

Les abeilles sauvages en Suisse : mode de vie, importance, menaces et protection

Abstract

Les abeilles sauvages forment un groupe d'une diversité exceptionnelle, avec 632 espèces inventoriées en Suisse, dont 575 considérées comme actuellement présentes (Praz et al., 2023). Contrairement à l'abeille domestique (*Apis mellifera*), la grande majorité de ces espèces sont solitaires, à cycle annuel, et dépendent pour leur reproduction d'une combinaison précise de ressources florales et de microhabitats de nidification spécifiques — substrats de sol, cavités, tiges ou structures ligneuses — souvent spatialement séparés. Environ 37 % des espèces nichant en Europe centrale sont oligolectiques, spécialisées sur un spectre pollinique étroit, une contrainte reposant sur des mécanismes comportementaux, morphologiques et physiologiques. Cette spécialisation est directement associée au risque de menace : les espèces oligolectiques figurent significativement plus souvent sur la liste rouge que les espèces généralistes. Sur le plan fonctionnel, les abeilles sauvages contribuent à la pollinisation des plantes spontanées et cultivées de manière complémentaire à l'abeille domestique, dont elles ne sont pas substituables ; leur diversité accroît la stabilité interannuelle du service de pollinisation. La Liste rouge suisse (Müller & Praz, 2024) indique que 45,4 % des espèces évaluées sont menacées et que 59 sont considérées comme éteintes sur le territoire national. Les principales causes de déclin sont la perte et la fragmentation des habitats semi-naturels, la raréfaction des ressources florales pertinentes, la disparition des substrats de nidification et, dans certains contextes à forte densité de ruches, une compétition exploitative avec l'abeille domestique. La conservation des abeilles sauvages requiert une approche paysagère intégrant diversité botanique, hétérogénéité structurelle des milieux et proximité spatiale entre ressources, et ne saurait être réduite à la promotion de l'apiculture ni à l'installation de nichoirs artificiels.

Contenu

Abstract	1
1. Introduction : pourquoi les abeilles sauvages sont importantes	2
2. Que sont les abeilles sauvages ?	3
3. Diversité des abeilles sauvages	5
4. Modes de vie et cycle de vie	8
5. Modes de nidification et écologie de nidification	12
6. Relations abeilles–fleurs et spécialisation trophique.....	16
7. Importance des abeilles sauvages comme pollinisateurs.....	20
8. Menaces pesant sur les abeilles sauvages	24
9. Exigences en matière d’habitat : ce dont les abeilles sauvages ont besoin	28
10. L’abeille domestique comme thème particulier : utilité, limites, concurrence.....	32
11. Que peut-on faire? Quelques principes d’action pour favoriser les abeilles sauvages	36
Bibliographie.....	38

1. Introduction : pourquoi les abeilles sauvages sont importantes

Dans le débat public, le mot « abeille » renvoie encore très souvent à l'abeille domestique. Cette focalisation est compréhensible, puisque *Apis mellifera* est visible, associée à l'apiculture, au miel et à la pollinisation des cultures. Elle masque toutefois une réalité biologique beaucoup plus vaste. À l'échelle mondiale, les abeilles forment un groupe très diversifié, avec environ 20 000 espèces décrites et des estimations récentes suggérant une richesse réelle plus élevée. Dans ce contexte, la Suisse abrite une diversité remarquable pour un pays de cette taille, avec 632 espèces recensées, dont 575 considérées comme actuellement présentes (Rasmussen et al., 2020 ; Dorey et al., 2026 ; Praz et al., 2023).

Cette diversité reste souvent sous-estimée, notamment parce que beaucoup d'abeilles sauvages sont discrètes, solitaires, saisonnières et parfois très localisées. Elles ne vivent pas dans des colonies pérennes facilement visibles et ne produisent pas de miel pour l'usage humain. Pourtant, leur discrétion ne préjuge en rien de leur importance écologique. Les synthèses internationales montrent que les pollinisateurs animaux interviennent dans la reproduction d'une très grande proportion des plantes à fleurs, et que les abeilles constituent l'un des groupes les plus importants au sein de cet ensemble (Klein et al., 2007 ; Ollerton et al., 2011 ; Potts et al., 2010).

L'une des raisons majeures de s'intéresser aux abeilles sauvages tient à leur rôle dans la pollinisation. Elles contribuent à la fois au maintien de la flore spontanée et à la pollinisation de certaines cultures. Cette double fonction doit toutefois être formulée avec prudence. Les travaux de Garibaldi et al. (2013) ont montré que les pollinisateurs sauvages augmentent la nouaison indépendamment de l'abondance de l'abeille domestique, ce qui indique que leur contribution n'est pas simplement redondante. En revanche, leur importance relative varie selon les cultures, les paysages, les pratiques agricoles et les conditions locales. Il serait donc excessif d'opposer de manière générale abeilles sauvages et abeille domestique.

L'importance des abeilles sauvages tient aussi à leur diversité fonctionnelle. Les espèces diffèrent par leur taille, leur période de vol, leur comportement de butinage, leur tolérance aux conditions météorologiques et leur degré de spécialisation florale. Certaines sont actives très tôt au printemps, d'autres plus tard en saison ; certaines exploitent efficacement des fleurs complexes ou butinent dans des conditions où l'abeille domestique est moins active. Cette diversité renforce la complémentarité des communautés pollinisatrices et contribue à la stabilité du service de pollinisation dans le temps (Garibaldi et al., 2013 ; Rogers et al., 2014 ; Senapathi et al., 2021).

Dans le contexte suisse, cette question revêt une importance particulière. Les travaux récents montrent que la Suisse abrite une faune d'abeilles exceptionnellement riche, avec des foyers de diversité particulièrement marqués dans les vallées sèches intra-alpines, notamment en Valais et dans les Grisons (Praz et al., 2023). Cette richesse confère au pays une responsabilité particulière en matière de connaissance, de conservation et de gestion. Cette responsabilité est d'autant plus importante que l'état de conservation du groupe est préoccupant. La nouvelle Liste rouge suisse indique que 279 des 615 espèces évaluées, soit 45,4 %, figurent sur la liste rouge, et que 59 espèces sont considérées comme éteintes en Suisse (Müller & Praz, 2024). Même si les comparaisons historiques doivent rester prudentes en raison des changements de connaissances et de taxonomie, ce résultat signale clairement une forte vulnérabilité du groupe.

Il importe enfin de distinguer clairement abeilles sauvages et abeille domestique. Les dynamiques des deux groupes ne sont ni identiques ni nécessairement corrélées. Une augmentation du nombre de ruches n'implique pas automatiquement une amélioration de la situation des abeilles sauvages, pas plus que la présence d'abeilles domestiques ne garantit le maintien des espèces les plus exigeantes. Cette distinction est essentielle pour éviter les confusions dans le débat public comme dans les mesures de gestion.

En somme, les abeilles sauvages sont importantes parce qu'elles participent au fonctionnement des écosystèmes, contribuent à la pollinisation de nombreuses plantes sauvages et cultivées, enrichissent la diversité fonctionnelle des communautés pollinisatrices et constituent un indicateur sensible de la qualité écologique des paysages. En Suisse, ce groupe se caractérise à la fois par une richesse élevée et par une vulnérabilité marquée. Cette double réalité justifie qu'il soit considéré comme un enjeu scientifique, écologique et de gestion de premier plan.

2. Que sont les abeilles sauvages ?

Dans le cadre de cet article, l'expression « abeilles sauvages » est employée dans son sens pratique courant en Suisse et plus largement en Europe centrale : elle désigne les abeilles autres que l'abeille domestique gérée par l'apiculture, et inclut donc les bourdons. Cette manière de nommer le groupe est utile pour la biologie, l'écologie et la conservation, mais elle ne correspond pas à un rang taxonomique formel. Il s'agit d'une catégorie fonctionnelle et descriptive, non d'une frontière naturelle au sein de la classification des abeilles. C'est un point important, car une partie des confusions vient précisément du fait que l'opposition entre « abeilles sauvages » et « abeille domestique » est souvent comprise, à tort, comme si elle avait une valeur systématique stricte. En réalité, *Apis mellifera* est bien une abeille parmi les autres, mais elle occupe, dans le contexte humain et apicole, un statut particulier qui justifie un traitement séparé dans un article consacré aux abeilles sauvages.

D'un point de vue biologique, les abeilles appartiennent au groupe des Anthophila au sein des Apoidea. Les travaux phylogénétiques et évolutifs récents soutiennent fortement l'idée que les abeilles dérivent d'ancêtres proches de guêpes apodiennes prédatrices, et que l'une des innovations majeures de leur histoire évolutive a été le passage à une alimentation larvaire fondée sur le pollen plutôt que sur des proies animales. La pollinivorie, au sens de l'utilisation du pollen pour nourrir la descendance, constitue ainsi un trait central et définitoire des abeilles. C'est ce point, plus que toute apparence extérieure unique, qui permet de comprendre ce qui unit le groupe dans son ensemble.

La formule pédagogique selon laquelle les abeilles seraient des « guêpes végétariennes » peut aider à situer cette transition évolutive, mais elle reste simplificatrice. Elle est utile pour faire comprendre qu'il existe une parenté ancienne entre abeilles et certaines guêpes, ainsi qu'un basculement majeur dans le régime utilisé pour l'élevage des larves. En revanche, elle ne doit pas faire oublier que les abeilles forment aujourd'hui un groupe très ancien, très diversifié et profondément spécialisé dans l'exploitation des ressources florales. La différence avec de nombreuses guêpes aculéates ne tient donc pas seulement à un changement de menu, mais à toute une réorganisation écologique, comportementale et morphologique liée à la récolte, au transport et à l'utilisation du pollen.

Cette orientation florale se traduit par plusieurs caractères communs. Chez de nombreuses espèces, le pollen est transporté grâce à des structures spécialisées situées sur les pattes postérieures ou sur la face ventrale de l'abdomen. Ces dispositifs de transport ne sont pas tous identiques, mais ils illustrent une même logique biologique : les abeilles ne se contentent pas de visiter les fleurs pour s'alimenter, elles

prélèvent et transportent activement le pollen en vue de la reproduction. C'est pourquoi le critère vraiment définitoire n'est pas la consommation occasionnelle de pollen par l'adulte, mais son acheminement intentionnel vers le nid pour l'alimentation larvaire. Ce point permet aussi de mieux distinguer les abeilles d'autres insectes floricoles qui visitent les fleurs sans organiser de provisions larvaires comparables.

Il ne faudrait toutefois pas imaginer qu'il existe une « abeille type » unique dont toutes les autres ne seraient que des variantes secondaires. Les abeilles forment un ensemble très hétérogène du point de vue de la taille, de la morphologie, de la pilosité, du comportement, du régime floral et de l'organisation sociale. Certaines espèces sont minuscules et passent presque inaperçues, d'autres sont beaucoup plus grandes et immédiatement visibles. Certaines vivent seules, d'autres présentent des formes plus ou moins élaborées de coopération, et quelques lignées, comme les bourdons ou les abeilles du genre *Apis*, atteignent des niveaux élevés de socialité. La diversité des abeilles ne porte donc pas seulement sur le nombre d'espèces, mais aussi sur la variété des solutions écologiques et évolutives qu'elles représentent.

Dans le cadre spécifique des abeilles sauvages au sens retenu ici, la plupart des espèces sont solitaires. Cela signifie qu'une femelle fécondée construit elle-même son nid, récolte les provisions, pond et ferme les cellules sans l'aide d'ouvrières. Les bourdons constituent un cas intermédiaire important pour la compréhension du groupe : ils sont eusociaux, mais leurs colonies sont annuelles, ce qui les distingue nettement de l'abeille domestique, dont les colonies sont pérennes et peuvent persister sur plusieurs années. Cette distinction est essentielle, car elle montre déjà que l'abeille domestique ne saurait servir de modèle général pour décrire « les abeilles » dans leur ensemble. Même à l'intérieur d'un groupe que l'on appelle couramment « abeilles sauvages », les modes de vie restent très diversifiés.

L'abeille domestique, *Apis mellifera*, apparaît donc comme un cas particulier à plusieurs titres. Elle est fortement eusociale, forme des colonies pérennes, stocke d'importantes réserves alimentaires et fait l'objet d'une gestion humaine continue. À l'inverse, la plupart des abeilles sauvages n'ont ni colonies permanentes comparables, ni réserves de miel au sens apicole, ni densités déterminées par une conduite humaine. C'est précisément pour cette raison que les confusions entre abeille domestique et abeilles sauvages sont si problématiques : elles conduisent facilement à projeter sur l'ensemble du groupe un mode de vie qui ne concerne en réalité qu'une petite partie des abeilles. Comprendre ce décalage est une condition préalable pour interpréter correctement la biologie, la diversité et la conservation des abeilles sauvages.

Il faut enfin souligner que l'expression « abeilles sauvages » a aussi une utilité pratique pour la conservation. Elle permet de regrouper, dans une même perspective, des taxons très divers qui partagent plusieurs caractéristiques importantes du point de vue de la gestion : absence de conduite apicole, dépendance forte à des habitats et microhabitats spécifiques, cycles souvent annuels, et sensibilité marquée à la qualité écologique fine des paysages. Cette utilité n'efface pas le caractère conventionnel de la catégorie, mais elle explique pourquoi celle-ci reste largement employée dans la littérature d'Europe centrale et dans les travaux suisses de synthèse. La bonne formulation consiste donc à dire que les abeilles sauvages forment une catégorie biologiquement cohérente pour l'écologie et la conservation, sans en faire pour autant une entité taxonomique autonome séparée de l'abeille domestique par une frontière naturelle absolue.

3. Diversité des abeilles sauvages

La diversité des abeilles sauvages constitue l'un des points de départ indispensables de toute réflexion sérieuse sur leur écologie et leur conservation. Elle ne se résume pas à l'idée générale selon laquelle il existerait « beaucoup d'espèces ». Elle renvoie à une diversité taxonomique, morphologique, comportementale, phénologique et biogéographique d'une ampleur telle qu'aucune généralisation simple ne peut suffire à rendre compte du groupe. Cette diversité est scientifiquement importante pour deux raisons au moins. D'une part, elle explique pourquoi les abeilles sauvages remplissent des fonctions écologiques variées et souvent complémentaires. D'autre part, elle montre pourquoi les réponses aux changements du paysage, aux pratiques agricoles, à l'urbanisation ou aux mesures de conservation diffèrent fortement d'une espèce à l'autre (Michener, 2007 ; Westrich, 2019).

À l'échelle mondiale, les abeilles forment un groupe d'environ 20 000 espèces décrites, et certaines estimations suggèrent que le nombre réel pourrait être supérieur si l'on tient compte des taxons encore mal connus dans certaines régions du monde (Michener, 2007). À l'échelle européenne, le chiffre d'environ 2 000 espèces est généralement retenu dans les travaux de synthèse récents (Nieto et al., 2014). Dans ce contexte, la Suisse se distingue par une richesse remarquable. La checklist annotée la plus récente recense 632 espèces d'abeilles dans le pays, en incluant l'abeille domestique *Apis mellifera* et l'espèce exotique *Megachile sculpturalis*, et considère que 575 espèces sont actuellement présentes en Suisse (Praz et al., 2023). Cette richesse est particulièrement élevée si on la rapporte à la superficie du pays. Elle justifie que la Suisse soit considérée comme une zone importante pour l'étude et la conservation des abeilles à l'échelle de l'Europe centrale.

Il convient toutefois de manier ces chiffres avec précision. D'une part, les nombres varient selon que l'on parle de l'ensemble des abeilles recensées historiquement, des espèces actuellement présentes, des seules abeilles sauvages au sens pratique excluant l'abeille domestique, ou encore des taxons retenus après certaines révisions taxonomiques. D'autre part, la checklist nationale n'est pas un objet figé une fois pour toutes. Elle dépend de l'état des connaissances, de l'examen des collections anciennes, des redécouvertes de terrain, des progrès taxonomiques et de la détection d'espèces nouvellement établies. La meilleure façon d'écrire ce chapitre consiste donc à présenter les chiffres non comme des vérités absolues et intemporelles, mais comme l'état documenté des connaissances à partir des travaux de référence disponibles, en particulier ceux de Praz et al. (2023) et de la Liste rouge nationale (Müller & Praz, 2024). Cette prudence n'affaiblit pas le propos ; elle le rend scientifiquement plus solide.

La diversité suisse ne concerne pas seulement le nombre total d'espèces. Elle s'exprime aussi dans la composition taxonomique du groupe. Les abeilles recensées en Suisse se répartissent en six familles : Melittidae, Andrenidae, Halictidae, Colletidae, Megachilidae et Apidae (Amiet et al., 1996–2010 ; Praz et al., 2023). Cette répartition n'a rien d'anecdotique. Elle reflète des histoires évolutives, des morphologies, des stratégies de nidification et des relations aux fleurs différentes. Les Andrenidae et les Halictidae comprennent de nombreuses espèces terricoles, souvent discrètes et difficiles à identifier. Les Megachilidae regroupent plusieurs genres bien connus, comme *Osmia*, *Megachile* ou *Chelostoma*, dont beaucoup utilisent des cavités ou des matériaux de construction particuliers. Les Apidae, quant à eux, incluent non seulement les bourdons, mais aussi divers genres très différents du point de vue écologique. Autrement dit, parler des abeilles sauvages au singulier revient souvent à masquer une diversité profonde de lignées biologiques.

À cette diversité taxonomique s'ajoute une diversité morphologique spectaculaire. En Suisse comme ailleurs en Europe centrale, les abeilles sauvages vont de très petites espèces de quelques millimètres à de grands bourdons ou à des xylocopes beaucoup plus visibles. Les couleurs varient du noir mat à des teintes métalliques bleuâtres ou verdâtres ; la pilosité peut être dense ou presque absente ; les structures de collecte du pollen diffèrent fortement selon les groupes ; les formes du corps, les proportions des antennes et les caractères du tégument varient de manière souvent subtile mais taxonomiquement importante (Michener, 2007 ; Westrich, 2019). Cette diversité n'est pas seulement esthétique ou descriptive. Elle correspond à des adaptations écologiques très différentes : taille de fleur exploitée, distance de vol, type de nidification, période d'activité, capacité de thermorégulation ou encore spécialisation trophique.

La diversité des abeilles sauvages s'exprime aussi dans leurs modes de vie. Même si le chapitre suivant traitera plus spécifiquement du cycle biologique et des formes de vie, il faut déjà souligner ici qu'une large part de l'hétérogénéité du groupe réside dans la variété des stratégies écologiques. Certaines espèces sont très généralistes dans l'usage des fleurs, d'autres étroitement spécialisées. Certaines nichent dans le sol, d'autres dans des cavités, des tiges, du bois mort ou des structures beaucoup plus particulières. Certaines ont des périodes de vol très précoces, d'autres sont typiquement estivales. Certaines supportent relativement bien des milieux anthropisés, tandis que d'autres dépendent de conditions locales très fines, parfois difficiles à détecter sans expertise spécialisée. Cette diversité des traits explique en grande partie pourquoi les changements de paysage produisent des effets différenciés selon les espèces (Müller & Praz, 2024 ; Westrich, 2019).

