Sur la coexistence entre l'abeille domestique et les abeilles sauvages

Observatoire des Abeilles

Rapport de synthèse sur les risques liés à l'introduction de ruches de l'abeille domestique (*Apis mellifera*) vis-à-vis des abeilles sauvages et de la flore

Sur la coexistence entre l'abeille domestique et les abeilles sauvages

Rapport de synthèse sur les risques liés à l'introduction de ruches de l'abeille domestique (*Apis mellifera*) vis-à-vis des abeilles sauvages et de la flore

Auteurs : Nicolas J. Vereecken[1], Eric Dufrêne[2] & Michel Aubert[3]

[1] Agroécologie & Pollinisation, UR Ecologie du Paysage & Systèmes de Production Végétale, Boulevard du Triomphe CP 264/2, B-1050 Bruxelles, Belgique. E-mail: nicolas.vereecken@ulb.ac.be

[2] Allée des pins 9, Malassis F-91470 Forges-les-Bains, France. E-mail: eric.dfn@wanadoo.fr

[3] Chemin des Maures 1088, F-83440 Callian, France. E-mail: aubert.michel@gmail.com

© 2015 Observatoire des Abeilles (OA) — www.oabeilles.net

Photo de couverture : *Melitta nigricans* (Melittidae) sur *Lythrum salicaria* (Lythraceae) © NJ Vereecken

Date de publication : 29 mai 2015

Pour citer ce rapport : Vereecken NJ, Dufrêne E & Aubert M, 2015. Sur la coexistence entre l'abeille domestique et les abeilles sauvages. Rapport de synthèse sur les risques liés à l'introduction de ruches de l'abeille domestique (*Apis mellifera*) vis-à-vis des abeilles sauvages et de la flore. Observatoire des Abeilles (OA), accessible sur www.oabeilles.net.

RÉSUMÉ POUR LES GESTIONNAIRES

L'introduction de ruches de l'abeille domestique (*Apis mellifera*) dans les réserves naturelles ou les espaces sensibles **entraîne trois types de risques** : (i) une compétition avec les abeilles sauvages pour la nourriture (pollen & nectar), (ii) des transmissions de maladies contagieuses vers les espèces sauvages indigènes, et (iii) une modification des patrons de flux de pollen entre plantes pouvant entraîner une perturbation de la reproduction des plantes et une modification de la composition des communautés végétales. **Tous ces risques sont avérés** par plusieurs études publiées dans des revues scientifiques internationales avec comité de lecture.

Nous rejoignons le point de vue de nombreux apidologues en France et au-delà de nos frontières qui conseillent d'**interdire ou au moins de limiter l'introduction de ruches dans les réserves naturelles et les espaces sensibles afin de préserver les pollinisateurs sauvages les plus vulnérables et la flore associée**.

Observatoire des Abeilles

TABLE DES MATIÈRES

1. **INTRODUCTION** 1

2. **ABEILLE DOMESTIQUE ET ABEILLES SAUVAGES - QUI EST QUI ?** 2

3. **LE DÉCLIN DES ABEILLES EST DÉMONTRÉ** 2

4. **LES BESOINS ÉCOLOGIQUES DES ABEILLES SAUVAGES ET DE L'ABEILLE DOMESTIQUE : LE GÎTE, LE COUVERT ET LES PETITES FAMILLES** 3

5. **L'ABEILLE DOMESTIQUE, REINE DES POLLINISATEURS ?** 5

6. **LES RISQUES LIÉS À L'INTRODUCTION DE RUCHES DE L'ABEILLE DOMESTIQUE**

   6.1. LA COMPÉTITION ALIMENTAIRE 6

   6.2. LA TRANSMISSION DE MALADIES CONTAGIEUSES 9

   6.3. LA PERTURBATION DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES 11

7. **FAVORISER L'APICULTURE RESPONSABLE, RENFORCER LES RESSOURCES ET PRÉSERVER LES MILIEUX**

   7.1. L'ABEILLE DOMESTIQUE JOUE UN RÔLE MAJEUR DE POLLINISATEUR 12

   7.2. L'ABEILLE DOMESTIQUE, SENTINELLE DE L'ENVIRONNEMENT ? 12

   7.3. MAIS FAUT-IL POUR AUTANT PLACER DES RUCHES PARTOUT ? 13

   7.4. LA PRÉSERVATION DES MILIEUX COMME OBJECTIF COMMUN 13

8. **CONCLUSIONS ET RECOMMANDATIONS** 15

9. **REMERCIEMENTS** 16

10. **RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES** 17

Observatoire des Abeilles

1. Introduction

Pour endiguer voire contrer le déclin des abeilles, certains acteurs (associations, syndicats apicoles, entreprises, etc.) préconisent l'installation et la multiplication des colonies (ruches) de l'abeille domestique (*Apis mellifera,* FIGURE 1) dans les habitats (semi-) naturels, les réserves naturelles, ainsi que dans les villes ou dans les parcs industriels. Ces initiatives qui se répandent rapidement sont à l'origine d'une réflexion conduite au sein de l'Observatoire des Abeilles (OA, www.oabeilles.net), une association de loi 1901 qui s'est donné pour mission l'étude de l'écologie et de la conservation des abeilles sauvages dans leurs habitats naturels. Notre expérience scientifique, notre connaissance des abeilles sauvages et de l'abeille domestique, nos nombreux échanges avec diverses associations naturalistes, des gestionnaires de milieux semi-naturels, des apiculteurs dont certains approuvent ce texte, et avec les médias nous ont encouragés à faire le point sur cette question et à proposer des pistes pour que cohabitent toujours en "bonne entente" *Apis mellifera*, l'espèce domestiquée, et ses cousines sauvages.

FIGURE 1. Ouvrières de l'abeille domestique (*Apis mellifera*) au coeur de la ruche. Photo NJ Vereecken

L'abeille domestique, qui est indigène en Eurasie et en Afrique, a été introduite par les apiculteurs en Amérique, en Australie et sur plusieurs îles océaniques afin d'améliorer la pollinisation des cultures et assurer la fourniture en produits dérivés de l'activité apicole. Si elle est indigène chez nous, il n'empêche que les densités de ruches observées aujourd'hui et dans nos régions dépassent de loin ce que furent les populations "sauvages" d'*Apis mellifera.* Il est donc justifié de considérer que l'augmentation rapide, importante, localisée et artificielle de la densité des ouvrières de l'abeille domestique par introduction de ruches s'apparente aux phénomènes d'introduction observés dans les milieux récemment colonisés par l'apiculture en Amérique, en Australie et sur les îles océaniques. Ceci est particulièrement d'application dans des milieux semi-naturels ou sensibles qui n'étaient jusqu'ici peu ou pas ciblés par l'apiculture.

2. Abeille domestique et abeilles sauvages - qui est qui?

Les abeilles représentent un groupe extrêmement diversifié d'insectes qui sont intimement associés aux plantes à fleurs. Bien que le grand public soit généralement sensibilisé à l'abeille domestique (*Apis mellifera*) et que certains ont déjà entendu parler des bourdons, voire des osmies, il s'agit ici de clarifier ce qu'on entend par "la biodiversité des abeilles sauvages". Rappelons que la France compte une seule espèce d'abeille domestique, celle qui fait du miel, mais aussi près d'un millier d'espèces d'abeilles sauvages[1]. Ces espèces d'abeilles sauvages, qui comprennent aussi tous les bourdons, sont très différentes les unes des autres, au même titre que le sont les espèces d'oiseaux ou de papillons de nos régions : chacune a une identité propre caractérisée par sa morphologie, ses besoins alimentaires, sa période d'activité, etc. (Michener 2007). Qui aujourd'hui confondrait une mésange et un faucon ? Les abeilles sauvages présentent autant de différences entre elles que ces oiseaux aux yeux de ceux qui s'intéressent à ce petit monde…

Figure 2. Mosaïque de la diversité des abeilles sauvages d'Europe.

3. Le déclin des abeilles est démontré

Le déclin massif des abeilles sauvages et domestiques en Europe et en Amérique du Nord (Matheson *et al.* 1996; Steffan-Dewenter *et al.* 2005; Williams 2005; Biesmeijer *et al.* 2006; Fitzpatrick *et al.* 2007; Colla & Packer 2008; Goulson *et al.* 2008; Patiny *et al.* 2009; Potts *et al.* 2010a,b; Cameron *et al.* 2011; Gallai *et al.* 2011; Burkle *et al.* 2013; Carvalheiro *et al.* 2013; Garibaldi *et al.* 2013; Goulson *et al.* 2015; Nieto *et al.* 2015) constitue une grave menace pour la pollinisation qui concerne autant l'agriculture que les autres écosystèmes (Kearns *et al.* 1998; Dobson *et al.* 2006; Kaiser-Bunbury *et al.* 2010; Vanbergen *et al.* 2013). Les dernières estimations avancent que 75 à 80% de la flore sauvage des écosystèmes tempérés (Ollerton *et al.* 2011), et près de 87 espèces de plantes cultivées dans le monde pour l'alimentation humaine (Klein *et al.* 2007), dépendent de la pollinisation animale, en particulier la pollinisation par les abeilles. Le lien est évident pour la production des fruits et des légumes, mais il faut aussi savoir que de nombreuses cultures doivent repasser par le stade graine pour pouvoir être de nouveau installées sur des parcelles agricoles. Et là, bien souvent, les abeilles sont indispensables pour visiter les fleurs et les polliniser, permettant ainsi la fécondation des ovules de la plante et la production des graines.

---

[1] et environ 380 espèces recensées en Belgique, 587 en Suisse et 274 au G-D du Luxembourg (Rasmont *et al.* 1995)

Par conséquent, le déclin des abeilles met en péril notre alimentation et le maintien de nos écosystèmes. C'est pour éviter les scénarios les plus défavorables à l'agriculture et à l'environnement que la mise en place d'importantes mesures de conservation en faveur de ces insectes indispensables est aujourd'hui une nécessité absolue (Garibaldi *et al.* 2014).

4. Les besoins écologiques des abeilles sauvages et de l'abeille domestique : le gîte, le couvert et les petites familles

Le gîte. Contrairement à l'abeille domestique qui bénéficie du gîte assuré par l'apiculteur, les abeilles sauvages doivent trouver elles-mêmes les sites favorables pour nidifier. Certaines espèces font leurs nids avec des matériaux comme de la résine, des fragments de feuilles, des pétales de fleurs, de la boue, beaucoup creusent leur nid dans le sol alors que d'autres creusent le bois mort ou exploitent des coquilles vides d'escargots (Figure 3). Or, la faible surface des zones protégées, la régression massive des milieux "interstitiels" et des milieux refuges semi-naturels tels que les bordures des champs à proximité des prairies retournées régulièrement et amendées, a pour conséquence une diminution drastique des sites de nidification disponibles et des matériaux utilisés par de nombreuses espèces d'abeilles sauvages pour la construction de leur nid.

