanthempis) fusca* n. sp. Male habitus, paratype. Length: about 6 mm.

Hypopygium (Fig. 2). Very similar to those of *E. (X.) semicinerea* Loew, 1867, *E. (X.) pseudosemicinerea* Daugeron, 2000 and *E. (X.) styriaca* Strobl, 1893, but entirely brown except for the yellowish phallus and the yellow lower part of the epandrial lamella. Cercus cleft posterodorsally, epandrial lamella somewhat rectangular, with distinct ventral setae, hypandrium bare, truncate at tip.

Female

Similar to male, except for usual sexual differences.

REMARKS

The subgenus *Xanthempis* has been intensively investigated during the past twenty years (Chvála 1994, 1996; Daugeron 1997, 2000, 2009; Shamshev 1998, 2007; Shamshev & Kus-

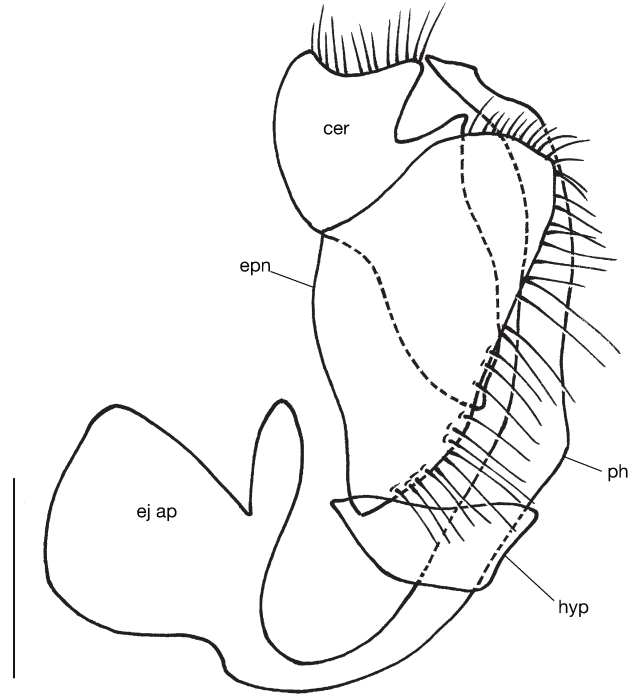


FIG. 2. — *Empis (Xanthempis) fusca* n. sp. Male hypopygium in lateral view. Scale bar: 0.35 mm.

toy 2008) and the new species described here can be easily compared with the other known species using the extensive bibliography. This species is closely related to the greyish *Xanthempis* species found in the Alps, such as *E. (X.) styriaca*, *E. (X.) semicinerea* and *E. (X.) pseudosemicinerea* (see Daugeron 2000), which all have very similar male genitalia. However *E. (X.) fusca* n. sp. can be distinguished from them by its blackish thorax, entirely dark brown abdomen and bicoloured fore femur.

Genus *Rhamphomyia* Meigen, 1822

Subgenus *Lundstroemiella* Frey, 1922

Rhamphomyia (Lundstroemiella) brevis n. sp.

(Figs 3, 4)

TYPE MATERIAL. — **Holotype.** Male, France, Parc national du Mercantour, Col de la Bonette, Larch forest, 2100 m, 44°21'32.90"N, 6°47'03.16"E, 01.X.2013, MNHN.

Paratypes. 7 ♂, 5 ♀, same data; 7 ♀, same data, except 3.X.2013, MNHN.

ETYMOLOGY. — From the Latin word *brevis*, *e*, meaning *short*, with reference to the very short, C-shaped phallus of this species.

DESCRIPTION

Greyish to brown species with postpedicel elongated, male eyes dichoptic, legs dark brown to yellowish. Male genitalia closed with short phallus concealed between epandrial lamellae.



FIG. 3. — *Rhamphomyia (Lundstroemiella) brevis* n. sp. Male habitus, holotype. Length: about 5 mm.

Male

Head. Occiput greyish, with distinct, black, postocular setae. Ocellar triangle prominent, with pair of distinct setae. Eyes dichoptic, all ommatidia of equal size. Frons broader than face, greyish, with bristly hairs along eye margin. Face greyish, bare. Antenna blackish, postpedicel elongated, stylus very short. Proboscis dark brown, labrum as long as head height, labium very thick, with labella bearing distinct fine setae, palpus blackish with distinct short setae.

Thorax. Antepronotum and proepisternum without distinct setae, prosternum with a few fine, short, yellowish setae. Scutum greyish. Acrostichals absent, dorsocentrals uniserial, strong, rather short, longer in prescutellar depression. Strong, long black setae as follows: 1 postpronotal, 1 anterior and 1 posterior supra-alars, 1 notopleural, 1 postalar, 4 scutellars. Notopleuron with 2 additional, finer, shorter setae. A

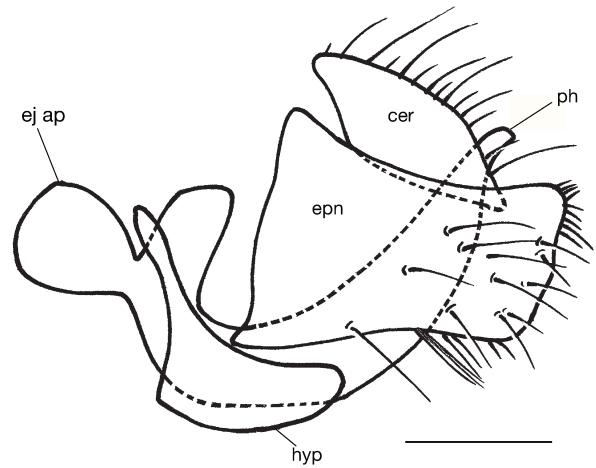


FIG. 4. — *Rhamphomyia (Lundstroemiella) brevis* n. sp. Male hypopygium in lateral view. Scale Bar: 0.1 mm

few short anterior postpronotals. Laterotergite with fan of a few yellowish fine setae.

Wing (about 4.5 mm). Clear, with brown stigma. Anal lobe feebly developed, with anal angle very obtuse. R4+5 unforked. CuA1 (M3) distinctly stronger than M1 and M2. Halter whitish.

Legs. Coxae dark brown yellowish with distinct anterior yellowish setae. Femora dark brown to yellowish ventrally, tibiae dark brown, sometimes yellowish basally, tarsi dark, blackish-brown. All legs with only setulae, except for a few more distinct apical setae on femora.

Abdomen. Dark brown to blackish, with fine, rather short, whitish setae, marginal setae of tergites longer.

Hypopygium (Fig. 4) blackish. Cercus simple, small, without distinct seta, only short bristly hairs. Epandrial lamella subrectangular, with a few fine, short setae. Hypandrium simple, not divided into two lamellae, bare. Phallus yellowish, very short, C-shaped, concealed between epandrial lamellae and cerci.

Female

Similar to male, except for the usual sexual differences and the following characters: setae finer and shorter, especially on abdomen; wing tinted slightly brown.

REMARKS

This species of the subgenus *Lundstroemiella* was probably overlooked until now because of its occurrence in autumn; Barták (1985, 1999, 2006) did not mention any species of this subgenus occurring in October. *Rhamphomyia (L.) brevis* n. sp. can only be compared to *R. (L.) magellensis* Frey, 1922, as the two species have their male genitalia closed with the phallus short and thick, concealed between epandrial lamellae, and the hypandrium simple and bare. The remaining *Lundstroemiella* species have their male genitalia more or less open, with the phallus long, thin and partly visible (see Barták 1985, 1999, 2006). However, *R. (L.) brevis* n. sp. and *R. (L.) magellensis* can be distinguished by

their very different coloration: the first is greyish to brown including brownish legs, while the second has yellowish legs, bicoloured brown/yellow tergites and only the thorax entirely brownish-black.

Acknowledgements

The All Taxa Biodiversity Inventory + Monitoring Mercantour/Alpi Marittime project was launched by the European Distributed Institute of Taxonomy (EDIT) (2006-2011).

The ATBI was coordinated by M.-F. Leccia (Mercantour National Park) and M. De Biaggi (Parco Naturale Alpi Marittime), who provided the relevant permits.

Some specimens studied in this paper were collected as part the Terrestrial Invertebrates Module, coordinated by the Muséum national d'Histoire naturelle, during which Malaise trap samples were obtained by J. Molto, M. Torjman and E. Minssieux (Mercantour National Park) and sorted to family level by M. Czynnek and T. Théry (MNHN).

We also thank Jean-Luc Printemps (Centre Séalane, Barcelonnette), Emmanuel Delfosse (MNHN), and Patrick Grootaert and Igor Shamshev for their helpful comments on the manuscript.

This work received support from the National Research Agency under ANR-10-LABX-0003-BCDiv as part the program No. ANR- IDEX-11-0004-02.

REFERENCES

- BARTÁK M. 1985. — A revision of the *Rhamphomyia* subgenus *Lundstroemiella* (Diptera, Empididae), with the description of a new species. *Acta Universitatis Carolinae – Biologica* 1982-1984: 9-46.
- BARTÁK M. 1999. — Two new European species of *Rhamphomyia* subgenus *Lundstroemiella* (Diptera, Empididae). *Klapalekiana* 35: 95-102.
- BARTÁK M. 2006. — Three new West Palearctic species of *Rhamphomyia* subgenus *Lundstroemiella* (Diptera, Empididae). *Biologia Bratislava* 61: 503-508.
- CHVÁLA M. 1994. — The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. III. Genus *Empis*. *Fauna Entomologica Scandinavica* 29: 1-192.
- CHVÁLA M. 1996. — Classification and phylogeny of European *Empis* subgenus *Xanthempis* Bezzi (Diptera, Empididae). *Studia Dipterologica* 3: 3-18.
- DAUGERON C. 1997. — Découverte du sous-genre *Xanthempis* Bezzi en Afrique du Nord et description de trois espèces nouvelles (Diptera: Empididae). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* 33: 155-164.
- DAUGERON C. 2000. — The subgenus *Xanthempis*: new species and taxonomical data (Diptera: Empididae). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* 36: 371-388.
- DAUGERON C. 2009. — Two new species of *Xanthempis* (Diptera, Empididae, Empidinae) endemic to the Pyrenees. *Zootaxa* 2087: 59-64.
- DEHARVENG L., BEDOS A., DAUGERON C., VILLEMANT C. & JUDSON M. L. I. 2015. — Organization, usefulness and limitations of an ATBI (All Taxa Biodiversity Inventory): the inventory of terrestrial invertebrates in the Mercantour National Park, in DAUGERON C., DEHARVENG L., ISAIA M., VILLEMANT C. & JUDSON M. (eds), Mercantour/Alpi Marittime All Taxa Biodiversity Inventory. *Zoosystema* 37 (1): 9-30. <http://dx.doi.org/10.5252/z2015n1a1>
- LEFEBVRE V., FONTAINE C., VILLEMANT C. & DAUGERON C. 2014. — Are empidine dance flies major flower-visitors in alpine environments? A case study in the Alps, France. *Biology Letters* 10: 1-4.
- MCALPINE J. F. 1981. — Morphology and terminology – Adults [Chapter] 2, in MCALPINE J. F., PETERSON B. V., SHEWELL G. E., TESKEY H. J., VOCKEROTH J. R. & WOOD D. M. (eds), *Manual of Nearctic Diptera*, Volume 1. *Agriculture Canada Monograph* 27: 9-63.
- SHAMSHEV I. V. 1998. — Revision of the genus *Empis* Linnaeus (Diptera: Empididae) from Russia and neighbouring lands. I. Subgenus *Xanthempis* Bezzi. *International Journal of Dipterological Research* 9: 127-170.
- SHAMSHEV I. V. 2007. — A new species of *Empis* (subgenus *Xanthempis*) from Italy (Diptera: Empididae). *Zoosystematica Rossica* 16: 281-283.
- SHAMSHEV I. V. & KUSTOV S. Y. 2008. — [New and little-known species of the dance-fly subgenus *Xanthempis* Bezzi, genus *Empis* L. (Diptera, Empididae), from the Caucasus.] *Entomologicheskoe obozrenie* 87: 776-790 [in Russian, with English summary].
- STUCKENBERG B. R. 1999. — Antennal evolution in the Brachycera (Diptera), with a reassessment of terminology relating to the flagellum. *Studia Dipterologica* 6: 33-48.
- VILLEMANT C., DAUGERON C., GARGOMINY O., ISAIA M., DEHARVENG L. & JUDSON M. L. I. 2015. — The Mercantour/Alpi Marittime All Taxa Biodiversity Inventory (ATBI): achievements and prospects, in DAUGERON C., DEHARVENG L., ISAIA M., VILLEMANT C. & JUDSON M. (eds), Mercantour/Alpi Marittime All Taxa Biodiversity Inventory. *Zoosystema* 37 (4): 667-679. <http://dx.doi.org/10.5252/z2015n4a10>

Submitted on 19 March 2015;
accepted on 17 July 2015;
published on 31 December 2015.

I. 2. 3. Anthophilie chez les Empidinae : revue synthétique

Sur la base d'observations menées en Grande-Bretagne avec son fils, Darwin (1862 ; 1870) avait déjà reconnu les *Empis* comme des pollinisateurs importants de plusieurs espèces d'orchidées. A la même période, son ami et correspondant allemand Hermann Müller (1873) constatait que les Empidinae visitent et très probablement pollinisent de nombreuses fleurs dans les Alpes. Depuis, les mentions de visites de fleurs par les Empididae se sont accumulées dans l'abondante littérature traitant des interactions entre angiospermes et insectes anthophiles. Environ 170 espèces (dont 81 dans le genre *Empis* et 62 dans le genre *Rhamphomyia*) sont associées à plus de 300 espèces de plantes à fleurs, réparties dans 50 familles différentes. Ces chiffres qui synthétisent les données de 48 publications sont largement sous-estimés pour les Empidinae, puisque dans beaucoup d'articles les identifications s'arrêtent à la famille, rendant impossible l'évaluation du nombre de genres et d'espèces masqués sous la détermination « Empididae ». Dans une moindre mesure, c'est aussi le cas pour les plantes visitées quand les taxons sont identifiés seulement au genre ou à la famille. En regard de la diversité spécifique estimée des Empidinae (plus de 2000 espèces déjà décrites, mais des centaines d'espèces au moins sont encore à décrire ; Marshall 2012), ces chiffres sont toutefois remarquablement faibles. Ils n'intègrent par exemple aucune donnée en zone tropicale ni dans tout l'hémisphère sud (à l'exception du cas australien traité dans le paragraphe suivant), où l'on sait pourtant que les Empidinae sont présents et visitent les fleurs (comm. pers. C. Daugeron). Ainsi, alors que l'activité floricole et/ou pollinisatrice des Empidinae est documentée et considérée comme cruciale dans les régions froides où les autres pollinisateurs sont peu abondants, on ne connaît étonnamment rien de leur place dans les réseaux de pollinisation de la majorité des écosystèmes du globe.

Toutefois fin 2016, dans le sud-est de l'Australie (état de Victoria), un cas exceptionnel d'interaction Empidinae-Angiosperme a été découvert chez une orchidée du genre *Pterostylis*. La plupart des espèces de ce genre se font polliniser en attirant de petits diptères appartenant à deux familles, les Mycetophilidae et les Sciaridae (Kuitert 2016). Mais l'espèce *Pterostylis plumosa* Cady leurre les mâles d'une espèce d'Empidinae, qu'elle attire à la fois visuellement et chimiquement, à l'aide de kairomones supposées très semblables à celles émises par les femelles. Les mâles s'approchent de la fleur, puis essaient d'offrir une proie qu'ils tiennent entre les pattes à l'excroissance apicale aplatie et colorée du labelle de la fleur (Fig. 6.a). Cette excroissance s'agite au moindre souffle d'air, et ils la confondent probablement avec une femelle en vol qui cherche à s'accoupler. En pliant sous le poids des deux insectes, le labelle révèle une

ouverture dans la colonne formée par le lobe supérieur de l'orchidée (ou galéa, Fig 6.b). Si le mâle s'y engouffre, le labelle se redresse et obture de nouveau l'entrée de la galéa. Pour ressortir, il est alors obligé de remonter la colonne, frottant son thorax successivement au pistil puis aux pollinies de la fleur. Si l'individu avait déjà visité une autre fleur de cette espèce et s'était collé des pollinies sur le thorax (Fig. 1.c), il pollinise alors la fleur. Il se colle éventuellement des pollinies sur le thorax, si celles de la fleur visitée sont encore présentes.

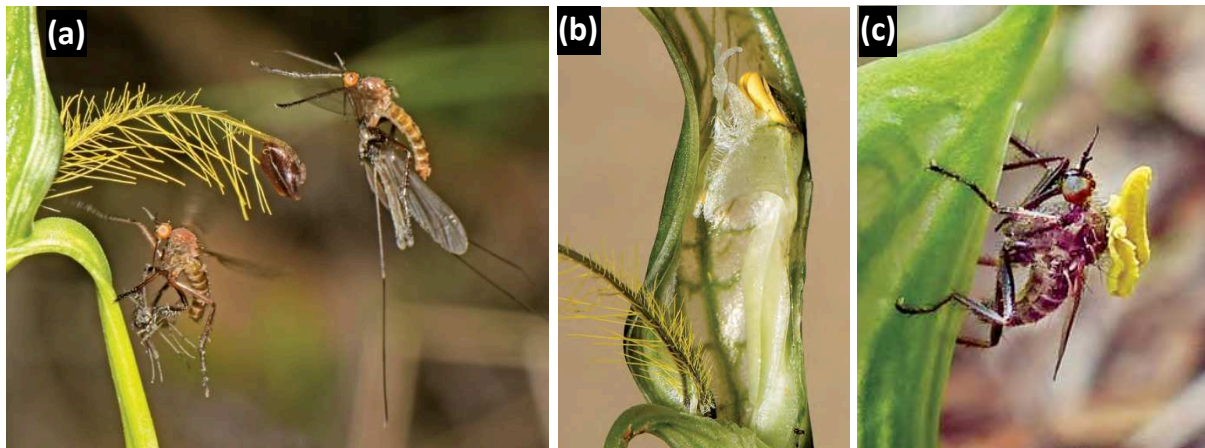


Figure 6. (a) *Empis* sp. mâles en vol d'approche autour du labelle de la fleur, tenant dans leurs pattes les offrandes (proies) destinées aux femelles pour l'accouplement ; (b) intérieur de la galéa de *P. plumosa*, avec les pollinies visibles en haut de la colonne ; (c) un mâle sans proie mais avec des pollinies collées sur le thorax, après être ressorti de la fleur de l'orchidée. **Photos :** (a) et (b) Rudie Kuitert ; (c) Neil Blair (toute première photographie d'un pollinisateur de *P. plumosa*).

Les données d'interactions Empidinae-Angiospermes issues de la synthèse bibliographique de ce chapitre, complétées par celles de la thèse et quelques observations communiquées par différents collègues, sont synthétisées dans le tableau de l'Annexe 2. La particularité du mutualisme Empidinae-Angiospermes est qu'à quelques exceptions près, qui demanderaient à être confirmées par d'autres observations, ces derniers ne visitent les fleurs que pour le nectar, et ne consomment pas de pollen. Chez les Empidini les pièces buccales, très fines et allongées par rapport à celles de la plupart des autres groupes de diptères floricoles (à l'exception notamment des Bombyliidae), ne permettent probablement pas l'absorption du pollen. Ce type de régime nectarivore serait lié à leur comportement de cour, unique chez les diptères, où le mâle chasse et offre une proie à la femelle juste avant l'accouplement. Les protéines nécessaires au développement des œufs seraient alors consommées par la femelle durant la copulation, de sorte que la consommation de pollen ne serait pas nécessaire.

Références

- Allen, A. A.** 1994. Specific flower associations in Empididae (Dipt.). *Entomologist's Record and Journal of Variation* 106: 250–251.
- Benadi, G., Hovestadt, T., Poethke, H. J., and N. Blüthgen.** 2014. Specialization and phenological synchrony of plant–pollinator interactions along an altitudinal gradient. *Journal of Animal Ecology* 83: 639–650.
- Borkent, C. J., and L. D. Harder.** 2007. Flies (Diptera) as pollinators of two dioecious plants: Behaviour and implications for plant mating. *Canadian Entomologist* 139(2): 235–246.
- Chvála, M.** 1994. The Empidoidea of Fennoscandia and Denmark. III. Genus *Empis*. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 29: 146–174.
- Claessens, J., and J. Kleynen.** 2016. Orchidées d'Europe : fleur et pollinisation. Biotope, Mèze, 448p.
- Collin, J. E.** 1923. Diptera (Orthorrhapha, Brachycera and Cyclorrhapha) from Spitsbergen and Bear Island. Results of the Oxford University Expedition to Spitsbergen, 1921. No. 22. *The Annals and magazine of natural history* 11(9): 116–123.
- Collin, J. E.** 1961. Empididae. In: *British Flies*, 6, 782 p. Cambridge.
- Darwin, C. R.** 1862. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing. London : John Murray.
- Delmas, C.** 2012. Interactions plantes-pollinisateurs et reproduction sexuée en habitat fragmenté : Le cas d'un arbuste à floraison massive. Mémoire de thèse Université Toulouse III Paul Sabatier. 218p.
- Downes, J. A., and S. M. Smith.** 1969. New or little known feeding habits in Empididae (Diptera). *The Canadian Entomologist* 101: 404–408.
- Downes, J. A.** 1970. The feeding and mating behaviour of the specialized Empidinae (Diptera); observations of four species of *Rhamphomyia* in the high Arctic and a general discussion. *The Canadian Entomologist* 102: 769–91.
- Drabble, E., and H. Drabble.** 1927. Some flowers and their dipteran visitors. *New Phytologist* 26: 115–123.
- Dzhambazov, B. and I. Teneva.** 2000. Beobachtungen zum Blütenbesuch von Fliegen der Überfamilie Empidoidea (Hybotidae, Empididae). *Studia Dipterologica* 7: 553–557.
- Dzhambazov, B. and I. Teneva.** 2002. Die Bedeutung von *Empis (Leptempis) meridionalis* Meigen (Diptera, Empididae) als Bestäuber. *Studia Dipterologica* 9: 165–170.
- Elberling, H., and J. M. Olesen.** 1999. The structure of a high latitude plant-flower visitor system: The dominance of flies. *Ecography* 22: 314–323.
- Fiz, O., Vargas, P., Alarcón, M., Aedo, C., García, J. L., and J. J. Aldasoro.** 2008. Phylogeny and historical biogeography of Geraniaceae in relation to climate changes and pollination ecology. *Systematic Botany* 33: 326–342.

- Fulkerson, J. R., Whittall, J. B., and M. L. Carlson.** 2012. Reproductive Ecology and Severe Pollen Limitation in the Polychromic Tundra Plant, *Parrya nudicaulis* (Brassicaceae). PLoS ONE 7(3): e32790. doi:10.1371/journal.pone.0032790
- Hocking, B.** 1968. Insect-flower relationships in the high Arctic with special reference to nectar. Oikos 19: 359–388.
- Hocking, B. and C. D. Sharplin.** 1965. Flower basking by arctic insects. Nature 206: 215.
- Hobby, B. M., and Smith, K. G. V.** 1961. The bionomics of *Empis tessellata* F. (Dip., Empididae). Entomologist's monthly Magazine 97: 2–10.
- Inouye, D. W., and G. H. Pyke.** 1988. Pollination biology in the Snowy Mountains of Australia: comparisons with Montane Colorado, USA. Australian Journal of Ecology 13: 191–210. doi:10.1111/j.1442-9993.1988.tb00968.x
- Jersáková, J., Malinová, T., Jeřábková, K., and S. Dötterl.** 2011. Biological flora of the British Isles: *Pseudorchis albida* (L.) Á. & D. Löve. Journal of Ecology 99(5): 1282–1298.
- Kearns, C. A., and D. W. Inouye.** 1994. Fly Pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). American Journal of Botany 81: 1091–1095.
- Kevan, P. G.** 1975. Sun-tracking solar furnaces in high Arctic flowers: significance for pollination and insects. Science 189: 723–726.
- Kimmins, D. E.** 1939. Empididae (Dipt.) and the flowers of *Orchis elodes* Godfrey. Journal of the Society for British Entomology, Southampton. 2: 37–8.
- King, C., Ballantyne, G., and P. G. Willmer.** 2013. Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. Methods in Ecology and Evolution 4: 811–818.
- Kozuharova, E.** 2002. Co-evolutionary trends in the pollination of *Geranium* L. species in the Bulgarian Flora. Comptes rendus de l'Académie bulgare des Sciences. 55: 69–72.
- Kudo, G.** 1993. Relationship between flowering time and fruit set of the entomophilous alpine shrub, *Rhododendron aureum* (Ericaceae), inhabiting snow patches. American Journal of Botany 80: 1300–1304.
- Kuiter, R.H.** 2016. Orchid Pollinators of Victoria, 4th edition. Aquatic Photographics, Seaford.
- Kuiter, R. H., Findlater-Smith, M. J., and R. E. Lindhe.** 2017. Pollination of the Bearded Greenhoods (Orchidaceae) by Dagger Flies (Diptera: Empididae). Aquatic Photographics Short Paper 1.
- Levesque, C. M., and J. F. Burger.** 1982. Insects (Diptera, Hymenoptera, associated with *Minuartia groenlandica* (Caryophyllaceae) on Mount Washington, New Hampshire, U.S.A., and their possible role as pollinators. Arctic and Alpine Research 14: 117–124.
- Lindgaard Hansen, J. E., and U. Molau.** 1994. Pollination biology, mating system, and seed set in a Danish population of *Saxifraga granulata*. Nordic Journal of Botany 14: 257–268.
- Lindsey, A. H.** 1984. Reproductive biology of Apiaceae. 1. Floral visitors to *Thaspium* and *Zizia* and their importance in pollination. American journal of Botany 71: 375–387.

- Marshall, S. A.** 2012. Flies: The Natural History and Diversity of Diptera. Firefly Books, Buffalo, NY. 616 pp.
- McAlpine, J.F.** 1965. Observations on anthophilous Diptera at Lake Hazen, Ellesmere Island. *The Canadian field-naturalist* 79(4): 247–252.
- Medan, D., Montaldo, N. H., Devoto, M., Mantese, A., Vasellati, V., Roitman, G. G., and N. H. Bartoloni.** 2002. Plant-pollinator relationships at two altitudes in the Andes of Mendoza, Argentina. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 3: 233–241.
- Mosquin, T., and J. E. H. Martin.** 1967. Observations on the pollination biology of plants on Melville Island, N.W.T. Canada. *The Canadian field-naturalist* 81: 201–205.
- Müller, H.** 1873. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Ein Beitrag zur Erkenntniss des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur. Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- Nocentini, D., Pacini, E., Guarnieri, M., Martelli, D., and M. Nepi.** 2013. Intrapopulation heterogeneity in floral nectar attributes and foraging insects of an ecotonal Mediterranean species. *Plant Ecology* 214: 799–809. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0204-z>
- Okuyama, Y., Kato, M., and N. Murakami.** 2004. Pollination by fungus gnats in four species of the genus *Mitella* (Saxifragaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 144: 449–460.
- Parmenter, L.** 1951. Notes on the genus *Empis* (Dipt., Empididae) in Britain. *Entomologist's Monthly Magazine*. 87: 41–44.
- Patt, J. M., Merchant, M. W., Williams, D. R. E., and B. J. D. Meeuse.** 1989. Pollination biology of *Platanthera Stricta* (Orchidaceae) in Olympic National Park, Washington. *American Journal of Botany* 76: 1097–1106.
- Pesson, P., and J. Louveaux.** 1984. Pollinisation et productions végétales. Paris: INRA, 663p.
- Primack, R. B.** 1983. Insect pollination in the New Zealand mountain flora. *New Zealand Journal of Botany*. 21(3): 317–333. DOI: 10.1080/0028825X.1983.10428561.
- Proctor, M., Yeo, P., and A. Lack.** 1996. The natural history of pollination. Portland, Oregon: Timber Press. 479p.
- Schüepp, C., Herzog, F., and M. H. Entling.** 2014. Disentangling multiple drivers of pollination in a landscape-scale experiment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281: 20132667. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.2667>
- Sletvold, N., Trunschke, J., Wimmergren, C., and J. Ågren.** 2012. Separating selection by diurnal and nocturnal pollinators on floral display and spur length in *Gymnadenia conopsea*. *Ecology* 93: 1880–1891.
- Speight, M. C. D.** 1978. Flower-visiting flies. pp 229–36 in A Stubbs, P Chandler (Eds), A dipterist's handbook. The Amateur Entomologist, Volume 15. Hanworth: The Amateur Entomologists' Society.
- Svensson, B., and E. Petersson.** 1987. Sex-role reversed courtship behaviour, sexual dimorphism and nuptial gifts in the dance fly, *Empis borealis* (L.). *Annales Zoologici Fennici*, 24(4): 323–334.

Totland, Ø. 1993. Pollination in alpine Norway: flowering phenology, insect visitors, and visitation rates in two plant communities. *Canadian Journal of Botany* 71: 1072–1079.

Tuomikoski, R. 1952. Über die Nahrung der Empididen-Imagines (Dipt.) in Finnland. *Annales Entomologici Fennici* 18: 170–181.

I. 3. CADRE DE L'ETUDE : LE NORD DU MERCANTOUR

L'intégralité du travail de terrain a été effectué dans les Alpes-de-Haute-Provence (04), aux environs immédiats de la vallée de l'Ubaye qui est la plus septentrionale du Parc National du Mercantour (Fig. 7.a). Ses altitudes minimales et maximales sont de 800 m et 2655 m, avec plusieurs pics dépassant 3300 m. La ville principale de la vallée qui est aussi la sous-préfecture du département, Barcelonnette, a vu une partie de ses anciennes casernes militaires rénovées en un centre d'hébergement remarquablement équipé pour chercheurs scientifiques, le centre Séolane. J'y ai logé pendant deux « saisons » d'environ 3 mois en 2014 et 2015, durant la période couvrant le pic de floraison tout le long du gradient (de Mai à Juillet). Le laboratoire très spacieux m'a permis d'effectuer une partie du travail d'entomologie, principalement le tri et le conditionnement des insectes à l'ordre ou à la famille, chaque jour immédiatement après les sessions d'échantillonnage sur le terrain (Fig. 7.b).

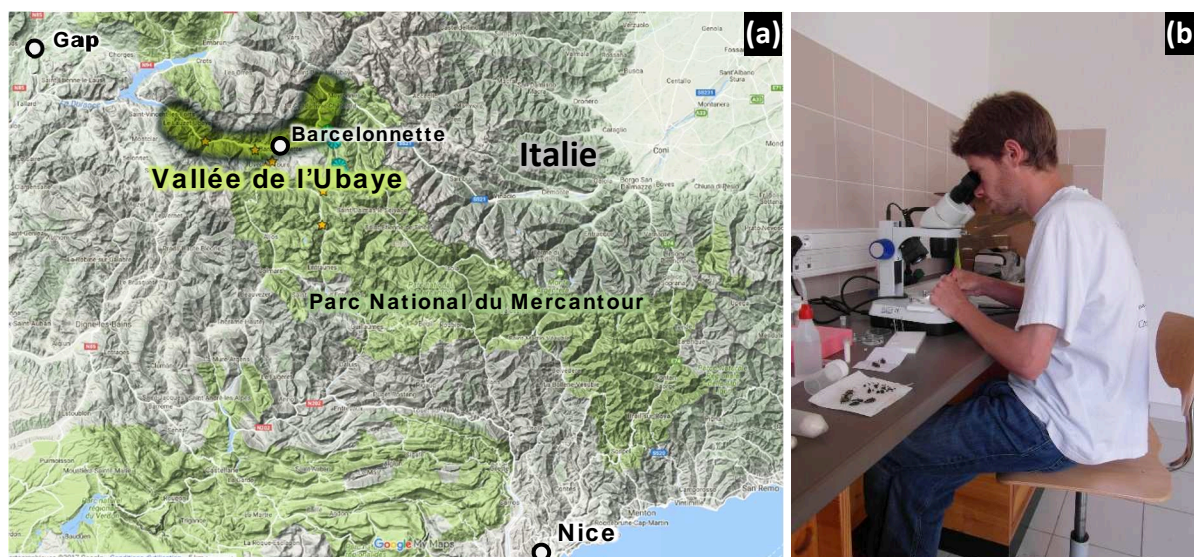


Figure 7. (a) Localisation de de la vallée de l'Ubaye dans le Parc National du Mercantour ; (b) Tri à l'ordre des insectes récoltés durant la journée d'échantillonnage, le soir au laboratoire de Séolane.

Outre les importantes variations topographiques favorisant les études le long de gradients altitudinaux, le choix de cette localité pour étudier les interactions fleurs-insectes en relation avec l'altitude s'est imposé naturellement pour deux raisons principales. D'abord, cette région des Alpes est à la fois un hotspot de biodiversité et une zone de fort endémisme pour les angiospermes (Casazza et al. 2007), l'une des plus importantes de tout le bassin méditerranéen (Médail & Quézel 1997). Le parc du Mercantour affiche même une statistique impressionnante, concentrant 42% de la flore indigène de la métropole française sur 0,4% de la surface de son

territoire (Noble & Diadema 2012). La vallée de l'Ubaye en particulier est riche d'une exceptionnelle diversité botanique et entomologique, étant soumise à la fois aux rudesses du climat montagnard et aux influences méditerranéennes qui lui assurent une moyenne de 300 jours d'ensoleillement par an (Brousse et al. 2011). Le choix du nord du Mercantour se justifie également par notre connaissance du groupe modèle et plus globalement de l'entomofaune dans cette région. En effet, à partir de 2007, un inventaire biologique généralisé (IBG, ou ATBI pour « All Taxa Biodiversity Inventory ») a été conduit pendant plusieurs années dans les limites du Parc. Les Empidinae, mais aussi plusieurs autres groupes majeurs de floricoles (syrphes, abeilles...) faisaient partie des taxons d'insectes étudiés (Deharveng et al. 2015). L'effort d'échantillonnage et les méthodes de piégeage utilisées au cours de l'ATBI n'ont certainement pas permis de détecter toutes les espèces appartenant à ces groupes et habitant cette partie des Alpes, mais les données collectées constituaient un état de référence de leur diversité spécifique dont nous n'aurions pas pu profiter ailleurs.

Les 13 sites d'étude, à l'exception du point inférieur du gradient situé à une altitude basse qu'on ne trouve qu'à l'entrée de la vallée, étaient distribués soit le long de la route du col de la Cayolle (2330 m), soit à proximité de la plus haute route d'Europe, qui mène au col de Restefond (col de la Bonette, 2715 m ; cf. carte Annexe 1). L'amplitude altitudinale du gradient constitué par ces sites est d'environ 1700 m (de 970 à 2660 m). Dans l'étude des interactions plantes-pollinisateurs, il s'agit à notre connaissance du gradient altitudinal le plus étendu et avec le grain (différence d'altitude entre deux sites consécutifs) le plus fin jamais réalisé sur une aire géographique homogène en termes de faune et de flore. Seule l'étude réalisée pendant de nombreuses années en Californie par Moldenke (1976) comprend des altitudes plus basses et plus hautes, mais elle concerne des sites distants entre eux de plusieurs centaines de kilomètres. Cela rend très difficile voire impossible de séparer l'effet « distance géographique » de l'effet « altitude » dans la caractérisation des changements des communautés de floricoles.

Dans la mesure du possible, le mode de gestion des prairies d'étude sélectionnées était la fauche tardive. Effectuée bien après le pic de floraison, elle permet à beaucoup d'espèces d'angiospermes de former et de disséminer leurs graines. Toutefois la majorité des prairies du Mercantour souffrent de surpâturage, particulièrement en Ubaye (Evin 2005) ; il n'a donc pas été possible de trouver de prairies non pâturées à certains étages altitudinaux, en général à partir de 2000 m. Cela ne signifie pas que les prairies d'étude ont été pâturées pendant la période d'échantillonnage (à ces altitudes le passage des moutons est tardif), mais que les zones concernées sont généralement moins riches en plantes à fleurs. Elles sont en effet partiellement

envahies par les « refus », ces espèces résistantes délaissées par les herbivores, comme sur le site S08 à environ 2100 m (Fig. 8). Même à court terme, les conséquences de cette pression de



Figure 8. Effets du surpâturage sur une pelouse subalpine (site S08, début de saison, altitude 2086m). La mosaïque des touffes de *Patzkea paniculata* (anciennement dans le genre *Festuca*) se densifie d'année en année car cette espèce fait partie des refus, plantes non broutées par les moutons en raison de leur rigidité après le stade de première pousse.

pâturage sont dramatiques. Les prairies du col de Vars, par exemple, ont vu leur richesse spécifique botanique s'effondrer sous l'effet du pâturage ovin, passant de 62 espèces sur 4m² en 1962 à seulement 5 espèces pour la même unité de surface en 2001 (Evin 2005). Elles constituent malheureusement un exemple représentatif d'une grande partie des pâturages du Mercantour. Parmi les sites d'étude choisis, le site S08 (Fig. 8) était le seul concerné. Sur tous les autres sites, les transects ont été effectués dans des quadrats ne montrant pas ou peu de signes de surpâturage (Fig. 9). A l'exception des sites les plus hauts sous gestion communale, toutes les prairies d'études étaient privées et j'ai donc dû discuter plus ou moins longtemps avec les éleveurs pour obtenir l'autorisation d'échantillonner les pollinisateurs sur leurs terrains.

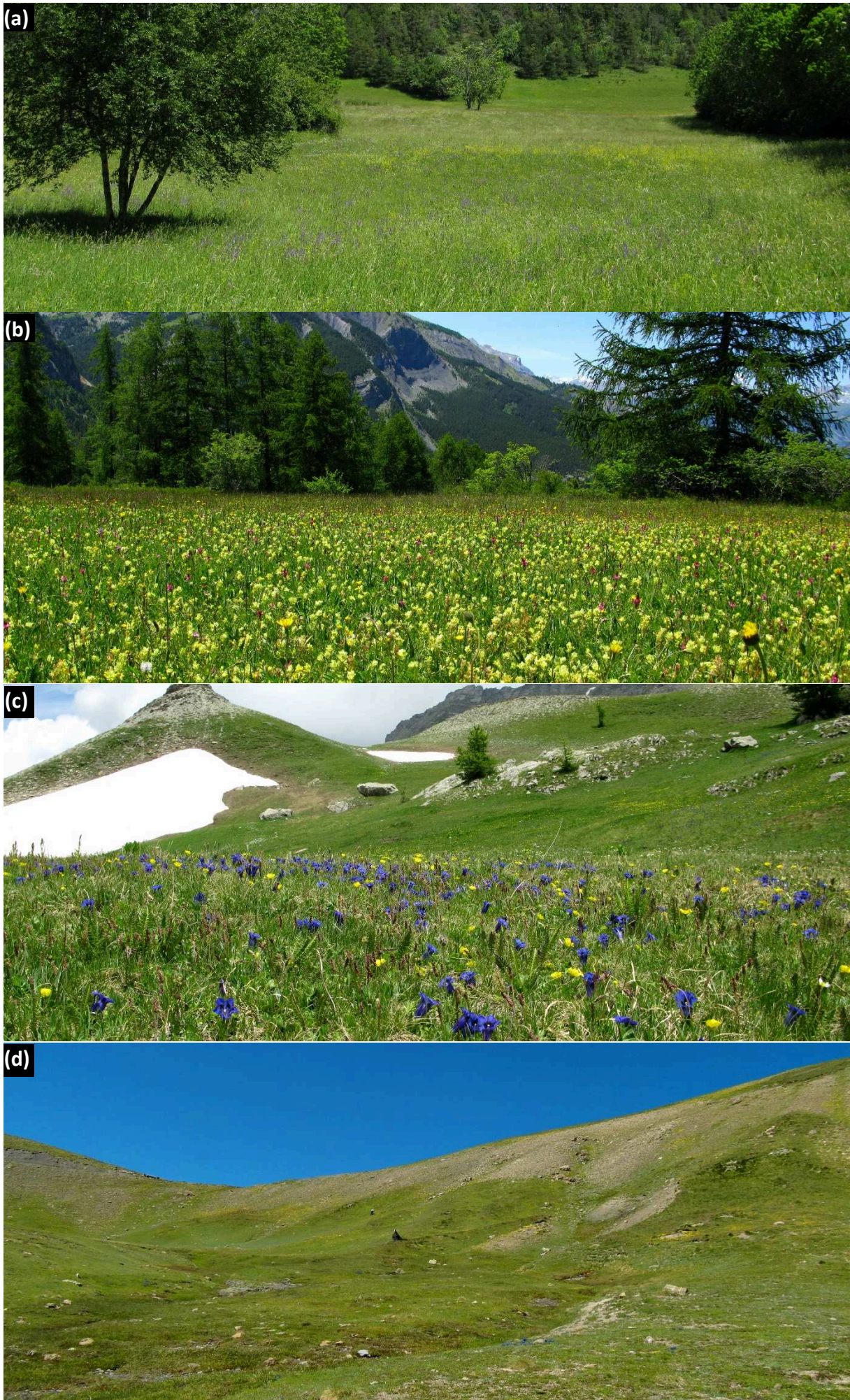


Figure 9. Quatre des 13 sites d'études, situés à 4 altitudes différentes : (a) 1200 m; (b) 1800 m; (c) 2350 m, col de la Cayolle; (d) 2660m, col de la Bonette (= col du Restefond).

PARTIE II

STRUCTURATION DES COMMUNAUTES ANTHOPHILES LE LONG D'UN GRADIENT ALTITUDINAL

II. Structuration spatiale, temporelle et trophique de l'entomofaune floricole le long d'un gradient altitudinal

Lefebvre, V., Villemant, C., Fontaine, C. and C. Daugeron. 2017. Altitudinal, temporal and trophic partitioning of flower-visitors in Alpine communities.

Article soumis à *Ecography*.

Altitudinal, temporal and trophic partitioning of flower-visitors in Alpine communities

Vincent Lefebvre¹, Claire Villemant¹, Colin Fontaine² and Christophe Daugeron³

¹ Muséum national d'Histoire naturelle, ISYEB, UMR 7205 MNHN, CNRS, UPMC, EPHE, 45 rue Buffon, CP 50, 75005 Paris, France

² Muséum national d'Histoire naturelle, CESCO, UMR 7204 MNHN, CNRS, UPMC, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

³ Muséum national d'histoire naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique, Mécanismes adaptatifs et évolution, UMR 7179 MNHN-CNRS MECADEV, CP 50, 45 rue Buffon, 75005 Paris, France.

Corresponding author : Vincent Lefebvre, Muséum national d'Histoire naturelle, ISYEB (UMR 7205), 45 rue Buffon, CP 50, 75005 Paris, France. E-mail :

vincent.lefebvre@mnhn.fr (ORCID : 0000-0002-6829-1938)

Keywords: Elevation gradient, pollination, alpine ecosystems, Alps, Diptera

Abstract

Although most alpine angiosperms depend on the flower-visiting entomofauna to achieve cross-pollination, the elevational distribution of anthophilous insects is limited by the harshness of high-altitude climatic environment. In the context of global warming, altitudinal gradients are open-sky laboratories allowing studying the expected changes in temporal (phenologies) and spatial (altitudinal) distribution of both plant and animal species. However, we are still largely unaware of how pollinator communities and their interactions with plants currently change with elevation and during the favourable season along altitudinal gradients. This makes the detection of endangered interactions and species challenging. In this study, we aimed at providing such a reference, and tested if and how the major flower-visiting insect orders and families segregated by altitude, phenology and foraging preferences along an elevational gradient from 970 m to 2700 m in the southern Alps. The data set includes two consecutive years of collection at 13 different sites along the gradient. Due to their unusual patterns of abundance and species richness, flies were the main potential pollinators from 1500 m to the upper end of the gradient, while bees and beetles decreased with increasing elevation. Diptera, Coleoptera and Hymenoptera had similar phenologies, but differed significantly in their use of floral resources. Within Diptera, the predominant group, major families segregated by both phenology and foraging preferences along the gradient. Empidids, muscids and anthomyiids, whose role in pollination has never been investigated, dominated the upper part of the gradient. Our results thus suggest that flies and the peculiar plants they visit might be particularly at risk under global warming, and highlight the blatant lack of studies about critical components of these rich, yet fragile mountain ecosystems.

1. Introduction

Mountains are biodiversity hotspots with high endemism that harbour one-quarter of terrestrial life, including a remarkably high plant richness in alpine life zones (Spehn et al. 2010). This proves especially true for angiosperms in the southern Alps (Casazza et al. 2008), whose specific diversity is now well documented (Barbero 2003). Most of these alpine flower-plants depend on insects for pollination (Müller 1873, Pojar 1974, Primack 1978, Arroyo et al. 1982, Ollerton et al. 2011), forming complex networks of dependencies among species (Bascompte et al. 2003). Because climate change is expected to strongly affect mountain ecosystems (Spehn et al. 2010), it becomes urgent to develop a better knowledge of the insects involved in the pollination of alpine plants, as well as to investigate the factors structuring plant-pollinator networks along altitudinal gradients. Additionally, such gradients represent valuable baselines to detect species declines, range shifts and extinction risks, notably in the current climate change issue (Parmesan 2006).

In response to elevation, patterns of abundance and species richness often reveal a monotone decrease or a mid-elevation peak for both plants and animals, but vary among taxa and geographic areas (Rahbek 2005, Kessler et al. 2011, Guo et al. 2013, Sundqvist et al. 2013). Those patterns are partly shaped by abiotic factors physically tied to elevation (Körner 2007) that become life-limiting at high altitudes, including a temperature lapse rate of 6°C per 1000 m on average (Barry 2008), a decline of available land area, and a decreasing atmospheric pressure (Peacock 1998). Additional abiotic factors affecting living organisms such as precipitation, soil moisture, persistence of snow cover or seasonality often change with elevation, but also depend on local peculiarities (Lauscher 1976, Körner 2007). By significantly reducing the duration of the growth period (Coulson et al. 1995) and metabolic rates (Dillon et al. 2010) in insects, harsher environmental conditions influence their survival and hence their altitudinal distribution range (Guo et al. 2013). Because the different anthophilous

insect groups seem affected to various degrees (Mani 1968), communities of pollinators involved in the reproduction of mountain angiosperms are expected to vary along elevational gradients.

However, studies focusing on altitudinal gradients of plants-pollinators interactions are scarce (Müller 1880, Heithaus 1974, Moldenke 1976, Arroyo et al. 1982, Warren et al. 1988; Medan et al. 2002) and often have significant sampling biases. Most of them focus on minimal gradients with only two different elevations, and lack a reproducible sampling protocol (Supplementary material Appendix 1, Table A1). In spite of their very different locations, durations and methods, they agree that both abundance and diversity of pollinators decrease with increasing elevation, and that the proportion of flower-visiting flies increases while the proportion of bees and beetles decreases. The predominance of flies in alpine flowers has been confirmed in several distant locations (Mani and Giddings 1980, Inouye and Pyke 1988, Kearns 1992, Pont 1993, Zoller et al. 2002, Lefebvre et al. 2014, Wagner et al. 2016) and this pattern was also observed at high latitudes (Hocking 1968, Kevan 1972, Elberling and Olsen 1999, Ssymank et al. 2008, Tiusanen et al. 2016), which suggests that low temperatures favor the dominance of flies as flower-visitors and pollinators in cold habitats.

Besides elevation, two major dimensions of anthophilous insects' ecological niche contribute to shape the structure of plant-pollinator networks along an altitudinal gradient. First, phenology can vary among flower-visiting groups at a given elevation, but also among elevations for a given group. From a plant species viewpoint, it means that the assemblages of potential pollinators may vary in both time and space over the gradient and favorable season. To our knowledge, this issue has never been investigated in temperate mountains, although phenology was found to be the main driver of species' interactions in a bird-flowering plant network in the high Andes of Peru (Gonzalez and Loiselle 2016) and is known to shape pollination networks in lowland areas (Olesen et al. 2008). Second, insect species involved in pollination interactions can exhibit

different foraging preferences, resulting in different dominant pollinator group among different flowering plant species. To what extent the sets of flowers visited by the different orders or families of anthophilous insects overlap across elevation gradients is still not widely known.

In the present study, we examined how the abundance and species richness of flower visitors varied along an altitudinal gradient, in order to understand how they segregate according to space (elevation), time (phenology) and trophic resource (species of plants visited). We especially investigated (1) how elevation, time and taxa influenced the abundance and richness of foraging insects, at both order and family levels; (2) whether the species belonging to those taxa overlapped in their use of available floral resource, at each elevation level and across the entire gradient. We suggest and discuss several hypotheses involving ecological and historical factors that may explain the patterns observed, as well as their implications in a context of global climate change.

2. Material and methods

(a) Study sites

The study was carried out in the Ubaye valley, near and in the Mercantour National Park, Southern Alps, France. The minimum and maximum elevations in the valley are 800 m and 2700 m respectively, with the highest peak reaching 3412 m. The 13 study sites consisted of montane, subalpine and alpine meadows at elevations ranging from 972 m to 2659 m altitude (Supplementary material Appendix 1, Table A2). We selected them for their distribution along the elevational gradient, their abundant flower cover, their low levels of anthropogenic disturbances and their type of management: late-summer mowing or grazing.

(b) Sampling protocol

Sampling sessions were conducted from mid-May to late July in 2014 (sites S01 to S09) and from late May to mid-July in 2015 (sites S10 to S13), only on non-rainy days and with at most a light wind. The protocol was inspired by Forup and colleagues (2008). At the beginning of both fieldwork seasons, a square plot of 60 x 60 m was delimited in each site. A sampling day at one site consisted of four 60 m-long transects connecting two opposite sides of the square plot, two in the morning and two in the afternoon.

Each transect was randomly established by selecting one of the plot edges from which the collector can face the sunlight and progress along the transect without his shadow scaring insects ahead. A point was drawn on this edge from which the transect started, with an end at the opposite side. Insects visiting flowers in a 1.5 m wide swathe on each side of the transect line were either collected using an aspirator or a killing jar with potassium cyanide, or identified by sight when capture wasn't necessary (e.g. honey bees and several species of butterflies and beetles). A sweep-net was intentionally discarded to avoid disturbing insects foraging along the transect. Specimens were stored in 96% ethanol together with related collection data: site, flowering plant species, time and date. A second pass was made to record the identity and abundance of every entomophilous plant species blooming along the transect.

(c) Processing of collected specimens

Collected insects belonging to the main families of Coleoptera, Diptera and Hymenoptera were identified to species or morphospecies by specialist taxonomists, and we identified the remaining specimens to family, genus or species level (Supplementary material Appendix 1, Table A3). During the identification process, the location data have been lost for 113 bee specimens of the genus *Bombus* (representing 2% of the collected specimen and 6 species), which were therefore not

included in the analyses. All the specimens included in the analyses are stored in the entomological collections of the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN).

(d) Statistical analyses

Statistical analyses have been performed with R Software version 3.3.1 (R Development Core Team 2016). Plant—flower-visitor networks were generated with the bipartite package (Dormann et al. 2008). For both plants and insects, we log-transformed abundance and species richness (responses variables) to improve the normality of their distribution. We performed all ANOVAs using a type 3 sum of squares.

Abundance and diversity of flowering plants

We investigated how the abundance and richness of plant communities vary with elevation and time using linear models. The dependent variables were either plant abundance or plant species richness, and the explanatory variables were elevation, Julian day (JD), as well as their quadratic terms to test for curvilinear responses. We also included the interactions between elevation and JD, elevation and JD^2 , and between $elevation^2$ and JD to test for temporal shifts in phenology peaks with altitude.

Abundance and diversity of flower-visitors

Order-level analyses include every species of Diptera, Hymenoptera, Coleoptera and Lepidoptera, which together represented more than 99% of all recorded insect-flower interactions. Within each order, family-level analyses include the families exhibiting the highest abundances so that their cumulated number of visits represented at least 75% of the visits of the focus order: Andrenidae, Apidae, Halictidae, Tenthredinidae (Hymenoptera); Anthomyiidae, Empididae, Muscidae, Syrphidae (Diptera); Cerambycidae, Cetoniidae, Chrysomelidae, Oedemeridae, Rutelidae (Coleoptera); Adelidae, Hesperidae, Nymphalidae, Zygaenidae (Lepidoptera).

We investigated how the abundance and species richness of those anthophilous groups varied with elevation, time and taxonomic group by fitting linear models with either abundance or species richness as a dependent variable and elevation, JD, their quadratic terms, and taxonomic group as explanatory variables. We also included the following two-way interactions: elevation:JD, elevation:JD², elevation:taxonomic group, elevation²:JD, elevation²:taxonomic group, taxonomic group:JD, taxonomic group:JD², and the following three-way interactions: taxonomic group:JD:elevation, taxonomic group:JD²:elevation and taxonomic group:JD:elevation². For Lepidoptera, data were too scarce for family-level analysis of abundances and species richness, but corresponding tables and graphs are provided in Supplementary material (Appendix 1, Tables A13 and A14; Figs A9 and A10).

Overlap in floral resource use by two groups of insects

To test whether two insect taxa T₁ and T₂ (two orders or families) differed significantly in their use of available floral resources at a given site, we calculated the mean overlap in resource use among the pollinator species of the two taxa using Bray-Curtis distances (*vegdist* function of the “vegan” R package, Oksanen et al. 2016). To avoid analyzing under-sampled insect taxa, we only analyzed cases where, at a given site, both taxa had at least 50 visits and 10 species at order level, or 20 visits and 5 species at family level. We then compared the observed distance to 50 000 random mean distances calculated after shuffling the pollinator species identity. Finally, we tested whether the observed distances were different from the random expectations across the altitudinal gradient with Jost’s formula for combining significance levels from multiple analyses on the *p* values obtained at all sites. The formula is a generalization of Fisher’s combined probability test and is calculated as

$P_{T_1T_2} = K * \sum_{i=0}^{N-1} \frac{(-\ln(K))^i}{i!}$, where N is the number of analyses and K is the product of the N corresponding *p*-values. Because of the thresholds fixed, this analysis was possible at order level but only within Diptera for family level.

3. Results

(a) Species identification and community composition

At the 13 study sites, 5502 flower-visiting insects were collected or identified in field, representing a minimum of 521 species and 206 genera in 69 different families (Supplementary material Appendix 1, Table A16). 4224 of them were identified to species level, 583 to morpho-species, 387 to groups of species, 287 to family and 21 to order level. They were caught foraging on 118 different flowering-plant species belonging to 83 genera in 31 families (Supplementary material Appendix 1, Table A15). More than 99.8% of them belonged to the four major orders of anthophilous insects: Diptera accounted for 49.2% (N=2706, 253 species) of the interactions, Hymenoptera 27.5% (N=1511, 134 species), Coleoptera 18% (N=989, 102 species) and Lepidoptera 5.2% (N=289, 29 species).