Du point de vue biogéographique, la Suisse offre une situation particulièrement intéressante. Sa richesse en abeilles ne s'explique pas seulement par un effort d'inventaire important, même si celui-ci joue un rôle majeur. Elle tient aussi à la juxtaposition, sur un territoire relativement limité, de gradients altitudinaux forts, de situations climatiques contrastées et de plusieurs influences biogéographiques. Les régions à influence plus méditerranéenne, les vallées internes sèches, les zones alpines, les milieux alluviaux, les secteurs de basse altitude intensivement exploités et les massifs forestiers plus frais n'offrent pas les mêmes possibilités à l'ensemble des espèces. Cette hétérogénéité territoriale favorise la coexistence d'assemblages très différents et contribue à la richesse nationale globale (Praz et al., 2023).

Les vallées sèches intra-alpines jouent ici un rôle particulier. Les travaux récents montrent qu'elles constituent des foyers majeurs de diversité des abeilles en Suisse, notamment en Valais et dans certaines parties des Grisons (Praz et al., 2023). Ce constat est important à plusieurs titres. D'abord, il souligne l'intérêt exceptionnel des milieux xériques intra-alpins pour la conservation. Ensuite, il montre que la richesse spécifique n'est pas uniformément répartie sur le territoire. Enfin, il invite à éviter toute représentation trop homogène du pays. La Suisse n'est pas un bloc écologique uniforme ; certaines régions concentrent une diversité et une singularité faunistique particulièrement élevées, avec des espèces rares, thermophiles ou à affinités steppiques qui ne trouvent pas partout des conditions favorables.

Les exemples locaux issus du Valais illustrent bien cette situation. Des études menées à Erschmatt ont montré des niveaux de richesse spécifiques exceptionnellement élevés sur de petites surfaces, atteignant des valeurs qui figurent parmi les plus élevées documentées en Europe centrale (Oertli et al., 2005). Ces résultats ne doivent pas être extrapolés mécaniquement à tout le canton ou à toute la Suisse, mais ils montrent de manière concrète à quel point certains paysages structurés, secs, chauds et hétérogènes peuvent concentrer une diversité remarquable. Ils montrent aussi que la richesse spécifique dépend

fortement de la structure fine du paysage, de la diversité florale, de la disponibilité des sites de nidification et de l'histoire de l'usage du sol.

À l'inverse, d'autres régions apparaissent plus pauvres en espèces, ou du moins plus appauvries dans leur composition actuelle, en particulier là où l'agriculture intensive, la simplification structurelle des paysages ou l'imperméabilisation ont réduit la diversité des habitats et des ressources. Cela ne signifie pas que ces régions sont biologiquement sans intérêt, mais que la diversité observée y est souvent plus faible, plus banalisée ou plus dominée par des espèces tolérantes. Cette hétérogénéité spatiale de la diversité est importante pour la conservation : protéger les abeilles sauvages ne consiste pas seulement à compter le nombre total d'espèces, mais aussi à comprendre où se trouvent les foyers de diversité, quelles espèces y vivent et quels processus paysagers soutiennent cette richesse.

Il faut aussi insister sur un point méthodologique souvent sous-estimé : la diversité réelle des abeilles sauvages est plus difficile à observer et à documenter que celle d'autres groupes plus visibles. De nombreuses espèces ne peuvent être identifiées qu'au microscope, parfois à partir de caractères très fins, et certaines séries d'espèces proches restent délicates même pour des spécialistes expérimentés (Amiet et al., 1996–2010 ; Westrich, 2019). Cela a plusieurs conséquences. Premièrement, les données d'inventaire dépendent fortement de l'expertise taxonomique disponible. Deuxièmement, les programmes de science citoyenne ne peuvent couvrir qu'une fraction limitée de la diversité totale, surtout pour les espèces facilement reconnaissables. Troisièmement, les connaissances restent plus complètes pour certains groupes ou certaines régions que pour d'autres. Il faut donc se garder de confondre diversité réellement absente et diversité insuffisamment détectée.

Cette difficulté d'identification explique en partie pourquoi la Suisse dispose d'une documentation particulièrement précieuse grâce aux travaux de longue durée réalisés par des spécialistes et coordonnés par les institutions nationales compétentes. Les volumes de la série *Fauna Helvetica* consacrés aux abeilles, ainsi que les bases de données liées au Centre suisse de cartographie de la faune et à info fauna, constituent à cet égard une infrastructure de connaissance exceptionnelle pour un pays de cette taille (Amiet et al., 1996–2010 ; Praz et al., 2023). Cet investissement dans la connaissance taxonomique n'est pas un luxe académique. Il conditionne directement la possibilité de détecter les changements de distribution, de suivre les espèces rares, d'évaluer l'état de conservation et de définir des priorités de protection.

Il faut enfin rappeler que la diversité des abeilles ne se réduit pas à la richesse spécifique. Deux sites peuvent héberger un nombre comparable d'espèces tout en différant fortement quant à leur composition et à leur valeur de conservation. Un site dominé par des espèces communes, généralistes et largement distribuées n'a pas le même sens écologique qu'un site abritant plusieurs espèces rares, spécialisées ou à distribution restreinte. Cette distinction est centrale pour éviter une lecture purement quantitative de la diversité. En conservation, la qualité d'une communauté dépend aussi de son originalité, de sa composition fonctionnelle et de la présence d'espèces à haute valeur patrimoniale ou à forte sensibilité écologique (Müller & Praz, 2024).

De ce point de vue, la diversité des abeilles sauvages pose aussi un défi interprétatif. Les espèces ne réagissent pas toutes de la même manière aux mêmes facteurs. Certaines espèces thermophiles ont pu profiter récemment de conditions plus chaudes et étendre leur aire, alors que d'autres déclinent. Certaines exploitent des structures anthropiques ou urbaines, alors que d'autres leur restent très peu associées. Certaines peuvent maintenir de petites populations dans des paysages fortement transformés,

alors que d'autres disparaissent rapidement dès que la mosaïque d'habitats se simplifie. La diversité du groupe est donc à la fois une richesse biologique et une source de complexité analytique : elle empêche les conclusions trop générales, mais elle permet aussi de mieux comprendre les mécanismes écologiques à l'œuvre lorsque les paysages changent.

La présence récente ou l'expansion d'espèces exotiques ajoute encore une dimension à cette question. Le cas de *Megachile sculpturalis*, abeille résinière géante originaire d'Asie, attire à juste titre l'attention parce qu'il pose des questions sur la compétition pour les cavités, la dynamique d'implantation des espèces non indigènes et les effets potentiels sur les communautés locales (Praz et al., 2023). Il faut toutefois rester prudent. La présence d'une espèce exotique visible ne doit pas faire oublier que l'enjeu principal de la diversité suisse reste le maintien des communautés indigènes dans toute leur variété taxonomique et écologique. Les espèces exotiques sont un objet de suivi important, mais elles ne résument pas la problématique de la diversité des abeilles sauvages en Suisse.

En définitive, la diversité des abeilles sauvages a plusieurs implications majeures pour leur étude et leur protection. Premièrement, elle interdit de raisonner à partir d'une seule espèce modèle ou d'un petit groupe emblématique. Deuxièmement, elle impose une approche différenciée selon les régions, les familles, les guildes écologiques et les types de paysages. Troisièmement, elle renforce l'importance de la taxonomie, des inventaires et du suivi à long terme. Enfin, elle justifie une prudence constante dans la formulation des conclusions : lorsqu'on parle des « abeilles sauvages », on parle d'un ensemble extraordinairement divers, dont la richesse est précisément l'une des principales raisons de son intérêt scientifique et conservatoire.

4. Modes de vie et cycle de vie

Les abeilles sauvages ne suivent pas toutes le même mode de vie, et c'est précisément l'une des raisons pour lesquelles il faut éviter de projeter sur l'ensemble du groupe le modèle bien connu de l'abeille domestique. Dans le public, le mot « abeille » évoque spontanément une grande colonie pérenne, une division du travail très marquée, une reine durable, des ouvrières nombreuses et des réserves de miel. Or ce schéma ne décrit qu'un cas particulier, celui de *Apis mellifera*. Chez les abeilles sauvages d'Europe centrale, et donc en Suisse, la très grande majorité des espèces sont solitaires. Cela signifie qu'une femelle fécondée construit elle-même son nid, récolte elle-même les provisions, pond elle-même ses œufs et ne bénéficie pas du concours d'ouvrières pour l'élevage du couvain. Cette réalité biologique est fondamentale, car elle conditionne à la fois le rythme du cycle annuel, la vulnérabilité des espèces et leur rapport au paysage (Michener, 2007 ; Westrich, 2019).

Chez les espèces solitaires, la séquence biologique générale est relativement simple dans son principe, même si elle varie dans le détail selon les taxa. Après l'émergence, les adultes s'accouplent. Les mâles meurent souvent après une période de vol relativement brève, alors que les femelles entrent dans une phase de reproduction active durant laquelle elles recherchent un site de nidification, aménagent une première cellule, la garnissent de pollen et de nectar, y pondent un œuf, puis ferment la cellule avant d'en construire une autre. Le développement larvaire se déroule ensuite à l'intérieur du nid, hors de la vue de l'observateur, jusqu'à la nymphose puis à l'hivernage sous une forme qui dépend de l'espèce. Le point central est donc le suivant : chez la plupart des abeilles sauvages, la phase adulte visible sur les fleurs est courte, alors que l'essentiel du cycle de vie se déroule au nid, souvent pendant de nombreux mois (Michener, 2007 ; Westrich, 2019).

Dans les conditions tempérées de la Suisse, le cycle annuel constitue la règle générale. De nombreuses espèces sont univoltines, c'est-à-dire qu'elles ne produisent qu'une génération par an. Les adultes émergent au printemps ou en été, selon l'espèce, s'accouplent, les femelles fondent leur nid, approvisionnent les cellules, puis meurent avant l'émergence de leur descendance. Celle-ci passe l'essentiel de l'année au nid, sous forme larvaire, pré-pupale, nymphale ou parfois adulte prêt à émerger, jusqu'à la saison suivante. La synthèse de votre dossier insiste à juste titre sur ce point : le cycle type des abeilles sauvages suisses est un cycle annuel simple, fortement synchronisé avec la saison de floraison et avec la disponibilité des ressources nécessaires à la reproduction. Les travaux sur la phénologie des abeilles sauvages hors des tropiques vont dans le même sens et rappellent qu'un cycle annuel avec diapause obligatoire constitue le cadre biologique le plus fréquent dans les zones tempérées (Bartomeus et al., 2011).

Il faut toutefois éviter d'ériger ce cycle type en loi universelle. Plusieurs exceptions existent. Certaines espèces peuvent présenter une diapause prolongée, de sorte que tous les individus d'une même cohorte n'émergent pas la même année. D'autres peuvent montrer un bivoltinisme partiel ou occasionnel dans des conditions climatiques favorables, en particulier dans les régions plus chaudes ou lors d'automne exceptionnellement doux. Il s'agit d'une zone de recherche encore active et qu'il faut rester prudent dans la formulation : on peut mentionner l'existence de cas de partiel bivoltinisme, mais sans les généraliser à l'ensemble de la faune suisse ni affirmer qu'ils représentent une stratégie durablement avantageuse pour les populations. La même prudence vaut pour les effets du réchauffement climatique sur la plasticité phénologique : ils sont plausibles et déjà observables dans certains jeux de données, mais leur portée démographique reste dépendante des espèces et des contextes (Bartomeus et al., 2011).

La saisonnalité des abeilles sauvages est en effet très marquée. Chaque espèce possède une période de vol qui lui est propre, souvent relativement brève, parfois de seulement quelques semaines. Cette fenêtre d'activité correspond en général à la disponibilité des ressources florales utilisées par l'espèce, notamment lorsque celle-ci est spécialisée sur un groupe végétal restreint. La phénologie fait donc partie intégrante de l'identité écologique des abeilles sauvages. Elle ne décrit pas seulement « quand on voit l'espèce », mais aussi à quel moment elle se reproduit, butine, s'accouple et investit dans sa descendance. La littérature récente montre que cette phénologie varie selon le climat local, l'altitude, l'exposition et les caractéristiques du paysage, ce qui explique pourquoi une même espèce peut apparaître à des dates assez différentes selon les régions de Suisse ou selon l'année considérée. La prudence est donc nécessaire lorsqu'on tente de donner un calendrier général « des abeilles sauvages » : il faut raisonner par espèces ou, au minimum, par groupes écologiquement comparables.

La reproduction elle-même présente plusieurs traits remarquables. Comme chez les Hyménoptères en général, la détermination du sexe suit un système haplodiploïde : les femelles proviennent d'œufs fécondés, les mâles d'œufs non fécondés. La femelle dispose donc, dans une certaine mesure, d'un contrôle sur le sexe de sa descendance au moment de la ponte. Cette particularité éclaire plusieurs aspects du cycle de reproduction, notamment l'organisation des cellules dans le nid et le fait que les mâles émergent fréquemment avant les femelles. La protandrie, c'est-à-dire l'émergence plus précoce des mâles, est bien documentée chez de nombreuses abeilles solitaires et s'interprète comme une stratégie augmentant les chances d'accouplement au moment de l'apparition des femelles (Heimpel & de Boer, 2008 ; Westrich, 2019). La littérature établit solidement ce point. Elle montre également que les mâles ont souvent une durée de vol plus courte que les femelles.

Cette différence entre mâles et femelles ne porte pas seulement sur l'émergence, mais aussi sur la fonction écologique des adultes. Les mâles ne construisent pas de nid et ne récoltent pas de pollen pour le couvain. Leur activité est principalement orientée vers la recherche de partenaires et l'alimentation personnelle. Les femelles, en revanche, assurent l'ensemble de l'investissement reproductif. Cette dissymétrie a plusieurs implications. D'abord, les femelles ont une durée de vie active souvent plus longue, car elles doivent construire et approvisionner plusieurs cellules. Ensuite, elles sont beaucoup plus directement dépendantes de la disponibilité simultanée de fleurs et de sites de nidification. Enfin, la réussite reproductive de la population repose en grande partie sur leur capacité à convertir une période de vie adulte relativement courte en descendance viable. Ce point est essentiel pour comprendre pourquoi des perturbations localisées — sécheresse florale, destruction d'un site de nidification, augmentation des distances de butinage — peuvent avoir des effets disproportionnés sur la reproduction des espèces solitaires.

L'alimentation larvaire constitue un autre trait fondamental du cycle de vie. Chez les abeilles sauvages, les larves sont nourries grâce à une provision déposée dans chaque cellule avant la ponte. Cette provision est composée principalement de pollen et de nectar, parfois d'huiles florales chez quelques groupes particuliers, mais elle n'est pas distribuée progressivement comme chez l'abeille domestique en colonie. Le modèle dominant chez les espèces solitaires est donc celui d'un approvisionnement massif préalable : la femelle prépare toute la ressource nécessaire au développement larvaire, pond un œuf, puis ferme la cellule. Cela signifie que chaque cellule représente une unité reproductive fermée, dont la réussite dépend de la qualité et de la quantité de la provision récoltée, ainsi que des conditions microclimatiques et sanitaires du nid. Le principe « une cellule – un œuf – une provision » constitue l'un des traits fondamentaux du cycle de vie des abeilles sauvages.

L'hivernage est lui aussi très variable selon les espèces. Dans le cycle type le plus fréquent des zones tempérées, les individus passent l'hiver au nid sous forme immature ou sous forme adulte nouvellement formée mais encore inactive, protégés dans leur cellule jusqu'à l'émergence de la saison suivante. Toutes les espèces n'hivernent pas au même stade : certaines passent l'hiver sous forme larvaire ou prépuvale, d'autres sous forme adulte, et les modalités de diapause varient selon les groupes. Cette diversité a des conséquences importantes pour la vulnérabilité climatique. Selon le stade auquel se produit l'hivernage, les espèces ne répondent pas de la même manière aux hivers doux, aux gels tardifs ou aux décalages de floraison printanière.

Même parmi les espèces qui partagent un cycle annuel, les durées de vie adultes restent modestes. Chez de nombreuses abeilles solitaires, les mâles vivent quelques jours à quelques semaines, et les femelles seulement quelques semaines ou un peu plus, selon les espèces et les conditions. Cette brièveté apparente de la vie adulte ne doit pas être interprétée comme une faiblesse en soi ; elle fait partie d'une stratégie biologique très concentrée sur une courte fenêtre saisonnière. En revanche, elle rend les espèces sensibles à toute perturbation qui réduit encore la période de reproduction utile. Un épisode climatique défavorable ou une interruption de l'offre florale durant cette fenêtre peut suffire à diminuer fortement le nombre de cellules produites par une femelle.

Les bourdons constituent un cas important, car ils montrent qu'il existe, au sein des abeilles sauvages, des formes sociales sans pour autant reproduire le modèle de l'abeille domestique. Chez les bourdons, seule une jeune reine fécondée hiverne. Au printemps, elle fonde seule une colonie, élève les premières ouvrières, puis celles-ci prennent en charge une partie du travail de butinage et de soins au couvain. La colonie disparaît ensuite à la fin de la saison, et seules les nouvelles reines fécondées survivent jusqu'au

cycle suivant. Ce modèle social est donc annuel, et non pérenne comme chez *Apis mellifera*. Il en découle un point important pour la comparaison avec l'abeille domestique : même lorsqu'une abeille sauvage est eusociale, son cycle peut rester très différent du modèle apicole classique (Plowright & Laverty, 1984 ; Westrich, 2019).

Certaines Halictidae, notamment dans les genres *Lasioglossum* et *Halictus*, présentent quant à elles des formes de socialité plus simples, parfois qualifiées de primitives ou de facultatives. Ces cas sont biologiquement intéressants parce qu'ils montrent que la frontière entre vie solitaire et vie sociale n'est pas toujours absolument tranchée. Il existe un gradient de socialité chez les abeilles, et l'évolution de ces modes de vie a fait l'objet de nombreux travaux. Pour la rédaction du présent article, le point essentiel n'est toutefois pas d'entrer dans le détail phylogénétique de cette question, mais de faire comprendre au lecteur que « les abeilles sauvages » ne forment pas un bloc uniforme du point de vue social. La plupart sont solitaires, quelques-unes sont sociales, certaines peuvent même varier selon le contexte, et toutes ne peuvent donc pas être décrites à partir d'un seul schéma organisationnel. Sur ce point, la synthèse jointe recommande justement de garder une formulation prudente et de présenter les bourdons et certains Halictidae comme des exceptions importantes au sein d'un groupe majoritairement solitaire.