Figure 3. L'osmie bicolore (*Osmia bicolor*, Megachilidae) fait partie des espèces d'abeilles sauvages à l'écologie très spécialisée : les femelles établissent leur nid (leur "gîte") exclusivement dans des coquilles d'escargots. Photo NJ Vereecken

Le couvert. De nombreuses espèces d'abeilles sauvages sont spécialisées d'un point de vue alimentaire. On qualifie d'*oligolectiques* les espèces qui ne récoltent le pollen que sur une seule famille de plantes (Figure 4) et de *polylectiques* celles qui récoltent le pollen sur plusieurs familles

FIGURE 4. Les femelles de l'andrène des renoncules, *Andrena ranunculi* (Andrenidae) sont *oligolectiques* : ne récoltent du pollen que sur certaines plantes particulières, ici les renoncules. Photo NJ Vereecken

de plantes (Cane & Sipes 2006; Müller & Kuhlmann 2008). L'abeille domestique est l'espèce la plus *largement polylectique* d'Europe puisqu'elle peut récolter localement du pollen sur des plantes de plusieurs dizaines de familles botaniques, y compris de nombreuses espèces introduites ou pollinisées par le vent comme le châtaignier, le chêne ou le maïs. Ainsi, en analysant, au sein d'un paysage de grandes cultures (Deux-Sèvres, France) et pendant cinq années consécutives, les ressources ramenées à la ruche, Requier *et al.* (2015) ont mis en évidence que les colonies étudiées ont ramené du pollen issu de 228 espèces différentes (sur ce thème, voir aussi le projet FlorApis, http://www.florapis.org/). Même si une ouvrière de l'abeille domestique ne visite généralement qu'un type de fleurs en se spécialisant par exemple sur un type donné de morphologie florale, toutes les butineuses d'une même colonie ne visitent pas les mêmes espèces végétales. Il en résulte que même si une espèce florale visitée par l'abeille domestique domine, les espèces florales moins abondantes localement seront aussi visitées par d'autres ouvrières. Si l'on excepte les fleurs à corolle profonde qui ne peuvent être visitées que par les insectes qui ont la langue assez longue comme les bourdons, le spectre alimentaire de l'abeille domestique recouvre donc largement celui de l'ensemble des abeilles sauvages, ces dernières ayant toutes un spectre alimentaire plus étroit (Thorp 1996).

Petites familles. Une dernière caractéristique marquante des abeilles sauvages est le fait qu'elles vivent généralement en "petites familles" : chaque femelle pond en moyenne une (ou deux) dizaine(s) d'oeufs, parfois moins (Giovanetti & Lasso 2005), logés dans des cellules larvaires individuelles qui contiennent une quantité de ressource alimentaire nécessaire au développement de la larve vers le stade adulte (Michener 2007; voir aussi Franzén & Larsson 2007).

On est donc loin de l'organisation de l'abeille domestique en colonies de plusieurs dizaines de milliers d'individus par ruche, avec plusieurs milliers d'ouvrières qui, quelle que soit la saison et dès que le temps le permet, s'activent toute la journée sur toutes les fleurs disponibles. En conséquence, l'installation de ruchers dans tous types de milieux, la dominance numérique de l'abeille domestique, son aptitude à récolter du pollen simultanément sur une très grande variété d'espèces en toutes saisons contribueront à limiter la nourriture des espèces sauvages, peu populeuses et qui ne dépendent que de certaines plantes.

5. L'ABEILLE DOMESTIQUE, REINE DES POLLINISATEURS?

Les abeilles (sauvages et domestiques confondues) sont considérées comme des pollinisateurs par excellence puisqu'elles contribuent de façon prépondérante à la reproduction sexuée d'un large spectre de plantes à fleurs, tant sauvages que cultivées (Michener 2007). Le grand public et les agronomes sont le plus souvent sensibles à la cause de l'abeille domestique dont le rôle de pollinisateur a longtemps fait (p.ex. Morse 1991) et fait encore l'unanimité (Aebi *et al.* 2012).

Les abeilles sauvages sont-elles des pollinisateurs aussi efficaces que l'abeille domestique? Des études récentes démontrent très clairement que les abeilles sauvages peuvent être parfois plus efficaces que leurs cousines domestiques pour la pollinisation des plantes à fleurs tant sauvages (p.ex. Larsson 2005) que cultivées (Banda & Paxton 1991; Willmer *et al.* 1994; Buchmann & Nabhan 1996, et références ci-dessous; Richards 1996; Cane 2002). Ce phénomène est connu depuis plusieurs années, et il est notamment dû au fait que les abeilles sauvages transportent davantage de pollen sur leur corps que sous forme de pelote de pollen sur les pattes postérieures. Alors que le pollen agglutiné en pelotes à l'aide de sécrétions ou de nectar n'est plus disponible pour la pollinisation, c'est le pollen plus ou moins lâchement retenu sur les poils corporels des abeilles sauvages, y compris chez les mâles, qui va faire de ces insectes d'excellents pollinisateurs (Bosch & Blas 1994; Wallace *et al.* 2002; Ne'eman *et al.* 2006; Ostevik *et al.* 2010; Cane *et al.* 2011; Woodcock *et al.* 2013). Ce sont donc ces différences de mode de transport de pollen entre les abeilles sauvages et l'abeille domestique qui expliquent l'efficacité des abeilles sauvages (ainsi que leur diversité, tant spécifique que fonctionnelle et comportementale) comme pollinisateurs des plantes sauvages et cultivées (Buchmann & Nabhan 1996; Thomson & Goodell 2001; Javorek *et al.* 2002; Hoehn *et al.* 2008; Klein *et al.* 2008; Rader *et al.* 2009; Blütghen & Klein 2011; Breeze *et al.* 2011; Ollerton *et al.* 2011; Jauker *et al.* 2012; Fründ *et al.* 2013; Button & Elle 2014; Mallinger & Gratton 2014; Martins *et al.* 2015; Vereecken *et al.* 2015). Ces mécanismes, qui connaissent cependant des exceptions (p.ex. Pisanty *et al.* 2014), sont connus des agronomes de longue date, ce qui a notamment conduit à la mise en place d'élevages de bourdons pour la pollinisation des tomates et autres Solanacées en serre (voir les problématiques associées dans Dafni 1998; Dafni & Schmida 1996; Kojima 2006; Kenta *et al.* 2007; Schmitz & Simberloff 2007; Dohzono *et al.* 2008; Inoue *et al.* 2008; Dafni *et al.* 2010; Nagamitsu *et al.* 2010), mais aussi d'osmies pour la production en arboriculture fruitière ou de mégachiles pour les cultures de luzernes porte-graines (Pitts-Singer & Cane 2011).

La pollinisation des cultures est-elle améliorée par la présence conjointe de l'abeille domestique et des abeilles sauvages? Les résultats les plus éloquents à ce jour ont été publiés en 2013 dans la revue scientifique *Science* et mettent en évidence le fait que le maintien de la biodiversité des abeilles sauvages à proximité des milieux de culture, c'est-à-dire le maintien d'un grand nombre

d'individus du plus grand nombre d'espèces possible, permet d'augmenter significativement les rendements agricoles mais aussi la qualité intrinsèque des fruits et légumes dans un large spectre de productions agricoles dépendantes des pollinisateurs, et ce quelle que soit la densité des ruches de l'abeille domestique (Garibaldi *et al.* 2013; voir aussi Rader *et al.* 2013). D'autres auteurs (p.ex. Greenleaf & Kremen 2006; voir aussi Brittain *et al.* 2013a, 2013b; Vaissière 2015) ont vu dans ces résultats agronomiques une preuve de la "complémentarité" entre l'abeille domestique et les abeilles sauvages, et donc l'importance de les faire travailler de concert, puisque le taux de fructification des grandes monocultures agricoles est maximal en présence d'abeilles sauvages et de l'abeille domestique (voir aussi les contre-exemples rapportés par Aizen et al. 2014; Saez *et al.* 2014).

Peut-on pour autant transposer ces résultats obtenus sur des monocultures agricoles au cas de la gestion des réserves naturelles, des espaces sensibles ou du réseau d'espaces verts en ville? Peut-on attendre la même "complémentarité" entre l'abeille domestique et les abeilles sauvages? A ce jour les études scientifiques traitant de cette question dans le contexte des milieux semi-naturels font défaut. Néanmoins, nous nous interdisons le raccourci qui reviendrait à mettre sur un même pied d'une part une monoculture aux ressources alimentaires (hyper) abondantes, mais monotones et éphémères, et d'autre part des milieux offrant des ressources naturelles (alimentaires *et autres*, p.ex. pour la construction des nids) largement moins abondantes, mais diversifiées et étalées dans le temps.

6. Les risques liés à l'introduction de ruches de l'abeille domestique

6.1. La compétition alimentaire

Les besoins alimentaires des abeilles sauvages et de l'abeille domestique sont considérables (Westrich 1990; Michener 2007).

Parlons d'abord des abeilles sauvages. L'anthidie à manchettes (*Anthidium manicatum*) par exemple, une espèce que l'on peut rencontrer dans les parcs et jardins, a besoin de tout le pollen produit par plus de 1000 fleurs de sauge (*Stachys recta,* Lamiaceae) pour assurer la croissance d'une larve qui donnera une seule abeille de la génération suivante (Müller *et al.* 2006). De même, on estime qu'une population de 50 femelles d'*Andrena hattorfiana*[2] doit avoir accès au pollen produit par 920 knauties (*Knautia arvensis*) pour se maintenir localement (Larsson & Franzen 2007). Or, les deux plantes pré-citées sont également visitées par les ouvrières de l'abeille domestique. Dernier exemple : la femelle du chélostome des campanules (*Chelostoma rapunculi*) doit récolter le pollen total de 13 fleurs de campanules raiponce (*Campanula rapunculus*) pour produire une larve et chaque femelle produit en moyenne 4,5 cellules par nid (Schlindwein *et al.* 2005). Pour qu'une population soit viable il faut plusieurs dizaines, souvent plusieurs centaines de femelles de la même espèce. Ainsi, maintenir des communautés abondantes et diversifiées d'abeilles sauvages nécessite donc beaucoup d'espèces florales et beaucoup de fleurs de chaque espèce.

[2] espèce protégée dans plusieurs pays d'Europe, y compris en Belgique (Région Wallonne)

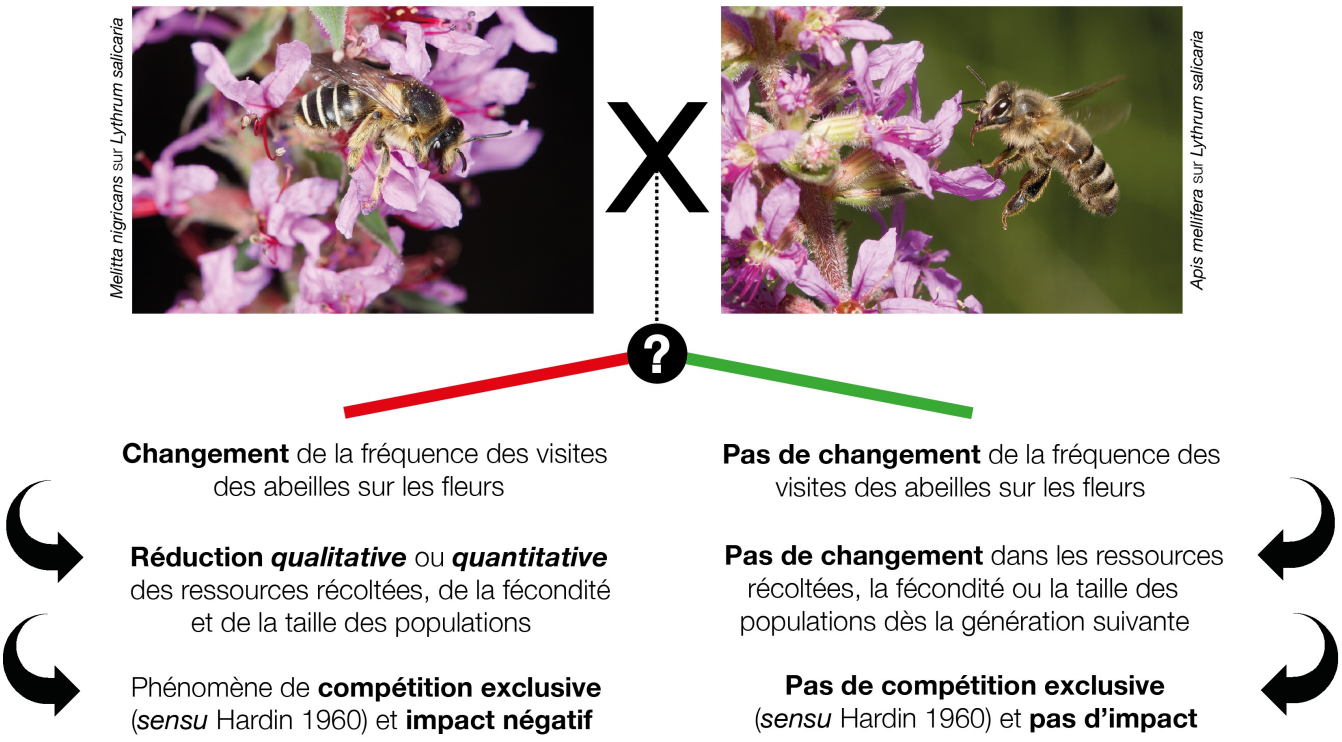

FIGURE 5. Scénarios écologiques en cas de recouvrement alimentaire entre les abeilles sauvages et l'abeille domestique (Illustration NJ Vereecken, d'après Paini 2004).

