

Il était une fois les vieilles prairies mésophiles, des écosystèmes indispensables oubliés

Pornon André¹, Martin Gabrielle¹ et Andalo Christophe¹

¹ Centre de Recherche sur la Biodiversité et l'Environnement, UMR 5300 CNRS-UPS-IRD-INP; Université Toulouse III-Paul Sabatier, 118 Rte de Narbonne, F-31062 Toulouse cedex 04. E-mails : andre.pornon@univ-tlse3.fr ; gabrielle.martin@univ-tlse3.fr ; christophe.andalo@univ-tlse3.fr.

Mots clés : Prairie ancienne, old-growth concept, diversité et richesse spécifique, santé des pollinisateurs, microbiote intestinal, *Bombus terrestris*.

Résumé :

Les prairies paléarctiques comptent parmi les écosystèmes présentant la plus grande diversité végétale à petite échelle. Le concept de « forêt ancienne » (old-growth forest) a récemment été élargi aux prairies anciennes (PA). Ce concept (old-growth concept) prédit que les PA possèdent des traits spécifiques qui les distinguent des prairies jeunes (PJ). Nous montrons effectivement que les PA ont une composition floristique unique, avec une plus grande proportion d'espèces vivaces dotées d'organes souterrains impliqués dans diverses fonctions (stockage, croissance clonale, banques de bourgeons), ainsi qu'une richesse, une diversité et une équitabilité des espèces nettement supérieures à celles des PJ. Nous démontrons également que les PA sont indispensables à la santé des pollinisateurs, à la diversité et à l'équilibre de leur microbiote intestinal. Devenues rares et gravement menacées, et compte tenu de leur valeur écologique et culturelle considérable, les PA doivent être inventoriées et protégées d'urgence.

Abstract :

The Palearctic grasslands are among the ecosystems with the highest small-scale plant diversity. The "old-growth" concept has recently been extended to ancient natural grasslands (AG). It predicts that the AG have a set of specific traits that distinguish them from young grasslands (YG). We show that AG indeed have a unique floristic composition with more perennial species with underground organs involved in various functions (storage, clonal growth, bud banks) as well as significantly greater species richness, diversity, and evenness than YG. We also demonstrate that AG are essential for pollinator health, supporting the diversity and balance of their gut microbiota. Now rare and severely threatened, and given their considerable ecological and cultural value, AG must be urgently inventoried and protected.



Photo A : Prairie de fauche mésophile diversifiée âgée de plus d'un siècle sur la commune Le Grés.

1. Introduction

Les prairies paléarctiques comptent parmi les écosystèmes présentant la plus grande diversité végétale et pouvant parfois, à petite échelle, abriter une diversité de plantes vasculaires plus élevée que celle des forêts tropicales (Wilson et *al.*, 2012). Cependant, elles sont largement sous-représentées parmi les points chauds de biodiversité (Dengler, 2014). En Europe, les prairies permanentes (existant depuis au moins 5 ans ; UE, 2004) ont constitué pendant des siècles une ressource essentielle pour l'alimentation du bétail, en tant que pâturages et prairies de fauche. Cette utilisation ancienne, continue et extensive est la principale raison de leur haute biodiversité (Pärtel et *al.*, 2007). Cependant, l'intensification agricole et l'expansion forestière ont drastiquement réduit leur aire de répartition. Entre 1967 et 2007, la France a ainsi perdu 33 % de ses prairies permanentes (Peyraud et *al.*, 2014). La fertilisation chimique, le pâturage intensif, les fauches précoces et la pollution azotée atmosphérique ont considérablement appauvri la flore des prairies restantes, favorisant les Poacées au détriment des herbacées Eudicotylédones, indispensables à de nombreux organismes, en particulier aux pollinisateurs.

De nombreuses études sur les prairies ont permis de différencier de nombreux types en fonction de la variabilité des conditions abiotiques. En revanche, dans le monde, et particulièrement en France, très peu de travaux ont porté sur l'impact de l'âge des prairies sur leurs caractéristiques fonctionnelles. Veldman et *al.* (2015) ont récemment élargi le concept de « forêt ancienne » (old-growth forest) aux prairies

naturelles anciennes (PA), en soulignant que, si les premières ont été intensivement étudiées, on sait relativement peu de choses sur les secondes. Ces auteurs ont prédit des caractéristiques spécifiques aux PA en termes de richesse spécifique, de diversité, de taux d'endémisme et de traits de fonctionnels sélectionnés par le pâturage et les incendies récurrents. En examinant 31 études comparant des PA à des prairies récentes, Nerlekar & Veldman (2020) ont confirmé les prédictions de Veldman et *al.* (2015). La plupart des données utilisées par ces auteurs provenait cependant d'études sur la restauration des prairies, illustrant ainsi la rareté des travaux ayant considéré le temps d'assemblage comme un facteur pertinent de l'écologie des prairies. Ici, nous comparons les caractéristiques structurelles et fonctionnelles de prairies de fauche mésophiles d'âges contrastés, ainsi que leurs impacts sur la santé et le microbiote intestinal des insectes pollinisateurs.