Un exemple particulièrement éclairant est celui d'*Osmia spinulosa*, que votre structure demande à juste titre comme fil conducteur illustratif. Cette espèce d'Europe centrale a un cycle annuel bien documenté. Les femelles nichent dans des coquilles d'escargots vides, construisent et approvisionnent leurs cellules pendant une période de vol relativement brève à l'échelle de l'année, puis la descendance passe l'essentiel du reste du cycle dans le nid. Les données disponibles indiquent une période de vol pouvant atteindre environ dix à onze semaines au maximum, avec des mâles dont la durée d'activité est plus courte que celle des femelles. Fait particulièrement intéressant, les femelles peuvent contrôler régulièrement leurs nids même plusieurs semaines après la fermeture de ceux-ci. Ce cas illustre très bien la logique générale des abeilles solitaires : une phase adulte visible, concentrée et active, suivie d'un long développement caché au sein du nid (Müller, 1994, 2018).

Cet exemple permet aussi de comprendre pourquoi il est méthodologiquement important de raisonner en cycle complet et non en seule « période de vol ». Si l'on n'observe que les adultes présents sur les fleurs, on ne perçoit qu'une partie réduite de la biologie de l'espèce. Or la réussite reproductive dépend aussi de la localisation des nids, de la qualité des provisions, de la survie hivernale, du stade de diapause et de la protection des cellules contre les pathogènes, les parasitoïdes et les aléas climatiques. C'est pourquoi les chapitres suivants sur la nidification, les relations aux fleurs et les exigences d'habitat ne doivent pas être compris comme des thèmes séparés du cycle de vie, mais comme les dimensions écologiques qui en conditionnent le déroulement.

La question climatique mérite enfin d'être mentionnée, mais sans surinterprétation. Les travaux sur les décalages phénologiques montrent que les abeilles et les plantes répondent déjà au réchauffement, avec des avancées de dates observables dans plusieurs jeux de données (Bartomeus et al., 2011). Toutefois, pour la majorité des espèces suisses, les séries longues restent limitées; les effets du changement climatique sur les cycles et la distribution des abeilles sauvages doivent donc encore être formulés avec prudence, en particulier en contexte alpin. La formulation la plus rigoureuse consiste donc à dire que la phénologie des abeilles sauvages est potentiellement sensible au changement climatique, mais que l'ampleur, la direction et les conséquences de ces modifications restent très dépendantes des espèces et des contextes écologiques.

En résumé, les abeilles sauvages se caractérisent par une grande diversité de modes de vie, mais un cadre biologique général se dégage clairement pour les espèces de Suisse tempérée : majorité d'espèces solitaires, cycle annuel comme règle générale, phase adulte brève, investissement reproductif concentré chez les femelles, approvisionnement préalable des cellules, hivernage au nid et phénologie étroitement liée aux ressources florales. Les exceptions — bourdons annuellement sociaux, certaines Halictidae à socialité plus souple, cas de diapause prolongée ou de voltinisme plus complexe — ne contredisent pas ce cadre ; elles en montrent plutôt les limites et la richesse. Cette lecture est importante pour toute la suite de l'article, car elle rappelle que les abeilles sauvages ne peuvent être comprises qu'en articulant cycle biologique, ressources florales, site de nidification et temporalité paysagère.

5. Modes de nidification et écologie de nidification

Chez les abeilles sauvages, la nidification ne constitue pas un aspect secondaire de la biologie, mais l'un des noyaux de leur écologie reproductive. La réussite d'une population locale dépend certes de la présence de ressources florales, mais elle dépend tout autant de la possibilité pour les femelles de trouver un substrat de nidification approprié, de l'aménager, de le protéger et d'y réunir les matériaux nécessaires à la construction des cellules. À cet égard, le nid ne doit pas être compris comme un simple abri. Il représente l'infrastructure complète de la reproduction : lieu de ponte, lieu de développement larvaire, souvent lieu d'hivernage, et espace où se joue une grande partie de la survie de la descendance. Cette centralité du nid explique pourquoi les abeilles sauvages réagissent si fortement à la structure fine des milieux, bien au-delà de la seule disponibilité en fleurs (Müller & Praz, 2024 ; Westrich, 2019 ; Zurbuchen & Müller, 2012).

La littérature convergente sur l'Europe centrale indique qu'une large majorité des abeilles sauvages nichent dans le sol. Selon les corpus retenus et le périmètre géographique considéré, les espèces terricoles représentent généralement environ les deux tiers à trois quarts de la faune, tandis que le reste se répartit entre espèces nichant dans des cavités préexistantes, dans des tiges, dans du bois mort, dans des substrats particuliers ou relevant d'autres stratégies spécialisées (Antoine & Forrest, 2021 ; Westrich, 2019). Il faut toutefois rester prudent quant aux pourcentages exacts pour la Suisse, car les quantifications nationales fines restent moins abondantes que les synthèses disponibles pour l'Europe centrale. La conclusion robuste n'est donc pas qu'il existerait une proportion unique intangible, mais bien que la nidification dans le sol domine très largement chez les abeilles sauvages, ce qui a des conséquences majeures pour leur vulnérabilité face à l'imperméabilisation, au travail du sol, à l'enherbement systématique ou à la disparition des surfaces pionnières.

Les espèces terricoles creusent elles-mêmes leur nid dans le sol, souvent sous la forme d'une galerie principale à partir de laquelle partent des cellules latérales ou terminales. Ce schéma général recouvre cependant une forte diversité de solutions. Certaines espèces installent des nids isolés, alors que d'autres forment des agrégations denses, parfois spectaculaires, lorsque les conditions locales sont favorables. Ces agrégations ne signifient pas, en général, une socialité comparable à celle des bourdons ou de l'abeille domestique ; elles traduisent surtout une concentration de femelles indépendantes sur un substrat particulièrement adapté. Cette distinction est importante, car les « colonies » de terricoles observées sur un talus ou une pelouse clairsemée sont souvent en réalité des regroupements spatiaux d'individus solitaires attirés par les mêmes propriétés physiques du sol (Westrich, 2019 ; Antoine & Forrest, 2021).

Les préférences de nidification des espèces terricoles sont beaucoup plus fines qu'on ne le suppose souvent. Les revues de synthèse montrent que la texture, la granulométrie, la compaction, l'humidité, la

température du sol, la pente, l'exposition et le degré de couverture végétale influencent fortement le choix du site de nidification (Antoine & Forrest, 2021). Certaines espèces privilégient des sols sablonneux ou limoneux faciles à creuser ; d'autres utilisent volontiers des sols plus compacts, des talus argileux, des chemins peu végétalisés ou des zones graveleuses. Cette hétérogénéité interdit de parler du « sol idéal » au singulier. Ce qui importe, c'est plutôt la coexistence, à l'échelle du paysage, d'une diversité de microconditions susceptibles de convenir à différentes guildes. Les exigences en matière de texture, d'humidité et de température du sol varient fortement selon les espèces; toute généralisation abusive des préférences de substrat doit donc être évitée.

Parmi les résultats les plus robustes de la littérature récente figure l'importance du sol nu ou faiblement végétalisé pour un grand nombre d'abeilles terricoles. Gardein et al. (2022), dans des pelouses calcaires d'Allemagne, ont montré que les abeilles nichant dans le sol préféraient nettement les zones de sol nu et que la densité de nids y augmentait très fortement par rapport aux surfaces témoins couvertes. Ce type de résultat est particulièrement utile, car il apporte un argument expérimental là où beaucoup de travaux restent corrélationnels. Il serait néanmoins excessif d'en déduire que tout sol nu est favorable à toutes les espèces. La présence de sol découvert constitue un facteur important, mais sa valeur dépend du contexte, du type de substrat, de la stabilité de la surface, de son exposition thermique et de sa proximité avec les ressources utilisées par les femelles reproductrices (Antoine & Forrest, 2021 ; Gardein et al., 2022).

Il faut aussi souligner que la nidification dans le sol n'implique pas nécessairement des milieux spectaculaires ou rares au sens paysager. De nombreuses espèces utilisent des structures très ordinaires mais devenues rares dans les paysages intensivement gérés : talus exposés, bords de chemins peu végétalisés, zones de terre compactée mais non scellée, friches pionnières, marges de gravières, petites surfaces érodées, pentes bien drainées ou plaques de sol nu dans des pelouses sèches. Ce point est central pour la compréhension de l'écologie de nidification : la qualité d'un paysage pour les abeilles dépend souvent de microstructures peu visibles, facilement supprimées par une gestion visant l'uniformité ou la « propreté » des surfaces.

À côté des espèces terricoles, un second grand ensemble est constitué par les espèces qui utilisent des cavités préexistantes. Ces cavités peuvent être des galeries d'insectes xylophages dans du bois mort, des tiges creuses, des tiges à moelle, des fissures dans la pierre, des trous dans des murs anciens ou d'autres interstices déjà disponibles dans le milieu. Ici encore, il faut éviter les simplifications. La littérature montre que les espèces dites cavicoles ne se contentent pas de « n'importe quel trou » ; elles sélectionnent des diamètres, des profondeurs, des orientations et des microclimats compatibles avec leur taille, leur comportement de nidification et leurs matériaux de construction (Beyer et al., 2023 ; Westrich, 2019). La cavité n'est donc pas seulement un contenant, mais un microhabitat complet, dont la qualité influence directement le développement larvaire.

Les espèces nichant dans des cavités révèlent l'importance écologique du bois mort, des tiges maintenues sur pied et de certaines structures anciennes du paysage. Dans des paysages fortement simplifiés, la disparition des haies âgées, des lisières riches, des ronciers, des tiges sèches et des éléments ligneux morts réduit mécaniquement les possibilités de nidification pour ce groupe. Il faut cependant garder à l'esprit que les cavicoles restent minoritaires par rapport aux terricoles à l'échelle d'ensemble des abeilles sauvages. Cette précision est importante pour éviter une erreur fréquente dans les discours de vulgarisation : l'attention publique se focalise facilement sur les abeilles nichant dans des cavités parce qu'elles sont plus directement concernées par les hôtels à insectes, alors que la majorité des espèces dépendent d'abord de substrats de sol appropriés (Antoine & Forrest, 2021 ; Westrich, 2019).

Parmi les espèces utilisant des cavités, certaines exploitent surtout les tiges creuses ou les tiges à moelle. Elles peuvent s'installer dans des rameaux de ronce, de sureau, de roseau ou d'autres plantes à structure favorable. D'autres utilisent des galeries déjà présentes dans le bois mort ou des interstices de murs et de structures minérales. Là encore, la frontière entre catégories peut être plus graduelle qu'il n'y paraît. Ce qui importe écologiquement n'est pas seulement le matériau principal du support, mais la disponibilité d'un volume creux suffisamment protégé, sec sans être excessivement exposé, et situé dans un microclimat favorable. Cette diversité des solutions souligne une fois de plus qu'il n'existe pas un modèle unique de nidification « hors sol », mais un ensemble de stratégies convergentes fondées sur l'usage de cavités disponibles.

Certaines espèces montrent des spécialisations encore plus frappantes. Les osmies du groupe des espèces nichant dans des coquilles d'escargots constituent l'un des exemples les plus connus en Europe centrale. Dans ces cas, la coquille n'est pas seulement occupée passivement ; elle est intégrée dans une véritable architecture reproductive, avec obturation, cloisonnement et parfois camouflage du nid (Müller, 2018). Ces cas sont écologiquement importants parce qu'ils montrent jusqu'où peut aller la spécialisation des sites de nidification. Ils rappellent aussi qu'une microstructure très ordinaire à l'échelle du paysage peut avoir une importance majeure pour certaines espèces. La disparition des coquilles disponibles, la raréfaction des milieux ouverts où elles persistent ou la modification de la structure du sol peuvent alors devenir limitantes, même si l'on ne les perçoit pas immédiatement dans une lecture grossière de l'habitat.

Au-delà du choix du site, la construction interne du nid constitue une dimension essentielle de l'écologie de nidification. Les cellules ne sont pas simplement disposées dans une galerie ou une cavité nue. Elles sont séparées, tapissées et obturées à l'aide de matériaux dont le choix varie fortement selon les espèces. Certaines utilisent de la terre ou de la boue ; d'autres découpent des fragments de feuilles ou de pétales, collectent de la résine, des poils végétaux, du sable, des débris minéraux ou des matériaux composites. Chez les Megachilidae, par exemple, l'utilisation de feuilles, de pétales, de poils végétaux ou de résine pour le tapissage des cellules est particulièrement bien connue et constitue un trait classique de leur biologie (Michener, 2007 ; Westrich, 2019). Cette dimension architecturale a une portée écologique directe : pour qu'un site soit réellement favorable à la reproduction, il doit non seulement offrir un emplacement de nidification, mais aussi permettre l'accès à des matériaux de construction appropriés dans le voisinage du nid.

Le choix des matériaux n'est pas anecdotique. Il influence l'humidité de la cellule, sa résistance mécanique, sa protection contre les pathogènes, les parasitoïdes et les microvariations climatiques. Certaines abeilles coupeuses de feuilles utilisent des fragments végétaux qui semblent contribuer à la régulation du microenvironnement larvaire ; d'autres mobilisent des résines possédant vraisemblablement des propriétés protectrices supplémentaires. Dans cette perspective, la nidification ne doit pas être réduite à la question « où le nid est-il placé ? », mais comprise comme l'ensemble du dispositif construit par la femelle autour de la descendance. Les stratégies de nidification englobent à la fois le substrat, la structure des cellules et le choix des matériaux ; ces différents éléments doivent être traités conjointement dans ce chapitre.

La proximité spatiale entre le nid et les ressources florales intervient également dans l'écologie de nidification. Il ne s'agit pas de transformer ce chapitre en chapitre sur les fleurs, mais d'indiquer que le site de nidification n'est jamais choisi indépendamment du coût des trajets de butinage. Chez les abeilles solitaires, l'allongement des distances entre nid et ressources florales accroît fortement les coûts énergétiques et réduit la descendance produite, comme l'ont montré de manière expérimentale

Zurbuchen et al. (2010). Il est donc plausible, et appuyé par plusieurs études, que la qualité d'un site de nidification dépende aussi de sa position relative dans le paysage. Un substrat physiquement adéquat mais trop éloigné des ressources nécessaires peut être moins intéressant qu'un substrat légèrement suboptimal mais mieux connecté. Cette interaction entre la nidification et la proximité des ressources constitue un point robuste de la littérature, même si les données fines restent encore limitées pour de nombreuses espèces suisses.

Les conditions microclimatiques du nid sont une autre dimension importante. Température, humidité, exposition au soleil, protection contre le ruissellement et stabilité mécanique du substrat influencent la survie des œufs, des larves et des pupes. Pour les espèces terricoles, une pente bien exposée peut offrir un microclimat plus chaud et plus sec, favorable au développement. Pour les cavicoles, l'orientation de l'entrée, la profondeur de la galerie et la nature du support modifient les conditions internes. Ces paramètres ne sont pas toujours documentés au même niveau de détail selon les groupes, mais la littérature converge sur l'idée que le nid constitue un microenvironnement très sensible, et non une simple cavité neutre (Antoine & Forrest, 2021 ; Westrich, 2019). C'est l'une des raisons pour lesquelles des structures visuellement comparables peuvent différer fortement en qualité écologique réelle.

Il faut aussi intégrer à cette écologie de nidification la pression exercée par les ennemis naturels. Les nids d'abeilles sauvages peuvent être parasités par des acariens, des champignons, des mouches, des coléoptères, des hyménoptères parasitoïdes et, surtout, par des abeilles cleptoparasites. Ces dernières ne construisent pas de nid et n'approvisionnent pas de cellules ; elles exploitent les nids d'espèces hôtes dans lesquels elles pondent ou introduisent leur propre descendance. Leur présence est donc intimement liée à celle de leurs hôtes et à la permanence des sites de nidification. Sheffield et al. (2013) ont proposé de considérer les abeilles cleptoparasites comme des taxons indicateurs intéressants de la qualité et de la complétude des communautés d'abeilles. Dans la logique de ce chapitre, leur intérêt est double : elles montrent d'une part que l'écologie de nidification inclut aussi des interactions biotiques complexes, et elles rappellent d'autre part qu'un paysage favorable à une abeille donnée peut aussi être favorable à tout un cortège d'espèces qui lui sont écologiquement associées.

À côté du cleptoparasitisme, il existe aussi chez certaines abeilles un véritable parasitisme social. C'est notamment le cas de certains bourdons dits « coucous », dont les femelles pénètrent dans le nid d'une autre espèce, en prennent le contrôle et font élever leur descendance par les ouvrières de l'hôte. Ce mode de vie se distingue du cleptoparasitisme au sens strict, mais il montre lui aussi que l'écologie de nidification des abeilles sauvages inclut plusieurs formes de dépendance parasitaire envers les nids d'autrui (Plowright & Laverty, 1984 ; Westrich, 2019).

Un point méthodologique important mérite d'être souligné. La littérature sur la nidification des abeilles sauvages reste encore inégalement développée selon les groupes et les régions. Antoine et Forrest (2021) insistent sur le fait que, malgré l'abondance des descriptions naturalistes, peu d'études expérimentales isolent rigoureusement les facteurs précis qui déterminent le choix ou la réussite d'un site de nidification. En Suisse, les données demeurent toutefois fragmentaires et les quantifications comparatives de la disponibilité des sites de nidification selon les types de paysages restent encore peu nombreuses. Il faut donc garder une certaine retenue dans les formulations causales trop tranchées. On peut affirmer que le manque de substrats de nidification constitue un facteur plausible et souvent important du déclin, mais il est plus difficile de quantifier sa part exacte par rapport au manque de fleurs, surtout selon les guildes et les contextes paysagers.

Cette prudence est d'autant plus nécessaire que la question de la nidification est parfois simplifiée dans la pratique de la conservation. La focalisation médiatique sur les hôtels à insectes, par exemple, donne l'impression que la pénurie de cavités artificielles constituerait le problème central des abeilles sauvages. Or une telle lecture occulte la domination numérique des espèces terricoles et la grande diversité des besoins en substrats naturels. Les nichoirs artificiels peuvent être utiles pour certaines espèces cavicoles, pour l'observation ou pour la sensibilisation, mais ils ne répondent qu'à une fraction des besoins réels du groupe. En outre, s'ils sont mal conçus ou mal entretenus, ils peuvent concentrer des pathogènes, favoriser quelques espèces communes au détriment d'autres ou donner une image réductrice de la nidification. Sans entrer ici dans un chapitre de gestion, il est important de rappeler que l'écologie de nidification des abeilles sauvages déborde largement la question des dispositifs artificiels.

La Suisse offre, du fait de sa géologie, de sa topographie et de sa diversité de paysages, une grande variété potentielle de substrats de nidification : talus secs, pelouses calcaires, pentes graveleuses, murs anciens, structures ligneuses, zones alluviales, friches pionnières, terrasses et paysages agricoles extensifs. Mais cette diversité potentielle ne garantit pas leur disponibilité effective. L'intensification agricole, l'enherbement généralisé, l'imperméabilisation, la disparition des structures marginales et la simplification des mosaïques paysagères réduisent souvent le nombre de microhabitats réellement utilisables. C'est pourquoi l'écologie de nidification doit être comprise non seulement comme une description de comportements naturels, mais aussi comme un angle d'analyse particulièrement sensible des transformations contemporaines du paysage.