Or, en combinant les données chiffrées de plusieurs auteurs (Hirschfelder 1951; Louveaux 1958; Caillas 1959; Guerriat 1996; Dany 2005) sur la masse de pollen récoltée en moyenne par les abeilles domestiques dans nos régions (20 à 50 kg par ruche et par an) et sachant qu'une ouvrière doit parfois visiter plus de 80 fleurs pour récolter l'équivalent d'une charge de deux pelotes (de 8 à 20 mg chacune en fonction de l'espèce végétale visitée), on en déduit que du printemps à l'automne les butineuses d'une seule ruche effectueront entre 80 à 200 millions de visites florales. Même si l'on considère que certaines fleurs peuvent être visitées plusieurs fois, la disproportion avec les chiffres précédents relatifs aux abeilles sauvages est énorme (voir p.ex. Giovanetti & Lasso 2005 sur *Andrena agilissima*).

Contrairement aux abeilles sauvages qui sont essentiellement présentes à quelques centaines de mètres de leur nid (Gathmann & Tscharntke 2002; Zurbuchen *et al.* 2010), l'abeille domestique couvre une zone de fourragement très étendue : si les ouvrières visitent en général les fleurs dans l'environnement immédiat de la ruche, elles sont aussi capables de parcourir plusieurs kilomètres au départ de la ruche pour exploiter des ressources alimentaires abondantes (Steffan–Dewenter & Kuhn 2003).

Enfin, le nombre d'ouvrières d'une seule ruche étant en moyenne du même ordre de grandeur (voire supérieur) à l'ensemble des individus d'abeilles sauvages présents dans un rayon de quelques centaines de mètres (correspondant au rayon d'action moyen des abeilles sauvages), il importe de prendre conscience du fait que ce déséquilibre numérique en faveur de l'abeille domestique, le recouvrement alimentaire avec les plantes visitées par les abeilles sauvages et surtout les quantités importantes de pollen et de nectar ramenées à la ruche par les ouvrières sont à l'origine de risques réels de compétition entre l'espèce domestique et la biodiversité des espèces sauvages.

Plusieurs études publiées au cours de la dernière décennie indiquent clairement que l'introduction de ruches dans des milieux parfois diversifiés d'un point de vue floristique et entomologique/ apidologique peut avoir des conséquences importantes sur la biodiversité locale. En particulier, il apparaît que lorsque des ruches de l'abeille domestique sont introduites en masse dans des milieux (semi-)naturels, elles sont susceptibles d'interagir avec la faune des abeilles sauvages à différents niveaux qui reflètent l'existence d'un phénomène de compétition pour l'accès aux ressources florales disponibles :

* chez les bourdons indigènes (*Bombus* spp.), Goulson & Sparrow (2009) ont observé que la fréquence des ouvrières de petite taille, qui demeurent en général au sein du nid où elles sont responsables de l'entretien de la colonie augmente de manière significative en-dehors des colonies, sur les fleurs, en présence de ruches dans leur environnement immédiat. Ces petites ouvrières ne quittent généralement la colonie qu'en cas de disette; l'introduction de plusieurs dizaines de milliers d'ouvrières de l'abeille domestique (entre 20.000 et 50.000 ouvrières par ruche en moyenne) a donc pour effet de diminuer les ressources florales disponibles, ce qui pousse les colonies de bourdons à monopoliser toute leur force ouvrière en-dehors de la colonie. Ces observations ont été réalisées sur 100 sites de 1 ha espacés de 4 km et sur une zone de 40 km^2. A terme, le maintien local des ruches de l'abeille domestique entraîne également une diminution du poids des colonies de bourdons, du nombre et du poids des individus sexués issues de colonies implantées près d'un rucher par comparaison avec les colonies plus éloignées de celui-ci (Thomson 2004; Elbgami *et al.* 2014);

* l'introduction de ruches dans un habitat a pour effet de diminuer la fréquence de visite des abeilles sauvages sur les plantes-hôtes qu'elles exploitent habituellement pour approvisionner leurs cellules larvaires, et cela même dans une région ou l'abeille domestique est néanmoins indigène (Shavit *et al.* 2009). Le même type d'observation a été fait dans l'archipel japonais d'Okasawara (Kato *et al.* 1999), en Australie (Paini & Roberts 2005) et au Mexique (Badano & Vergara 2011). Ces changements de comportement de récolte peuvent se marquer de façon durable tout au long du cycle de vie des abeilles sauvages, les obligeant à se rabattre sur d'autres plantes parfois taxonomiquement très éloignées disponibles dans l'environnement (Schaffer *et al.* 1979, 1983; Thorp 1996; Walther-Hellwig *et al.* 2006; Roubik & Villanueva-Guttiérez 2009). Si ce phénomène ne semble pas poser de problème majeur aux espèces d'abeilles sauvages généralistes (polylectiques), l'introduction des "compétiteurs" (= ouvrières de l'abeille domestique) les incitant à exploiter d'autres ressources alimentaires localement, il n'en va pas de même pour l'importante diversité des abeilles sauvages *oligolectiques*, souvent plus vulnérables (Biesmeijer *et al.* 2006), et pour lesquelles un changement de régime alimentaire est impossible. Les abeilles sauvages *oligolectiques* semblent avoir été oubliées par plusieurs auteurs, dont Aebi *et al.* (2012) pour qui l'introduction d'abeilles domestiques "compétitrices" a pour effet majeur de "favoriser les mutualismes plantes-abeilles". De même, Steffan-Dewenter & Tscharntke (2000) ont conclu à l'absence de compétition entre les abeilles sauvages et les abeilles domestiques dans les pelouses calcicoles thermophiles du sud de l'Allemagne pour des densités de ruches en-dessous de 3 ruches par km^2 sur base d'observations du succès reproductif d'abeilles sauvages généralistes. L'essentiel des espèces étudiées par Steffan-Dewenter & Tscharntke (2000) sur une seule saison (avril-septembre 1994) concerne des espèces polylectiques qui s'installent facilement dans les nichoirs et qui sont capables de récolter du pollen sur une large gamme de plantes à fleurs de plusieurs familles botaniques, à l'exception de *Chelostoma rapunculi* et *Heriades truncorum* qui représentaient moins de 5% de l'ensemble des nids étudiés et *Osmia brevicornis*

qui représentait moins de 0.1% des effectifs observés. Dans cette dernière étude, souvent présentée comme la référence pour recommander des "charges" de ruches "soutenables", il n'est pas fait mention de l'effet de la densité des ruches sur les tailles de populations d'abeilles sauvages d'une année à l'autre (les communautés d'abeilles sauvages qui s'installent dès la première année dans des nichoirs tout neufs sont-elles vraiment représentatives?), et les résultats présentés indiquent même que les bourdons sont plus abondants lorsqu'il y a de plus hautes densités d'abeilles domestiques, ce qui est totalement contraire à ce qui a été démontré par ailleurs dans plusieurs études plus récentes (Walther-Hellwig *et al.* 2006; Forup & Memmott 2005; Goulson & Sparrow 2009; Elbgami *et al.* 2014). En résumé, l'introduction de ruches de l'abeille domestique aurait donc pour effet de réduire les possibilités d'approvisionnement des cellules larvaires en pollen et en nectar par les abeilles sauvages *oligolectiques*, ce qui peut entraîner une baisse de leur fécondité et mener à un effondrement des populations si la compétition alimentaire se maintient dans le temps (Roubik 1978, 1983; Roulston & Goodell 2011) (FIGURE 5).

* Depuis 1988, une équipe d'entomologistes californiens a entrepris de restaurer les populations d'abeilles sauvages et leurs plantes-hôtes sur l'île de Santa Cruz (Channel Islands National Park, Californie, USA) d'une superficie de 250 km² où l'abeille domestique a été introduite massivement depuis 120 ans depuis le l'état de Californie sur les côtes américaines situées à 30 km environ où l'apiculture était pratiquée de façon plus extensive. Cette introduction progressive et massive a vraisemblablement eu pour effet d'augmenter la compétition alimentaire sur place au détriment des communautés d'abeilles sauvages et a favorisé l'installation d'espèces végétales exotiques et/ou invasives. L'ensemble des 117 colonies locales de l'abeille domestique, l'essentiel des plantes exotiques et l'excès de charge de bétail sur l'île ont été éliminés sur une période de 10 ans (Wenner *et al.* 2009) ce qui a permis de restaurer la diversité végétale (floristique) de l'île et les communautés d'abeilles sauvages associées (Wenner & Thorp 1994; Thorp *et al.* 1999). Des études sont actuellement en cours pour suivre cette dynamique de "recolonisation" de l'île par les abeilles sauvages et leurs plantes associées (p.ex. au détriment d'autres plantes, y compris des exotiques, dont la présence était favorisée par l'abeille domestique) (RW Thorp, comm. pers. à NJV, 1/02/2015).

6.2. La transmission de maladies contagieuses

Jusque dans les années 80, les infections virales de l'abeille domestique étaient généralement considérées comme anodines dans tous les pays. Mais le passage sur l'abeille domestique de l'acarien *Varroa destructor*, un ectoparasite de l'abeille asiatique *Apis cerana*, et sa propagation mondiale a provoqué une augmentation très significative de la mortalité et de la morbidité des colonies menaçant même significativement l'apiculture "amateur" ou "de loisir" à petite échelle (Aubert *et al.* 2008).

Plusieurs *Dicistroviridae* (virus de la paralysie aigüe, virus du Kashmir et virus de la paralysie aigüe d'Israël) sont maintenant amplifiés par l'acarien et transmis aux larves et adultes de l'abeille domestique provoquant des dégâts considérables. Les destructions opérées par le virus des ailes déformées (*Iflaviridae)* sont aussi en relation avec l'infestation par le *Varroa*. Ce parasite agit comme vecteur mécanique et biologique puisque le virus se multiplie dans l'acarien avant d'être ré-inoculé dans les pupes à des titres élevés : les abeilles qui en émergent sont alors non-viables et toute la colonie s'effondre (Genersch & Aubert 2010).

L'équilibre qui se maintenait depuis des millénaires entre l'abeille domestique et ses virus spécifiques (on en compte une vingtaine), a été rompu à la faveur de deux paramètres nouveaux créés par le *Varroa.* Ces nouveaux paramètres sont les suivants :

- l'inoculation de charges virales importantes, et
- l'infection de l'abeille (domestique) à des stades de développement très précoces.

Pire, à mesure que se propagent ces infections, de nouveaux mécanismes encore plus délétères semblent se mettre en place : le Virus-1 de *Varroa destructor* produit dans l'acarien des recombinaisons avec le virus des ailes déformées. Ces recombinants mélangés à leurs virus parentaux sont inoculés aux abeilles, et par des mécanismes qui restent à éclaircir, ils favorisent la transmission virale entre individus au sein de la colonie (Moore *et al.* 2011).