(b) Effects of time and altitude on the abundance and species richness of flowering plants

After model simplification, we found that the interaction between JD and elevation² significantly influenced both abundance and species richness of flowering plants along transects (Supplementary material Appendix 1, Table A4 and A5). Angiosperm diversity increased with altitude to plateau around 2000 m, and the peaks of abundance and richness varied with altitude, with a delayed peak at higher elevations (Supplementary material Appendix 1, Fig. A1).

(c) Altitudinal and temporal variations in abundance and diversity of anthophilous insect orders and overlap in their resource use

Both the abundance and species richness of flower visitors were significantly influenced by the three-way interaction between insect order, elevation and JD² (Supplementary material Appendix 1, Table A6). This indicates that the number of

visits – or number of species – had a hump-shaped relationship with JD and a linear relationship with elevation, with both those effects depending on insect order.

Model predictions indicated strong differences in response to altitude among insect orders. While both visitation frequency and species richness of Hymenoptera, Coleoptera and Lepidoptera decreased monotonically with increasing elevation, Diptera increased in species richness and abundance to reach a peak between 1800 and 2200 m. (Fig. 1 and Supplementary material Appendix 1, Fig. A3). At approximately 1500 m elevation, the major flower-visiting order shifted from either Hymenoptera, Diptera or Coleoptera, depending on the site (and whether or not honey bee numbers are taken into account, see Supplementary material Appendix 1, Fig. A2), to Diptera at every site (Fig. 2).

The insect orders also exhibited differences in phenology. The abundance of Hymenoptera and Diptera peaked simultaneously at each elevation, one week before Coleoptera (Fig. 1). Regarding species richness, the temporal segregation of insect orders was slightly more pronounced: flies reached their maximum one week before bees and two weeks before beetles (Supplementary material Appendix 1, Fig. A3). Butterflies exhibited a distinct temporal pattern with no abundance or diversity peaks at any elevation. Abundances and species richness peaks of flies, bees and beetles were delayed by one week on average for every additional 300 m increase in altitude (Fig. 1 and Supplementary material Appendix 1, Fig. A3).

Our analysis of the visitation networks revealed that the resource overlap among species from different insect orders was lower than expected. The pairwise Bray-Curtis dissimilarities between Diptera, Hymenoptera and Coleoptera species calculated per site were most often higher than random expectation, but rarely significantly. However, this tendency was highly significant when considering all the sites (Jost's combined significance test, $p < 0.0001$; table S7). This result indicates that across the elevation

gradient, the species from different orders exhibited different foraging preferences: among the 90 plants visited by these 3 orders, 20%, 14% and 2% of them were exclusively visited by bees, flies and beetles respectively (Fig. 3). Lepidoptera were excluded from the analysis due to their insufficient number of visits per site.

(d) Altitudinal and temporal variations in abundance and diversity of the main anthophilous families of Diptera and overlap in their resource use

The abundance of flower-visiting flies was significantly influenced by the two-way interactions between JD and elevation², between insect family and elevation (as well as its quadratic term) and insect family and JD (Supplementary material Appendix 1, Table A8). This indicated that fly families had different phenologies, which also depend on elevation.

The model predictions showed that the main anthophilous Diptera families reached their highest visitation frequency at different altitudes, with syrphid abundance peaking at mid-elevation around 1600 m, empidids between 1400 and 2100 m and anthomyiids and muscids above the tree line, from 2300 m. As a result, the predominant fly family within the anthophilous Diptera community varied along the altitudinal gradient, with syrphids being the main visitors at the lower part of the gradient, empidids at the intermediate part and anthomyiids and muscids at the highest elevations (Fig. 4).

Regarding the species richness of these dipteran families, we found a significant effect of the three-way interactions between family, elevation and both JD and JD² (Supplementary material Appendix 1, Table A8). This indicated that the phenology differed among fly families and elevations, with elevation effect also depending on family. Syrphids with 93 species were by far the most speciose group among flies, but also in the whole study. They exhibited a higher diversity than any other fly family from the lower limit of the gradient up to 1800 m. Empidids were the second most

speciose family with 45 species, their maximum species richness occurring at intermediate altitudes between 1800 and 2100 m. Anthomyiids (25 species) and muscids (33 species) showed a maximum species richness between 2200 and 2500 m, where they were the most speciose families (Supplementary material Appendix 1, Fig. A4).

The phenology of fly families also varies. When analyzing visitation frequencies, for any given altitude, the syrphids had their abundance peaks ten days before anthomyiids and muscids, which peaked themselves ten days before empidids. Abundance peaks of the four main fly families were also delayed with increasing elevations (Fig. 4).

The diet overlap among species of the major fly families was lower than expected. When comparing the flowers visited, pairwise distances between each couple of fly families (Anthomyiidae, Empididae, Muscidae and Syrphidae) were all significantly larger than expected at random, with the exception of the Syrphidae-Anthomyiidae pair (Supplementary material Appendix 1, Table A9). It indicates that over the altitudinal ranges where several of those fly families were well represented, they did not interact with the same assemblages of flowering-plants. Among the 61 angiosperms they visited, empidids were the exclusive fly-visitors for 9 (15%) species and syrphids for 4 (6.5%) species (Fig. 5).

(e) Altitudinal and temporal variations in abundance and diversity of the main anthophilous families of Hymenoptera and overlap in their resource use

The flower-visiting frequency and species richness of Hymenoptera were significantly influenced by the two-way interactions between JD and elevation², JD² and elevation, and insect family and elevation² (Supplementary material Appendix 1, Table A10). This indicated that elevation affected Hymenoptera phenology in a direction and with an intensity that depend on the family.

Model predictions show that three of the four major families (Andrenidae, Apidae and Halictidae) showed decreasing visit frequency and species richness with elevation.

Sawflies (Symphyta, Tenthredinidae), however, revealed a different pattern with abundance increasing with elevation, making them the most abundant hymenopteran group in the upper part of the gradient from 2200 m (Fig. 6). Halictidae, whose number of visits was lower than that of Apidae, was the most speciose bee family (38 species) with the maximum species diversity among Hymenoptera up to a 2200 m elevation; conversely, Apidae, the most abundant family, ranked second in bee species richness with 26 species, including 18 species of bumblebees (Fig. 6 and Supplementary material Appendix 1, Fig. A5). The honey bee, which accounted for more than 38% of all Hymenoptera visits, was responsible for this Apidae prevalence: removing it from the analysis resulted in Halictidae being both the most abundant and speciose group from the lower limit of the gradient up to 2200 m. (Supplementary material Appendix 1, Fig. A5 and A6).

The four major Hymenoptera families peaked concurrently at a same elevation but all showed delayed abundance peaks at higher elevations (no significant interaction effect between date and family, Fig. 6 and Supplementary material Appendix 1, Fig. A5).

(f) Altitudinal and temporal variations in abundance and diversity of coleopteran flower-visitors

The abundance and species richness of Coleoptera were both significantly influenced by the three-way interaction between family, JD and altitude (Supplementary material Appendix 1, Table A12). This indicated that the phenology differed among beetle families and elevations, with effect of elevation depending on families.

Model predictions showed that both abundance and richness of beetles decreased with increasing elevation (Supplementary material Appendix 1, Figs A7 and A8), especially above 2000 m. They disappeared completely above 2300 m altitude, except for some leaf beetles in the genus *Cryptocephalus* (Chrysomelidae) and small anthophilous Staphylinidae. Regardless of insect order, long-horned beetles

(Cerambycidae) and leaf beetles were among the most abundant families in the lower part of the gradient up to 1500 m, both including 16 different species.

The major beetle families exhibited very distinct phenologies over their elevation range. Long-horned beetles' peaks of abundance and richness were not delayed at higher elevations, and occurred more than a month after those of leaf beetles over the lower part of the gradient. However, as the phenology of leaf beetles showed an average delay of 10 days for every 300m altitude increase, these two beetles families exhibited a simultaneous maximum abundance and richness around 1800 m altitude (Supplementary material Appendix 1, Figs A7 and A8).

Discussion

Community composition of flower visitors along the altitudinal gradient

So far as we are aware, this is the first study investigating plant-visitor interactions along an elevation gradient with such an extensive altitudinal scope, a fine altitudinal and taxonomic resolution, and a sustained sampling effort including all flower-visiting insects during peak flowering at all elevations. Our findings highlight the differences in response to altitude among various natural groups of insects including 4 orders and 17 families, and the resulting changes in pollinator communities along the gradient. At order-level, a major shift occurs around 1500 m, altitude above which flies constantly predominate as flower-visitors, and below which the most conspicuous flower-visiting order varied among sites with no consistent altitudinal pattern. This transition is due to the inverse altitudinal gradient of abundance and richness exhibited by anthophilous flies over most of the gradient, a unique pattern within insects at this taxonomic level (Brehm et al. 2003, Sanders et al. 2003). Conversely bees, beetles and butterflies conformed to a pattern commonly observed in arthropods with a monotonical decrease in abundance and species diversity over the entire gradient (Stevens 1992, Rahbek

1995, Hodkinson 2005). Flies therefore represent the most diverse and abundant biotic vector for the diurnal cross-pollination of alpine angiosperms.

Elevation also shaped anthophilous communities at family level at least within the two main orders. Altitudinal structuring was especially marked among fly families, with each main family adapted to a different elevation range. Hoverfly abundance and richness peak around 1500 m and become scarce above 2000 m, as for most insects (Rahbek 2005). Such scarcity of syrphids at high altitude has already been found (Ssymank and Lair 2014) and echoes what is found at high latitudes (Oliver 1963, McAlpine 1964, 1965a & 1965b, Pont 1995), suggesting that they only play a minor role in the pollination of alpine flowers. On the contrary, empidids, muscids and anthomyiids all peaked between 1800 and 2500m. Unlike hoverflies, the importance of those families for pollination has been poorly addressed. Therefore, further studies are needed to investigate to what extent the reproductive success of alpine plants benefits from their visits. Within Hymenoptera, the decreasing abundance and richness with altitude of bees - congruent with the results of Hoiss and colleagues (2012) - contrasts with the altitudinal response of sawflies, peaking around 1900 m. This questions the existence of a phylogenetic effect. Bee families are closely related to each other while sawflies are distant relatives to bees, with both groups having very different life cycles and larval life patterns: free-living sawfly larvae feed on plant leaves, while bee larvae are hidden in a nest and consume the pollen harvested by their mother. Finally, no clear altitudinal structuring was found among butterfly families, mostly because their abundance and diversity became too low - or they were absent - over the upper half of the gradient. The different anthophilous insect groups present at high elevations are not closely related to each other (*Bombus* and Symphyta within Hymenoptera; Anthomyiidae, Empididae and Muscidae within Diptera), showing that life-history traits related to cold tolerance have emerged independently in several lineages within arthropods.

Our results are in agreement with the scant literature on flower-visitor networks at high altitude but also at high latitudes (Hocking 1968, Kevan 1972, Elberling and Olsen 1999, Ssymank et al. 2008), suggesting that the limiting abiotic factors structuring pollinator communities are mainly temperature and humidity. Although exceptions exist, flies prefer cool and moist conditions (Kearns 1992) while bees search for warmer and drier habitats (Linsley 1958). Life-history traits that could favour flies over other anthophilous groups in alpine areas still need to be investigated. However, larval stages, which most often last much longer than adult stages in insects, probably focus most of the selective pressures that limit their spatial distribution. The majority of anthophilous beetles, whose larval growth depends on fresh, dead or decayed wood simply cannot thrive above the timberline. The scarcity of solitary bees at altitude could result from various foraging or nesting constraints, while in contrast, the success of bumblebees is likely favoured by both their rapid development allowed by sociality (Shpigler et al. 2013), and their ability to fly and forage at lower temperatures than small bees (Kearns 1992). Several families of flies appear particularly well adapted to mountain habitats (i.e. empidids, muscids, anthomyiids), and, although we do not know the biology of most species thriving at altitude, the few documented cases suggest that their larvae develop in moist to wet soils or in dung, where they feed on small organisms (Skidmore 1985; Smith 1989). Sheep and cattle grazing, cool temperatures and snowmelt contribute to the abundance of those suitable habitats at mid and high elevations. Additional factors, including the large amount of time they spend basking in sun-exposed flowers to thermoregulate (Hocking and Sharplin 1965, Kevan 1975, Stanton and Galen 1989, Luzar and Gottsberger 2001), also promote the conspicuousness of Diptera as flower-visitors in high altitude areas.

Temporal distribution of flower visitors along the altitudinal gradient

As expected both flowers and insects peaked later at higher elevations, where snowmelt occurs later and the favourable season is shorter. No temporal segregation

appeared between the major orders of anthophilous species. Diptera and Hymenoptera had a similar phenology at each elevation, and, although Coleoptera peaked slightly later, the three orders had a simultaneous period of high abundance over the lower part of the gradient. All considered Hymenoptera families also peaked concurrently. Those overlapping phenologies are probably due to a synchronicity with the flowering peak of angiosperms.

However, as for the vertical partitioning, the main anthophilous fly families exhibited different temporal patterns. All along the gradient syrphids peaked before, muscids and anthomyiids during, and empidids after the peak bloom date. This pattern results in the high abundance of interactions between syrphids and early-blooming plant species (i.e. *Ranunculus* spp., *Meum athamanticum*), and between empidids and late-blooming plant species (i.e. *Phyteuma* spp., *Knautia* spp., *Scorzonera* spp., *Persicaria bistorta*). Consequently, over the altitudinal ranges where these major families co-occur, they complement each other in time for the pollination of the angiosperm community.

Foraging preferences of flower visitors along the altitudinal gradient

For the first time, we show that the three main orders, as well as all but one pair of fly families, segregate significantly by their choice of flowering-plant species along the gradient. As a consequence, several plant species were visited by a unique order. The mechanisms that led the anthophilous insect groups to exploit different floral resources were not tested in this study, but could be partly related to floral traits resulting from flower-insect coevolution. For instance, zygomorphic flowers were visited mostly by bees, which is consistent with the association between bilateral floral symmetry and bee pollination reported in the literature (Nikkeshi et al. 2015). It suggests that at low and mid- elevations, the three main orders pollinate different assemblages of flowering-plant species. Similarly, the differences in foraging patterns among flies indicate that when several families are present over a given altitudinal

range, they likely provide pollination to different guilds of angiosperms. Moreover, the fact that the flowers visited by flies differ significantly among families and from those visited by the other orders challenges their alleged generalism as flower visitors and pollinators, which should encourage further studies in this area.

Limitations

Several considerations that could influence our results have to be taken into account. First, sampling periods stopped at latest at the end of July, probably explaining the strikingly low abundance of Lepidoptera, which seemed to have a later phenology compared to other orders. The fact that sampling took place only during the day could also introduce a bias, given that most lepidopterans are nocturnal and were thus not included in this study. Second, the relative abundance and species richness of each group over the gradient, as well as the transition altitude above which Diptera become predominant, are likely to vary with the geographic area, but also with local peculiarities, year and climatic conditions. For instance, this transition occurs around 700 m altitude in Tasmania (Hingston and McQuillan 2000) whereas we observed it around 1500 m; it is very likely that the higher the latitude, the lower this transition altitude. Third, although pollination occurs at species level and the abundance of visits was very unevenly distributed among anthophilous species within each group, we performed our analyses at order and family levels and thus do not take these ratios into account. For instance, only 5.2% of the flower-visiting species were responsible for more than 50% of the 5500 interactions, while 39% were involved in only one interaction. Therefore, additional studies at a finer taxonomic scale are necessary to understand the role of each species in pollination networks.

Conclusions

Elevational gradients allow the investigation of plant-visitor networks in a changing environment where temperature depends on altitude, and where niche partitioning

among insect pollinator communities can occur mainly through spatial, temporal and trophic segregation. Our results show that the different orders segregated by both altitude and resource, and that within flies, the predominant order, families segregated by the three niche dimensions along the gradient. Further, they point to several key-taxa on which future investigations should focus: although Anthomyiidae, Empididae and Muscidae are predominant over a great part of the gradient, and therefore the main available visitors of alpine flowers, their foraging behaviour and pollination efficiency have never been formally studied. Moreover, while the abundance of muscids has been reported as the main predator for seed set in *Dryas integrifolia*, a key plant-species in the arctic, a first study reported their decline over the last years in the same area (Høye et al. 2013).

In a context where global warming is expected to change the spatio-temporal distribution of anthophilous insect, our results should provide valuable insights for conservation biologists investigating how plant-pollinator interactions will be affected. Bees are expected to shift toward higher elevation, whereas fly groups already present at the highest altitude levels can either disappear or shift their phenology. Whether plant-pollinator networks in alpine areas will face an impoverished or changed pollinator fauna depends on how the different anthophilous groups will respond to rising temperatures. In this context, further studies addressing the effects of warming at species level are needed, and would advance our ability to predict how global warming could reshape plant-pollinator networks in fragile alpine ecosystems.

Acknowledgements. We thank Emmanuel Delfosse (MNHN) for his invaluable help with all the entomological work; Adrian C. Pont for helping us improve the manuscript; Yves Aglio, Sylvain Antiq, Fabrice Bouvet, Jean-Paul Fortoul, Martin Holliger, Isabelle Le Hir and Joël Rougon for having kindly allowed us to carry out this study in their meadows; François Breton and the whole Ubaye-Verdon ranger team of the Mercantour National Park (MNP) for their advice in finding the study sites; the MNP staff for the

collecting permits; all the taxonomists listed in table S2 for the time they spent on the determinations. This work was supported by a grant from Agence Nationale de la Recherche under the LabEx ANR-10-LABX-0003-BCDiv, in the program “Investissements d’avenir” n°ANR-11-IDEX-0004-02.

Literature cited

1. Arroyo, M. et al. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. – *Am. J. Bot.* 69: 82–97.
2. Barbero, M. 2003. Notice de la carte de la végétation du Parc national du Mercantour au 1/100 000 : Répartition des séries dynamiques de la végétation dans le contexte biogéographique des Alpes-Maritimes et de la Haute-Provence. – *Ecol. Mediterr.* 29 : 217–248.
3. Barry, R. G. 2008. *Mountain Weather and Climate*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
4. Bascompte, J. et al. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. – *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 100: 9383–9387.
5. Brehm, G. et al. 2003. Unique elevational diversity patterns of geometrid moths in an Andean montane rainforest. – *Ecography* 26: 456–466.
6. Casazza, G. et al. 2008. Ecological and historical factors affecting distribution pattern and richness of endemic plant species: the case of Maritime and Ligurian Alps hotspot. – *Divers. Distrib.* 14: 47–58.
7. Coulson, S. J. et al. 1995. Thermal environments of Arctic soil organisms during winter. – *Arct. Alp. Res.* 27: 364–370.
8. Dillon, M. E. et al. 2010. Global metabolic impacts of recent climate warming. – *Nature* 467: 704–706.
9. Dormann, C. F. et al. 2008. Introducing the bipartite Package : Analysing Ecological Networks. – *R news Vol 8/2*, 8–11.
10. Elberling, H. and Olesen, J. M. 1999. The structure of a high latitude plant-flower visitor system: The dominance of flies. – *Ecography* 22: 314–323.
11. Forup, M. et al. 2007. The restoration of ecological interactions: plant-pollinator networks on ancient and restored heathlands. – *J. Appl. Ecol.* 45 :742–752.
12. Gonzalez, O. and Loiselle, B. A. 2016. Species interactions in an Andean bird-flowering plant network: phenology is more important than abundance or morphology. – *PeerJ* 4:e2789 (doi: <https://doi.org/10.7717/peerj.2789>)

13. Guo, Q. F. et al. 2013. Global variation in elevational diversity patterns. – *Sci. Rep.* 3: 3007. (doi: 10.1038/srep03007)
14. Heithaus, E. R. 1974. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. – *Ann. Mo. Bot. Gard.* 61: 675–691.
15. Hingston, A. B. and McQuillan, P. B. 2000. Are pollination syndromes useful predictors of floral visitors in Tasmania? – *Austral Ecol.* 25: 600–609.
16. Hocking, B. 1968. Insect-flower associations in the high Arctic with special reference to nectar. – *Oikos* 19: 359–388.
17. Hocking, B. and Sharplin, C. D. 1965. Flower basking by arctic insects. – *Nature* 206:215.
18. Hodkinson, I. D. 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. – *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 80: 489–513.
19. Hoiss, B. et al. 2012. Altitude acts as an environmental filter on phylogenetic composition, traits and diversity in bee communities. – *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279: 4447–4456.
20. Høye, T. T. et al. 2013. Shorter flowering seasons and declining abundance of flower visitors in a warmer Arctic. – *Nat. Clim. Change* 3: 759–763.
21. Inouye, D. W. and Pyke, G. H. 1988: Pollination biology in the Snowy Mountains of Australia: comparisons with montane Colorado, USA. Aust. – *J. Ecol.* 13: 191–210.
22. Jost, L. Combining Significance Levels from Multiple Experiments or Analyses. Available at: [http://www.loujost.com/Statistics and Physics/Significance Levels/CombiningPValues.htm](http://www.loujost.com/Statistics%20and%20Physics/Significance%20Levels/CombiningPValues.htm) [Accessed Mars 16, 2017].
23. Kearns, C. A. 1992. Anthophilous fly distribution across an elevation gradient. – *Am. Midl. Nat.* 127: 172–182.
24. Kessler, M. et al. 2011. A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. – *Global Ecol. Biogeogr.* 20: 868–880.
25. Kevan, P.G. 1972. Insect pollination of high arctic flowers. – *J. Ecol.* 60: 831–847.
26. Kevan, P.G. 1975. Sun-tracking solar furnaces in high Arctic flowers: significance for pollination and insects. – *Science* 189:723–726.

27. Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. – Trends Ecol. Evol. 22: 569–574.
28. Lauscher, F. 1976. Weltweite Typen der Höhenabhängigkeit des Niederschlags. – Wetter Leben 28: 80–90.
29. Lefebvre, V. et al. 2014. Are empidine dance flies major flower visitors in alpine environments? A case study in the Alps, France. – Biol. Lett. 10: 20140742.
30. Linsley, E. G. 1958. The ecology of solitary bees. – Hilgardia 27: 543–569.
31. Luzar, N. and Gottsberger, G. 2001. Flower heliotropism and floral heating of five alpine plant species and the effect of flower visiting in *Ranunculus montanus* in the Austrian alps. – Arct. Antarct. Alp. Res. 33: 93–99.
32. Mani, M. S. 1968. Ecology and biogeography of high altitude insects. The Hague, The Netherlands: Dr W. Junk.
33. Mani, M. S. and Giddings, L. E. 1980. Ecology of highlands. Dr. W. Junk, The Hague. 249 p.
34. McAlpine, J. F. 1964. Arthropods of the Bleakest Barren Lands: Composition and Distribution of the Arthropod Fauna of the Northwestern Queen Elizabeth Islands. – The Can. Entomol. 96: 127–129. (doi:10.4039/Ent96127-1)
35. McAlpine, J. F. 1965a. Insects and Related Terrestrial Invertebrates of Ellef Ringnes Island. – Arctic 18: 73–103. (doi:http://dx.doi.org/10.14430/arctic3455)
36. McAlpine, J. F. 1965b. Observations on anthophilous Diptera at Lake Hazen, Ellesmere Island. – Can. Field Nat. 79: 247–252.
37. Medan, D. et al. 2002. Plant-pollinator relationships at two altitudes in the Andes of Mendoza, Argentina. – Arct. Antarct. Alp. Res. 3: 233–241.
38. Moldenke, A. R. 1976. California pollination ecology and vegetation types. – Phytologia 34: 305–361.
39. Müller, H. 1873. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Ein Beitrag zur Erkenntniss des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur. Leipzig: Wilhelm Engelmann.
40. Müller, H. 1880. The fertilisers of alpine flowers. – Nature 21: 275.

41. Nikkeshi, A. et al. 2015. Low flower-size variation in bilaterally symmetrical flowers: support for the pollination precision hypothesis. – *Am. J. Bot.* 102: 2032–2040.
42. Oksanen, J. et al. 2016. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-1. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
43. Olesen, J. M. et al. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. – *Ecology* 89: 1573–1582.
44. Oliver, D. R. 1963. Entomological studies in the Lake Hazen area, Ellesmere Island, including lists of species of Arachnida, Collembola and Insecta. – *Arctic* 16: 175-180
45. Ollerton, J. et al. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? – *Oikos* 120: 321–326.
46. Parmesan, C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37: 1–669.
47. Peacock, A. J. 1998. ABC of oxygen – Oxygen at high altitude. – *Br. Med. J.* 317: 1063–1066.
48. Pojar, J. 1974. Reproductive dynamics of four plant communities of southwestern British Columbia. – *Can. J. Bot.* 52: 1819–1834.
49. Pont, A. C. 1993. Observations on anthophilous Muscidae and other Diptera (Insecta) in Abisko National Park, Sweden. – *J. Nat. Hist.* 27: 631–643.
50. Pont, A. C. 1995. Muscidae from above the Tree-line in the Upper Ötz Valley, Tyrol, Austria (Insecta: Diptera). – *Ber. nat.-med. Verein Innsbruck* 82: 311–318.
51. Primack, R. 1978. Variability in New Zealand montane and alpine pollinator assemblages. – *N. Z. J. Ecol.* 1: 66–73.
52. R Core Team 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. (<https://www.R-project.org/>)
53. Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? – *Ecography* 18: 200–205.
54. Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species richness patterns. – *Ecol. Lett.* 8: 224–239.

55. Sanders, N. J. et al. 2003. Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. – *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12: 93–102.
56. Skidmore, P. 1985. The biology of the Muscidae of the world. Junk, Dordrecht. Series Entomologica, 29, xiv + 550p.
57. Smith, K. G. V. 1989. An introduction to the immature stages of British Flies. Diptera Larvae, with notes on eggs, puparia and pupae. Handbooks for the Identification of British Insects, Vol. 10 Part 14.
58. Spehn, E. M. et al. (eds.) 2010. Mountain Biodiversity and Global Change. GMBA-DIVERSITAS, Basel.
59. Shpigler, H. et al. 2013. Social influences on body size and developmental time in the bumblebee *Bombus terrestris*. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67: 1601–1612.
60. Stanton, M. L. and Galen, C. 1989. Consequences of flower heliotropism for reproduction in an alpine buttercup (*Ranunculus adoneus*). – *Oecologia* 78: 477–485.
61. Stevens, G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport’s latitudinal rule to altitude. – *Am. Nat.* 140: 893–911.
62. Ssymank, A. and Lair, X. 2014. Observations and collections of hoverflies (Diptera: Syrphidae) in the Mercantour National Park, France, including a checklist. – *Studia dipt.* 21: 95–153.
63. Ssymank, A. et al. 2008. Pollinating flies (Diptera): a major contribution to plant diversity and agricultural production. – *Biodiversity* 9: 86–89.
64. Sundqvist, M. K. et al. 2013. Community and Ecosystem Responses to Elevational Gradients: Processes, Mechanisms, and Insights for Global Change. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 44: 261–280.
65. Tiusanen, M. et al. 2016. One fly to rule them all—muscid flies are the key pollinators in the Arctic. – *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283: 20161271. (<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.1271>)
66. Wagner, J. et al. 2016. Pollen limitation is not the rule in nival plants: a study from the European Central Alps. – *Am. J. Bot.* 103: 375–387. (doi:10.373/ajb.1500214)

67. Warren, S. D. et al. 1988. Elevational distribution of insect pollinators. – *Am. Midl. Nat.* 120: 325–330.
68. Zoller, H. et al. 2002. Pollination and breeding system of *Eritrichium nanum* (Boraginaceae). – *Plant Syst. Evol.* 233: 1–14.

Figures

Figure 1. Abundances of the four major anthophilous orders over time at 6 different elevations along the gradient (associated graphs for species richness in Supplementary material Appendix 1, Fig. A3).

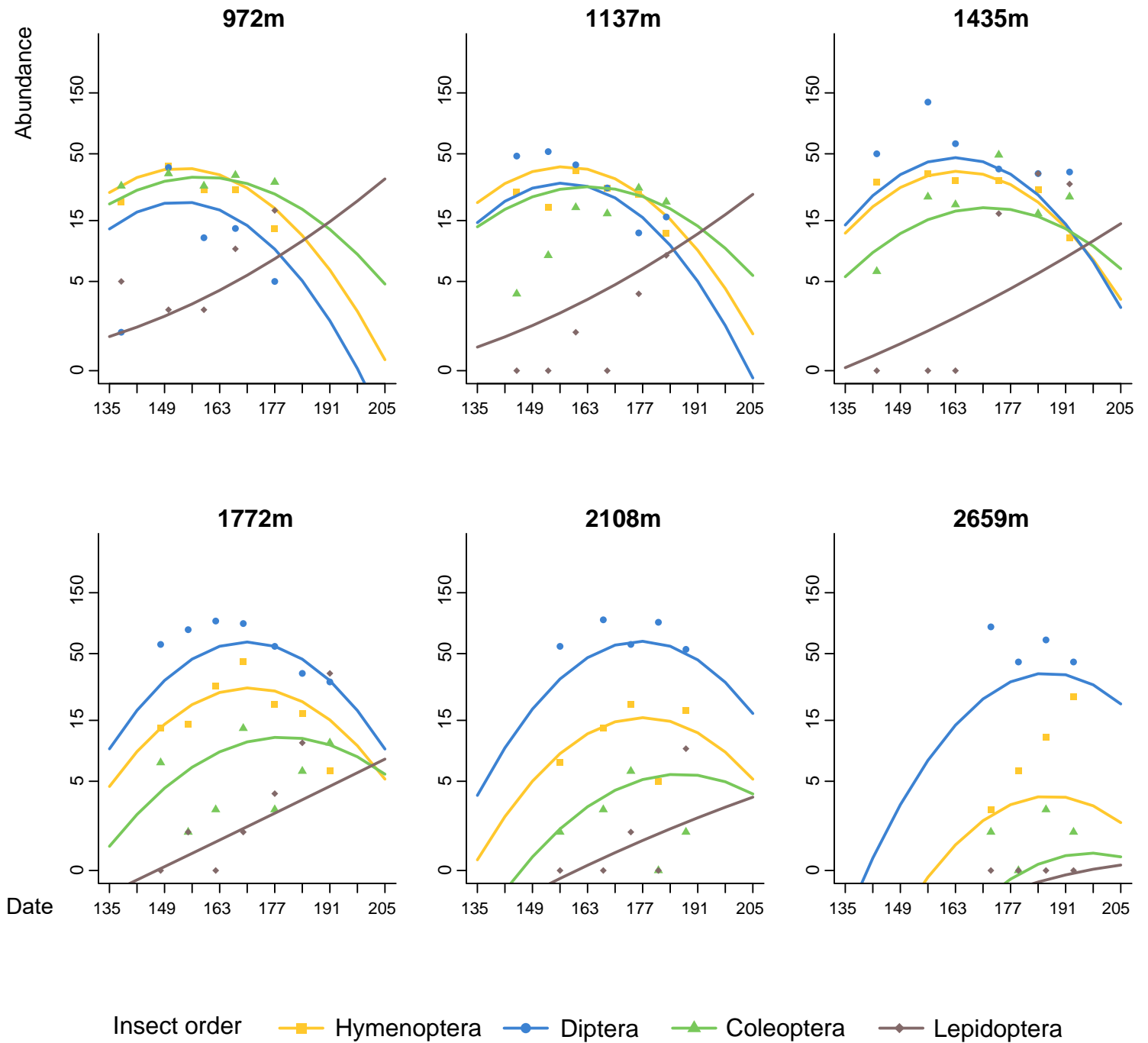


Figure 2. Order-level flower-visitation networks for each study site, showing the changes in the proportion of each major anthophilous order. The number indicated above each order bar is the number of species collected in that site and order. Site code, elevation and total number of visits are given below each network.

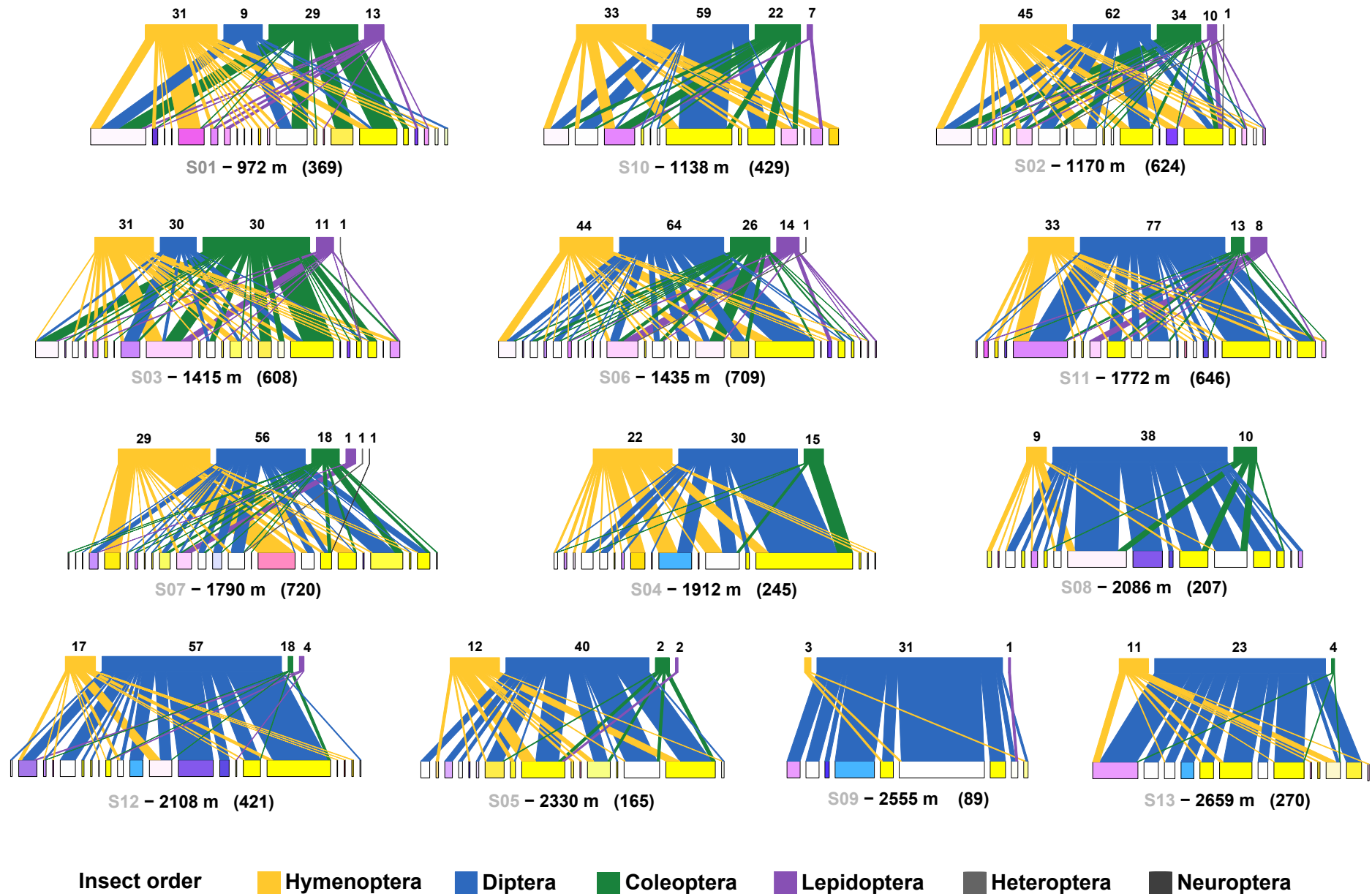


Figure 3. Plant-visitor network illustrating the use of floral resources by Hymenoptera (yellow), Coleoptera (green), and Diptera (blue). For legibility reasons, the species-level networks corresponding to the overlap analyses between each pair of orders are provided in the Supplementary material, Appendix 2. Flower codes are listed in Supplementary material Appendix 1, Table A15.

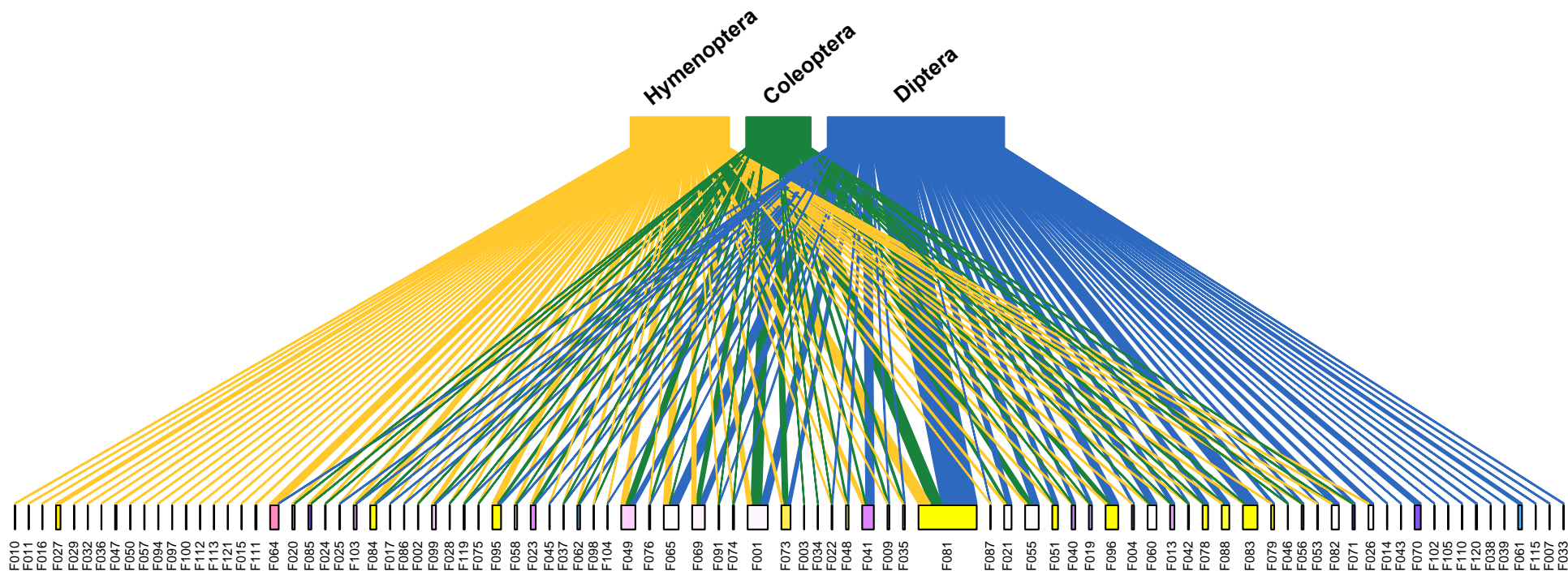


Figure 4. Abundances of the four major dipteran families over time at 6 different elevations along the gradient (associated graphs for species richness in Supplementary material Appendix 1, Fig. A4).

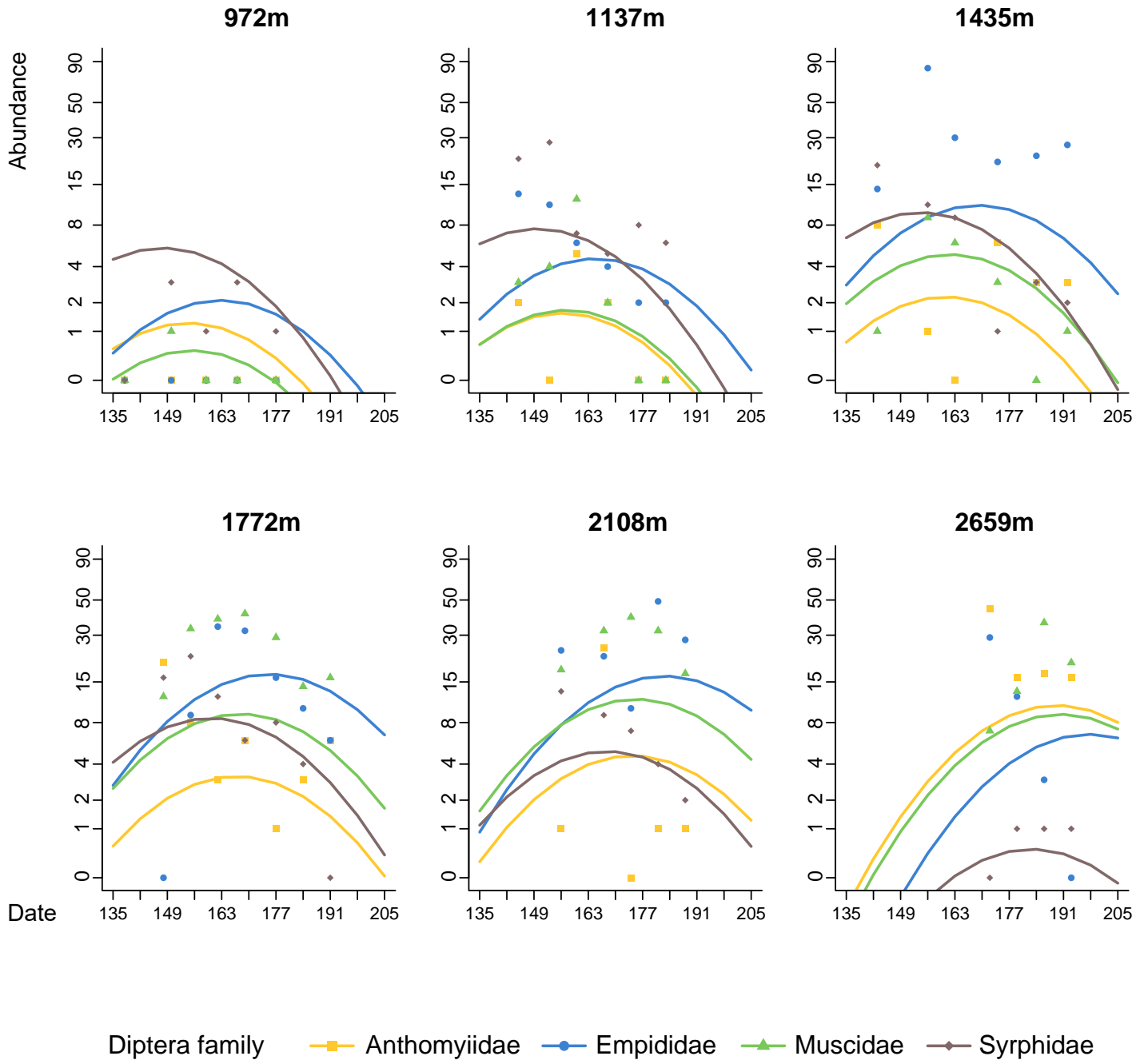


Figure 5. Plant-visitor network illustrating the use of floral resources by the four main Diptera families (from left to right: Anthomyiidae, Muscidae, Syrphidae, Empididae). For legibility reasons, the species-level networks corresponding to the overlap analyses between each pair of fly families are provided in the Supplementary material, Appendix 3. Flower codes are listed in Supplementary material Appendix 1, Table A15.

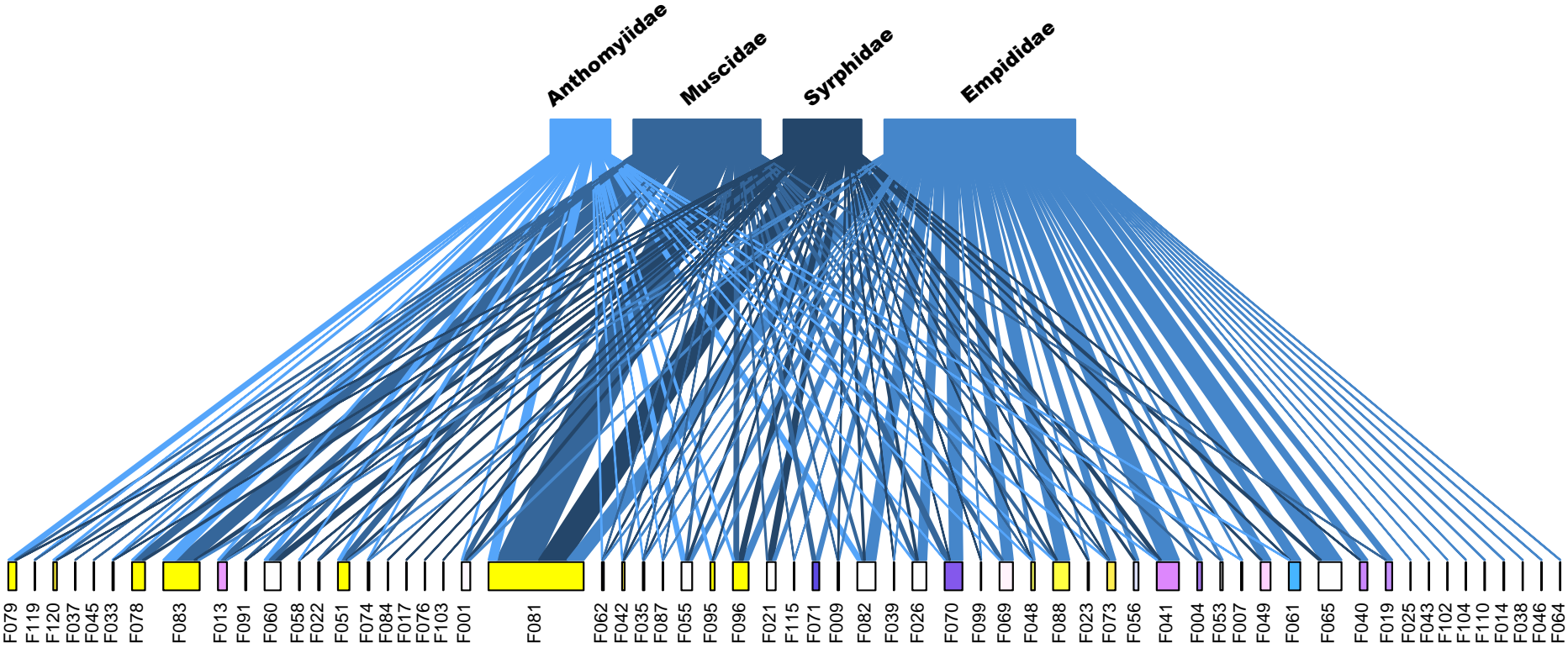
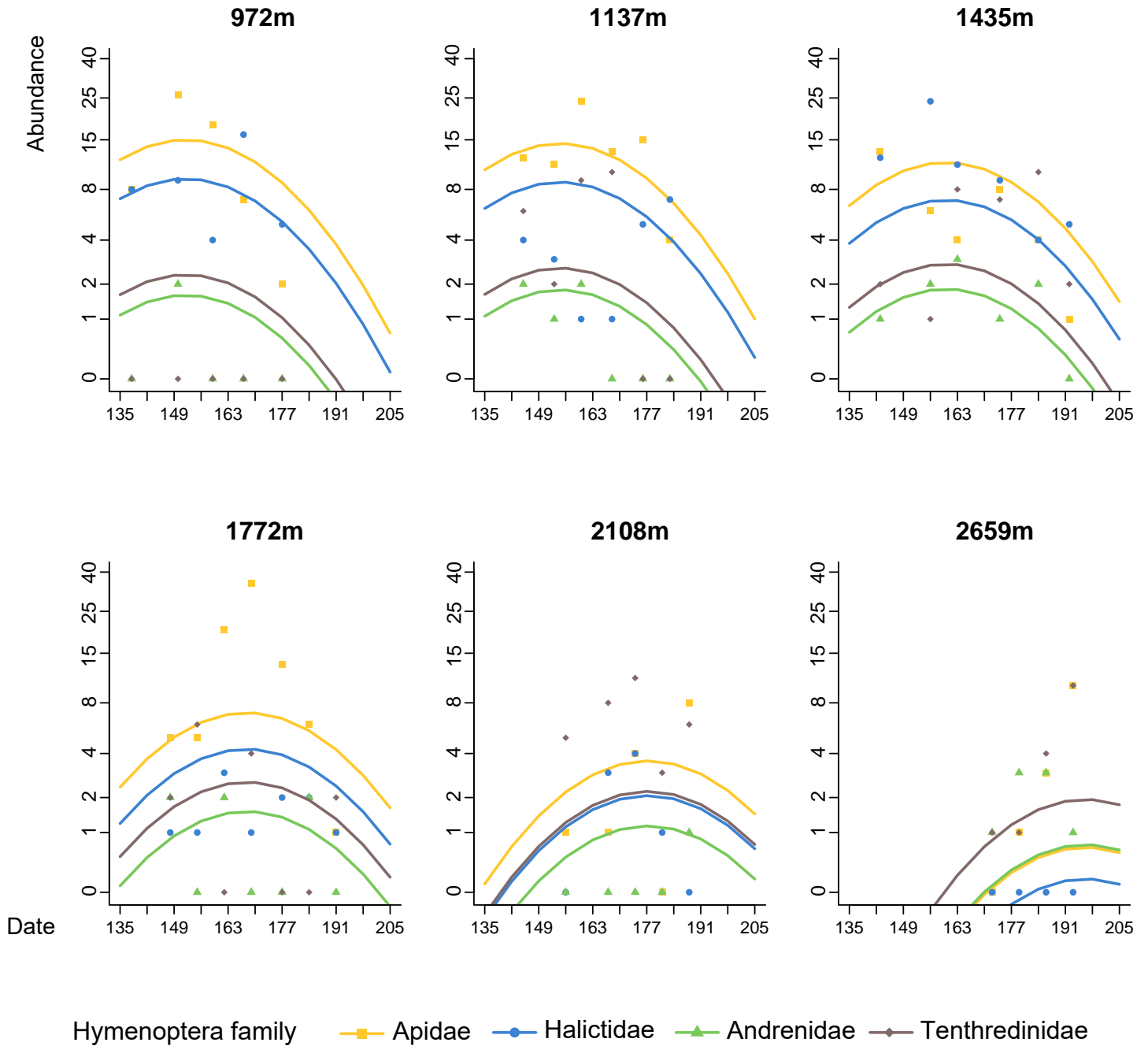


Figure 6. Abundances of the four major hymenopteran families over time at 6 different elevations along the gradient (associated graphs for species richness in Supplementary material Appendix 1, Fig. A5).



PARTIE III

VISITES ET POLLINISATION : LE ROLE DES EMPIDINAE

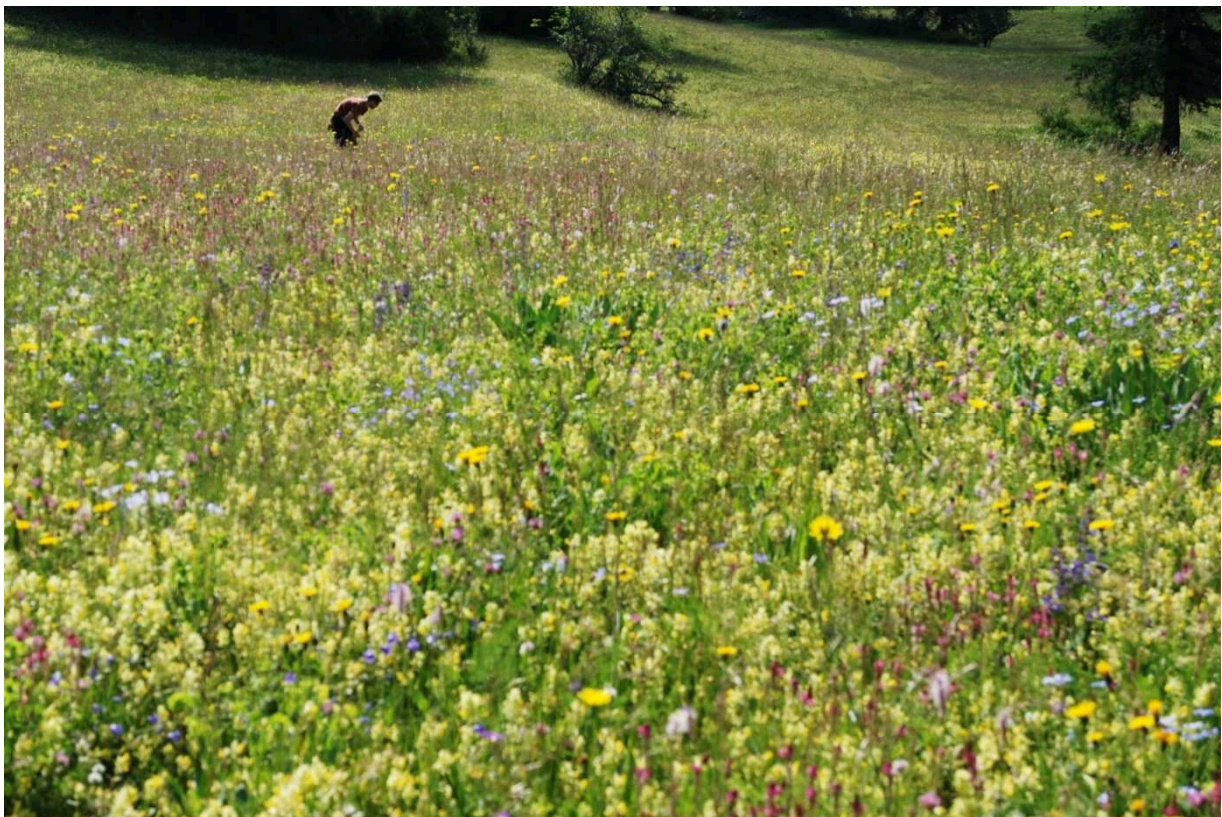
III. 1. Importance relative des diptères et des Empidinae au sein du réseau d'interactions plantes-butineurs d'une prairie subalpine

Lefebvre, V., Fontaine, C., Villemant, C., and C. Daugeron. 2014.

Are empidine dance flies major flower visitors in alpine environments?

A case study in the Alps, France. *Biology Letters* 10: 20140742.