En définitive, les modes de nidification des abeilles sauvages révèlent un fait central : la reproduction dépend d'une combinaison très fine entre type de substrat, microclimat, disponibilité de matériaux de construction, pression des ennemis naturels et accessibilité des ressources florales. Cette combinaison varie selon les espèces, parfois de façon très marquée. C'est précisément cette spécialisation structurelle qui rend le groupe à la fois biologiquement fascinant et écologiquement vulnérable. Comprendre où et comment les abeilles sauvages nichent permet donc de mieux interpréter la composition des communautés, les différences entre paysages riches et pauvres en espèces, ainsi que les raisons pour lesquelles certaines mesures de conservation paraissent efficaces pour quelques groupes seulement. Le chapitre suivant pourra dès lors se concentrer sur l'autre grand versant de cette écologie reproductive : les relations entre abeilles et fleurs, et le degré de spécialisation trophique qui en découle.

6. Relations abeilles–fleurs et spécialisation trophique

Les relations entre abeilles sauvages et fleurs ne se réduisent pas à une fréquentation générale de la végétation en fleurs. Elles constituent l'un des noyaux de la biologie des abeilles, parce que les fleurs fournissent à la fois l'énergie nécessaire aux adultes et les ressources indispensables au développement de la descendance. Cette double fonction impose d'emblée une distinction centrale. Le nectar sert principalement d'aliment énergétique aux adultes, tandis que le pollen joue un rôle décisif dans l'alimentation larvaire. Chez les abeilles, la question écologique la plus importante n'est donc pas seulement de savoir quelles fleurs sont visitées, mais surtout quelles fleurs fournissent le pollen effectivement récolté pour le couvain. C'est sur cette base que la littérature définit la spécialisation trophique des abeilles, beaucoup plus que sur la simple observation des visites nectarifères des adultes (Rasmussen et al., 2020 ; Müller & Praz, 2024).

Cette distinction est essentielle, car une abeille peut paraître relativement généraliste lorsqu'on observe ses visites florales sur le terrain, tout en restant biologiquement spécialisée pour le pollen destiné aux

larves. Les adultes peuvent boire du nectar sur une gamme de fleurs plus large que celle utilisée pour constituer les provisions polliniques du nid. En d'autres termes, la largeur apparente du spectre floral observé à l'échelle des individus adultes ne traduit pas automatiquement la largeur réelle du régime trophique pertinent pour la reproduction. La synthèse de Rasmussen et al. (2020) insiste précisément sur ce point : la spécialisation des abeilles doit être pensée à l'intersection du comportement, de la morphologie, du transport du pollen et de l'usage réel des ressources pour le développement larvaire, et non comme une simple préférence florale superficielle (Rasmussen et al., 2020).

Il faut également distinguer la spécialisation trophique de la constance florale observée pendant le butinage. De nombreuses abeilles, y compris certaines espèces non strictement spécialisées, ont tendance à visiter au cours d'une même sortie des fleurs d'un type relativement homogène. Ce comportement de constance florale améliore souvent l'efficacité du butinage, réduit les coûts d'apprentissage et favorise, du point de vue des plantes, un transfert de pollen plus ciblé entre fleurs compatibles. Grüter et Ratnieks (2011) rappellent toutefois que cette constance ne doit pas être confondue avec une spécialisation stricte à long terme : une abeille peut être fidèle à un type floral pendant un trajet donné sans être pour autant étroitement dépendante de ce type de plante dans l'ensemble de sa biologie (Grüter & Ratnieks, 2011). Pour l'analyse écologique, il est donc indispensable de maintenir séparés ces deux niveaux : la fidélité comportementale à court terme et la spécialisation trophique au sens de l'approvisionnement régulier du couvain.

Dans la littérature sur les abeilles sauvages, la spécialisation est souvent décrite à l'aide d'un gradient allant de la polylectie à l'oligolectie. Les espèces polylectiques récoltent du pollen sur plusieurs familles végétales, parfois nombreuses. Les espèces oligolectiques, au contraire, se limitent à un ensemble beaucoup plus restreint de plantes-hôtes, défini selon les auteurs à l'échelle d'un genre, d'une tribu ou d'une famille. Il ne s'agit pas d'une opposition parfaitement binaire. Certaines espèces occupent des positions intermédiaires, et les frontières exactes entre catégories dépendent en partie de la résolution taxonomique retenue et de la qualité des données disponibles. Malgré cette zone grise, la distinction reste utile, parce qu'elle reflète des écologies très différentes et des degrés très contrastés de dépendance à la composition floristique des milieux (Rasmussen et al., 2020).

Dans le contexte suisse, la Liste rouge apporte à ce sujet des résultats particulièrement éclairants. Elle rappelle d'abord que, contrairement à d'autres groupes de pollinisateurs, les abeilles visitent les fleurs non seulement pour couvrir leurs propres besoins énergétiques et protéiques, mais aussi pour nourrir leurs larves. Elle montre ensuite que le degré de spécialisation florale est connu pour 449 espèces non parasites évaluées, dont 149, soit 33,2 %, sont oligolectiques. Surtout, la proportion d'espèces figurant sur la liste rouge est nettement plus élevée chez les espèces oligolectiques que chez les espèces polylectiques : 56,5 % contre 37,5 %. La même source précise encore que les espèces oligolectiques liées aux Brassicaceae, aux Carduoideae et aux Dipsacoideae figurent parmi les plus fortement menacées. Ces données sont importantes, car elles montrent que la spécialisation florale n'est pas un trait marginal ou anecdotique, mais un facteur étroitement associé au risque de menace dans la faune suisse actuelle (Müller & Praz, 2024).

Cette surreprésentation des spécialistes parmi les espèces menacées n'autorise toutefois pas une lecture trop simple. Elle ne signifie pas que toute spécialisation soit en soi désavantageuse, ni que toutes les espèces généralistes soient protégées. Elle indique plutôt qu'à l'échelle des paysages contemporains, les espèces dépendant d'un spectre pollinique étroit disposent en moyenne d'une marge de substitution plus faible lorsque les plantes-hôtes se raréfient, se fragmentent ou deviennent phénologiquement moins

synchronisées avec la période de vol des abeilles. La même logique vaut lorsque les plantes-hôtes se maintiennent encore localement, mais dans des surfaces devenues trop petites, trop isolées ou trop éloignées des sites de nidification. La spécialisation florale n'est donc pas seulement une propriété descriptive ; elle agit comme un trait écologiquement structurant, qui relie directement les abeilles à la composition botanique fine des milieux (Müller & Praz, 2024 ; Rasmussen et al., 2020).

Les exemples fournis par la littérature suisse illustrent bien cette diversité de relations. La Liste rouge mentionne, par exemple, *Andrena marginata*, qui collecte l'essentiel de son pollen sur les Dipsacaceae, ou encore des espèces des milieux rudéraux comme *Andrena distinguenda* et *A. agilissima*, spécialisées sur les Brassicaceae, ainsi que *Hylaeus pilosulus*, spécialisé sur les résédas. Elle cite également *Andrena florea*, qui visite exclusivement *Bryonia dioica*, et rappelle que même des espèces plus généralistes, comme *Osmia cornuta*, montrent des préférences nettes pour certaines familles, ici les Rosaceae. Ces exemples sont importants parce qu'ils montrent que la spécialisation ne concerne pas seulement quelques cas extrêmes, mais s'inscrit dans un continuum de préférences et de dépendances plus ou moins strictes (Müller & Praz, 2024).

Il serait pourtant réducteur de comprendre ces relations comme de simples préférences comportementales. Les travaux expérimentaux de Praz et al. (2008) apportent ici un résultat majeur. En élevant des larves de plusieurs espèces spécialistes sur des pollens non hôtes, les auteurs ont montré que ces abeilles ne parvenaient pas à se développer correctement sur ces ressources alternatives. Le résultat le plus fort de cette étude est que certains pollens apparemment disponibles dans l'environnement ne sont pas biologiquement interchangeables pour les spécialistes. Cette non-interchangeabilité suggère l'existence de contraintes physiologiques importantes, possiblement liées à la chimie du pollen, à sa digestibilité ou à la capacité des larves à assimiler certains nutriments et à tolérer certains composés secondaires. En d'autres termes, chez une partie des abeilles spécialistes, la spécialisation n'est pas seulement un choix comportemental ; elle est aussi une contrainte fonctionnelle du développement (Praz et al., 2008). Cette contrainte semble reposer au moins en partie sur des propriétés chimiques propres à certains pollens. Ceux-ci ne diffèrent pas seulement par leur teneur en protéines, en lipides ou en micronutriments, mais aussi par la présence de composés secondaires susceptibles d'affecter la digestibilité, l'assimilation ou la tolérance physiologique des larves. Dans cette perspective, toutes les ressources polliniques disponibles dans un milieu ne sont pas équivalentes du point de vue du développement, ce qui contribue à expliquer pourquoi certaines abeilles spécialistes ne peuvent pas élargir facilement leur spectre d'hôtes, même lorsque d'autres fleurs sont abondantes (Praz et al., 2008 ; Rasmussen et al., 2020).

Les résultats de Sedivy et al. (2011) renforcent encore cette lecture. En comparant deux espèces très proches du genre *Osmia*, pourtant qualifiées de très généralistes, les auteurs ont montré qu'elles différaient nettement dans leur capacité à mener à bien leur développement sur les mêmes régimes polliniques. Ce résultat est particulièrement instructif, car il montre que même la polylectie ne signifie pas une plasticité illimitée. Des espèces proches, utilisant un large éventail de plantes, peuvent néanmoins présenter des différences physiologiques marquées dans leur aptitude à exploiter certaines ressources. La conséquence théorique est importante : le spectre floral observé chez les adultes ne permet pas, à lui seul, de conclure à une équivalence nutritive entre pollens. La conséquence pratique l'est tout autant : dans les paysages gérés, on ne peut pas présumer qu'une augmentation générale de l'offre florale compensera automatiquement la disparition des plantes les plus importantes pour le développement des larves (Sedivy et al., 2011).

L'élargissement du spectre de plantes-hôtes peut en outre être limité par des contraintes morphologiques et mécaniques. Chez certaines plantes, le pollen est difficile d'accès parce qu'il se trouve caché dans des corolles étroites, des fleurs labiées, des fleurs papilionacées ou des anthères ne libérant le pollen que par de petites ouvertures. Dans de tels cas, seules certaines abeilles disposent de la taille, du comportement de récolte ou des structures corporelles permettant d'exploiter efficacement ces ressources. La spécialisation trophique ne dépend donc pas seulement de la capacité des larves à se développer sur un pollen donné, mais aussi de l'aptitude des femelles à atteindre, prélever et transporter ce pollen dans des conditions réelles (Rasmussen et al., 2020 ; Westrich, 2019).

La spécialisation florale repose en outre sur des mécanismes sensoriels et cognitifs fins. Chez *Chelostoma rapunculi*, espèce spécialiste des campanules, Milet-Pinheiro et al. (2013) ont montré que des composés volatils particuliers, notamment des spiroacétals rares dans les signaux floraux, jouent un rôle central dans la reconnaissance de la plante-hôte. Les résultats indiquent que les femelles utilisent donc des indices chimiques précis pour localiser les fleurs appropriées. L'intérêt de cette étude dépasse le cas particulier de *Chelostoma*. Elle montre que la spécialisation n'est pas seulement une affaire de physiologie larvaire ; elle implique aussi des systèmes de détection et d'orientation spécialisés chez l'adulte. Les relations abeilles–fleurs apparaissent ainsi comme des relations multi-niveaux, combinant perception, apprentissage, comportement de butinage et contraintes du développement (Milet-Pinheiro et al., 2013).

D'autres systèmes spécialisés illustrent encore mieux l'ampleur possible de cette coadaptation. Chez *Macropis fulvipes*, par exemple, les fleurs de *Lysimachia punctata* n'offrent pas seulement du pollen, mais aussi des huiles florales, ressource rare utilisée par cette abeille dans sa reproduction. Dötterl et Schäffler (2007) ont montré que le parfum floral de cette plante agit comme attractif pour l'abeille spécialiste. Ce type de relation est particulièrement instructif parce qu'il montre que les interactions abeilles–fleurs peuvent dépasser très largement le schéma général pollen/nectar. Il confirme aussi que certaines spécialisations reposent sur des ressources florales très particulières, qui ne sont pas remplaçables par une « abondance de fleurs » prise au sens global (Dötterl & Schäffler, 2007).

Sur le plan écologique, cette spécialisation a plusieurs conséquences majeures. La première est que la qualité d'un milieu pour les abeilles sauvages dépend de sa composition botanique fine, et non du seul nombre total de fleurs visibles. Un paysage peut paraître richement fleuri à l'œil humain tout en étant pauvre en ressources réellement pertinentes pour une partie importante des abeilles, surtout les spécialistes. La deuxième conséquence est phénologique : les plantes-hôtes doivent non seulement être présentes, mais l'être au bon moment, avec une floraison suffisamment abondante pendant la période de vol des femelles reproductrices. La troisième conséquence est spatiale : les ressources florales doivent être accessibles à une distance compatible avec la localisation des nids. Ces trois dimensions — composition, temporalité, accessibilité — expliquent pourquoi les abeilles spécialistes sont particulièrement sensibles à la simplification des paysages et à la fragmentation des habitats (Müller & Praz, 2024 ; Rasmussen et al., 2020).

Il faut cependant éviter une vision trop rigide des relations abeilles–fleurs. Même les espèces polylectiques montrent souvent des préférences marquées, et même certaines espèces spécialisées peuvent visiter occasionnellement d'autres fleurs pour le nectar. En outre, la spécialisation observée à l'échelle d'une région ou d'un pays peut varier légèrement selon la disponibilité locale des plantes et la structure des communautés végétales. La bonne formulation consiste donc à parler d'un gradient de spécialisation plutôt que de catégories absolument closes. Cette prudence méthodologique est

importante, parce qu'elle évite à la fois de dissoudre la spécialisation dans une plasticité exagérée et de figer les espèces dans des catégories artificiellement immuables (Rasmussen et al., 2020).

Dans le contexte suisse actuel, la conclusion la plus robuste est donc la suivante : les relations abeilles–fleurs sont au cœur de l'écologie des abeilles sauvages, non seulement parce que les fleurs fournissent nourriture et énergie, mais parce qu'une part importante de la faune dépend de relations trophiques relativement étroites avec certains groupes végétaux. Cette dépendance est fortement liée au risque de menace à l'échelle nationale, comme le montre la Liste rouge. Elle repose sur un ensemble de mécanismes combinés — comportement de butinage, constance florale, reconnaissance sensorielle, contraintes physiologiques de développement et synchronisation phénologique — qui font des interactions plante–abeille un élément central de la conservation des abeilles sauvages. C'est pourquoi toute réflexion sur leur protection doit dépasser la simple idée d'« ajouter des fleurs » et s'intéresser à la structure botanique précise des milieux, aux plantes-hôtes effectivement utilisées et à leur maintien dans le temps et dans l'espace (Müller & Praz, 2024 ; Praz et al., 2008 ; Rasmussen et al., 2020 ; Sedivy et al., 2011).

7. Importance des abeilles sauvages comme pollinisateurs

L'importance des abeilles sauvages comme pollinisateurs ne peut être correctement comprise qu'à condition d'éviter deux simplifications fréquentes. La première consisterait à réduire la pollinisation à la seule abeille domestique, comme si l'ensemble des transferts de pollen utiles à la reproduction des plantes ou à la production agricole pouvait être ramené à *Apis mellifera*. La seconde consisterait, à l'inverse, à présenter les abeilles sauvages comme systématiquement plus importantes que l'abeille domestique dans tous les contextes. L'état des connaissances est plus nuancé. Ce qu'il permet d'affirmer avec le plus de solidité, c'est que les abeilles sauvages jouent un rôle fonctionnel majeur, à la fois dans la reproduction de nombreuses plantes sauvages et dans la pollinisation de diverses cultures, et que ce rôle n'est ni uniformément substituable, ni réductible à la seule abondance d'une espèce gérée (Garibaldi et al., 2013 ; Drossart & Gérard, 2020 ; Sutter et al., 2017).

Du point de vue écologique général, les abeilles sauvages participent au maintien des interactions plante–pollinisateur dans les milieux naturels, semi-naturels et agricoles. Elles ne sont évidemment pas les seuls insectes pollinisateurs ; syrphes, papillons, coléoptères et autres groupes contribuent eux aussi, parfois de manière importante. Mais les abeilles occupent une place particulière, parce qu'elles dépendent elles-mêmes des fleurs pour nourrir leurs larves et non seulement pour leur alimentation adulte. Cette dépendance fait d'elles des visiteuses florales souvent très régulières, abondantes à certaines périodes, et particulièrement efficaces pour le transport de pollen. Dans le cas des abeilles sauvages, cette efficacité ne provient pas seulement du nombre d'individus, mais de la diversité des formes, des comportements et des temporalités de visite qui caractérisent le groupe. Les abeilles sauvages pollinisent donc non seulement par leur présence, mais aussi par la diversité fonctionnelle qu'elles introduisent dans les communautés floricoles.

Lorsqu'on parle de pollinisation des plantes sauvages, la prudence méthodologique reste toutefois nécessaire. Une partie importante de la littérature documente la fréquentation des fleurs, les réseaux d'interaction ou la charge pollinique transportée par les insectes, mais moins souvent le succès reproducteur final des plantes à l'échelle de populations naturelles entières. Cette limite mérite d'être soulignée : pour la flore spontanée, l'importance des abeilles sauvages est fortement plausible et largement étayée par les données de visitation, mais les mesures directes de fructification, de production

de graines viables ou de fitness végétale restent moins abondantes que pour certaines cultures. La formulation la plus rigoureuse consiste donc à dire que les abeilles sauvages jouent un rôle central dans la reproduction d'un grand nombre de plantes sauvages, sans transformer chaque observation de visite en démonstration automatique d'un effet démographique sur les populations végétales.

Pour les cultures, la littérature expérimentale est plus développée. L'un des résultats les plus robustes à l'échelle internationale provient de Garibaldi et al. (2013), qui ont montré, sur 41 systèmes de culture dans le monde, que les pollinisateurs sauvages augmentent la nouaison indépendamment de l'abondance de l'abeille domestique. Ce résultat est particulièrement important, parce qu'il ne montre pas seulement que les abeilles sauvages participent à la pollinisation ; il indique aussi que leur contribution ne disparaît pas lorsque des abeilles domestiques sont présentes. En d'autres termes, il existe un effet propre des pollinisateurs sauvages. L'interprétation la plus solide n'est donc pas que les abeilles sauvages « remplacent » l'abeille domestique, mais qu'elles lui ajoutent des fonctions complémentaires qui augmentent la pollinisation totale (Garibaldi et al., 2013).