Pour couronner le tout, l'abeille domestique qui était parasitée généralement sans grande conséquence par la microsporidie *Nosema apis*, a aussi capté *Nosema ceranae* spécifique de l'abeille asiatique *Apis cerana.* C'est en 2006 que l'équipe espagnole de Higes identifiait ce "nouveau" parasite comme responsable de mortalités massives dans les ruchers espagnols (Higes *et al.* 2006) et ailleurs en Europe (Higes *et al.* 2010).

Or, pour la question qui nous occupe, ces introductions et/ou amplifications d'agents pathogènes dans les ruchers font peser une réelle menace sur les hyménoptères sauvages. En effet :

* en Allemagne, le virus des ailes déformées a été isolé chez *Bombus terrestris* et *B. pascuorum* – ces bourdons présentaient les mêmes symptômes que ceux que l'on observe sur l'abeille domestique (Genersch *et al.* 2006);

* aux États-Unis, 11 espèces d'hyménoptères appartenant aux genres *Andrena, Bembix, Bombus, Ceratina, Polistes, Vespula* et *Xylocopa* ont été trouvées porteuses de un ou plusieurs virus de l'abeille domestique : le virus des ailes déformées, le virus du couvain sacciforme, le virus de la cellule de reine noire et le virus de la paralysie aigüe d'Israël (Singh *et al.* 2010). Fait notable, seuls des hyménoptères piégés à proximité de ruchers infectés par ce dernier virus, ont été trouvés porteurs mais aucun hyménoptère capturé à proximité de ruchers non infectés – ce qui confirme bien que l'infection venait vraisemblablement des ruchers et non des populations d'hyménoptères sauvages;

* la circulation du virus des ailes déformée a aussi été démontrée aux États-Unis chez *Bombus huntii* (Li *et al.* 2011), et en Angleterre ce virus a été isolé chez un tiers des individus testés de *Bombus pascuorum, B. terrestris* et *Vespula vulgaris* (Evison *et al.* 2012);

* enfin, en Grande-Bretagne, une autre équipe a démontré que l'infection de l'abeille domestique et de 6 espèces de *Bombus* par le virus des ailes déformées ou par *Nosema ceranae* étaient liées. Là encore, c'est bien à partir des ruchers infectés par ce virus que celui-ci s'est propagé aux populations de bourdons – et non l'inverse (Fürst *et al.* 2014; voir aussi McMahon *et al.* 2015).

Il convient de noter que *Nosema ceranae* a aussi atteint les hyménoptères sauvages. Successivement, plusieurs espèces de bourdons ont été trouvées infestées - en Argentine (Plischuk *et al.* 2009), en Chine (Li *et al.* 2012) et en Angleterre où *Bombus terrestris* se révèle encore plus sensible que l'abeille domestique (Graystock *et al.* 2013, 2014).

Enfin, une étude récente indique que le statut social des bourdons, leur étroite proximité phylogénétique avec l'abeille domestique et le commerce des abeilles dans le contexte de la pollinisation dirigée sont les principaux facteurs susceptibles d'avoir favorisé le transfert et la diffusion de maladies virales vers les abeilles sauvages (Manley *et al.* 2015). Cette transmission horizontale des virus entre l'abeille domestique et les abeilles sauvages est par ailleurs favorisée lors de contacts physiques entre les insectes (p.ex. les bourdons qui entrent dans les ruches, voir Genersch *et al.* 2006), notamment au cours des visites florales (Durrer & Schmid-Hempel 1994; McArt *et al.* 2014).

6.3. La perturbation des communautés végétales

Plusieurs études ont montré que le maintien local de communautés végétales abondantes et diversifiées repose essentiellement sur le développement et la conservation de réseaux d'interactions complexes avec la plus grande diversité d'abeilles sauvages et d'autres pollinisateurs (Goulson 2003; Dohzono & Yokoama 2010).

A ce jour, il existe un nombre limité de travaux portant sur la perturbation des communautés végétales en liaison avec l'installation de ruches. Si l'installation de ruches de l'abeille domestique peut effectivement augmenter la fréquence des visites florales par les ouvrières, ce qui soit dit en passant peut notamment favoriser l'installation locale d'espèces invasives (voir p.ex. l'effet sur *Lythrum salicaria* en Amérique du Nord: Mal *et al.* 1992; Barthell *et al.* 2001), certaines études indiquent que les hautes densités d'abeilles peuvent également avoir un impact négatif sur le succès reproductif des plantes, notamment à cause du prélèvement important de pollen (Hargreaves *et al.* 2009), de nectar (Kenta *et al.* 2007), les dégâts occasionnés sur les fleurs (Dohzono *et al.* 2008) ou la perturbation des patrons de flux de pollen entre plantes impliquées dans des interactions hautement spécialisées avec les pollinisateurs sauvages (Vaughton 1996; Gross & Mackay 1998; Watts *et al.* 2012).

FIGURE 6. *Iris atropurpurea* est une plante adaptée à la pollinisation par les mâles d'abeilles sauvages (*gauche,* ici *Synhalonia spectabilis*, Apidae) qui s'y réfugient pour la nuit ou pendant les périodes d'intempéries. Là où les ruches sont installées, les ouvrières de l'abeille domestique récoltent activement du pollen pendant la journée, pollinisant les *Iris* par la même occasion, attirées par des motivations alimentaires (pollen) et non pas par la recherche d'un refuge nocturne. Ces différences de "motivations sensorielles" qui peuvent se traduire par de la pollinisation efficace peuvent entraîner des différences de régimes de sélection et donc influencer l'évolution phénotypique des plantes si l'activité apicole se maintient au sein ou à proximité des populations d'*Iris atropurpurea*. Photos NJ Vereecken.

Pour ce dernier cas, la récolte de pollen par l'abeille domestique pendant la journée, même si elle permet une pollinisation de plantes protégées (des *Iris* dans le cas de l'étude de Watts *et al.* 2012, FIGURE 6), entraîne probablement un changement majeur du régime de sélection par les pollinisateurs sur les parfums et les couleurs des fleurs. En effet, les ouvrières de l'abeille domestique n'ont pas les mêmes préférences visuelles ou olfactives que les abeilles sauvages, et c'est donc l'évolution phénotypique de ces plantes hautement spécialisées visuellement, morphologiquement et chimiquement vis-à-vis de certaines abeilles sauvages (ici des mâles d'eucères entre autres, voir Vereecken *et al.* 2013) et des réseaux d'interactions plantes-abeilles (voir Santos *et al.* 2012) qui pourraient être perturbés en dépit de la présence des pollinisateurs sauvages indigènes naturellement présents sur les mêmes sites (Paton 1993, 1997; Vaughton 1996; Gross & Mackay 1998; Goulson 2003; do Carmo *et al*. 2004).

7. FAVORISER L'APICULTURE RESPONSABLE, RENFORCER LES RESSOURCES ET PRÉSERVER LES MILIEUX

7.1. L'abeille domestique joue un rôle majeur de pollinisateur

Les abeilles domestiques sont actuellement d'une importance réelle pour la pollinisation des cultures entomophiles, en particulier celles sur (très) grandes surfaces et dans les régions d'agriculture conventionnelle les plus déconnectés des milieux semi-naturels qui assurent le maintien des populations d'abeilles sauvages (voir p.ex. Kremen *et al.* 2002; Garibaldi *et al.* 2011). On retiendra aussi les nombreux exemples où l'action de l'abeille domestique est complémentaire de celle des autres insectes pollinisateurs.

Par contre, pour toutes les raisons exposées ci-dessus, le rôle de pollinisateur de l'abeille domestique est nettement plus médiocre dans les milieux non-agricoles où la diversité floristique est plus grande mais les floraisons sont moins denses et plus disséminées (Westerkamp 1991), d'autant qu'il est reconnu que les ouvrières récolteuses de pollen et celles qui récoltent du nectar diffèrent significativement dans leur efficacité en tant que pollinisateur : les récolteuses de pollen peuvent "voler" le pollen alors que les récolteuses de nectar sont réputées pour être de meilleurs pollinisateurs (Ish-Am & Eisikowitch 1993; Young *et al.* 2007; Hargreaves *et al.* 2009).

On retiendra enfin que la biodiversité des abeilles sauvages chez nous mais aussi sur d'autres continents (p.ex. en Australie ou en Amérique où l'abeille domestique n'est pas indigène) est le résultat d'une lente coévolution diffuse avec les plantes à fleurs qui s'est étalée sur près de 120 millions d'années (Cardinal & Danforth 2013). L'essentiel de la biodiversité végétale est indépendante du développement de l'apiculture qui n'est vieille que de quelques siècles, ce qui est négligeable à l'échelle du temps nécessaire aux phénomènes de spéciation.

7.2. L'abeille domestique, sentinelle de l'environnement ?

Les abeilles domestiques peuvent constituer un bon outil ponctuel de monitoring de la qualité partielle d'un milieu, et peuvent alerter sur la présence de polluants ou d'autres types d'agresseurs chimiques dans l'environnement. L'étude du développement des colonies et l'analyse physico-chimique de différents types de matrices (miel, cire, etc.) peuvent permettre notamment la mise en évidence de certains contaminants environnementaux comme les pesticides (voir p.ex. Simon-Delso

et al. 2014), à condition que les ruches "sentinelles" répondent aux normes de qualité sanitaire en vigueur avant leur installation. Les recherches portant sur le déclin des abeilles domestiques à l'aide d'outils de monitoring environnemental apportent également des informations pour tous les pollinisateurs. Le fait qu'une ruche ne puisse pas se maintenir localement, en dépit de la grande résilience des colonies de l'abeille domestique et de l'assistance d'un apiculteur peut indiquer que le milieu est trop pauvre en ressources alimentaires ou chimiquement trop agressif en particulier pour les abeilles sauvages, beaucoup plus sensibles aux variations de la qualité environnementale.

Malheureusement, à la suite de traitements autorisés ou non, la ruche peut héberger des produits plus ou moins rémanents introduits par l'apiculteur (acaricides tels que le coumaphos, antibiotiques, toxine *Bt* utilisée en hiver pour préserver des teignes les cadres entreposés, huiles essentielles) et à ce titre, l'abeille domestique ne peut pas être considérée comme un témoin fidèle de l'environnement des autres insectes (Bogdanov *et al.* 1998; Martel *et al.* 2007).

7.3. Mais faut-il pour autant mettre des ruches partout ?

Pour endiguer voire contrer le déclin des abeilles domestiques, certains préconisent l'installation et la multiplication des colonies (ruches) dans les habitats (semi-)naturels, les réserves naturelles, ainsi que dans les villes ou dans les parcs industriels. Ces introductions promettent "un développement extrêmement positif du point de vue du bien-être humain" (Reynolds & Greboval 1988), nourrissant l'espoir chez les gestionnaires de "favoriser" ou de "créer de la biodiversité" en introduisant des ruches.

Cette démarche, bien que présentée avec des intentions fort louables *a priori*, n'est pas aussi bénéfique qu'il y paraît.

On sait que dans les milieux semi-naturels qui assurent le maintien des populations d'abeilles sauvages (voir p.ex. Kremen *et al.* 2002; Garibaldi *et al.* 2011), le rôle pollinisateur des abeilles domestiques est moins utile, voire inutile. Submerger de ruches de tels milieux aboutit à concurrencer dangereusement les abeilles sauvages. L'apiculture, cette *exception agricole*, revêt plusieurs formes, et si certains avancent qu'il y a autant de conduites apicoles que d'apiculteurs, il est cependant évident que les pratiques apicoles à grande échelle, à forte densité et à visée commerciale (comme les "parrainages" de ruches) ou publicitaire pour les entreprises ou les collectivités sont plus susceptibles d'enfreindre les règles élémentaires de l'équilibre entre les ressources alimentaires florales et les pollinisateurs sauvages.