<http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2014.0742>



Echantillonnage en cours dans la prairie où ont été conduites les deux études du Chapitre III.
Plateau des Meyries, Jausiers, Alpes-de Haute-Provence ; altitude 1800 m (cliché : Claire Villemant)

Are empidine dance flies major flower visitors in alpine environments? A case study in the Alps, France

Vincent Lefebvre, Colin Fontaine, Claire Villemant and Christophe Daugeron

Biol. Lett. 2014 **10**, 20140742, published 5 November 2014

Supplementary data

["Data Supplement"](#)

<http://rsbl.royalsocietypublishing.org/content/suppl/2014/11/04/rsbl.2014.0742.DC1.html>



Research

Cite this article: Lefebvre V, Fontaine C, Villemant C, Daugeron C. 2014 Are empidine dance flies major flower visitors in alpine environments? A case study in the Alps, France. *Biol. Lett.* **10**: 20140742. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2014.0742>

Received: 15 September 2014

Accepted: 16 October 2014

Subject Areas:

ecology, behaviour, plant science

Keywords:

mountain ecology, foraging behaviour, flower visitors, Empidinae, Mercantour National Park

Author for correspondence:

Christophe Daugeron

e-mail: daugeron@mnhn.fr

Electronic supplementary material is available at <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2014.0742> or via <http://rsbl.royalsocietypublishing.org>.

Are empidine dance flies major flower visitors in alpine environments? A case study in the Alps, France

Vincent Lefebvre¹, Colin Fontaine², Claire Villemant¹
and Christophe Daugeron¹

¹Muséum national d'Histoire naturelle, ISYEB, UMR 7205 MNHN, CNRS, UPMC, EPHE, 45 rue Buffon, CP 50, Paris 75005, France

²Muséum national d'Histoire naturelle, CESCO, UMR 7204 MNHN, CNRS, UPMC, 55 rue Buffon, CP 53, Paris 75005, France

Pollination is one of the most important ecosystem services and bees the most important pollinators. As a population decline of bees has been documented in numerous regions of the world, it is crucial to develop understanding on other possible pollinators. Here, we study the potential pollination impact of Diptera, and among them Empidinae, in an alpine environment, where the abundance of bees is naturally lower. Interactions between 19 entomophilous plants and their flower visitors were recorded in a subalpine meadow in the French Alps during six weeks. Visitation frequencies were used to build the flower–visitor network. Our results show that interactions between flies and plants are dominant; flies represent more than 60% of all visitors, with 54% of them being Empidinae. We especially found that flies, Empidinae and bees are the main visitors of 11, three and one plants, respectively. When considering both bees and Syrphidae together, six plants were more visited by Empidinae; when considering bees and Syrphidae separately, 10 plants were more visited by Empidinae than by bees or Syrphidae. The results support the idea that flies widely replace bees as main flower visitors at altitude, and among them the Empidinae might play a key role in pollination.

1. Introduction

Pollination by insects is one of the most important ecosystem services, but is threatened by pollinator decline [1]. Bees, which are known to be the main pollinators of flowering plants, are particularly affected [2]. In this context, it is highly relevant to study the pollinator impact of other insects, especially in areas where bees are naturally scarcer, such as cool temperate to cold habitats. Diptera, of which many families are well known to be flower visitors, are often more abundant and diverse than bees in such habitats [3]. It was hypothesized that high elevation areas offer favourable ecological conditions (wet soils, stream edges) for fly larvae and, unlike bees, flies take better advantage of microhabitats for thermoregulation [4] as they do not spend their time building and provisioning nests. Therefore, at higher elevations, Diptera could take over from Hymenoptera and be more efficient pollinators than other well-known pollinators that thrive in low-altitude conditions, such as solitary bees. Bumblebees, which can also thermoregulate efficiently, seem to be the exception among bees.

The subfamily Empidinae (Diptera, Empididae), or empidine dance flies, has never been formally studied as a group of pollinators, although most observations suggest that it could be a key group of insects for the pollination of angiosperms in various mountains and cold habitats of the world (e.g. in the Snowy Mountains of Australia, the Arctic regions or in Patagonia, see [5–7]). The anthophilous empidine species belong to the tribe Empidini, which includes about 1200 known species.

Many of them visit flowers frequently, due to their exclusive dependence on nectar as a food source on which they feed using their elongated proboscis (electronic supplementary material, figure S1). While foraging, they often carry high loads of pollen due to increased hair density on some body parts, further suggesting their potential role as pollinators.

As a prerequisite for assessing the pollinator impact of flies and more particularly Empidinae in mountain environments, our study was to build the flower–visitor network of a subalpine meadow, with the aim to test the following assumptions: (i) the dominance of flies as flower visitors relative to other orders of insects foraging for pollen or nectar and (ii) the dominance of Empidinae as flower visitors over two groups known as the most efficient pollinators in temperate areas, bees and syrphids (Diptera, Syrphidae).

2. Material and methods

(a) Study site

The study was conducted from 29 May to 10 July 2012 in the north of Mercantour National Park, France (electronic supplementary material, figure S2). The site, called Plateau des Meyries (1800 m, 6°46'36.7" E, 44°23'53.4" N), is a semi open subalpine area of about 6 ha, largely flat and with no particular slope, including a large meadow dotted with larches (*Larix decidua*). Mowing usually occurs in late summer.

(b) Plant visitation

Pollination depends on many factors, some of which are used as more or less relevant proxies. For example, flower visitation is considered either as a poor pollination proxy [8] or an acceptable one [9]. However, an insect has a potential pollinator impact only if it visits a flower and deposits conspecific pollen grains on its stigma. Therefore, building the flower–visitor network of an ecosystem is a prerequisite to detect potential pollinators, provided that the quality of the foraging behaviour is taken into account. In this study, the network is based on visits for which the foraging insect came into contact with either the stamen or stigma of the flower.

(c) Monitoring of plants

Monitoring involved observation sessions for each selected plant species (electronic supplementary material, table S1) on non-rainy days with a temperature above 12°C. Each session was focused on a single plant species: insect visits on every flower of this plant species were counted at sight by walking in the survey area. Sessions lasted 10 min at most depending on the plant density and were distributed throughout the day between 9.30 and 17.00. As many sessions as possible were done for each plant species during its flowering time.

The monitored plants were chosen for being visited by foraging insects. Indeed, many plants known as entomophilous were actually not visited by insects during the study (e.g. some species of Orchidaceae). Finally, 19 species for which at least one session every 2 days was available were retained for analysis.

Owing to their different flowering time (electronic supplementary material, figure S3), the number of sessions varied for each plant species. This did not impact on the results as we did not compare plants but the number of visits on a given plant by various pollinators.

(d) Identification of insects

Flower visitors were identified on-site as Empidinae, Syrphidae, other Diptera, bees, other Hymenoptera, Coleoptera, Lepidoptera, Heteroptera and Neuroptera. Empidinae were also

collected on each plant species for accurate identification to species or morphospecies level in the laboratory.

(e) Data analyses

All statistical analyses were performed using R [10]. The flower–visitor network was generated with the bipartite package [11] using visitation frequencies: the thickness of a link between a plant species and a group of visitors is equal to the visitation frequency calculated as N_v/T , where N_v is the total number of visits by this group of insects on this plant species and T the total time of monitoring for this plant species (electronic supplementary material, table S1).

The correspondence analysis to visualize associations of flowers and visitors was performed with ade4 package for R [12] using the relative proportions of each group of visitors on each flowering plant species.

The significance of the differences in the number of visits of each taxon on a given plant species was tested with the non-parametrical Wilcoxon test, as data from counting insects on flowers is not normally distributed (electronic supplementary material, table S2).

3. Results

The flower–visitor network is dominated by two groups of insects: Diptera and Hymenoptera with 62% and 23% of all visits, respectively (figure 1). Diptera composed more than 50% of all visits for 14 plants, and the proportion of flies to other insects was significantly higher for 11 of them (Wilcoxon test, $p < 0.05$).

Fifty-four per cent of the flower-visiting Diptera were empidines. They represent at least 50% of all visits for seven plant species, this proportion being significantly higher for three of them (Wilcoxon test, $p < 0.05$). The number of visits of empidines was significantly higher than visits by syrphids and bees considered together for six plant species (Wilcoxon test, $p < 0.05$). When considering syrphids and bees separately, four additional species were significantly more visited by empidines than by syrphids (*Campanula rotundifolia*, *Hieracium cymosum*, *Onobrychis viciifolia* and *Ornithogalum umbellatum*; Wilcoxon test, $p < 0.05$) and another four species were significantly more visited by empidines than by bees (*Myosotis decumbens*, *Ranunculus bulbosus*, *Persicaria bistorta* and *H. cymosum*, Wilcoxon test, $p < 0.05$).

Most of the flower-visiting Hymenoptera observed during the study were bees (approx. 88%), but bees were the main visitors only for *Rubus idaeus* (Wilcoxon test, $p < 0.001$), with at least 85% of the visits by *Apis mellifera* and *Bombus* spp. In addition, three plant species were significantly more visited by bees than by empidines (*Knautia arvensis*, *Centaurea uniflora* and *O. viciifolia*; Wilcoxon test, $p < 0.05$).

None of the flowering plants had syrphids as main visitor. However, *Meum athamanticum* (Apiaceae) was significantly more visited by syrphids than by empidines (Wilcoxon test, $p < 0.01$).

The data are particularly well structured: the correspondence analysis (figure 2) segregates two distinct clusters of plants, each one overlapping with empidines and bees, respectively; a third cluster reveals that flowers visited by syrphids mostly attract insects other than empidines and bees (various flies, sawflies and beetles).

Twenty-two species of Empidinae were collected foraging on flowers. Thirteen of them were collected on one plant species only, but some were found on up to five different plant species.

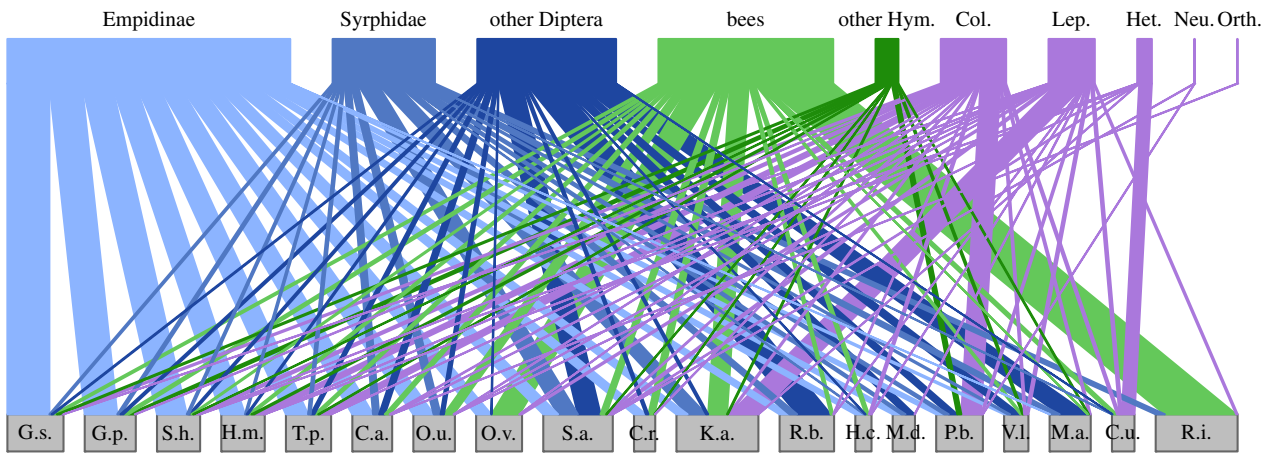


Figure 1. Flower–visitor network obtained in a subalpine meadow at 1800 m in the Mercantour National Park. Insects: Hym., Hymenoptera; Col., Coleoptera; Lep., Lepidoptera; Het., Heteroptera; Neu., Neuroptera; Orth., Orthoptera. Plants: G.s., *Geranium sylvaticum*; G.p., *Geranium pyrenaicum*; S.h., *Scorzonera hispanica*; H.m., *Hypochaeris maculata*; T.p., *Tragopogon pratensis*; C.a., *Cerastium arvense*; O.u., *Ornithogalum umbellatum*; O.v., *Onobrychis vicifolia*; S.a., *Sisymbrium austriacum*; C.r., *Campanula rotundifolia*; K.a., *Knautia arvensis*; R.b., *Ranunculus bulbosus*; H.c., *Hieracium cymosum*; M.d., *Myosotis decumbens*; P.b., *Persicaria bistorta*; V.l., *Viburnum lantana*; M.a., *Meum athamanticum*; C.u., *Centaurea uniflora*; R.i., *Rubus idaeus*.

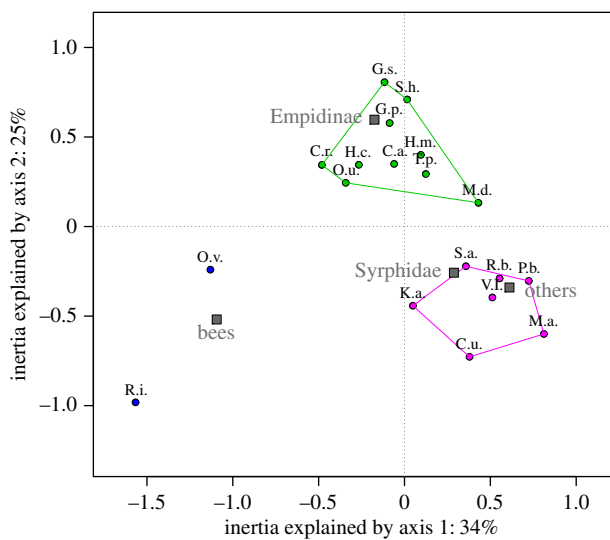


Figure 2. Two-dimensional graphical representation of the correspondence analysis of the flowers/visitors data table. Main contribution to axis 1 (34% of inertia) comes from bees visiting *O. vicifolia* and *R. idaeus*, and main contribution to axis 2 (25% of inertia) comes from Empidinae. For abbreviations, see legend of figure 1.

4. Discussion

For the set of plant species monitored in the study site, our results do confirm the conspicuousness of anthophilous Diptera compared with bees. Although flower visitation does not equal pollination, the prevalence of flies as flower visitors in subalpine areas suggests that they could be major pollinator agents at this elevation. Among them, Empidinae seem to play a key role compared with bees or syrphids. This can be explained by their abundance as well as their diversity: 22 species were collected on flowers during the study, but more than 70 species were identified for the purpose of the recent ‘All Taxa Biodiversity Inventory’ recently conducted in the Mercantour National Park (2009–2011) (Daugeron and Lefebvre 2012, unpublished data).

Owing to their foraging behaviour and abundant hairiness, they are more likely to fertilize the visited plants than most other Diptera: as they only feed on nectar, they

commute between flowers continuously, while many opportunist flies also feeding on other resources (e.g. Muscoidea, Tachinoidea) seem to have a low frequency of visit and a reduced activity on flowers.

Although Diptera are usually considered as generalist foragers, this might not apply to some empidine species. For instance, *Empis* sp. 2 was observed 52 times on *C. rotundifolia*, but never seen or captured on another flower, nor was *C. rotundifolia* visited by other empidine species. This suggests a strong ecological link between the two taxa. Certain empidine species could thus be specialized for foraging and pollination, which could be explained by co-evolution events. However, the factors making a given flowering plant species preferred by an empidine are still unknown.

Empidinae, bees and syrphids have to visit flowers because of their life cycle, which entirely or in part depends on nectar and/or pollen. At this elevation, solitary bees showed, as expected, a relative scarcity, but surprisingly syrphids did not appear as major visitors of the monitored plant species.

Our study shows that empidines are a key component of the flower–visitation networks in temperate altitude meadows and could have a higher fertilization impact than bees and other well-known pollinators. In this respect, they could be an excellent model for understanding the role played by both ecological and historical factors in the evolution of plant–pollinating insect relationships at altitude, and why bees are widely replaced by flies. For that it could be particularly relevant to determine the altitude at which the pollinator shift from Hymenoptera to Diptera occurs, and how the mutualistic relationships between the flora and the available pollinators change with elevation. If strong specific mutualisms could be revealed, it would be interesting to assess if the diversity of angiosperms in alpine areas is partly related to the diversity of empidine flies.

Acknowledgements. We thank François Breton, Marie-France Leccia (Mercantour National Park), Jean-Philippe Sibley (MNHN), Adrian Plant (National Museum of Wales), Gabrielle Names (École Normale Supérieure, Paris), Jean-Luc and Charline Printemps (Centre Séolane, Barcelonnette) and three anonymous reviewers.

Funding statement. This study was partially funded by the Mercantour National Park and the Service du Patrimoine Naturel (MNHN).

1. Steffan-Dewenter I, Potts SG, Packer L. 2005 Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends Ecol. Evol.* **20**, 651–652. (doi:10.1016/j.tree.2005.09.004)
2. Fitzpatrick Ú, Murray TE, Paxton RJ, Breen J, Cotton D, Santorum V, Brown MJF. 2007 Rarity and decline in bumblebees—a test of causes and correlates in the Irish fauna. *Biol. Conserv.* **136**, 185–194. (doi:10.1016/j.biocon.2006.11.012)
3. Mani MS. 1968 *Ecology and biogeography of high altitude insects*. The Hague, The Netherlands: Dr W. Junk.
4. Kearns CA. 1992 Anthophilous fly distribution across an elevation gradient. *Am. Midl. Nat.* **127**, 172–182. (doi:10.2307/2426332)
5. Inouye DW, Pyke GH. 1988 Pollination biology in the Snowy Mountains of Australia: comparisons with Montane Colorado, USA. *Aust. J. Ecol.* **13**, 191–210. (doi:10.1111/j.1442-9993.1988.tb00968.x)
6. Hocking B. 1968 Insect–flower associations in the high arctic with special reference to nectar. *Oikos* **19**, 359–388. (doi:10.2307/3565022)
7. Daugeron C, D’Haese C, Plant A. 2009 Phylogenetic systematics of the Gondwanan *Empis macrorrhyncha* group (Diptera, Empididae, Empidinae). *Syst. Entomol.* **34**, 635–648. (doi:10.1111/j.1365-3113.2009.00490.x)
8. King C, Ballantyne G, Willmer PG. 2013 Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods Ecol. Evol.* **4**, 811–818. (doi:10.1111/2041-210X.12074)
9. Vazquez DP, Morris WF, Jordano P. 2005 Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecol. Lett.* **8**, 1088–1094. (doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00810.x)
10. R Core Team. 2011 *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. (<http://www.R-project.org>)
11. Dormann CF, Fruend J, Bluethgen N, Gruber B. 2009 Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open Ecol. J.* **2**, 7–24. (doi:10.2174/1874213000902010007)
12. Dray S, Dufour AB. 2007 The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *J. Stat. Softw.* **22**, 1–20.

III. 2. Efficacité pollinisatrice des visites d'Empidinae : le cas du Geranium des bois, *Geranium sylvaticum* L.

Lefebvre, V., Daugeron, C., Villemant, C., and C. Fontaine. 2016.
“Size matters: traits influence pollination efficiency more than species identity.”

Manuscrit *in prep.*



Un *Leptempis* butinant au milieu de fleurs ensachées

**Size matters: traits influence pollination efficiency
more than species identity**

Vincent Lefebvre,¹ Christophe Daugeron,² Claire Villemant,¹ and Colin Fontaine³

1 Muséum national d'Histoire naturelle, ISYEB, UMR 7205 MNHN, CNRS, UPMC, EPHE, 45 rue Buffon, CP 50, 75005 Paris, France

2 Muséum national d'histoire naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique, Mécanismes adaptatifs et évolution, UMR 7179 MNHN-CNRS MECADEV, CP 50, 45 rue Buffon, 75005 Paris, France.

3 Muséum national d'Histoire naturelle, CESCO, UMR 7204 MNHN, CNRS, UPMC, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

Keywords: Pollination, Diptera, Seed set, *Geranium sylvaticum*, Mercantour National Park, Empidinae

Abstract

Most flowering plants species rely on insects for pollination, this successful mutualism allowing them to reproduce over wide areas while flower-visitors are rewarded with food. This association is so conspicuous in the case of bees that other groups of potential pollinators, especially flies, have long been overlooked. In this study, we assessed the pollination effectiveness of *Geranium sylvaticum* flower-visitors using single visits seed-set experiments, in a subalpine meadow where flies are predominant.

We found that: (i) large pollinators were more efficient than small pollinators irrespectively of their identity; (ii) large empidine dance flies were the most frequent visitor of *G. sylvaticum*; therefore, large species of empidines were the main pollinator of this plant. Considering the high diversity and abundance of flower-visiting flies, such results showing their ability to be as effective pollinator as bees should encourage further investigations on anthophilous dipteran families.

1. Introduction

Insect pollination is a key ecological interaction, involved in the reproduction of more than 80% of angiosperms (Ollerton et al. 2011) and the production of about 75% of world leading crops (Klein et al. 2007). Until recently, most of the studies addressing the role of insects as pollinators focused on bees, but the awareness of the collapse of their populations has sparked a growing interest on other flower-visiting insects (non-bee Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Lepidoptera) as potential pollinators (Rader et al. 2016). However even in agricultural landscapes, where wild insects have proven efficient pollinators by increasing fruit set independently of honeybees' abundance (Garibaldi et al. 2013), studies measuring pollination effectiveness of non-bee flower-visiting insects are scarce; they are usually restricted to butterflies and hoverflies (Diptera, Syrphidae). Consequently, despite the proliferating new knowledge on flower-visitor networks in both natural and agricultural landscapes, the actual role played by most anthophilous insects in the pollination of flowering remains largely unknown.

Flies (Diptera) represent the most conspicuous group of flower-visitors and potential pollinators after bees (Larson et al., 2001; Ssymank et al. 2008), especially in cool to cold habitats of high altitude or latitude where wild bees become naturally scarcer (Mani 1968; Kevan 1972; Arroyo et al. 1982; Pont 1993; Kearns et al. 1994; Hoiss et al. 2012). However, most studies including dipterans address only flower visitation frequencies, which King et al. (2013) consider as a poor proxy for pollinator efficiency. Visitors are indeed not always pollinators, a visit being likely to enhance the reproductive success of a plant only when it results in conspecific pollen deposition on its stigma. Therefore, direct measures of pollinator efficiency and plant reproductive success should be performed respectively through single-visit stigmatic pollen deposition (SVD) and seed set after a single visit experiments (Gross 2005; Ne'eman et al. 2009). To our knowledge, very few studies include such experiments on flower-visiting Diptera, although some of them challenge the common assumption that bees

are the best pollinators: e.g. hoverflies can pollinate strawberries as efficiently as bees (Albano et al. 2009), and a blowfly (Calliphoridae) was shown to be as efficient as honeybees and other flower-visitors together in pollinating hybrid carrots (Howlett 2011). Moreover, the first study comparing syrphids, the supposed most efficient pollinators among flies, to other Diptera, found no differences in pollen-loads or specialization (Orford et al. 2015). Those results cast light on the lack of knowledge about the role played by most fly families in the pollination of angiosperms (e.g. various Nematocera, Conopidae, Empididae, Muscidae, Tachinidae...).

Since the complementarity of functional traits between different pollinators of the same flowering plant has revealed a better predictor of pollination efficiency than the diversity and/or abundance of those pollinators (Hoehn et al. 2008; Fründ et al. 2013), the importance of flies relative to co-occurring flower-visitors in pollination services should be studied regarding to those traits, and not only their identity. For example, size, optimal conditions of activity (sun exposure, time of the day) and foraging behavior of an insect are likely to influence both quantity and quality of its visits. To assess the efficiency of dipterans as pollinators of a wild plant relative to other foraging insects, we chose *Geranium sylvaticum* L. and its flower-visitors as a model, in a subalpine environment where wild bees are scarce. Our objectives were: (i) to quantify the visitor cortege of *G. sylvaticum*; (ii) to assess the pollination efficiency of the main flower visitors using single visits seed set experiments; (iii) to assess whether pollination effectiveness was related to species identity or species traits, such as body size or visit duration.

2. Material and methods

1. Study site

The study was conducted from 15 June to 15 July 2015 in the north of Mercantour National Park, France. The site is a largely flat, semi open subalpine area at 1800 m altitude (6°46'33.8" E, 44°23'59.1" N), which consists of large meadows dotted with larches (*Larix decidua*). Near bushes and under larches thrive numerous populations of *Geranium sylvaticum*, some of them reaching several hundred individuals. Snow cover usually lasts from November until May and mowing occurs twice, in late summer.

2. Study model: *G. sylvaticum* and its flower-visiting insects

Geranium sylvaticum is a rhizomatous, perennial, gynodioecious and protandrous plant which occurs in meadows, woodlands and roadsides. It is widely distributed in Europe and temperate Asia; in France, its populations are confined to mountainous areas, the east and the north of the country. Three main sexual types, depending on their number of functional stamens – female (= male-sterile = pistillate) (0), intermediate (1-9), hermaphrodite (10) – have been identified (Vaarama and Jääskeläinen 1967). All our experiments were restricted to hermaphrodites, as previous studies found that seed set could vary depending on the sexual type (Vaarama & Jääskeläinen 1967; Asikainen & Mutikainen 2003; Ramula & Mutikainen 2003).

Newly opened flowers first undergo a male phase, lasting approximately half a day, during which the ten stamens release the pollen; then a female phase of a few hours, during which the five lobes of the hitherto immature stigma unfold and become receptive for pollen. On the study site, flowers of *G. sylvaticum* are mainly visited by dipterans, especially empidines (Lefebvre et al. 2014).

3. Monitoring of visits

Flower visitors were recorded between 19 June and 1st July 2015 by monitoring groups of 10 flowers for 10 minutes, in three different conditions: full sun, dappled sun and full shade. The 18 sessions were all performed between 10:00 and 16:00 on non-rainy days with a temperature above 18°C. For each visitor that came into contact with the reproductive parts of the flower, the following information was recorded: hour of the visit, taxonomic group (order and family at least) and size class (A: > 10mm or B: < 10mm).

4. Pollination regimes experiments

For all the following bagging experiments, including those of part (e), we used organza bags with a very fine mesh of about 0.16mm². Fruits were harvested just before dehiscence, around 3 or 4 weeks after bagging depending on weather conditions.

To assess the dependence on pollinator of *G. sylvaticum*, we selected 36 healthy plants for which three flowers were applied a different pollination regime: (1) self-pollination, to test if the protandry succeeded in preventing self-fertilization, the flower was bagged just before blooming. The expected number of seeds was 0; (2) open-pollination, to get the number of seeds produced by entomogamy in natural conditions, the flower was bagged after the stigma became unreceptive, when the petals started dropping; (3) hand-pollination, to get the maximal number of seeds in the local conditions on the study site, a receptive stigma was pollinated with freshly harvested pollen from distant *G. sylvaticum* flowers, then the flower was bagged.

5. Single visits seed-set experiments

To assess the pollination effectiveness of the main flower visitors, 32 flowers were bagged between male and female phase to prevent pollen contamination of the bag. The day after bagging, we unbagged the flower when the stigma was freshly receptive

and waited for the first visit of a foraging insect. Its taxonomic group and size class (A: > 10mm or B: < 10mm), as well as the length of the visit were recorded.

6. Statistical analyses

All statistical analyses have been performed with R Software version 3.2.5 (R Development Core Team 2016). The *Geranium sylvaticum*-visitors source network was generated with the bipartite package (Dormann et al. 2008). To determine if the number of visits to *G. sylvaticum* differed between taxonomic groups (count data with non-normal distribution), we used a non-parametric Wilcoxon two-sample paired rank test.

We analyze the seed sets of single visits (proportion data) using a generalized linear model (“glm” procedure) that included an effect of taxonomic group, size, visit duration (log transformed to obtain homoscedasticity) and their interactions, with quasi-binomial error distribution as exploratory analyses indicated overdispersion.

To test the effects of taxonomic group, size, exposure, time of the day and their interactions on the number of visits by each group of visitors, we used a linear mixed-effects model (« lme » procedure of « nlme » library) that incorporated a random effect of the session, a session representing a 10-flowers patch monitored for 10 min.

3. Results

(a) Visitors of *Geranium sylvaticum*

We recorded 329 visits, 80.6% were made by Diptera and 18.2% by Hymenoptera. The remaining 1.2% were butterflies and beetles. The number of visits by empidine dance flies, representing 74.2% of all visits, was significantly higher than the number of all the visits by other insects considered together (Wilcoxon test, $p < 0.005$). They were not equally distributed by size classes: one large species, *Empis (Leptempis)*

pandellei Daugeron, was responsible for 62% of all visits by empidines. Bees made 17% of all visits; 86% were honeybees (*Apis mellifera* L.), remaining 14% were medium-sized solitary bees.

When restricting analyses to bees and empidines (98.8% of the visits), frequency of visits was significantly influenced by size, taxonomic group and time of the day. Most frequent visitors were empidines and for both groups, large visitors were predominant. There were more visitors in the afternoon than in the morning, and exposure had a near-significant effect: the number of visits increased with sunlight and no visit by bees was observed in the shade (Table 1, Fig. 1).

(a) Pollination regimes experiments

None of the flowers tested for auto-fertilization produced seed (mean=0, N=36). Hand-pollinated flowers produced the same total number of seeds (93) than open pollinated flowers (open-pollinated: 2.58 ± 0.24 ; hand-pollinated: 2.58 ± 0.32 , mean \pm SE, N=36).

(b) Single-visits seed set

Thirty-two single visits were recorded, 18 were empidines and 11 were bees. When considering all visits together, average number of seeds was 2.16 ± 0.28 per single visit (mean \pm SE, N=32). Size of the visitor has a significant effect, as visits by large-sized flies and bees (≥ 10 mm) produced more seeds than visits by smaller ones ($F_{1,27}=5.26$, $p=0.03$) (Fig. 2). Taxonomic group and duration of the visit did not influence the seed set, although average duration of visits (by empidines (335 ± 60 sec) was much longer than the average duration of visits by bees (54 ± 17 sec).

Table 1. ANOVA table of the minimum adequate linear mixed-effects model testing the influence of taxonomic group, exposure, half-day, size of the insect and their interactions on the number of visits to *G. sylvaticum* flowers.

	numDF	denDF	F	p
Group	1	52	45.76	<.0001
Exposure	2	14	3.58	0.055
Half-day	1	14	7.47	0.016
Size	1	52	5.90	0.018

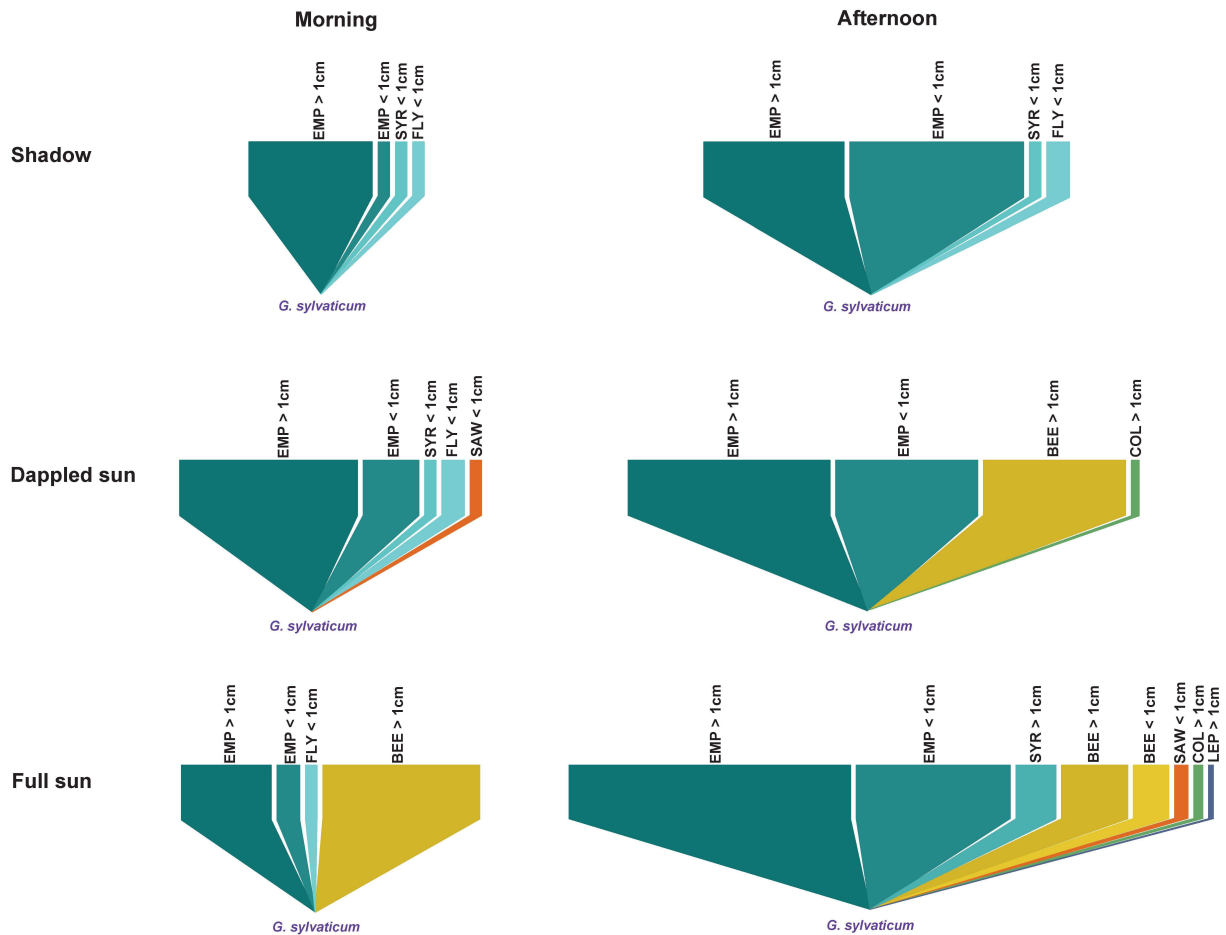


Figure 1. *Geranium sylvaticum*-visitors networks under three different conditions of exposure. The width of a block is proportional to the average number of visits by each taxon. Abbreviations: BEE = Bees; COL = Coleoptera; EMP = Empidinae; FLY = Other flies; LEP = Lepidoptera; SAW = Sawflies; SYR = Syrphidae.

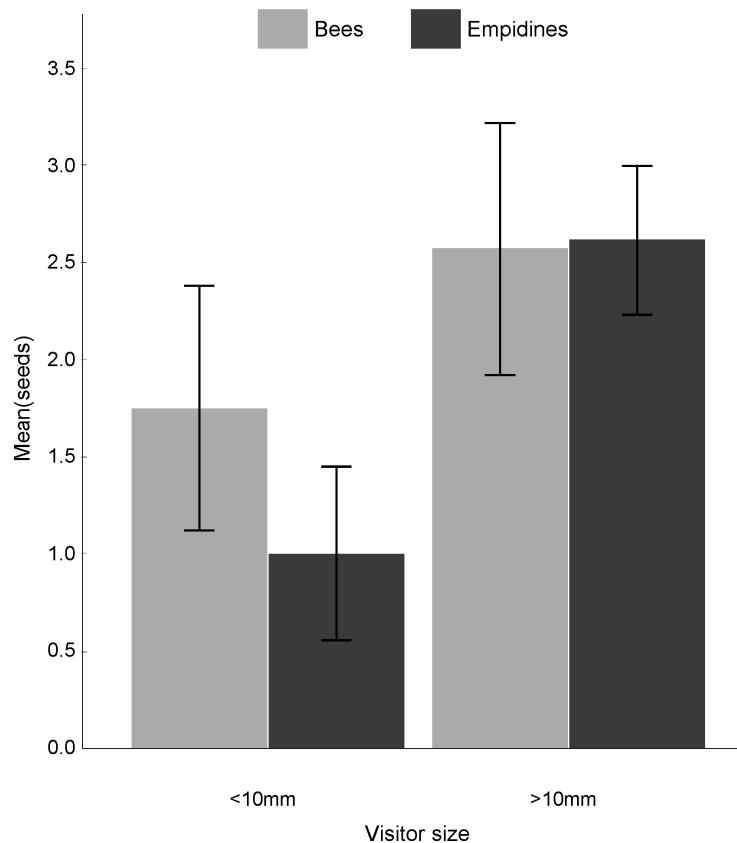


Figure 2. Number of seeds produced by *G. sylvaticum* flowers after single visits by small (left) and large (right) bees (light grey) and empidines (dark grey) respectively.

4. Discussion

(a) Visitors of *Geranium sylvaticum* are necessary...

Our results confirm that sexual reproduction of *Geranium sylvaticum* depends on flower-visiting insects, as flowers under self-pollination treatment produced no seed. Among those visitors, empidine dance flies were the most frequent. The proportions of flies (80.6%) and empidines (74.2%) that visited *G. sylvaticum* were consistent with the results of a previous study conducted in 2012 in the same area following a completely different protocol (Lefebvre et al. 2014).

(b) ...and influenced by abiotic conditions

As only visits by flies were recorded in shadow condition, and *G. sylvaticum* is a partial shade species growing in cool habitats, its main visitors and pollinators could be predicted by their functional traits like the ability to forage at lower temperature or to detect flowers without direct sunlight. Compared to bees, flies can thrive in colder and damper conditions, both of these parameters increasing with altitude. Effects of abiotic factors observed in this study at a very local scale probably exist at a much larger scale, for example along an altitudinal gradient, partially explaining the predominance of flies at altitude.

(c) Pollination efficiency, size and foraging behavior

Large visitors were the most efficient pollinators regardless of their taxonomic group, which might be explained by their foraging behavior. In relation to the morphology of the flower, the size of the flower-visiting insect determines if and how it can access the food source: during a visit, large species like *Empis (Leptempis) pandellei* or *Apis mellifera* place their body upon the sexual parts of the flower, as allowed by their long legs and mouthparts, resulting in many contacts with the anthers and the stigma. Smaller species usually land on a petal then access the nectaries, on the base of the stamens, by passing under the sexual parts of the flower. As visits by large bees or empidines resulted in the same average number of seeds, and the latter were the most frequent visitor with 46% of all visits, they were the most efficient pollinators of *G. sylvaticum* on the study site.

It may seem surprising that large visitors are so efficient that only one visit is enough to produce the same average number of seeds than open-pollinated flowers. This is likely a bias inherent to flower-bagging: insects spent a much longer time foraging in freshly unbagged, nectar-rich flowers than in recently visited flowers. While moving into the flower to access the different nectaries, they increased pollen deposition on the stigma.

(d) The *G. sylvaticum*-empidines model: a drop in the ocean

Considering how frequently interactions between empidines and numerous flowering plant species have been reported in the literature (Pesson & Louveaux 1984; Patt et al. 1989; Kudo 1993; Chvála 1994; Lindgaard Hansen & Molau 1994; Daugeron 1997; Dzhambazov & Teneva 2000 and 2002; Kozuharova 2002; Fiz et al. 2008; Lefebvre et al. 2014), it is surprising that their role in the reproductive success of those plants had never been addressed. They are obligate floral visitors which, contrary to the commonly accepted assumptions that they are generalists and poor pollinators, could reveal high levels of specialization and the same pollination efficiency than bees.

Like empidine dance flies, numerous species of calliphorids, conopids, muscids, anthomyids, tabanids, and many other families depend on nectar and pollen for feeding. In habitats where bees are unable to thrive, they could represent the only biotic vector carrying pollen grains from one flower to another. For instance, above 2500m in the Alps, flower-visitors other than muscoids (Diptera, Muscoidea) are scarce (Lefebvre, unpublished data); and even though each visit might make very little contribution to the reproductive success of the visited plant, their abundance might compensate for their low efficiency.

Acknowledgements. We thank Joël Rougon for letting us conduct our field study in one of his meadow, François Breton and Marie-France Leccia (Mercantour National Park) respectively for the precious advices on potential study sites and for the collecting permits, as well as Lorène Lombard and the whole Ubaye-Verdon ranger team of the Mercantour National Park. This work was supported by a grant from Agence Nationale de la Recherche under the LabEx ANR-10-LABX-0003-BCDiv, in the program “Investissements d’avenir” n°ANR-11-IDEX-0004-02.

Literature cited

Albano S., E. Salvado, S. Duarte, A. Mexia, and P.A.V. Borges. 2009. Pollination effectiveness of different strawberry floral visitors in Ribatejo, Portugal: selection of potential pollinators. Part 2. *Advances in Horticultural Science* 23:246–253.

Arroyo, M., T. Kalin, R. Primack and J. Armesto. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany* 69:82–97.

Asikainen, E. and P. Mutikainen. 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). *American Journal of Botany* 90:226–234.

Chvála, M. 1994. The Empidoidea of Fennoscandia and Denmark. III. Genus *Empis*. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 29:146–174.

Daugeron, C. 1997. Evolution of feeding and mating behaviors in the Empidoidea (Diptera: Eremoneura). In: Grandcolas, P. (ed.), *The origin of biodiversity in insects: phylogenetics tests of evolutionary scenarios*. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, 173:163-182.

Dormann, C.F., B. Gruber and J. Fruend. 2008. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R news* Vol 8/2, 8–11.

Dzhambazov, B. and I. Teneva. 2000. Beobachtungen zum Blütenbesuch von Fliegen der Überfamilie Empidoidea (Hybotidae, Empididae). *Studia Dipterologica* 7:553–557.

Dzhambazov, B. and I. Teneva. 2002. Die Bedeutung von *Empis* (*Leptempis meridionalis* Meigen (Diptera, Empididae) als Bestäuber. *Studia Dipterologica* 9:165–170.

Fiz, O., P. Vargas, M. Alarcón, C. Aedo, J. L. García, and J. J. Aldasoro. 2008. Phylogeny and historical biogeography of Geraniaceae in relation to climate changes and pollination ecology. *Systematic Botany* 33:326–342.

Fründ, J., C. Dormann, A. Holzschuh, and T. Tschardt. 2013. Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology* 94:2042-2054.

Garibaldi, L. A., I. Steffan-Dewenter, R. Winfree, M. A. Aizen, R. Bommarco, S. A. Cunningham, and C. Kremen, et al. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science* 339:1608–1611.

Gross, C. L. 2005. Pollination efficiency and pollinator effectiveness. In *Practical Pollination Biology* (eds. A. Dafni, P. G. Kevan, B. C. Husband), pp. 354–363. Enviroquest, Cambridge (Ontario, Canada).

Hoehn, P., T. Tschardt, J. M. Tylianakis, and I. Steffan-Dewenter. 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 275:2283–2291.

Hoiss B., J. Krauss, S. G. Potts, S. Roberts, and I. Steffan-Dewenter. 2012. Altitude acts as an environmental filter on phylogenetic composition, traits and diversity in bee communities. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 279:4447–4456.

Howlett, B. G. 2011. Hybrid Carrot seed crop pollination by the fly *Calliphora vicina* (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Applied Entomology* 136:421–430.

Kearns, C. A. and D. W. Inouye. 1994. Fly Pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). *American Journal of Botany* 81:1091–1095.

Kevan, P. G. 1972. Insect pollination of high arctic flowers. *Journal of Ecology* 60:831–847

King C., G. Ballantyne, and P.G. Willmer. 2013. Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods Ecol. Evol.* 4:811–818.

Klein, A.-M., B. E. Vaissiere, J. H. Cane, I. Steffan-Dewenter, S. A. Cunningham, C. Kremen, and T. Tschardt. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 274:303–313.

Kozuharova, E. 2002. Co-evolutionary trends in the pollination of *Geranium L.* species in the Bulgarian Flora. *Comptes rendus de l'Académie bulgare des Sciences*. 55:69–72.

Kudo, G. 1993. Relationship between flowering time and fruit set of the entomophilous alpine shrub, *Rhododendron aureum* (Ericaceae), inhabiting snow patches. *American Journal of Botany* 80:1300–1304

Larson, B. M. H., P. G. Kevan, and D. W. Inouye. 2001. Flies and Flowers: Taxonomic Diversity of Anthophiles and Pollinators. *The Canadian Entomologist* 133:439–65.

Lefebvre V., C. Fontaine, C. Villemant, and C. Daugeron. 2014. Are empidine dance flies major flower visitors in alpine environments? A case study in the Alps, France. *Biology Letters* 10:20140742.

Lindgaard Hansen, J. E. and U. Molau. 1994. Pollination biology, mating system, and seed set in a Danish population of *Saxifraga granulata*. *Nordic Journal of Botany* 14:257–268.

Mani, M. 1968. *Ecology and biogeography of high altitude insects*. W. Junk, The Hague.

Ne'eman, G., A. Jürgens, L. Newstrom-Lloyd, S.G. Potts, and A. Dafni. 2009. A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. *Biological Reviews* 85:435–451.

Orford, K. A., I. P. Vaughan, and J. Memmott. 2015. The forgotten flies: the importance of non-syrphid Diptera as pollinators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282(1805):2014.2934.

Ollerton, J., R. Winfree, and S. Tarrant. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos* 120:321–326.

Patt, J. M., M. W. Merchant, D. R. E. Williams, and B. J. D. Meese. 1989. Pollination biology of *Platanthera Stricta* (Orchidaceae) in Olympic National Park, Washington. *American Journal of Botany* 76:1097–1106.

Pesson, P. and J. Louveaux. 1984. *Pollinisation et productions végétales*. Paris : INRA, 663p.

Pont, A. C. 1993. Observations on anthophilous Muscidae and other Diptera (Insecta) in Abisko National Park, Sweden. *Journal of Natural History* 27:631–643.

R Core Team 2016. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rader, R., I. Bartomeus, L. A. Garibaldi, M. P. Garratt, B. G. Howlett, R. Winfree, and S. Cunningham et al. 2016. Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113:146–151.

Ramula, S. and P. Mutikainen. 2003. Sex allocation of females and hermaphrodites in the gynodioecious *Geranium sylvaticum*. *Annals of Botany* 92:207–213.

Ssymank A., C. A. Kearns, T. Pape and F.C. Thompson. 2008. Pollinating flies (Diptera): a major contribution to plant diversity and agricultural production. *Biodiversity* 9:86–89.

Vaarama, A. and O. Jääskeläinen 1967. Studies in gynodioecism in the Finnish populations of *Geranium sylvaticum* L. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae. Series A. IV. Biologica* 108:1–39.



Empis (Leptempis) variegata on the label of a freshly bagged bud of *G. sylvaticum*.



Plus d'une douzaine de petits *Empis* saturent les nectaires de deux fleurs de *Geranium sylvaticum*, en compagnie d'un coleoptère (*Oedemera* sp.). A gauche une fleur qui a perdu ses pétales et dont les anthères sont vides de leur pollen, mais dont le pistil est en phase réceptive, exhibant ses 5 lobes séparés en étoile ; les deux fleurs butinées sont entre le stade mâle et le stade femelle, avec les 5 lobes du pistil encore jointifs mais les anthères déjà vidées de leur pollen. Ces petits *Empis* capables de passer sous les pièces sexuelles de la fleur n'ont probablement pas un grand rôle en tant que pollinisateur pour cette espèce de *Geranium*, mais leur abondance peut compenser la faible probabilité de pollinisation associée à chaque visite.

PARTIE IV

ANTHOPHILIE EN ALTITUDE CHEZ LES EMPIDINAE : APPORTS DE LA PHYLOGENIE

IV. Rôle de l'anthophilie dans la diversification des Empidinae et origine des adaptations à l'altitude



Empis (Lisempis) nigratarsis butinant sur une Euphorbe (*Euphorbia* sp.) – cliché Pierre Gros.

1. Introduction

Dans ce chapitre, nous cherchons à comprendre le succès des pollinisateurs d'altitude par l'analyse de leur histoire évolutive. Quelles sont l'origine et l'évolution de l'anthophilie et de la distribution altitudinale chez ces taxons, et leur régime floricole est-il impliqué dans leur diversification ? La radiation évolutive des angiospermes, entre -125 et -90 Ma (Labandeira 2014), provoque l'apparition d'une ressource trophique abondante et diversifiée qui représente une nouvelle niche écologique pour les insectes. Souvent par coévolution, la diversification des plantes à fleurs s'est accompagnée de celle de leurs pollinisateurs. D'autre part, le remplacement des abeilles par des diptères dans les communautés de pollinisateurs alpines laisse supposer que ces diptères partagent des traits évolutifs qui favorisent leur survie en altitude par rapport aux autres groupes de floricoles. Nous testons ces hypothèses en utilisant le groupe modèle, les Empidinae, dont les résultats précédents ont montré l'importance dans les réseaux de pollinisation montagnards et alpins.

Pour réaliser ces analyses, j'ai construit une phylogénie moléculaire mondiale des Empidinae qui complète deux autres phylogénies plus anciennes : la première basée sur des caractères morphologiques (Daugeron et al. 2010), et l'autre sur des caractères moléculaires (Winkler et al. 2010). L'objectif de ces travaux précédents, réalisés sur la base d'un échantillonnage un peu différent de celui de la thèse, était de résoudre les relations de parenté au sein des Empidinae. Les deux genres contenant actuellement la majorité des espèces décrites, *Empis* (~800 sp.) et *Rhamphomyia* (~500 sp.), sont en effet paraphylétiques : ce sont des regroupements artificiels d'espèces qui ne reflètent pas l'histoire évolutive du groupe. L'utilisation de la phylogénie produite au cours de la thèse a permis de retracer l'évolution des adaptations à l'altitude et à l'anthophilie sur des groupes monophylétiques, et donc sur la base d'homologies et non de convergences évolutives.

Au sein de la famille des Empididae, la sous-famille des Empidinae, qui comprend toutes les espèces floricoles, est beaucoup plus diversifiée (~2040 espèces décrites) que son groupe frère dont les espèces sont prédatrices, les Hemerodromiinae (~400 espèces). Il semble donc qu'au cours de l'évolution des Empididae, un changement de niche écologique soit survenu au niveau de leur régime alimentaire, impliquant le passage de la prédation à la nectarivorie. J'ai posé l'hypothèse que cette transition était liée à la radiation adaptative des Empidinae ou au moins une partie d'entre eux, et je l'ai testée en répondant à deux questions centrales liées à leur anthophilie : 1) Quel est l'historique des interactions entre les Empidinae et les grands clades d'angiospermes ? Pour cela, j'ai d'une part compilé les données existantes sur l'âge d'apparition

des grands groupes d'angiospermes et celui des Empidinae, et d'autre part reconstruit l'état ancestral du caractère « clades d'angiospermes visités » sur la phylogénie des Empidinae ; et 2) L'évolution de la structure du proboscis des Empidinae (élément anatomique déterminant dans la prise de nourriture) est-elle impliquée dans leur transition vers le régime nectarivore, et dans leur diversification ? Pour y répondre j'ai reconstruit l'état ancestral de la structure du proboscis, et mis en relation les différents états de cette structure avec la richesse spécifique de chacun des groupes.

Enfin, le succès des Empidinae en altitude peut avoir deux origines : soit un ancêtre commun lui-même adapté à l'altitude, dont les descendants actuels partagent ce trait ; soit des événements multiples d'adaptation à l'altitude chez différents taxons du groupe. L'abondance des interactions Empidinae-angiospermes dans les régions froides (latitude élevées, montagnes), tant dans cette étude que dans la littérature, m'a conduit à supposer que pour les Empidinae, l'adaptation à l'altitude était ancestrale. J'ai testé cette hypothèse sur un cladogramme restreint aux espèces du Mercantour, pour lesquelles je disposais des données de distribution altitudinale.

2. Matériel et méthodes

J'ai effectué l'intégralité des manipulations de biologie moléculaire dans un laboratoire du Muséum national d'histoire naturelle, le BoEM. J'ai d'abord extrait et amplifié par PCR l'ADN de plus de 400 spécimens d'Empididae (Empidinae + Hemerodromiinae), puis nettoyé plus de 3000 séquences résultant du séquençage de ces manipulations. L'ensemble a nécessité plusieurs mois de travail.

Echantillonnage taxonomique. L'échantillonnage inclut plus de 300 espèces provenant de tous les continents sauf l'Antarctique, ce qui représente environ 15% de la diversité des Empidinae actuellement décrite. Pour les analyses de ce chapitre, j'ai seulement conservé les 212 espèces pour lesquelles l'intégralité des quatre marqueurs a été amplifiée et séquencée avec succès (Annexe 5, Table 1).

Marqueurs moléculaires. Les marqueurs choisis comprennent deux fragments d'ADN codant pour l'ARN ribosomique 28S (domaines D1-D2 et D3-D5) ainsi que deux gènes mitochondriaux, le 16S et le COI, ce dernier étant utilisé pour le barcoding des espèces. Nous les avons sélectionnés car ils sont des marqueurs classiques et efficaces en entomologie pour

résoudre les relations phylogénétiques à différents rangs taxonomiques, qui correspondent à des événements de divergence plus ou moins lointain dans le temps.

Extraction de l'ADN. J'ai extrait l'ADN total de chaque espèce d'Empidinae à partir d'une ou deux pattes selon la taille de l'espèce, avec le « DNeasy Blood and Tissue DNA extraction kit » (Qiagen, Inc.) en suivant rigoureusement le protocole fourni. Pour augmenter la quantité d'ADN dans l'extraction finale, j'ai broyé les pattes directement dans les tubes contenant le buffer de lyse avec la protéinase K, à l'aide d'un micro-pilon, à la première étape du protocole. Le temps moyen d'incubation pour la lyse à 56°C était de 4h, et le volume final de la solution d'ADN extrait de 200µL.

Amplification des marqueurs. Les séquences des amorces utilisées pour l'amplification des marqueurs (Tableau 1) ont été commandées chez Eurogentec; Les amorces pour le COI sont les amorces universelles utilisées pour le barcoding des espèces (Folmer et al. 1994) et les programmes PCR correspondants sont détaillés dans le Tableau 2. Les PCR ont été réalisées dans des volumes de 25µL contenant 2µL de l'extraction d'ADN, 2µL de Taq-&LOAD Mastermix 5X (MP Biomedicals, Illkirch, France) et 2µL de chaque amorce.

Séquençage des produits de PCR. La purification et le séquençage des produits de PCR ont été réalisés par Eurofins MWG Operon (Ebersberg, Germany), et j'ai ensuite édité et corrigé les séquences brutes si nécessaire à l'aide du logiciel CodonCode Aligner (Version 6.0.2, CodonCode Corporation).

