

L'écologie des abeilles

et ses enjeux pour l'agriculture

Fabrice Requier*
■ Violette Le Féon*

© Géraud de Premorel pour toutes les photos sauf
© David Genoud pour la photo (t) et Aline Le Féon pour la photo (y)

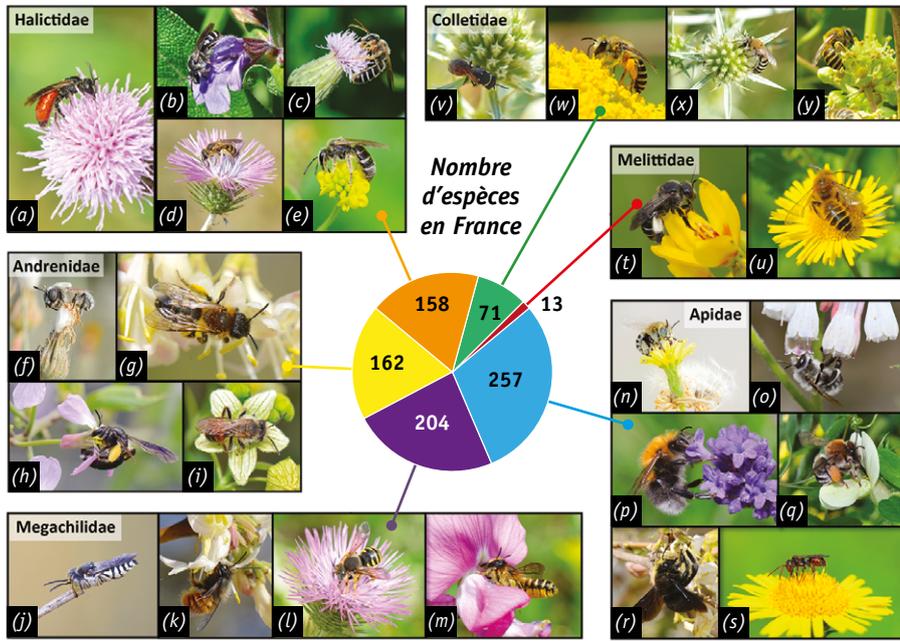


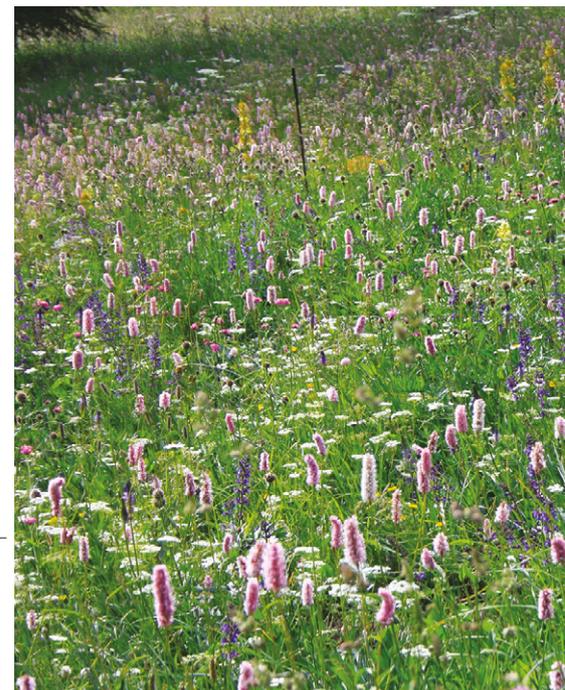
Figure 1 : **Diversité des formes et des couleurs chez les abeilles au sein des six familles présentes en Europe.** La diversité est illustrée en prenant des exemples dans la faune de France. Les données (nombre d'espèces par famille en France) sont tirées de Rasmont et al. (1995). En Belgique, Rasmont et al. (1995) dénombrent 376 espèces qui se répartissent comme suit : Colletidae 31 espèces, Melittidae 8 espèces, Apidae 98 espèces, Megachilidae 73 espèces, Andrenidae 84 espèces, Halictidae 82 espèces.