Au cours des dernières années plusieurs maladies émergentes de l'abeille domestique ont entrainé une mortalité de masse dans les élevages apicoles. La situation persiste ou même empire : la difficulté de contrôler le *Varroa*, parasite responsable de la transmission (et de l'amplification) de plusieurs virus de l'abeille, la capacité naturelle de certains virus de l'abeille à créer des mutants recombinés n'incitent guère à l'optimisme. Beaucoup d'observations récentes ont révélé que les hyménoptères sauvages sont réceptifs à plusieurs virus de l'abeille domestiques, sont contaminés à partir des ruchers et en meurent. Même si on ne sait pas encore si ces virus circulent durablement dans ces populations sauvages après infection à partir des ruchers infectés (voir Fürst *et al.* 2014; voir aussi McMahon *et al.* 2015), il est urgent d'éviter que les catastrophes qui sont survenues dans nos élevages apicoles se propagent aux populations d'hyménoptères sauvages.

FIGURE 7. L'installation des ruches dans les milieux urbains — tout comme dans les milieux semi-naturels — a le vent en poupe, mais cette démarche n'est pas dénuée de risques. Photos NJ Vereecken.

On devrait bien entendu interdire les ruches dans des espaces ultra-sensibles où subsistent des populations relictuelles d'espèces rares, en particulier celles qui sont spécialisées d'un point de vue alimentaire, et on devrait aussi limiter l'implantation de ruches dans des espaces sensibles, mais nul n'imagine un seul instant d'interdire l'apiculture ! Et quoi que l'on fasse, les contacts entre l'abeille domestique et les hyménoptères sauvages persisteront. C'est pourquoi comme d'autres auteurs (Manley *et al.* 2015) nous pensons que la meilleure mesure pour limiter la contamination de ces derniers est de rétablir autant qu'il sera possible la santé des abeilles domestiques – a) en contrôlant le *Varroa*, *Nosema ceranae* et les autres pathogènes dans les élevages, - b) en préservant les capacités immunitaires de l'abeille domestique par un environnement riche en ressources florales variées (ce que ne sont pas les cultures industrielles, même entomophiles comme le colza ou le tournesol) et – c) en préservant les abeilles des contaminants chimiques (qu'il s'agisse de pesticides ou de médications non autorisées). Apiculteurs et protecteurs des hyménoptères sauvages ont, à ce titre, les mêmes objectifs.

7.4. La préservation des milieux comme objectif commun

L'intensification écologique des pratiques agricoles actuelles, la transition agroécologique de notre agriculture[3] (Altieri 1995; Tilman 1999; Gliessman 2006; Perfecto *et al.* 2009; Nicholls & Altieri 2013), et plus généralement une gestion des territoires urbains et non urbains conjuguant la

[3] p.ex. l'utilisation raisonnée et limitation des biocides, réduction des engrais azotés minéraux qui favorisent les monocotylédones au détriment des dicotylédones, maintien des lisières et des bandes-refuges, fauchages plus tardifs des prairies et luzernières permettant leur floraisons, jachères fleuries, limitation du labour, etc.

préservation d'une flore diversifiées et la limitation raisonnée des agressions chimiques (biocides, y compris les désherbants chimiques) et physiques (débroussaillages ou fauchages inappropriés sur les bords de route, etc.) augmenteront les capacités d'accueil des milieux qui profiteront aux abeilles au sens large, abeille domestique et espèces sauvages.

Aujourd'hui, l'artificialisation et la spécialisation poussée des agroécosystèmes (régression des milieux semi-naturels, simplification des rotations culturales avec des cultures entomophiles moins diversifiées) font que l'apiculture professionnelle n'est plus tenable sans transhumance. Ainsi mai et juin, entre les floraisons de colza et de tournesol, sont une période de disette. Un réaménagement des itinéraires techniques et des mesures environnementales devraient donc viser à augmenter la disponibilité des ressources à certaines périodes clé (cultures florales, jachères fleuries). Si les agroécosystèmes pouvaient supporter localement tout au cours de l'année une activité apicole sédentaire, cela allégerait en retour les risques pesant sur les espèces sauvages lors de transhumances massives dans des milieux sensibles.

Rappelons que même les propriétaires de maisons particulières peuvent contribuer de manière très significative à la préservation des pollinisateurs sauvages : Goulson *et al*. (2002) ont démontré que les populations de *Bombus terrestris* au Royaume-Uni sont plus abondantes dans les zones urbaines que dans la campagne grâce à la richesse florale des jardins particuliers, et plusieurs études démontrent que même les zones urbanisées peuvent constituer des refuges intéressants pour de nombreuses espèces animales et végétales (Bolund & Hunhammar 1999; Faeth *et al.* 2011), y compris pour des abeilles sauvages (Saure 1996; McIntyre & Hostetler 2001; Tommasi *et al.* 2004; McFrederick & Le Buhn 2006; Matteson *et al.* 2008; Ahrné *et al.* 2009; Hernandez *et al.* 2009; Banaszak-Cibicka & Zmihorski 2012; Fortel *et al.* 2014).

8. Conclusions et recommandations

Il est évidemment difficile d'individualiser les seuls effets de l'introduction de ruchers sur les abeilles sauvages (Pyke 1990; Butz Huryn 1997; Paini 2004; Forup & Memmott 2005; Moritz *et al.* 2005; Paini *et al.* 2005; Nielsen *et al.* 2012), mais le faisceau d'informations déjà réunies par la communauté scientifique internationale (voir ci-dessus, mais aussi Schaffer *et al.* 1979, 1983; Evertz 1995; Gross 2001; Dupont *et al.* 2004; *contra* Butz Huryn 1997), doit inciter les gestionnaires à examiner attentivement les projets d'introduction de ruches dans les milieux favorables à l'entomofaune sauvage comme les réserves naturelles ou les espaces naturels "sensibles" ou "protégés", y compris les espaces verts urbains (voir p.ex. Hudewenz & Klein 2013).

A ce stade, il est illusoire de vouloir définir une limite de nombre de ruches par surface selon le type de milieu. En effet, la réponse à cette question est trop dépendante de la variabilité spatio-temporelle des communautés végétales et des communautés d'abeilles sauvages. Dans l'étude de Steffan-Dewenter & Tscharntke (2000) qui est régulièrement brandie dès qu'on aborde cette question épineuse, les auteurs ne semblent pas détecter de compétition quand la charge en ruches de l'abeille domestique ne dépasse pas 3 ruches par km^2 ce qui correspond globalement à la moyenne européenne (p.ex. Jaffé *et al.* 2010). Or, il faut garder à l'esprit que cette étude a été réalisée dans un milieu *a priori* favorable (pelouses calcicoles thermophiles des environs de Göttingen, dans le Baden-Württemberg où travaille Paul Westrich[4], voir Westrich 1990) et pour rappel (voir section

[4] voir son remarquable site web sur les abeilles du Baden-Württemberg (Allemagne) : http://www.wildbienen.info

5.1.), leurs conclusions ne concernent que les espèces sauvages polylectiques ! Donc qu'en est-il dans les régions plus méridionales ? Plus septentrionales ? Plus continentales ? Plus urbanisées ? Plus altérées par l'agriculture dite "conventionnelle" ? Au vu du nombre de variables qui entrent dans l'équation de la "charge" idéale en ruches, il nous semble impossible de proposer une réponse chiffrée et universelle. Par ailleurs même si la mise en œuvre d'autres études est vivement souhaitable elles ne pourront jamais couvrir toutes les situations.

Devant ce constat il existe deux attitudes possibles. Soit on décide que par manque de connaissances il est possible de laisser tout faire dans tous les milieux, ce qui serait une attitude irresponsable. Soit on adopte une attitude plus prudente tenant compte des risques amplement décrits dans les pages précédentes.

Dans les villes, l'implantation de colonies d'abeilles domestiques pose aussi question. A Paris, des institutions emblématiques comme l'Opéra, la Maison de la radio, l'École Normale Supérieure, des universités ont placé quelques ruches sur leurs toits ou au pied de leurs bâtiments. En 2013, la ville de Paris estimait à 300 le nombre de telles ruches (Geslin *et al.* 2013), mais depuis 2013 ce chiffre a vraisemblablement encore augmenté et cet engouement pour le "miel de béton" s'est répandu dans de nombreuses autres villes (Montréal, Bruxelles, etc.) et a été relayé par de nombreux particuliers. Tous croient ainsi protéger la biodiversité. Pourtant, une telle densité de colonies pourrait bien au contraire, fragiliser encore davantage la biodiversité en ville. La diversité des abeilles sauvages ne semble pas si faible dans les milieux urbains (Fortel *et al.* 2014; Sirohi *et al.* 2015), et l'implantation de colonies d'abeilles domestiques est faite sans que l'on se soit préoccupé des espèces sauvages qui s'y maintiennent encore. Nous recommandons donc également de limiter ces implantations généralisées en ville tant que des évaluations de la biodiversité des pollinisateurs sauvages et des potentiels effets négatifs des abeilles domestiques sur ceux-ci n'y auront pas été menées.

Dans les espaces protégés de faible surface (moins de 100 km^2) nous recommandons d'éviter l'introduction de ruchers, et ce d'autant plus que compte tenu de leur faible surface ces espaces sont accessibles aux ruchers périphériques dont l'impact est très difficile à préciser, et le plus souvent incontrôlable.

Pour les espaces protégés de plus grande superficie nous conseillons de ne pas encourager l'implantation de ruchers. Si toutefois ces introductions sont envisagées ou si des ruchers y sont déjà implantés et ne peuvent être enlevés, alors il convient de prendre les précautions suivantes :

a) sélectionner un site moins sensible au sein de l'espace protégé en tenant compte du rayon d'action des butineuses (au minimum 1 km avec une distance tampon de 3 km);
b) limiter le nombre de ruchers et les espacer d'au moins 6 km compte tenu du « rayon d'action » de l'abeille domestique;
c) limiter fortement le nombre de ruches par rucher;
d) enfin dans tous les cas, s'entourer des garanties nécessaires pour s'assurer que la surveillance et la prophylaxie des maladies des abeilles sont conduites selon la réglementation et les procédures les plus efficaces connues à ce jour (voir aussi Stout & Morales 2009).

9. Remerciements

Pour leurs encouragements, leur relecture et leurs suggestions, nous tenons à remercier Stuart Roberts, Benoît Geslin, David Genoud, Matthieu Aubert, Violette Le Féon, Mickaël Henry, Géraud de Premorel, Denis Michez et Robbin Thorpe.

10. Références bibliographiques

Aebi A, Vaissière BE, van Engelsdorp D, Delaplane KS, Roubik DW & Neumann P, 2012. Back to the future: *Apis* versus non-*Apis* pollination. *Trends in Ecology and Evolution* 27(3): 142–143.

Ahrné K, Bengtsson J & Elmqvist T, 2009. Bumble bees (*Bombus* spp) along a gradient of increasing urbanization. *PLOS ONE* 4(5): e5574.

Aizen MA, Morales CL, Vázquez DP, Garibaldi LA, Sáez A & Harder LD, 2014. When mutualism goes bad: density-dependent impacts of introduced bees on plant reproduction. *New Phytologist* 204: 322–328.

Altieri MA, 1995. *Agroecology: The science of sustainable agriculture*. Westview Press, Boulder, CO.