Tableau 1. Amorces utilisées pour l'amplification des marqueurs

Marker (size)	(Strand) Name	Sequence
28S-D1D2 (~750 bp)	(F) 28S-C1dip	5' – ACCCCCTRAATTTAAGCAT – 3'
	(R) 28S-Air	5' – CGTGTTTCAAGACGGGTC – 3'
28S-D4D5 (~670 bp)	(F) 28S-A	5' – GACCCGTCTTGAAGCACG – 3'
	(R) 28S-D4D5r	5' – GTTACACACTCCTTAGCGGA – 3'
16S (~540 bp)	(F) 16S-A	5' – CGCCTGTTTATCAAAAAACAT – 3'
	(R) 16S-B	5' – CTCCGGTTTGAAGTCAGATCA – 3'
COI (658 bp)	(F) LCO1490	5' – GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG – 3'
	(R) HCO2198	5' – TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA – 3'

Tableau 2. Programmes utilisés pour l'amplification des différents marqueurs par PCR

	Initial denaturation		Cycles	Denaturation		Annealing		Extension		Final extension	
	T(min)	T°C		T(min)	T°C	T(min)	T°C	T(min)	T°C	T(min)	T°C
28S-D1D2	02:30	95	35	00:30	95	00:40	54	00:55	72	05:00	72
28S-D4D5	02:30	95	35	00:30	95	00:40	56	00:50	72	05:00	72
16S	02:30	95	35	00:30	95	00:40	52	00:45	72	05:00	72
COI	03:00	94	5	00:30	94	01:30	45	01:00	72		
			45	00:30	94	01:30	54	01:00	72	05:00	72

Reconstruction phylogénétique. La phylogénie a été générée en utilisant POY v.5.1.1 (Wheeler *et al.* 2015) sous l'hypothèse du maximum de parcimonie. Les analyses ont été réalisées d'abord pour chaque marqueur indépendamment, puis en combinant les marqueurs ensemble. Pour les marqueurs 16S, 28S d1-d2 et 28S d4-d5, les séquences ont été traitées en optimisation directe, c'est-à-dire en utilisant l'homologie dynamique (Wheeler 1996). En revanche les séquences du marqueur COI ont été vérifiées manuellement et considérées comme pré-alignées, c'est-à-dire en homologie statique. L'influence des coûts attribués aux gaps, transitions et transversions a été explorée à l'aide d'une analyse de sensibilité (« sensitivity analysis », Wheeler 1995). Trois ratios de coûts indel:transversion (1, 2 et 4) et transversion:transition (1, 2 et 4) ont été testés, soit au total neuf analyses individuelles de quatre jeux de données (16S rDNA, COI, 28S d1-d2 et les 3 marqueurs pris ensemble). La reconstruction phylogénétique suit trois étapes :

- Étape 1 : Génération d'un jeu de 100 Wagner Trees par « random addition sequence » (RAS). Chaque arbre est soumis à une combinaison de deux approches heuristiques exploratoires de branch-swapping (TBR et SPR pour « tree bisection and reconnection » et « subtree pruning and regrafting », Swofford 1990) puis à une étape de ratcheting (Nixon 1999). Les topologies obtenues sont ensuite explorées par tree-fusing (Goloboff 1999). Finalement tous les arbres dont la longueur est supérieure d'au plus 10% à celle de l'arbre le plus court sont soumis à une nouvelle étape plus poussée de branch-swapping, à l'issue de laquelle tous les arbres optimaux sont conservés.

- Étape 2 : Pour chacun des 4 jeux de données, les arbres obtenus après les analyses avec les neufs paramètres ont été concaténés puis soumis à une étape supplémentaire d'analyse par tree-fusing.
- Étape 3 : les arbres obtenus aux étapes précédentes ont été améliorés par une dernière analyse de tree-fusing utilisant l'iterative pass (Wheeler 2003).

Afin de ne pas choisir les paramètres de façon arbitraire, nous avons fixé comme critère d'optimalité la congruence maximale entre tous les loci. Cette congruence a été mesurée à l'aide d'une métrique appelée « Incongruence Length Difference » (ILD, Mickevich and Farris 1981), que l'on calcule en divisant la différence entre la longueur de l'arbre complet (incluant tous les marqueurs), L_c , et la somme des longueurs des arbres obtenus pour chaque marqueur individuellement, L_i : $ILD = \frac{L_c - \sum L_i}{L_c}$. L'arbre résultant de cette analyse qui minimise les incongruences entre caractères parmi toutes les données est considéré comme la meilleure explication de la variation observée des caractères, et représente donc la phylogénie la plus probable.

Optimisation des caractères sur les arbres. Sur les cladogrammes obtenus, j'ai reconstruit les états de caractères ancestraux avec Mesquite v.3.31 (Maddison and Maddison 2017). Pour des raisons de lisibilité, ces analyses d'optimisation ont été réalisées sur des cladogrammes simplifiés à partir de la phylogénie complète (Annexe 5, Fig. 1), où les taxons terminaux sont des regroupements monophylétiques d'espèces proches.

Origine et évolution des relations avec les grands clades d'angiospermes

J'ai regroupé les angiospermes par groupes monophylétiques selon les catégories suivantes : (1) Rosids + Saxifragales ; (2) Asterids + Caryophyllales ; (3) Ranunculales ; (4) Monocots, représentant ainsi 4 états d'un caractère polymorphe. J'ai ensuite attribué à chaque groupe d'Empidini les états de caractères correspondants aux clades d'angiospermes visités par les espèces de ce groupe. La phylogénie utilisée est restreinte aux Empidini (= Empidinae sans les Hilarini) car pour les Hilarini les données étaient insuffisantes. Les données d'interactions qui ont servi à remplir la matrice de caractères proviennent de la base de données construite pour la revue de la Partie I.2.2 ; les données étaient manquantes pour environ un quart des groupes (10/38). L'état ancestral du caractère « clades d'angiospermes visités » a ensuite été reconstruit sous l'hypothèse du maximum de parcimonie.

Evolution de la structure du proboscis

Le proboscis des Empidinae peut se classer en 3 catégories en fonction de sa structure : (1) court et épais, (2) long et épais, (3) long et fin. Sur la phylogénie mondiale des Empidinae simplifiée par groupes d'espèces monophylétiques, j'ai attribué à chacun des clades la catégorie correspondant à la morphologie de ses pièces buccales, puis j'ai reconstruit l'état ancestral de ce caractère sous l'hypothèse du maximum de parcimonie. Les données ont été extraites à partir des Empidinae de la collection de diptères du MNHN (Paris) par Christophe Daugeron. J'ai ensuite compilé les données sur le nombre d'espèces décrites dans chaque groupe, et le nombre d'espèces de plantes à fleurs visitées d'après la revue de la Partie I.2.2.

Origine des adaptations à l'altitude

J'ai partagé le gradient en trois étages altitudinaux : (1) 970-1499m ; (2) 1500m-1999m ; (3) 2000m-2655m, qui représentent les différents états du caractère polymorphe « distribution altitudinale ». J'ai renseigné ces états de caractère pour chaque espèce collectée dans le Mercantour, puis reconstruit l'état ancestral de ce caractère sous l'hypothèse du maximum de parcimonie.

3. Résultats

Origine et évolution des relations avec les grands clades d'angiospermes

L'association entre les Empidini et les angiospermes s'est produite durant ou après l'apparition des « core eudicots », clade qui comprend les (Rosids + Saxifragales) et les (Asterids + Caryophyllales), car l'ancêtre commun était un visiteur de ces différents groupes de plantes à fleurs (Fig. 1). Un certain nombre d'espèces visitent toutefois des groupes à divergence plus ancienne comme les Ranunculales, ou encore les Monocots qui comprennent les orchidées. Malgré l'âge ancien de ces clades, la reconstruction de l'état ancestral montre que leur association avec les Empidinae est récente, et non à la base du mutualisme entre les deux groupes. Les deux groupes butinés par l'ancêtre commun sont, avec les Monocots, les deux clades les plus diversifiés parmi les angiospermes (Annexe 5, Fig. 2).

Clades d'angiospermes visités

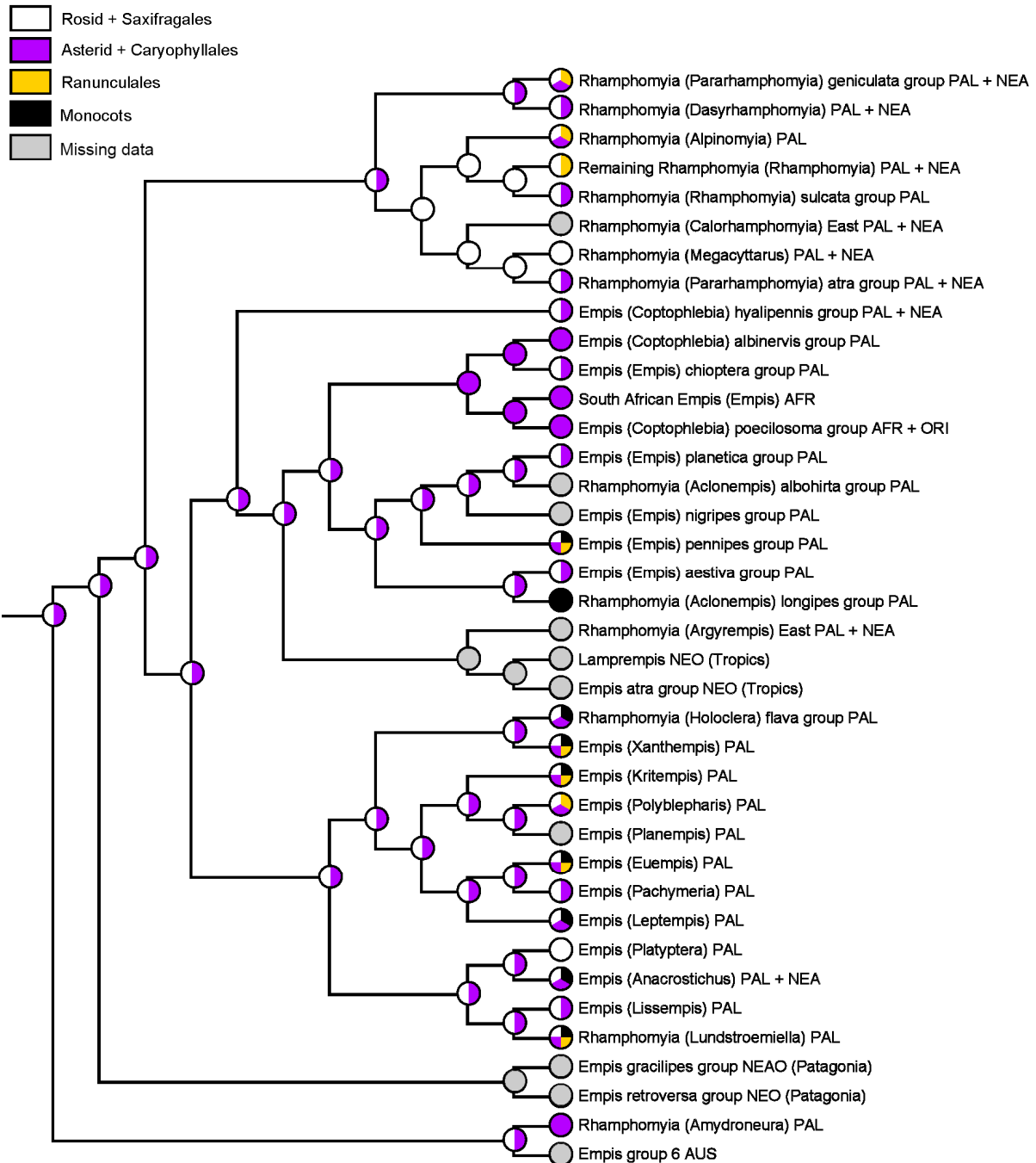


Figure 1. Reconstruction de l'état ancestral pour le caractère « clades d'angiospermes visités » sur le cladogramme simplifié des Empidini du monde. Abréviations des répartitions : PAL=paléarctique, NEA=néarctique, AFR=Afrotropical, AUS=Australasien, ORI=Oriental, NEO=neotropical.

Evolution de la structure du proboscis

Les pièces buccales de l'ancêtre commun des Empidinae étaient courtes et épaisses (Fig. 2). A quelques exceptions près la structure du proboscis est bien conservée au sein de chaque groupe monophylétique, et les deux groupes où il s'est allongé correspondent aux deux groupes

qui cumulent le plus d'interactions avec les fleurs, particulièrement celui dont les espèces ont un proboscis long et épais (Fig. 2).

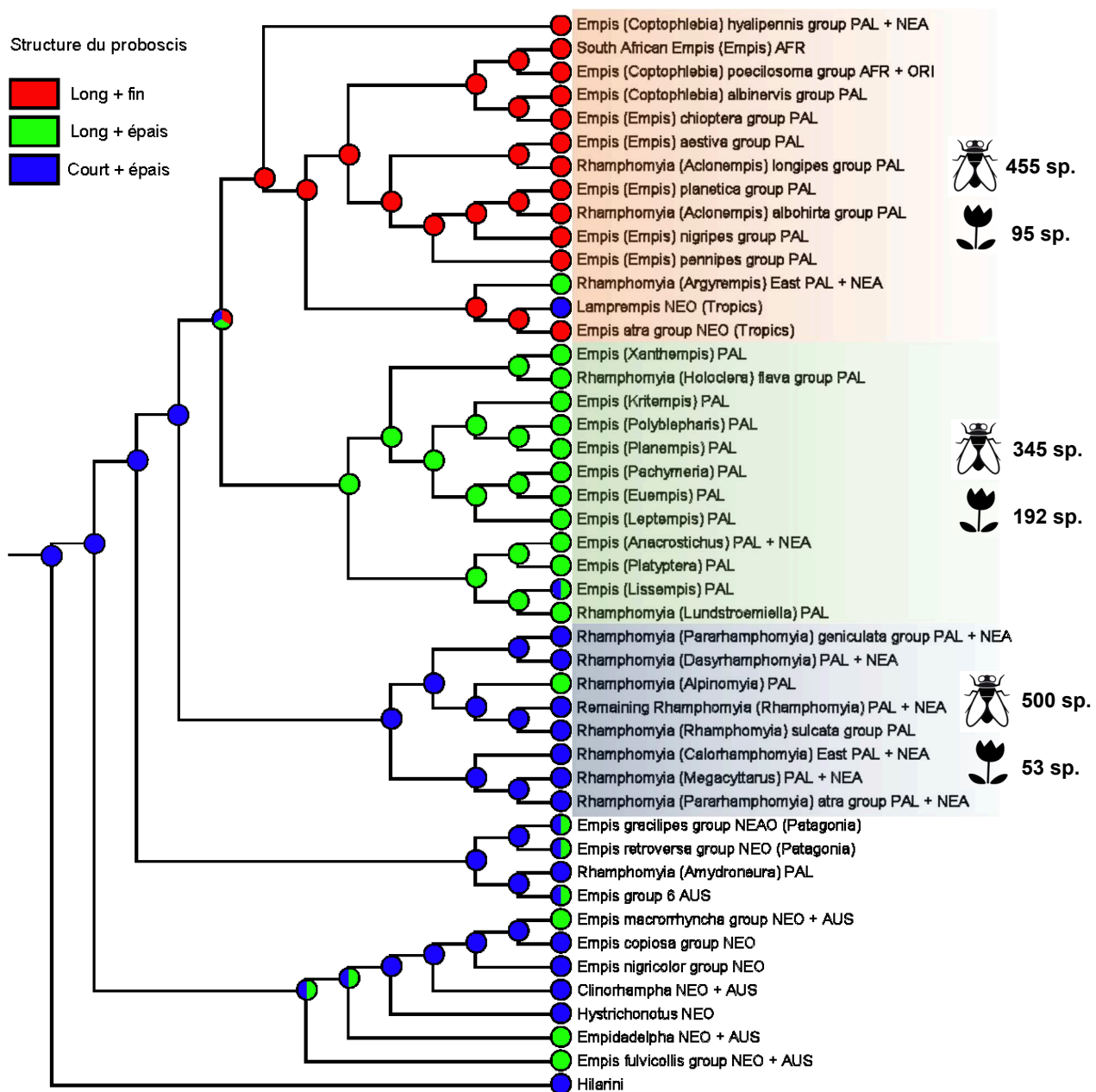


Figure 2. Reconstruction de l'état ancestral pour le caractère « structure du proboscis » sur le cladogramme simplifié des Empidinae du monde. En face des trois clades principaux d'Empidinae, le nombre d'espèces qu'ils contiennent et le nombre d'espèces d'angiospermes visitées d'après la revue de la partie I.2.2 sont indiqués. Les types de proboscis sont illustrés en Annexe 5, Figure 2.

Origine des adaptations à l'altitude

Contrairement à l'hypothèse formulée, l'ancêtre des Empidinae ne semble pas être un taxon d'altitude : chaque clade contient des espèces de haute altitude et d'autres qui prospèrent dans

le bas du gradient. Toutefois chez les *Rhamphomyia* et le groupe d'*Empis malleola*, il semble que l'adaptation au froid soit ancestrale (Fig. 3).

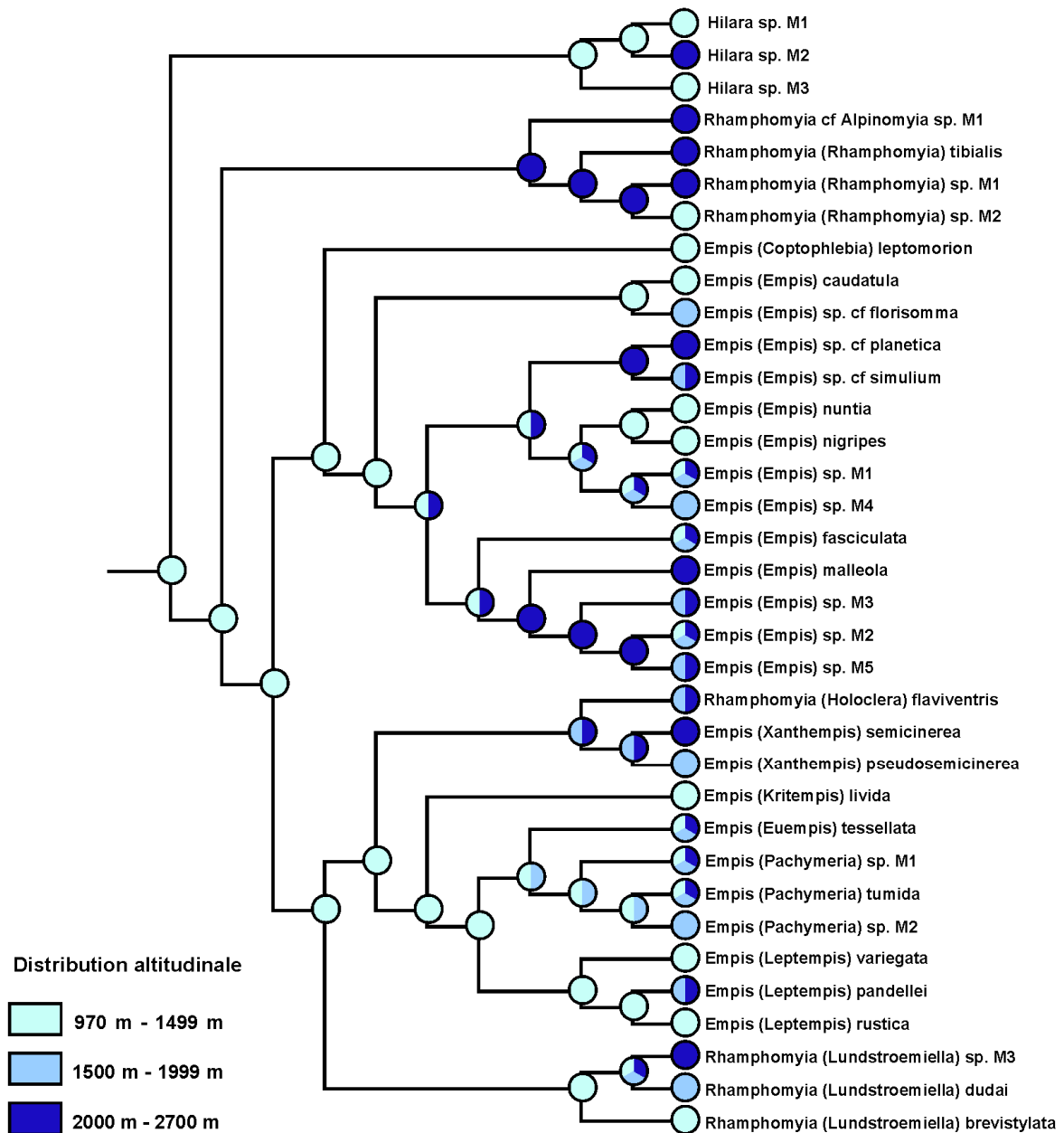


Figure 3. Reconstruction de l'état ancestral pour le caractère « distribution altitudinale » sur le cladogramme des Empidinae restreint aux espèces collectées le long du gradient dans le Mercantour.

4. Discussion

Origine et évolution des relations avec les Angiospermes et structure du proboscis

La structure ancestrale du proboscis des Empidinae était courte et épaisse, et la floricolie est présente dans certains groupes qui ont conservé (*Rhamphomyia*) ou retrouvé (*Lamprempis*) cette morphologie. Cela indique que la modification des pièces buccales vers une structure allongée s'est produite après l'association Empidinae-Angiospermes, au lieu d'en être un préalable. Cet allongement du proboscis pourrait être à l'origine du clade Empis + Euempis (groupe rouge + groupe vert, Fig. 2) et semble leur avoir facilité l'accès à un plus grand nombre d'espèces de plantes à fleurs : d'après la bibliographie existante, mais aussi d'après les données récoltées dans le Mercantour, ce sont les *Empis* à trompe longue qui visitent le plus d'espèces d'angiospermes. Un proboscis allongé permet en effet d'accéder au nectar d'un plus large spectre de morphotypes floraux que des pièces buccales courtes. En particulier, tous les groupes de fleurs dont le nectar est stocké dans un réservoir profond ne peuvent pas être butinées par des mouches dont les pièces buccales sont courtes, de type Muscidae. L'accès à cette ressource trophique, qui s'est considérablement diversifiée en même temps que la radiation des Angiospermes (entre -125 et -90 Ma), semble donc avoir contribué à la diversification des Empidinae à trompe longue. L'historique des relations Empidinae-Angiospermes et les datations sont compatibles avec ce scénario : une première estimation de l'âge d'apparition des Empidinae (102 MA environ avec intervalle de confiance [115 MA - 90 MA]) coïncide avec la radiation des Angiospermes (Deregnacourt 2016).

Origine des adaptations à l'altitude

Il n'est pas intuitif qu'un groupe d'insectes dont beaucoup d'espèces sont abondantes en altitude et sous les hautes latitudes (et qui est même connu pour être le taxon comprenant les espèces les plus résistantes au gel parmi tous les insectes, Oswald et al. 1991) ait un ancêtre commun qui vivait à basse altitude. D'après les données du Chapitre II, beaucoup d'espèces sont abondantes à moyenne altitude (entre 1400m et 2000m), où la température et l'humidité leur sont favorables et où les plantes à fleurs affichent leur maximum de diversité spécifique. L'analyse de la distribution altitudinale montre qu'il n'existe presque pas de signal phylogénétique concernant cet élément de la niche écologique des Empidinae : les taxons les plus apparentés n'occupent pas les mêmes altitudes, et beaucoup d'espèces semblent tolérantes à une large amplitude altitudinale. Des travaux actuellement en cours sur l'origine et la distribution des Empidinae indiquent, au vu de la distribution actuelle des différents clades qui les composent, qu'il s'agit d'un groupe d'origine tempérée (comm. pers. C. Daugeron.). Cela

pourrait expliquer le résultat précédent : un taxon adapté à vivre dans les plaines des régions tempérées, où la saisonnalité et les amplitudes thermiques sont plus marquées que dans les zones tropicales, affiche logiquement une tolérance plus grande à ces amplitudes thermiques. Le cas des *Rhamphomyia* est emblématique : les espèces sont bien adaptées aux hautes altitudes mais on les retrouve souvent en plaine, où elles sont beaucoup plus abondantes dans les zones boréales et en périodes froides ; c'est le cas au début du printemps, vers mars-avril, qui correspond aussi à la période de floraison des plantes qu'elles visitent le plus (*Salix* spp.)

Conclusion

La plupart des groupes d'Empidinae occupent une grande amplitude altitudinale et sont capables de visiter un large spectre de morphologies florales, d'où leur succès en tant que floricoles le long du gradient. Il s'agit d'un groupe où le conservatisme de niche lié à l'altitude est très faible : il n'y a pas eu, au cours du temps, de conservation de la niche écologique et des traits écologiques associés entre espèces phylogénétiquement proches. Quelques clades se sont adaptés aux hautes altitudes et, même s'ils possèdent des pièces buccales dont la structure permet de butiner une grande diversité d'angiospermes, ils voient leur spectre des plantes qu'ils visitent réduit à celles qui sont capables de se développer à ces hautes altitudes. A l'heure actuelle le généralisme et la spécialisation chez les espèces d'Empidinae, ainsi que leurs mécanismes sous-jacents, représentent des domaines encore non explorés. Les données de la thèse vont permettre d'effectuer des premières analyses à ce sujet. Il semble en effet que certaines espèces ou certains groupes d'espèces se soient peu à peu spécialisées dans la visite de quelques clades de plantes à fleurs comme les Géraniacées et les Campanulacées.

- Daugeron, C.**, and I. S. Winkler. 2010. An exemplar approach of the morphological phylogeny of the subfamily Empidinae. 7th International Congress of Dipterology. San José, Costa Rica, 08-13/08/2010, abstracts volume, p. 55.
- Deregnacourt, I.** 2016. Calibration et datation de différents clades d'Hexapoda : influence du registre fossile et des paramètres a priori. Mémoire de Master 2 « Systématique, Evolution et Biodiversité » MNHN (EPNS)/UPMC (SDUEE).
- Folmer, O.**, Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., and R. Vrijenhoek. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 3: 294–299.
- Fontaine, C.**, Thebault, E., and I. Dajoz. 2009. Are insect pollinators more generalist than insect herbivores? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1669): 3027-33. doi:10.1098/rspb.2009.0635.
- Goloboff, P. A.** 1999. Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics* 15: 415–428.
- Labandeira, C. C.** 2014. Why Did Terrestrial Insect Diversity Not Increase During the Angiosperm Radiation? Mid-Mesozoic, Plant-Associated Insect Lineages Harbor Clues. In: Pontarotti, Pierre, *Evolutionary Biology: Genome Evolution, Speciation, Coevolution and Origin of Life*. Springer International Publishing pp. 261-299. doi:10.1007/978-3-319-07623-2_13
- Maddison, W. P.** and D.R. Maddison. 2017. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.31 (<http://mesquiteproject.org>)
- Mickevich, M. F.**, and J. S. Farris. 1981. The implications of congruence in Menidia. *Systematic Zoology* 30 : 351–370.
- Nixon, K. C.** 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics* 15: 407–414.
- Oswood, M. W.**, Miller, L. K., and J. G. Irons. 1991. Overwintering of freshwater benthic macroinvertebrates. In: Lee R.E., Denlinger D.L. (eds) *Insects at Low Temperature*. Springer, Boston, MA.
- Stevens, P. F.** 2001-2017. Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- Wheeler, W. C.** 1995. Sequence alignment, parameter sensitivity, and the phylogenetic analysis of molecular data. *Systematic Biology* 44: 321–331.
- Wheeler, W. C.** 1996. Optimization alignment: the end of multiple sequence alignment in Phylogenetics? *Cladistics* 12: 1–9.
- Wheeler, W. C.** 2003. Iterative pass optimization of sequence data. *Cladistics*, 19: 254–260.

- Wheeler**, W. C., Lucaroni, N., Hong, L., Crowley, L. M. and A. Varón. 2015. POY version 5: phylogenetic analysis using dynamic homologies under multiple optimality criteria. *Cladistics* 31: 189–196.
- Winkler**, I. S., Daugeron, C., Wiegmann, B.M., Turner, S.P., Mendonca, M.N., Cumming, J.M., Sinclair, B. J., Brooks, S. E., and K. C. Collins. 2010. Molecular phylogeny of the subfamily Empidinae. 7th International Congress of Dipterology. San José, Costa Rica, 08-13/08/2010, abstracts volume, p. 270.

PARTIE V

DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Les réseaux de pollinisation varient avec l'altitude

Dans les régions froides de haute altitude, les conditions environnementales sont un facteur limitant pour la survie de beaucoup d'animaux, dont les insectes qui assurent la pollinisation des angiospermes. Les populations de plantes entomogames parviennent pourtant à se maintenir dans ces milieux pauvres en butineurs, où les flux de pollen entre pieds conspécifiques sont considérablement réduits. Quels sont les insectes responsables de la fécondation croisée chez les plantes alpines, et plus largement comment évoluent les réseaux plantes-pollinisateurs en relation avec l'altitude ? Ces questions sont d'autant plus pertinentes que la richesse spécifique et l'abondance de nombreuses familles d'angiospermes sont encore élevées à des altitudes où les insectes, qui sont les principaux pollinisateurs à basse altitude, se raréfient (Guo et al. 2013). La diversité et l'abondance de l'entomofaune adaptée aux régions froides est très variable selon les ordres, avec des différences encore plus marquées si l'on restreint cette faune aux espèces floricoles, qui sont les pollinisateurs potentiels. Les rares travaux publiés sur l'évolution des communautés d'insectes anthophiles en relation avec l'altitude, bien que très hétérogènes en termes de méthodologie, s'accordent sur une tendance globale : les principaux agents responsables du transport de pollen en plaine, les hyménoptères apiformes (abeilles et bourdons), semblent se raréfier avec l'altitude au profit des diptères, qui deviennent de plus en plus visibles dans les fleurs. Nous avons testé et confirmé cette tendance dans la partie II : **l'échantillonnage des insectes floricoles, durant deux saisons consécutives, le long d'un gradient altitudinal de 1700 m d'amplitude dans les Alpes a révélé que plus l'altitude augmente, plus la proportion de diptères est importante.** Le jeu de données constitué bénéficie d'une résolution taxonomique, temporelle et spatiale inédite, avec notamment presque 80% des 5500 insectes collectés déterminés à l'espèce.

Jusqu'à 1500 m environ, le type de milieu (ce qui inclut les espèces de fleurs présentes sur le site) a une influence notable sur la proportion de chaque ordre d'insectes floricoles : les abeilles (site S02), les diptères (S10) où même les coléoptères (S03) peuvent prédominer. A 1400 m d'altitude, les mouches étaient les visiteurs principaux des fleurs du site S06 (prairie humide, ombragée une partie de la journée) tandis que coléoptères et abeilles dominaient dans le site S03 (côteau sec et exposé). Ce résultat reflète probablement les affinités naturelles des différents taxons pour les milieux propices à leur développement larvaire : ce sont les insectes adultes qui visitent les fleurs et les pollinisent, mais ce sont les larves, à la durée de vie beaucoup plus longue, qui déterminent les exigences écologiques des espèces. **Dans le bas du gradient, il serait donc intéressant de tester l'influence de**

quelques paramètres écologiques majeurs (par exemple : humidité du sol, présence des sites de développement pour les stades larvaires des différents groupes de floricoles, exposition) à une altitude et donc à une température moyenne donnée. L'objectif serait de comparer, à différentes altitudes, les communautés de floricoles de plusieurs sites où ces paramètres écologiques diffèrent.

Les diptères sont les principaux visiteurs des fleurs en altitude

Au-delà de 1500 m, la température semble être le facteur abiotique limitant : les diptères sont majoritaires sur tous les sites. Cette tendance s'accroît avec l'augmentation de l'altitude et, **de 2000 m jusqu'en haut du gradient, leur abondance dépasse celle de tous les autres visiteurs cumulés.** Les diptères deviennent ainsi les visiteurs quasi-exclusifs de la flore à l'étage alpin. Toutefois, malgré leur faible abondance par rapport à ces derniers, quelques apoïdes adaptés au froid comme certains *Bombus* conservent probablement un rôle majeur dans la pollinisation : comme il sera discuté plus loin, réseaux de visites et réseaux de pollinisation ne sont pas nécessairement équivalents.

Les diptères sont donc les insectes floricoles majoritaires de 1500 m à 2700 m, soit environ 70% de l'amplitude altitudinale échantillonnée. Dans la partie basse de ce gradient, les Syrphidae jouent un rôle important dans cette prédominance. Ce résultat est peu surprenant car cette famille, qui a focalisé la plupart des efforts de recherche sur les diptères en anthécologie, est la plus abondante dans les fleurs des milieux tempérés et tropicaux de basse altitude. Pourtant à l'heure actuelle, les études démontrant son efficacité pollinisatrice ne concernent que deux ou trois des plus de 6000 espèces décrites (Marshall 2012). Cette statistique est révélatrice de l'étendue des études à entreprendre pour mieux comprendre l'activité pollinisatrice des diptères, même pour les groupes les mieux connus. Mais l'un des résultats importants de la partie II est que **dès 1400 m d'altitude environ, la majorité des interactions diptères-angiospermes implique des espèces appartenant à trois autres familles (Anthomyiidae, Empididae et Muscidae) dont on ignore quasiment tout de la biologie, et par conséquent des mœurs anthophiles et du rôle dans les réseaux plantes-pollinisateurs.** Les modalités du mutualisme diptères-angiospermes étant très différentes de celles liant les abeilles aux angiospermes, on peut supposer que les caractéristiques des réseaux de pollinisation dominés par les diptères le sont aussi.

Particularités du mutualisme angiospermes-diptères

Parmi les trois groupes de diptères mis en avant par nos résultats, les Empidinae ne consomment que du nectar, tandis que les Anthomyiidae et les Muscidae sont capables de consommer à la fois du nectar et du pollen (Pont 1993). Mais une particularité du mutualisme entre ces groupes et certaines fleurs abondantes en zone alpine réside dans le fait que les visites ont pour but une récompense non exploitée par les abeilles : la chaleur. En effet beaucoup de diptères que j'ai collectés dans la partie la plus haute et donc la plus froide du gradient, entre 2100 et 2700m, n'affichaient pas ou peu de comportement de prise de nourriture au moment de leur capture dans les fleurs. Dans les pelouses rases de l'étage alpin, il est d'ailleurs fréquent d'observer de nombreuses mouches, en général peu mobiles, au sein d'une même fleur. Ces observations corroborent un phénomène déjà documenté dans d'autres régions froides du globe, particulièrement dans l'arctique : les diptères visitent certaines fleurs comme celles du genre *Ranunculus* pour thermoréguler (Hocking & Sharplin 1965 ; Kevan 1975 ; Stanton & Galen 1989 ; Cooley 1995 ; Seymour & Schultze-Motel 1997), afin d'augmenter leur température corporelle. Ils sont capables de discriminer les inflorescences en fonction de leur température et de leur alignement avec le soleil, car les espèces dont les fleurs offrent un surcroît de chaleur sont souvent héliotropiques (Luzar & Gottsberger 2001). La température au cœur d'une fleur peut ainsi dépasser de 10°C celle de l'air ambiant (Kevan 1975 ; Stanton & Galen 1989). L'exploitation par les diptères d'une ressource florale supplémentaire par rapport aux autres groupes de floricoles confère des propriétés particulières aux réseaux de pollinisation dans les environnements alpins. **Quelle proportion des visites par les diptères en altitude est motivée par la thermorégulation ?** La question est centrale car les visites qui dépendent d'un facteur externe, ici la température, sont directement impactées par les fluctuations de ce facteur. Dans le contexte actuel de réchauffement climatique, les réseaux de pollinisation dominés par les diptères pourraient être profondément altérés à court terme, ce dont nous discuterons dans la suite.

Enfin, une proportion encore inconnue des visites au sein de ces réseaux est due à deux autres utilisations des fleurs propres aux diptères. D'une part comme marqueurs pour la cour et l'accouplement, un comportement particulièrement flagrant dans les prairies du Mercantour chez *Orellia falcata* (Tephritidae) sur les *Tragopogon pratensis* L. (Asteraceae), chez certaines Anthomyiidae dans les fleurs de *Ranunculus montanus* Willd. (Ranunculaceae) ou encore de petites espèces de *Rhamphomyia* (Empidinae) du sous-genre *Lundstroemiella* dans les *Aster alpinus* L. (Asteraceae). Ces comportements génèrent des mouvements de pollen qui sont probablement profitables à la plante. D'autre part, les inflorescences peuvent servir de sites de

ponte pour les espèces dont les larves se développent en consommant les graines, comme c'est le cas pour certaines Anthomyiidae. **La consommation de graines par les larves a un effet retour négatif sur le succès reproducteur de la plante visitée, qu'il serait intéressant de mesurer pour le mettre en rapport avec le bénéfice apporté par l'action pollinisatrice des adultes.** Ainsi, documenter la biologie et l'éthologie des principaux groupes de diptères anthophiles permettrait d'expliquer l'abondance de leurs visites, et donc de mieux prédire la structure des réseaux. Pour interpréter correctement ces réseaux, il est nécessaire ensuite de les pondérer par l'efficacité pollinisatrice des interactions qui le constituent. Il s'agit de la partie la plus complexe, car on ne peut mesurer le succès reproducteur associé à une interaction qu'au niveau de l'espèce, et les réseaux plantes-pollinisateurs sont la somme d'un très grand nombre de ces paires d'interactions interspécifiques (réf. réseau global en annexe).

L'efficacité pollinisatrice des diptères : un nouveau champ de recherches

Les réseaux construits tout le long du gradient altitudinal sont des réseaux de visites ; or, bien que la plupart des études sur la pollinisation confondent visiteur et pollinisateur, une visite n'est pas forcément un acte de pollinisation. Un réseau plantes-pollinisateurs n'est donc potentiellement qu'un sous-ensemble du réseau plantes-visiteurs. Dans notre étude, nous avons amélioré l'approximation en ne prenant en compte que les insectes en contact avec les structures reproductrices des fleurs. Le simple constat que les populations de plantes alpines entomogames perdurent permet de supposer que globalement, les insectes floricoles de haute altitude (et donc surtout des diptères) permettent d'assurer le transport du pollen entre les différents pieds d'une même espèce d'angiosperme. Cependant, pour pouvoir affirmer que les diptères anthophiles sont des pollinisateurs avérés de la flore alpine, il est nécessaire de mesurer l'impact de leurs visites sur le succès reproducteur des espèces visitées. Dans la partie III.b, nous avons montré que **la quantité de graines obtenues dans une fleur de *Geranium* après la visite unique d'une grosse espèce d'*Empis* était identique à celle produite par une visite unique d'*Apis mellifera*, apoïde reconnu comme l'un des pollinisateurs les plus efficaces.** L'*Empis* concerné (*Empis (Leptempis) pandellei*) étant responsable de près de la moitié des visites du *Geranium sylvaticum* dans cette localité – le reste des visites se répartissant entre de nombreux insectes – on en déduit qu'il est son principal pollinisateur.

Ce résultat est d'autant plus intéressant que les études démontrant l'efficacité d'une espèce de diptère dans la pollinisation d'une angiosperme sont très rares et que celle-ci est la première de ce type focalisée sur les Empidinae. Il doit être considéré à la lumière des résultats des autres

chapitres, qui montrent que les **Empidinae** sont l'un des groupes de diptères les plus abondants entre 1400 et 2200 m d'altitude (partie II) et qu'ils sont les visiteurs principaux de 7 plantes suivies sur 19 dans une prairie à 1800 m (partie III.1). Cela suggère que ce groupe, et particulièrement les grosses espèces du genre *Empis*, ne sont pas seulement des visiteurs mais aussi des pollinisateurs importants de plusieurs groupes de plantes en altitude. Il en va de même dans toutes les régions nordiques et particulièrement en arctique, où la prédominance des Empidinae dans les fleurs est flagrante ; dans ces régions, le genre *Rhamphomyia* remplace souvent les *Empis* (Tuomikoski 1952 ; Kevan 1972 ; Kudo 1993 ; Totland 1993, 1994 ; Lindgaard Hansen & Molau 1994 ; Totland & Schulte-Herbrüggen 2003 ; Borkent & Harder 2007 ; Gillespie et al. 2016). **Il serait donc particulièrement intéressant de confirmer les résultats obtenus sur *G. sylvaticum* en reproduisant l'étude avec d'autres plantes abondamment visitées par des Empidinae, et pour lesquelles les manipulations d'ensachage sont réalisables** (la taille des fleurs, la rigidité de la tige ou la rapidité de croissance de la plante peuvent rendre ces expériences difficiles voire impossibles). D'après la synthèse des interactions Empidinae-Angiospermes réalisée dans la partie I.2.2, les Geraniaceae, Campanulaceae, Asteraceae jaunes, mais aussi les *Salix*, *Myosotis*, *Cerastium*, *Ornithogalum* ou *Allium* semblent être particulièrement appréciés par les Empidinae et pourraient concentrer les futurs efforts de recherche autour de l'action pollinisatrice de ce groupe.

Un manque flagrant de taxonomistes dans les taxons impliqués

Pour les deux autres principaux groupes de visiteurs des fleurs alpines, Anthomyiidae et Muscidae, presque tout reste encore à étudier. Aucune mesure de leur efficacité pollinisatrice n'a encore été réalisée, bien que les études d'anthécologie en zone arctique ou alpine confirment leur prédominance dans les fleurs (Kevan 1972 ; Pont 1993 ; Totland 1993, 1994 ; Zoller et al. 2002 ; Wagner et al. 2016) et que leur rôle majeur dans la pollinisation soit suggéré par des mesures indirectes du succès reproducteur des plantes visitées (Zoller et al. 2002 ; Tiusanen et al. 2016). Ces lacunes sont en partie le résultat du déficit de biologistes spécialisés dans ces groupes. Il est d'ailleurs particulièrement étonnant que les Muscidae, avec plus de 5200 espèces actuellement décrites et dont l'importance sanitaire et économique est mondialement reconnue (Marshall 2012), comptent à ce jour moins de cinq taxonomistes spécialistes dont certains à la retraite. La situation est identique pour les Anthomyiidae : on ignore le pourcentage de la richesse spécifique de cette famille que représentent les presque 2000 espèces déjà décrites. **A l'heure actuelle, il n'existe donc dans le monde qu'une poignée de taxonomistes travaillant sur deux des trois groupes de diptères les plus impliqués dans la pollinisation croisée**

des plantes alpines et arctiques. Pourtant, l'urgence d'améliorer nos connaissances sur ces insectes adaptés aux environnements froids devient flagrante, car ils sont logiquement les plus vulnérables aux conséquences du réchauffement. Une étude récente a montré pour la première fois que les Muscidae, sur lesquelles semble reposer une grande partie du transport de pollen en zone arctique, voient déjà leur abondance décliner dans cette région (Høye et al. 2013).

En outre nommer, décrire et documenter la biologie de ces taxons est fondamental si l'on veut être capable de prédire les interactions entre paires d'espèces au sein des réseaux. Une étude conduite dans les Rocheuses canadiennes démontre que les métriques et indices habituellement utilisés pour décrire les réseaux plantes-pollinisateurs (connectance, nestedness, network-level specialization index...) sont prédictibles avec succès par des modèles très simples ; mais ces mêmes modèles sont incapables de générer des prédictions correctes concernant les interactions entre paires d'espèces (Olito & Fox 2014). Ceci est principalement dû au fait que les éléments de biologie évoqués dans les paragraphes précédents et qui sous-tendent les relations mutualistes entre les plantes et leurs pollinisateurs (relations trophiques, thermo-régulation, oviposition...) n'ont pas été pris en compte dans l'étude de ces réseaux.

Réseaux de pollinisation, modularité et spécialisation

Une étape supplémentaire dans la compréhension des réseaux de pollinisation, comme dans beaucoup de réseaux d'interactions en écologie, consiste à détecter et analyser ces interactions à l'échelle des communautés et des sous-communautés, ou « modules ». La modularité est une caractéristique intrinsèque des réseaux d'interactions plantes-insectes liée à leur stabilité ; elle dépend des préférences des divers taxons de butineurs pour différents groupes de plantes à fleurs, et donc leur degré de spécialisation. Les diptères qui prédominent dans les communautés anthophiles des régions arctiques et alpines ont jusqu'à très récemment été qualifiés, par impression générale et faute d'études pour le tester, de « pollinisateurs généralistes ». **Chez les Empidinae, les données de la thèse et quelques études récentes montrent qu'il existe des degrés de spécialisation variables, mais parfois très prononcés** (Gillespie et al. 2016). Il en est probablement de même pour certaines espèces d'Anthomyiidae et de Muscidae.

Dans cette étude, nous avons montré que ces préférences structurent les communautés anthophiles même à des niveaux taxonomiques élevés tels que l'ordre ou la famille : **aux altitudes où les trois ordres majoritaires sont représentés, leurs espèces respectives**

ne visitent pas les mêmes communautés de plantes, et ce résultat est aussi valable pour les principales familles de diptères qui prédominent sur une large partie du gradient (Partie II). Affiner encore l'analyse, en étudiant la spécialisation des plus de 520 espèces collectées le long de ce gradient, serait long et difficile. Toutefois, nos résultats montrent aussi que **malgré la grande richesse spécifique des insectes collectés, une majorité des interactions est due à une petite proportion de cette diversité**. Il n'est pas possible de dire si ce résultat est plutôt le reflet de l'abondance relative des espèces dans le milieu, ou de la fréquence de leurs interactions avec les fleurs (liée à une vitesse de butinage et de déplacement plus ou moins élevée par exemple). **Pour optimiser l'étude de ces réseaux, il faut donc se focaliser sur quelques espèces centrales et notamment celles de grande taille dont l'impact pollinisateur est supérieur à celui des petites espèces** (résultat probablement à moduler selon la morphologie de la fleur visitée), comme l'ont montré nos expériences de la partie III.2.

Des résultats dépendants de la localisation géographique ?

Dans les milieux alpins et arctiques, le groupe de diptères pollinisant une même espèce d'angiosperme peut changer en fonction de la localisation géographique, **mais il s'agit généralement d'une des trois familles (Anthomyiidae, Empididae, Muscidae) dont nous avons montré la prépondérance à haute altitude**. Ainsi *Dryas integrifolia* Vahl (Rosaceae), une plante emblématique de l'Arctique, est visitée principalement par deux espèces d'Empidinae (*Rhamphomyia nigrita* Zetterstedt et *R. filicauda* Henriksen & Lundbeck) sur l'île d'Ellesmere au Canada (Kevan 1972), alors que dans la vallée de Zackenberg à l'est du Groenland, c'est une espèce de Muscidae qui les remplace (*Spilogona sanctipauli* Malloch ; Tiusanen et al. 2016). Encore plus à l'est sur l'île de Svalbard, les Empidinae redeviennent les visiteurs et pollinisateurs principaux de cette plante (Gillespie et al. 2016). Au sein d'un même biome, les différentes espèces et leurs poids respectifs dans les réseaux de pollinisation, tant en termes de visites que d'efficacité pollinisatrice, peuvent donc changer en fonction de la localité. Cette variabilité rend nécessaire la multiplication de telles études, particulièrement dans les zones où le réchauffement (et/ou d'autres perturbations anthropiques) sont susceptibles d'affecter la présence d'espèces-clé pour la reproduction des angiospermes (« keystone species » au sens de Paine 1969). L'accumulation d'observations, de communications personnelles et la maigre documentation existant sur le sujet semblent indiquer que les patterns d'évolution des communautés de pollinisateurs mis en évidence au cours de notre étude, à l'échelle de l'ordre et des familles, sont généralisables à la plupart des montagnes tempérées du globe. La latitude

du massif montagneux considéré peut toutefois faire varier l'altitude où les diptères deviennent prédominants (1500 m dans notre étude, 700 m en Tasmanie par exemple ; Hingston & McQuillan 2000).

L'autre côté du mutualisme : le point de vue des angiospermes

Une compréhension exhaustive des réseaux plantes-pollinisateurs en altitude nécessite de prendre également en compte les adaptations des plantes alpines à ces milieux où l'entomofaune floricole se raréfie. En particulier beaucoup de plantes sont capables d'adapter leur régime de reproduction en augmentant leur taux d'autofécondation si la densité des pollinisateurs décroît (Antonovics & Levin 1980 ; Wyatt 1986 ; Kearns et al. 1998 ; Kalisz et al. 2004). Dans les populations concernées, l'effet collatéral est alors une augmentation de la consanguinité. D'autres adaptations ne comportent pas cet inconvénient : chez *Campanula rotundifolia* L. (Campanulaceae), il a par exemple été démontré que la réceptivité du stigmate est plus longue dans les populations de haute altitude que dans celles de basse altitude (Bingham & Orthner 1998). Ainsi, même si la fréquence des visites d'insectes décroît avec l'altitude et qu'une visite par un diptère apporte moins de grains de pollen qu'une visite par une abeille, chaque fleur compense à la fois la plus faible densité et la plus faible efficacité des pollinisateurs en termes de probabilité de fécondation. Ce type d'adaptation contribue à réduire la « pollen limitation », ce déficit du nombre de graines produites dû à un approvisionnement trop faible en pollen sur le stigmate (Knight et al., 2005). Il est toutefois nécessaire de conduire des études semblables sur d'autres espèces de plantes alpines pour savoir si ce type d'adaptation est répandu chez les angiospermes d'altitude.

Réseaux de pollinisation, gradient altitudinal et réchauffement climatique

L'ensemble des réseaux d'interactions fleurs-insectes construits le long d'un gradient, selon un protocole strict et simple à reproduire, et durant la majeure partie de la belle saison, constitue un état de référence qui rend possible un très grand nombre d'études comparatives dans le temps. Mais l'intérêt principal de tels gradients, dans le contexte du réchauffement climatique, est qu'ils permettent d'analyser l'influence de la température sur les réseaux plantes-visiteurs en faisant juste varier l'altitude ; et ainsi, de faire l'analogie entre variation spatiale (altitudinale) et variation temporelle pour prédire l'évolution future de ces réseaux. Bien que cette analogie doive être utilisée avec prudence, car la température n'est pas l'unique facteur écologique susceptible de changer avec l'altitude, la littérature récente insiste sur le déficit et l'importance des études menées le long de gradients environnementaux pour les réseaux plantes-pollinisateurs (revue par Byers, 2017). Les angiospermes montagnards font

partie des plantes dont la distribution altitudinale est la plus impactée par le réchauffement, leur altitude optimale gagnant plusieurs dizaines de mètres par décennie (entre 25 et 100m ; Lenoir et al. 2008 ; Parolo & Rossi 2008). En revanche pour les insectes qui les pollinisent, et particulièrement les diptères, on ne connaît presque rien des conséquences du réchauffement. Leur réaction à l'augmentation de la température est-elle comparable à celle des plantes qu'ils visitent en termes de phénologie et de décalage d'altitude optimale ? Pour estimer l'impact des changements de distribution des angiospermes sur les réseaux plantes-pollinisateurs le long des gradients altitudinaux, il devient maintenant nécessaire d'étudier les réponses de ces taxons anthophiles aux changements de température.

Le cas d'étude sur les Empidinae (Partie IV) a fourni quelques résultats inattendus et intéressants : **la majorité des groupes d'Empidinae floricoles ont des représentants tout le long du gradient et sont capables de visiter un grand nombre d'espèces d'angiospermes, dont celles que les insectes « à trompe courte » (Anthomyiidae, Muscidae, beaucoup de Syrphidae) ne peuvent pas butiner.** Avec le réchauffement, les quelques taxons adaptés à la haute altitude sont probablement menacés à plus ou moins long terme, mais les espèces des différents clades prospérant aux altitudes inférieures prendraient probablement leur place. Il risque aussi de se produire un décalage de distribution altitudinale par rapport aux plantes à fleurs butinées, car celles-ci montent le long du gradient en réponse au réchauffement (cf. paragraphe précédent). Mais la prédisposition de beaucoup d'Empidinae à butiner sur un large spectre de morphotypes floraux, grâce à leur proboscis allongé, leur permet de changer rapidement la liste des plantes qu'ils visitent. Ainsi ce groupe dont l'action pollinisatrice n'avait pas encore été étudiée semble à la fois plastique dans sa distribution altitudinale et dans les espèces avec qui il interagit. A l'échelle des Empidinae pris dans leur ensemble, les effets du réchauffement sur leur rôle dans les réseaux de pollinisation pourraient donc être mineurs. Pour les Anthomyiidae et les Muscidae, qui n'ont pas la possibilité d'accéder au nectar d'un spectre de plantes aussi varié et sont cantonnées aux plus hautes altitudes, l'impact du réchauffement est, comme dans l'Arctique, probablement déjà mesurable (Høye et al. 2013).

Conclusion

Nous avons caractérisé l'évolution et les principaux facteurs structurants les communautés anthophiles le long d'un gradient altitudinal, mettant en lumière le rôle déterminant de plusieurs groupes de diptères délaissés des biologistes dans les réseaux de pollinisation alpins. Par une double approche combinant analyses écologiques et phylogénétiques autour du groupe

modèle, les Empidinae, nous avons étudié l'origine et le succès de ce groupe en tant que floricole d'altitude. Leur efficacité pollinisatrice démontrée pour la première fois, ajoutée à leur grande valence écologique résultant d'une large distribution altitudinale et de leur capacité à visiter des morphologies florales variées, suggèrent qu'ils occupent une place centrale au sein des communautés de pollinisateurs des montagnes tempérées. Toutefois les autres groupes de diptères anthophiles qu'ils côtoient dans la partie supérieure du gradient ont une histoire évolutive, et donc une relation aux angiospermes et à l'altitude bien différentes. La nécessité de conduire des études similaires pour préciser leur rôle dans ces écosystèmes marqués par la remontée des angiospermes le long du gradient se fait pressante : alors que les flux de gènes d'une grande partie des plantes à fleurs d'altitude dépendent de ces groupes, ils affichent depuis quelques années les premiers signes de déclin liés aux changements globaux. Ce travail illustre l'intérêt d'envisager les problèmes biologiques par une approche « pattern and process », dont les résultats ne correspondent pas toujours à l'intuition. Interpréter l'écologie des groupes étudiés par le prisme de leur histoire évolutive, en prenant en compte les mécanismes qui sous-tendent les patterns observés, permet de ne pas simplement décrire, mais d'expliquer, voire de prédire. Un groupe comme les Empidinae, *a priori* adapté au froid et très spécialisé dans la morphologie de ses pièces buccales, est en fait, à l'échelle du taxon entier, probablement beaucoup plus résistant aux changements globaux que les Muscidae ou les Anthomyiidae qui dominent la partie supérieure du gradient et dont l'histoire du mutualisme avec les plantes à fleurs est encore à explorer.