2. Etude des prairies de fauche mésophiles d'âges contrastés des Vallées et Coteaux de Gascogne (Pornon & Andalo 2023)

2.1. Éléments de méthodologie

Nous avons étudié 15 prairies semi-naturelles mésophiles anciennes (PA : $>77 \pm 8,3$ ans), 12 d'âge intermédiaire (PI : $23 \pm 5,6$ ans) et 11 jeunes (PJ : $10 \pm 4,4$ ans). Onze sites comportaient le trio PA, PI, PJ. Un tel dispositif en blocs permet de réduire autant que possible l'impact des facteurs non contrôlés dans l'expérience. Quatre sites comprenaient uniquement une PA et un site une PI. L'âge des prairies a été déterminé en croisant les informations fournies par

les agriculteurs et l'analyse de photographies aériennes, disponibles sur le site de l'IGN «remonter le temps» (<https://remonterletemps.ign.fr>). Les indices écologiques d'Ellenberg, concernant l'humidité, la fertilité et le pH du sol ont permis de confirmer la mésophilie des prairies. Pour chacune d'elles, nous avons documenté l'altitude, la pente, l'exposition, la surface et le mode de gestion (cf. Pornon & Andalo, 2023 pour plus de détails). De mémoire d'homme, les PA ont toujours été soumises à des pratiques extensives c'est-à-dire fauchées une fois par an sans fertilisant artificiel, mais recevant occasionnellement un faible apport de fumier et/ou les déjections des troupeaux en automne, lors du pâturage du regain. Les PI et PJ étaient également gérées de manière extensive comme prairies de fauche non fertilisées ou, plus rarement, comme jachères. Un tiers d'entre elles (4 PI et 3 PJ) était issu de semis.

Dans chaque prairie, nous avons réalisé en mai un inventaire floristique dans dix quadrats de 1 m², estimé le recouvrement de chaque espèce et compté le nombre d'unités florales (fleurs ou têtes fleuries pour les espèces à inflorescences compactes telles que *Trifolium sp.* ou *Centaurea sp.*) des espèces entomophiles. Nous avons compilé les traits fonctionnels des plantes, à savoir la durée de vie (annuelle, bisannuelle, vivace), la présence/absence d'organes souterrains de propagation végétative, de stockage ou de banques de bourgeons, à partir des bases de données Ecoflora (<http://ecoflora.org.uk/>), BioFlor (<https://www.ufz.de/biolflor/index.jsp>) et Pladias (<https://pladias.cz/>).

2.2. Principaux résultats

Nos résultats confirment les prédictions de Veldman et *al.* (2015) ainsi que les conclusions de Nerlekar et Veldman (2020). En effet, les PA présentent une flore spécifique (Fig 1), avec une richesse 34 et 43 % plus élevée au mètre carré par rapport aux PI et PJ, respectivement. Elles abritent des espèces indicatrices d'ancienneté, dont le nombre augmente avec l'âge de la prairie, telles qu'*Anacamptis morio*, *Briza media*, *Carex caryophyllea*, *Luzula campestris* et *Rhinanthus angustifolius*.

Les PA présentent une abondance florale trois fois supérieure et un meilleur équilibre dans l'abondance des espèces avec une diversité α plus élevée, mesurée par les indices de Shannon (H') et d'équitabilité (J), en particulier entre les Eudicotylédones et les Poacées, ces dernières étant surreprésentées dans les prairies intermédiaires (PI) et jeunes (PJ). De plus, les PA montrent une plus grande homogénéité entre elles que les prairies plus jeunes, indiquant une diversité β plus faible (Fig. 2). Elles se caractérisent également par une proportion plus élevée d'espèces pérennes dotées de traits fonctionnels tels que des banques de bourgeons hypogés, des organes de croissance clonale et de stockage souterrains, probablement sélectionnés par la récurrence de la fauche.