Cette complémentarité s'explique en grande partie par la diversité des traits biologiques des abeilles sauvages. Certaines espèces sont actives plus tôt dans l'année, d'autres plus tard. Certaines butinent sous des températures plus basses ou par des conditions météorologiques moins favorables que l'abeille domestique. Certaines exploitent plus efficacement des fleurs complexes, profondes ou moins accessibles à *Apis mellifera*. D'autres présentent des comportements de butinage ou des tailles corporelles qui modifient la manière dont le pollen est prélevé, transporté et déposé sur les organes fertiles des fleurs. Les abeilles sauvages se révèlent souvent particulièrement utiles dans des cultures exigeantes ou dans des conditions climatiques marginales, précisément parce que leur morphologie et leur comportement diffèrent de ceux de l'abeille domestique.

Il faut toutefois manier avec prudence la formule selon laquelle les abeilles sauvages seraient « souvent plus efficaces » que l'abeille domestique. Cette affirmation est plausible et bien étayée pour certains systèmes, certaines cultures et certaines espèces de pollinisateurs, mais elle ne vaut pas comme loi générale. L'efficacité pollinisatrice peut être mesurée de plusieurs manières : quantité de pollen déposée par visite, qualité du transfert pollinique, fréquence des visites, stabilité du service dans le temps, ou effet final sur le rendement et la qualité des fruits ou graines. Une espèce peut être très efficace par visite mais peu abondante ; une autre peut être moins performante individuellement mais numériquement dominante. La bonne conclusion n'est donc pas de hiérarchiser abstraitement « l'abeille sauvage » et « l'abeille domestique », mais de souligner que la diversité des abeilles sauvages élargit le spectre des pollinisateurs fonctionnellement efficaces selon les plantes et les contextes.

Cette idée apparaît clairement dans plusieurs systèmes culturels. Pour le tournesol hybride, Greenleaf et Kremen (2006) ont montré que la présence d'abeilles sauvages améliore l'efficacité pollinisatrice des abeilles domestiques elles-mêmes, en modifiant leur comportement de déplacement entre capitules. Le résultat est particulièrement intéressant parce qu'il montre une complémentarité non seulement additive, mais aussi interactionnelle : les abeilles sauvages peuvent améliorer la performance pollinisatrice globale même lorsqu'elles ne constituent pas le groupe numériquement dominant. Dans d'autres cultures, comme certaines myrtilles ou cultures pérennes, la richesse spécifique des abeilles sauvages est associée à une meilleure stabilité de la production, ce qui renforce l'idée que la diversité des pollinisateurs joue un rôle propre au-delà de l'abondance brute (Rogers et al., 2014 ; Senapathi et al., 2021).

L'un des acquis majeurs de la littérature récente est précisément que la diversité des pollinisateurs compte en elle-même. Rogers et al. (2014), dans une culture pérenne, ont montré que la richesse spécifique des abeilles améliorait à la fois la productivité et sa stabilité. Senapathi et al. (2021), à l'échelle mondiale, ont conclu que la diversité des insectes sauvages augmentait la stabilité interannuelle des communautés pollinisatrices des cultures. Ces résultats ne signifient pas que chaque espèce contribue dans les mêmes proportions, ni que toutes les espèces rares ont un poids fonctionnel équivalent dans tous les systèmes. Ils montrent toutefois qu'un assemblage plus diversifié tend à rendre le service de pollinisation plus robuste face aux fluctuations météorologiques, aux variations de ressources ou aux changements interannuels d'abondance. Cette robustesse constitue un point central pour l'agriculture comme pour l'écologie des paysages.

Dans le contexte suisse, les données les plus solides montrent que la pollinisation entomophile revêt une importance économique réelle. Sutter et al. (2017) estiment que les cultures dépendantes des insectes représentent environ 5 % de la surface agricole utile suisse et que la valeur économique directe de la pollinisation par les insectes se situe entre 205 et 479 millions de francs par an. Cette estimation doit être interprétée avec prudence, car elle repose sur des catégories de dépendance des cultures et non sur une mesure directe, culture par culture, de la part exacte des abeilles sauvages. En Suisse, les études quantitatives comparant de manière rigoureuse les contributions respectives des abeilles sauvages et de l'abeille domestique à des cultures précises restent encore peu nombreuses. Néanmoins, ces travaux suffisent à montrer que les pollinisateurs sauvages ne représentent pas un enjeu purement théorique ou patrimonial ; ils concernent aussi des fonctions agronomiques concrètes.

Les travaux suisses et centre-européens sur les paysages agricoles vont dans le même sens. Pfiffner et al. (2018) ont montré que les abeilles sauvages répondent fortement à la qualité des habitats dans les fermes biologiques suisses, et que différents habitats de haute qualité contribuent de manière complémentaire à la diversité des communautés. Albrecht et al. (2021) ont montré, de leur côté, que les bandes fleuries pérennes augmentent la diversité des abeilles et l'abondance d'abeilles potentiellement pollinisatrices de cultures, surtout dans les premières années suivant leur implantation. Ces résultats ne démontrent pas directement une augmentation systématique du rendement agricole dans chaque système, mais ils soutiennent fortement l'idée que les mesures favorisant les abeilles sauvages peuvent renforcer le potentiel pollinisateur des paysages agricoles lorsqu'elles s'insèrent dans une matrice d'habitats suffisante. Les bandes fleuries et les habitats semi-naturels favorisent l'abondance des abeilles dominantes visitant les cultures; les preuves sont toutefois plus solides pour les communautés d'abeilles que pour la quantification finale du rendement.

La relation entre abondance florale, diversité d'abeilles sauvages et pollinisation ne doit cependant pas être lue de manière trop directe. Un paysage riche en fleurs n'améliore pas automatiquement la pollinisation de toutes les cultures, ni de toutes les plantes sauvages, s'il n'offre pas aussi des sites de nidification appropriés, une structure spatiale favorable et des ressources florales adaptées aux espèces concernées. De plus, certaines mesures florales standardisées favorisent surtout quelques espèces dominantes ou généralistes, sans bénéficier nécessairement aux spécialistes. L'effet sur la pollinisation dépend donc non seulement de l'abondance globale des pollinisateurs, mais aussi de la composition de la communauté, de sa stabilité temporelle et de son adéquation avec les cultures ou les plantes sauvages présentes. Cette lecture est particulièrement importante pour éviter une réduction trop simple de la pollinisation à la seule quantité de fleurs disponibles à un moment donné.

Il faut aussi revenir sur la question des plantes sauvages. Même si la quantification directe du succès reproducteur reste plus rare que pour les cultures, plusieurs arguments convergents soutiennent l'idée que les abeilles sauvages y jouent un rôle particulièrement important. D'une part, de nombreuses espèces de plantes sauvages fleurissent dans des contextes ou à des périodes où l'abeille domestique n'est pas nécessairement le pollinisateur dominant. D'autre part, les plantes à morphologie florale spécialisée, à floraison éparse ou à distribution localisée peuvent dépendre davantage d'abeilles possédant les traits adaptés ou présentes dans les microhabitats correspondants. Enfin, la spécialisation trophique de nombreuses abeilles sauvages crée des liens étroits entre certains taxons végétaux et certains groupes d'abeilles, de sorte que la perte de l'un peut affecter la reproduction de l'autre. Il serait excessif de quantifier finement cette dépendance pour l'ensemble de la flore suisse sans études directes plus nombreuses, mais il est fortement étayé que les abeilles sauvages constituent une composante essentielle de la pollinisation des plantes spontanées dans les paysages européens.

Un point important de ce chapitre est la question de la compensation par l'abeille domestique. Peut-on considérer que, si les abeilles sauvages déclinent, l'abeille domestique pourra simplement compenser leur perte du point de vue de la pollinisation ? Les revues et synthèses convergent plutôt vers une réponse prudente : la compensation est au mieux partielle et fortement dépendante du type de culture, du paysage et des conditions écologiques (Garibaldi et al., 2013 ; Drossart & Gérard, 2020). Il convient de présenter cette capacité de compensation comme un phénomène contextuel, et non comme une règle générale. Cette conclusion est importante non seulement pour l'agriculture, mais aussi pour la conservation. Elle signifie que la multiplication des ruches ne constitue pas, en soi, une stratégie équivalente à la conservation des communautés sauvages.

Dans cette perspective, la valeur des abeilles sauvages comme pollinisateurs tient aussi à leur diversité collective. Une communauté riche n'offre pas seulement plus d'individus ; elle offre plus de façons de polliniser. Certaines espèces visitent préférentiellement certaines parties d'une plante, d'autres volent plus loin, d'autres encore exploitent d'autres créneaux horaires ou thermiques. Ces différences augmentent la probabilité qu'une culture ou une plante sauvage rencontre, au bon moment et dans de bonnes conditions, des pollinisateurs efficaces. Elles réduisent aussi la dépendance du système à une seule espèce ou à une seule guild. Cette idée de complémentarité fonctionnelle est aujourd'hui l'un des points les mieux établis de la littérature sur les pollinisateurs sauvages.

Il faut néanmoins reconnaître les limites actuelles des données suisses. Dans le contexte helvétique, les mesures quantitatives directes, culture par culture, permettant d'attribuer précisément la part du rendement ou de la qualité de production aux abeilles sauvages, à l'abeille domestique ou à d'autres pollinisateurs restent encore peu nombreuses. Les grandes tendances observées dans la littérature internationale et européenne sont très probablement pertinentes pour la Suisse, mais leur traduction fine reste dépendante du système étudié. Cette limite n'empêche pas de conclure que les abeilles sauvages sont fonctionnellement importantes ; elle invite simplement à éviter les chiffres trop précis ou les généralisations trop assurées lorsqu'on passe du niveau global ou européen au niveau national.

En définitive, l'importance des abeilles sauvages comme pollinisateurs peut être résumée en quatre points. Premièrement, elles contribuent substantiellement à la pollinisation de nombreuses plantes sauvages et cultivées. Deuxièmement, leur contribution est largement complémentaire de celle de l'abeille domestique, et non une simple redondance. Troisièmement, certaines espèces ou guildes peuvent être particulièrement efficaces dans certains systèmes de culture ou sous certaines conditions climatiques. Quatrièmement, la diversité des abeilles sauvages accroît la stabilité et la robustesse du

service de pollinisation. C'est pourquoi la conservation des abeilles sauvages ne relève pas seulement d'un objectif de biodiversité patrimoniale, mais aussi du maintien d'une fonction écologique essentielle des paysages.

8. Menaces pesant sur les abeilles sauvages

L'état de conservation des abeilles sauvages en Suisse impose de traiter la question des menaces avec précision, mais aussi avec méthode. Il ne suffit pas d'énumérer une série de pressions possibles ; il faut distinguer, autant que possible, ce qui relève d'un déclin documenté, ce qui relève de facteurs fortement étayés, et ce qui reste plus difficile à hiérarchiser en raison du caractère souvent corrélationnel des données. Cette distinction est importante, car la littérature sur les abeilles sauvages combine des sources de nature très différente : inventaires nationaux, listes rouges, études de terrain locales, travaux macroécologiques, revues de synthèse et expériences ciblées sur certains stress. Le tableau général qui se dégage est robuste sur un point essentiel : les abeilles sauvages subissent en Suisse, comme ailleurs en Europe centrale, un ensemble de pressions principalement liées aux transformations anthropiques du paysage. En revanche, la part exacte de chaque facteur dans les déclins observés reste plus difficile à isoler, surtout lorsque plusieurs menaces agissent simultanément.

Le premier constat, le plus solide, est l'ampleur du problème lui-même. La Liste rouge suisse la plus récente évalue 615 espèces et conclut que 279 d'entre elles, soit 45,4 %, figurent sur la liste rouge ; parmi elles, 59 espèces sont considérées comme éteintes en Suisse (Müller & Praz, 2024). Ce résultat est particulièrement marquant à deux niveaux. D'une part, il confirme que les abeilles font partie des groupes d'insectes les plus fortement touchés par les menaces pesant sur la biodiversité. D'autre part, il montre que le phénomène ne concerne pas seulement un déclin diffus d'abondance, mais aussi la disparition nationale déjà effective d'un nombre important d'espèces. Il faut toutefois ajouter immédiatement une précision méthodologique essentielle : la nouvelle Liste rouge ne permet pas une comparaison simple et directe avec celle de 1994, en raison des différences de méthode, des progrès taxonomiques, de l'accroissement très important des données disponibles et de l'évolution des critères d'évaluation. Il serait donc imprudent d'affirmer, sur cette seule base, que la situation s'est détériorée, améliorée ou stabilisée de manière linéaire entre les deux évaluations. Ce que l'on peut dire avec assurance, en revanche, c'est que la situation actuelle reste préoccupante et qu'une part très importante de la faune indigène est menacée (Müller & Praz, 2024).

Ce diagnostic ne signifie pas que toutes les espèces sont exposées de la même manière. L'un des acquis les plus importants de la Liste rouge suisse est précisément de montrer que certaines catégories d'espèces sont surreprésentées parmi les taxons menacés. Les espèces oligolectiques, c'est-à-dire spécialisées sur un spectre pollinique étroit, y apparaissent nettement plus menacées que les espèces polylectiques. De même, les espèces nichant dans le sol figurent plus fréquemment sur la liste rouge que celles nichant hors sol. Enfin, les espèces volant tard en saison, ainsi que celles associées à des niches écologiques plus étroites, semblent particulièrement vulnérables. Ces résultats sont cohérents avec ceux de Hofmann et al. (2019), qui montrent, à l'échelle de l'Europe centrale, qu'une niche d'habitat étroite et une émergence tardive augmentent fortement le risque de vulnérabilité à l'extinction. Cette convergence entre données suisses et analyses macroécologiques est importante, car elle suggère que les menaces ne frappent pas au hasard : elles affectent plus sévèrement les espèces les plus dépendantes de ressources spécifiques, de structures fines d'habitat ou de fenêtres saisonnières plus critiques.

La perte et la dégradation des habitats constituent, dans ce tableau, le facteur le mieux étayé. Les grandes synthèses sur les pollinisateurs identifient de façon récurrente la transformation de l'occupation des sols, la fragmentation des milieux, la réduction des habitats semi-naturels et l'homogénéisation paysagère comme des moteurs majeurs du déclin des abeilles sauvages (Potts et al., 2010 ; Goulson et al., 2015). Dans le contexte suisse, cette lecture est fortement confirmée par la Liste rouge. Celle-ci souligne que les abeilles sauvages ont de hautes exigences en matière d'habitat, qu'elles dépendent souvent de la juxtaposition de plusieurs ressources distinctes dans le paysage, et que les espèces les plus riches se maintiennent surtout dans des milieux aujourd'hui devenus rares ou fragmentés, comme les prairies et pâturages secs, certains milieux alluviaux, les friches pionnières, les gravières ou les mosaïques extensives fortement structurées (Müller & Praz, 2024). La force de cette explication tient au fait qu'elle ne réduit pas la notion d'habitat à une catégorie vague. Il ne s'agit pas simplement de « perte de nature » au sens général, mais de disparition combinée de structures florales, de sites de nidification, d'interfaces écologiques et de continuités spatiales entre ces ressources.

Dans les paysages agricoles, cette transformation des habitats prend souvent la forme d'une intensification progressive. L'agrandissement des parcelles, la disparition des haies, des jachères, des prairies maigres, des bandes extensives, des lisières structurées et des surfaces pionnières conduisent à une simplification du paysage qui affecte directement les abeilles sauvages. La conséquence n'est pas seulement une baisse de la diversité florale, mais aussi une réduction du nombre de microhabitats utilisables pour la nidification et une augmentation des distances entre les différentes ressources nécessaires à la reproduction. Les espèces les plus généralistes peuvent parfois se maintenir partiellement dans de tels contextes, mais les espèces plus spécialisées ou à faible rayon d'action se trouvent rapidement désavantagées. Cette lecture est cohérente avec les travaux suisses sur les paysages agricoles, qui montrent que les paysages hétérogènes et les exploitations disposant de plusieurs habitats de haute qualité soutiennent des communautés plus riches et plus abondantes d'abeilles sauvages que les paysages plus uniformes (Pfiffner et al., 2018). Il faut toutefois rappeler que ces études documentent surtout des associations positives avec la qualité des habitats ; elles ne permettent pas toujours, à elles seules, de mesurer la part exacte de chaque mécanisme causal.

La perte de ressources florales constitue une composante spécifique de cette dégradation des habitats. Elle ne doit pas être comprise seulement comme une diminution du nombre total de fleurs visibles, mais comme une simplification de la composition botanique et une réduction de la continuité temporelle des floraisons. Pour les abeilles sauvages, surtout lorsqu'elles sont spécialisées, la question n'est pas seulement de savoir s'il existe des fleurs, mais si les plantes-hôtes pertinentes sont présentes, au bon moment, en quantité suffisante, et dans un rayon compatible avec les trajets de butinage depuis le nid. La Liste rouge suisse établit un lien fort entre spécialisation florale et risque de menace, ce qui montre bien que la perte de ressources polliniques spécifiques joue un rôle majeur dans le déclin de nombreuses espèces (Müller & Praz, 2024). Dans cette perspective, les paysages peuvent devenir écologiquement pauvres pour les abeilles même lorsqu'ils conservent une floraison apparente, si cette floraison est dominée par quelques espèces banales ou si elle ne correspond pas aux besoins trophiques des espèces présentes.

La perte de structures de nidification constitue l'autre versant essentiel de cette même dynamique. Beaucoup d'abeilles sauvages nichent dans le sol, d'autres dépendent de cavités dans le bois mort, de tiges, de fissures minérales ou de microstructures très fines. Dans les paysages gérés de manière intensive, l'enherbement systématique, le nivellement des talus, la disparition des sols nus, la raréfaction du bois mort, la suppression des tiges sèches ou la rénovation standardisée des murs et structures anciennes

réduisent directement le nombre de sites de reproduction disponibles. Ce point est important, car il explique pourquoi la seule augmentation de l'offre florale ne suffit pas toujours à soutenir les populations. Une espèce peut trouver localement des ressources alimentaires sans pouvoir se reproduire si les sites de nidification ou les matériaux de construction nécessaires font défaut. La littérature sur la nidification, même lorsqu'elle reste encore fragmentaire pour la Suisse, converge fortement sur cette idée : la dégradation des structures de nidification est un facteur plausible et souvent important des déclin, même si sa quantification fine selon les paysages et les guildes reste moins avancée que pour certains aspects floraux (Antoine & Forrest, 2021 ; Müller & Praz, 2024).

L'urbanisation constitue un autre facteur majeur, mais son effet mérite d'être formulé avec nuance. Les synthèses sur les abeilles urbaines montrent qu'une augmentation de l'imperméabilisation et une standardisation des espaces urbains s'accompagnent en général d'une diminution de la richesse spécifique, en particulier pour les espèces spécialisées ou dépendantes de certains types de sols et de structures (Buchholz & Egerer, 2020). Cela tient à plusieurs mécanismes : disparition de surfaces perméables, fragmentation extrême des habitats, réduction des continuités écologiques, gestion très intensive des espaces verts et homogénéisation floristique. Il serait cependant inexact de conclure que la ville est uniformément défavorable à toutes les abeilles sauvages. Certaines grandes villes peuvent héberger localement des communautés riches, notamment dans des jardins diversifiés, des friches urbaines, des talus ferroviaires, des vieux murs ou des mosaïques peu intensivement gérées. La bonne lecture n'oppose donc pas simplement ville et campagne ; elle distingue plutôt les tissus urbains écologiquement pauvres des contextes urbains structurés pouvant servir de refuges partiels pour certains groupes. Cette nuance est importante, car elle évite de traiter l'urbanisation comme un facteur unique et uniforme, alors que ses effets dépendent fortement de la qualité écologique fine du bâti et des espaces ouverts.