BIBLIOGRAPHIE

(INTRODUCTION ET DISCUSSION)

- Ackerman**, J. D. 2000. Abiotic pollen and pollination: ecological, functional, and evolutionary perspectives. *Plant Systematics and Evolution* 222: 167–185.
- Anslow**, F. S., and M. J. Shawn. 2002. An investigation of local alpine terrestrial lapse rates in the Canadian Rockies. pp. 1. Proceedings of the 32nd Annual Arctic Workshop, INSTAAR, University of Colorado, Boulder.
- Antonovics**, J., and D. A. Levin. 1980. The ecological and genetical consequences of density-dependent regulation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 411–452.
- Arroyo**, M., Kalin, T., Primack, R., and J. Armesto. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American journal of Botany* 69: 82–97.
- Baker**, H. G. 1983. An outline of the history of anthecology, or pollination biology. In: Real, L. (ed.) *Pollination Biology*, pp. 7–28. Academic Press, Orlando.
- Barry**, R. G. 2008. *Mountain Weather and Climate*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Bingham**, R. A., and A. R. Orthner. 1998. Efficient pollination of Arctic plants. *Science* 391: 238–239.
- Borkent**, C. J., and L. D. Harder. 2007. Flies (Diptera) as pollinators of two dioecious plants: Behaviour and implications for plant mating. *Canadian Entomologist* 139(2): 235–246.
- Brousse**, G., Arnaud-Fassetta, G., and S. Cordier. 2011. Evolution hydrogéomorphologique de la bande active de l'Ubaye (Alpes françaises du Sud) de 1956 à 2004 : contribution à la gestion des crues. *Géomorphologie : relief, processus, environnement* 17(3): 307–318. (doi: 10.4000/geomorphologie.9510)
- Byers**, D. L. 2017. Studying Plant–Pollinator Interactions in a Changing Climate: A Review of Approaches. *Applications in Plant Sciences* 5(6): 1700012. (doi:10.3732/apps.1700012)
- Cooley**, J. R. 1995. Floral Heat Rewards and Direct Benefits to Insect Pollinators. *Annals Of The Entomological Society Of America* 88 :576-579.
- Coulson**, S. J., Hodkinson, I. D., Strathdee, A. T., Block, W., Webb, N. R., Bale, J. S., and M. R. Worland. 1995. Thermal environments of Arctic soil organisms during winter. *Arctic and Alpine Research* 27: 364–370.
- Darwin**, C. R. 1862. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing. London : John Murray.
- Darwin**, C. R. 1870. De la fécondation des orchidées par les insectes et des bons résultats du croisement. Trad. Louis Rérolle. C. Reinwald, Paris. (<http://darwin-online.org.uk/>)

- Deharveng**, L., Bedos, A., Daugeron, C., Villemant, C., and M. L. I. Judson. 2015. Organization, usefulness and limitations of an ATBI (All Taxa Biodiversity Inventory): the inventory of terrestrial invertebrates in the Mercantour National Park, *in* Daugeron C., Deharveng L., Isaia M., Villemant C. & Judson M. (eds), Mercantour/Alpi Marittime All Taxa Biodiversity Inventory. *Zoosystema* 37(1): 9–30. (doi: <http://dx.doi.org/10.5252/z2015n1a1>)
- Delfosse**, E. 2015. Addendum sur les Arachnides, les Myriapodes et les Insectes de France et du monde (Arthropoda). *Arthropoda* 48: 5–22.
- Delpino**, F. 1873–1874. Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali* 16: 151–349 and 17: 266–407.
- Dillon**, M. E., Wang, G., and R. B. Huey. 2010. Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature* 467: 704–706.
- Eliyahu**, D., McCall, A. C., Lauck, M., Trakhtenbrot, A., and J.L. Bronstein. 2015. Minute pollinators: the role of thrips (Thysanoptera) as pollinators of pointleaf manzanita *Arctostaphylos pungens* (Ericaceae). *Journal of Pollination Ecology* 16: 64–71.
- Evin**, M. 2005. Les effets du surpâturage dans les Alpes du sud : impact sur la biodiversité et la torrentialité. *La Voie du Loup, France Nature Environnement* 22: 14–17.
- Faegri**, K., and L. van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*. 3rd ed. Oxford: Pergamon Press.
- Friedman**, J., and S. C. H. Barrett. 2008. A phylogenetic analysis of the evolution of wind pollination in the angiosperms. *International Journal of Plant Sciences* 169: 49–58.
- Gardner**, A. L. 1977. Feeding habits. Pages 293–350 in R. J. Baker, J. K. Jones & D. C. Carter (eds.), *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae. Part II. Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ., Lubbock*.
- Gillespie**, M. A. K., Baggesen, N., and E. J. Cooper. 2016. High Arctic flowering phenology and plant-pollinator interactions in response to delayed snow melt and simulated warming *Environmental Research Letters* 11: 115006 (doi:10.1088/1748-9326/11/11/115006)
- Guo**, Q. F., Kelt, D. A., Sun, Z., Liu, H., Hu, L., Ren, H., and J. Wen. 2013. Global variation in elevational diversity patterns. *Scientific Reports* 3 (3007): 1–7. (doi: 10.1038/srep03007)
- Heithaus**, E. R. 1974. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 61: 675–691.
- Hingston**, A. B., and P. B. McQuillan. 2000. Are pollination syndromes useful predictors of floral visitors in Tasmania? *Austral Ecology* 25: 600–609.
- Hodkinson**, I.D. 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: Species and community responses to altitude. *Biological Reviews* 80: 489–513.
- Hoiss**, B., Krauss, J., Potts, S. G., Roberts, S., and I. Steffan-Dewenter. 2012. Altitude acts as an environmental filter on phylogenetic composition, traits and diversity in bee communities. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 279: 4447–4456.
- Hoiss**, B., Krauss, J., and I. Steffan-Dewenter. 2015. Interactive effects of elevation, species richness and extreme climatic events on plant–pollinator networks. *Global Change Biology* 21: 4086–4097.

- Høye**, T. T., Post, E., Schmidt, N. M., Trøjelsgaard, K., and M. C. Forchhammer. 2013. Shorter flowering seasons and declining abundance of flower visitors in a warmer Arctic. *Nature Climate Change* 3: 759–763.
- Inouye**, D. W. 2000. The ecological and evolutionary significance of frost in the context of climate change. *Ecology Letters*. 3: 457–463.
- Iziomon**, M. G., and H. Mayer. 2002. Characterisation of the shortwave radiation regime for locations at different altitudes in south-west Germany. *Climate Research* 20: 203–209.
- Kearns**, C. A. 1992. Anthophilous fly distribution across an elevation gradient. *The American Midland Naturalist* 127, 172–182. (doi:10.2307/2426332)
- Kearns**, C.-A., Inouye, D., and N. M. Waser. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant–pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83–112.
- Kessler** M., Kluge J., Hemp A., and R. Ohlemüller. 2011. A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography* 20: 868–80.
- Kevan**, P. G. 1972. Insect pollination of high arctic flowers. *Journal of Ecology* 60: 831–847.
- Kevan**, P. G. 1975. Sun-tracking solar furnaces in high Arctic flowers: significance for pollination and insects. *Science* 189:723–726.
- Körner**, C. 1999. *Alpine Plant Life*. 2nd ed. Berlin: Springer-Verlag, 338 pp.
- Körner**, C. 2007. The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 569–574.
- Kalisz**, S., Vogler, D. W., and K. M. Hanley. 2004. Context-dependent autonomous self-fertilization yields reproductive assurance and mixed mating. *Nature* 430: 884 – 886.
- Klein**, A.-M., Vaissiere, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., and T. Tscharntke. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 303–313.
- Knight**, T. M., Steets, J. A., Vamosi, J. C., Mazer, S. J., Burd, M., Campbell, D. R., Dudash, M. R., Johnston, M. O., Mitchell, R. J., and T.-L. Ashman. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 36: 467–497.
- Lange**, R. S., Scobell, S. A., and P. E. Scott. 2000. Hummingbird-syndrome traits, breeding system, and pollinator effectiveness in two syntopic *Penstemon* species. *International Journal of Plant Sciences* 161: 253–263.
- Larson**, B. M. H., Kevan, P. G., and D. W. Inouye. 2001. Flies and Flowers: Taxonomic Diversity of Anthophiles and Pollinators. *The Canadian Entomologist* 133: 439–65.
- Laternser**, M., and M. Schneebeli. 2003. Long-term snow climate trends of the Swiss Alps (1931–99). *International Journal of Climatology* 23: 733–750.
- Lauscher**, F. 1976. Weltweite Typen der Höhenabhängigkeit des Niederschlags. *Wetter und Leben* 28: 80–90.
- Lenoir**, J., Gegout, J. C., Marquet, P. A., de Ruffray, P. and H. Brisse. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th Century. *Science* 320: 1768–1771.
- Linder**, H. P. 1998. Morphology and the evolution of wind pollination. In S.J. Owens and P.J. Rudall [eds.], *Reproductive Biology* 123–135. Royal Botanic Gardens, Kews, UK.

- Lindgaard Hansen**, J. E., and U. Molau. 1994. Pollination biology, mating system, and seed set in a Danish population of *Saxifraga granulata*. *Nordic Journal of Botany* 14:257–268.
- Luzar**, N., and G. Gottsberger. 2001. Flower heliotropism and floral heating of five alpine plant species and the effect on flower visiting in *Ranunculus montanus* in the Austrian Alps. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 33: 93-99.
- Marshall**, S. A. 2012. *Flies: The Natural History and Diversity of Diptera*. Firefly Books, Buffalo, NY. 616 pp.
- McCoy**, E. D. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos* 58: 313–322.
- Médail**, F., and P. Quézel. 1997. Hotspots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 112–127.
- Moldenke**, A. R. 1976. California pollination ecology and vegetation types. *Phytologia* 34: 305–361.
- Moldenke**, A. R. 1979. Pollination ecology within the Sierra Nevada. *Phytologia* 42: 223 -282.
- Morales**, C., and A. Traveset. 2008. Interspecific Pollen Transfer: Magnitude, Prevalence and Consequences for Plant Fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences* 27: 221–238.
- Müller**, H. 1880. The fertilisers of alpine flowers. *Nature* 21: 275.
- Noble**, V., and K. Diadema. 01/2012. Poster. At : Barcelonnette, Conference: Journées transfrontalières d'échanges scientifiques et techniques - Inventaire Biologique Généralisé Mercantour/Alpi Maritime, Affiliation: Conservatoire botanique national méditerranéen. (doi: 10.13140/RG.2.2.34852.48002)
- Olesen**, J. M., and A. Valido. 2003. Lizards as pollinators and fruit dispersers: an island phenomenon. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 177-181.
- Olito**, C., and J. W. Fox. 2015. Species traits and abundances predict metrics of plant–pollinator network structure, but not pairwise interactions. *Oikos* 124: 428–436. doi:10.1111/oik.01439
- Ollerton**, J., Winfree, R., and S. Tarrant. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos* 120: 321–326.
- Paine**, R. T. 1969. A Note on Trophic Complexity and Community Stability. *The American Naturalist*. 103 (929): 91–93.
- Peacock**, A. J. 1998. ABC of oxygen – Oxygen at high altitude. *British Medical Journal* 317: 1063–1066.
- Pesson**, P., and J. Louveaux. 1984. *Pollinisation et productions végétales*. Paris : INRA, 663p.
- Pont**, A. C. 1993. Observations on anthophilous Muscidae and other Diptera (Insecta) in Abisko National Park, Sweden. *Journal of Natural History* 27:631–643.
- Rahbek**, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224–239. (doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x)
- Parolo**, G., and R. Graziano. 2008. Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps. *Basic and Applied Ecology* 9 (2): 100–107. doi:10.1016/j.baae.2007.01.005.
- Pojar**, J. 1974. Reproductive dynamics of four plant communities of southwestern British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 52: 1819–1834.

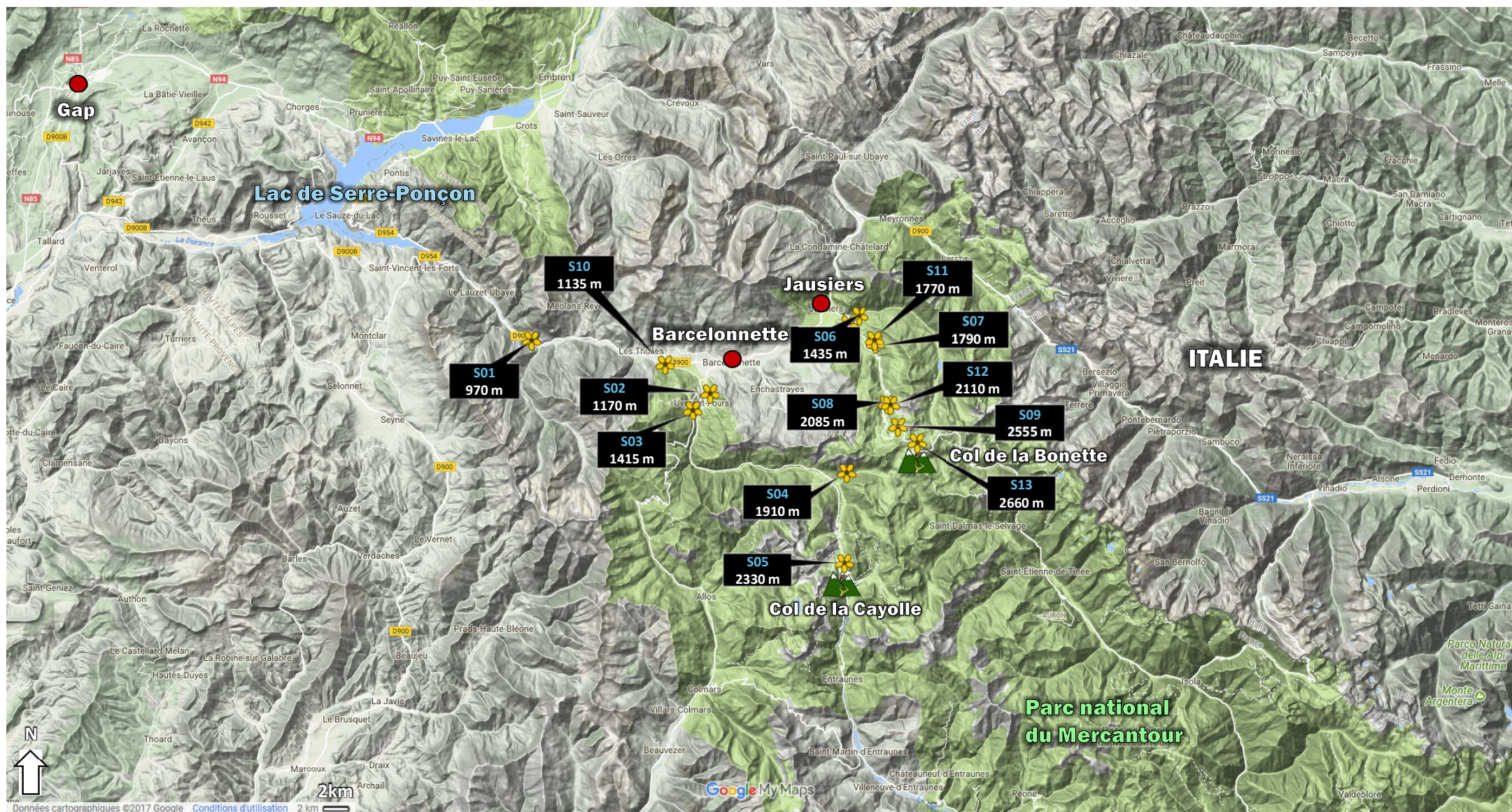
- Primack**, R. 1978. Variability in New Zealand montane and alpine pollinator assemblages. *New Zealand Journal of Ecology* 1: 66–73.
- Rasmussen**, T. J., and J. Olesen. 2000. Oil flowers and oil collecting bees. *Det Norske Videnskaps* 39: 23–31.
- Rothrock**, J. T. 1867. The fertilization of flowering plants. *American Naturalist* 1: 64–72.
- Scaven** V. L., Rafferty N. E. 2013. Physiological effects of climate warming on flowering plants and insect pollinators and potential consequences for their interactions. *Current Zoology* 59: 418–426.
- Seymour**, R. S., and P. Schultze-Motel. 1997. Heat-producing flowers. *Endeavour* 21:125–129.
- Stanton**, M.L., and C. Galen. 1989. Consequences of flower heliotropism for reproduction in an alpine buttercup (*Ranunculus adoneus*). *Oecologia* 78 :477–485.
- Sundqvist**, M. K., Sanders, N. J., and D. A. Wardle. 2013. Community and ecosystem responses to elevational gradients: processes, mechanisms, and insights for global change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44: 261–280.
- Thomas**, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N. et al. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145–148.
- Tiusanen**, M., Hebert, P. D. N., Schmidt, N. M., and T. Roslin. 2016. One fly to rule them all—muscid flies are the key pollinators in the Arctic. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 283: 20161271. (<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.1271>)
- Totland**, Ø. 1993. Pollination in alpine Norway: flowering phenology, insect visitors, and visitation rates in two plant communities. *Canadian Journal of Botany* 71: 1072-1079.
- Totland**, Ø. 1994. Influence of climate, time of day and season, and flower density on insect visitation in alpine Norway. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 26: 66–71.
- Totland**, Ø., and B. Schulte-Herbrüggen. 2003. Breeding system, insect flower visitation, and floral traits of two alpine *Cerastium* species in Norway. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 35: 242–247.
- Tuomikoski**, R. 1952. Über die Nahrung der Empididen-Imagines (Dipt.) in Finnland. *Annales Entomologici Fennici* 18: 170–181.
- Tschapka**, M. 2003. Pollination of the understory palm *Calyptrorhynchus ghiesbreghtiana* by hovering and perching bats. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 281–288.
- Vogler**, D. W., and S. Kalisz. 2001. Sex among the flowers: the distribution of plant mating systems. *Evolution* 55: 202–204.
- Wagner**, J., Lechleitner, M., and D. Hosp. 2016. Pollen limitation is not the rule in nival plants: a study from the European Central Alps. *American journal of Botany* 103: 375–387. (doi:10.3732/ajb.1500214)
- Warren**, S. D., Harper, K. T., and G. M. Booth. 1988. Elevational distribution of insect pollinators. *The American Midland Naturalist* 120(2): 325–330.
- Williams**, G., and P. Adam. 2010. *The Flowering of Australia's Rainforests: A Plant and Pollination Miscellany*. Collingwood, Victoria, CSIRO Publishing.
- Willmer**, P. 2011. *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

- Wyatt, R.** 1986. Ecology and evolution of self-pollination in *Arenaria uniflora* (Caryophyllaceae). *Journal of Ecology* 74: 403–418.
- Yumoto, T., Momose, K. and H. Nagamasu.** 1999. A new pollination syndrome - squirrel pollination in a tropical rainforest in Lambir Hills National Park, Sarawak, Malaysia. *Tropics* 9: 133-137
- Zoller, H., Lenzin, H., and A. Erhardt.** 2002. Pollination and breeding system of *Eritrichium nanum* (Boraginaceae). *Plant Systematics and Evolution* 233: 1–14.

ANNEXES

ANNEXE 1 : Carte des sites d'étude.....	133
ANNEXE 2 : Annexes du chapitre I : Synthèse des interactions Empidinae-Angiospermes.....	135
ANNEXE 3 : Annexes du chapitre II : « Supplementary material » de l'article soumis à <i>Ecography</i>	150
Appendix 1 : Additionnal graphs and tables for the manuscript.....	151
Appendix 2 : Species-level networks - overlap between orders.....	182
Appendix 3 : Species-level networks - overlap between fly families.....	184
ANNEXE 4 : Annexes du chapitre III : « Supplementary material » de l'article publié dans <i>Biology Letters</i>	187
ANNEXE 5 : Annexes du chapitre IV :	
Table 1 : Espèces incluses dans la phylogénie des Empidinae.....	194
Figure 1 : Phylogénie moléculaire des Empidinae.....	199
Figure 2 : Structure du proboscis chez les Empidini.....	200
Figure 3 : Cladogramme des grands groupes d'Angiospermes.....	201

ANNEXE 1 : Localisation des 13 sites d'étude constituant le gradient altitudinal, répartis le long des routes du col de la Cayolle et du col de la Bonette (= col de Restefond)



ANNEXE 2

Annexes du chapitre I :

Tableau des interactions Empidinae-Angiospermes

Tableau 1. Synthèse des interactions Empidinae-Angiospermes publiées (et dont la publication a pu être trouvée) et observées au cours de la thèse. Références associées: bibliographie de la partie I.2.2.

Empidinae	Angiosperme	Publication
Acallomyia sp.1 & sp.2	Platanthera stricta	Patt et al. 1989
Allochrotus poecilla	Weimannia trichosperma	Daugeron & coll. obs
Alpinomyia albosegmentata	Solidago virga-aurea	Tuomikoski 1952
Amydroneura gibba	Angelica sylvestris	Tuomikoski 1952
	Apiaceae sp.	Tuomikoski 1952
	Calluna vulgaris	Tuomikoski 1952
	Solidago virgaurea	Tuomikoski 1952
Anacrostichus borealis	Petasites frigidus	Tuomikoski 1952
	Salix caprea	Tuomikoski 1952
	Salix glauca	Tuomikoski 1952
	Salix hastata	Tuomikoski 1952
	Salix lanata	Tuomikoski 1952
	Salix lapponum	Tuomikoski 1952
	Salix myrsinites	Tuomikoski 1952
	Salix myrtilloides	Tuomikoski 1952
	Salix phylicifolia	Tuomikoski 1952
	Salix sp.	Tuomikoski 1952
Anacrostichus lucida	Salix sp.	Tuomikoski 1952
	Sorbus aucuparia	Tuomikoski 1952
	Vaccinium uliginosum	Tuomikoski 1952
Anthepiscopus longipalpis	Platanthera stricta	Patt et al. 1989
Anthepiscopus sp.	Linum lewisii	Kearns & Inouye 1994
Coptophlebia albinervis	Jacobaea vulgaris	Parmenter 1951
Coptophlebia hyalipennis	Angelica sylvestris	Tuomikoski 1952
	Chamerion angustifolium	Tuomikoski 1952
	Sorbaria sorbifolia	Tuomikoski 1952
Coptophlebia leptomorion	Tragopogon pratensis	Thèse Lefebvre 2017
Coptophlebia sp.	Chrysanthemum sp.	Chvála 1994
	Cirsium sp.	Chvála 1994
Coptophlebia vitripennis	Calluna vulgaris	Parmenter 1951
Coptophlebia volucris	Epilobium palustre	Parmenter 1951
	Galium palustre	Parmenter 1951
	Heracleum sphondylium	Parmenter 1951
	Pastinaca sativa	Parmenter 1951
	Potentilla erecta	Parmenter 1951
	Ranunculus repens	Parmenter 1951
Dasyrhamphomyia vesiculosa	Salix sp.	Tuomikoski 1952
Drepanodrilus sp.1	Platanthera stricta	Patt et al. 1989
Empididae sp.	Apiaceae sp.	Proctor et al. 1996
	Asteraceae sp.	Pesson & Louveaux 1984
	Celmisia discolor	Primack 1983
	Celmisia petiolata	Primack 1983
	Celmisia spectabilis	Primack 1983
	Centaurea sp.	Proctor et al. 1996
	Cirsium sp.	Proctor et al. 1996
	Erodium alpinum	Fiz et al. 2008
	Geraniaceae sp.	Proctor et al. 1996
	Geranium sp.	Pesson & Louveaux 1984

	<i>Geum uniflorum</i>	Primack 1983
	<i>Grindelia chilensis</i> (Corn.) Cabrera	Medan et al. 2002
	<i>Helichrysum bellidioides</i>	Primack 1983
	<i>Leontodon hispidus</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Menyanthes trifoliata</i>	Speight 1978
	<i>Phyllachne colensoi</i>	Primack 1983
	<i>Prunus avium</i>	Schüepp & al. 2013
		Speight 1978
	<i>Rhododendron aureum</i>	Kudo 1993
	Rosaceae sp.	Proctor et al. 1996
	<i>Shepherdia canadensis</i>	Borkent & Harder 2007
	<i>Wahlenbergia albomarginata</i>	Primack 1983
Empis aestiva	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Chvála 1994
	<i>Cirsium</i> sp.	Chvála 1994
	<i>Geranium robertianum</i>	Parmenter 1951
	<i>Potentilla anserina</i>	Parmenter 1951
Empis pennaria	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Fragaria vesca</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Geranium sylvaticum</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Ledum palustre</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Myosotis palustris</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Oxalis acetosella</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Rubus arcticus</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Sorbaria sorbifolia</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Sorbus aucuparia</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Stellaria nemorum</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Stellaria palustris</i>	Tuomikoski 1952
Empis bistortae	<i>Carduus defloratus</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Heracleum austriacum</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Jacobaea abrotanifolia</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Leontodon hispidus</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Plantago media</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Polygonum</i> sp.	Chvála 1994
	<i>Pseudorchis albida</i>	Jersakova et al. 2011
	<i>Scabiosa lucida</i>	Benadi et al. 2014
Empis borealis	<i>Salix</i> sp.	Svensson & Petersson 1987
Empis brachysoma	<i>Platanthera stricta</i>	Patt et al. 1989
Empis caudatula	<i>Geranium pyrenaicum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Picris hieracioides</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Ranunculus bulbosus</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Ranunculus repens</i>	Parmenter 1951
Empis cf. florisomma	<i>Geranium sylvaticum</i>	Thèse Lefebvre 2017
Empis cf. planetica	<i>Phyteuma betonicifolium</i>	Thèse Lefebvre 2017
Empis cf. simulium	<i>Campanula rotundifolia</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Campanula</i> sp.	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Cerastium</i> sp.	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Knautia arvensis</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Ornithogalum umbellatum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Persicaria bistorta</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Phyteuma betonicifolium</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Phyteuma orbiculare</i>	Thèse Lefebvre 2017
Empis chioptera	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Parmenter 1951
	<i>Campanula sparsa</i>	Dzhambazov & Teneva 2000

	Crataegus sp.	Chandler P.J. 1972
		Chvála 1994
	Fragaria vesca	Dzhambazov & Teneva 2000
	Hottonia palustris	Müller 1880
	Prunus padus	Tuomikoski 1952
	Prunus spinosa	Chvála 1994
		Parmenter 1951
	Salix sp.	Chvála 1994
	Saxifraga granulata	Lindgaard Hansen & Molau 1994
	Sorbus aucuparia	Tuomikoski 1952
Empis delumba	Platanthera stricta	Patt et al. 1989
Empis fasciculata	Cerastium sp.	Thèse Lefebvre 2017
	Ornithogalum umbellatum	Thèse Lefebvre 2017
	Ranunculus bulbosus	Thèse Lefebvre 2017
	Taraxacum officinale	Thèse Lefebvre 2017
Empis florisomna	Buphthalmum salicifolium	Benadi et al. 2014
	Heracleum austriacum	Benadi et al. 2014
	Leontodon hispidus	Benadi et al. 2014
	Saxifraga caesia	Benadi et al. 2014
	Tolpis staticifolia	Benadi et al. 2014
Empis fumosa	Polygala chamaebuxus	Benadi et al. 2014
Empis glandis	Lobelia sp.	Daugeron & coll. obs
Empis gr. copiosa	Berberis microphylla	Daugeron & coll. obs
	Senecio sp.	Daugeron & coll. obs
	Taraxacum sp.	Daugeron & coll. obs
Empis groupe namwamba	Psychotria alatipes	Daugeron & coll. obs
	Psychotria ebensis	Daugeron & coll. obs
	Psychotria kupensis	Daugeron & coll. obs
Empis laniventris	Platanthera stricta	Patt et al. 1989
Empis liberalis	Taraxacum sp.	Daugeron & coll. obs
Empis lucida	Cerastium alpinum	Totland 1993
	Dryas octopetala	Elberling & Olesen 1999
	Parnassia palustris	Totland 1993
	Ranunculus acris	Totland 1993
	Taraxacum croceum	Totland 1993
Empis macrorrhyncha	Geranium magellanicum	Daugeron & coll. obs
Empis maculipes	Sorbaria sorbifolia	Tuomikoski 1952
Empis maerens	Campanula scheuchzeri	Benadi et al. 2014
Empis malleola	Cerastium sp.	Thèse Lefebvre 2017
Empis melanotricha	Biscutella laevigata	Benadi et al. 2014
	Campanula scheuchzeri	Benadi et al. 2014
	Euphrasia officinalis	Benadi et al. 2014
	Heracleum austriacum	Benadi et al. 2014
	Hieracium glaucum	Benadi et al. 2014
	Parnassia palustris	Benadi et al. 2014
	Ranunculus acris	Benadi et al. 2014
	Saxifraga caesia	Benadi et al. 2014
	Tolpis staticifolia	Benadi et al. 2014
Empis nigripes	Allium schoenoprasum	Thèse Lefebvre 2017
	Campanula rotundifolia	Thèse Lefebvre 2017
	Campanula sparsa	Dzhambazov & Teneva 2000
	Carum carvi	Thèse Lefebvre 2017
	Fragaria vesca	Dzhambazov & Teneva 2000
	Geranium sylvaticum	Thèse Lefebvre 2017

	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Malus</i> sp.	Chandler P.J. 1972
	<i>Ornithogalum umbellatum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Ranunculus bulbosus</i>	Thèse Lefebvre 2017
Empis nigratarsis	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Chandler P.J. 1972
Empis nitida	<i>Malus</i> sp.	Chvála 1994
Empis nuntia	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Parmenter 1951
	<i>Bistorta major</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Saxifraga granulata</i>	Lindgaard Hansen & Molau 1994
Empis pennipes	<i>Dactylorhiza maculata</i>	Darwin 1862
	<i>Geranium robertianum</i>	Parmenter 1951
		Tuomikoski 1952
	<i>Geranium sylvaticum</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Hottonia palustris</i>	Müller 1880
	<i>Malva silvestris</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Oxalis acetosella</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Rubus arcticus</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Spergula arvensis</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Stellaria holostea</i>	Parmenter 1951
	<i>Stellaria nemorum</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Taraxacum</i> sp.	Tuomikoski 1952
	<i>Viola epipsila</i>	Tuomikoski 1952
Empis sp.	<i>Buglossoides purpureocaerulea</i>	Nocentini et al. 2013
Empis pilosa	<i>Centaurea cyanus</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Gentiana punctata</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
Empis plumipes	<i>Chamerion angustifolium</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Parnassia palustris</i>	Tuomikoski 1952
Empis praevia	<i>Aegopodium podagraria</i>	Parmenter 1951
	<i>Orchis elodes</i>	Chandler P.J. 1972
	<i>Rhododendron</i> sp.	Chandler P.J. 1972
	<i>Stellaria holostea</i>	Parmenter 1951
Empis prodromus	<i>Geranium</i> sp.	Chvála 1994
Empis rufiventris	<i>Fragaria vesca</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Lamium purpureum</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Prunus cerasifera</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
Empis scotica	<i>Allium lusitanicum</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Carduus defloratus</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Potentilla erecta</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Scabiosa lucida</i>	Benadi et al. 2014
Empis scutellata	Apiaceae sp.	Chandler P.J. 1972
Empis simulium	<i>Campanula scheuchzeri</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Chaerophyllum hirsutum</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Cirsium arvense</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Euphrasia officinalis</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Heracleum austriacum</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Trifolium pratense</i>	Benadi et al. 2014
Empis sp.	<i>Aster</i> sp.	Daugeron & coll. obs
	<i>Baeckea gunniana</i>	Inouye & Pyke 1998
	<i>Brachyscome scapiformis</i>	Inouye & Pyke 1998
	<i>Brachyscome scapigera</i>	Inouye & Pyke 1998
	<i>Carum carvi</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Centaurea uniflora</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Cirsium</i> sp.	King et al. 2013

	<i>Craspedia</i> sp.	Inouye & Pyke 1998
	<i>Epacris petrophila</i>	Inouye & Pyke 1998
	<i>Gentianella diemensis</i>	Inouye & Pyke 1998
	<i>Geranium arboreum</i>	Fiz et al. 2008
	<i>Geranium sylvaticum</i>	Kozuharova 2002
	<i>Helipterum albicans</i>	Inouye & Pyke 1998
	<i>Knautia</i> sp.	King et al. 2013
	<i>Linum lewisii</i>	Kearns & Inouye 1994
	<i>Myosotis alpestris</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Ornithogalum umbellatum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Phebalium ovatifolium</i>	Inouye & Pyke 1998
	<i>Prostanthera cuneata</i>	Inouye & Pyke 1998
	<i>Ranunculus kuepferi</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Rhododendron ferrugineum</i>	Delmas 2012 (thèse)
	<i>Salix cinerea</i>	Müller 1880
	<i>Scorzonera hispanica</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Sium latifolium</i>	Müller 1880
	<i>Wahlenbergia ceracea</i>	Inouye & Pyke 1998
Empis sp.M1	<i>Allium schoenoprasum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Campanula rotundifolia</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Cerastium</i> sp.	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Geranium pyrenaicum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Linum alpinum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Myosotis decumbens</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Ornithogalum umbellatum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Phyteuma betonicifolium</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Ranunculus kuepferi</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Ranunculus montanus</i>	Thèse Lefebvre 2017
Empis sp.M2	<i>Valeriana</i> sp.	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Achillea millefolium</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Aster alpinus</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Campanula rotundifolia</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Cerastium</i> sp.	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Geranium pyrenaicum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Geranium sylvaticum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Linum alpinum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Myosotis alpestris</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Ornithogalum umbellatum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Phyteuma betonicifolium</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Pilosella lactucella</i>	Thèse Lefebvre 2017
Empis sp.M3	<i>Ranunculus kuepferi</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Anemone narcissiflora</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Armeria alpina</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Campanula rotundifolia</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Cerastium</i> sp.	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Gentiana verna</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Gentianella campestris</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Geum montanum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Leucanthemopsis alpina</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Myosotis alpestris</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Phyteuma betonicifolium</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Phyteuma orbiculare</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Pilosella lactucella</i>	Thèse Lefebvre 2017

	Ranunculus kuepferi	Thèse Lefebvre 2017
	Ranunculus montanus	Thèse Lefebvre 2017
	Scorzonera hispanica	Thèse Lefebvre 2017
Empis sp.M4	Campanula rotundifolia	Thèse Lefebvre 2017
	Geranium sylvaticum	Thèse Lefebvre 2017
	Leucanthemum vulgare	Thèse Lefebvre 2017
	Linum alpinum	Thèse Lefebvre 2017
	Ornithogalum umbellatum	Thèse Lefebvre 2017
Empis sp.M5	Cerastium sp.	Thèse Lefebvre 2017
	Geranium sylvaticum	Thèse Lefebvre 2017
	Myosotis alpestris	Thèse Lefebvre 2017
	Paradisea liliastrum	Thèse Lefebvre 2017
	Phyteuma betonicifolium	Thèse Lefebvre 2017
	Ranunculus kuepferi	Thèse Lefebvre 2017
	Scorzonera hispanica	Thèse Lefebvre 2017
Empis spec nov.	Solidago virgaurea	Benadi et al. 2014
Empis spec. 2	Euphrasia officinalis	Benadi et al. 2014
	Tolpis staticifolia	Benadi et al. 2014
Empis virgata	Platanthera stricta	Patt et al. 1989
Empis woodi	Bistorta major	Dzhambazov & Teneva 2000
Euempis ciliata	Aster alpinus	Thèse Lefebvre 2017
	Crataegus sp.	Chvála 1994
	Ranunculus kuepferi	Thèse Lefebvre 2017
Euempis tessellata	Acer campestre	Hobby & Smith 1961
	Alliaria petiolata	Hobby & Smith 1961
		Parmenter 1951
	Anthriscus nitidus	Benadi et al. 2014
	Anthriscus sylvestris	Hobby & Smith 1961
		Parmenter 1951
	Apiaceae sp.	Tuomikoski 1952
	Arnica montana	Müller 1880
	Carum carvi	Thèse Lefebvre 2017
	Chaerophyllum temulum	Hobby & Smith 1961
		Parmenter 1951
	Cirsium heterophyllum	Tuomikoski 1952
	Cirsium palustre	Tuomikoski 1952
	Cornus sanguinea	Hobby & Smith 1961
		Parmenter 1951
	Crataegus monogyna	Tuomikoski 1952
	Crataegus sp.	Hobby & Smith 1961
		Parmenter 1951
	Dactylorhiza fuchsii	Claessens J. & Kleynen J. 2016
	Euonymus sp.	Hobby & Smith 1961
	Euphorbia amygdaloides	Hobby & Smith 1961
		Parmenter 1951
	Geranium sylvaticum	Tuomikoski 1952
	Geranium sylvaticwm	Hobby & Smith 1961
	Gymnadenia conopsea	Sletvold et al. 2012
	Heracleum sphondylium	Hobby & Smith 1961
		Parmenter 1951
	Knautia arvensis	Müller 1880
		Tuomikoski 1952
		Thèse Lefebvre 2017
	Leucanthemum vulgare	Thèse Lefebvre 2017

	<i>Linnaea borealis</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Mentha aquatica</i>	Müller 1880
	<i>Myrrhis odorata</i>	Müller 1880
	<i>Neottia ovata</i>	Claessens J. & Kleynen J. 2016
		Hobby & Smith 1961
		Tuomikoski 1952
	<i>Orchis ericetorum</i>	Hobby & Smith 1961
	<i>Orchis mascula</i>	Hobby & Smith 1961
	<i>Orchis militaris</i>	Claessens J. & Kleynen J. 2016
	<i>Ornithogalum umbellatum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Oxalis acetosella</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Persicaria bistorta</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Polygonum viviparum</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Potentilla erecta</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Pseudorchis albida</i>	Jersakova et al. 2011
	<i>Pyrola secunda</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Ranunculus acris</i>	Benadi et al. 2014
		Müller 1880
	<i>Ranunculus bulbosus</i>	Müller 1880
		Thèse Lefebvre 2017
	<i>Ranunculus repens</i>	Müller 1880
	<i>Ranunculus sp.</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Rubus fruticosus</i>	Müller 1880
	<i>Silene latifolia</i>	Hobby & Smith 1961
		Parmenter 1951
	<i>Sorbaria sorbifolia</i>	Müller 1880
	<i>Sorbus aria</i>	Hobby & Smith 1961
		Parmenter 1951
	<i>Sorbus aucuparia</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Spiraea chamaedryfolia</i>	Müller 1880
	<i>Spiraea salicifolia</i>	Müller 1880
	<i>Stellaria holostea</i>	Hobby & Smith 1961
		Müller 1880
		Parmenter 1951
		Tuomikoski 1952
	<i>Thymus serpyllum</i>	Hobby & Smith 1961
	<i>Traunsteinera globosa</i>	Claessens J. & Kleynen J. 2016
	<i>Trifolium pratense</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Trollius europaeus</i>	Hobby & Smith 1961
		Parmenter 1951
	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Viburnum lantana</i>	Hobby & Smith 1961
		Parmenter 1951
	<i>Viburnum opulus</i>	Hobby & Smith 1961
Euthyneura albipennis	<i>Filipendula ulmaria</i>	Tuomikoski 1952
Euthyneura myrtilli	<i>Ledum palustre</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Rhamnus frangula</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix sp.</i>	Tuomikoski 1952
Hilara biseta	<i>Cichorium inthybus</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Fragaria vesca</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Potentilla reptans</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Prunus cerasifera</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Silene vulgaris</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
Hilara chorica	<i>Centaurea cyanus</i>	Dzhambazov & Teneva 2000

	<i>Fragaria vesca</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Prunus cerasifera</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Silene vulgaris</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
Hilara longevittata	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Allen 1994
		Tuomikoski 1952
	<i>Heracleum sphondylium</i>	Allen 1994
Hilara scrobiculata	<i>Bupthalmum salicifolium</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Campanula scheuchzeri</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Heracleum austriacum</i>	Benadi et al. 2014
Hilara sp.	<i>Angelica archangelica litoralis</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Angelica sylvestris</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Chamerion angustifolium</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Crepis tectorum</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Heracleum sibiricum</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Matricaria inodora</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Minuartia groenlandica</i>	Levesque & Burger 1982
	<i>Sagittaria sagittifolia</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix lanata</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix pentandra</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Saxifraga granulata</i>	Lindgaard Hansen & Molau 1994
	<i>Stellaria palustris</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Stellaria uliginosa</i>	Tuomikoski 1952
Hilara sp.M1	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Carum carvi</i>	Thèse Lefebvre 2017
Hilara sp.M2	<i>Geranium sylvaticum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Phyteuma betonicifolium</i>	Thèse Lefebvre 2017
Hilara sp.M3	<i>Taraxacum officinale</i>	Thèse Lefebvre 2017
Hilara sulcitaris	<i>Heracleum sphondylium</i>	Benadi et al. 2014
Holoclera culicina	Apiaceae sp.	Tuomikoski 1952
Holoclera flaviventris	<i>Allium schoenoprasum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Cerastium</i> sp.	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Persicaria bistorta</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Tragopogon pratensis</i>	Thèse Lefebvre 2017
Holoclera nigripennis	Apiaceae sp.	Tuomikoski 1952
	<i>Campanula sparsa</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Centaurea cyanus</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Lamium purpureum</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Myosotis sylvatica</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Spiraea salicifolia</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Vicia gerardii</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
Holoclera sciarina	<i>Angelica sylvestris</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Tuomikoski 1952
	Apiaceae sp.	Tuomikoski 1952
	<i>Asclepias cornuti</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Solidago</i> sp.	Tuomikoski 1952
Holoclera tenuirostris	<i>Achillea millefolium</i>	Tuomikoski 1952
Holoclera trigemina	<i>Campanula sparsa</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Lamium purpureum</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Myosotis sylvatica</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Vicia gerardii</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
Holoclera umbripennis	<i>Anemone nemorosa</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Caltha palustris</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Oxalis acetosella</i>	Tuomikoski 1952

	<i>Salix aurita</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix nigricans</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix pentandra</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Sorbus aucuparia</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Stellaria holostea</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Taraxacum</i> sp.	Tuomikoski 1952
Hybos culiciformis	<i>Coronilla emerus</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
Iteaphila furcata	<i>Prunus padus</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Rhamnus frangula</i>	Tuomikoski 1952
Iteaphila macquarti	<i>Ledum palustre</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Prunus padus</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix aurita</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix caprea</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix glauca</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix lapponum</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix myrtilloides</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix phylicifolia</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix</i> sp.	Tuomikoski 1952
Iteaphila nitidula	<i>Prunus padus</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix</i> sp.	Tuomikoski 1952
Iteaphila obscura	<i>Ledum palustre</i>	Tuomikoski 1952
Iteaphila oedalina	<i>Salix phylicifolia</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix</i> sp.	Tuomikoski 1952
Kritempis livida	<i>Achillea millefolium</i>	Parmenter 1951
		Tuomikoski 1952
		Thèse Lefebvre 2017
	<i>Achillea ptarmica</i>	Müller 1880
		Tuomikoski 1952
	<i>Aegopodium podagraria</i>	Müller 1880
		Tuomikoski 1952
	<i>Allium cepa</i>	Müller 1880
	<i>Asclepias cornuti</i>	Müller 1880
	<i>Aster tripolium</i>	Parmenter 1951
	<i>Bellis perennis</i>	Müller 1880
	<i>Calystegia sepium</i>	Parmenter 1951
	<i>Centaurea cyanus</i>	Müller 1880
	<i>Centaurea jacea</i>	Tuomikoski 1952
		Thèse Lefebvre 2017
	<i>Centaurea scabiosa</i>	Parmenter 1951
	<i>Cerastium triviale</i>	Müller 1880
	<i>Chamerion angustifolium</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Chelidonium majus</i>	Müller 1880
	<i>Cichorium intybus</i>	Parmenter 1951
	<i>Cirsium arvense</i>	Müller 1880
		Parmenter 1951
		Tuomikoski 1952
	<i>Cirsium lanceolatum</i>	Parmenter 1951
	<i>Cirsium palustre</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Convolvulus arvensis</i>	Müller 1880
		Parmenter 1951
	<i>Cornus sanguinea</i>	Müller 1880
	<i>Crataegus laevigata</i>	Müller 1880
	<i>Dactylorhiza maculata</i>	Darwin 1862
	<i>Epilobium angustifolium</i>	Müller 1880

	<i>Epilobium hirsutum</i>	Parmenter 1951
	<i>Epilobium montanum</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Filipendula ulmaria</i>	Parmenter 1951
	<i>Fragaria vesca</i>	Müller 1880
	<i>Galium uliginosum</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Geranium arboreum</i>	Fiz et al. 2008
	<i>Gymnadenia conopsea</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Heracleum sphondylium</i>	Müller 1880
		Parmenter 1951
	<i>Hottonia palustris</i>	Müller 1880
	<i>Hypericum perforatum</i>	Müller 1880
	<i>Jacobaea vulgaris</i>	Müller 1880
	<i>Jasione montana</i>	Müller 1880
	<i>Knautia arvensis</i>	Müller 1880
		Parmenter 1951
		Thèse Lefebvre 2017
	<i>Leontodon autumnalis</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Leontodon hispidus</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Linnaea borealis</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Linum catharticum</i>	Müller 1880
	<i>Malus domestica</i>	Müller 1880
	<i>Matricaria inodora</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Mentha aquatica</i>	Müller 1880
	<i>Oenanthe fistulosa</i>	Müller 1880
	<i>Orchis maculata</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Origanum vulgare</i>	Müller 1880
	<i>Picris hieracioides</i>	Müller 1880
	<i>Polygonum amphibium</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Prunus padus</i>	Müller 1880
	<i>Ranunculus lanuginosus</i>	Müller 1880
	<i>Ranunculus repens</i>	Parmenter 1951
	<i>Rheum rhaponticum</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Rorippa amphibia</i>	Müller 1880
	<i>Rorippa sylvestris</i>	Müller 1880
	<i>Rubus fruticosus</i>	Müller 1880
		Parmenter 1951
	<i>Scabiosa</i> sp.	Chvála 1994
	<i>Sorbaria sorbifolia</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Sorbus aucuparia</i>	Müller 1880
	<i>Stellaria graminea</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Stellaria holostea</i>	Parmenter 1951
	<i>Stellaria media</i>	Parmenter 1951
	<i>Succisa pratensis</i>	Müller 1880
	<i>Taraxacum officinale</i>	Müller 1880
		Parmenter 1951
	<i>Thymus vulgaris</i>	Müller 1880
	<i>Tragopogon pratensis</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Trifolium pratense</i>	Parmenter 1951
	<i>Trigonella alba</i>	Müller 1880
	<i>Valeriana officinalis</i>	Müller 1880
		Tuomikoski 1952
	<i>Vicia cracca</i>	Müller 1880
Leptempis grisea	<i>Ajuga reptans</i>	Dzhambazov & Teneva 2000

	<i>Bistorta major</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Centaurea cyanus</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Cichorium inthybus</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Crataegus monogyna</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Geranium columbinum</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Isatis praecox</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Myosotis sylvatica</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Ornithogalum umbellatum</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Potentilla reptans</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Ranunculus nemorosus</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Ranunculus polyanthemus</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Rorippa lippizensis</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Sambucus nigra</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Scleranthus perennis</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Viola tricolor</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
Leptempis meridionalis	<i>Ajuga pyramidalis</i>	Dzhambazov & Teneva 2002
	<i>Bistorta major</i>	Dzhambazov & Teneva 2002
	<i>Geranium columbinum</i>	Dzhambazov & Teneva 2002
	<i>Myosotis sylvatica</i>	Dzhambazov & Teneva 2002
	<i>Ornithogalum kohii</i>	Dzhambazov & Teneva 2002
	<i>Plantago media</i>	Dzhambazov & Teneva 2002
	<i>Ranunculus nemorosus</i>	Dzhambazov & Teneva 2002
	<i>Sanicula europaea</i>	Dzhambazov & Teneva 2002
	<i>Saxifraga bulbifera</i>	Dzhambazov & Teneva 2002
	<i>Silene gigantea</i>	Dzhambazov & Teneva 2002
	<i>Veronica chamaedris</i>	Dzhambazov & Teneva 2002
	<i>Veronica jaquinii</i>	Dzhambazov & Teneva 2002
Leptempis pandellei	<i>Allium schoenoprasum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Geranium pyrenaicum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Geranium sylvaticum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Linum alpinum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Onobrychis viciifolia</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Persicaria bistorta</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Phyteuma betonicifolium</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Phyteuma orbiculare</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Rhododendron ferrugineum</i>	Delmas 2012 (thèse)
Leptempis rustica	<i>Ajuga reptans</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Bistorta major</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Centaurea jacea</i>	Müller 1880
	<i>Cerastium arvense</i>	Müller 1880
	<i>Cichorium inthybus</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Epilobium angustifolium</i>	Müller 1880
	<i>Geranium columbinum</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Isatis praecox</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Müller 1880
		Thèse Lefebvre 2017
	<i>Mentha aquatica</i>	Müller 1880
	<i>Myosotis sylvatica</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Oenanthe fistulosa</i>	Müller 1880
	<i>Origanum vulgare</i>	Müller 1880
	<i>Prunus communis</i>	Müller 1880
	<i>Prunus padus</i>	Müller 1880
	<i>Rorippa lippizensis</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Sambucus nigra</i>	Dzhambazov & Teneva 2000

	<i>Sorbus aucuparia</i>	Müller 1880
	<i>Valeriana officinalis</i>	Müller 1880
	<i>Viola tricolor</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
Leptempis sp.	<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	Claessens J. & Kleynen J. 2016
	<i>Neotinea ustulata</i>	Claessens J. & Kleynen J. 2016
Leptempis variegata	<i>Achillea millefolium</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Allium schoenoprasum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Carum carvi</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Ornithogalum umbellatum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Persicaria bistorta</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Ranunculus bulbosus</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Taraxacum officinale</i>	Thèse Lefebvre 2017
Lissempis nigratarsis	<i>Campanula sparsa</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Gentiana punctata</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Myosotis sylvatica</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
	<i>Potentilla reptans</i>	Dzhambazov & Teneva 2000
Lundstroemiella brevistyla	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Thèse Lefebvre 2017
Lundstroemiella dudai	<i>Ledum palustre</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Ornithogalum umbellatum</i>	Thèse Lefebvre 2017
Lundstroemiella hybotina	<i>Calluna vulgaris</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Geranium sylvaticum</i>	Tuomikoski 1952
Lundstroemiella sp.	<i>Corallorhiza trifida</i>	Claessens J. & Kleynen J. 2016
Lundstroemiella sp.M3	<i>Anemone narcissiflora</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Cerastium sp.</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Gentiana verna</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Leucanthemopsis alpina</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Myosotis alpestris</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Ranunculus kuepferi</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Ranunculus montanus</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Saxifraga exarata</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Viola tricolor</i>	Thèse Lefebvre 2017
Megacyttarus anomalipennis	<i>Salix sp.</i>	Tuomikoski 1952
Megacyttarus nigripes	<i>Salix pentandra</i>	Tuomikoski 1952
Megacyttarus nodipes	<i>Salix sp.</i>	Tuomikoski 1952
Microphorus velutinus	<i>Crataegus laevigata</i>	Müller 1880
Pachymeria femorata	<i>Bellis perennis</i>	Parmenter 1951
Pachymeria picipes	<i>Crataegus monogyna</i>	Collin 1961
Pachymeria sp.	<i>Galium verum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Ranunculus bulbosus</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Tragopogon pratensis</i>	Thèse Lefebvre 2017
Pachymeria sp.M1	<i>Geranium pyrenaicum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Geranium sylvaticum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Hieracium cymosum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Hypochaeris maculata</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Knautia arvensis</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Leontodon hispidus</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Picris hieracioides</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Ranunculus bulbosus</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Scorzonera hispanica</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Tragopogon pratensis</i>	Thèse Lefebvre 2017
Pachymeria sp.M2	<i>Geranium sylvaticum</i>	Thèse Lefebvre 2017

	<i>Hypochaeris maculata</i>	Thèse Lefebvre 2017
Pachymeria tumida	<i>Allium schoenoprasum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Centaurea jacea</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Galium verum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Geranium sylvaticum</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Hypochaeris maculata</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Knautia arvensis</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Leontodon hispidus</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Persicaria bistorta</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Picris hieracioides</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Scorzonera hispanica</i>	Thèse Lefebvre 2017
	<i>Tragopogon pratensis</i>	Thèse Lefebvre 2017
Pararhamphomyia, 6 species	<i>Platanthera stricta</i>	Patt et al. 1989
Pararhamphomyia aethiops	<i>Salix aurita</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix nigricans</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix pentandra</i>	Tuomikoski 1952
Pararhamphomyia albipennis	<i>Anemone nemorosa</i>	Collin 1961
Pararhamphomyia albissima	<i>Salix</i> sp.	Tuomikoski 1952
Pararhamphomyia dispar	<i>Caltha palustris</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix aurita</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix glauca</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix phylicifolia</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix</i> sp.	Tuomikoski 1952
Pararhamphomyia plumipes	<i>Salix</i> sp.	Tuomikoski 1952
Pararhamphomyia niveipennis	<i>Salix aurita</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix phylicifolia</i>	Tuomikoski 1952
	<i>Salix</i> sp.	Tuomikoski 1952
Pararhamphomyia tarsata	<i>Crataegus monogyna</i>	Collin 1961
Pararhamphomyia unguiculata	<i>Ledum palustre</i>	Tuomikoski 1952
Polyblepharis opaca	<i>Bellis perennis</i>	Müller 1880
	<i>Cardamine pratensis</i>	Müller 1880
	<i>Cerastium arvense</i>	Müller 1880
	<i>Euphorbia</i> sp.	Chvála 1994
	<i>Lonicera xylosteum</i>	Müller 1880
	<i>Myosotis palustris</i>	Müller 1880
	<i>Ranunculus</i> sp.	Chvála 1994
	<i>Saxifraga granulata</i>	Lindgaard Hansen & Molau 1994
	<i>Sorbaria sorbifolia</i>	Müller 1880
	<i>Spiraea chamaedryfolia</i>	Müller 1880
	<i>Spiraea salicifolia</i>	Müller 1880
	<i>Stellaria holostea</i>	Müller 1880
	<i>Taraxacum officinale</i>	Müller 1880
		Parmenter 1951
	<i>Taraxacum</i> sp.	Chvála 1994
Rhamphomyia aethiops	<i>Pinguicula alpina</i>	Elberling & Olesen 1999
Rhamphomyia anthracina	<i>Carduus defloratus</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Chaerophyllum hirsutum</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Leontodon hispidus</i>	Benadi et al. 2014
	<i>Phyteuma orbiculare</i>	Benadi et al. 2014
Rhamphomyia brunnostrata	<i>Mitella acerina</i>	Okuyama et al. 2004
	<i>Mitella furusei</i>	Okuyama et al. 2004
Rhamphomyia caudata	<i>Cerastium alpinum</i>	Collin 1923
	<i>Dryas octopetala</i>	Collin 1923