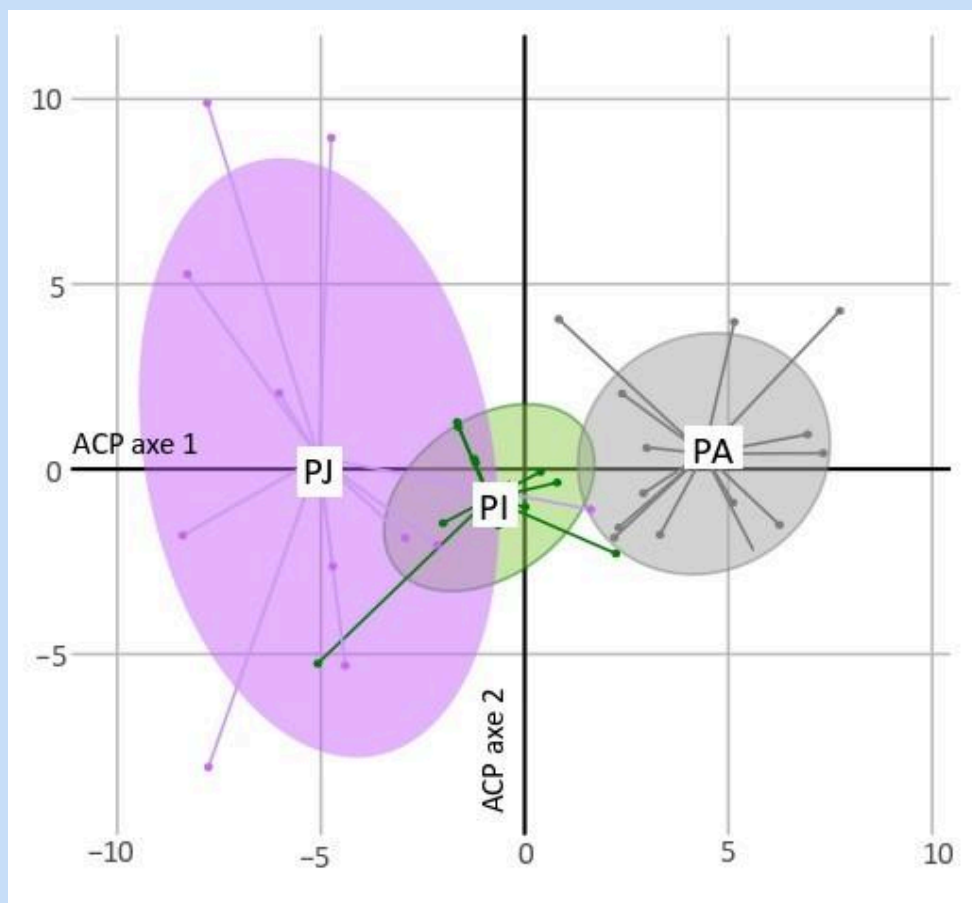


Figure 1 : Position sur les deux premiers axes de l'analyse en correspondances principales des prairies de fauches mésophiles anciennes (PA), intermédiaires (PI) et jeunes (PJ) sur la base de leur composition floristique.

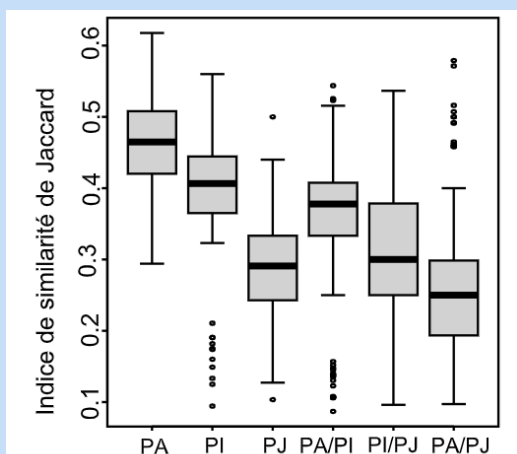


Figure 2 : Indices de similarité de Jaccard au sein des prairies anciennes (PA), intermédiaires (PI) et jeunes (PJ), ainsi qu'entre les prairies des trois catégories d'âge.

2.3. Discussion

Notre étude révèle une remarquable singularité des PA de fauche mésophiles, comparées aux prairies plus jeunes, malgré des pratiques agricoles similaires. Plusieurs facteurs expliquent la richesse et la particularité de ces PA :

(1) Ces PA abritent probablement les derniers vestiges de la flore prairiale indigène de la région biogéographique atlantique, datant d'avant l'avènement de l'agriculture, il y a environ 7 000 ans. Des prairies similaires, autrefois répandues en Angleterre, n'occupent aujourd'hui plus que 6 000 hectares (Peterken, 2013). Leur richesse en

Eudicotylédones pourrait être un héritage de la « steppe des Mammouths » de l'âge glaciaire, structurée par les mégaherbivores et dominée par ce type de plantes. Cette biodiversité aurait perduré dans les prairies naturelles disséminées dans les forêts après la glaciation, maintenues par les grands troupeaux d'herbivores sauvages (bisons, chevaux, aurochs, cervidés) et les incendies. Avec l'arrivée des premiers agriculteurs du Moyen-Orient, ces espaces herbacés furent investis par les cultures et les pâturages, et les défrichements créèrent de nouveaux espaces ouverts, favorables à cette flore. Dans le nord de l'Europe, un lien a été établi entre la diversité floristique des prairies d'un côté et l'ancienneté et la continuité de l'occupation humaine depuis l'âge de bronze de l'autre (Pärtel et *al.*, 2007).

