

## Écologie des abeilles mellifères en paysage agricole intensif : le prix caché d'une ressource florale fluctuante

par Fabrice REQUIER

Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS & Université de La Rochelle, UMR 7372, F – 79360 Beauvoir-sur-Niort ;  
INRA, UE 1255 Entomologie, Le Magneraud, B. P. 52, F – 17700 Surgères <requierf@gmail.com>

**Résumé.** – L'intensification de l'agriculture est désignée comme une cause majeure dans le déclin de la biodiversité, causant en particulier une perturbation dans la dynamique des ressources pour de nombreuses espèces. De façon surprenante cette cause n'est que très peu explorée à l'heure actuelle sur l'effondrement généralisé des populations d'abeilles mellifères. Cette étude, menée en plein champ, confirme l'impact négatif de la dynamique des ressources florales sur l'écologie de l'abeille mellifère en paysage céréalier intensif. En effet, la dynamique des ressources dominées par trois cultures majeures que sont le colza, le tournesol et le maïs, provoque l'apparition d'une pénurie alimentaire en pollen et nectar. Par des mécanismes *a priori* adaptatifs, les individus et les colonies régulent leurs comportements et histoires de vie en réponse à cette pénurie. Cependant, ces mécanismes de compromis d'allocation des ressources ont un coût important et peuvent aboutir à un affaiblissement des colonies, se traduisant par une surmortalité hivernale. Ces résultats évoquent la nécessité de reconsidérer l'importance du manque de ressources florales en céréaliculture intensive dans le déclin de l'abeille mellifère. Ces travaux se tournent vers la conception de mesures de conservation de l'abeille domestique, de l'apiculture et du service de pollinisation en paysages agricoles intensifs.

**Abstract.** – **Honeybee ecology in intensive farmland habitats: the hidden cost of a fluctuating floral resource.**

The agricultural intensification is considered as a major cause of biodiversity decline, causing a typical disturbance in resource dynamics for many species. Surprisingly, this disturbance is few investigated yet on the global decline of honeybee populations. This study, carried out on free-ranging honeybees, confirms the negative impact of floral resource dynamic on honey bee ecology in intensive cereal farming system. Indeed, the three major crops, *i. e.* rapeseed, sunflower and maize have created a temporal resource dynamic which causes a strong temporal lack in pollen and nectar. By *a priori* adaptive mechanisms, colonies and individuals adapt their behaviours and life histories in response to the food-lack. However, these trade-off mechanisms in resource allocation have a significant cost and generate a weakening of colonies that increases overwintering mortality. These results bring up the need to enhance the floral resource availability in agricultural landscapes in order to stop the widespread decline of honeybees populations. These results are discussed so as to build conservation measures on the honey-bee, beekeeping and pollination service in intensive agricultural landscapes.

**Keywords.** – Ecology, adaptive behaviour, agricultural landscape, floral resource scarcity, *Apis mellifera* L.

---

Depuis plus de 40 ans, l'intensification agricole, développée dans l'optique d'augmenter la production alimentaire, est suspectée être responsable du déclin des abeilles ainsi que celui de toute la biodiversité rurale. La suppression des habitats semi-naturels et l'utilisation à outrance d'intrants sont en particulier incriminées face à ce dépeuplement rural (TILMAN *et al.*, 2001 ; BENTON *et al.*, 2003). Les abeilles et leur service de pollinisation sont par conséquent présentés en danger en milieu agricole. Face à cette alerte, un compromis d'enjeux s'installe entre production agronomique et conservation de la biodiversité en milieu rural. Parallèlement à ce déclin spécifique (voir BIESMEIJER *et al.*, 2006 ; GOULSON *et al.*, 2008 ; POTTS *et al.*, 2010a ; respectivement pour le déclin des abeilles solitaires, des bourdons et des abeilles mellifères), c'est également toute la filière apicole qui est menacée. Depuis le début des années 90, le déclin des abeilles mellifères est observé simultanément en Europe, Amérique du Nord, Asie et Australie (POTTS *et al.*, 2010a). Le miel offert par l'activité pollinisatrice des colonies d'abeilles tend à devenir une denrée rare. Les apiculteurs constatent une diminution de la production de miel par colonie, et, plus alarmant, une survie hivernale des colonies fortement affaiblie (POTTS *et al.*, 2010b).

Quelle est la raison d'un tel déclin ? L'explication semble être complexe et multifactorielle (POTTS *et al.*, 2010a). Parasites, maladies, virus, appauvrissement génétique, pesticides et manque de ressources florales, voici une liste non-exhaustive des perturbations causant, seules ou en interaction, le déclin des abeilles. Une analyse bibliographique introductive à ce travail, menée sur 1538 articles publiés dans le cadre du déclin des abeilles mellifères depuis 1975, démontre que la très grande majorité des études scientifiques ont été menées en laboratoire, et sont majoritairement orientées sur l'impact des pesticides et des pathogènes (REQUIER, 2013). Seulement 3,8% des publications sont consacrées à l'étude du régime alimentaire des abeilles, bien que l'alimentation soit considérée comme un paramètre fondamental pour garantir la survie de tout organisme vivant. De façon très surprenante, le régime alimentaire des abeilles en paysage céréalier intensif reste encore totalement méconnu. Dans son ensemble, l'écologie des abeilles mellifères est très mal connue en paysage agricole intensif (REQUIER, 2013). C'est un réel paradoxe face au recensement de plusieurs facteurs environnementaux dans les causes de déclin des abeilles.