Halictidae : (a) *Sphcodes* sp.; (b) *Lasioglossum* sp.; (c) *Halictus quadricinctus*; (d) *Halictus scabiosae*; (e) *Lasioglossum* sp. **Andrenidae** : (f) *Melitturga clavicornis*; (g) *Andrena bicolor*; (h) *Andrena agilissima*; (i) *Andrena florea*. **Megachilidae** : (j) *Coelioxys* sp.; (k) *Osmia cornuta*; (l) *Trachusa interrupta*; (m) *Megachile ericetorum*. **Apidae** : (n) *Amegilla quadrifasciata*; (o) *Anthophora plumipes*; (p) *Bombus hypnorum*; (q) *Eucera nigrescens*; (r) *Xylocopa violacea*; (s) *Nomada* sp. **Melittidae** : (t) *Macropis europaea*; (u) *Dasygaster hirtipes*. **Colletidae** : (v) *Hylaeus* sp.; (w) *Colletes* sp.; (x) *Colletes hylaeiformis*; (y) *Colletes hederarum*

Ce sont les images du miel et de la ruche qui viennent généralement à l'esprit lorsqu'on évoque le mot « abeille ». Pourtant, en Europe, le miel est produit par une seule espèce, l'abeille mellifère (*Apis mellifera*), tandis que le mot « abeille » rassemble une diversité écologique remarquable. Après avoir illustré les éléments qui rassemblent les abeilles, nous proposons dans cet article de lever le voile sur la diversité des abeilles d'Europe.

Abeilles au pluriel

La super-famille des Apoidea, ou abeilles, comprend environ 20 000 espèces dans le monde (Michener 2007) et près de 2000 espèces en Europe (Nieto et al. 2014), réparties au sein de six familles (Figure 1). En Belgique, la synthèse de Rasmont et al. de 1995 comptabilisait 376 espèces. Suite à l'amélioration des connaissances au cours des vingt dernières années, une mise à jour toute récente dénombre 399 espèces ayant été détectées dans ce pays (Rasmont et al. 2017). Nous sommes souvent bien loin d'imaginer une telle diversité alors que le mot abeille est souvent assimilé au mot miel, produit par une seule espèce¹, l'abeille mellifère (*Apis mellifera*) dans nos contrées européennes. Plusieurs caractéristiques comportementales et morphologiques rassemblent les abeilles. Elles possèdent des poils branchus sur



¹ Le miel est une réserve alimentaire pour les abeilles destinée aux périodes non propices au butinage, telles que les jours de pluie ou l'hiver. En Europe, seule l'abeille mellifère (*Apis mellifera*) constitue de telles réserves en miel. Ailleurs dans le monde, l'abeille mellifère perd ce monopole. Ainsi en Asie, une autre espèce du genre *Apis* (*Apis cerana*) est utilisée en apiculture. Dans l'hémisphère Sud, les abeilles sans dard du groupe des mélipones adoptent ce même comportement de constitution de réserves. Plus modeste et traditionnelle que l'apiculture, la méliponiculture existe pour certaines espèces de mélipones.



Figure 3 : **Diversité des micro-habitats utilisés pour la nidification chez les abeilles.** (a) Bourgade d'abeilles de la famille des Halictidae établie sur un bord de parking peu végétalisé © Violette Le Féon; (b) *Andrena agilissima* (famille des Andrenidae), une espèce terricole © Géraud de Premorel; (c) Site de nidification d'abeilles de la famille des Halictidae © Violette Le Féon; (d) Site de nidification dans un tas de bois mort © Violette Le Féon; (e) Site de nidification dans une tige sèche de ronce © Violette Le Féon; (f) *Osmie* (*Osmia* sp., famille des Megachilidae) à l'entrée de son nid dans les joints d'un mur de pierres © Axelle Degueurce; (g) *Osmie* (*Osmia* bicolor, famille des Megachilidae) à l'entrée de son nid dans une coquille vide d'escargot © Géraud de Premorel

lesquels les grains de pollen se fixent efficacement et se nourrissent de nectar et de pollen. Ce sont des insectes thermophiles et héliophiles, typiquement associés aux milieux chauds et secs, ouverts, riches en fleurs (Fig. 2). Les abeilles partagent aussi le même type de comportement de vol, que nous présentons dans cet article. Enfin, les abeilles possèdent cette caractéristique d'être difficiles à identifier et largement méconnues quant à leur écologie, même en Europe (Nieto et al. 2014, Michez & Rasmont 2015). Si les abeilles possèdent donc plusieurs points communs, le groupe se distingue aussi par une grande diversité de morphologies (Fig. 1) et de modes de vie.