Aubert M, Ball B, Fries I, Moritz RF, Milani N & Bernardinelli I, 2008. *Virology and the honey bee*. European Commission, Brussels. 460 pp

Badano EI & Vergara CH, 2011. Potential negative effects of exotic honey bees on the diversity of native pollinators and yield of highland coffee plantations. *Agricultural and Forest Entomology* 13(4): 365–372.

Banaszak-Cibicka W & Zmihorski M, 2012. Wild bees along an urban gradient: winners and losers. *Journal of Insect Conservation* 16: 331–343.

Banda HJ & Paxton RJ, 1991. Pollination of greenhouse tomatoes by bees. *Acta Horticulturae* 288: 194-198.

Barthell JF, Randall JM, Thorp RW & Wenner AM, 2001. Promotion of seed set in yellow-star thistle by honey bees: evidence of an invasive mutualism. *Apidologie* 11(6): 1870–1883.

Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, Ohlemueller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers A, Potts SG, Kleukers R, Thomas CD, Settele J & Kunin WE, 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313: 351–354.

Blüthgen N & Klein A-M, 2011. Functional complementarity and specialisation: the role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology* 12: 282–291.

Bogdanov S, Kilchemann V, Imdorf A. 1998. Acaricide residues in some bee products. *Journal of Apicultural Research* 37: 57-67.

Bolund P & Hunhammar S, 1999. Ecosystem services in urban areas. *Ecological Economics* 29: 293–301.

Bosch J & Blas M, 1994. Foraging behaviour and pollinating efficiency of *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* on almond (Hymenoptera, Megachilidae and Apidae). *Applied Entomology and Zoology* 29: 1–9.

Breeze TD, Bailey AP, Balcombe KG & Potts SG, 2011. Pollination services in the UK: how important are honeybees? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 142: 137–143.

Brittain C, Kremen C & Klein A-M, 2013a. Biodiversity buffers pollination from changes in environmental conditions. *Global Change Biology* 19(2) : 540–547.

Brittain C, Williams N, Kremen C & Klein A-M, 2013b. Synergistic effects of non-*Apis* bees and honey bees for pollination services. *Proceedings of the Royal Society of London B* 280: 20122767.

Buchmann SL & Nabhan GP, 1996. *The forgotten pollinators*. Island Press, Shearwater books, Washington DC.

Burkle LA, Marlin JC & Knight TM, 2013. Plant–pollinator interactions over 120 years: loss of species, co-occurrence, and function. *Science* 339: 1611–1615.

Button L & Elle E, 2014. Wild bumble bees reduce pollination deficits in a crop mostly visited by managed honey bees. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 197: 255–263.

Butz Huryn VM, 1997. Ecological impacts of introduced honey bees. *The Quarterly Review of Biology* 72: 275–297.

Caillas A, 1959. *Le pollen - sa récolte, ses propriétés, ses usages*. Orléans Editions.

Cameron SA, Lozier JD, Strange JP, Koch JB, Cordes N, Solter LF & Griswold TL, 2011. Patterns of widespread decline in North American bumble bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 108: 662–667.

Cane JH, 2002. Pollinating Bees (Hymenoptera: Apiformes) of U.S. Alfalfa Compared for Rates of Pod and Seed Set. *Journal of Economic Entomology* 95(1): 22-27.

Cane JH & Sipes S, 2006. Floral specialization by bees: analytical methodologies and a revised lexicon for oligolecty. In: Waser, N. and Ollerton, J. (eds.) *Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization*. Univ. Chicago Press, 99-122.

Cane JH, Sampson BJ & Miller SA, 2011. Pollination value of male bees: the specialist bee *Peponapis pruinosa* (Apidae) at summer squash (*Cucurbita pepo*). *Environmental Entomology* 40(3): 614-620.

Cardinal S & Danforth BN, 2013. Bees diversified in the age of eudicots. *Proceedings of the Royal Society of London B* 280: 20122686.

Carvalheiro LG, Kunin WE, Keil P, Aguirre-Gutiérrez J, Ellis WN, Fox R, Groom Q, Hennekens S, Van Landuyt W, Maes D, Van de Meutter F, Michez D, Rasmont P, Ode B, Potts SG, Reemer M, Roberts SPM, Schaminée J, DeVries MFW & Biesmeijer JC, 2013. Biodiversity declines and biotic homogenization have slowed-down for NW-European pollinators and plants. *Ecology Letters* 16: 870–878.

Colla SR & Packer L, 2008. Evidence for decline in eastern North American bumblebees (Hymenoptera: Apidae), with special focus on *Bombus affinis* Cresson. *Biodiversity Conservation* 17: 1379–1391.

Dafni A, 1998. The threat of *Bombus terrestris* spread. *Bee World* 79: 113–114.

Dafni A & Shmida A, 1996. The possible ecological implications of the invasion of *Bombus terrestris* (L.) (Apidae) at Mt. Carmel, Israel. In: Matheson A (ed) *The conservation of bees*. The Linnean Society of London and The International Bee Research Association, London.

Dafni A, Kevan P, Gross CL & Goka K, 2010. *Bombus terrestris,* pollinator, invasive and pest: An assessment of problems associated with its widespread introductions for commercial purposes. *Applied Entomology and Zoology* 45(1): 101–113.

Dany B, 2005. *La récolte moderne du pollen.* Editions Européennes Apicoles.

do Carmo RM, Franceschinelli EV & da Silveira EA, 2004. Introduced honeybees (*Apis mellifera*) reduce pollination success without affecting the floral resource taken by native pollinators. *Biotropica* 36: 371–376.

Dobson A, Lodge D, Alder J, Cumming GS, Keymer J, McGlade J, Mooney H, Rusak JA, Sala O, Wolters V, Wall D, Winfree R & Xenopoulos MA, 2006. Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. *Ecology* 87(8): 1915–1924.

Dohzono I & Yokoyama J, 2010. Impacts of alien bees on native plant-pollinator relationships: a review with special emphasis on plant reproduction. *Applied Entomology and Zoology* 45: 37–47.

Dohzono I, Kunitake YK, Yokoyama J & Goka K, 2008. Alien bumble bee affects native plant reproduction through interactions with native bumble bees. *Ecology* 89: 2082–3092.

Dupont YL, Hansen DM, Valido A & Olesen JM, 2004. Impact of introduced honey bees on native pollination interactions of the endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae) on Tenerife, Canary Islands. *Biological Conservation* 118: 301–311.

Durrer S & Schmid-Hempel P, 1994. Shared use of flowers leads to horizontal pathogen transmission. *Proceedings of the Royal Society of London B* 258: 299–302.

Elbgami T, Kunin WE, Hughes WOH & Biesmeijer JC, 2014. The effect of proximity to a honeybee apiary on bumblebee colony fitness, development, and performance. *Apidologie* 45(4): 504–513.

Evertz S, 1995. Inter-specific competition amongst honey-bees (*Apis mellifera*) and solitary wild bees (Hymenoptera Apoidea). *Natur Landschaft* 70: 165–172.

Evison SEF, Roberts KE, Laurenson L, Pietravalle S, Hui J, Biesmeijer JC, Smith JE, Budge G & Hughes WOH, 2012. Pervasiveness of Parasites in Pollinators. *PLOS ONE* 7(1): e30641.

Faeth SH, Bang C & Saari S, 2011. Urban biodiversity: patterns and mechanisms. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223: 69–81.

Fortel, L., M. Henry, L. Guilbaud, A.L. Guirao, M. Kuhlmann, H. Mouret, O. Rollin, and B.E. Vaissière. 2014. Decreasing Abundance, Increasing Diversity and Changing Structure of the Wild Bee Community (Hymenoptera: Anthophila) along an Urbanization Gradient. *PloS one* 9: e104679.

Franzén M & Larsson M, 2007. Pollen harvesting and reproductive rates in specialized solitary bees. *Annales Zoologici Fennici* 44: 405–414.

Fitzpatrick U, 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. *Biological Conservation* 136(2): 185–194.

Fortel L, Henry M, Guilbaud L, Guirao AL, Kuhlmann M, Mouret H, Rollin O & Vaissière BE; 2014. Decreasing abundance, increasing diversity and changing structure of the wild bee community (Hymenoptera: Anthophila) along an urbanization gradient. *PLoS ONE* 9: e104679.

Forup ML & Memmott J, 2005. The relationship between the abundances of bumblebees and honeybees in a native habitat. *Ecological Entomology* 30: 47–57.

Fründ J, Dormann CF, Holzschuh A & Tscharntke T, 2013. Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology* 94: 2042–2054.

Fürst MA, McMahon DP, Osborne JL, Paxton RJ & Brown MJF, 2014. Disease associations between honeybees and bumblebees as a threat to wild pollinators. *Nature* 506: 364–366.

Gallai N, Vaissière BE, Potts SG & Salles J, 2011. Assessing the monetary value of global crop pollination services. In Kareiva P, Tallis H, Ricketts TH, Daily GC and Polasky S (eds). *Natural Capital: Theory and practice of mapping ecosystem services,* Oxford University Press, Oxford, UK.

Garibaldi LA, Steffan-Dewenter I, Kremen C, Morales JM, Bommarco R, Cunningham SA, Carvalheiro LG, Chacoff NP, Dudenhöffer JH, Greenleaf SS, Holzschuh A, Isaacs R, Krewenka K, Mandelik Y, Mayfield MM, Morandin LA, Potts SG, Ricketts TH, Szentgyörgyi H, Viana BF, Westphal C, Winfree R & Klein A-M, 2011. Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology Letters* 14: 1062–1072.

Garibaldi LA, Steffan-Dewenter I, Winfree R, Aizen MA, Bommarco R, Cunningham SA, Kremen C, Carvalheiro LG, Harder LD, Afik O, Bartomeus I, Benjamin F, Boreux V, Cariveau D, Chacoff NP, Dudenhöffer JH, Freitas BM, Ghazoul J, Greenleaf S, Hipólito J, Holzschuh A, Howlett B, Isaacs R, Javorek SK, Kennedy CM, Krewenka KM, Krishnan S, Mandelik Y, Mayfield MM, Motzke I, Munyuli T, Nault BA, Otieno M, Petersen J, Pisanty G, Potts SG, Rader R, Ricketts TH, Rundlöf M, Seymour CL, Schüepp C, Szentgyörgyi H, Taki H, Tscharntke T, Vergara CH, Viana BF, Wanger TC, Westphal C, Williams N, Klein AM, Steffan-Dewenter I, Winfree R & Aizen MA, 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science* 339: 1608–1611.

Garibaldi LA, Carvalheiro LG, Leonhardt SD, Aizen MA, Blaauw BR, Isaacs R, Kuhlmann M, Kleijn D, Klein A-M, Kremen C, Morandin L, Scheper J & Winfree R, 2014. From research to action: enhancing crop yield through wild pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12: 439–447

Gathmann A & Tscharnke T, 2002. Foraging range of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* 71(5): 757–764.

Genersch E & Aubert M, 2010. Emerging and re-emerging viruses of the honey bee (*Apis mellifera*). *Veterinary Research* 41: 1–20.

Genersch E, Yue C, Fries I & de Miranda JR, 2006. Detection of deformed wing virus, a honey bee viral pathogen, in bumble bees (*Bombus terrestris* and *Bombus pascuorum*) with wing deformities. *Journal of Invertebrate Pathology* 91: 61–63.

Geslin B, Gauzens B, Thébault E & Dajoz I, 2013. Plant Pollinator Networks along a Gradient of Urbanisation. *PLoS ONE* 8: e63421.

Giovanetti M & Lasso E, 2005. Body size, loading capacity and rate of reproduction in the communal bee *Andrena agilissima* (Hymenoptera, Andrenidae). *Apidologie* 36: 439–447.

Gliessman SR, 2006. *Agroecology: The Ecology of Sustainable Food Systems* (second edition). CRC Press.

Goulson D, 2003. Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 1–26.