Les pesticides représentent une autre pression souvent invoquée dans le déclin des abeilles sauvages. Ici, l'écriture doit être particulièrement prudente. Les grandes revues sur les pollinisateurs identifient clairement les pesticides parmi les facteurs de risque importants, aux côtés de la perte d'habitat, du changement climatique et des pathogènes (Potts et al., 2010 ; Goulson et al., 2015). Des études de terrain montrent aussi que l'abondance et la richesse des communautés d'abeilles sauvages peuvent diminuer avec l'usage accru de pesticides, comme dans le cas des vergers étudiés par Park et al. (2015), où les effets négatifs étaient toutefois partiellement atténués dans les paysages comportant davantage d'habitats naturels. Ce résultat est important, car il indique que le contexte paysager peut moduler l'impact de l'exposition chimique. Dans le contexte suisse, les effets des pesticides sur les communautés d'abeilles sauvages restent encore peu documentés directement, et leurs interactions avec d'autres menaces sont rarement étudiées de manière intégrée. La conclusion la plus rigoureuse est donc que les pesticides constituent une menace crédible et bien étayée à l'échelle générale, mais que leur poids relatif exact en Suisse, comparé à celui de la perte d'habitat ou de la fragmentation, reste plus difficile à quantifier.

Cette difficulté de hiérarchisation ne doit pas être interprétée comme une faiblesse des connaissances, mais comme un trait normal de systèmes écologiques multistress. Dans la pratique, les abeilles sauvages ne sont presque jamais exposées à une seule pression à la fois. Une même population peut subir simultanément une réduction des ressources florales, une raréfaction des sites de nidification, une exposition à des pesticides, une fragmentation du paysage, des étés plus secs et des changements de compétition ou de pression parasitaire. Le défi scientifique est alors de distinguer les facteurs dominants, leurs effets directs et leurs interactions. Ces interactions restent encore peu documentées de manière intégrée ; les formulations causales trop simples doivent donc être évitées. Dire que « les pesticides

causent le déclin » ou que « la perte d'habitat explique tout » serait excessif. La bonne formulation est plutôt que la perte d'habitat et la simplification paysagère apparaissent comme les facteurs les plus transversalement documentés, tandis que les pesticides, les pathogènes et le climat viennent s'y ajouter, parfois en interaction.

Le changement climatique doit justement être intégré à cette analyse, mais sans surinterprétation. Les revues globales le considèrent désormais comme un facteur important de modification des communautés de pollinisateurs (Potts et al., 2010 ; Goulson et al., 2015). Dans le cas des abeilles sauvages d'Europe centrale, plusieurs mécanismes sont plausibles : décalage des périodes de vol, modification de la synchronisation avec les floraisons, accroissement des sécheresses estivales, déplacement des aires de répartition et effets différentiels selon les traits des espèces. Les résultats de Hofmann et al. (2019), qui montrent une vulnérabilité accrue des espèces à émergence tardive et à niche étroite, sont cohérents avec cette lecture, car les espèces estivales sont précisément celles qui risquent d'être les plus exposées aux déficits floraux et aux stress thermiques de fin de saison. Cela étant dit, la situation n'est pas uniformément négative pour toutes les espèces. La Liste rouge suisse rappelle qu'un certain nombre d'espèces thermophiles ont également progressé ou été retrouvées, ce qui signifie que le changement climatique agit aussi comme facteur de recomposition des communautés, avec des gagnantes et des perdantes. Il est donc plus juste de parler d'une pression croissante et différenciée que d'un effet univoque sur l'ensemble des abeilles sauvages suisses.

Les pathogènes, parasites et autres stress biologiques complètent ce tableau. Ici encore, la prudence s'impose. Les abeilles sauvages peuvent être affectées par divers agents infectieux, parasitoïdes et parasites, et plusieurs travaux suggèrent que la combinaison entre stress nutritionnel, exposition chimique et agents pathogènes peut accroître leur vulnérabilité. Straub et al. (2022), dans leur revue sur les interactions pesticides–pathogènes chez les abeilles sauvages, concluent néanmoins qu'il n'est pas encore possible de tirer des conclusions générales robustes sur le rôle exact de ces interactions dans les déclinés observés. Cette conclusion est importante, car elle rappelle que l'existence d'un mécanisme biologiquement plausible ne suffit pas à en établir le poids démographique à grande échelle. Pour la Suisse en particulier, les données permettant de hiérarchiser le rôle direct des pathogènes au niveau des communautés d'abeilles sauvages restent encore limitées. Il serait donc excessif d'en faire aujourd'hui le facteur principal du déclin, même si leur importance probable dans certains contextes ne fait guère de doute.

Un point mérite aussi d'être souligné concernant l'agriculture biologique et l'hétérogénéité paysagère. Plusieurs études montrent que les paysages plus hétérogènes, riches en habitats semi-naturels, et certains systèmes agricoles moins intensifs favorisent la richesse et l'abondance des abeilles sauvages. Cela ne signifie pas que l'agriculture biologique constitue, à elle seule, une garantie suffisante pour l'ensemble des espèces, ni qu'elle annule tous les autres facteurs de risque. En revanche, ces résultats soutiennent fortement l'idée que la structure du paysage peut atténuer une partie des effets négatifs de l'intensification, y compris en modulant l'impact d'autres pressions comme les pesticides. Cette conclusion est importante pour la hiérarchisation des menaces : elle suggère que le paysage n'est pas seulement le lieu où les menaces s'exercent, mais aussi le niveau auquel certaines peuvent être partiellement amorties.

Il faut enfin revenir sur la question méthodologique de la distinction entre déclin documenté et facteurs de déclin. Le déclin documenté est aujourd'hui surtout visible à travers la Liste rouge, la raréfaction ou la disparition de certaines espèces, et les observations convergentes d'appauvrissement de communautés dans les paysages intensifiés. Les facteurs de déclin, eux, sont inférés à partir de corrélations, de

comparaisons de paysages, d'analyses de traits, de revues de synthèse et, plus rarement, d'expériences ciblées. Cette différence n'affaiblit pas la solidité du diagnostic ; elle invite simplement à ne pas confondre niveau de preuve sur l'état des populations et niveau de preuve sur les mécanismes. En d'autres termes, le fait que près de la moitié des espèces évaluées soient menacées en Suisse est un constat robuste ; la hiérarchie exacte entre perte d'habitat, pesticides, pathogènes, urbanisation et climat comme moteurs de ce constat est plus difficile à établir avec une précision quantitative absolue.

La conclusion la plus défendable pour ce chapitre est donc la suivante. Les menaces pesant sur les abeilles sauvages en Suisse sont principalement liées aux transformations humaines des paysages : intensification agricole, perte et fragmentation des habitats semi-naturels, simplification de la mosaïque paysagère, réduction des ressources florales et des sites de nidification, urbanisation, exposition à des pesticides et, de plus en plus, effets climatiques. Ces menaces n'agissent pas isolément et ne touchent pas toutes les espèces de la même manière. Les espèces spécialisées, les espèces estivales, les espèces liées à des microhabitats précis et les espèces nichant dans le sol apparaissent particulièrement vulnérables. Scientifiquement, il serait excessif de désigner un facteur unique comme responsable principal dans tous les contextes. En revanche, il est fortement étayé que la perte d'habitat et l'appauvrissement structurel des paysages constituent le socle commun sur lequel viennent se greffer d'autres pressions, dont l'importance relative varie selon les milieux, les espèces et les contextes régionaux.

9. Exigences en matière d'habitat : ce dont les abeilles sauvages ont besoin

Dans l'étude des abeilles sauvages, le terme d'« habitat » ne peut pas être compris au sens vague d'un milieu plus ou moins naturel ou plus ou moins fleuri. Pour les abeilles, un habitat fonctionnel est un système de ressources combinées. Il doit offrir, dans un espace écologiquement cohérent, des fleurs adaptées aux besoins des adultes et des larves, des sites de nidification compatibles avec les stratégies reproductives des espèces présentes, des matériaux de construction du nid lorsque ceux-ci sont nécessaires, ainsi qu'une configuration paysagère permettant de relier ces différentes ressources sans coûts excessifs de déplacement. Les abeilles sauvages ne dépendent pas d'un seul élément favorable, mais d'un ensemble de conditions minimales et optimales combinant ressources florales, possibilités de nidification et structure du paysage.

Cette précision est importante, car elle permet d'éviter un malentendu fréquent. Un milieu peut paraître favorable à première vue parce qu'il présente une floraison abondante à un moment donné, tout en restant médiocre pour de nombreuses abeilles sauvages si les sites de nidification manquent, si les plantes cruciales sont absentes à d'autres moments de la saison, ou si les ressources sont trop éloignées les unes des autres. Inversement, un site peu spectaculaire florifiquement peut avoir une grande valeur pour certaines espèces s'il combine, sur de courtes distances, un substrat de nidification adéquat, quelques plantes-hôtes déterminantes et un microclimat favorable. C'est pourquoi la qualité de l'habitat, pour les abeilles sauvages, doit toujours être pensée de manière fonctionnelle et non simplement visuelle.

La proximité spatiale entre les ressources n'est pas un détail secondaire de l'habitat, mais une condition écologique centrale. Chez beaucoup d'abeilles sauvages, les déplacements de butinage efficaces se jouent à l'échelle de quelques centaines de mètres plutôt que de kilomètres, de sorte qu'un paysage apparemment riche en fleurs peut rester peu fonctionnel si ces ressources sont trop éloignées des sites de nidification. Les travaux expérimentaux de Zurbuchen et al. (2010) montrent d'ailleurs que l'allongement de la distance entre nid et ressources florales réduit nettement la performance reproductive : chez *Hoplitis adunca*, une augmentation de 150 m a entraîné une diminution d'environ 23 % du nombre de

cellules approvisionnées, et chez *Chelostoma rapunculi*, une augmentation de 500 m une diminution d'environ 46 %. Ces résultats ne doivent pas être transformés en seuil universel valable pour toutes les espèces, car les distances de vol dépendent fortement de la taille corporelle, du comportement et du contexte paysager. Ils montrent néanmoins de manière robuste qu'un habitat favorable ne dépend pas seulement de la présence des ressources, mais aussi de leur proximité effective dans l'espace (Zurbuchen et al., 2010 ; Zurbuchen & Müller, 2012).

La première exigence est une offre florale diversifiée et continue dans le temps. Il ne suffit pas qu'un paysage produise une floraison abondante sur une courte période printanière ou estivale. Les abeilles sauvages suisses présentent des périodes de vol très différentes, et leurs besoins changent selon qu'il s'agit d'espèces précoces, estivales, généralistes ou spécialisées. Un habitat de qualité doit donc proposer une succession de ressources florales depuis le début du printemps jusqu'à la fin de l'été, avec une composition botanique suffisamment variée pour répondre à des spectres trophiques différents. Ce point est bien étayé dans les travaux sur les agroécosystèmes européens et suisses, qui montrent que la richesse et l'abondance des abeilles sauvages augmentent avec la couverture et la diversité florales, ainsi qu'avec la présence d'habitats semi-naturels complémentaires dans le paysage (Pfiffner et al., 2018 ; Maurer et al., 2022). La richesse et l'abondance des abeilles sont étroitement liées à la couverture florale, aux prairies extensives, aux bandes fleuries, aux haies et aux mosaïques agricoles hétérogènes.

Cette exigence florale doit néanmoins être formulée avec prudence. Une abondance globale de fleurs ne garantit pas à elle seule la qualité de l'habitat. Pour de nombreuses espèces, et en particulier pour les oligolectiques, ce qui compte n'est pas seulement la quantité de fleurs, mais la présence des plantes-hôtes réellement utilisées pour la récolte du pollen larvaire. Un paysage peut donc être objectivement très fleuri tout en restant de faible qualité pour des espèces spécialistes si les taxons végétaux dont elles dépendent sont absents, peu abondants, trop fragmentés ou mal synchronisés avec leur période de vol. Cette nuance rejoint directement le chapitre précédent sur les relations abeilles–fleurs, mais elle prend ici un sens plus spatial : un bon habitat n'est pas simplement un habitat « riche en fleurs », c'est un habitat riche en fleurs écologiquement pertinentes pour les espèces concernées.

La deuxième exigence fondamentale est la disponibilité de sites de nidification appropriés. Ce point a déjà été développé au chapitre sur les modes de nidification ; il ne s'agit donc pas ici d'y revenir en détail, mais d'en tirer les conséquences en termes d'habitat. Une grande part des abeilles sauvages nichent dans le sol, ce qui implique la présence de surfaces perméables, de substrats adaptés, parfois de sol nu ou peu végétalisé, de talus, de pentes bien exposées ou de zones pionnières. D'autres espèces dépendent de cavités préexistantes dans le bois mort, les tiges creuses, les tiges à moelle, les murs anciens, les interstices minéraux ou d'autres structures comparables. Les besoins des espèces cavicoles sont eux aussi variés : ils incluent notamment les structures ligneuses, les tiges creuses, les murs et, parfois, certains éléments bâtis comme des toitures ou des interstices anthropiques. Cela signifie qu'un habitat favorable ne peut pas être défini uniquement par sa végétation ; il doit aussi être décrit à partir de sa structure physique fine.

Cette structure physique doit elle-même être diversifiée. Les études sur les abeilles terricoles montrent que toutes les surfaces nues ne se valent pas, et que les préférences dépendent de la texture du sol, de son humidité, de sa compaction, de sa température, de son exposition et de sa stabilité (Antoine & Forrest, 2021 ; Gardein et al., 2022). De la même manière, les espèces cavicoles ne se satisfont pas d'une simple présence de cavités au sens général ; elles répondent à la nature du support, au diamètre, à la profondeur, au microclimat et à la position des cavités dans le paysage. Cette variabilité des besoins a une

conséquence importante pour la notion d'habitat : il n'existe pas, à l'échelle de l'ensemble des abeilles sauvages, un habitat « optimal » unique. Ce sont plutôt les mosaïques de microhabitats et leur juxtaposition qui rendent un paysage favorable à un grand nombre d'espèces.

La proximité spatiale entre les ressources constitue une troisième exigence centrale. Les abeilles sauvages n'exploitent pas le paysage comme un espace abstrait ; elles doivent relier physiquement leur nid aux ressources florales nécessaires à l'alimentation des adultes et à l'approvisionnement du couvain. Les distances de butinage sont liées à la taille corporelle, au comportement de vol, au type de paysage et à l'abondance locale des ressources (Greenleaf et al., 2007). Des travaux expérimentaux ont montré que l'augmentation de la distance entre nid et ressources florales réduit la production de descendance chez les abeilles solitaires (Zurbuchen et al., 2010). Les distances de déplacement sont souvent faibles, fréquemment inférieures à quelques centaines de mètres pour une part importante des espèces; les données suisses fines restent toutefois limitées, et il faut éviter de transformer ces ordres de grandeur en seuils universels. C'est une nuance importante : on peut affirmer que la proximité entre nids et ressources est cruciale, mais on ne doit pas fixer de distance unique valable pour toutes les espèces et tous les paysages.

Cette contrainte spatiale conduit à une idée-clé : un habitat de qualité pour les abeilles sauvages est souvent un habitat en réseau. Ce qui importe n'est pas seulement la présence isolée de ressources favorables, mais leur articulation dans une trame suffisamment dense pour permettre aux abeilles de compléter leur cycle de vie. Dans les paysages agricoles, cela implique la coexistence de prairies maigres, bandes extensives, haies, talus, sols ouverts, marges de chemins, jachères et autres éléments semi-naturels. Dans les contextes plus forestiers, cela suppose aussi des lisières, des trouées, des stades ouverts de succession, du bois mort et une certaine hétérogénéité structurelle. L'idée de « mini-biotopes » en réseau met en évidence l'importance de corridors et de continuités florales à l'échelle du paysage. La littérature récente confirme cette lecture: Maurer et al. (2022) montrent que différents types d'habitats semi-naturels sont nécessaires pour maintenir des communautés diversifiées d'abeilles sauvages dans les paysages agricoles.

Les haies, lisières et zones de transition jouent un rôle particulièrement important dans cette logique. Elles offrent souvent, sur de courtes distances, une combinaison rare de fleurs, de structures ligneuses, de tiges, de zones plus chaudes et de discontinuités de végétation favorables à la nidification. Elles servent aussi de zones tampons entre des surfaces plus intensivement gérées et des milieux plus riches écologiquement. Pfiffner et al. (2018) montrent que les habitats de haute qualité sur les fermes biologiques se complètent mutuellement et que les éléments linéaires du paysage participent à cette complémentarité. De même, les travaux sur les forêts tempérées indiquent que les abeilles sauvages bénéficient d'une certaine hétérogénéité forestière, notamment lorsque les stades ouverts de succession, les bords forestiers et les structures ensoleillées sont maintenus (Eckert et al., 2022). En termes d'exigences d'habitat, cela signifie qu'un paysage uniformément fermé ou, à l'inverse, uniformément ouvert et intensif, répond rarement à l'ensemble des besoins des communautés d'abeilles sauvages.

Les prairies extensives et les pelouses sèches apparaissent, dans de nombreuses études, comme des milieux particulièrement favorables. Elles combinent souvent richesse florale, structures de sol variées, hétérogénéité microtopographique et conditions thermiques propices. Les prairies maigres, les friches herbacées, les lisières forestières et les pelouses sèches comptent parmi les habitats les plus favorables. Il faut cependant éviter d'en faire des habitats magiques valables pour toutes les espèces. Certaines abeilles dépendent au contraire de milieux rudéraux, de terrains pionniers, de bords de cours d'eau, de structures

anthropiques anciennes ou de petites niches très spécifiques. Là encore, c'est la complémentarité des milieux qui compte davantage qu'un habitat-type unique.

Un autre point important concerne les conditions microclimatiques. Les abeilles sont des insectes ectothermes, et la température locale influence fortement leur activité, leur développement et parfois la qualité des sites de nidification. Des habitats chauds, bien exposés, ensoleillés et relativement abrités du vent peuvent être particulièrement favorables à de nombreuses espèces, en particulier dans les régions plus fraîches ou à certaines saisons. Certaines espèces exigent des conditions chaudes et abritées; il convient toutefois de rester prudent dans les généralisations. Toutes les espèces ne recherchent pas des microclimats identiques, et certaines espèces de milieux plus montagnards ou plus frais ont des exigences différentes. Le point robuste n'est donc pas qu'un microclimat chaud serait toujours optimal, mais que les conditions thermiques locales font partie intégrante de la qualité de l'habitat et qu'elles interagissent avec les autres dimensions, florales et structurales.