Rhamphomyia cf Alpinomyia sp.M1	Myosotis alpestris	Thèse Lefebvre 2017
	Ranunculus kuepferi	Thèse Lefebvre 2017
	Ranunculus montanus	Thèse Lefebvre 2017
Rhamphomyia filicauda	Dryas integrifolia	Hocking 1968
		Kevan 1975
	Dryas sp.	McAlpine 1965
	Potentilla sp.	Hocking 1968
Rhamphomyia flava	Heracleum sphondylium	Drabble & Drabble 1927
Rhamphomyia heterochroma	Potentilla erecta	Benadi et al. 2014
Rhamphomyia hoeli	Dryas integrifolia	McAlpine 1965
	Lesquerella arctica	McAlpine 1965
Rhamphomyia laevipes	Malus domestica	Collin 1961
Rhamphomyia longipes	Orchis elodes	Kimmins 1939
Rhamphomyia morio	Arabis alpina	Elberling & Olesen 1999
	Cerastium alpinum	Elberling & Olesen 1999
		Totland 1993
	Dryas octopetala	Elberling & Olesen 1999
	Leontodon autumnalis	Totland 1993
	Parnassia palustris	Totland 1993
	Pinguicula alpina	Elberling & Olesen 1999
	Polygonum viviparum	Elberling & Olesen 1999
	Potentilla crantzii	Elberling & Olesen 1999
		Totland 1993
	Ranunculus acris	Totland 1993
	Silene acaulis	Elberling & Olesen 1999
		Totland 1993
	Taraxacum croceum	Totland 1993
	Taraxacum sp.	Elberling & Olesen 1999
	Viola biflora	Elberling & Olesen 1999
Rhamphomyia nigrita	Dryas integrifolia	Downes 1970
		Hocking 1968
		Kevan 1975
	Erigeron compositus	Hocking 1968
	Potentilla sp.	Hocking 1968
	Saxifraga tricuspidata	Downes 1970
Rhamphomyia nitidula	Salix sp.	Tuomikoski 1952
Rhamphomyia obscuripennis	Diapensia lapponica	Elberling & Olesen 1999
	Dryas octopetala	Elberling & Olesen 1999
	Pinguicula alpina	Elberling & Olesen 1999
	Polygonum viviparum	Elberling & Olesen 1999
	Potentilla crantzii	Elberling & Olesen 1999
	Salix oppositifolia	Elberling & Olesen 1999
	Salix reticulata	Elberling & Olesen 1999
Rhamphomyia plumipes	Campanula rotundifolia	Müller 1880
Rhamphomyia reflexa	Dryas octopetala	Elberling & Olesen 1999
	Polygonum viviparum	Elberling & Olesen 1999
Rhamphomyia siebecki	Cichorium inthybus	Dzhambazov & Teneva 2000
	Gentiana punctata	Dzhambazov & Teneva 2000
Rhamphomyia sp.	Parrya nudicaulis	Fulkerson et al. 2012
	Taraxacum sp.	Mosquin & Martin 1967
	Thaspium barbinode	Lindsey 1984
	Zizia trifoliata	Lindsey 1984
Rhamphomyia sp. 3	Linum lewisii	Kearns & Inouye 1994

Rhamphomyia sp. 4	Linum lewisii	Kearns & Inouye 1994
Rhamphomyia sp. nr. lamelliseta	Cerastium alpinum	Hocking 1968
	Dryas integrifolia	Hocking 1968
	Saxifraga oppositifolia	Hocking 1968
Rhamphomyia sp.1	Potentilla sp.	Hocking 1968
	Saxifraga tricuspidata	Hocking 1968
	Taraxacum arctogenum	Hocking 1968
Rhamphomyia sp.M1	Geum montanum	Thèse Lefebvre 2017
Rhamphomyia sp.M2	Ranunculus bulbosus	Thèse Lefebvre 2017
Rhamphomyia spec. nov. 1	Euphorbia cyparissias	Benadi et al. 2014
Rhamphomyia spec. nov. 2	Aster bellidialstrum	Benadi et al. 2014
Rhamphomyia stroblii	Campanula scheuchzeri	Benadi et al. 2014
Rhamphomyia sulcata	Acer platanoides	Tuomikoski 1952
	Anthriscus sylvestris	Tuomikoski 1952
	Crataegus monogyna	Collin 1961
	Salix aurita	Tuomikoski 1952
	Salix cinerea	Müller 1880
	Salix sp.	Tuomikoski 1952
	Saxifraga granulata	Lindgaard Hansen & Molau 1994
Rhamphomyia sulcatina	Anthriscus sylvestris	Tuomikoski 1952
Rhamphomyia tibialis	Anemone narcissiflora	Thèse Lefebvre 2017
Rhamphomyia umbripennis	Orchis elodes	Kimmins 1939
Rhamphomyia umbripes	Cardamine pratensis	Benadi et al. 2014
	Euphorbia cyparissias	Benadi et al. 2014
	Leontodon hispidus	Benadi et al. 2014
Rhamphomyia variabilis	Solidago canadensis	Allen 1994
Xanthempis digramma	Taraxacum officinale	Parmenter 1951
Xanthempis lutea	Heracleum sphondylium	Parmenter 1951
Xanthempis pseudosemicinerea	Ranunculus bulbosus	Thèse Lefebvre 2017
Xanthempis punctata	Aegopodium podagraria	Müller 1880
	Anthriscus sylvestris	Müller 1880
	Cypripedium calceolus	Müller 1880
	Sorbaria sorbifolia	Müller 1880
	Spiraea chamaedryfolia	Müller 1880
	Spiraea salicifolia	Müller 1880
	Taraxacum officinale	Müller 1880
		Parmenter 1951
Xanthempis semicinerea	Ranunculus kuepferi	Thèse Lefebvre 2017
Xanthempis stercorea	Achillea millefolium	Tuomikoski 1952
	Anthriscus sylvestris	Müller 1880
		Tuomikoski 1952
	Apiaceae sp.	Tuomikoski 1952
	Heracleum sibiricum	Tuomikoski 1952
	Sorbaria sorbifolia	Tuomikoski 1952
	Sorbus aucuparia	Tuomikoski 1952
	Taraxacum sp.	Tuomikoski 1952
Xanthempis trigramma	Chaerophyllum temulum	Parmenter 1951
	Crataegus sp.	Chandler P.J. 1972
		Parmenter 1951
	Euphorbia amygdaloides	Parmenter 1951
	Heracleum sphondylium	Drabble & Drabble 1927

ANNEXE 3

Annexes du chapitre II :

Supplementary material du manuscrit

« Altitudinal, temporal and trophic partitioning of
flower-visitors in Alpine communities »

**« Altitudinal, temporal and trophic partitioning
of flower-visitors in Alpine communities »**

Appendix 1

Additional graphs and tables for the manuscript

Table A1: Main altitudinal gradients of plants-pollinators interactions published

Publication	Location	Reproducible protocol	Grain / limits of the gradient	Time
Müller 1880	European Alps	No	« Lowlands », « Alps », «Above the boundary of trees »	NC (years)
Heithaus 1974	Costa Rica	No	2 elevations: "lowland" and 3335m	1 year
Moldenke 1976	USA - California	No	0 to 4200 m but study sites spread all over California	8 years
Arroyo et al. 1982	Chile (centre)	Yes (beetles excluded)	3 ranges: 2200-2600 m, 2700-3100 m, and 3200-3600 m	6 months
Warren et al. 1988	USA - Utah	No	2 elevations: 1495 m and 3170 m (with 200 km in between)	3 weeks
Medan et al. 2002	Argentina (Andes)	No	2 elevations: 1900 m and 3300 m	6 days

Table A2: Altitude, GPS coordinates and sampling effort for each study site

Code	Year	Altitude (m)	Latitude	Longitude	Transects (days)
S01	2014	972	44,399090	6,475160	20 (5)
S02	2014	1170	44,365687	6,629452	28 (7)
S03	2014	1415	44,355892	6,616068	24 (6)
S04	2014	1912	44,314721	6,750020	16 (4)
S05	2014	2330	44,259799	6,746169	16 (4)
S06	2014	1435	44,416401	6,767820	24 (6)
S07	2014	1790	44,398159	6,777288	20 (5)
S08	2014	2086	44,359412	6,787121	16 (4)
S09	2014	2555	44,344069	6,796272	16 (4)
S10	2015	1138	44,384271	6,592084	24 (6)
S11	2015	1772	44,399850	6,776540	28 (7)
S12	2015	2108	44,358870	6,786930	24 (6)
S13	2015	2659	44,335194	6,812772	16 (4)

Table A3: Taxonomists who identified the collected specimens, by taxonomic group

Order	Superfamily / Family	Determinators
Diptera	Conopidae, Stratiomyidae, Syrphidae	Axel Ssymank
	Empididae	Christophe Daugeron
	Calliphoridae	Knut Rognes
	Tachinidae	Hans-Peter Tschorsnig
	Muscidae, partly Anthomyiidae	Adrian Pont
	Other families (above species level IDs)	Emmanuel Delfosse, Christophe Daugeron, Vincent Lefebvre
Coleoptera	Mordellidae	Pascal Leblanc
	Malachiidae, Dasytidae	Robert Constantin & Vincent Lefebvre
	Cerambycidae, Cantharidae, Buprestidae, Rutelidae, Cetoniidae, Oedemeridae, and other Coleoptera	Vincent Lefebvre
Hymenoptera	Apoidea	
	Apidae – genus <i>Bombus</i>	Matthieu Aubert
	Apidae – genus <i>Nomada</i>	Eric Dufrêne
	Apidae – Other genera	Matthieu Aubert
	Halictidae	Matthieu Aubert & David Genoud
	Andrenidae	David Genoud
	Colletidae, Megachilidae	Matthieu Aubert
	Ichneumonidae	Claire Villemant
	Symphyla – All families	David R. Smith
	Other Hymenoptera	Claire Villemant
Lepidoptera	Nymphalidae, Zygaenidae, Lycaenidae	Jérôme Barbut, Emmanuel Delfosse, Axel Dehalleux, Vincent Lefebvre
Other	Heteroptera, Neuroptera	Armand Matocq, Vincent Lefebvre

Table A4: ANOVA table of the minimum adequate linear model testing the influence of altitude, Julian Day (JD), their quadratic terms and their interactions on the abundance of flowering-plants

	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)	
JD	6.602	1	7.0786	0.0098	**
JD ²	11.328	1	12.1465	0.0009	***
Altitude ²	0.548	1	0.5880	0.4459	
JD:Altitude ²	4.395	1	4.7122	0.0335	*
Residuals	62.487	67			

Table A5: ANOVA table of the minimum adequate linear model testing the influence of altitude, Julian Day (JD), their quadratic terms and their interactions on the abundance of flowering-plants

	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)	
JD	207.08	1	17.070	0.0001	***
JD ²	207.63	1	17.116	0.0001	***
Altitude	160.70	1	13.247	0.0005	***
Altitude ²	241.53	1	19.911	<.0001	***
JD:Altitude ²	204.39	1	16.849	0.0001	***
Residuals	800.63	66			

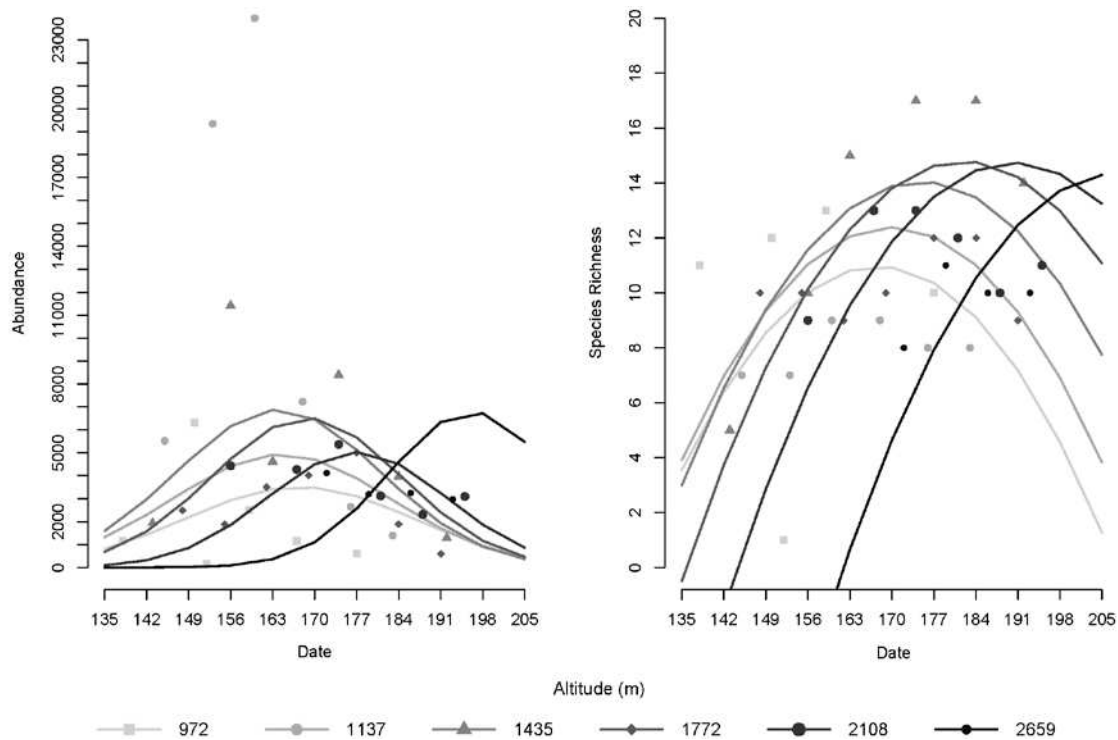


Figure A1: Abundance and species richness of flowering plants over time at 6 different elevations along the gradient

Table A6: ANOVA tables of the minimum adequate linear models testing the influence of insect order, altitude, Julian Day (JD), their quadratic terms and interactions on the abundance (left) and species richness (right) of flower-visiting insects.

	Abundance					Species richness				
	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)		Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)	
(Intercept)	0.097	1	0.1616	0.6880		0.636	1	2.6530	0.1046	
Order	3.976	3	2.2120	0.0872	.	1.834	3	2.5514	0.0561	.
JD	0.441	1	0.7355	0.3919		1.083	1	4.5208	0.0344	*
JD ²	0.788	1	1.3159	0.2524		1.344	1	5.6105	0.0186	*
Altitude	0.685	1	1.1438	0.2859		0.011	1	0.0439	0.8343	
Altitude ²	3.555	1	5.9333	0.0155	*	0.906	1	3.7834	0.0529	.
Order:JD	5.610	3	3.1209	0.0266	*	2.423	3	3.3717	0.0191	*
Order:JD ²	7.762	3	4.3183	0.0054	**	3.358	3	4.6720	0.0034	**
Order:Altitude	1.975	3	1.0986	0.3503		2.280	3	3.1728	0.0248	*
Order:Altitude ²	4.353	3	2.4217	0.0664	.	4.479	3	6.2319	0.0004	***
JD ² :Altitude	0.118	1	0.1968	0.6577		0.077	1	0.3194	0.5724	
JD:Altitude	0.436	1	0.7272	0.3946		0.004	1	0.0174	0.8952	
Order:JD ² : Altitude	7.133	3	3.9684	0.0086	**	3.422	3	4.7609	0.0030	**
Residuals	152.790	255				61.092	255			

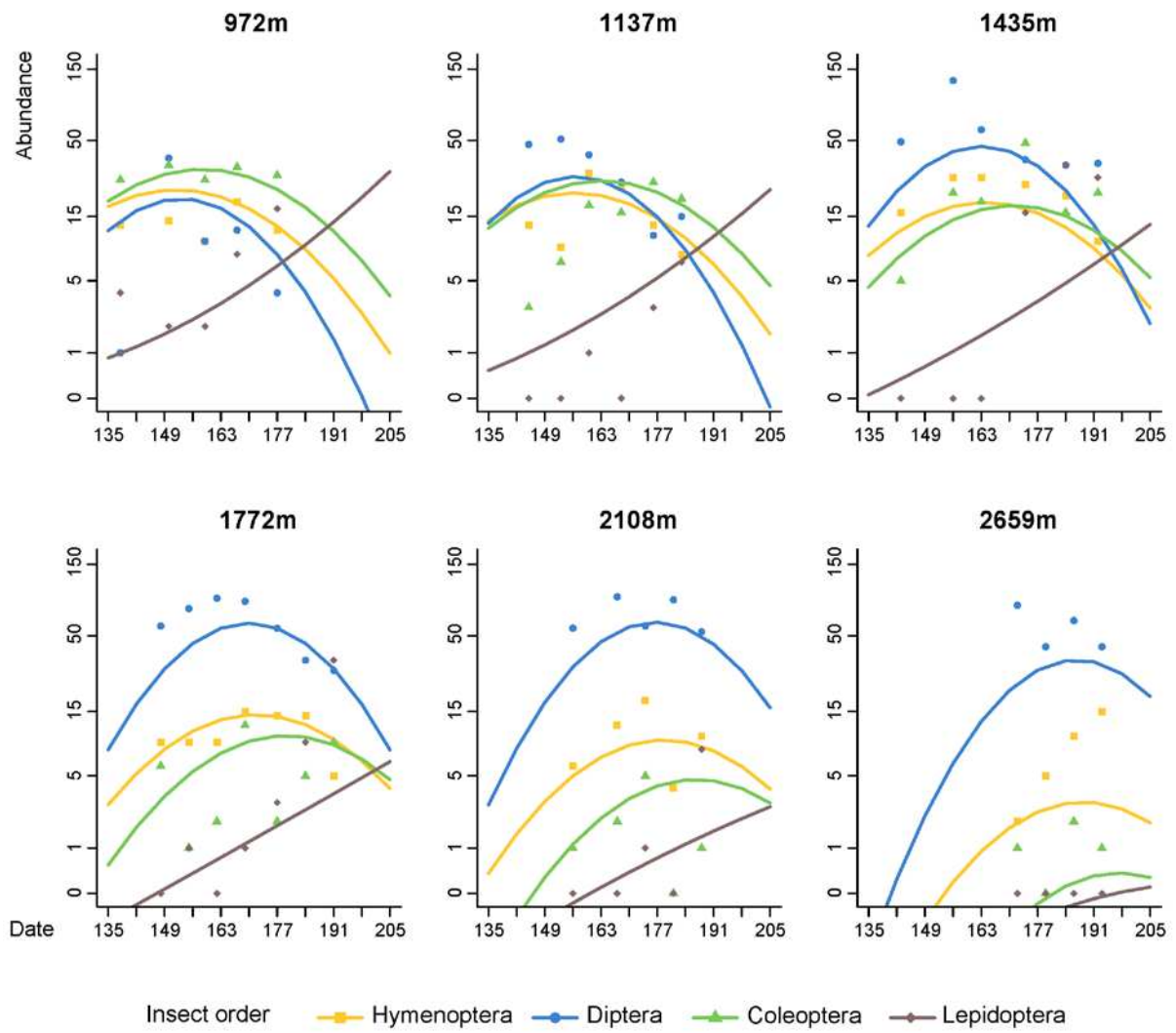


Figure A2: Abundances of the four major anthophilous orders over time at 6 different elevations along the gradient, without the honey bee *Apis mellifera*.

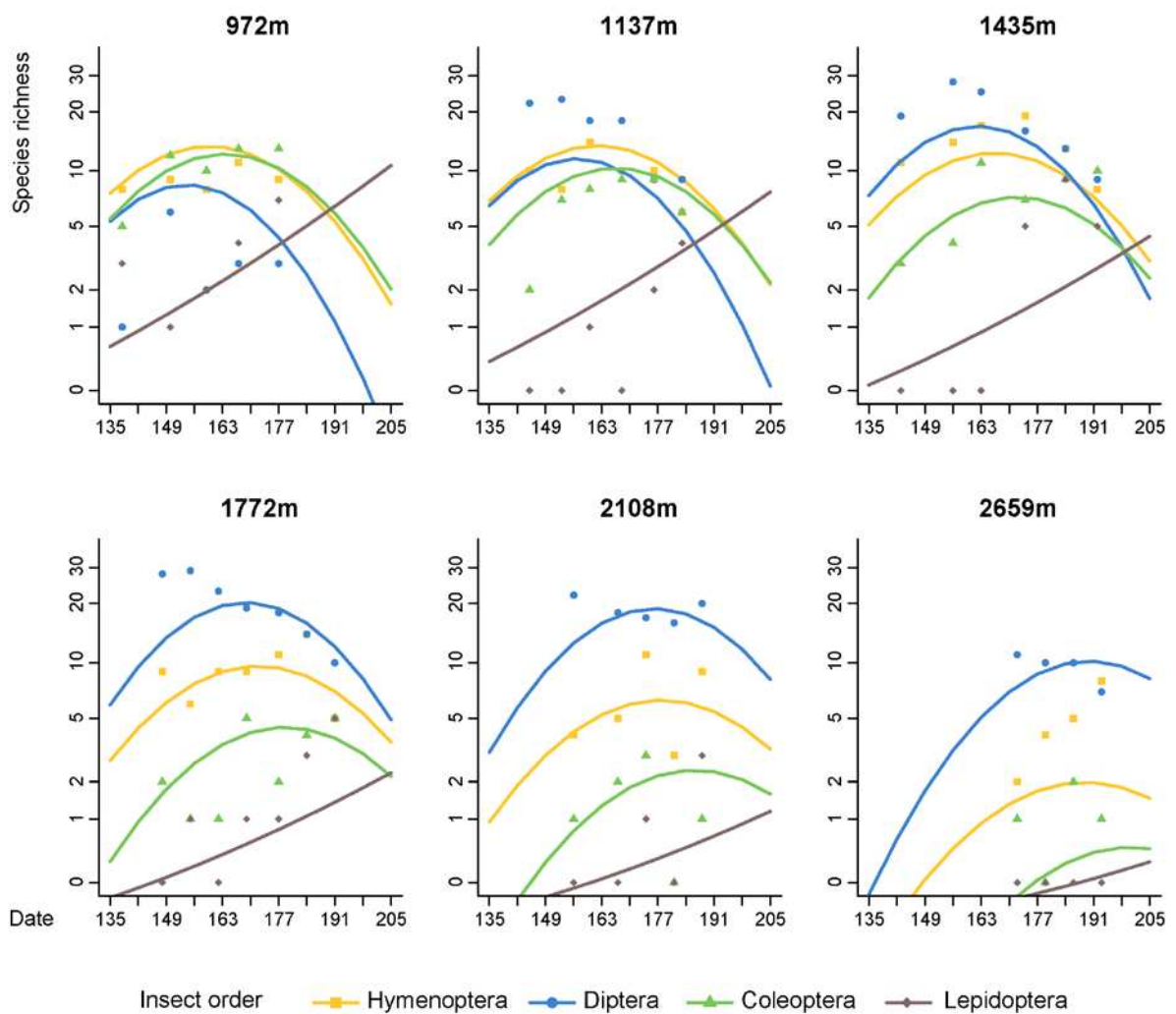


Figure A3: Species richness of the four major anthophilous orders over time at 6 different elevations along the gradient.

Table A7: P-values for Jost's test examining the significance of the Bray-Curtis dissimilarity in the use of available floral resources among orders along the gradient.

	Coleoptera	Diptera	Hymenoptera
Coleoptera		2.03e-05	1.08e-05
Diptera			2.91e-06
Hymenoptera			

Table A8: ANOVA table of the minimum adequate linear models testing the effects of insect family, altitude and its quadratic term, Julian Day (JD) and its quadratic term, and interactions on the abundance and species richness of flower visiting flies.

Abundance					Richness				
	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)		Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)
(Intercept)	10.736	1	12.6152	0.0004	(Intercept)	0.637	1	2.1631	0.1426
Family	10.712	3	4.1954	0.0064	Family	2.043	3	2.3121	0.0766
JD	13.666	1	16.0574	<.0001	JD	0.530	1	1.7983	0.1811
JD ²	16.214	1	19.0515	<.0001	JD ²	0.412	1	1.3975	0.2383
Altitude	0.736	1	0.8654	0.3531	Altitude	0.515	1	1.7473	0.1874
Altitude ²	5.646	1	6.6341	0.0105	Altitude ²	0.319	1	1.0829	0.2991
Family:JD	7.245	3	2.8375	0.0385	Family:JD	1.585	3	1.7941	0.1488
Family:Altitude	9.181	3	3.5960	0.0141	Family:JD ²	0.976	3	1.1051	0.3476
Family:Altitude ²	10.855	3	4.2516	0.0059	Family:Altitude	3.004	3	3.3998	0.0184
JD:Altitude ²	12.193	1	14.3272	0.0002	Family:Altitude ²	3.277	3	3.7088	0.0122
Residuals	222.977	262			JD ² :Altitude	0.119	1	0.4036	0.5258
					JD:Altitude	0.359	1	1.2195	0.2705
					JD:Altitude ²	0.255	1	0.8645	0.3534
					Family:JD:Altitude	2.791	3	3.1597	0.0253
					Family:JD:Altitude ²	3.028	3	3.4275	0.0178
					Residuals	73.917	251		

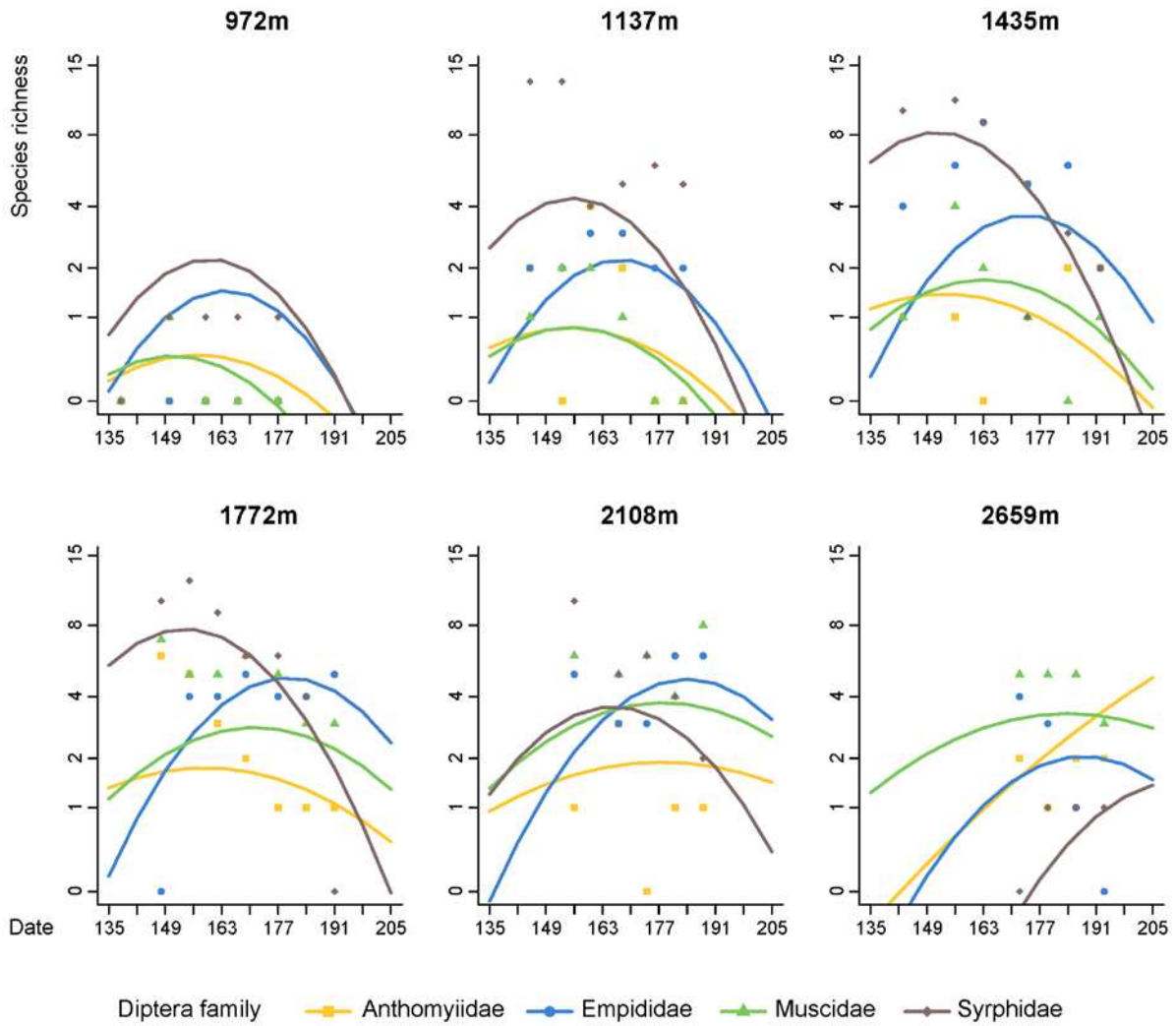


Figure A4: Species richness of the four major dipteran families over time at 6 different elevations along the gradient

Table A9: P-values for Jost's test examining the significance of the Bray-Curtis dissimilarity in the use of available floral resources among fly families along the gradient.

	Syrphidae	Empididae	Muscidae	Anthomyiidae
Syrphidae		<0.0001	<0.0001	0,0991
Empididae			<0.0001	0,0375
Muscidae				0,0261
Anthomyiidae				

Table A10: ANOVA table of the minimum adequate linear models testing the influence of insect family, altitude and its quadratic term, Julian Day (JD) and its quadratic term, and interactions on the abundance and species richness of flower visiting hymenopterans

	Abundance				Species richness			
	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)
(Intercept)	7.088	1	11.3855	0.0008 ***	2.445	1	9.7459	0.0020 **
Family	54.319	3	29.0858	<.0001 ***	23.148	3	30.7587	<.0001 ***
JD	8.845	1	14.2086	0.0002 ***	2.880	1	11.4819	0.0010 ***
JD ²	10.967	1	17.6172	<.0001 ***	3.381	1	13.4791	0.0003 ***
Altitude	5.307	1	8.5255	0.0038 **	1.887	1	7.5208	0.0065 **
Altitude ²	12.861	1	20.6604	<.0001 ***	3.291	1	13.1192	0.0003 ***
Family:Altitude ²	23.356	3	12.5061	<.0001 ***	12.046	3	16.0064	<.0001 ***
JD:Altitude ²	13.200	1	21.2040	<.0001 ***	2.995	1	11.9391	0.0006 ***
Residuals	166.835	268			67.230	268		

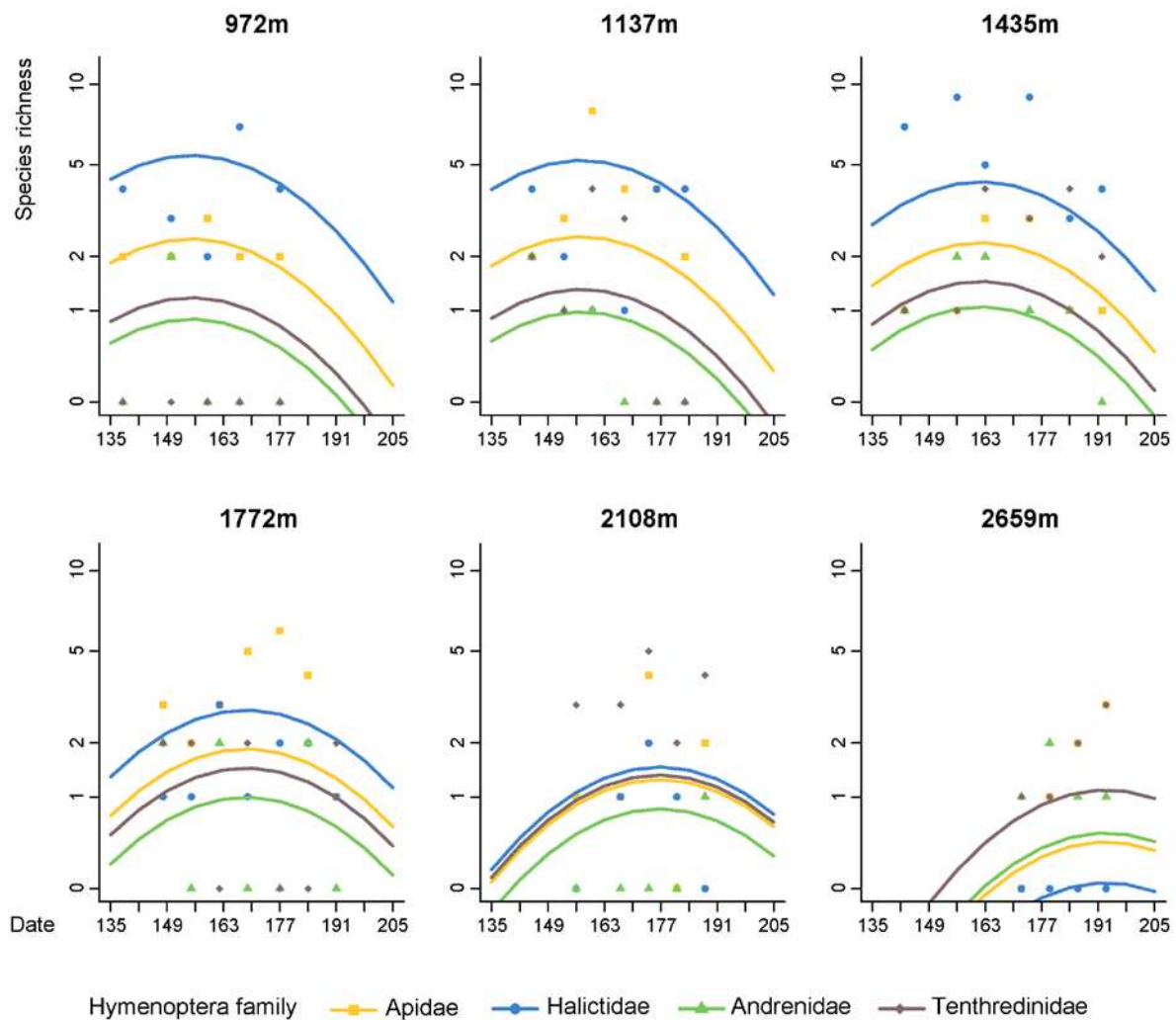


Figure A5: Species richness of the four major hymenopteran families over time at 6 different elevations along the gradient

Table A11: ANOVA table of the minimum adequate linear models testing the influence of insect family, altitude and its quadratic term, Julian Day (JD) and its quadratic term, and interactions on the abundance of flower visiting hymenopterans without *A. mellifera*

	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)	
(Intercept)	3.972	1	7.6391	0.0061	**
Family	28.257	3	18.1140	<.0001	***
JD	5.242	1	10.0811	0.0017	**
JD ²	6.430	1	12.3649	0.0005	***
Altitude	2.120	1	4.0766	0.0445	*
Altitude ²	6.582	1	12.6587	0.0004	***
Family:Altitude ²	15.267	3	9.7867	<.0001	***
JD:Altitude ²	7.153	1	13.7566	0.0002	***
Residuals	139.356	268			

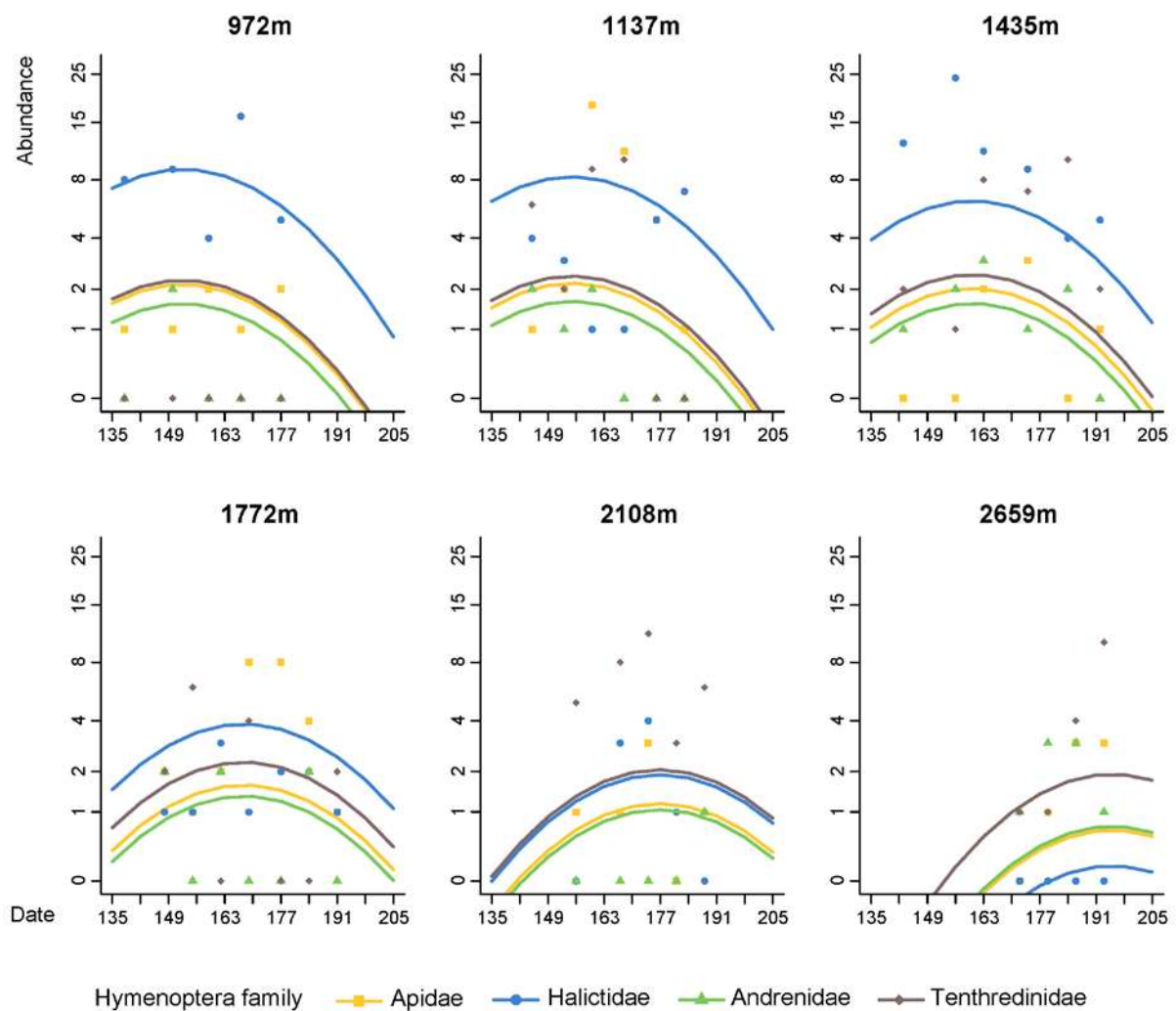


Figure A6: Abundances of the four major hymenopteran families over time at 6 different elevations along the gradient, without *Apis mellifera*.

Table A12: ANOVA table of the minimum adequate linear models testing the influence of insect family, altitude and its quadratic term, Julian Day (JD) and its quadratic term, and interactions on the abundance and species richness of flower visiting beetles.

Abundance					Richness			
	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)
(Intercept)	3.129	1	6.6922	0.0101 *	1.429	1	13.8779	0.0002 ***
Family	8.899	4	4.7577	0.0010 ***	1.731	4	4.2017	0.0025 **
JD	2.635	1	5.6342	0.0182 *	1.420	1	13.7895	0.0002 ***
JD ²	1.875	1	4.0100	0.0461 *	1.141	1	11.0779	0.0010 ***
Altitude	0.301	1	0.6437	0.4230	0.052	1	0.5034	0.4785
Altitude ²	0.006	1	0.0129	0.9098	0.082	1	0.7976	0.3725
Family:JD	5.690	4	3.0419	0.0175 *	1.337	4	3.2457	0.0125 *
Family:JD ²	4.104	4	2.1941	0.0695 .	1.068	4	2.5917	0.0367 *
Family:Altitude	4.165	4	2.2270	0.0659 .	0.803	4	1.9485	0.1022
Family:Altitude ²	5.228	4	2.7951	0.0263 *	1.410	4	3.4217	0.0093 **
JD ² :Altitude	0.240	1	0.5130	0.4744	0.214	1	2.0775	0.1505
JD:Altitude	0.336	1	0.7178	0.3975	0.193	1	1.8701	0.1724
JD:Altitude ²	0.026	1	0.0558	0.8133	0.083	1	0.8073	0.3696
Family:JD:Altitude	5.326	4	2.8472	0.0242 *	1.436	4	3.4865	0.0083 **
Residuals	148.699	318			32.755	318		

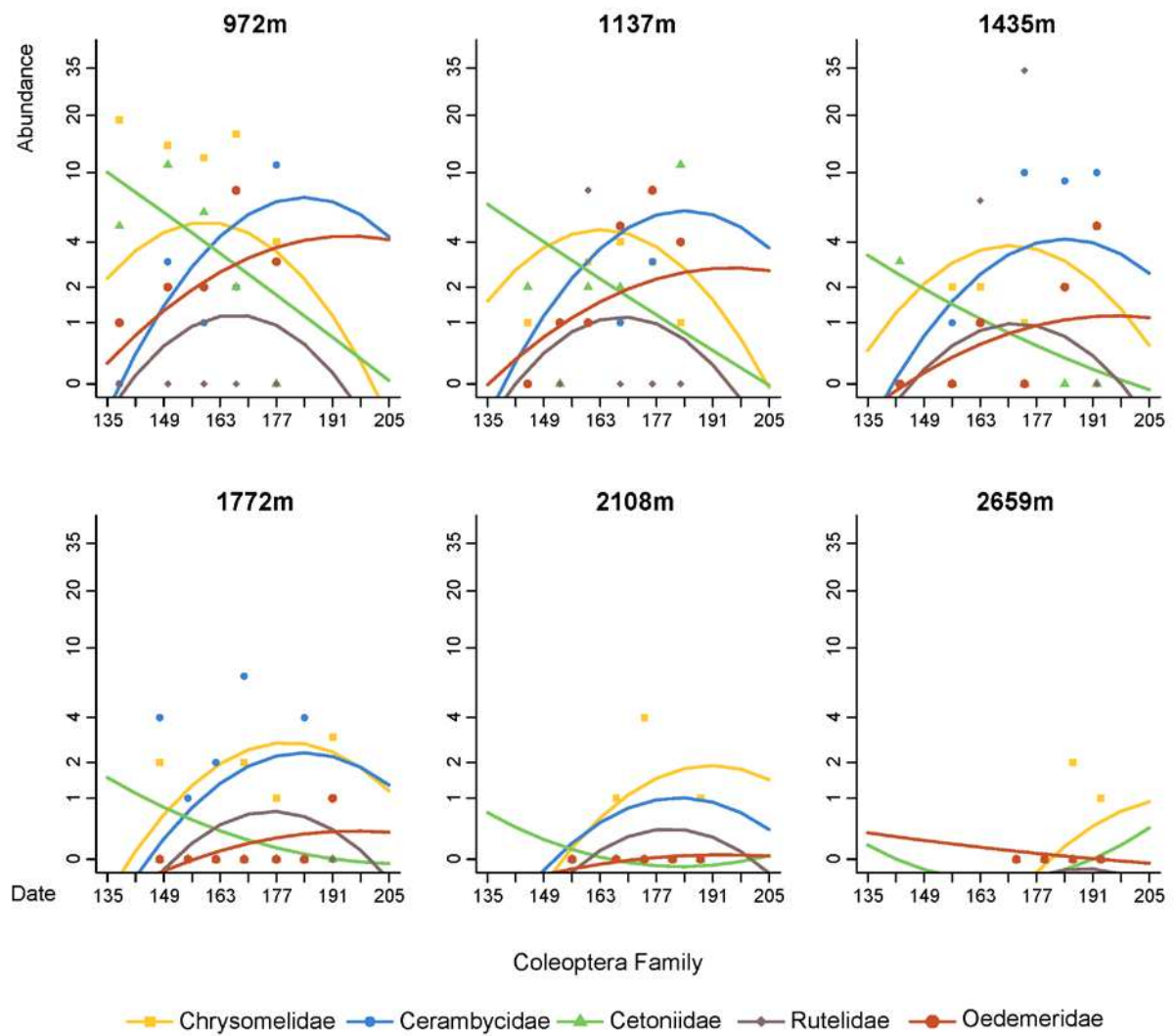


Figure A7: Abundances of the five major coleopteran families over time at 6 different elevations along the gradient

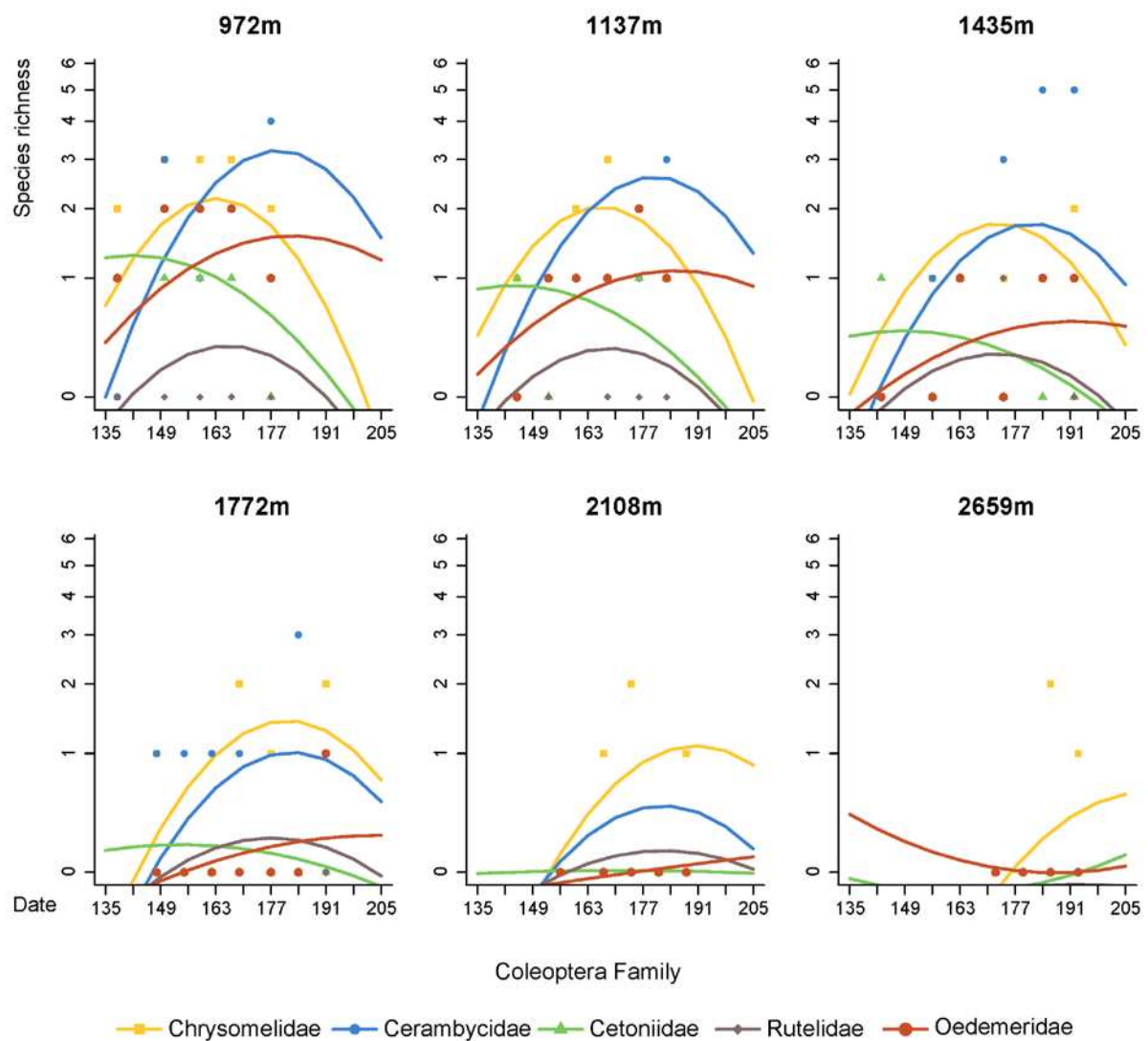


Figure A8: Species richness of the four major coleopteran families over time at 6 different elevations along the gradient

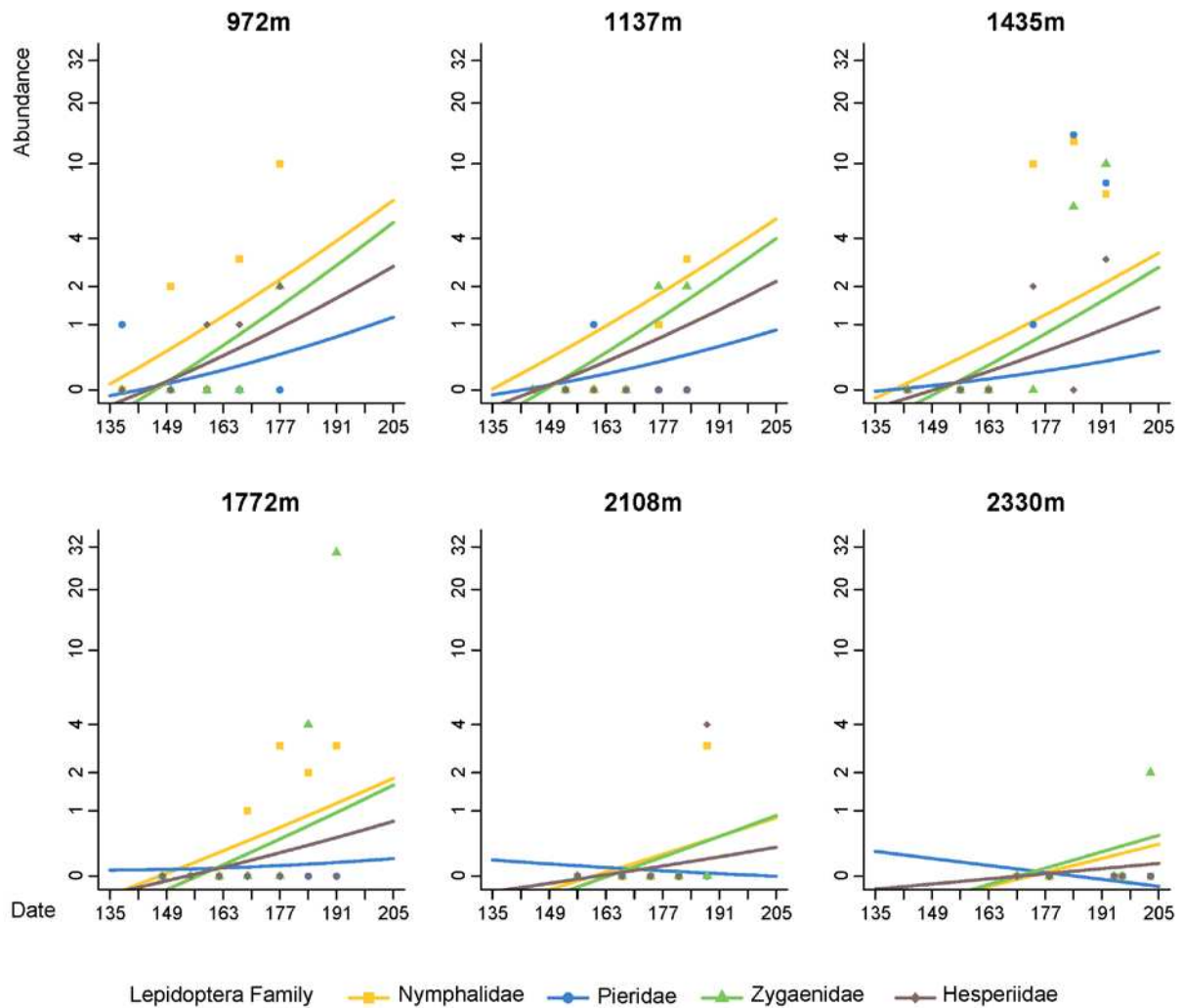


Figure A9: Abundances of the four major lepidopteran families over time at 6 different elevations along the gradient

Table A13: ANOVA table of the minimum adequate linear models testing the influence of insect family, altitude and its quadratic term, Julian Day (JD) and its quadratic term, and interactions on the abundance of flower-visiting lepidopterans.