Goulson D & Sparrow KR, 2009. Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee worker size. *Journal of Insect Conservation* 13: 177–181.

Goulson D, Hughes WOH, Derwent LC & Stout JC, 2002. Colony growth of the bumblebee, *Bombus terrestris*, in improved and conventional agricultural and suburban habitats. *Oecologia* 130: 267–273.

Goulson D, Lye GC & Darvill B, 2008. Decline and Conservation of Bumble Bees. *Annual Review of Entomology* 53: 191–208.

Goulson D, Nicholls E, Botias C & Rotheray EL, 2015. Combined stress from parasites, pesticides and lack of flowers drives bee declines. *Science* 347(6229): doi: 10.1126/science.1255957

Gross CL, 2001. The effect of introduced honeybees on native bee visitation and fruit-set in *Dillwynia juniperina* (Fabaceae) in a fragmented ecosystem. *Biological Conservation* 102: 89–95.

Gross CL & Mackay D, 1998. Honeybees reduce fitness in the pioneer shrub *Melastoma affne* (Melastomataceae). *Biological Conservation* 86: 169–178.

Graystock P, Yates K, Darvil B, Goulson D & Hughes WHO, 2013. Emerging dangers: deadly effects of an emergent parasite in a new pollinator host. *Journal of Invertebrate Pathology* 114(2): 114–119.

Graystock P, Goulson D & Hughes WOH, 2014. The relationship between managed bees and the prevalence of parasites in bumblebees. *PeerJ* 2: e522.

Greenleaf SS & Kremen C, 2006. Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103: 13890–13895.

Guerriat H, 1996. *Etre performant en apiculture*. Rucher du tilleul Editions.

Hardin G, 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science* 131(3409): 1292–1297.

Hargreaves AL, Harder LD & Johnson SD, 2009. Consumptive emasculation: the ecological and evolutionary consequences of pollen theft. *Biological Reviews* 84: 259–276.

Hernandez JL, Franckie GW & Thorp RW, 2009. Ecology of Urban Bees: A Review of Current Knowledge and Directions for Future Study. *Cities and the Environment* 2(1).

Higes M, Martín R & Meana A, 2006. *Nosema ceranae*, a new microsporidian parasite in honeybees in Europe. *Journal of Invertebrate Pathology* 92: 81–83.

Higes M, Martin-Hernandez R & Meana A, 2010. *Nosema ceranae* in Europe: an emergent type C nosemosis. *Apidologie* 41: 375–392.

Hirschfelder H, 1951. Quantitative Untersuchungen zum Pollenintragen der Bienenvölker. *Zeitschrift für Bienenfoschung* 1: 67–77.

Hoehn P, Tscharntke T, Tylianakis JM & Steffan-Dewenter I, 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society of London B* 275: 2283–2291.

Hudewenz A & Klein A-M, 2013. Competition between honey bees and wild bees and the role of nesting resources in a nature reserve. *Journal of Insect Conservation* 17: 1275-1283.

Inoue MN, Yokoyama J & Washitani I, 2008. Displacement of Japanese native bumblebees by the recently introduced *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Insect Conservation* 12: 135–146.

Ish-Am G & Eisikowitch D, 1993. The behavior of honey bees (*Apis mellifera*) visiting avocado (*Persea americana*) flowers and their contribution to its pollination. *Journal of Apicultural Research* 32: 175–186.

Jaffé R, Dietemann V, Allsopp MH, Costa C, Crewe RM, Dall'olio R, DE LA Rúa P, El-Niweiri MA, Fries I, Kezic N, Meusel MS, Paxton RJ, Shaibi T, Stolle E & Moritz RF, 2010. Estimating the density of honeybee

colonies across their natural range to fill the gap in pollinator decline censuses. *Conservation Biology* 24(2): 583–593.

Jauker F, Bondarenko B, Becker HC & Steffan-Dewenter I, 2012. Pollination efficiency of wild bees and hoverflies provided to oilseed rape. *Agricultural and Forest Entomology* 14: 81–87.

Javorek SK, Mackenzie KE & Vander Kloet SP, 2002. Comparative pollination effectiveness among bees (Hymenoptera: Apoidea) on Lowbush Blueberry (Ericaceae: *Vaccinium angustifolium*). *Annals of the Entomological Society of America* 95(3): 345–351.

Kato M, Shibata A, Yasui T & Nagamasu H, 1999. Impact of introduced honeybees, *Apis mellifera*, upon native bee communities in the Bonin (Ogasawara) Islands. *Researches on Population Ecology* 41: 217–228.

Kaiser-Bunbury CN, Muff S, Memmott J, Müller CB & Caflisch A, 2010. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters* 13: 442–452.

Kearns CA, Inouye DW & Waser NM, 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant–pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83–112.

Kenta T, Inari N, Nagamitsu T, Goka K & Hiura T, 2007. Commercialized European bumblebee can cause pollination disturbance: an experiment on seven native plant species in Japan. *Biological Conservation* 134: 298–309.

Klein AM, Vaissiere BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C & Tscharntke T, 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274: 303–313.

Klein A-M, Cunningham SA, Bos M & Steffan-Dewenter I, 2008. Advances in pollination ecology from tropical plantation crops. *Ecology* 89: 935–943.

Kojima N, 2006. Collaborating with volunteer citizens to the exclusion of an invasive alien bumblebee *Bombus terrestris*. *Japanese Journal of Conservation Ecology* 11: 61–69.

Kremen C, Williams NM & Thorp RW, 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99: 16812–16816.

Larsson M, 2005. Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). *Oecologia* 146: 394–403.

Larsson M & Franzen M, 2007. Critical resource levels of pollen for the declining bee *Andrena hattorfiana* (Hymenoptera, Andrenidae). *Biological Conservation* 134: 405–414.

Li J, Peng W, Wu J, Strange JP, Boncristiani H & Chen Y, 2011. Cross-species infection of deformed wing virus poses a new threat to pollinator conservation. *Journal of Economic Entomology* 104: 732–739.

Louveaux J, 1958. *Recherches sur la récolte du pollen par les abeilles (*Apis mellifica *L.)*. PhD thesis, University of Paris.

Mal TK, Lovett-Doust J, Lovett-Doust L & Mulligan GA, 1992. The biology of Canadian weeds. 100. *Lythrum salicaria*. *Canadian Journal of Plant Science* 72: 1305–1330.

Mallinger RE & Gratton C, 2014. Species richness of wild bees, but not the use of managed honeybees, increases fruit set of a pollinator-dependent crop. *Journal of Applied Ecology* 52: 323–330.

Manley R, Boots M & Wilfert L, 2015. Emerging viral disease risk to pollinating insects: ecological, evolutionary and anthropogenic factors. *Journal of Applied Ecology* 52(2): 331–340.

Martel AM, Zeggane S, Aurieres C, Faucon JP & Aubert M, 2007. Acaricide residues in honey and wax after treatment of honey bee colonies with Apivar or Asuntol 50. *Apidologie* 38: 534–544.

Martins KT, Gonzalez A & Lechowicz MJ, 2015. Pollination services are mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 200: 12–20.

Matheson A, Buchmann SL, O'Toole C, Westrich P & Williams IH (eds), 1996. *The conservation of bees*. *Proceedings of the Linnean Society of London* vol. 18.

Matteson KC, Ascher JS & Langellotto GA, 2008. Bee richness and abundance in New York City Urban Gardens. *Annals of the Entomological Society of America* 101: 140–150

McArt SH, Koch H, Irwin RE & Adler LS, 2014. Arranging the bouquet of disease: floral traits and the transmission of plant and animal pathogens. *Ecology Letters* 17: 624–636.

McFrederick QS & Le Buhn G, 2006. Are urban parks refuges for bumble bees *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae)? *Biological Conservation* 129: 372–382.

McIntyre NE & Hostetler ME, 2001. Effects of urban land use on pollinator (Hymenoptera: Apoidea) communities in a desert metropolis. *Basic and Applied Ecology* 2: 209–218.

McMahon DP, Fürst MA, Caspar J, Theodorou P, Brown MJF & Paxton RJ, 2015. A sting in the spit: widespread cross-infection of multiple RNA viruses across wild and managed bees. *Journal of Animal Ecology* 84: 615-624.

Michener CD, 2007. *The Bees of the World* (second edition). The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.

Moore J, Jironkin A, Chandler D, Burroughs N, Evans DJ & Ryabov EV, 2011. Recombinants between Deformed wing virus and *Varroa destructo*r virus-1 may prevail in *Varroa destructor*-infested honeybee colonies. *Journal of General Virology* 92: 156–161.

Moritz RFA, Hartel S & Neumann P, 2005. Global invasions of the western honey bee (*Apis mellifera*) and the consequences for biodiversity. *Ecoscience* 12: 289–301.

Morse RA, 1991. Honeybees forever. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 337–338.

Müller A, Diener S, Schnyder S, Stutz K, Sedivy C & Dorn S, 2006. Quantitative pollen requirements of solitary bees : implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. *Biological Conservation* 130: 604–615.

Müller A & Kuhlmann M, 2008. Pollen hosts of western palaearctic bees of the genus *Colletes* (Hymenoptera: Colletidae): the Asteraceae paradox. *Biological Journal of the Linnean Society* 95: 719–733.

Nagamitsu T, Yamagishi H, Kenta T, Inari N & Kato E, 2010. Competitive effects of the exotic *Bombus terrestris* on native bumble bees revealed by a field removal experiment. *Population Ecology* 52(1): 123–136.

Ne'eman G, Shavit O, Shaltiel L & Shmida A, 2006. Foraging by male and female solitary bees with implications for pollination. *Journal of Insect Behavior* 19: 383-401.

Nicholls CI & Altieri MA, 2013. Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators in agroecosystems. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 33: 257–274.

Nielsen A, Dauber J, Kunin WE, Lamborn E, Jauker B, Moora M, Potts SG, Reitan T, Roberts S, Sober V, Settele J, Steffan-Dewenter I, Stout JC, Tscheulin T, Vaitis M, Vivarelli D, Biesmeijer JC & Petanidou T, 2012. Pollinator community responses to the spatial population structure of wild plants: A pan-European approach. *Basic and Applied Ecology* 13(6): 489–499.

Nieto A, Roberts SPM, Kemp J, Rasmont P, Kuhlmann M, Criado MG, Biesmeijer JC, Bogusch P, Dathe HH, De la Rúa P, De Meulemeester T, Dehon M, Dewulf A, Ortiz-Sánchez FJ, Lhomme P, Pauly A, Potts SG, Praz C, Quaranta M, Radchenko VG, Scheuchl E, Smit J, Straka J, Terzo M, Tomozii B, Window J & Michez D, 2014. *European Red List of Bees.* Luxembourg: Publication Office of the European Union.

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

Ostevik K, Manson J & Thomson J, 2010. Pollination potential of male bumble bees (*Bombus impatiens*): movement patterns and pollen-transfer efficiency. *Journal of Pollination Ecology* 2(4): 21-26.

Paini DR, 2004. Impact of the introduced honey bee (*Apis mellifera*) (Hymenoptera: Apidae) on native bees: A review. *Austral Ecology* 29: 399–407.

Paini DR & Roberts JD, 2005. Commercial honey bees (*Apis mellifera*) reduce the fecundity of an Australian native bee (*Hylaeus alcyoneus*). *Biological Conservation* 123: 103–112.

Paini DR, Williams MR & Roberts JD, 2005. No short-term impact of honey bees on the reproductive success of an Australian native bee. *Apidologie* 36(4): 613–621.

Patiny S, Rasmont P & Michez D, 2009. A survey and review of the status of wild bees in the West-Palaearctic region. *Apidologie* 40: 313–331.

Paton DC, 1993. Honeybees in the Australian environment. *BioScience* 43: 95–103.