Les bandes fleuries et autres mesures de promotion de la biodiversité doivent être discutées à ce stade, car elles sont souvent présentées comme une réponse simple aux besoins des abeilles sauvages. Les résultats disponibles montrent qu'elles peuvent effectivement accroître l'abondance et parfois la diversité des abeilles, surtout lorsqu'elles augmentent l'offre florale dans des paysages agricoles simplifiés (Albrecht et al., 2021 ; Hellwig et al., 2022). Leur efficacité n'est toutefois ni uniforme ni nécessairement durable si ces bandes ne sont pas entretenues ou renouvelées de manière appropriée. En particulier, la valeur des bandes fleuries pluriannuelles peut décliner après quelques années si la composition floristique se banalise ou si les ressources se raréfient, sauf réensemencement ou gestion adaptée. Cette nuance est essentielle, car elle montre que la simple présence d'une mesure favorable ne garantit pas sa performance à long terme.

La même prudence vaut pour les recommandations quantitatives. Dans la littérature appliquée, on trouve parfois des propositions de seuils minimaux en pourcentage d'habitats semi-naturels ou en surface de fleurs nécessaires au maintien de communautés riches d'abeilles sauvages. Ces recommandations restent toutefois approximatives et fortement dépendantes du contexte paysager, des localités étudiées et des espèces considérées. Il serait donc scientifiquement imprudent d'introduire ici un chiffre unique du type « x % d'habitats semi-naturels suffisent ». Ce que l'on peut dire avec plus de solidité, c'est que la diversité et la continuité des habitats semi-naturels, leur bonne distribution spatiale et leur proximité avec les sites de nidification augmentent nettement la qualité de l'habitat pour les abeilles sauvages.

Les besoins en microhabitats spécifiques demeurent d'ailleurs encore mal connus pour une grande partie des espèces. Les distances nid-ressources, les densités minimales de cavités, les proportions de sol nu ou encore la taille critique des taches d'habitat favorable ne sont bien documentées que pour une minorité d'espèces et dans quelques contextes d'étude seulement. Cette limite doit être pleinement assumée dans l'écriture scientifique. Elle ne signifie pas que l'on ignore l'essentiel. On sait de manière robuste que les abeilles sauvages ont besoin de fleurs, de structures de nidification, de mosaïques d'habitats et de distances limitées entre ressources. En revanche, on sait encore imparfaitement quelles quantités exactes, quelles densités ou quelles configurations minimales sont nécessaires pour de nombreuses espèces dans les paysages suisses.

Cette incertitude explique aussi pourquoi certaines recommandations pratiques, pourtant plausibles, reposent encore sur un niveau de preuve inégal. Le maintien de bois mort, de tiges creuses, de haies, de talus non uniformisés, de friches herbacées ou de petites surfaces de sol nu apparaît très cohérent avec

l'écologie du groupe. Mais toutes ces mesures n'ont pas été évaluées avec la même rigueur expérimentale dans le contexte helvétique. En Suisse, les recommandations pratiques sont nombreuses, mais les évaluations rigoureuses de l'efficacité comparative des mesures restent encore relativement rares. Cette réserve est importante pour la crédibilité de l'article : elle permet de distinguer ce qui relève d'une convergence forte entre écologie générale et pratique de terrain, et ce qui reste encore à tester plus systématiquement.

Dans les paysages urbains et périurbains, les exigences d'habitat prennent une forme un peu différente, sans changer de logique de fond. De petits jardins riches en fleurs, des friches, des vieux murs, des sols perméables, des arbres morts conservés localement et des structures végétales variées peuvent héberger un nombre étonnant d'espèces à l'échelle locale. Même un carré de jardin riche en fleurs peut soutenir localement plusieurs dizaines d'espèces; la taille critique et la durabilité de ces effets, en comparaison avec les contextes agricoles, restent toutefois débattues. Cela confirme une idée importante : la qualité de l'habitat se joue souvent à très petite échelle, mais sa durabilité dépend de l'insertion de ces petites surfaces dans une trame paysagère plus large.

En résumé, ce dont les abeilles sauvages ont besoin peut être formulé de manière synthétique, mais non simpliste. Elles ont besoin de ressources florales diversifiées et étalées dans le temps ; de sites de nidification adaptés à leurs stratégies respectives ; de matériaux de construction lorsque leur biologie l'exige ; de conditions microclimatiques compatibles avec leur activité et le développement de leur descendance ; et d'une structure paysagère qui maintienne ces ressources suffisamment proches les unes des autres. Plus une espèce est spécialisée, plus ces exigences tendent à être strictes. Plus un paysage est homogène, intensif ou fragmenté, plus il devient difficile de réunir l'ensemble de ces conditions. C'est pourquoi la notion d'habitat, appliquée aux abeilles sauvages, renvoie toujours à une mosaïque fonctionnelle de ressources et non à un simple décor végétal.

10. L'abeille domestique comme thème particulier : utilité, limites, concurrence

L'abeille domestique, *Apis mellifera*, occupe une place singulière dans un article consacré aux abeilles sauvages. Elle est à la fois un pollinisateur important pour certaines productions agricoles, l'espèce au centre de l'apiculture, et un organisme géré par l'être humain à des densités qui ne correspondent pas nécessairement à la capacité écologique spontanée des milieux. Pour cette raison, elle ne peut être traitée ni comme un simple équivalent des abeilles sauvages, ni comme un problème uniforme dont les effets seraient identiques partout. Une approche rigoureuse impose de distinguer plusieurs niveaux d'analyse : l'utilité agronomique de l'abeille domestique, le chevauchement des ressources avec les abeilles sauvages, l'existence éventuelle d'une concurrence effective, les effets mesurés — ou non — sur la reproduction et la fitness des abeilles sauvages, ainsi que la question distincte de la transmission de pathogènes. Cette structuration analytique correspond au cadre méthodologique recommandé pour ce chapitre.

Sur le plan fonctionnel, l'utilité de l'abeille domestique pour l'agriculture ne fait guère de doute. En Suisse, les travaux d'Agroscope estiment la valeur économique directe de la pollinisation par les insectes entre 205 et 479 millions de francs par an, et rappellent que les cultures entomophiles représentent environ 5 % de la surface agricole utile et 14 % des terres cultivées. Ces estimations ne mesurent pas la part exacte d'*Apis mellifera* seule, mais elles montrent clairement que la pollinisation par les insectes, abeilles domestiques incluses, constitue une fonction agronomique importante. Il serait donc erroné de traiter l'abeille domestique comme un organisme écologiquement négligeable ou uniquement problématique.

L'apiculture a aussi une valeur économique propre, liée à la production de miel et d'autres produits, ainsi qu'une importance sociale et culturelle qui dépasse la seule écologie. (Sutter et al., 2017).

Cette utilité ne signifie toutefois pas que l'abeille domestique puisse remplacer à elle seule la diversité des pollinisateurs sauvages. Les résultats de Garibaldi et al. (2013) montrent, à l'échelle de plus de 40 systèmes de culture, que les insectes sauvages augmentent la fructification indépendamment de l'abondance de l'abeille domestique, et que les visites d'insectes sauvages améliorent la nouaison plus fortement, en moyenne, qu'une augmentation équivalente des visites d'abeilles domestiques. La conclusion la plus solide n'est donc pas que l'abeille domestique serait inutile, mais qu'elle agit principalement comme un complément, et non comme un substitut intégral aux pollinisateurs sauvages. Dans certains systèmes, la coexistence des deux types de pollinisateurs améliore la pollinisation totale, ce qui montre déjà que l'analyse doit sortir d'une opposition binaire entre « utile » et « nuisible ». (Garibaldi et al., 2013).

La première question délicate est celle du chevauchement des ressources florales. Il est bien établi que l'abeille domestique est une espèce très généraliste, capable d'exploiter un large spectre floral, et qu'elle peut atteindre localement des densités très élevées du fait de la présence de ruches gérées. Ce simple constat suffit à rendre plausible un chevauchement important avec de nombreuses abeilles sauvages, notamment dans les milieux où les ressources sont spatialement concentrées ou saisonnièrement limitées. Mais il faut ici distinguer clairement deux choses : le chevauchement de ressources et la concurrence effective. Le premier est largement documenté ; la seconde ne peut être déduite automatiquement du premier. Comme le rappelle la revue systématique de Mallinger et al. (2017), beaucoup d'études montrent un usage commun des mêmes fleurs, mais beaucoup moins démontrent ensuite un effet négatif direct sur l'abondance, la diversité ou la fitness des abeilles sauvages. (Mallinger et al., 2017).

La revue de Mallinger et al. (2017) est particulièrement utile parce qu'elle synthétise précisément cette hétérogénéité. Pour les études portant sur la compétition, 53 % rapportent des effets négatifs sur les abeilles sauvages, 28 % n'observent pas d'effet net et 19 % trouvent des résultats mixtes. Ce bilan interdit à la fois deux conclusions excessives : d'un côté, l'idée que les abeilles domestiques nuiraient partout et toujours aux abeilles sauvages ; de l'autre, l'idée qu'aucun effet préoccupant n'existerait. La littérature ne donne pas un verdict uniforme, mais elle montre clairement que des effets négatifs sont possibles, parfois marqués, et qu'ils dépendent fortement du contexte écologique, de la densité de ruches, de la disponibilité florale, du paysage et des taxons considérés. Il convient donc de restituer avec prudence la diversité des résultats et leur dépendance au contexte, plutôt que de chercher à en tirer une conclusion générale simpliste.

Lorsqu'on examine les études empiriques conduites dans des milieux naturels ou semi-naturels, plusieurs résultats soutiennent l'existence possible d'une concurrence exploitive dans certains cas. Henry et Rodet (2018), dans une garrigue méditerranéenne protégée du sud de la France, ont montré qu'une apiculture à forte densité réduisait l'occurrence des abeilles sauvages locales ainsi que leur succès de butinage en nectar et en pollen. Hudewenz et Klein (2013), dans une réserve naturelle allemande, ont eux aussi étudié la possibilité d'une compétition entre abeilles domestiques et abeilles sauvages en lien avec la disponibilité des ressources et des sites de nidification. Ces travaux sont importants parce qu'ils montrent que, dans des milieux protégés ou relativement pauvres en ressources, l'introduction ou la forte densité de colonies d'abeilles domestiques peut s'accompagner d'effets négatifs plausibles sur certaines composantes de la communauté sauvage. Mais il faut tout autant souligner que ces résultats concernent

des contextes écologiques spécifiques, précisément parce qu'ils concentrent le signal compétitif. Ils ne peuvent donc pas être extrapolés sans nuance à l'ensemble des paysages suisses, agricoles, urbains ou alpins. (Henry & Rodet, 2018 ; Hudewenz & Klein, 2013).

Les résultats les plus récents confirment cette nécessité de raisonner par contexte. L'étude de Pasquali et al. (2025), menée sur l'île protégée de Giannutri, est méthodologiquement remarquable parce qu'elle combine manipulation expérimentale, mesure des ressources florales et suivi des réponses des abeilles sauvages. Les auteurs montrent qu'une exclusion quotidienne temporaire des abeilles domestiques augmente la disponibilité du nectar et du pollen, modifie le comportement de butinage des abeilles sauvages et s'inscrit dans un contexte de fort déclin de certaines grandes abeilles sauvages sur plusieurs années. Cette étude apporte donc un argument empirique fort en faveur d'une concurrence exploitative possible à haute densité, au moins dans un système insulaire protégé et en ressources limitées. Mais c'est justement parce que la démonstration est forte qu'il faut être rigoureux sur sa portée : elle montre ce qui peut se passer dans un contexte particulier, non ce qui se produit nécessairement dans tous les milieux où des ruches sont présentes. (Pasquali et al., 2025).

À l'inverse, les travaux suisses en milieu urbain invitent à une lecture plus nuancée. Le rapport *City4Bees*, piloté pour l'OFEV à partir du cas de Zurich, montre d'une part que les densités d'abeilles domestiques ont fortement augmenté en ville et que toute surface verte urbaine se trouve aujourd'hui dans le rayon d'action d'un rucher. D'autre part, les résultats indiquent que la richesse spécifique des abeilles sauvages est surtout liée à la disponibilité locale des ressources et que la compétition directe avec les abeilles domestiques ne paraît pas être, à l'échelle globale de la communauté urbaine étudiée, le facteur principal expliquant la composition des assemblages. Le rapport conclut aussi que les abeilles domestiques semblent ne pas interférer avec certaines guildes, notamment les abeilles cavicoles, et que les deux groupes peuvent coexister dans des jardins urbains de haute qualité lorsque les ressources ne sont pas limitées. En revanche, dans les parties les plus urbanisées, la combinaison de la rareté des habitats, des contraintes environnementales et, probablement, d'interactions compétitives accrues conduit à moins d'espèces sauvages. Le message scientifique central est donc contextuel : en ville, les effets des abeilles domestiques dépendent fortement de la richesse des ressources et de la qualité du tissu urbain. (Casanelles Abella et al., 2023).

L'article de Casanelles-Abella et al. (2023), issu du même programme de recherche, renforce cette lecture. Les auteurs montrent que dans une ville européenne, la partition de niche trophique entre abeilles sauvages et abeilles domestiques augmente lorsque les ressources sont plus limitées. Autrement dit, les communautés semblent se différencier davantage lorsque la pression sur les ressources augmente. Ce résultat n'équivaut pas à une démonstration directe de baisse de fitness des abeilles sauvages, mais il est compatible avec l'idée que la limitation des ressources renforce le potentiel d'interférence entre groupes partageant une partie du spectre floral. Là encore, la conclusion la plus robuste n'est pas qu'il existerait partout une exclusion nette, mais que la disponibilité des ressources conditionne fortement la nature des interactions entre abeilles domestiques et abeilles sauvages. (Casanelles-Abella et al., 2023).

La question des effets sur la fitness ou la reproduction est probablement la plus importante, et en même temps l'une des moins bien documentées. Beaucoup d'études utilisent des proxys : abondance, richesse spécifique, fréquence de visite, largeur de niche trophique ou disponibilité résiduelle des ressources. Ces indicateurs sont informatifs, mais ils ne mesurent pas directement le nombre de descendants produits, leur taille, leur survie ou la dynamique de population à long terme. Mallinger et al. (2017) soulignent explicitement cette limite : la plupart des travaux documentent la possibilité d'un impact sans mesurer

directement ses effets sur la fitness des abeilles sauvages. Le programme *City4Bees* apporte ici une nuance importante : dans le cas des abeilles cavicoles urbaines, aucune preuve d'effet négatif de la densité d'abeilles domestiques sur le succès reproducteur n'a été trouvée ; les associations observées étaient même plutôt légèrement positives, ce que les auteurs interprètent prudemment comme un possible effet de ressources abondantes dans les sites de haute qualité. Il serait toutefois excessif d'étendre ce résultat à toutes les abeilles sauvages, car il concerne une guilde particulière, dans un contexte urbain précis, et non l'ensemble de la faune. (Mallinger et al., 2017 ; Casanelles Abella et al., 2023).

La transmission de pathogènes constitue une autre dimension, distincte de la concurrence alimentaire. Ici aussi, le risque paraît mieux étayé que sa traduction démographique exacte dans les populations sauvages. Fürst et al. (2014) ont montré que la prévalence du virus des ailes déformées et de *Nosema ceranae* était liée entre abeilles domestiques et bourdons, et que les souches de DWV étaient partagées, ce qui rend très plausible un spillover au moins pour certains agents infectieux. La revue de Mallinger et al. (2017) conclut d'ailleurs que 70 % des études examinant la transmission de pathogènes rapportent des effets potentiellement négatifs des abeilles gérées sur les abeilles sauvages. Il faut néanmoins rester méthodologiquement strict : la détection d'un agent pathogène partagé, ou même l'existence probable d'un transfert, ne démontre pas automatiquement un impact majeur sur la dynamique de toutes les populations sauvages. Les données suisses directes restent limitées pour de nombreux taxons, et l'importance de ce risque dépend vraisemblablement du pathogène, des espèces sauvages concernées et du contexte environnemental. (Fürst et al., 2014 ; Mallinger et al., 2017).

À partir de ces éléments, les implications de gestion doivent être formulées avec une grande retenue. La littérature ne justifie ni une condamnation générale de l'abeille domestique, ni l'idée que l'installation de ruches serait partout une mesure positive pour les pollinisateurs. Dans les paysages agricoles, l'abeille domestique garde une utilité importante pour certaines productions et pour l'économie apicole. En revanche, dans des milieux naturels protégés, des îles, des réserves, des sites très pauvres en ressources ou certains contextes urbains déjà saturés en ruches, une densité élevée d'abeilles domestiques peut poser problème pour certaines abeilles sauvages. Le rapport *City4Bees* en tire une conclusion prudente mais nette : l'apiculture urbaine ne devrait pas être encouragée de manière inconditionnelle ; elle devrait être pensée en fonction de la qualité des habitats, de la disponibilité florale et des objectifs explicites de conservation. Cette manière de raisonner par contexte, densité et capacité locale du milieu est de loin la plus compatible avec l'état actuel des connaissances.

La conclusion la plus défendable scientifiquement est donc la suivante : l'abeille domestique est à la fois utile et limitée. Elle fournit des services agricoles et soutient l'apiculture, mais elle ne remplace pas la diversité fonctionnelle des abeilles sauvages. Le chevauchement de ressources florales avec ces dernières est bien établi, mais il ne constitue pas en soi une preuve de concurrence démographiquement significative. Des effets négatifs existent dans certains contextes, surtout lorsque la densité de ruches est élevée et les ressources limitées ; d'autres contextes montrent au contraire une coexistence relativement pacifique, voire l'absence d'effet détectable sur certains indicateurs de reproduction. La transmission de pathogènes représente un risque plausible et documenté, mais encore inégalement quantifié dans ses conséquences populationnelles. En conséquence, toute formulation simpliste du type « l'abeille domestique nuit aux abeilles sauvages » ou, à l'inverse, « l'abeille domestique aide les abeilles sauvages » doit être évitée. Le cadre d'analyse le plus rigoureux reste celui d'une évaluation au cas par cas, en fonction du paysage, de la densité de ruches, de la disponibilité florale, du statut du site et des groupes

sauvages concernés. (Garibaldi et al., 2013 ; Mallinger et al., 2017 ; Casanelles-Abella et al., 2023 ; Pasquali et al., 2025).

11. Que peut-on faire? Quelques principes d'action pour favoriser les abeilles sauvages

Les connaissances disponibles suggèrent qu'il n'existe pas de mesure unique susceptible, à elle seule, de favoriser durablement l'ensemble des abeilles sauvages. Les réponses observées dépendent des espèces concernées, de la qualité du paysage environnant et des ressources déjà présentes. Il est néanmoins possible de dégager quelques principes d'action relativement robustes, à condition de les formuler avec prudence et de les adapter aux contextes locaux (Westrich, 2019 ; Zurbuchen & Müller, 2012 ; Antoine & Forrest, 2021).