Différents niveaux de socialité

Certaines espèces sont sociales, telles que l'abeille mellifère et les bourdons (genre *Bombus*) dans la famille des *Apidae* ou certaines espèces de la famille des *Halictidae*. Ces espèces vivent au sein d'une colonie, où les tâches sont partagées entre les individus suivant un comportement coopératif. Ainsi, la reine est responsable de la ponte des œufs. Les ouvrières s'occupent à la fois de l'élevage des larves et de l'approvisionnement de la colonie en nourriture. Ce comportement coopératif fascine tant il est évolué, constituant l'apogée de la socialité chez les insectes - l'eusocialité - aussi présent chez les fourmis, les guêpes et les termites.

Les colonies d'abeilles mellifères présentent la particularité de survivre à l'hiver, elles sont dites pérennes. Les colonies des autres espèces sociales (*Bombus* et *Halictidae*) sont dites annuelles, seules les reines fécondées passent l'hiver, pas les ouvrières. Chez l'abeille mellifère, la reine peut vivre plusieurs années. C'est aussi le cas chez certaines espèces sociales d'abeilles sauvages (certaines espèces du genre *Lasio-glossum* par exemple), mais la reine vit le plus souvent un an chez ces espèces. Enfin, l'abeille mellifère se distingue par la taille de la colonie allant jusqu'à 60 000 individus adultes (Requier et al. 2016). Chez les bourdons, les colo-

nies sont formées de quelques dizaines d'individus (pour un total généralement inférieur à 100), sauf chez *Bombus terrestris*, espèce qui peut constituer des colonies de plus de 300 individus (Edwards & Jenner 2005).

Si elles regroupent les espèces les mieux connues du grand public, et également des scientifiques (l'abeille mellifère et les bourdons), les espèces sociales ne représentent que 6 % des espèces d'abeilles à l'échelle mondiale (Danforth 2007). Les abeilles sont donc majoritairement solitaires : chaque femelle construit son propre nid pour y pondre des œufs et les approvisionner en nourriture. Les espèces solitaires sont parfois grégaires, c'est-à-dire que de nombreux individus partagent un même site de nidification, appelé bourgade (Fig. 3).

Différents comportements de nidification

Les abeilles ont également des comportements diversifiés en ce qui concerne les habitats et les matériaux utilisés pour la nidification (Fig. 3). La majorité des espèces sont terricoles c'est-à-dire qu'elles creusent leur nid dans le sol. Certaines espèces, dites cavicoles, utilisent des cavités telles que les tiges creuses, les trous dans le bois mort, ou même les coquilles d'escargot vides. Certaines espèces cavicoles, en particulier dans la famille des *Megachilidae*, garnissent leur nid de matériaux rapportés de l'extérieur, par exemple des morceaux de feuilles chez plusieurs espèces du genre *Megachile* et même des morceaux

Figure 2 : **Prairie naturelle riche en fleurs, un des habitats de prédilection des abeilles sauvages.** ©Violette Le Féon



Figure 4 : **Interaction hôte-parasite chez les abeilles.** Ici, une espèce parasite du genre *Nomada* (*Nomada baccata*, en haut à gauche) tente de s'introduire dans le nid souterrain d'une andrène (*Andrena barbilabris*, en bas à droite) pour y pondre ses œufs. Les larves de la nomada se nourriront des réserves de pollen stockées par l'andrène pour ses propres larves. © David Genoud

de pétales de fleurs de Lotier corniculé chez *Megachile leachella*, des poils végétaux récoltés par exemple sur l'Achillée millefeuille chez *Anthidium manicatum* ou de la résine et du sable chez *Megachile ericetorum* (Falk 2015).