Paton DC, 1997. Honey bees *Apis mellifera* and the disruption of plant-pollinator systems in Australia. *The Victorian Naturalist* 114(1): 23–29.

Perfecto I, Vandermeer J & Wright A, 2009. *Nature's matrix: Linking Agriculture, Conservation and Food Sovereignty*. Routledge Editions.

Pisanty G, Klein A-M & Mendelik Y, 2014. Do wild bees complement honeybee pollination of confection sunflowers in Israel? *Apidologie* 45: 235–247.

Pitts-Singer TL & Cane JH, 2011. The Alfalfa Leafcutting Bee, *Megachile rotundata*: The World's Most Intensively Managed Solitary Bee. *Annual Review of Entomology* 56 : 221–237.

Plischuk S, Martín-Hernandéz R, Prieto L, Lucía M, Botías C, Meana A, Abrahamovich AH, Lange C & Higes M, 2009. South American native bumblebees (Hymenoptera: Apidae) infected by *Nosema ceranae* (Microsporidia), an emerging pathogen of honeybees (*Apis mellifera*). Environmental Microbiology Reports 1: 131–135.

Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O & Kunin WE, 2010a. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 345–353.

Potts SG, Roberts SPM, Dean R, Marris G, Brown MA, Jones R, Neumann P, Settele J, 2010b. Declines of managed honeybees and beekeepers in Europe? *Journal of Apicultural Research* 49(1): 15–22.

Pyke GH, 1990. Apiarists versus scientists: a bitter sweet case: *Australian Natural History* 23: 386–392.

Rader R, Howlett BG, Cunningham SA, Westcott DA, Newstrom-Lloyd LE, Walker MK, Teulon DAJ & Edwards W, 2009. Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. *Journal of Applied Ecology* 46: 1080–1087.

Rader R, Reilly J, Bartomeus I & Winfree R, 2013. Native bees buffer the negative impact of climate warming on honey bee pollination of watermelon crops. *Global Change Biology* 19: 3103–3110.

Rasmont P, Ebmer AW, Banazsak J & Van der Zanden G, 1995. Hymenoptera Apoidea Gallica. Liste taxonomique des abeilles de France, de Belgique, de Suisse et du Grand-Duché de Luxembourg. *Bulletin de la Société Entomologique de France* (hors série)100 : 1–98.

Requier F, Odoux JF, Tamic T, Moreau N, Henry M, Decourtye A & Bretagnolle V, 2015. Honey-bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a critical role of weeds. *Ecological Application* 25:881–890.

Reynolds JE & Greboval DF, 1988. Socio-economic effects of the evolution of Nile perch fisheries in Lake Victoria: a review. CIFA Technical Paper 17, 148p (lire le Paragraphe 5.1).

Richards KW, 1996. Comparative efficacy of bee species for pollination of legume seed crops. In: *The conservation of bees* (A. Matheson, S. Buchmann, C. O'Toole, P. Westrich & I. H. Williams, Eds.), pp. 81-103, Academic Press, London.

Roubik DW & Villanueva-Guttiérez R, 2009. Invasive Africanized honey bee impact on native solitary bees: a pollen resource and trap nest analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 98: 152–160.

Roubik DW, 1978. Competitive interactions between neotropical pollinators and africanized honey bees. *Science* 201: 1030–1032.

Roubik DW, 1983. Experimental community studies: time-series tests of competition between African and neotropical bees. *Ecology* 64: 971–978.

Roulston TH & Goodell K, 2011. The Role of Resources and Risks in Regulating Wild Bee Populations. *Annual Review of Entomology* 56: 293–312.

Sáez A, Morales CL, Ramos LY & Aizen MA, 2014. Extremely frequent bee visits increase pollen deposition but reduce drupelet set in raspberry. *Journal of Applied Ecology* 51(6): 1603–1612.

Santos GM, Aguiar CM, Genini J, Martins CF, Zanella FC & Mello MA, 2012. Invasive Africanized honeybees change the structure of native pollination networks in Brazil. *Biological Invasions* 14: 2369–2378.

Saure C, 1996. Urban habitats for bees: the example of the city of Berlin. In: Matheson A, Buchmann SL, O'Toole C, Westrich P, Williams IH (eds.). *The Conservation of Bees*. New York: Academic Press. pp 47–54.

Schaffer WM, Jensen DB, Hobbs DE, Gurevitch J, Todd JR & Schaffer VM, 1979. Competition, foraging energetics, and the cost of sociality in three species of bees. *Ecology* 60: 976–987.

Schaffer WM, Zeh DW, Buchmann SL, Kleinhans S, Schaffer MV & Antrim J, 1983. Competition for nectar between introduced honey bees and native North American bees and ants. *Ecology* 64: 564–577.

Schlindwein C, Wittmann D, Martins CF, Hamm A, Siqueira JA, Schiffler D & Machado IC, 2005. Pollination of *Campanula rapunculus* L. (Campanulaceae): How much pollen flows into pollination and into reproduction of oligolectic pollinators? *Plant Systematics and Evolution* 250: 147–156.

Schmitz DC & Simberloff D, 1997. Biological invasions: a growing threat. *Issues in Science and Technology* 13: 33–40.

Shavit O, Dafni A & Ne'eman G, 2009. Competition between honeybees and native solitary bees in the Mediterranean region of Israel—Implications for conservation. *Israel Journal of Plant Sciences* 57: 171–183.

Simon-Delso N, San Martin G, Bruneau E, Minsart L-A, Mouret C & Hautier L, 2014. Honeybee colony collapse disorder in crop areas: the role of pesticides and viruses. *PLOS ONE* 9(7): e103073.

Singh R, Levitt AL, Rajotte EG, Holmes EC, Ostiguy N, vanEngelsdorp D, Lipkin IW, dePamphilis CW, Toth AL & Cox-Foster DL, 2010. RNA Viruses in Hymenopteran pollinators: evidence of inter-taxa virus transmission via pollen and potential impact on non-*Apis* Hymenopteran species. *PLOS ONE* 5(12): e14357.

Sirohi, M.H., J. Jackson, M. Edwards, and J. Ollerton. 2015. Diversity and abundance of solitary and primitively eusocial bees in an urban centre: a case study from Northampton (England). *Journal of Insect Conservation* DOI : 10.1007/s10841-015-9769-2

Steffan-Dewenter I & Tscharntke T, 2000. Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia* 122: 288-296.

Steffan−Dewenter I & Kuhn A, 2003. Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal Society B*. 270: 569–575.

Steffan-Dewenter I, Potts SG & Packer L, 2005. Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 651–652.

Stout JC & Morales CL, 2009. Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie* 40: 388–409.

Thomson D, 2004. Competitive interactions between the invasive European honey bee and native bumble bees. *Ecology* 85: 458–470.

Thomson JD & Goodell K, 2001. Pollen removal and deposition by honeybee and bumblebee visitors to apple and almond flowers. *Journal of Applied Ecology* 38: 1032–1044.

Thorp RW, 1996. Resource overlap among native and introduced bees in California. In: Matheson A, Buchmann S L, O'Toole C, Westrich P, Williams IH (eds) *The conservation of bees*. Academic Press, London, pp 143–152.

Thorp RW, Wenner AM & Barthell JF, 1999. Pollen and nectar resource overlap among bees on Santa Cruz Island. Proceedings of the Fifth California Islands Symposium: 261-268.

Tilman D, 1999. Global environmental impacts of agricultural expansion: The need for sustainable and efficient practices. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96: 5995–6000.

Tommasi D, Miro A, Higo HA & Winston ML, 2004. Bee diversity and abundance in an urban setting. *The Canadian Entomologist* 136: 851–869.

Vaissière BE, 2015. Vers une guerre des abeilles? *Espaces Naturels* 49: 28.

Vanbergen AJ, Baude M, Biesmeijer JC, Britton NF, Brown MJF, Bryden J, Budge GE, Bull JC, Carvell C, Challinor AJ, Connolly CN, Evans DJ, Feil EJ, Garratt MP, Greco MK, Heard MS, Jansen VAA, Keeling MJ, Kunin WE, Marris GC, Memmott J, Murray JT, Nicolson SW, Osborne JL, Paxton RJ, Pirk CWW, Polce C, Potts SG, Priest NK, Raine NE, Roberts S, Ryabov EV, Shafir S, Shirley MDF, Simpson SJ, Stevenson PC, Stone GN, Termansen M & Wright GA, 2013. Threats to an ecosystem service : pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11(5): 251–259.

Vaughton G, 1996. Pollination disruption by European honeybees in the Australian bird-pollinated shrub *Grevillea barklyana* (Proteaceae). *Plant Systematics and Evolution* 200: 89–100.

Vereecken NJ, Dorchin A, Dafni A, Hötling S, Schulz S & Watts S, 2013. A pollinators' eye view of a shelter mimicry system. *Annals of Botan*y 111(6): 1155–1165.

Vereecken NJ, Dorchin A & Dafni A, 2015. Reply to Lavi&Sapir (2015): Floral colour and pollinator-mediated selection in *Oncocyclus* irises (Iridaceae). *New Phytologist* DOI: 10.1111/nph.13390

Wallace HM, Maynard GV & Trueman SJ, 2002. Insect flower visitors, foraging behaviour and their effectiveness as pollinators of *Persoonia virgata* R. Br. (Proteaceae). *Australian Journal of Entomology* 41: 55–59.

Walther-Hellwig K, Fokul G, Frankl R, Büchler R, Ekschmitt K & Wolters V, 2006. Increased density of honeybee colonies affects foraging bumblebees. *Apidologie* 37: 517–532.

Watts S, Sapir Y, Segal B & Dafni A, 2012. The endangered *Iris atropurpurea* (Iridaceae) in Israel: honey bees, night-sheltering male bees and female solitary bees as pollinators. *Annals of Botany* 111: 395–407.

Wenner AM & Thorp RW, 1994. Removal of feral honey bee (*Apis mellifera*) colonies from Santa Cruz Island. In Halvorson, W. L. and G. J. Meander (eds.), *Fourth California Islands Symposium: Update on the Status of Resources*. Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara, CA, pp. 513–522.

Wenner AM, Thorp RW & Barthell JF, 2009. Removal of european honey bees from the Santa cruz island ecosystem. In Damiani, C.C. and D.K. Garcelon (eds.). Proceedings of 327 the 7th California Islands Symposium. Institute for Wildlife Studies, Arcata, CA, pp. 327–335. Disponible à l'adresse http://www.mednscience.org/download_product/1691/0 (accès le 28/01/2015)

Westerkamp C, 1991. Honeybees are poor pollinators - why? *Plant Systematics and Evolution* 177: 71–75.

Westrich P, 1990. *Die Wildbienen Baden-Württembergs*. E. Ulmer, Stuttgart, Germany.

Williams PH, 2005. Does specialization explain rarity and decline among British bumblebees? A response to Goulson et al. *Biological Conservation* 122: 33–43.

Willmer PG, Bataw AAM & Hughes JP, 1994. The superiority of bumblebees to honeybees as pollinators – Insect visits to raspberry flowers. *Ecological Entomology* 19: 271-284.

Woodcock BA, Edwardsb M, Redheada J, Meekc WR, Nuttalld P, Falke S, Nowakowskif M & Pywell RF, 2013. Crop flower visitation by honeybees, bumblebees and solitary bees: Behavioural differences and diversity responses to landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 171: 1–8.

Young HJ, Dunning DW & von Hasseln KW, 2007. Foraging behavior affects pollen removal and deposition in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany* 94: 1267–1271.

Zurbuchen A, Müller A & Dorn S, 2010. La proximité entre sites de nidification et zones de butinage favorise la faune d'abeilles sauvages. *Recherche agronomique suisse* 1(10): 360–365.