(2) Cette biodiversité a perduré grâce à une gestion traditionnelle et un savoir-faire paysan qui ont peu changé depuis le Moyen Âge, voire depuis l'âge du bronze jusqu'au XVIIIe siècle. Depuis des temps immémoriaux, les prairies sont : (i) fauchées une ou deux fois par an et pâturées en automne sur le regain et parfois au printemps jusqu'en avril ; (ii) amendées en fumier tous les trois ou quatre ans (conformément à certains baux), parfois en phosphate naturel, chaux ou charrées (cendres issues des lessives) ; (iii) souvent sursemées avec des fenasses (fonds de granges et de fenils) ou laissées à grainer par une fauche tardive afin de renouveler la végétation (Boitel, 1889). Toutes ces pratiques permettent le maintien de la diversité végétale.

(3) Conformément à l'ancien adage « qui a du foin a du pain » les prairies ont toujours été présentes dans les

fermes, ne serait-ce que pour nourrir les animaux de trait. Traditionnellement, les parcelles étaient ensemencées avec des fenasses achetées ou récoltées dans la ferme. Jusqu'aux années 1950, les semis étaient exclusivement multispécifiques (Capitaine et *al.*, 2008), contenant souvent de nombreuses espèces non désirées (Boitel, 1889). Par ailleurs, le réseau de petites fermes de polyculture-élevage et le maillage de prairies favorisaient leur renaturation par la dispersion naturelle des graines entre parcelles voisines mais aussi via le fumier et le déplacement des troupeaux.

(4) Finalement, le temps long augmente les possibilités d'assemblage de taxons ayant des niches complémentaires et le développement d'interactions positives entre plantes, micro organismes du sol, arthropodes, vertébrés, etc. au sein de réseaux fonctionnels complexes (Mariotte, 2014). Cette longue durée d'assemblage favorise également une 'complétude' de la communauté, soit une représentation optimale des espèces du pool régional (Pärtel et *al.*, 2013). C'est pourquoi, en cas de destruction, les PA mettent des décennies, voire des siècles, à retrouver leur richesse et composition d'origine (Nerlekar & Veldman, 2020).

Les PA mésophiles représentent un patrimoine naturel et un héritage culturel exceptionnel, aujourd'hui méconnu et en voie de disparition. Contrairement aux prairies humides et calcicoles, elles ne bénéficient souvent d'aucune mesure agroenvironnementale en dehors des zones protégées. Elles pourraient pourtant jouer un rôle crucial si la loi de restauration de la nature venait à être appliquée et si l'agriculture biologique était encouragée, comme

réservoirs de biodiversité (semences, micro-organismes du sol) et habitats essentiels pour la plupart des auxiliaires des cultures. Bien que souvent moins productives que les prairies semées, elles sont peu coûteuses à entretenir et résistent mieux aux aléas climatiques. Leur foin, riche en molécules bénéfiques, rehausse les qualités organoleptiques des produits fermiers et bénéficie aux herbivores comme aux pollinisateurs.

3. Les prairies anciennes sont indispensables à la santé des pollinisateurs et à l'équilibre de leur microbiote intestinal (Pornon et al., 2024)

3.1. Eléments de méthodologie

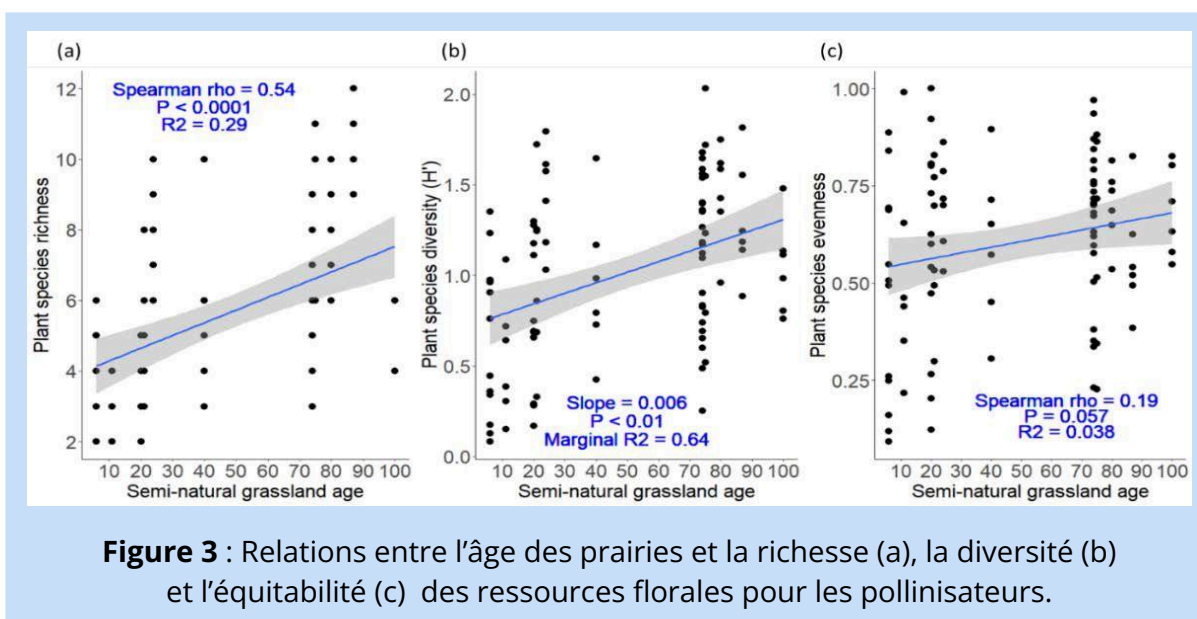
Nous avons sélectionné 8 PA ($> 80 \pm 8.8$ ans) et 8 PJ (18.5 ± 11.2 ans) parmi les prairies étudiées précédemment. Dans chacune d'elles, nous avons installé une cage (longueur : 8 m ; largeur : 2 m ; hauteur 1,5 m) contenant une ruchette avec 30 ouvrières et une reine de Bourdon terrestre (*Bombus terrestris*).