Environ 20 % des abeilles dans le monde (Danforth 2007) ne construisent pas de nid mais adoptent un autre comportement de nidification, suivant une interaction hôte-parasite ! Chez ces espèces appelées « abeilles coucous » pour leur comportement semblable à celui du coucou (l'oiseau *Cuculus canorus*), les femelles pondent leurs œufs dans le nid d'une autre espèce d'abeille - l'hôte - et les larves se nourrissent des réserves accumulées par l'espèce hôte (Fig. 4).

Diversité alimentaire

L'alimentation des abeilles se compose de nectar et de pollen en provenance des fleurs (et dans de plus rares cas d'huiles florales et de miellats). Le nectar est un combustible énergétique alors que le pollen constitue la ressource

en protéines, minéraux, vitamines indispensables pour la croissance des larves en particulier. Cette composition de l'alimentation est un trait commun entre toutes les espèces d'abeilles. Cependant, il existe une grande variabilité en ce qui concerne la spécialisation des espèces. Les espèces capables de prélever du pollen sur diverses familles de plantes sont dites polylectiques. Les espèces ne se nourrissant que d'une seule famille ou genre de plantes sont appelées oligolectiques (Fig. 5). La spécialisation de certaines espèces d'abeilles pour un nombre réduit de plantes repose en partie sur des critères morphologiques de la fleur et de l'espèce d'abeille², ainsi que sur des caractéristiques phénologiques (périodes de vol des abeilles et périodes de floraison des plantes).

Du fait de ces comportements alimentaires diversifiés, de façon générale, plus le nombre d'espèces végétales est grand dans un milieu donné, plus il est susceptible d'accueillir un grand nombre d'espèces d'abeilles (voir par exemple

Holzschuh et al. 2007). Autrement dit, la richesse spécifique des végétaux a une influence sur la richesse spécifique des abeilles. La richesse spécifique des végétaux a également une influence sur la santé des populations au sein d'une même espèce, comme cela a été montré notamment chez l'abeille mellifère (Di Pasquale et al. 2013).

« Central-place foraging » et comportements de vol

Qu'elles soient sociales ou solitaires, terricoles ou cavicoles, polylectiques ou oligolectiques, un point commun rallie toutes les abeilles non-parasites³ : le « central-place foraging », qui peut être traduit schématiquement comme « le butinage autour d'un point central ». Ce comportement consiste en une succession d'allers-retours entre le nid - le point central - et les ressources environnementales autour du nid (Fig. 6). Ces déplacements peuvent être dédiés à l'approvisionnement du nid en nourriture, avec des allers-retours entre le nid et les zones fleuries, ou à la confection du nid, avec des allers-retours entre le nid et les ressources en matériaux de construction évoqués plus haut. La capacité de vol des abeilles constitue le facteur limitant majeur dans le central-place foraging. Elle détermine la distance jusqu'à laquelle l'abeille peut aller chercher les ressources qu'elle rapporte au nid.

Influence biologique intrinsèque

La capacité de vol des abeilles est influencée par leur taille (Greenleaf et al. 2007), les grandes espèces étant capables de