	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)
(Intercept)	0.103	1	0.3898	0.5330
Family	2.243	3	2.8310	0.0389 *
JD	0.002	1	0.0074	0.9315
JD ²	0.104	1	0.3926	0.5315
Altitude	0.190	1	0.7200	0.3969
Altitude ²	0.074	1	0.2814	0.5963
Family:JD	3.330	3	4.2024	0.0063 **
Family:JD ²	3.107	3	3.9214	0.0092 **
JD ² :Altitude	1.458	1	5.5213	0.0195 *
Residuals	69.993	265		

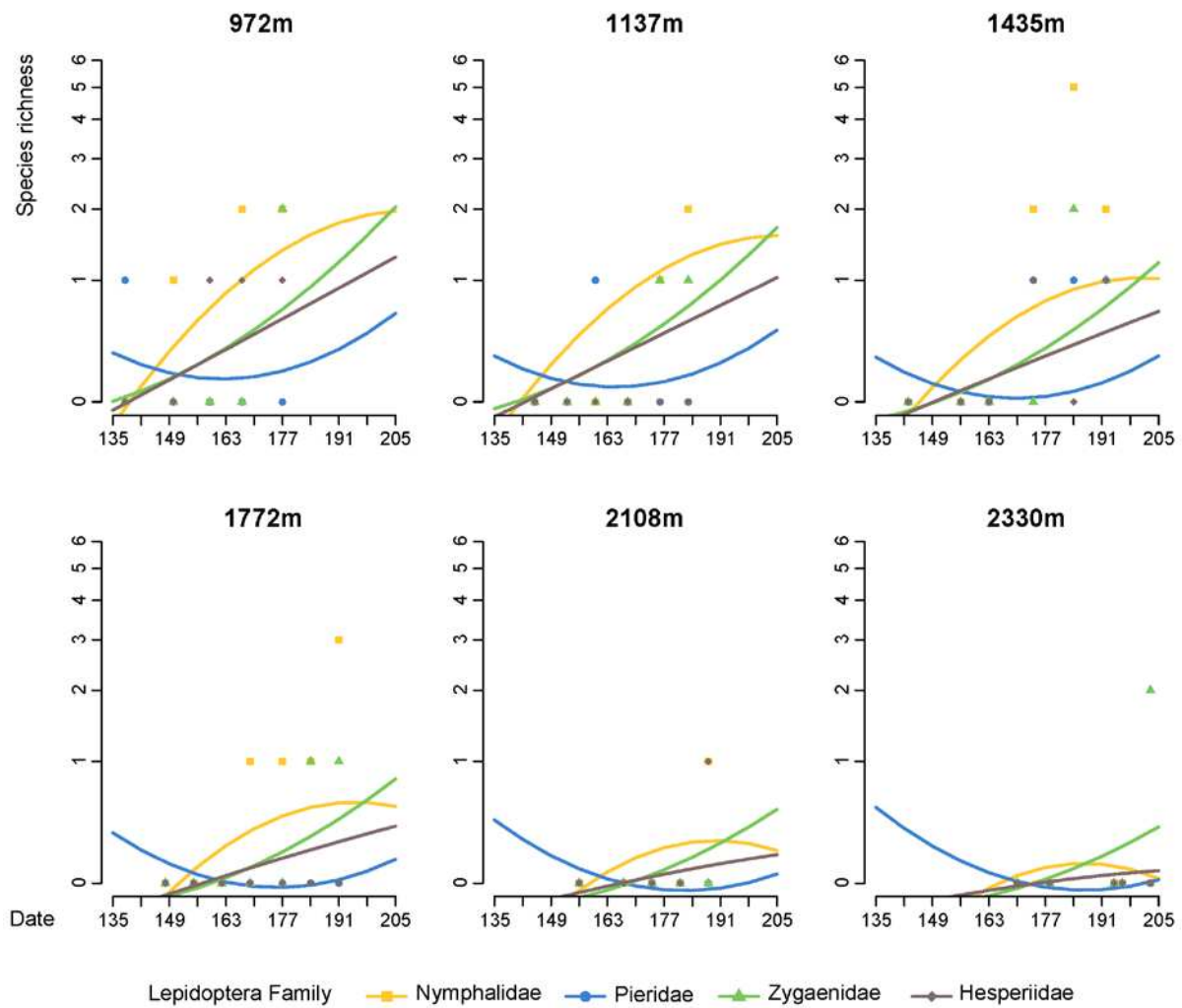


Figure A10: Species richness of the four major lepidopteran families over time at 6 different elevations along the gradient

Table A14: ANOVA table of the minimum adequate linear models testing the influence of insect family, altitude and its quadratic term, Julian Day (JD) and its quadratic term, and interactions on the abundance and species richness of flower-visiting lepidopterans.

	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)	
(Intercept)	0.0200	1	0.2519	0.6161	
Family	0.8309	3	3.4970	0.0161	*
JD	0.0070	1	0.0879	0.7672	
JD ²	0.0025	1	0.0316	0.8590	
Altitude	0.0211	1	0.2661	0.6064	**
Altitude ²	0.1737	1	2.1931	0.1398	
Family:JD	0.8057	3	3.3912	0.0186	
Family:JD ²	0.7186	3	3.0247	0.0301	
Family:Altitude ²	1.5706	3	6.6104	0.0003	*
JD ² :Altitude	0.4075	1	5.1451	0.0241	*
Residuals	20.7497	262			

Table A15. Species of Angiosperm recorded along the transects

Code	Family	Taxon
F001	Asteraceae	<i>Achillea millefolium</i> L., 1753
F002	Lamiaceae	<i>Ajuga genevensis</i> L., 1753
F003	Lamiaceae	<i>Ajuga pyramidalis</i> L., 1753
F004	Amaryllidaceae	<i>Allium schoenoprasum</i> L., 1753
F006	Primulaceae	<i>Androsace adfinis</i> subsp. <i>brigantiaca</i> (Jord. & Fourr.) Kress, 1981
F007	Ranunculaceae	<i>Anemone narcissiflora</i> L., 1753
F008	Asteraceae	<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn., 1791
F009	Apiaceae	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm., 1814
F010	Fabaceae	<i>Anthyllis vulneraria</i> subsp. <i>alpestris</i> (Kit.) Asch. & Graebn., 1908
F011	Fabaceae	<i>Anthyllis vulneraria</i> subsp. <i>polyphylla</i> (DC.) Nyman, 1878
F013	Plumbaginaceae	<i>Armeria alpina</i> Willd., 1809
F014	Asteraceae	<i>Aster alpinus</i> L. subsp. <i>alpinus</i>
F015	Fabaceae	<i>Astragalus danicus</i> Retz., 1783
F016	Fabaceae	<i>Astragalus monspessulanus</i> L. subsp. <i>monspessulanus</i>
F017	Brassicaceae	<i>Biscutella laevigata</i> L., 1771
F018	Convolvulaceae	<i>Calystegia sepium</i> (L.) R.Br., 1810
F019	Campanulaceae	<i>Campanula scheuchzeri</i>
F020	Asteraceae	<i>Carduus nutans</i> L., 1753
F021	Apiaceae	<i>Carum carvi</i> L., 1753
F022	Apiaceae	<i>Bunium</i> sp.
F023	Asteraceae	<i>Centaurea jacea</i> L. subsp. <i>jacea</i>
F024	Asteraceae	<i>Centaurea scabiosa</i> L., 1753
F025	Asteraceae	<i>Centaurea uniflora</i> Turra subsp. <i>uniflora</i>
F026	Caryophyllaceae	<i>Cerastium</i> sp.
F027	Boraginaceae	<i>Cerinthe minor</i> subsp. <i>auriculata</i> (Ten.) Rouy, 1927
F028	Asteraceae	<i>Cyanus montanus</i> (L.) Hill, 1768
F029	Asteraceae	<i>Cyanus segetum</i> Hill, 1762
F030	Caryophyllaceae	<i>Dianthus pavonius</i> Tausch, 1839
F031	Brassicaceae	<i>Draba aizoides</i> L., 1767
F032	Brassicaceae	<i>Erysimum</i> sp.
F033	Euphorbiaceae	<i>Euphorbia cyparissias</i> L., 1753
F034	Rubiaceae	<i>Galium glaucum</i> L., 1753
F035	Rubiaceae	<i>Galium verum</i> L., 1753
F036	Gentianaceae	<i>Gentiana acaulis</i> L., 1753
F037	Gentianaceae	<i>Gentiana lutea</i> L., 1753
F038	Gentianaceae	<i>Gentiana verna</i> L., 1753
F039	Gentianaceae	<i>Gentianella campestris</i> (L.) Börner, 1912
F040	Geraniaceae	<i>Geranium pyrenaicum</i> Burm.f., 1759
F041	Geraniaceae	<i>Geranium sylvaticum</i> L., 1753
F042	Rosaceae	<i>Geum montanum</i> L., 1753
F043	Orchidaceae	<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R.Br., 1813
F044	Orchidaceae	<i>Gymnadenia nigra</i> subsp. <i>corneliana</i> (Beauverd) J.M.Tison, 2010
F045	Cistaceae	<i>Helianthemum nummularium</i> (L.) Mill., 1768

F046	Asteraceae	<i>Hieracium cymosum</i> L., 1763
F047	Fabaceae	<i>Hippocrepis comosa</i> L., 1753
F048	Asteraceae	<i>Hypochaeris maculata</i> L., 1753
F049	Caprifoliaceae	<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult., 1828
F050	Fabaceae	<i>Lathyrus pratensis</i> L., 1753
F051	Asteraceae	<i>Leontodon hispidus</i> L. subsp. <i>hispidus</i>
F052	Asteraceae	<i>Leontopodium nivale</i> subsp. <i>alpinum</i> (Cass.) Greuter, 2003
F053	Asteraceae	<i>Leucanthemopsis alpina</i> (L.) Heywood, 1975
F054	Asteraceae	<i>Leucanthemum atratum</i> subsp. <i>coronopifolium</i> (Vill.) Horvatic, 1935
F055	Asteraceae	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam., 1779
F056	Linaceae	<i>Linum alpinum</i> Jacq., 1762
F057	Fabaceae	<i>Lotus</i> sp.
F058	Fabaceae	<i>Medicago lupulina</i> L., 1753
F059	Fabaceae	<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Lam., 1779
F060	Apiaceae	<i>Meum athamanticum</i> Jacq., 1776
F061	Boraginaceae	<i>Myosotis alpestris</i> F.W.Schmidt, 1794
F062	Boraginaceae	<i>Myosotis decumbens</i> Host, 1827
F063	Amaryllidaceae	<i>Narcissus poeticus</i> L., 1753
F064	Fabaceae	<i>Onobrychis viciifolia</i> [subsp. <i>montana</i> (DC.) Gams, 1924]
F065	Asparagaceae	<i>Ornithogalum umbellatum</i> L., 1753 S.str.
F065	Asteraceae	<i>Pedicularis gyroflexa</i> Vill., 1785
F066	Orobanchaceae	<i>Pedicularis rostratospicata</i> subsp. <i>helvetica</i> (Steininger) O.Schwarz, 1949
F067	Orobanchaceae	<i>Pedicularis tuberosa</i> L., 1753
F068	Orobanchaceae	<i>Persicaria bistorta</i> (L.) Samp., 1913
F069	Polygonaceae	<i>Phyteuma betonicifolium</i> Vill., 1785
F070	Campanulaceae	<i>Phyteuma orbiculare</i> L., 1753
F071	Campanulaceae	<i>Phyteuma orbiculare</i> L., 1753
F073	Asteraceae	<i>Picris hieracioides</i> L., 1753
F074	Asteraceae	<i>Pilosella lactucella</i> (Wallr.) P.D.Sell & C.West, 1967
F075	Plantaginaceae	<i>Plantago lanceolata</i> L., 1753
F076	Plantaginaceae	<i>Plantago major</i> L., 1753
F077	Polygalaceae	<i>Polygala</i> sp.
F078	Rosaceae	<i>Potentilla aurea</i> L., 1756
F079	Rosaceae	<i>Potentilla crantzii</i> (Crantz) Beck ex Fritsch, 1897
F080	Primulaceae	<i>Primula veris</i> L., 1753
F081	Ranunculaceae	<i>Ranunculus bulbosus</i> L., 1753
F082	Ranunculaceae	<i>Ranunculus kuepferi</i> Greuter & Burdet, 1987
F083	Ranunculaceae	<i>Ranunculus montanus</i> Willd., 1799
F084	Orobanchaceae	<i>Rhinanthus alectorolophus</i> (Scop.) Pollich, 1777
F085	Lamiaceae	<i>Salvia pratensis</i> L., 1753
F086	Caryophyllaceae	<i>Saponaria ocymoides</i> L., 1753
F087	Saxifragaceae	<i>Saxifraga exarata</i> Vill. subsp. <i>exarata</i>
F088	Asteraceae	<i>Scorzonera hispanica</i> L., 1753
F089	Crassulaceae	<i>Sempervivum arachnoideum</i> L., 1753
F090	Crassulaceae	<i>Sempervivum montanum</i> L., 1753
F091	Asteraceae	<i>Senecio daronicum</i> (L.) L. subsp. <i>daronicum</i>

F092	Caryophyllaceae	<i>Silene latifolia</i> subsp. <i>alba</i> (Mill.) Greuter & Burdet, 1982
F093	Primulaceae	<i>Soldanella alpina</i> L., 1753
F094	Lamiaceae	<i>Stachys recta</i> L., 1767
F095	Asteraceae	<i>Taraxacum officinale</i> (gr.)
F096	Asteraceae	<i>Tragopogon pratensis</i> L., 1753
F097	Fabaceae	<i>Trifolium alpinum</i> L., 1753
F098	Fabaceae	<i>Trifolium montanum</i> L. subsp. <i>montanum</i>
F099	Fabaceae	<i>Trifolium pratense</i> L. subsp. <i>pratense</i>
F100	Fabaceae	<i>Trifolium repens</i> L., 1753
F101	Ranunculaceae	<i>Trollius europaeus</i> L., 1753
F102	Caprifoliaceae	<i>Valeriana</i> sp.
F103	Fabaceae	<i>Vicia tenuifolia</i> Roth subsp. <i>tenuifolia</i>
F104	Violaceae	<i>Viola tricolor</i> L., 1753
F105	Caprifoliaceae	<i>Valerianella</i> sp.
F106	Boraginaceae	<i>Echium vulgare</i> L., 1753
F107	Orchidaceae	<i>Neotinea ustulata</i> (L.) Bateman, Pridgeon & Chase subsp. <i>ustulata</i>
F108	Polygonaceae	<i>Persicaria vivipara</i> (L.) Ronse Decr., 1988
F109	Rosaceae	<i>Potentilla</i> sp.
F110	Campanulaceae	<i>Campanula</i> sp. R2100
F111	Fabaceae	<i>Lotus corniculatus</i> L., 1753
F112	Rosaceae	<i>Geum rivale</i> L., 1753
F113	Fabaceae	<i>Lotus alpinus</i> (DC.) Schleich. ex Ramond, 1825
F114	Fabaceae	<i>Trifolium badium</i> Schreb., 1804
F115	Xanthorrhoeaceae	<i>Paradisea liliastrum</i> (L.) Bertol., 1840
F116	Caryophyllaceae	<i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq. subsp. <i>acaulis</i>
F117	Primulaceae	<i>Androsace vitaliana</i> (L.) Lapeyr., 1813
F118	Asteraceae	<i>Erigeron uniflorus</i> L., 1753
F119	Asteraceae	<i>Cirsium spinosissimum</i> (L.) Scop., 1769
F120	Asteraceae	<i>Doronicum grandiflorum</i> Lam., 1786
F121	Fabaceae	<i>Trifolium thalii</i> Vill., 1779
F122	Asteraceae	<i>Achillea nana</i> L., 1753

Table A16. Insect taxa collected on flowers or identified by sight along the transects

Ordre	Famille	Taxon
Coleoptera	Buprestidae	Acmaeoderella flavofasciata (Piller & Mitterpacher, 1783)
Coleoptera	Buprestidae	Anthaxia fulgurans (Schrank, 1789)
Coleoptera	Buprestidae	Anthaxia helvetica Stierlin, 1868
Coleoptera	Buprestidae	Anthaxia nitidula (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Buprestidae	Anthaxia quadripunctata (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Buprestidae	Anthaxia semicruprea Küster, 1851
Coleoptera	Byturidae	Byturus ochraceus (Scriba, 1790)
Coleoptera	Cantharidae	Cantharis annularis Ménétrés, 1836
Coleoptera	Cantharidae	Cantharis lateralis Linnaeus, 1758
Coleoptera	Cantharidae	Cantharis livida Goeze, 1777
Coleoptera	Cantharidae	Cantharis nigra (De Geer, 1774)
Coleoptera	Cantharidae	Cantharis nigricans (O.F. Müller, 1776)
Coleoptera	Cantharidae	Cantharis pallida Goeze, 1777
Coleoptera	Cantharidae	Cantharis rustica Fallén, 1807
Coleoptera	Cantharidae	Cantharis sp.
Coleoptera	Cantharidae	Cantharis tristis Fabricius, 1798
Coleoptera	Cantharidae	Rhagonycha fulva (Scopoli, 1763)
Coleoptera	Carabidae	Harpalus sp.
Coleoptera	Cerambycidae	Alosterna tabacicolor (De Geer, 1775)
Coleoptera	Cerambycidae	Anastrangalia dubia (Scopoli, 1763)
Coleoptera	Cerambycidae	Anastrangalia sanguinolenta (Linnaeus, 1760)
Coleoptera	Cerambycidae	Brachyta interrogationis (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Cerambycidae	Deilus fugax (Olivier, 1790)
Coleoptera	Cerambycidae	Dinoptera collaris (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Cerambycidae	Grammoptera ruficornis (Fabricius, 1781)
Coleoptera	Cerambycidae	Pachytodes cerambyciformis (Schrank, 1781)
Coleoptera	Cerambycidae	Paracorymbia hybrida (Rey, 1885)
Coleoptera	Cerambycidae	Paracorymbia maculicornis (De Geer, 1775)
Coleoptera	Cerambycidae	Pseudovadonia livida (Fabricius, 1777)
Coleoptera	Cerambycidae	Rutpela maculata (Poda, 1761)
Coleoptera	Cerambycidae	Stenopterus rufus Linnaeus, 1767
Coleoptera	Cerambycidae	Stenurella bifasciata (Müller, 1776)
Coleoptera	Cerambycidae	Stenurella melanura Linnaeus, 1758
Coleoptera	Cerambycidae	Stenurella nigra (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Cetoniidae	Cetonia aurata (Linnaeus, 1761)
Coleoptera	Cetoniidae	Oxythyrea funesta (Poda, 1761)
Coleoptera	Cetoniidae	Trichius fasciatus (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Cetoniidae	Tropinota hirta (Poda, 1761)
Coleoptera	Cetoniidae	Valgus hemipterus (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Chrysomelidae	Bruchidae sp.
Coleoptera	Chrysomelidae	Cassida sp.

Coleoptera	Chrysomelidae	Clytra quadripunctata (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Chrysomelidae	Cryptocephalus aureolus Suffrian, 1847
Coleoptera	Chrysomelidae	Cryptocephalus bipunctatus (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Chrysomelidae	Cryptocephalus carinthiacus Suffrian, 1848
Coleoptera	Chrysomelidae	Cryptocephalus globicollis Suffrian, 1847
Coleoptera	Chrysomelidae	Cryptocephalus gr. sericeus
Coleoptera	Chrysomelidae	Cryptocephalus hypochaeridis (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Chrysomelidae	Cryptocephalus sericeus (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Chrysomelidae	Cryptocephalus sp.
Coleoptera	Chrysomelidae	Cryptocephalus violaceus Laicharting, 1781
Coleoptera	Chrysomelidae	Labidostomis longimana (Linnaeus, 1760)
Coleoptera	Chrysomelidae	Luperus sp.
Coleoptera	Chrysomelidae	Neocrepidodera peirolerii (Kutschera, 1860)
Coleoptera	Chrysomelidae	Oreina collucens (J. Daniel, 1903)
Coleoptera	Cleridae	Trichodes apiarius (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Cleridae	Trichodes leucopsideus (Olivier, 1795)
Coleoptera	Curculionidae	Miarus graminis (Gyllenhal, 1813)
Coleoptera	Curculionidae	Miarus sp.
Coleoptera	Curculionidae	Phyllobius pyri (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Curculionidae	Zacladus exiguus (Olivier, 1807)
Coleoptera	Dascillidae	Dascillus cervinus (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Dasytidae	Aplocnemus alpestris/virens
Coleoptera	Dasytidae	Dasytes gonocerus Mulsant & Rey, 1868
Coleoptera	Dasytidae	Dasytes plumbeus (O.F. Müller, 1776)
Coleoptera	Dasytidae	Dasytes subalpinus Baudi di Selve, 1874
Coleoptera	Dasytidae	Dasytidae sp.
Coleoptera	Dermestidae	Anthrenus verbasci (Linnaeus, 1767)
Coleoptera	Elateridae	Agriotes sp.
Coleoptera	Elateridae	Agrypnus murinus (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Elateridae	Cidnopus pilosus (Leske, 1785)
Coleoptera	Elateridae	Ctenicera cuprea (Fabricius, 1775)
Coleoptera	Elateridae	Limonius minutus (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Elateridae	Limonius sp.
Coleoptera	Elateridae	Prosternon tessellatum (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Malachiidae	Clanoptilus arnazi (Pardo Alcaide, 1966)
Coleoptera	Malachiidae	Clanoptilus barnevillei (Puton, 1865)
Coleoptera	Malachiidae	Clanoptilus elegans (Olivier, 1790)
Coleoptera	Malachiidae	Cordylepherus viridis (Fabricius, 1787)
Coleoptera	Malachiidae	Malachius aeneus (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Malachiidae	Malachius australis Mulsant & Rey, 1867
Coleoptera	Malachiidae	Malachius bipustulatus (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Malachiidae	Micrinus inornatus (Küster, 1846)
Coleoptera	Meloidae	Hycleus polymorphus (Pallas, 1771)
Coleoptera	Meloidae	Mylabris variabilis (Pallas, 1781)

Coleoptera	Mordellidae	Mordella holomelaena Apfelbeck, 1914
Coleoptera	Mordellidae	Mordellistena brevicauda (Boheman, 1849)
Coleoptera	Mordellidae	Mordellistena pseudopumila Ermisch, 1963
Coleoptera	Mordellidae	Mordellistena sp.
Coleoptera	Mordellidae	Mordellochroa abdominalis (Fabricius, 1775)
Coleoptera	Nitidulidae	Meligethes sp.
Coleoptera	Nitidulidae	Meligethes sp.1
Coleoptera	Nitidulidae	Meligethes sp.2
Coleoptera	Oedemeridae	Chrysanthia viridissima (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Oedemeridae	Oedemera femorata (Scopoli, 1763)
Coleoptera	Oedemeridae	Oedemera flavipes (Fabricius, 1792)
Coleoptera	Oedemeridae	Oedemera lurida (Marsham, 1802)
Coleoptera	Oedemeridae	Oedemera podagrariae (Linnaeus, 1767)
Coleoptera	Oedemeridae	Oedemera virescens (Linnaeus, 1767)
Coleoptera	Phalacridae	Olibrus sp.
Coleoptera	Rutelidae	Phyllopertha horticola (Linnaeus, 1758)
Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp.
Diptera	Agromyzidae	Agromyzidae sp.
Diptera	Anthomyiidae	Adia cinerella (Fallén, 1825)
Diptera	Anthomyiidae	Adia coerulea (Strobl, 1893)
Diptera	Anthomyiidae	Adia grisella (Rondani, 1871)
Diptera	Anthomyiidae	Anthomyiidae sp.
Diptera	Anthomyiidae	Anthomyiidae sp.10
Diptera	Anthomyiidae	Anthomyiidae sp.2
Diptera	Anthomyiidae	Anthomyiidae sp.3
Diptera	Anthomyiidae	Anthomyiidae sp.4
Diptera	Anthomyiidae	Anthomyiidae sp.5
Diptera	Anthomyiidae	Anthomyiidae sp.6
Diptera	Anthomyiidae	Anthomyiidae sp.7
Diptera	Anthomyiidae	Anthomyiidae sp.8
Diptera	Anthomyiidae	Anthomyiidae sp.9
Diptera	Anthomyiidae	Botanophila striolata (Fallén, 1824)
Diptera	Anthomyiidae	Botanophila varicolor (Meigen, 1826)
Diptera	Anthomyiidae	Chirosia sp.
Diptera	Anthomyiidae	Delia platura (Meigen, 1826)
Diptera	Anthomyiidae	Delia sp.1
Diptera	Anthomyiidae	Delia sp.2
Diptera	Anthomyiidae	Egle sp.
Diptera	Anthomyiidae	Hylemya variata (Fallén, 1823)
Diptera	Anthomyiidae	Paregle audacula (Harris, 1780)
Diptera	Anthomyiidae	Paregle sp.
Diptera	Anthomyiidae	Pegoplata aestiva (Meigen, 1826)
Diptera	Anthomyiidae	Phorbia sp.
Diptera	Asilidae	Asilidae sp.

Diptera	Bibionidae	Bibio hortulanus (Linnaeus, 1758)
Diptera	Bibionidae	Bibionidae sp.
Diptera	Bombyliidae	Bombylella atra (Scopoli, 1763)
Diptera	Bombyliidae	Bombyliidae sp.
Diptera	Bombyliidae	Bombylius sp.
Diptera	Bombyliidae	Lomatia sp.
Diptera	Calliphoridae	Bellardia pandia (Walker, 1849)
Diptera	Calliphoridae	Bellardia viarum (Robineau-Desvoidy, 1830)
Diptera	Calliphoridae	Bellardia vulgaris (Robineau-Desvoidy, 1830)
Diptera	Calliphoridae	Calliphoridae sp.
Diptera	Calliphoridae	Melinda viridicyanea (Robineau-Desvoidy, 1830)
Diptera	Calliphoridae	Pollenia amentaria (Scopoli, 1763)
Diptera	Calliphoridae	Pollenia atramentaria (Meigen, 1826)
Diptera	Calliphoridae	Pollenia hungarica Rognes, 1987
Diptera	Calliphoridae	Pollenia pediculata Macquart, 1834
Diptera	Calliphoridae	Pollenia sp.
Diptera	Cecidomyiidae	Cecidomyiidae sp.
Diptera	Conopidae	Myopa buccata (Linnaeus, 1758)
Diptera	Conopidae	Physocephala rufipes (Fabricius, 1781)
Diptera	Conopidae	Sicus ferrugineus (Linnaeus, 1761)
Diptera	Conopidae	Thecophora atra (Fabricius, 1775)
Diptera	Conopidae	Zodion cinereum (Fabricius 1794)
Diptera	Conopidae	Zodion nigitarsis (Strobl, 1902)
Diptera	Dolichopodidae	Dolichopodidae sp.
Diptera	Hybotidae	Bicellaria sp.M1
Diptera	Empididae	Empis (Coptophlebia) leptomorion Bezzi, 1909
Diptera	Hybotidae	Drapetis sp.
Diptera	Hybotidae	Drapetis sp.M1
Diptera	Empididae	Empididae sp.
Diptera	Empididae	Empis (Empis) caudatula Loew, 1867
Diptera	Empididae	Empis (Empis) cf. florisomma
Diptera	Empididae	Empis (Empis) cf. planetica
Diptera	Empididae	Empis (Empis) cf. simulium
Diptera	Empididae	Empis (Empis) fasciculata Strobl, 1901
Diptera	Empididae	Empis (Empis) malleola Becker, 1887
Diptera	Empididae	Empis (Empis) nigripes Fabricius, 1794
Diptera	Empididae	Empis (Empis) nuntia Meigen, 1838
Diptera	Empididae	Empis sp.
Diptera	Empididae	Empis (Empis) sp.M1
Diptera	Empididae	Empis (Empis) sp.M2
Diptera	Empididae	Empis (Empis) sp.M3
Diptera	Empididae	Empis (Empis) sp.M4
Diptera	Empididae	Empis (Empis) sp.M5
Diptera	Empididae	Empis (Euempis) ciliata Fabricius, 1787

Diptera	Empididae	<i>Empis</i> (<i>Euempis</i>) <i>tessellata</i> Fabricius, 1794
Diptera	Empididae	<i>Hilara</i> sp.M1
Diptera	Empididae	<i>Hilara</i> sp.M2
Diptera	Empididae	<i>Hilara</i> sp.M3
Diptera	Empididae	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Holoclera</i>) <i>flaviventris</i> Macquart, 1827
Diptera	Empididae	<i>Empis</i> (<i>Kritempis</i>) <i>livida</i> Linnaeus, 1758
Diptera	Empididae	<i>Empis</i> (<i>Leptempis</i>) <i>pandellei</i> Daugeron, 1999
Diptera	Empididae	<i>Empis</i> (<i>Leptempis</i>) <i>rustica</i> Fallén, 1816
Diptera	Empididae	<i>Empis</i> (<i>Leptempis</i>) <i>variegata</i> Meigen, 1804
Diptera	Empididae	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Lundstroemiella</i>) <i>brevistylata</i> Oldenberg, 1927
Diptera	Empididae	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Lundstroemiella</i>) <i>dudai</i> Oldenberg, 1927
Diptera	Empididae	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Lundstroemiella</i>) sp.M3
Diptera	Empididae	<i>Empis</i> (<i>Pachymeria</i>) sp.
Diptera	Empididae	<i>Empis</i> (<i>Pachymeria</i>) sp.M1
Diptera	Empididae	<i>Empis</i> (<i>Pachymeria</i>) sp.M2
Diptera	Empididae	<i>Empis</i> (<i>Pachymeria</i>) <i>tumida</i> Meigen, 1822
Diptera	Empididae	<i>Rhamphomyia</i> (cf. <i>Alpinomyia</i>) sp.M1
Diptera	Empididae	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Rhamphomyia</i>) sp.M1
Diptera	Empididae	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Rhamphomyia</i>) sp.M2
Diptera	Empididae	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Rhamphomyia</i>) <i>tibialis</i> Meigen, 1822
Diptera	Hybotidae	<i>Tachypeza</i> sp.M1
Diptera	Hybotidae	<i>Trichina</i> sp.M1
Diptera	Empididae	<i>Empis</i> (<i>Xanthempis</i>) <i>pseudosemicinerea</i> Daugeron, 2000
Diptera	Empididae	<i>Empis</i> (<i>Xanthempis</i>) <i>semicinerea</i> Loew, 1867
Diptera		Diptera sp.
Diptera	Hybotidae	Hybotidae sp.
Diptera	Muscidae	<i>Coenosia</i> <i>obscuricula</i> (Rondani, 1871)
Diptera	Muscidae	<i>Coenosia</i> sp.
Diptera	Muscidae	<i>Coenosia</i> <i>verralli</i> Collin, 1953
Diptera	Muscidae	<i>Drymeia</i> <i>alpicola</i> (Rondani, 1871)
Diptera	Muscidae	<i>Drymeia</i> <i>brumalis</i> (Rondani, 1866)
Diptera	Muscidae	<i>Drymeia</i> <i>fasciculata</i> (Stein, 1916)
Diptera	Muscidae	<i>Drymeia</i> <i>vicana</i> (Harris, 1780)
Diptera	Muscidae	<i>Helina</i> <i>latitarsis</i> Ringdahl, 1924
Diptera	Muscidae	<i>Helina</i> <i>reversio</i> (Harris, 1780)
Diptera	Muscidae	<i>Helina</i> <i>setiventris</i> Ringdahl, 1924
Diptera	Muscidae	<i>Helina</i> sp.
Diptera	Muscidae	<i>Hydrotaea</i> <i>irritans</i> (Fallén, 1823)
Diptera	Muscidae	<i>Musca</i> <i>domestica</i> Linnaeus, 1758
Diptera	Muscidae	<i>Musca</i> <i>osiris</i> Wiedemann, 1830
Diptera	Muscidae	Muscidae sp.
Diptera	Muscidae	<i>Mydaea</i> <i>rufinervis</i> (Pokorny, 1889)
Diptera	Muscidae	<i>Phaonia</i> <i>alpicola</i> (Zetterstedt, 1845)
Diptera	Muscidae	<i>Phaonia</i> <i>angelicae</i> (Scopoli, 1763)

Diptera	Muscidae	<i>Phaonia consobrina</i> (Zetterstedt, 1838)
Diptera	Muscidae	<i>Phaonia disjuncta</i> Stein, 1916
Diptera	Muscidae	<i>Phaonia incana</i> (Wiedemann, 1817)
Diptera	Muscidae	<i>Phaonia meigeni</i> Pont, 1986
Diptera	Muscidae	<i>Phaonia serva</i> (Meigen, 1826)
Diptera	Muscidae	<i>Spilogona dispar</i> (Fallen, 1823)
Diptera	Muscidae	<i>Thricops aculeipes</i> (Zetterstedt, 1838)
Diptera	Muscidae	<i>Thricops culminum</i> (Pokorny, 1889)
Diptera	Muscidae	<i>Thricops cunctans</i> (Meigen, 1826)
Diptera	Muscidae	<i>Thricops innocuus</i> (Zetterstedt, 1838)
Diptera	Muscidae	<i>Thricops longipes</i> (Zetterstedt, 1845)
Diptera	Muscidae	<i>Thricops nigrifrons</i> (Robineau-Desvoidy, 1830)
Diptera	Muscidae	<i>Thricops nigrifrons</i> (Zetterstedt, 1838)
Diptera	Muscidae	<i>Thricops rostratus</i> (Meade, 1882)
Diptera	Muscidae	<i>Thricops semicinereus</i> (Wiedemann, 1817)
Diptera	Mycetophilidae	Mycetophilidae sp.
Diptera	Phoridae	Phoridae sp.
Diptera	Rhinophoridae	Rhinophoridae sp.
Diptera	Sarcophagidae	Sarcophagidae sp.
Diptera	Sciomyzidae	Sciomyzidae sp.
Diptera	Stratiomyidae	<i>Chloromyia formosa</i> (Scopoli), 1763
Diptera	Stratiomyidae	<i>Nemotelus nigrinus</i> Fallen, 1817
Diptera	Stratiomyidae	<i>Nemotelus pantherinus</i> (Linnaeus, 1758)
Diptera	Stratiomyidae	<i>Sargus flavipes</i> Meigen, 1822
Diptera	Syrphidae	<i>Brachypalpoides lentus</i> (Meigen, 1822)
Diptera	Syrphidae	<i>Chamaesyrphus scaevoides</i> (Fallen, 1817)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia albitarsis</i> (Meigen, 1822)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia albitarsis</i> agg.
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia antiqua</i> (Meigen, 1822)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia barbata</i> Loew, 1857
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia bracusi</i> Vujic & Claussen, 1994
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia caerulescens</i> (Meigen, 1822)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia gigantea</i> (Zetterstedt, 1838)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia himantopus</i> (Panzer, 1798)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia hypena</i> (Becker, 1894)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia impudens</i> (Becker, 1894)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia latifrons</i> (Zetterstedt, 1843)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia melanura</i> (Becker, 1894)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia mutabilis</i> (Fallen, 1817)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia nebulosa</i> (Verrall, 1871)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia proxima</i> (Zetterstedt, 1843)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia ranunculi</i> Doczkal, 2000
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia semifasciata</i> (Becker, 1894)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia</i> sp.

Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia urbana</i> (Meigen, 1822)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia vangaveri</i> (Timon-David, 1937)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia variabilis</i> (Panzer, 1798)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia velutina</i> Loew, 1840
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia vernalis</i> (Fallen, 1817)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia vicina</i> (Zetterstedt, 1849)
Diptera	Syrphidae	<i>Cheilosia vulpina</i> (Meigen, 1822)
Diptera	Syrphidae	<i>Chrysotoxum arcuatum</i> (Linnaeus, 1758)
Diptera	Syrphidae	<i>Chrysotoxum bicinctum</i> (Linnaeus, 1758)
Diptera	Syrphidae	<i>Chrysotoxum elegans</i> Loew, 1841
Diptera	Syrphidae	<i>Chrysotoxum festivum</i> (Linnaeus, 1758)
Diptera	Syrphidae	<i>Chrysotoxum octomaculatum</i> Curtis, 1837
Diptera	Syrphidae	<i>Chrysotoxum vernale</i> Loew, 1841
Diptera	Syrphidae	<i>Chrysotoxum verralli</i> Collin, 1940
Diptera	Syrphidae	<i>Dasysyrphus friuliensis</i> (van der Goot, 1960)
Diptera	Syrphidae	<i>Dasysyrphus pinastri</i> (De Geer, 1776)
Diptera	Syrphidae	<i>Dasysyrphus postclaviger</i> (Stys & Moucha, 1962)
Diptera	Syrphidae	<i>Dasysyrphus tricinctus</i> (Fallen, 1817)
Diptera	Syrphidae	<i>Dasysyrphus venustus</i> (Meigen, 1822)
Diptera	Syrphidae	<i>Episyrphus balteatus</i> Geer, 1776
Diptera	Syrphidae	<i>Eristalis arbustorum</i> (Linnaeus, 1758)
Diptera	Syrphidae	<i>Eristalis jugorum</i> Egger, 1858
Diptera	Syrphidae	<i>Eristalis tenax</i> Linnaeus, 1758
Diptera	Syrphidae	<i>Eupeodes corollae</i> Fabricius, 1794
Diptera	Syrphidae	<i>Eupeodes latifasciatus</i> (Macquart, 1829)
Diptera	Syrphidae	<i>Eupeodes luniger</i> (Meigen, 1822)
Diptera	Syrphidae	<i>Eupeodes nitens</i> (Zetterstedt, 1843)
Diptera	Syrphidae	<i>Lapposyrphus lapponicus</i> (Zetterstedt, 1838)
Diptera	Syrphidae	<i>Melanogaster nuda</i> (Macquart, 1829)
Diptera	Syrphidae	<i>Melanostoma mellinum</i> (Linnaeus, 1758)
Diptera	Syrphidae	<i>Merodon armipes</i> Rondani, 1843
Diptera	Syrphidae	<i>Merodon aureus</i> Fabricius, 1805
Diptera	Syrphidae	<i>Merodon cinereus</i> (Fabricius, 1794)
Diptera	Syrphidae	<i>Merodon equestris</i> (Fabricius, 1794)
Diptera	Syrphidae	<i>Neocnemodon vitripennis</i> (Meigen, 1822)
Diptera	Syrphidae	<i>Orhonevra nobilis</i> (Fallen, 1817)
Diptera	Syrphidae	<i>Paragus bicolor</i> (Fabricius, 1794)
Diptera	Syrphidae	<i>Paragus finitimus</i> Goeldlin, 1971
Diptera	Syrphidae	<i>Parasyrphus annulatus</i> (Zetterstedt, 1838)
Diptera	Syrphidae	<i>Parasyrphus lineolus</i> (Zetterstedt, 1843)
Diptera	Syrphidae	<i>Parasyrphus punctulatus</i> (Verrall, 1873)
Diptera	Syrphidae	<i>Parasyrphus vittiger</i> (Zetterstedt, 1843)
Diptera	Syrphidae	<i>Pipiza noctiluca</i> (Linnaeus, 1758)
Diptera	Syrphidae	<i>Pipiza quadrimaculata</i> (Panzer, 1804)

Diptera	Syrphidae	<i>Pipizella annulata</i> Macquart, 1829
Diptera	Syrphidae	<i>Pipizella calabra</i> (Goeldlin, 1974)
Diptera	Syrphidae	<i>Pipizella</i> sp.
Diptera	Syrphidae	<i>Pipizella viduata</i> (Linnaeus, 1758)
Diptera	Syrphidae	<i>Pipizella zeneggenensis</i> (Goeldlin, 1974)
Diptera	Syrphidae	<i>Platycheirus albimanus</i> (Fabricius, 1781)
Diptera	Syrphidae	<i>Platycheirus</i> cf. <i>ambiguus</i> (Fallen, 1817)
Diptera	Syrphidae	<i>Platycheirus manicatus</i> (Meigen, 1822)
Diptera	Syrphidae	<i>Platycheirus tarsalis</i> (Schummel, 1836)
Diptera	Syrphidae	<i>Platycheirus tatricus</i> Dusek & Laska, 1982
Diptera	Syrphidae	<i>Portevinia maculata</i> (Fallen, 1817)
Diptera	Syrphidae	<i>Rhingia campestris</i> Meigen, 1822
Diptera	Syrphidae	<i>Rhingia rostrata</i> (Linnaeus, 1758)
Diptera	Syrphidae	<i>Scaeva pyrastri</i> (Linnaeus, 1758)
Diptera	Syrphidae	<i>Scaeva selenitica</i> (Meigen, 1822)
Diptera	Syrphidae	<i>Sphaerophoria interrupta</i> Jones, 1917
Diptera	Syrphidae	<i>Sphaerophoria interrupta</i> agg. (Fabricius, 1805)
Diptera	Syrphidae	<i>Sphaerophoria laurae</i> Goeldlin, 1989
Diptera	Syrphidae	<i>Sphaerophoria scripta</i> (Linnaeus, 1758)
Diptera	Syrphidae	<i>Sphaerophoria</i> sp.
Diptera	Syrphidae	<i>Sphaerophoria taeniata</i> (Meigen, 1822)
Diptera	Syrphidae	<i>Sphaeroria</i> sp.
Diptera	Syrphidae	<i>Syrirta pipiens</i> (Linnaeus, 1758)
Diptera	Syrphidae	Syrphidae sp.
Diptera	Syrphidae	<i>Syrphus ribesii</i> (Linnaeus, 1758)
Diptera	Syrphidae	<i>Syrphus torvus</i> Osten Sacken, 1875
Diptera	Syrphidae	<i>Syrphus vitripennis</i> Meigen, 1822
Diptera	Syrphidae	<i>Volucella bombylans</i> (Linnaeus, 1758)
Diptera	Syrphidae	<i>Volucella pellucens</i> (Linnaeus, 1758)
Diptera	Tachinidae	<i>Acemya acuticornis</i> (Meigen, 1824)
Diptera	Tachinidae	<i>Besseria anthophila</i> (Loew, 1871)
Diptera	Tachinidae	<i>Clytiomya sola</i> (Rondani, 1861)
Diptera	Tachinidae	<i>Cylindromyia brassicaria</i> (Fabricius, 1775)
Diptera	Tachinidae	<i>Dinera carinifrons</i> (Fallen, 1817)
Diptera	Tachinidae	<i>Gymnosoma dolycoridis</i> Dupuis, 1961
Diptera	Tachinidae	<i>Gymnosoma nitens</i> Meigen, 1824
Diptera	Tachinidae	<i>Gymnosoma nudifrons</i> Herting, 1966
Diptera	Tachinidae	<i>Minthodes picta</i> (Zetterstedt, 1844)
Diptera	Tachinidae	<i>Peleteria ferina</i> (Zetterstedt, 1844)
Diptera	Tachinidae	<i>Phania funesta</i> (Meigen, 1824)
Diptera	Tachinidae	<i>Phasia obesa</i> (Fabricius, 1798)
Diptera	Tachinidae	<i>Phasia pusilla</i> Meigen, 1824
Diptera	Tachinidae	<i>Siphona flavifrons</i> Stæger, 1849
Diptera	Tachinidae	<i>Siphona geniculata</i> (De Geer, 1776)

Diptera	Tachinidae	<i>Siphona maculata</i> Staeger, 1849
Diptera	Tachinidae	<i>Tachina fera</i> Linnaeus, 1761
Diptera	Tachinidae	Tachinidae sp.
Diptera	Tachinidae	<i>Zophomyia temula</i> (Scopoli, 1763)
Diptera	Tephritidae	<i>Orellia falcata</i> (Scopoli, 1763)
Heteroptera	Coreidae	<i>Coriomeris affinis</i> (Herrich-Schäffer, 1839)
Heteroptera	Pentatomidae	<i>Peribalus strictus vernalis</i> (Wolff, 1804)
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena alfenella</i> Perkins, 1914
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena combinata</i> (Christ, 1791)
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena fulvago</i> (Christ, 1791)
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena gelriae</i> van der Vecht, 1927
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena hattorfiana</i> (Fabricius, 1775)
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena intermedia</i> Thomson, 1870
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena labialis</i> (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena labiata</i> Fabricius, 1781
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena minutuloides</i> Perkins, 1914
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena montana</i> Warncke, 1973
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena nuptialis</i> Pérez, 1902
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena paucisquama</i> Noskiewicz, 1924
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena saxonica</i> Stoeckhert, 1935
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena similis</i> Smith, 1849
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena subopaca</i> Nylander, 1848
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena tarsata</i> Nylander, 1848
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Andrena wilkella</i> (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Panurginus montanus</i> Giraud, 1861
Hymenoptera	Andrenidae	<i>Panurgus banksianus</i> (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Apidae	<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus</i> gr. <i>terrestris</i> (Linnaeus, 1758)
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus hortorum</i> Linnaeus, 1761
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus humilis</i> Illiger, 1806
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus lapidarius</i> Linnaeus, 1758
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus lucorum</i> (Linnaeus, 1761)
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus mendax</i> Gerstäcker, 1869
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus mucidus</i> Gerstäcker, 1869
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus pratorum</i> Illiger, 1806
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus ruderarius</i> Müller, 1776
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus sichelii</i> Radoszkowski, 1860
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus soroensis</i> Fabricius, 1776
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus</i> sp.
Hymenoptera	Apidae	<i>Bombus wurflenii</i> Radoszkowski, 1860
Hymenoptera	Apidae	<i>Ceratina chalybea</i> Chevrier, 1872
Hymenoptera	Apidae	<i>Ceratina cyanea</i> (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Apidae	<i>Eucera longicornis</i> (Linnaeus, 1758)
Hymenoptera	Apidae	<i>Nomada distinguenda</i> Morawitz, 1874

Hymenoptera	Apidae	<i>Nomada flavoguttata</i> (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Apidae	<i>Nomada goodeniana</i> (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Argidae	<i>Arge cyanocrocea</i> (Forster, 1771)
Hymenoptera	Argidae	<i>Arge nigripes</i> (Retzius, 1783)
Hymenoptera	Cephidae	<i>Cephus pygmeus</i> (Linnaeus, 1767)
Hymenoptera	Chrysididae	<i>Chrysididae</i> sp.1
Hymenoptera	Cimbicidae	<i>Corynis crassicornis</i> (Rossi, 1790)
Hymenoptera	Cimbicidae	<i>Corynis obscura</i> (Fabricius, 1775)
Hymenoptera	Colletidae	<i>Colletes similis</i> Schenck, 1853
Hymenoptera	Colletidae	<i>Hylaeus angustatus</i> (Schenck, 1861)
Hymenoptera	Colletidae	<i>Hylaeus annularis</i> (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Colletidae	<i>Hylaeus cf. annulatus</i> (Linnaeus, 1758)
Hymenoptera	Colletidae	<i>Hylaeus confusus</i> Nylander, 1852
Hymenoptera	Colletidae	<i>Hylaeus gredleri</i> Förster, 1871
Hymenoptera	Crabronidae	<i>Bembix tarsata</i> Latreille, 1809
Hymenoptera	Crabronidae	<i>Crabro cribrarius</i> (Linnaeus 1758)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Dufourea alpina</i> Morawitz, 1865
Hymenoptera	Halictidae	<i>Dufourea dentiventris</i> (Nylander, 1848)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Halictus gr. simplex</i> Blüthgen, 1923
Hymenoptera	Halictidae	<i>Halictus maculatus</i> Smith, 1848
Hymenoptera	Halictidae	<i>Halictus quadricinctus</i> (Fabricius, 1776)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Halictus rubicundus</i> (Christ, 1791)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Halictus scabiosae</i> (Rossi, 1790)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Halictus smaragdulus</i> s.l. Vachal, 1895
Hymenoptera	Halictidae	<i>Halictus subauratus</i> (Rossi, 1792)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Halictus tumulorum</i> (Linnaeus, 1758)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum aeratum</i> (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum albipes</i> (Fabricius, 1781)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum alpigenum</i> (Dalla Torre, 1877)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum brevicorne</i> (Schenck, 1870)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum calceatum</i> (Scopoli, 1763)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum fratellum</i> s.l. (Pérez, 1903)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum fulvicorne</i> (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum gr. pauxillum</i> (Schenck, 1853)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum interruptum</i> (Panzer, 1798)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum laeve</i> (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum laevigatum</i> (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum laticeps</i> (Schenck, 1870)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum lativentre</i> (Schenck, 1853)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum leucopus</i> (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum leucozonium</i> (Schrank, 1781)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum minutulum</i> (Schenck, 1853)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum morio</i> (Fabricius, 1793)
Hymenoptera	Halictidae	<i>Lasioglossum nigripes</i> (Lepelletier, 1841)

Hymenoptera	Halictidae	Lasioglossum pauxillum (Schenck, 1853)
Hymenoptera	Halictidae	Lasioglossum politum (Schenck, 1853)
Hymenoptera	Halictidae	Lasioglossum sp.1
Hymenoptera	Halictidae	Lasioglossum sp.2
Hymenoptera	Halictidae	Lasioglossum tricoloratum (Schenck, 1874)
Hymenoptera	Halictidae	Lasioglossum villosulum (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Halictidae	Lasioglossum xanthopus (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Halictidae	Lasioglossum zonulum (Smith, 1848)
Hymenoptera	Halictidae	Sphecodes ephippius (Linnaeus, 1767)
Hymenoptera	Halictidae	Sphecodes reticulatus Thomson, 1870
Hymenoptera	Ichneumonidae	Banchinae sp.1
Hymenoptera	Ichneumonidae	Banchinae sp.2
Hymenoptera	Ichneumonidae	Banchinae sp.3
Hymenoptera	Ichneumonidae	Campopleginae sp.1
Hymenoptera	Ichneumonidae	Campopleginae sp.2
Hymenoptera	Ichneumonidae	Ichneumoninae sp.1
Hymenoptera	Ichneumonidae	Ichneumoninae sp.2
Hymenoptera	Ichneumonidae	Ichneumoninae sp.3
Hymenoptera	Megachilidae	Chelostoma distinctum (Stoeckert, 1929)
Hymenoptera	Megachilidae	Chelostoma florissomne Linnaeus, 1758
Hymenoptera	Megachilidae	Chelostoma grande Linnaeus, 1758
Hymenoptera	Megachilidae	Heriades truncorum (Linnaeus, 1758)
Hymenoptera	Megachilidae	Megachile analis Nylander, 1852
Hymenoptera	Megachilidae	Megachile circumcincta (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Megachilidae	Megachile pyrenaea Pérez, 1890
Hymenoptera	Megachilidae	Megachile sp.
Hymenoptera	Megachilidae	Megachile willughbiella (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Megachilidae	Osmia bicornis Linnaeus, 1758
Hymenoptera	Megachilidae	Osmia cerinthidis Morawitz, 1876
Hymenoptera	Megachilidae	Osmia labialis Pérez, 1879
Hymenoptera	Megachilidae	Osmia leaiana (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Megachilidae	Osmia scutellaris Morawitz, 1868
Hymenoptera	Megachilidae	Osmia sp.
Hymenoptera	Megachilidae	Osmia spinulosa (Kirby, 1802)
Hymenoptera	Megachilidae	Stelis franconica Blüthgen, 1930
Hymenoptera	Megalodontesidae	Megalodontes cephalotes (Fabricius, 1781)
Hymenoptera	Megalodontesidae	Megalodontes plagioccephalus (Fabricius, 1804)
Hymenoptera	Tenthredinidae	Aglaostigma aucupariae (Klug, 1817)
Hymenoptera	Tenthredinidae	Athalia bicolor Serville, 1823
Hymenoptera	Tenthredinidae	Empria sp.
Hymenoptera	Tenthredinidae	Monophadnus alpicola Benson, 1954
Hymenoptera	Tenthredinidae	Tenthredo arcuata Forster, 1771
Hymenoptera	Tenthredinidae	Tenthredo bifasciata O. F. Muller, 1766
Hymenoptera	Tenthredinidae	Tenthredo brevicornis (Konow, 1886)

Hymenoptera	Tenthredinidae	Tenthredo frauenfeldii Giraud, 1857
Hymenoptera	Tenthredinidae	Tenthredo koehleri Klug, 1817
Hymenoptera	Tenthredinidae	Tenthredo mesomela Linnaeus, 1758
Hymenoptera	Tenthredinidae	Tenthredo schaefferi Klug, 1817
Hymenoptera	Tenthredinidae	Tenthredo sp.
Hymenoptera	Tenthredinidae	Tenthredo velox Fabricius, 1798
Hymenoptera	Vespidae	Eumeninae sp.1
Hymenoptera	Vespidae	Polistes sp.
Lepidoptera	Adelidae	Adelidae sp.
Lepidoptera		Lepidoptera sp.
Lepidoptera	Hesperiidae	Hesperiidae sp.
Lepidoptera	Hesperiidae	Ochlodes sp.
Lepidoptera	Hesperiidae	Thymelicus sp.
Lepidoptera	Hesperiidae	Thymelicus sylvestris (Poda, 1761)
Lepidoptera	Lycaenidae	Lycaenidae sp.
Lepidoptera	Lycaenidae	Polyommatus icarus (Rottensburg, 1775)
Lepidoptera	Nymphalidae	Aglais io (Linnaeus, 1758)
Lepidoptera	Nymphalidae	Coenonympha sp.
Lepidoptera	Nymphalidae	Erebia alberganus (Prunner, 1798)
Lepidoptera	Nymphalidae	Erebia sp.
Lepidoptera	Nymphalidae	Maniola jurtina (Linnaeus, 1758)
Lepidoptera	Nymphalidae	Melanargia galathea (Linnaeus, 1758)
Lepidoptera	Nymphalidae	Melitaea parthenoides Keferstein, 1851
Lepidoptera	Nymphalidae	Melitaea sp.
Lepidoptera	Nymphalidae	Nymphalidae sp.
Lepidoptera	Nymphalidae	Satyrium sp.
Lepidoptera	Papilionidae	Iphiclides podalirius (Linnaeus, 1758)
Lepidoptera	Pieridae	Anthocharis cardamines Linnaeus, 1758
Lepidoptera	Pieridae	Aporia crataegi Linnaeus, 1758
Lepidoptera	Pieridae	Pieridae sp.
Lepidoptera	Pieridae	Pieris sp.
Lepidoptera	Sphingidae	Hemaris fuciformis (Linnaeus, 1758)
Lepidoptera	Sphingidae	Macroglossum stellatarum (Linnaeus, 1758)
Lepidoptera	Zygaenidae	Adscita sp.
Lepidoptera	Zygaenidae	Zygaena sp.
Lepidoptera	Zygaenidae	Zygaena viciae Denis & Schiffermüller, 1775
Lepidoptera	Zygaenidae	Zygaenidae sp.
Neuroptera	Chrysopidae	Chrysopidae sp.