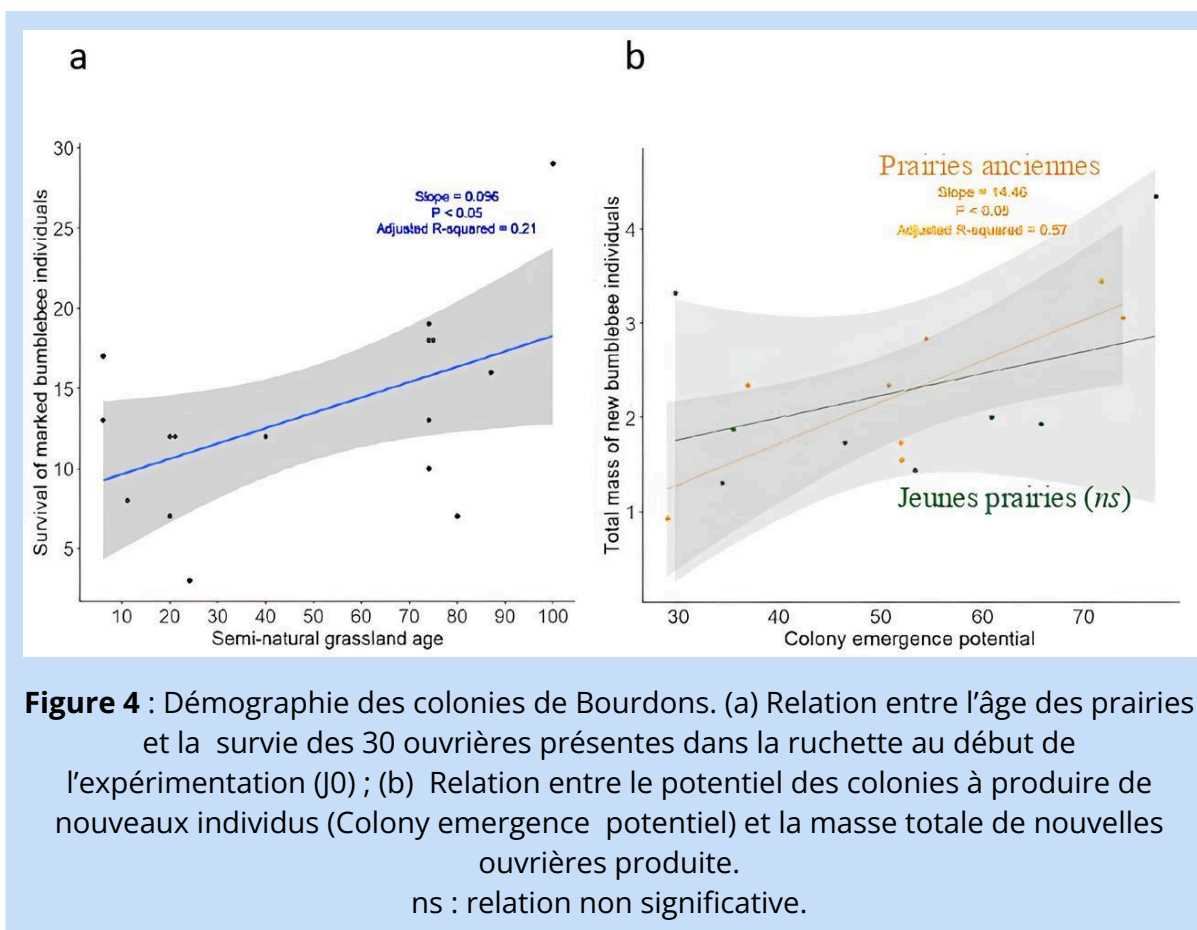
Les cages sont déplacées tous les 2 jours pendant 15 jours (de J0 à J15) afin de renouveler les ressources florales et maximiser l'exploration de la prairie. A chaque déplacement, les fleurs (ou les têtes fleuries) sont comptées dans deux quadrats de 1 m² au sein de chaque cage. L'effet de l'âge des prairies, ainsi que de la richesse et de la diversité florales, est évalué sur la démographie des colonies, l'état de santé et le microbiote des ouvrières.