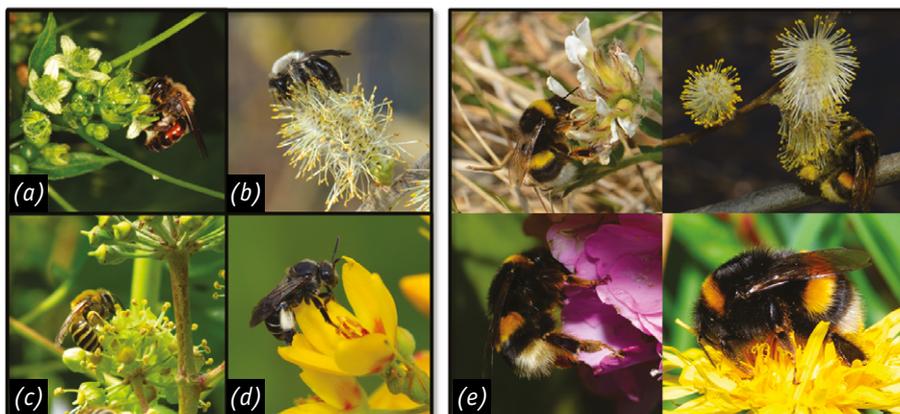


Figure 5 : **Abeilles oligolectiques et abeilles polylectiques.** Cette figure présente quatre exemples d'espèces oligolectiques - (a) *Andrena florea* sur la bryone, (b) *Andrena vaga* sur les saules, (c) *Colletes hederæ* sur le lierre, (d) *Macropis europæa* sur la grande lysimaque - et un exemple d'espèce polylectique, (e) le bourdon terrestre (*Bombus terrestris*). © David Genoud pour toutes les photos sauf (a) par Nicolas Morison - INRA Avignon et (c) par Aline Le Féon.

² Parmi les Apoidea, les représentants de quatre familles - Colletidae, Andrenidae, Halictidae et Mellitidae - possèdent généralement une langue (ou glosse) courte, tandis que les abeilles des deux autres familles - Megachilidae et Apidae - sont pourvues d'une langue bien développée, pointue et souvent très longue. Schématiquement, la configuration de la langue permet l'accès, ou non, aux ressources présentes dans les fleurs à corolle profonde.

³ Les abeilles parasites ne récoltent pas de nourriture pour leur progéniture. Elles butinent uniquement pour satisfaire leurs propres besoins. En conséquent, elles ne peuvent pas être considérées comme « central-place foragers ».



prospector plus loin que les plus petites (Fig. 6). L'augmentation de la capacité de vol avec la taille n'est cependant pas linéaire. Ainsi, Greenleaf et al. (2007) ont montré que les espèces de grande taille ont des distances de vol disproportionnées par rapport aux abeilles de petite taille. De plus, d'autres études ont montré que la capacité de vol des abeilles n'est pas indépendante de leur appartenance à une famille ou à un comportement social. Les abeilles sociales de la famille des *Apidae* - l'abeille mellifère et les bourdons - disposent globalement des mêmes capacités de vol, de l'ordre de 500 mètres à plusieurs kilomètres (Steffan-Dewenter & Kuhn 2003, Kraus et al. 2009, Couvillon et al. 2014). Pour les abeilles solitaires, les distances parcourues sont plus faibles, de l'ordre de 150 à 600 mètres (Gathmann & Tschamtké 2002), sauf pour les espèces de très grande taille telle que les xylocoptes - *Xylocopa sp.* (Pasquet et al. 2008).

Influence paysagère

Outre les caractéristiques biologiques des abeilles, les conditions environnementales ont également une grande influence sur leur activité de vol. Les éléments physiques structurant le paysage influencent la capacité de déplacement des abeilles. L'abeille mellifère mémorise l'emplacement géographique des éléments du paysage pour s'orienter, en association avec la position du soleil dans le ciel. Arbres isolés, bosquets, haies ou tout autre élément physique sont utilisés pour s'orienter. Cependant, certains éléments peuvent constituer des barrières physiques infranchissables. Des études ont ainsi pu mettre en évidence que les abeilles n'étaient pas capables de traverser un lac, une forêt ou même un bosquet, si la dimension de ceux-ci est trop importante (Pahl et al. 2011). La présence de surfaces boisées ne limite pas forcément le déplacement des bourdons. Kreyer et al. (2004) ont en effet montré que la présence d'un bois de 600 m de long entre le nid et des cultures entomophiles (tournesol et phacélie) n'empêche pas l'exploitation de ces cultures par les ouvrières de *Bombus pascuorum*. et de *B. terrestris*.