Penser l'habitat de manière fonctionnelle

Un premier principe consiste à penser l'habitat de manière fonctionnelle plutôt que simplement visuelle. Pour les abeilles sauvages, un milieu favorable ne se définit pas seulement par la présence de fleurs, mais par la combinaison de ressources florales, de sites de nidification et d'une organisation spatiale permettant de relier ces ressources dans des distances compatibles avec la biologie des espèces. Une surface richement fleurie peut donc rester de faible valeur si elle est éloignée des substrats de nidification ou si elle ne fournit des ressources que sur une courte période (Zurbuchen et al., 2010 ; Zurbuchen & Müller, 2012 ; Maurer et al., 2022).

Assurer une offre florale diversifiée et continue

Un deuxième principe concerne l'offre florale. Dans de nombreux contextes, il paraît favorable d'augmenter la diversité floristique et d'assurer une continuité des floraisons sur l'ensemble de la saison d'activité. Cette orientation ne doit toutefois pas être réduite à l'idée simpliste selon laquelle « davantage de fleurs » suffirait. La composition botanique du milieu reste déterminante, en particulier pour les espèces spécialistes, qui dépendent parfois d'un nombre limité de plantes-hôtes. Lorsque les connaissances locales le permettent, il est donc préférable de raisonner non seulement en quantité de fleurs, mais aussi en qualité écologique des ressources offertes (Rasmussen et al., 2020 ; Ganser et al., 2021 ; Tonietto et al., 2018).

Préserver de véritables ressources de nidification

Un troisième principe, souvent moins visible, concerne les ressources de nidification. Une grande partie des abeilles sauvages nichent dans le sol, tandis que d'autres utilisent des cavités préexistantes, des tiges creuses, du bois mort ou des structures minérales. En pratique, cela plaide pour le maintien ou la restauration de sols ouverts ou peu végétalisés, de talus bien exposés, de lisières structurées, de tiges sèches et d'éléments ligneux, plutôt que pour une confiance excessive dans les seuls dispositifs artificiels. Les hôtels à insectes peuvent avoir un intérêt complémentaire pour certaines espèces cavicoles et pour la sensibilisation, mais ils ne remplacent ni la diversité des substrats naturels ni les besoins des nombreuses espèces terricoles (Antoine & Forrest, 2021 ; Gardein et al., 2022 ; Westrich, 2019 ; MacIvor & Packer, 2015).

Gérer les milieux de façon extensive et différenciée

Un quatrième principe concerne la gestion des milieux. Les résultats disponibles suggèrent qu'une gestion trop intensive tend à appauvrir les ressources florales et les microhabitats, tandis qu'un abandon complet peut conduire, selon les contextes, à une fermeture progressive du milieu défavorable à de nombreuses espèces. Les approches les plus cohérentes paraissent donc être des formes de gestion extensive et différenciée : interventions échelonnées dans le temps, maintien de zones refuges, limitation des pratiques uniformisantes et conservation d'une certaine hétérogénéité structurelle. Il convient toutefois de rester prudent sur l'ampleur exacte des effets de chaque régime de fauche ou de pâturage, qui demeure encore inégalement documentée selon les milieux et les taxons étudiés (Pfiffner et al., 2018 ; Kratschmer et al., 2019 ; Albrecht & Ganser, 2023).

Raisonner à l'échelle du paysage

Un cinquième principe est de raisonner les mesures à l'échelle du paysage. Dans les paysages agricoles, les effets positifs semblent les plus plausibles lorsque prairies extensives, bandes fleuries, haies, lisières, friches et autres éléments semi-naturels se complètent plutôt que d'être implantés isolément. Dans les vallées xériques intra-alpines, notamment en Valais et dans certaines régions des Grisons, la priorité devrait avant tout porter sur la conservation des milieux déjà reconnus comme particulièrement riches, plutôt que sur des aménagements génériques détachés des réalités écologiques locales (Maurer et al., 2022 ; Pfiffner et al., 2018 ; Praz et al., 2023).

Accompagner les mesures par un suivi

Enfin, ces orientations devraient, autant que possible, être accompagnées d'une forme de suivi. Dans de nombreux cas, les études disponibles mesurent surtout des variations locales d'abondance ou de richesse spécifique à court terme, sans toujours permettre de conclure à une amélioration durable des populations. Un suivi même simple, mais répété dans le temps et combiné à des observations sur la végétation et la structure des milieux, peut aider à distinguer les mesures réellement utiles de celles qui ne produisent qu'un effet apparent ou transitoire (Klaus et al., 2024 ; Marshall et al., 2024).

Retenir une logique d'ensemble plutôt qu'une recette unique

En somme, ce que l'état actuel des connaissances permet d'affirmer avec le plus de confiance n'est pas qu'il existerait une recette universelle, mais qu'une conservation efficace des abeilles sauvages repose sur la complémentarité entre ressources florales, sites de nidification, organisation spatiale des habitats, gestion adaptée et évaluation dans la durée. C'est cette logique d'ensemble, plus qu'une mesure isolée, qui paraît aujourd'hui la plus défendable pour le contexte suisse (Zurbuchen & Müller, 2012 ; Westrich, 2019 ; Praz et al., 2023).

Bibliographie

Agroscope. (s. d.). *Abeilles sauvages et pollinisation*.

<https://www.agroscope.admin.ch/agroscope/fr/home/themes/environnement-ressources/biodiversite-paysage/compensation-ecologique-fonctions/abeilles-sauvages-pollinisation.html>

Albrecht, M., Knecht, A., Riesen, M., Rutz, T., & Ganser, D. (2021). Time since establishment drives bee and hoverfly diversity, abundance of crop-pollinating bees and aphidophagous hoverflies in perennial wildflower strips. *Basic and Applied Ecology*, 57, 102–114. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.10.003>

Albrecht, M., & Ganser, D. (2023). Grassland extensification enhances nest densities of ground-nesting wild bees. *Journal of Applied Ecology*, 61(3), 521–531. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14527>

Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A., & Neumeyer, R. (1996–2010). *Apidae* (Vols. 1–6, *Fauna Helvetica*). Centre suisse de cartographie de la faune & Société entomologique suisse.

Antoine, C. M., & Forrest, J. R. K. (2021). Nesting habitat of ground-nesting bees: A review. *Ecological Entomology*, 46(2), 143–159. <https://doi.org/10.1111/een.12986>

Bartomeus, I., Ascher, J. S., Wagner, D., Danforth, B. N., Colla, S., Kornbluth, S., & Winfree, R. (2011). Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(51), 20645–20649. <https://doi.org/10.1073/pnas.1115559108>

Buchholz, S., & Egerer, M. H. (2020). Functional ecology of wild bees in cities: Towards a better understanding of trait-urbanization relationships. *Biodiversity and Conservation*, 29(9–10), 2779–2801. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-02003-8>

Casanelles Abella, J., Leimbgruber, M., Müller, S., Selva, S., Frey, D., & Moretti, M. (2023). *City4Bees: For a sustainable coexistence between honeybees and wild bees in cities. Final report*. Swiss Federal Research Institute WSL. <https://www.bafu.admin.ch/dam/en/sd-web/8aThY7Muii7a/city4bees-for-a-sustainable-coexistence-between-honeybees-and-wild-bees-in-cities.pdf>

Casanelles-Abella, J., Fontana, S., Fournier, B., Frey, D., & Moretti, M. (2023). Low resource availability drives feeding niche partitioning between wild bees and honeybees in a European city. *Ecological Applications*, 33(1), e2727. <https://doi.org/10.1002/eap.2727>

Dorey, J. B., Gilpin, A.-M., Johnston, N. P., Esquerré, D., Hughes, A. C., Ascher, J. S., & Orr, M. C. (2026). Estimating global bee species richness and taxonomic gaps. *Nature Communications*, 17(1), 1762. <https://doi.org/10.1038/s41467-026-69029-4>

Dötterl, S., & Schächler, I. (2007). Flower scent of floral oil-producing *Lysimachia punctata* as attractant for the oil-bee *Macropis fulvipes*. *Journal of Chemical Ecology*, 33(2), 441–445. <https://doi.org/10.1007/s10886-006-9237-2>

Drossart, M., & Gérard, M. (2020). Beyond the decline of wild bees: Optimizing conservation measures and bringing together the actors. *Insects*, 11(9), 649. <https://doi.org/10.3390/insects11090649>

- Eckerter, T., Braunisch, V., Buse, J., & Klein, A.-M. (2022). Open forest successional stages and landscape heterogeneity promote wild bee diversity in temperate forests. *Conservation Science and Practice*, 4(12), e12843. <https://doi.org/10.1111/csp2.12843>
- Fürst, M. A., McMahon, D. P., Osborne, J. L., Paxton, R. J., & Brown, M. J. F. (2014). Disease associations between honeybees and bumblebees as a threat to wild pollinators. *Nature*, 506(7488), 364–366. <https://doi.org/10.1038/nature12977>
- Ganser, D., Albrecht, M., & Knop, E. (2021). Wildflower strips enhance wild bee reproductive success. *Journal of Applied Ecology*, 58(3), 486–495. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13778>
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. A., Bommarco, R., Cunningham, S. A., Kremen, C., Carvalheiro, L. G., Harder, L. D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N. P., Dudenhöffer, J. H., Freitas, B. M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., ... Klein, A.-M. (2013). Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science*, 339(6127), 1608–1611. <https://doi.org/10.1126/science.1230200>
- Gardein, H., Fabian, Y., Westphal, C., Tschardt, T., & Hass, A. (2022). Ground-nesting bees prefer bare ground areas on calcareous grasslands. *Global Ecology and Conservation*, 39, e02289. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02289>
- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., & Rotheray, E. L. (2015). Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, 347(6229), 1255957. <https://doi.org/10.1126/science.1255957>
- Greenleaf, S. S., & Kremen, C. (2006). Wild bees enhance honey bees' pollination of hybrid sunflower. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(37), 13890–13895. <https://doi.org/10.1073/pnas.0600929103>
- Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., & Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153(3), 589–596. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0752-9>
- Grüter, C., & Ratnieks, F. L. W. (2011). Flower constancy in insect pollinators: Adaptive foraging behaviour or cognitive limitation? *Communicative & Integrative Biology*, 4(6), 633–636. <https://doi.org/10.4161/cib.16972>
- Heimpel, G. E., & de Boer, J. G. (2008). Sex determination in the Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 53, 209–230. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093441>
- Henry, M., & Rodet, G. (2018). Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas. *Scientific Reports*, 8, 9308. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27591-y>
- Hofmann, M. M., Zohner, C. M., & Renner, S. S. (2019). Narrow habitat breadth and late-summer emergence increases extinction vulnerability in Central European bees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1898), 20190316. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0316>

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. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9609-1>

info fauna. (s. d.). *Biologie des abeilles. Atlas de la faune de Suisse*.

<https://species.infofauna.ch/groupe/1/page/214>

Klaus, F., Ayasse, M., Classen, A., Dauber, J., Diekötter, T., Everaars, J., Fornoff, F., Greil, H., Hendriksma, H. P., Jütte, T., Klein, A.-M., Krahner, A., Leonhardt, S. D., Lüken, D. J., Paxton, R. J., Schmid-Egger, C., Steffan-Dewenter, I., Thiele, J., Tschardtke, T., ... Pistorius, J. (2024). Improving wild bee monitoring, sampling methods, and conservation. *Basic and Applied Ecology*, 75, 2–11.

<https://doi.org/10.1016/j.baae.2024.01.003>

Klein, A.-M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tschardtke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>

Kratschmer, S., Kriechbaum, M., & Pachinger, B. (2019). Response of wild bee diversity, abundance, and functional traits to vineyard inter-row management intensity and landscape diversity across Europe. *Ecology and Evolution*, 9(7), 4103–4115. <https://doi.org/10.1002/ece3.5039>

MacIvor, J. S., & Packer, L. (2015). “Bee hotels” as tools for native pollinator conservation: A premature verdict? *PLOS ONE*, 10(3), e0122126. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122126>

Mallinger, R. E., Gaines-Day, H. R., & Gratton, C. (2017). Do managed bees have negative effects on wild bees? A systematic review of the literature. *PLOS ONE*, 12(12), e0189268. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189268>

Maurer, C., Sutter, L., Martínez-Núñez, C., Pellissier, L., & Albrecht, M. (2022). Different types of semi-natural habitat are required to sustain diverse wild bee communities across agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 59(10), 2604–2615. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14260>

Marshall, L., Leclercq, N., Carvalheiro, L. G., Dathe, H. H., Jacobi, B., Kuhlmann, M., Potts, S. G., Rasmont, P., Roberts, S. P. M., & Vereecken, N. J. (2024). Understanding and addressing shortfalls in European wild bee data. *Biological Conservation*, 290, 110455. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110455>

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

Milet-Pinheiro, P., Ayasse, M., Dobson, H. E. M., Schlindwein, C., Francke, W., & Dötterl, S. (2013). The chemical basis of host-plant recognition in a specialized bee pollinator. *Journal of Chemical Ecology*, 39(11–12), 1347–1360. <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0363-3>

Müller, A. (2018). Palaearctic *Osmia* bees of the subgenus *Hoplosmia* (Megachilidae, Osmiini): Biology, taxonomy and key to species. *Zootaxa*, 4415(2), 297–329. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4415.2.4>

Müller, A., & Praz, C. (2024). *Liste rouge des abeilles : espèces menacées en Suisse. État 2022*. Office fédéral de l'environnement & info fauna. <https://www.bafu.admin.ch/dam/fr/sd-web/C5CEOTtzGOzX/rote-liste-bienen.pdf>

Nieto, A., Roberts, S. P. M., Kemp, J., Rasmont, P., Kuhlmann, M., García Criado, M., Biesmeijer, J. C., Bogusch, P., Dathe, H. H., De la Rúa, P., De Meulemeester, T., Dehon, M., Dewulf, A., Ortiz-Sánchez, F. J., Lhomme, P., Pauly, A., Potts, S. G., Praz, C., Quaranta, M., ... Michez, D. (2014). *European red list of bees*. Publications Office of the European Union. <https://doi.org/10.2779/51181>

Oertli, S., Müller, A., & Dorn, S. (2005). Ecological and seasonal patterns in the diversity of a species-rich bee assemblage (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes). *European Journal of Entomology*, 102(1), 53–63. <https://doi.org/10.14411/eje.2005.008>

Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>

Pasquali, L., Bruschini, C., Benetello, F., Bonifacino, M., Giannini, F., Monterastelli, E., Penco, M., Pesarini, S., Salvati, V., Simbula, G., Skowron Volponi, M., Smargiassi, S., van Tongeren, E., Vicari, G., Cini, A., & Dapporto, L. (2025). Island-wide removal of honeybees reveals exploitative trophic competition with strongly declining wild bee populations. *Current Biology*, 35(7), 1576–1590.e12. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2025.02.048>

Pfiffner, L., Ostermaier, M., Stoeckli, S., & Müller, A. (2018). Wild bees respond complementarily to 'high-quality' perennial and annual habitats of organic farms in a complex landscape. *Journal of Insect Conservation*, 22(3–4), 551–562. <https://doi.org/10.1007/s10841-018-0084-6>

Plowright, R. C., & Lavery, T. M. (1984). The ecology and sociobiology of bumble bees. *Annual Review of Entomology*, 29, 175–199. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.29.010184.001135>

Portman, Z. M., & Tepedino, V. J. (2017). Convergent evolution of pollen transport mode in two distantly related bee genera (Hymenoptera: Andrenidae and Melittidae). *Apidologie*, 48(4), 461–472. <https://doi.org/10.1007/s13592-016-0489-8>

Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6), 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>

Praz, C. J., Müller, A., & Dorn, S. (2008). Specialized bees fail to develop on non-host pollen: Do plants chemically protect their pollen? *Ecology*, 89(3), 795–804. <https://doi.org/10.1890/07-0751.1>

Praz, C. J., Müller, A., Bénon, D., Herrmann, M., & Neumeyer, R. (2023). Annotated checklist of the Swiss bees (Hymenoptera, Apoidea, Anthophila): Hotspots of diversity in the xeric inner Alpine valleys. *Alpine Entomology*, 7, 219–267. <https://doi.org/10.3897/alpento.7.112514>

Rasmussen, C., Engel, M. S., & Vereecken, N. J. (2020). A primer of host-plant specialization in bees. *Emerging Topics in Life Sciences*, 4(1), 7–17. <https://doi.org/10.1042/ETLS20190118>

Rogers, S. R., Tarpy, D. R., & Burrack, H. J. (2014). Bee species diversity enhances productivity and stability in a perennial crop. *PLOS ONE*, 9(5), e97307. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097307>

Senapathi, D., Fründ, J., Albrecht, M., Garratt, M. P. D., Kleijn, D., Pickles, B. J., Potts, S. G., An, J., Andersson, G. K. S., Bänisch, S., Basu, P., Benjamin, F., Bezerra, A. D. M., Bhattacharya, R., Biesmeijer, J. C., Blaauw, B., Blitzer, E. J., Brittain, C. A., Carvalheiro, L. G., ... Klein, A.-M. (2021). Wild insect diversity increases inter-annual stability in global crop pollinator communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1947), 20210212. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0212>

Sedivy, C., Müller, A., & Dorn, S. (2011). Closely related pollen generalist bees differ in their ability to develop on the same pollen diet: Evidence for physiological adaptations to digest pollen. *Functional Ecology*, 25(3), 718–725. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01828.x>

Sheffield, C. S., Pindar, A., Packer, L., & Kevan, P. G. (2013). The potential of cleptoparasitic bees as indicator taxa for assessing bee communities. *Apidologie*, 44, 501–510. <https://doi.org/10.1007/s13592-013-0200-2>

Straub, L., Strobl, V., Yañez, O., Albrecht, M., Brown, M. J. F., & Neumann, P. (2022). Do pesticide and pathogen interactions drive wild bee declines? *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 18, 232–243. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2022.06.001>

Sutter, L., Herzog, F., Dietemann, V., Charrière, J.-D., & Albrecht, M. (2017). Demande, offre et valeur de la pollinisation par les insectes dans l'agriculture suisse. *Recherche Agronomique Suisse*, 8(9), 332–339.

Tonietto, R. K., Larkin, D. J., & Aslan, C. E. (2018). Habitat restoration benefits wild bees: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 55(2), 582–590. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13012>

Westrich, P. (2019). *Die Wildbienen Deutschlands* (2., aktualisierte Aufl.). Verlag Eugen Ulmer.

Zurbuchen, A., Cheesman, S., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., & Dorn, S. (2010). Long foraging distances impose high costs on offspring production in solitary bees. *Journal of Animal Ecology*, 79(3), 674–681. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01675.x>

Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., & Dorn, S. (2010). Maximum foraging ranges in solitary bees: Only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation*, 143(3), 669–676. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.003>

Zurbuchen, A., Cheesman, S., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S., & Dorn, S. (2010). Long foraging distances impose high costs on offspring production in solitary bees. *Journal of Animal Ecology*, 79(3), 674–681. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01675.x>

Zurbuchen, A., & Müller, A. (2012). *Wildbienenenschutz – von der Wissenschaft zur Praxis*. Haupt.