3.2. Principaux résultats

La richesse et la diversité des ressources florales augmentent avec l'âge des prairies (Fig. 3).

La survie des 30 ouvrières présentes dans les ruchettes au jour J0 augmente significativement avec l'âge des prairies à J15 (Fig. 4a). Dans les PA uniquement, il y existe également une relation positive entre le potentiel de la colonie à produire de nouvelles ouvrières et la masse totale des ouvrières effectivement produites au cours de l'expérimentation (Fig.4b).





La taille, la masse et les réserves lipidiques des bourdons ne sont pas directement liées à l'âge des prairies, mais sont influencées positivement par l'abondance des plantes à fleurs ou inflorescences actinomorphes, telles que les centaurées (*Centaurea decipiens*), dont l'abondance augmente significativement le long du gradient d'âge.

La composition du microbiote intestinal des individus a changé au cours de l'expérience, avec une diminution, dans les PJ, de taxa microbiens « clés » naturellement abondants chez les bourdons. Ces taxa, tels que *Gilliamella*, *Bombiscardovia* et *Bifidobacterium*, sont supposés jouer un rôle important dans la santé des pollinisateurs.

A l'inverse, l'abondance du taxon « clé » *Bombilactobacillus* a augmenté dans les

PA, où l'on observe également une relation positive entre la diversité florale et l'abondance de taxa « clés » tels que *Bombiscardovia*, *Bifidobacterium* et *Snodgrassella*.

Ces changements de composition microbiennes ont entraîné : (i) une diminution de la diversité du microbiote intestinal (Fig. 5 ; Diversité α) dans les PJ et (ii) une divergence interindividuelle accrue des microbiotes (Diversité β , non montrée). Ces deux paramètres sont restés stables dans les PA.

3.3. Discussion

Bien que la richesse et la diversité florale augmentent avec l'âge des prairies, aucun lien direct n'a été observé entre la diversité florale et la survie des bourdons. Cependant, la taille et la masse corporelle ainsi que les réserves lipidiques des bourdons étaient

significativement liées à l'abondance d'espèces actinomorphes, en particulier *Centaurea decipiens*, *Leucanthemum vulgare* et *Jacobeae vulgaris*, dont l'abondance augmente avec l'âge des prairies. *J. vulgaris* et *Centaurea spp.* sont connues pour produire de grandes quantités de nectar (Lundgren et al., 2013; Hicks et al., 2016), ce qui peut

contribuer à augmenter les réserves lipidiques des insectes, essentielles pour leur survie, leur reproduction et leur immunité (Arrese & Soulagés, 2010; Alaux et al., 2010), ainsi que pour la composition de leur microbiote intestinal (Jones et al., 2018).