« **Altitudinal, temporal and trophic partitioning
of flower-visitors in Alpine communities** »

Appendix 2

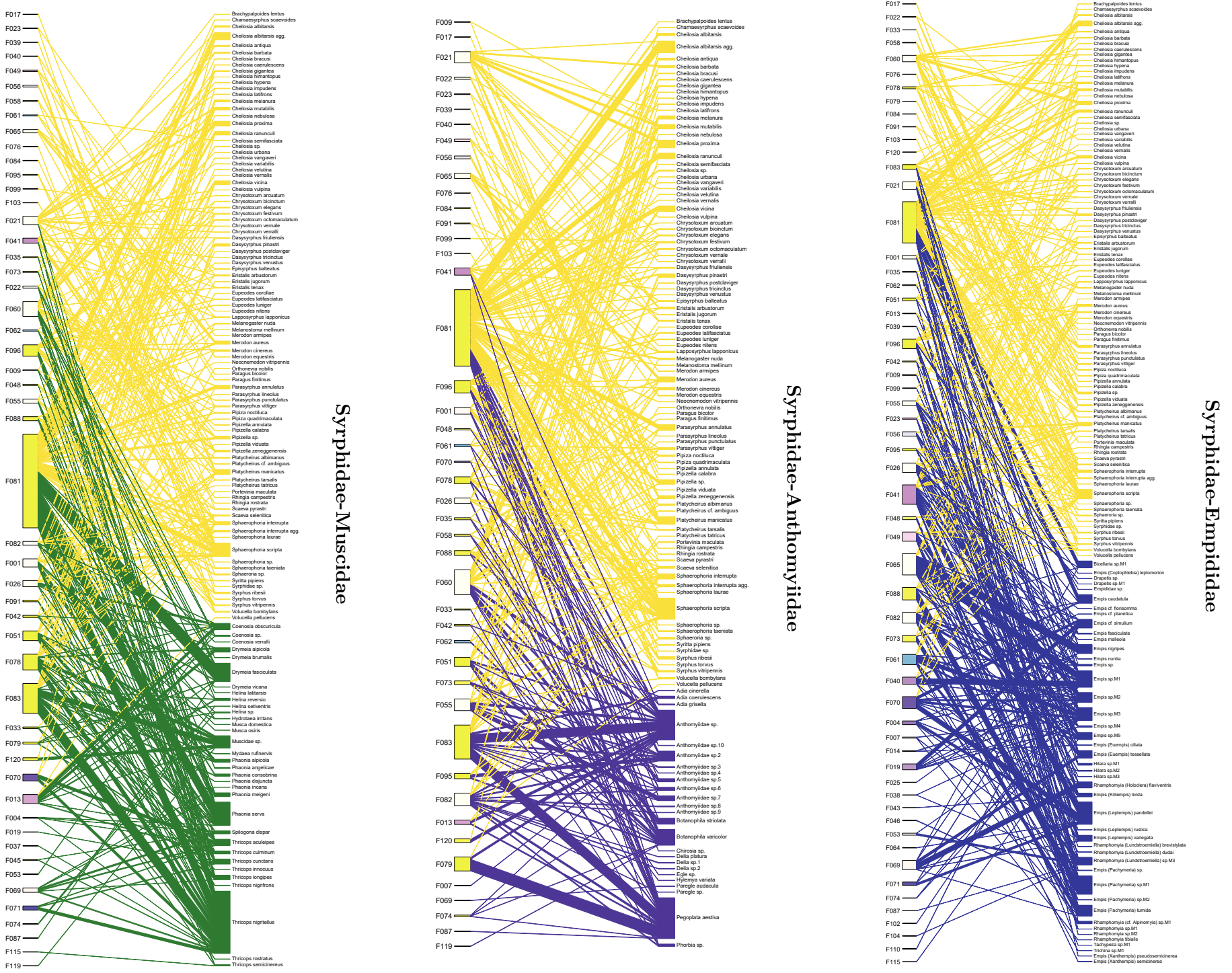
Species-level flower visitation networks illustrating the overlap in resource use between each pair of the three main anthophilous orders: Diptera (blue), Hymenoptera (yellow), Coleoptera (green).

« Altitudinal, temporal and trophic partitioning
of flower-visitors in Alpine communities »

Appendix 3

Species-level flower visitation networks illustrating the overlap in resource use between each pair of the four main anthophilous fly families : Anthomyiidae (purple), Empididae (blue), Muscidae (green), Syrphidae (yellow).

Species-level flower visitation networks illustrating the overlap in resource use between each pair of the four main anthophilous fly families : Anthomyiidae (purple), Empididae (blue), Muscidae (green), Syrphidae (yellow).

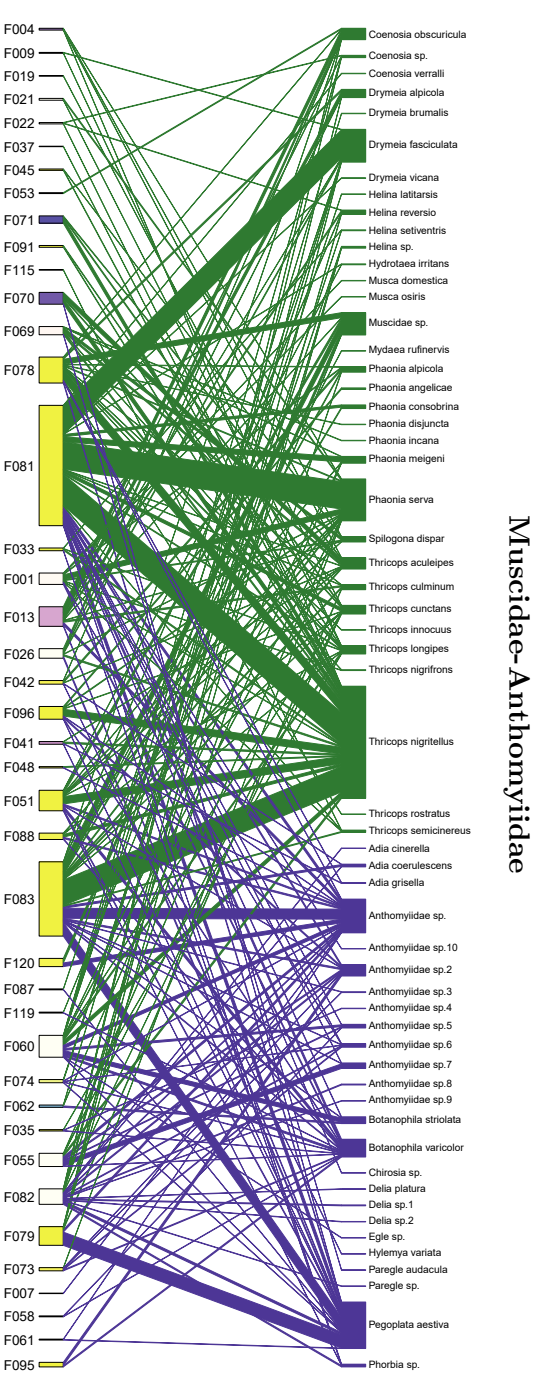
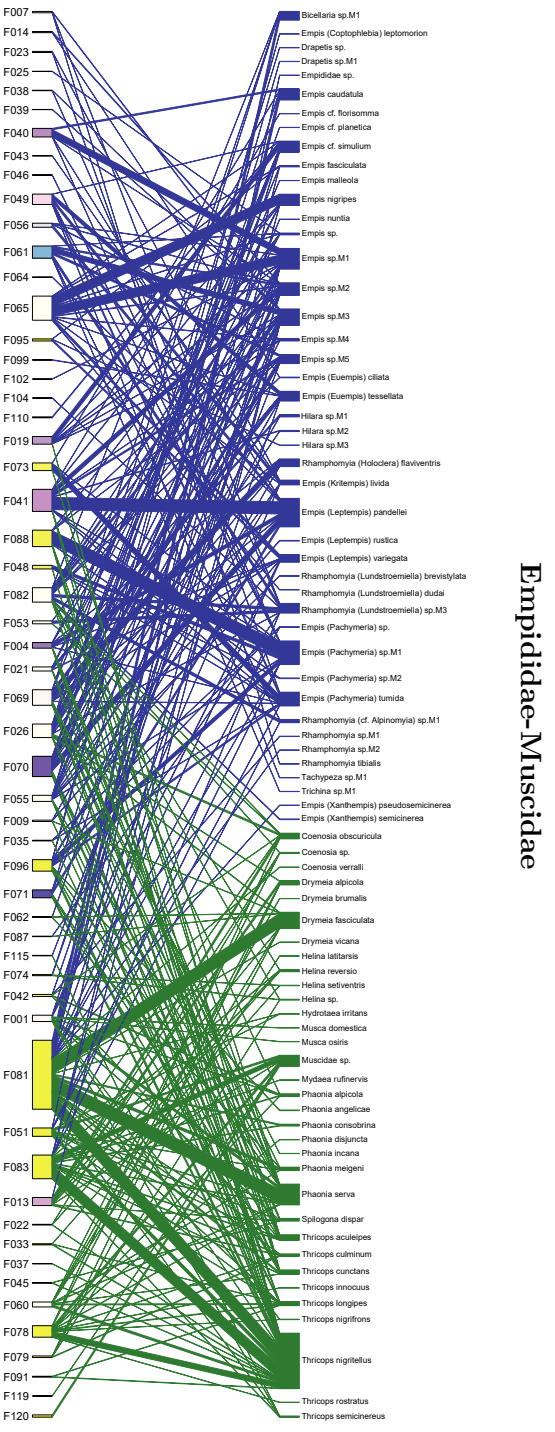
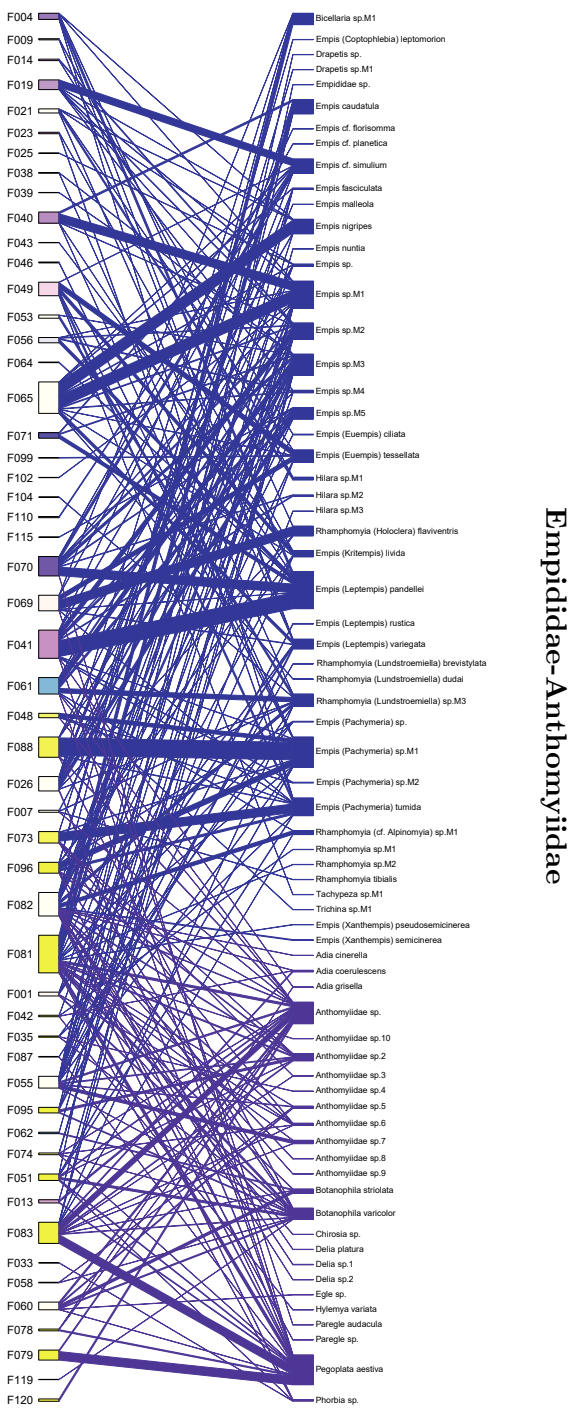


Syrphidae–Muscidae

Syrphidae–Anthomyiidae

Syrphidae–Empididae

Species-level flower visitation networks illustrating the overlap in resource use between each pair of the four main anthophilous fly families : Anthomyiidae (purple), Empididae (blue), Muscidae (green), Stryphidae (yellow).



ANNEXE 4

Annexes du chapitre III :

Supplementary material de l'article

« Are empidine dance flies major flower visitors in alpine environments ? A case study in the Alps, France »

Figure 1. Different species of Empidinae visiting flowers and/or carrying pollen grains

(A) *Empis (Pachymeria)* sp., male foraging on *Geranium pyrenaicum*; (B) *Empis (Xanthempis) pseudosemicinerea* grooming on a leaf after foraging; (C) *Empis (Pachymeria)* sp., female fully loaded with pollen on *Scorzonera hispanica*; (D) *Empis (Leptempis) pandellei*, female foraging on *Geranium sylvaticum*; (E) *Empis (Empis) fasciculata*, female on *Myosotis* sp.; (F) *Empis (Leptempis) pandellei*, female foraging on *Onobrychis viciifolia*.

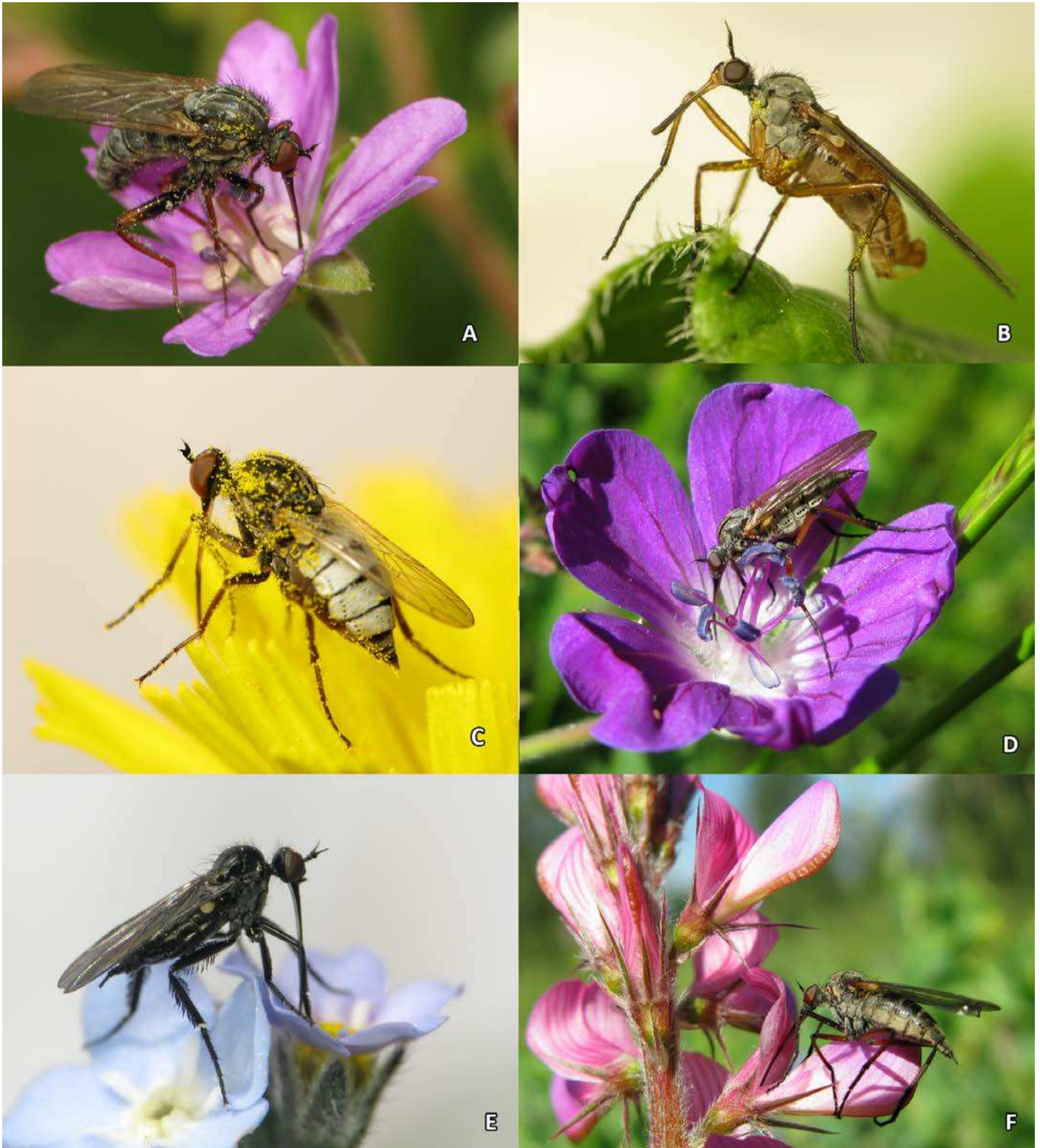


Figure 2. Location of the study site in the Mercantour National Park, France.

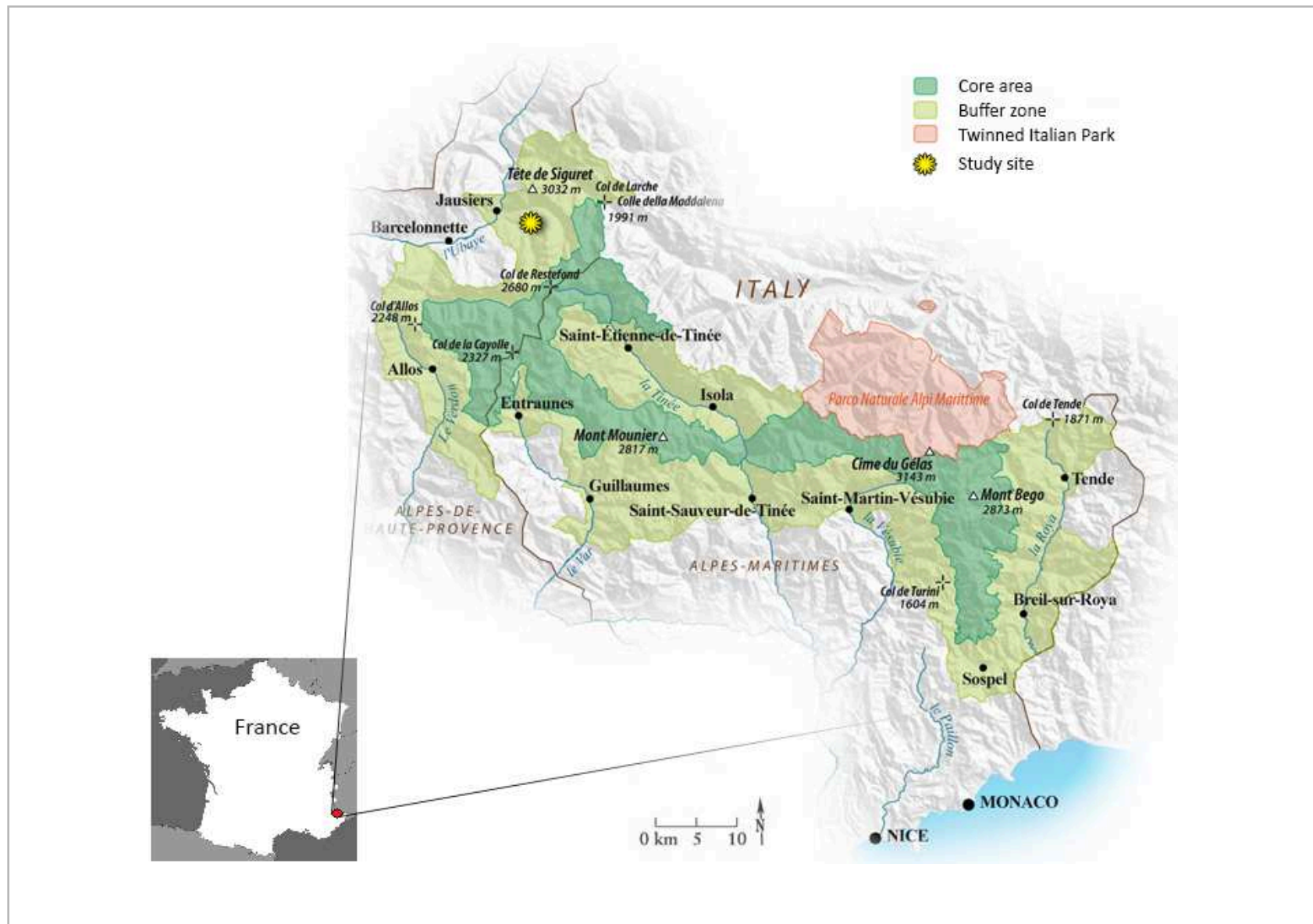


Figure 3. Monitoring period for each plant species. Colour of the lines represent flower colours and full names of plants are listed in Table 1.

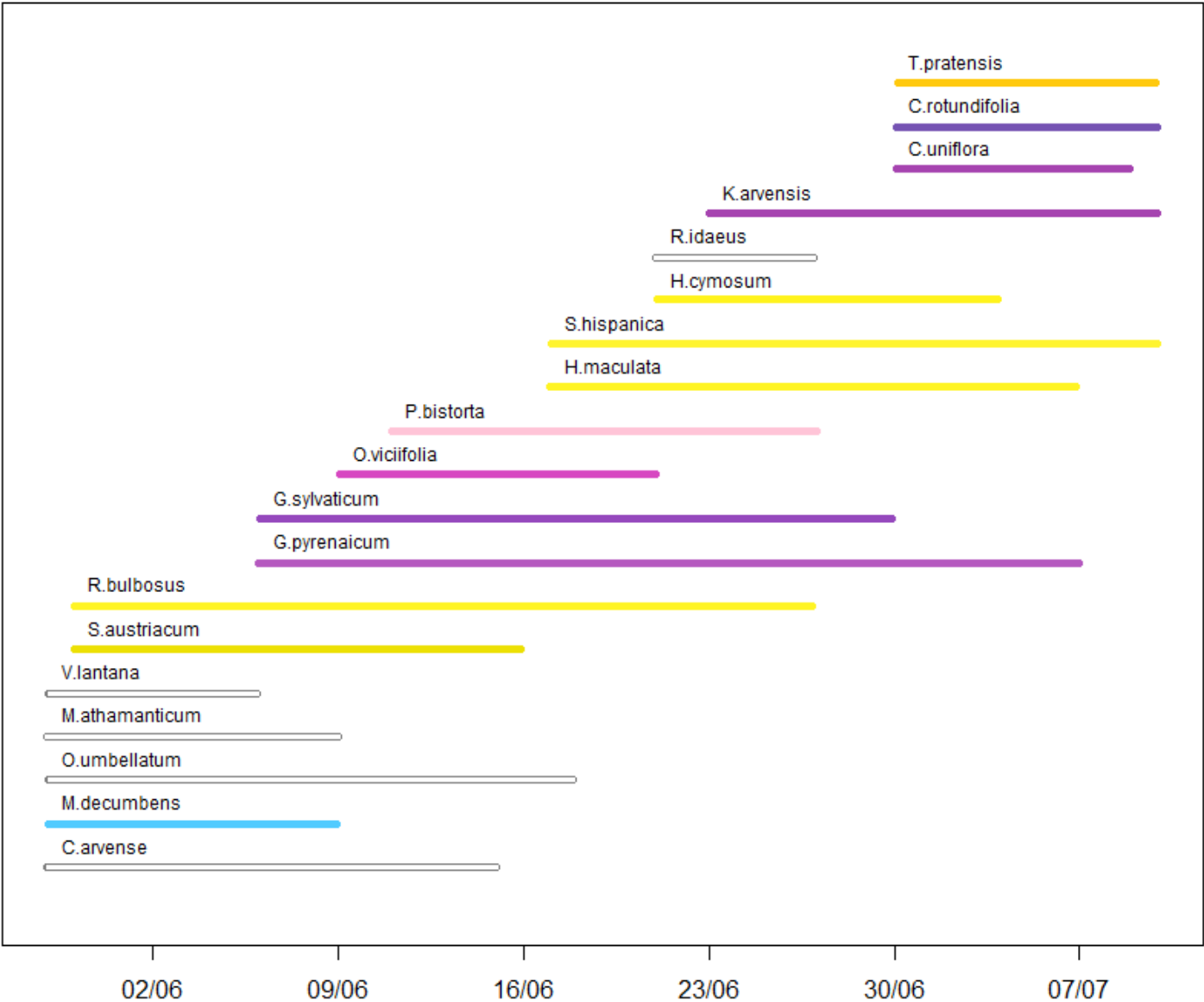


Table 1. List of the plant species included in the study, with the number of monitoring sessions and the number of visits of each flower-visiting group of insects. The number of empidine dance fly species observed on each plant is given in parentheses (column “Emp.”). Abbreviations: Col.=Coleoptera, Emp.=Empidinae, Het.=Heteroptera, Lep.=Lepidoptera, Neu.=Neuroptera, Ort.=Orthoptera, Syr.=Syrphidae.

Flowering plant species	Monitoring period (days)	Monitoring time (min)	Number of sessions	Diptera			Hymenoptera		Col.	Lep.	Het.	Neu.	Ort.	Total
				Emp.	Syr.	Total	Bees	Total						
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	11	112	14	52 (1)	0	63	26	28	2	0	0	0	0	93
<i>Centaurea uniflora</i> Turra	10	100	10	0 (0)	1	2	18	18	9	10	49	0	0	88
<i>Cerastium arvense</i> L.	18	63	9	51 (4)	15	80	12	12	3	2	0	0	1	98
<i>Geranium pyrenaicum</i> Burm.f.	31	203	29	258 (6)	26	307	40	90	8	0	0	0	0	405
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	24	161	23	264 (4)	14	287	24	42	22	2	0	0	0	353
<i>Hieracium cymosum</i> L.	13	117	13	40 (1)	4	47	15	15	11	1	0	0	0	74
<i>Hypochaeris maculata</i> L.	20	168	24	155 (1)	11	176	22	40	66	2	1	0	0	285
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	17	154	22	67 (3)	111	191	113	119	9	173	1	0	0	493
<i>Meum athamanticum</i> Jacq.	12	56	8	1 (1)	21	83	1	3	4	0	0	0	0	90
<i>Myosotis decumbens</i> Host	12	54	6	18 (3)	9	46	0	0	0	1	0	0	0	47
<i>Onobrychis viciifolia</i> Scop.	12	112	16	66 (1)	0	68	121	121	1	11	0	0	0	201
<i>Ornithogalum umbellatum</i> L.	21	77	11	61 (4)	21	92	29	29	2	1	1	0	0	125
<i>Persicaria bistorta</i> L.	17	108	12	33 (1)	20	89	0	17	83	7	0	1	0	197
<i>Ranunculus bulbosus</i> L.	29	140	20	54 (5)	42	279	14	14	4	1	0	0	0	298
<i>Rubus idaeus</i> L.	7	70	10	0 (0)	25	25	195	195	0	4	0	0	0	224
<i>Scorzonera hispanica</i> L.	23	196	28	228 (3)	16	262	14	21	42	3	2	0	0	330
<i>Sisymbrium austriacum</i> Jacq.	18	88	11	51 (2)	68	197	19	21	4	12	4	1	0	239
<i>Tragopogon pratensis</i> L.	11	119	17	103 (2)	12	132	18	24	53	1	0	0	0	210
<i>Viburnum lantana</i> L.	9	60	6	8 (1)	6	38	5	9	4	6	0	0	0	57

Table 2. One-sided Wilcoxon non-parametrical tests examining the significance of the differences in the number of visits by each group of insects on a given species of flowering plant. Statistically significant tests are represented by grey cells but p-values are only given when relevant; e.g., for *G. sylvaticum*: the test [Empidinae > all other flower visitors] is significant (p-value given), therefore the test [Empidinae > Syrphidae + Bees] is necessarily significant too as the category all other flower visitors includes the category Bees + Syrphidae. Abbreviations: Emp=Empidinae, Syr=Syrphidae.

Plant Species	Test	Diptera > all other flower visitors	Empidinae > all other flower visitors	Empidinae > Syrphidae + Bees	Empidinae > Syrphidae or Bees	Bees or Syrphidae > Empidinae
<i>Geranium sylvaticum</i>		2.413*10 ⁻⁸	1.846e-07			
<i>Scorzonera hispanica</i>		6.587*10 ⁻⁷	0.00113			
<i>Geranium pyrenaicum</i>		3.74*10 ⁻⁸	0.00014			
<i>Cerastium arvense</i>		0,00083		0.04987		
<i>Tragopogon pratensis</i>		0,00926		0.00021		
<i>Hypochaeris maculata</i>		0,01270		3.697e-06		
<i>Campanula rotundifolia</i>					Emp>Syr : 3.147e-05	
<i>Hieracium cymosum</i>					Emp>Syr : 0.00016 Emp>Bees : 0.04399	
<i>Myosotis decumbens</i>		0,00234			Emp>Bees : 0.0318	
<i>Onobrychis viciifolia</i>					Emp>Syr : 1.996e-06	Bees>Emp : 0.01266
<i>Ranunculus bulbosus</i>		8.955*10 ⁻⁸			Emp>Bees : 0.01518	
<i>Persicaria bistorta</i>					Emp>Bees : 0.00353	
<i>Ornithogalum umbellatum</i>		0,00164			Emp>Syr : 0.02534	
<i>Sisymbrium austriacum</i>		0,00024				
<i>Viburnum lantana</i>						
<i>Knautia arvensis</i>						Bees>Emp : 0.00570
<i>Meum athamanticum</i>		0,00074				Syr>Emp : 0.00170
<i>Centaurea uniflora</i>						Bees>Emp : 0.00027
<i>Rubus idaeus</i>						Bees>Emp : 7.908e-05

ANNEXE 5

Annexes du chapitre IV

Table1. Liste des espèces incluses dans la phylogénie

ID	Taxon	Origine du spécimen
EMP001	Aplomera sp.1	Chili
EMP002	Hilarigona sp.1	Chili
EMP003	Hilarempis sp.1	Chili
EMP005	Hilarempis sp.3	Chili
EMP006	Hilarempis sp.4	Chili
EMP007	Hilarempis sp.5	Chili
EMP008	Hilarempis sp.6	Chili
EMP009	Atrichopleura sp.1	Chili
EMP010	Clinorhampha sp.1	Chili
EMP012	Hilarigona sp.2	Chili
EMP014	Hilarigona sp.3	Chili
EMP016	Hilarempis sp.10	Chili
EMP017	Hilarigona sp.4	Chili
EMP018	Hilara sp.1	Chili
EMP019	Hilarempis sp.11	Chili
EMP020	Hilarempis sp.12	Chili
EMP021	Hilarempis sp.13	Chili
EMP022	Hilarigona sp.5	Chili
EMP094	Empis (Empis) glandis	South Africa
EMP095	Empis (Coptophlebia) oribi	South Africa
EMP096	Hilarempis nondescripta	South Africa
EMP098	Empis (Coptophlebia) sp.1	South Africa
EMP099	Empis (Coptophlebia) sp.2	South Africa
EMP100	Empis (Coptophlebia) sp.3	South Africa
EMP101	Empis (Coptophlebia) sp.4	South Africa
EMP102	Empis (Coptophlebia) sp.5	South Africa
EMP105	Hilara sp.1	South Africa
EMP106	Hilarempis sp.1	South Africa
EMP108	Rhamphomyia (Aclonempis) umbripes	France : Mercantour
EMP110	Empis (Empis) fasciculata	France : Mercantour
EMP111	Rhamphomyia (Rhamphomyia) tibialis	France : Mercantour
EMP112	Rhamphomyia (Pararhamphomyia) atra	France : Mercantour
EMP113	Clinorhampha merita	Chili
EMP114	Empis perpusilla	Argentine
EMP115	Empis gracilipes	Chili
EMP116	Hystrichonotus revelator	Chili
EMP117	Rhamphomyia (Megacyttarus) crassirostris	France
EMP121	Rhamphomyia (Pararhamphomyia) near fulvirostris	Corée
EMP122	Empis (Empis) aestiva	France : Mercantour
EMP134	Empis (Xanthempis) pseudosemicinerea	France : Mercantour
EMP136	Empis (Xanthempis) semicinerea	France : Mercantour
EMP137	Rhamphomyia (Lundstroemiella) sp.M4	France : Mercantour
EMP202	Hilarempis sp.WA2	Western Australia

EMP203	Hilarempis sp.WA3	Western Australia
EMP204	Hilarempis sp.WA7	Western Australia
EMP205	Empidadelpha sp.WA1	Western Australia
EMP206	Hilarempis sp.WA8	Western Australia
EMP207	Hilarempis sp.WA9	Western Australia
EMP209	Clinorhampha sp.WA5	Western Australia
EMP212	Empidinae Group 3 sp.WA1	Western Australia
EMP213	Atrichopleura sp.WA2	Western Australia
EMP219	Empis (Empis) malleola	France : Mercantour
EMP222	Empis (Empis) sp.M2	France : Mercantour
EMP224	Empis (Lissemphis) nigritarsis	France : Vidauban
EMP225	Empis pennipes	France : Rambouillet
EMP226	Rhamphomyia (Aclonempis) longipes	France : Rambouillet
EMP227	Brachystoma vesiculosa	France : Vidauban
EMP229	Empis (Empis) nuntia	France : Vidauban
EMP230	Rhamphomyia nigripennis	France : Vidauban
EMP231	Hilara maura	France : Vidauban
EMP232	Rhamphomyia (Amydroneura) claripennis	France : Vidauban
EMP233	Microphorinae sp.	France : Vidauban
EMP234	Hilarini sp.	France : Vidauban
EMP235	Rhamphomyia (Pararhamphomyia) tarsata	France (17)
EMP236	Empis (Xanthempis) testacea	France (17)
EMP237	Empis (Empis) praevia	France : Vienne
EMP238	Empis (Empis) tanysphera	France : Vienne
EMP239	Rhamphomyia (Lundstroemiella) brevis	France : Mercantour
EMP240	Rhamphomyia nitidula	France : Mercantour
EMP241	Rhamphomyia spinosipes	France : Mercantour
EMP242	Empis (Leptempis) nigricans	France : Mercantour
EMP243	Empis (Coptophlebia) hyalipennis group sp.	France : Pyrénées
EMP244	Rhamphomyia (Holoclera) flaviventris	France : Pyrénées
EMP245	Rhamphomyia (Lundstroemiella) sp.	France : Pyrénées
EMP246	Empis (Polyblepharis) crassa	France : Pyrénées
EMP247	Rhamphomyia (Holoclera) flaviventris	France : Mercantour
EMP248	Empis (Empis) cf. simulium	France : Mercantour
EMP249	Empis (Pachymeria) tumida	France : Mercantour
EMP250	Empis (Pachymeria) sp.M1	France : Mercantour
EMP251	Empis (Kritempis) livida	France : Mercantour
EMP252	Rhamphomyia (cf. Alpinomyia) sp.M1	France : Mercantour
EMP253	Rhamphomyia (Lundstroemiella) sp.M3 (sp.n.)	France : Mercantour
EMP254	Rhamphomyia (Lundstroemiella) dudai	France : Mercantour
EMP258	Empis (Anacrostichus) sp.n.	Corée
EMP259	Empis (Coptophlebia) hyalipennis group cf. villosipes	Corée
EMP262	Empis (Planempis) sp.3	Corée
EMP263	Empis (near Planempis group 1) sp.	Corée

EMP264	<i>Empis</i> (near <i>Planempis</i> group 2) sp.	Corée
EMP265	<i>Empis</i> (<i>Polyblepharis</i>) near <i>moiwasana</i>	Corée
EMP266	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Rhamphomyia</i>) sp.n.	Corée
EMP267	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Alpinomyia</i>) sp.n.	Corée
EMP268	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Pararhamphomyia</i>) <i>ciliatopoda</i> group	Corée
EMP269	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Dasyrhamphomyia</i>) sp.1	Corée
EMP270	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Pararhamphomyia</i>) near <i>lamnifera</i>	Corée
EMP271	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Dasyrhamphomyia</i>) sp.2	Corée
EMP272	<i>Empis</i> (<i>Xanthempis</i>) sp.	Corée
EMP273	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Megacyttarus</i>) sp.	Corée
EMP274	<i>Empis</i> (<i>Euempis</i>) sp.	Corée
EMP275	<i>Clinorhampha</i> sp.n.1	Chili
EMP276	<i>Empis animosa</i>	Chili
EMP277	<i>Empis nigricolor</i>	Chili
EMP278	<i>Empis macrorrhyncha</i>	Chili
EMP279	<i>Empis copiosa</i>	Argentine
EMP281	<i>Hystrichonotus</i> sp.n. 1	Chili
EMP283	<i>Empis</i> (<i>Empis</i>) sp.M7	France : Mercantour
EMP284	<i>Empis</i> (<i>Empis</i>) sp.M8	France : Mercantour
EMP285	<i>Empis</i> (<i>Empis</i>) sp. cf. <i>florisomma</i>	France : Mercantour
EMP286	<i>Empis</i> (<i>Empis</i>) sp.M9	France : Mercantour
EMP287	<i>Empis</i> (<i>Empis</i>) sp.M10	France : Mercantour
EMP288	<i>Empis</i> (<i>Xanthempis</i>) sp.n.2 (near <i>hypandrialis</i>)	France : Mercantour
EMP289	<i>Empis</i> (<i>Xanthempis</i>) <i>laetabilis</i>	France : Mercantour
EMP290	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Alpinomyia</i>) sp.M7	France : Mercantour
EMP291	<i>Rhamphomyia siffointei</i>	France : Mercantour
EMP292	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Holoclera</i>) <i>flava</i>	France : Mercantour
EMP293	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Pararhamphomyia</i>) <i>barbata</i>	France : Mercantour
EMP294	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Aclonempis</i>) <i>albohirta</i>	France : Pyrénées
EMP296	<i>Empis</i> (<i>Platyptera</i>) <i>borealis</i>	France : Pyrénées
EMP297	<i>Empis</i> (<i>Coptophlebia</i>) <i>albinervis</i>	France : Pyrénées
EMP298	<i>Empis</i> (<i>Empis</i>) <i>bohemica</i>	France : Mercantour
EMP299	<i>Empis</i> (<i>Coptophlebia</i>) <i>hyalipennis</i> group doi	Thailand
EMP300	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Alpinomyia</i>) sp.M5	France : Mercantour
EMP301	<i>Empis</i> (<i>Kritempis</i>) <i>sardoa</i>	Italie : Sicile
EMP302	<i>Empis</i> (<i>Empis</i>) sp.M1	France : Mercantour
EMP304	<i>Empis</i> (<i>Coptophlebia</i>) <i>pocilosoma</i> group sp. 3	Thailand
EMP305	<i>Empis fulvicollis</i>	Argentine
EMP306	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Dasyrhamphomyia</i>) sp. cf. <i>vesiculosa</i>	France : Mercantour
EMP307	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Orientomyia</i>) sp.	Japon (Kyushu)
EMP308	<i>Empis</i> sp.	Tasmanie
EMP309	<i>Hilara</i> sp.n.	Vietnam
EMP311	<i>Lampremis</i> sp.n.	Vietnam
EMP312	<i>Empis</i> (<i>Empis</i>) sp.n.	Vietnam

EMP313	<i>Empis</i> (<i>Planempis</i>) sp.n.	Chine : Guangdong (Nanling NP)
EMP314	<i>Rhamphomyia</i> sp.5	Chine : Guangdong (Nanling NP)
EMP315	<i>Rhamphomyia</i> sp.2	Chine : Guangdong (Nanling NP)
EMP317	<i>Empis</i> (<i>Anacrostichus</i> like) sp.	Japan
EMP320	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Calorhamphomyia</i>) sp.	Canada
EMP322	<i>Empis</i> (<i>Empis</i>) sp.	Russia : Caucasus
EMP325	<i>Empis</i> (<i>Pachymeria</i>) sp.n.	Russia : Caucasus
EMP326	<i>Empis</i> (near <i>Lisempis</i>) sp.n.	Russia : Caucasus
EMP343	<i>Empis</i> (near <i>Anacrostichus</i>) <i>spectabilis</i>	USA : North carolina
EMP344	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Pararhamphomyia</i>) sp.	USA : Virginia
EMP345	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Pararhamphomyia</i>) sp.	USA : Colorado
EMP347	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Pararhamphomyia</i>) sp.	USA : California
EMP348	<i>Rhamphomyia</i> (<i>Pararhamphomyia</i>) sp.	USA : California
EMP357	<i>Empis atra</i> group sp.	Pérou
EMP358	<i>Empis atra</i> group sp.	Guyane Française
EMP360	<i>Empis</i> (<i>Empis</i>) <i>setitarsus</i> group sp.	Zambie
EMP361	<i>Rhamphomyia laevipes</i>	France : Valbois
EMP363	<i>Empis</i> (<i>Anacrostichus</i>) <i>nitida</i>	France : Valbois
EMP364	<i>Empis</i> (<i>Empis</i>) <i>pseudonuntia</i>	France : Valbois
EMP366	<i>Rhamphomyia nitidula</i>	France : Essonne
EMP369	<i>Rhamphomyia</i> (near <i>Dasyrhamphomyia</i>) <i>longicauda</i>	Canada
EMP371	<i>Atrichopleura caudata</i>	Chili
EMP372	<i>Atrichopleura spinipes</i>	Chili
EMP373	<i>Hilara armata</i>	Chili
EMP375	<i>Hilara immerens</i>	Chili
EMP376	<i>Hilarempis facilis</i>	Chili
EMP377	<i>Hilarempis notabilis</i>	Chili
EMP378	<i>Hilarempis ordinata</i>	Chili
EMP380	<i>Hilarempis</i> near <i>idonea</i>	Chili
EMP381	<i>Hilarempis mediana</i>	Chili
EMP382	<i>Hilarempis</i> near <i>similipes</i>	Chili
EMP383	<i>Hilarigona chiloensis</i>	Chili
EMP385	<i>Hilarigona obscuripennis</i>	Chili
EMP386	<i>Hilarigona pudica</i>	Chili
EMP391	<i>Deuteronista</i> sp.	Chili
EMP392	<i>Hilarigona anomalicauda</i>	Chili
EMP393	<i>Hilarempis</i> near <i>sigillina</i>	Chili
EMP394	<i>Hilarempis</i> near <i>biseriata</i>	Chili
EMP395	<i>Empis</i> near <i>retroversa</i>	Chili
EMP396	<i>Empis</i> (near <i>Anacrostichus</i>) sp.n.	Thaïlande

EMP397	Rhamphomyia (Pararhamphomyia) geniculata group physoprocta	France
EMP398	Empis leptogastra	USA
EMP399	Argyrempis sp.	Thaïlande
EMP401	Clinorhampha sp.WA1	Western Australia
EMP402	Clinorhampha sp.WA2	Western Australia
EMP403	Clinorhampha sp.WA3	Western Australia
EMP404	Clinorhampha sp.WA4	Western Australia
EMP405	Clinorhampha sp.WA6	Western Australia
EMP406	Clinorhampha sp.WA7	Western Australia
EMP407	Clinorhampha sp.WA8	Western Australia
EMP408	Atrichopleura sp.WA1	Western Australia
EMP409	Hilarempis sp.WA4	Western Australia
EMP411	Hilarempis sp.WA10	Western Australia
EMP412	Hilarempis sp.WA13	Western Australia
EMP413	Hilarempis sp.WA6	Western Australia
EMP414	Empis group 6 sp.	Western Australia
EMP415	Empidadelpha sp.WA3	Western Australia
EMP416	Sphicosa sp.WA1	Western Australia
EMP417	Hilara sp.WA1	Western Australia
EMP418	Hilara sp.WA2	Western Australia
EMP420	Empis nigricolor group - near luteithorax	Chili
EMP423	Empis nigricolor group modica	Chili
EMP425	Rhamphomyia interseta group seposita	Chili
EMP426	Empis gracilipes group mollita	Chili
EMP427	Empis copiosa group languescens	Chili
EMP428	Empis fulvicollis group near prompta	Chili
EMP430	Empis retroversa near recordabilis	Chili
EMP443	Empis fasciculata	France : Mercantour
EMP444	Empis nuntia	France : Mercantour
EMP445	Empis cf. planetica	France : Mercantour
EMP446	Empis sp.M3	France : Mercantour
EMP447	Empis sp.M4	France : Mercantour
EMP448	Empis sp.M5	France : Mercantour
EMP449	Empis sp.M6	France : Mercantour
EMP451	Empis (Euempis) tessellata	France : Mercantour
EMP452	Empis (Leptempis) variegata	France : Mercantour
EMP453	Hilara sp.M1	France : Mercantour
EMP454	Hilara sp.M2	France : Mercantour
EMP455	Empis (Leptempis) pandellei	France : Mercantour
EMP456	Empis (Leptempis) rustica	France : Mercantour
EMP457	Rhamphomyia (Lundstroemiella) brevistyla	France : Mercantour
EMP458	Rhamphomyia (Lundstroemiella) dudai	France : Mercantour

Figure 1. Phylogénie moléculaire des Empidinae

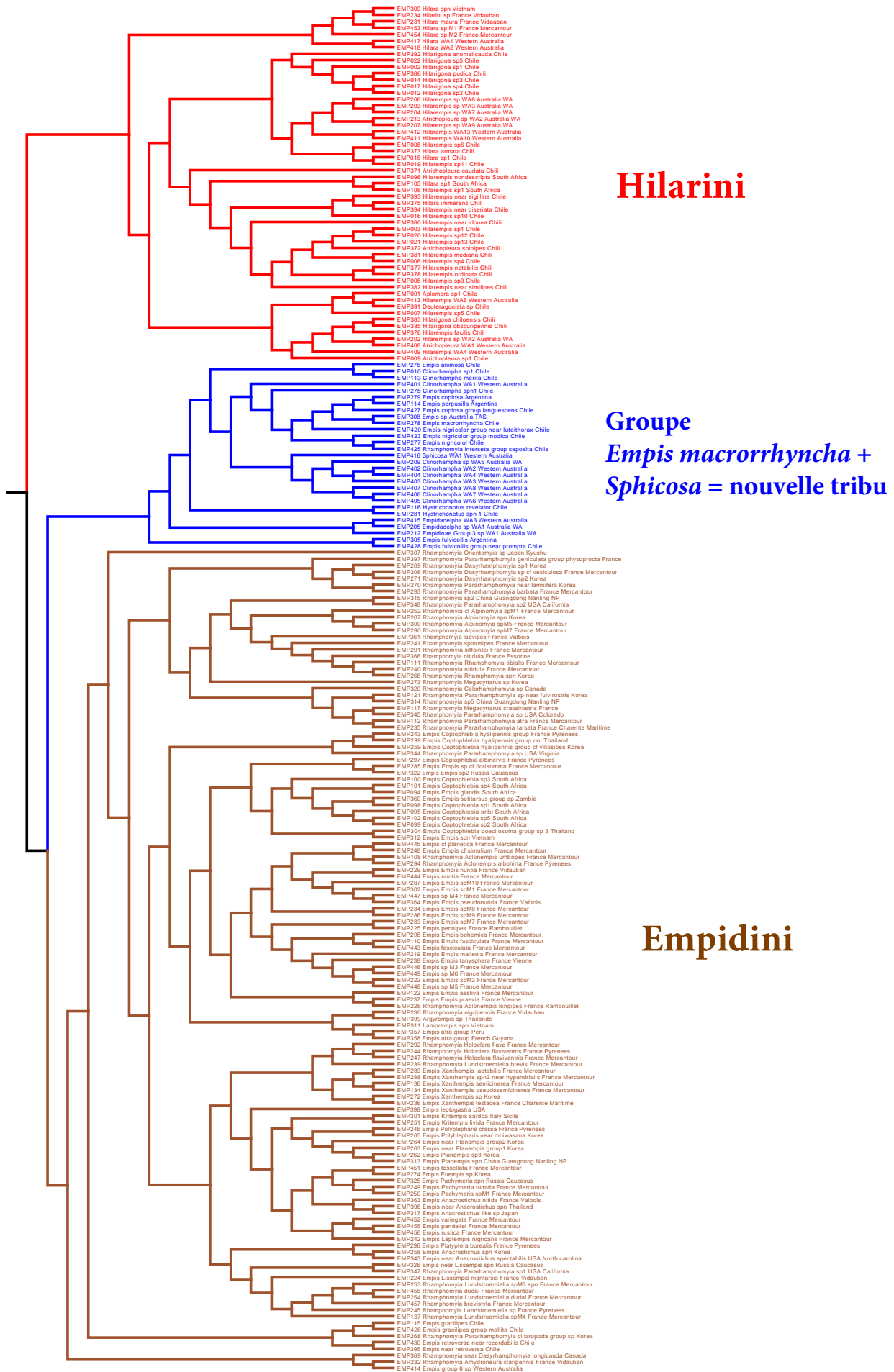


Figure 2. Structure du proboscis chez les grands clades d'Empidini

Court + Epais



Rhamphomyia sp.
USA, Virginia - Photo Paul Bedell

Long + Epais



Empis (Xanthempis) pseudosemicinerea
France - Photo V. Lefebvre

Long + Fin

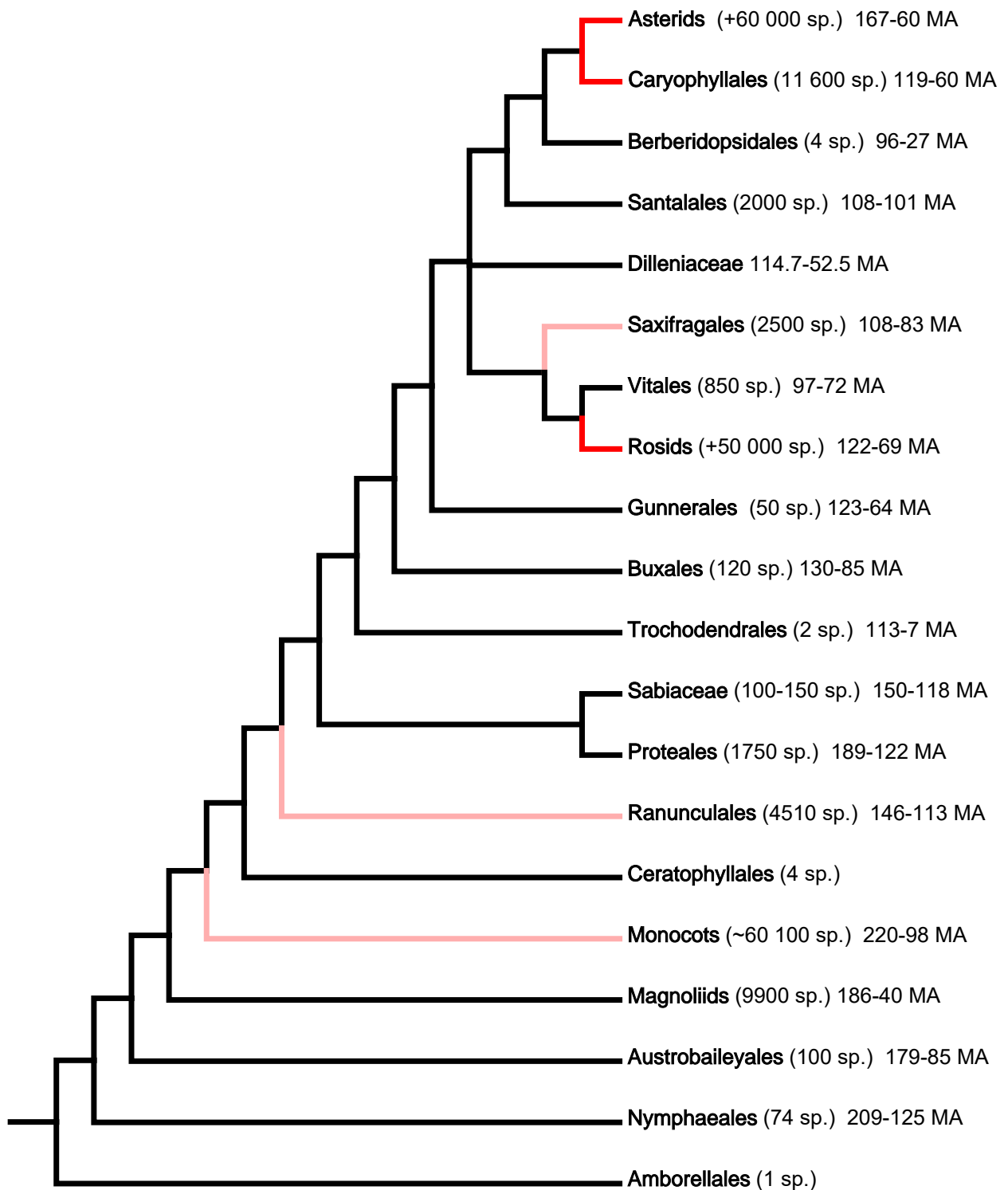


Empis (Empis) pennipes
Norvège - Photo Geir Oersnes

Figure 3. Cladogramme des grands groupes d'Angiospermes

Le nombre d'espèces approximatif et les estimations des périodes d'apparition de chaque clade sont fournis d'après l'APG III (<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>)

Les clades butinés par les Empidinae sont en rouge, avec une intensité dépendant de la quantité d'interactions; les clades non visités sont en noir.



Résumé

Les montagnes sont des hotspots de biodiversité dont les réseaux plantes-pollinisateurs constituent un élément central, et où les conséquences du réchauffement climatique sont déjà avérées. Malgré le nombre colossal d'espèces potentiellement affectées par la destruction du mutualisme entre les angiospermes et leurs pollinisateurs dans ces écosystèmes, les patrons spatio-temporels des communautés de pollinisateurs le long des gradients altitudinaux sont toujours méconnus. La première partie de ce travail propose une analyse des effets de l'altitude et de la phénologie sur l'abondance et la diversité des insectes anthophiles le long d'un gradient altitudinal de 1700 m. Nous montrons qu'il existe une structuration altitudinale et trophique entre les principaux ordres de pollinisateurs (hyménoptères, diptères, coléoptères), avec une nette prédominance des diptères dès 1500 m d'altitude qui s'amplifie jusqu'à la limite supérieure du gradient (2700 m). Ces diptères appartiennent principalement à trois familles (Anthomyiidae, Empididae, Muscidae) qui se structurent également le long du gradient par l'altitude, la phénologie et le choix des plantes visitées. Leur biologie, efficacité pollinisatrice comprise, est encore largement méconnue. Dans un second temps, nous étudions l'écologie de la pollinisation et les causes évolutives du succès d'un groupe central de ces communautés anthophiles, les Empidinae. Nous avons mesuré 1) leur importance relative dans un réseau plantes-visiteurs à l'étage subalpin et 2) leur efficacité pollinisatrice par rapport à celles des autres visiteurs pour une plante de ce réseau (*Geranium sylvaticum* L.). Nous montrons que les visites d'une grosse espèce d'*Empis* produisent le même nombre de graines que celles de l'abeille domestique (*Apis mellifera* L.), pollinisatrice réputée très efficace. Ces résultats suggèrent un rôle majeur des gros Empidinae dans la pollinisation des plantes alpines. Pour comprendre le rôle de la floriculture dans la diversification des Empidinae et l'origine de leur abondance en altitude, nous avons construit une phylogénie moléculaire mondiale sur la base de 4 marqueurs et pour plus de 210 espèces. La plupart des clades d'Empidinae contiennent des espèces qui occupent diverses altitudes, indiquant qu'il n'y a pas de conservatisme de niche impliqué dans leur distribution le long du gradient. L'association angiospermes-Empidinae remonte à la période de fin de radiation des angiospermes et semble, par l'intermédiaire de l'allongement de la trompe, avoir favorisé la radiation évolutive de certains clades en parallèle avec celles des plantes à fleurs. Leur large distribution altitudinale et leur capacité à visiter des morphotypes floraux inaccessibles à d'autres floricoles pourrait leur conférer une importante résistance aux changements globaux.

Mots-clés : Pollinisation, Gradient altitudinal, Diptères, Empididae, Phylogénie, Scénario évolutif