Influence météorologique

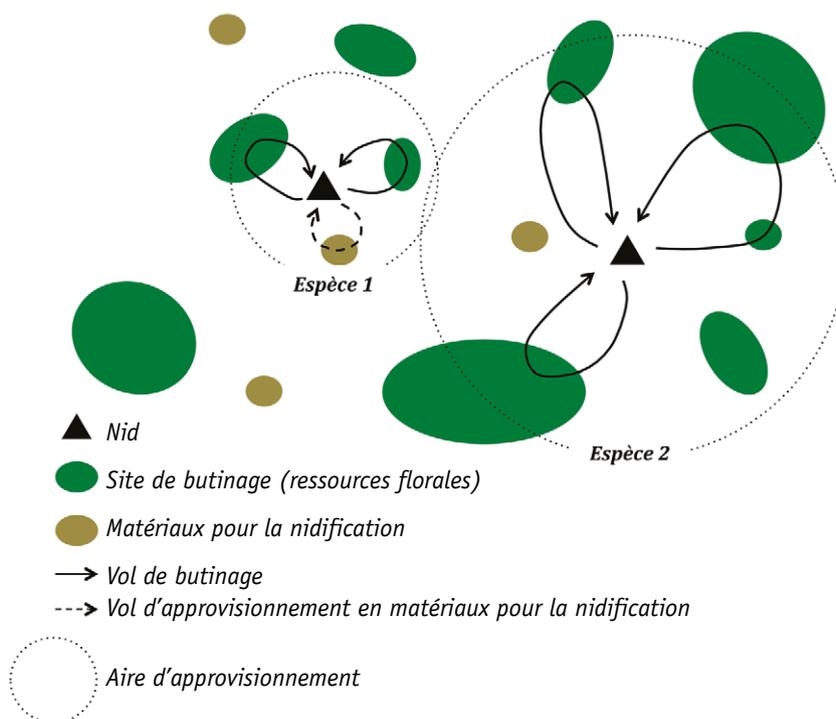
Enfin, les conditions météorologiques influencent également l'activité de vol des abeilles. La très grande majorité

des études est dédiée à l'étude du comportement de vol de l'abeille mellifère. Chez cette espèce, la pluie constitue une contrainte majeure, réduisant à zéro son activité de vol. L'intensité lumineuse, liée à l'épaisseur du couvert nuageux, influence également l'activité de vol car l'abeille mellifère utilise la position du soleil comme un point de repère pour s'orienter dans l'environnement. La température ambiante constitue une troisième contrainte météorologique car l'abeille mellifère a besoin de maintenir sa température corporelle autour de 31 - 32°C. En dessous de 12°C, l'abeille mellifère ne vole pas (Danka et al. 2006). Entre 13 et 23°C, l'activité de vol aug-

Les techniques d'étude

Les capacités de vol des abeilles déterminent leur utilisation de l'espace et donc leur capacité d'approvisionnement. La distance séparant le nid de la ressource, la taille et le type de socialité de l'espèce, la qualité nutritionnelle de la ressource et les caractéristiques environnementales (conditions météorologiques et structure du paysage) sont autant de variables qui influencent l'espérance de vie d'une population d'abeilles dans un paysage (voir par exemple Williams & Kremen 2007 et Coudrain et al. 2016). Cependant, les connaissances sur les capacités de vol et l'occupation de l'espace sont réduites

Figure 6 : Représentation schématique du comportement de « central place foraging » chez les abeilles. Le paysage comporte des sites de butinage (ressources florales) et des sites fournissant des matériaux de nidification (pour les espèces concernées, en particulier celles de la famille des Megachilidae). L'espèce 1 possède des capacités de vol plus limitées que l'espèce 2, son aire d'approvisionnement est donc plus petite.



mente de façon linéaire avec la température. Au-delà de 23°C, les fortes chaleurs auraient tendance à inhiber l'activité de vol (Cooper & Schaffer 1985). Les bourdons sont connus pour être plus résistants et peuvent faire face à des conditions climatiques plus rudes que les abeilles solitaires et l'abeille mellifère. Chaque espèce d'abeille posséderait ainsi une tolérance spécifique aux températures et en dehors d'un certain intervalle le coût énergétique nécessaire au maintien de la température corporelle ne peut être supporté (Stone 1994).