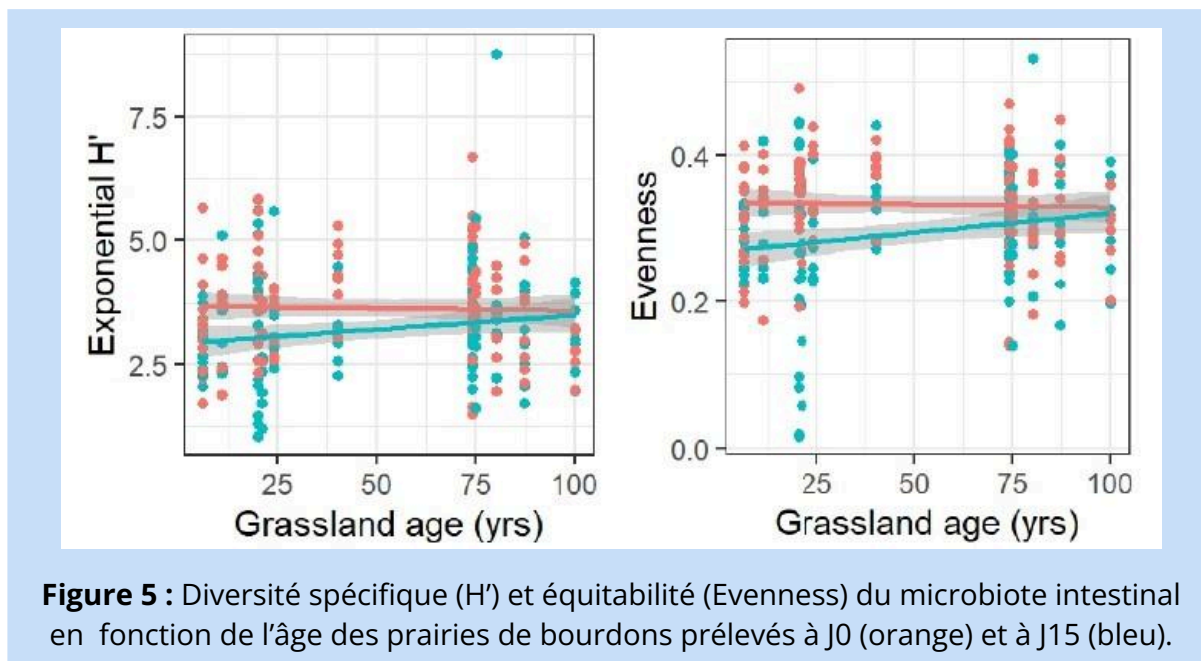


Figure 5 : Diversité spécifique (H') et équitabilité (Evenness) du microbiote intestinal en fonction de l'âge des prairies de bourdons prélevés à J0 (orange) et à J15 (bleu).

L'âge des prairies et la diversité florale ont des conséquences importantes pour la composition, la diversité α et la diversité β du microbiote intestinal des bourdons. La diversité α était plus élevée et plus stable dans les PA que dans les PJ. L'abondance et la diversité des eudicotylédones dans les PA, ainsi que les nombreux composés phytochimiques qu'elles contiennent, ont probablement contribué à la stabilité du microbiote intestinal et à la survie accrue observée dans ces habitats. Ainsi, dans les PA, la diversité florale a eu un effet positif sur certains taxons « clés », tels que *Bombiscardovia*, *Bifidobacterium*, et *Snodgrassella*, illustrant l'importance de la diversité végétale pour la diversité du microbiote.

La diminution de la diversité α dans les PJ au cours de l'expérience était associée à une baisse significative de la fréquence et de l'abondance des symbiotes « clés » *Gilliamella*, *Bombiscardovia* et *Bifidobacterium*.

La diversité β microbienne a augmenté dans les PJ, suggérant une plus grande hétérogénéité des microbiotes des bourdons en fin d'expérience. Cette plus grande hétérogénéité pourrait résulter de stress et/ou perturbations dans les PJ, induisant des changements stochastiques dans le microbiote, un phénomène couramment observé dans les microbiotes d'animaux soumis à un stress connu sous le nom de « principe Anna Karénine », en référence à la phrase du roman éponyme de Tolstoy

"Toutes les familles heureuses se ressemblent ; chaque famille malheureuse l'est à sa façon" (Zaneveld et *al.*, 2017).

En général, la diminution de l'uniformité et de la diversité du microbiote intestinal, la baisse de l'abondance de taxons « clés » bénéfiques et les changements stochastiques de composition du microbiote dans les PJ suggèrent que ces habitats induisent des altérations dysbiotiques. Cette dysbiose pourrait nuire aux bourdons, car les bactéries intestinales, en particulier les principaux symbiotes, jouent des rôles cruciaux dans le métabolisme, l'immunité, l'absorption des nutriments, la croissance, le développement et la défense contre les pathogènes. La diminution ou la perte de *Bombiscardovia*, *Bifidobacterium* et *Gilliamella* pourrait ainsi expliquer la survie réduite des bourdons dans les PJ et les changements observés dans les diversités α et β . Par exemple, *Bifidobacterium* peut métaboliser une large gamme de glucides produits par les plantes (Raymann & Moran, 2018), y compris l'hémicellulose (Zheng et *al.*, 2019), contribuant ainsi à la nutrition de l'hôte. De récentes recherches suggèrent que *Gilliamella* et *Lactobacillus* participent à la régulation des neurotransmetteurs modulant les comportements des abeilles via la sensibilité olfactive (Zhang et *al.*, 2022). Compte tenu de la relation positive observée dans les PA entre la diversité florale et l'abondance de certains taxons « clés », il est possible que la faible diversité florale des PJ, offrant une gamme plus étroite de types de pollen et de nectar, ait contribué à cette dysbiose.

4. Conclusion

Nos résultats soulignent l'originalité, la grande richesse floristique et la haute diversité spécifique des PA ainsi que le rôle crucial de l'âge des prairies sur : (i) la survie des pollinisateurs, (ii) l'abondance de symbiotes essentiels influencés par la diversité florale, et (iii) les diversités α et β du microbiote intestinal des bourdons. Tous ces paramètres augmentent significativement avec l'âge des prairies, ce qui met en lumière l'importance écologique des PA riches en espèces entomophiles pour les pollinisateurs. Nos conclusions soulignent l'impérieuse nécessité de protéger les PA, des habitats peu étudiés malgré leur raréfaction et leur grande valeur écologique et culturelle.