à une poignée d'espèces, ceci résultant de la complexité technique de suivre de tels insectes dans l'environnement. Seul le radar harmonique permet de retracer le parcours des abeilles dans l'environnement (Capaldi et al. 2000). Cette technique implique d'équiper les abeilles avec une micro-antenne réfléchissante chargée de renvoyer le signal diffusé par un émetteur-récepteur au sol. Cet outil relativement volumineux ne peut être utilisé que pour les espèces de grandes tailles (abeille mellifère, bourdons et xylocoptes par exemple). Pour les

espèces plus petites, d'autres méthodes, plus « manuelles », sont possibles pour estimer la capacité de vol des individus. L'une d'elles consiste à capturer des individus à la sortie de leur nid, à les marquer, puis à les relâcher à différentes distances de leur nid pour voir si elles y reviennent (Gathmann & Tschamtké 2002).

Pour conclure

Il est donc réducteur d'assimiler le mot « abeille » à la seule abeille mellifère et au miel qu'elle produit. Il existe en Europe, et dans le monde en général, une grande diversité d'espèces d'abeilles qui rassemblent une étonnante et passionnante diversité morphologique, de modes de vie, et de comportement. Pour beaucoup, ces espèces demeurent encore largement méconnues quant à

leur comportement ou leur distribution géographique et, de ce fait, quant à leur vulnérabilité face aux pressions d'origine anthropique.

Remerciements

Nous remercions chaleureusement les personnes ayant permis l'utilisation de leurs photographies : Axelle Degueurce, David Genoud, Aline Le Féon, Géraud de Premorel.

* INRA, UR 406 Abeilles et Environnement, Site Agroparc, 84914 Avignon, France

* Instituto de Investigaciones en Recursos Naturales, Agroecología y Desarrollo Rural (IRNAD), Sede Andina, Universidad Nacional de Río Negro (UNRN) y Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Mitre 630, CP 8400, San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina

Bibliographie

Capaldi E.A., Smith A.D., Osborne J.L., Fahrbach S.E., Farris S.M., Reynolds D.R., Edwards A.S., Martin A., Robinson G.E., Poppy G.M. & Riley J.R. (2000) Ontogeny of orientation flight in the honeybee revealed by harmonic radar. *Nature*, 403, 537-540

Cooper P.D. & Schaffer W.M. (1985) Temperature regulation of honey bees (*Apis mellifera*) foraging in the Sonoran desert. *Journal of Experimental Biology*, 114, 1-15.

Coudrain V., Rittiner S., Herzog F., Tinner W. & Entling, M.H. (2016) Landscape distribution of food and nesting sites affect larval diet and nest size, but not abundance of *Osmia bicornis*. *Insect Science*, 23, 746-753.

Couvillon M. J., Schürch R. & Ratnieks F.L.W. (2014) Dancing bees communicate a foraging preference for rural lands in high-level agri-environment schemes. *Current Biology*, 24, 1212-1215.

Edwards M. & Jenner M. (2005) *Field Guide to the Bumblebees of Great Britain and Ireland*. Ocelli, 108 p.

Danforth B.N. (2007) *Bees - a primer*. *Current Biology*, 17, 156-161.

Danka R.G., Sylvester H.A. & Boykin D. (2006) Environmental influences on flight activity of USDA-ARS Russian and Italian stocks of honey bees (*Hymenoptera: Apidae*) during almond pollination. *Journal of Economic Entomology*, 99, 1565-1570.

Di Pasquale G., Le Conte Y., Belzunces L.P., Decourtye A. & Alaux C. (2013). Les abeilles doivent-elles « consommer 4 pollens par jour » ? *Abeilles & Cie*, 157, 14-15.

Falk S (2015) *Field Guide to the Bees of Great Britain and Ireland*. Bloomsbury Publishing, 432 p.

Gathmann A. & Tschamtké T. (2002) Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology*, 71, 757-764.

Greenleaf S.S., Williams N.M., Winfree R. & Kremen C. (2007) Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153, 589-596.

Holzschuh A., Steffan-Dewenter I., Kleijn D. & Tschamtké T. (2007) Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *Journal of Applied Ecology*, 44, 41-49.