5. Remerciements

Nous remercions Anne-Sophie Benoiston, Nathalie Escaravage, Mathieu Lihoreau, Blandine Mahot-Castaing, Lucie Moreau, Sophie Oberbach, Lila Rigolot & Joël White pour leurs participations aux différentes étapes de ces travaux.

6. Références Bibliographiques

- Alaux C., Ducloz F, Crauser D. & Le Conte, Y. 2010 - Diet effects on honeybee immunocompetence. *Biol. Lett.* 6: 562-565.
- Arrese E.L. & Soulages J.L. 2010- Insect fat body: Energy, metabolism, and regulation. *Annu. Rev. Entomol.* 55 : 207-225.
- Boitel A. 1889 - herbages et prairies naturelles.
<https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k6434197w.textelimage>
- Capitaine M. et *al.* 2008 - Les prairies multispécifiques en France : histoire, réalités et valeurs attendues. *Fourrages* 194: 123-136

- Dengler J., Janišová M., Török P. & Wellstein C. 2014 - Biodiversity of Palaearctic grasslands: A synthesis. *Agri. Eco. Env.* 182: 1–14.
- EU 2004 - Commission Regulation (EC) No 796/2004 of 21 April 2004 laying down detailed rules for the implementation of cross-compliance, modulation and the integrated administration and control system provided for in of Council Regulation (EC) No 1782/2003 establishing common rules for direct support schemes under the common agricultural policy and establishing certain support schemes for farmers.
- Hicks D.M., Ouvrard P. & Baldock K.C.R. 2016 - Food for Pollinators: Quantifying the nectar and pollen resources of urban flower meadows. *PLoS ONE*, 11(6): e0158117. Jones J.C., Fruciano C., Hildebrand F., Toufalilia H.A., Balfour N.J., Bork P. et al. 2018 - Gut microbiota composition is associated with environmental landscape in honey bees. *Ecol. Evol.* 8: 441–451.
- Lundgren R., Lázaro A., & Totland, Ø. 2013 - Experimental pollinator decline affects plant reproduction and is mediated by plant mating system. *J. Poll. Ecol.* 11: 46–56. Mariotte P. 2014 - Do subordinate species punch above their weight? Evidence from above-and below-ground. *New Phytol.* 203 (1): 16–21.
- Nerlekar A.N. & Veldman J.W. 2020 - High plant diversity and slow assembly of old-growth grasslands. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 117 (31): 18550–18556.
- Pärtel M., Helm A., Reitalu T., Liira J. & Zobel M. 2007 - Grassland diversity related to the Late Iron Age human population density. *J. Ecol.* 95: 574–582.
- Pärtel M., Szava-Kovats R. & Zobel M. 2013 - Community completeness: linking local and dark diversity within the species pool concept. *Folia Geobot.* 48 (3) : 307–317. Peterken G. 2013- Meadow. *Bloomsbury wildlife, Ireland.*
- Pornon A. & Andalo C. 2023 - Using the old-growth concept to identify old species-rich semi natural grasslands. *Ecol. Ind.* 155: 110953.
- Pornon A., Benoiston A.-S., Escaravage N., Lihoreau M., Mahot-Castaing B., Martin G., Moreau L. & White J. 2024 - Species-rich old grasslands have beneficial effects on the health and gut microbiome of bumblebees. *Funct. Ecol.* doi: 10.1111/1365-2435.14705
- Peyraud J.L., Peeters A. & De Vliegher A. 2012 - Place et atouts des prairies permanentes en France et en Europe. *Fourrages* 211:195-204.
- Raymann K. & Moran N.A. 2018 - The role of the gut microbiome in health and disease of adult honeybee workers. *Curr. Opin. Insect Sci.* 26: 97–104.
- Veldman J.W., Buisson E., Durigan G., Fernandes G.W., Le Stradic S., Mahy G., Negreiros D., Overbeck G.E., Veldman R.G., Zaloumis N.P., Putz F.E. & Bond W.J. 2015 - Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Front. Ecol. Environ.* 13: 154– 162.
- Wilson J.B., Peet R.K., Dengler J. & Partel M. 2012 - Plant species richness: the world records. *J. Veg. Sci.* 23: 796–802.
- Zaneveld J.R., McMinds R., & Vega Thurber R. 2017- Stress and stability: applying the Anna Karenina principle to animal microbiomes. *Nat. Microbiol.* 2: 17121.
- Zhang Z., Mu X., Shi Y. & Zheng H. 2022 - Distinct roles of honeybee gut bacteria on host metabolism and neurological processes. *Microbiol. Spectr.* 10(2): e02438-21. Zheng H., Perreau J., Powell J.E., Han B., Zhang Z., Kwong W.K. et al. 2019 - Division of labor in honey bee gut microbiota for plant polysaccharide digestion. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 116: 25909-25916.