Kraus F.B., Wolf S. & Moritz R.F. (2009) Male flight distance and population substructure in the bumblebee *Bombus terrestris*. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 247-52.

Kreyer D.A. Oed K. Walker-Hellwig & Frankl R. (2004) Are forest potential landscape barriers for foraging bumblebees? Landscape scale experiments with *Bombus terrestris* agg. and *Bombus pascuorum* (*Hymenoptera, Apidae*). *Biological Conservation*, 116, 111-118.

Michener C.D. (2007) *The bees of the world*. 2nd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Michez D. & Rasmont P. (2015) Abeilles recherchent experts désespérément. *La Recherche*, 504, 55-58.

Nieto A., Roberts S.P.M., Kemp J., Rasmont P., Kuhlmann M., Biesmeijer J.C., Bogusch P., Dathe H.H., De la Rúa P., De Meulemeester T., Dehon M., Dewulf A., García Criado M., Ortiz-Sánchez F.J., Lhomme P., Pauly A., Potts S.G., Praz C., Quaranta M., Radchenko V.G., 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.

Pahl M., Zhu H., Tautz J. & Zhang S. (2011) Large scale homing in honeybees. *Plos One*, 6, e19669.

Pasquet R.S., Peltier A., Hufford M.B., Oudin E., Saulnier J., Paul L., Knudsen J.T., Herren H.R. & Gept P. (2008) Long-distance pollen flow assessment through evaluation of pollinator foraging range suggests transgene escape distances. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)*, 105, 13456-13461.

Rasmont P., Ebmer A., Banaszak 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, 100, 1-98.

MOTS CLÉS :

abeille mellifère, abeilles sauvages, comportement de vol, ressources florales, nidification

RÉSUMÉ :

L'abeille mellifère (*Apis mellifera*) est la seule espèce produisant du miel en Europe. C'est très souvent cette image qui nous vient à l'esprit lorsqu'on parle du mot « abeille », tandis qu'il existe au total près de 20 000 espèces d'abeilles dans le monde, 2000 en Europe et 399 en Belgique. Répartie au sein de six familles, cette diversité spécifique rassemble des caractéristiques morphologiques et comportementales communes (alimentation en pollen et nectar via un « central-place foraging » et poils branchus sur lesquels les grains de pollen se fixent). Cependant, de nombreuses divergences écologiques distinguent les abeilles, tant au niveau de leur mode de vie (socialité), de leur comportement de nidification, que dans leur régime alimentaire. Il est donc réducteur d'assimiler le mot « abeille » à la seule abeille mellifère et au miel qu'elle produit. « La diversité écologique des abeilles étonne et passionne mais la majorité des espèces reste encore largement méconnue en terme de comportement et de distribution géographique et, de ce fait, quant à leur vulnérabilité face aux pressions d'origine anthropique. »

Rasmont P., Genoud D., Gadoum S., Aubert M., Dufrière E., Le Goff G., Mahé G., Michez D. & Pauly A. (2017) *Apoidea Gallica*, liste de référence des abeilles de Gaule, 20 ans après. *Rencontres Apoidea Gallica, Tours*. " par "Rasmont P., Genoud D., Gadoum S., Aubert M., Dufrière E., Le Goff G., Mahé G., Michez D. & Pauly P. (2017) *Hymenoptera Apoidea Gallica*: liste des abeilles sauvages de Belgique, France, Luxembourg et Suisse. *Atlas Hymenoptera, Université de Mons, Mons, Belgium*."

Requier F., Odoux J.F., Henry M. & Bretagnolle V. (2016) The carry-over effects of pollen shortage decrease the survival of honeybee colonies in farmlands. *Journal of Applied Ecology*, doi: 10.1111/1365-2664.12836

Steffan-Dewenter I. & Kuhn A. (2003) Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 270, 569-575.

Stone G.N. (1994) Activity patterns of females of the solitary bee *Anthophora plumipes* in relation to temperature, nectar supplies and body size. *Ecological Entomology*, 19, 177-189.

Williams N.M. & Kremen C. (2007) Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. *Ecological Applications*, 17, 910-921.