Les contraintes méthodologiques peuvent en partie expliquer ces lacunes de connaissances sur l'écologie des abeilles. Comment suivre une abeille de deux centimètres sachant qu'elle est capable de se déplacer dans un rayon de plusieurs kilomètres autour de la ruche (STEFFAN-DEWENTER & KUHN, 2003). De plus, ce sont plusieurs milliers d'abeilles à suivre simultanément, chaque jour et toute l'année (WINSTON, 1994). Cette étude aborde deux thématiques. Dans un premier temps, une étude méthodologique a été menée afin d'innover des outils pour étudier l'écologie des abeilles mellifères en plein champ, tant au niveau des individus que des colonies. Dans un second temps une étude scientifique a été conduite à l'interface entre écologie comportementale, évolutive et paysagère, afin d'explorer l'écologie des abeilles mellifères face aux ressources florales disponibles en paysage agricole intensif. Ces deux approches se réunissent autour d'une même problématique de compromis d'enjeux entre production agronomique et conservation des abeilles en paysage agricole intensif.

#### DES ABEILLES SOUS HAUTE SURVEILLANCE

En Poitou-Charentes, un observatoire ECOBEE visant à étudier l'écologie des abeilles mellifères en paysage céréalier intensif, a été installé dans la Zone Atelier "Plaine et Val de Sèvre". Au total, 250 colonies ont été rigoureusement suivies dans 50 paysages agricoles différents et sur plusieurs années. Un travail de terrain collaboratif mené par le CNRS de Chizé, l'équipe entomologie de l'INRA du Magneraud et une association apicole locale, l'ADA Poitou-Charentes.

L'échelle millimétrique n'est pas oubliée dans cet observatoire d'ampleur paysager. Un outil très novateur a été miniaturisé à l'échelle de l'abeille afin de retracer le comportement de milliers d'abeilles simultanément. La technologie *Radio-Frequency Identification* (RFID) a été utilisée à cet effet (fig. 1). Des puces d'à peine un millimètre sont collées sur le thorax des abeilles (fig. 2). Ces puces sont munies d'un identifiant alphanumérique unique. Les lecteurs placés à l'entrée des ruches permettent d'identifier tous les passages des abeilles "pucées". Ce système autonome offre l'opportunité d'enregistrer tous les vols des abeilles et leurs durées respectives. Dans le cadre de ce travail, l'analyse des données comportementales a permis d'estimer l'âge des abeilles au butinage. Des algorithmes ont été calibrés afin de détecter des modifications comportementales des abeilles "pucées" pendant toute leur histoire de vie (REQUIER *et al.*, 2014). Parallèlement, les entrées des ruches ont été filmées à l'aide d'une caméra stéréovision (3D) afin de retracer le comportement d'envol et d'atterrissage des abeilles par analyses trajectométriques (CHIRON *et al.*, 2013).

Mais l'abeille mellifère ne se résume pas qu'à des comportements individuels. C'est également une vie sociale en colonie. L'alimentation chez l'abeille réside dans l'utilisation des fleurs où sont collectés pollens et nectars. Seules les ouvrières âgées sont en charge de ce butinage. Elles opèrent des allers-retours successifs entre ruche et fleurs afin d'approvisionner toute la colonie. Plus d'un millier de récoltes en pollen et nectar ont été échantillonnées afin d'étudier l'utilisation des fleurs par l'abeille mellifère (REQUIER *et al.*, 2015). Plaçant minutieusement ces échantillons sous le microscope, nous avons pu identifier l'origine florale des pollens et nectars collectés (fig. 4-5). En parallèle à ces analyses de laboratoire, nous avons enregistré la dynamique démographique des colonies sur le terrain (fig. 3). Observations, pesées et mesures sont autant de données non-invasives obtenues afin d'estimer les traits de vie des colonies tels que la quantité de larves, d'adultes et de réserves en miel présents dans chaque ruche (ODOUX *et al.*, 2014).

#### CASCADE DE CONSÉQUENCES ADAPTATIVES

L'action pollinisatrice des abeilles mellifères réunit agriculteurs et apiculteurs autour d'une même table de réflexion en céréaliculture intensive. Face à la présence du colza et du tournesol, les abeilles sont confrontées à une ressource florale fluctuante. La floraison de ces cultures est très courte mais également espacée de plus d'un mois. Comment garantir un approvisionnement alimentaire quotidien face à une dynamique de ressources instable ? En céréaliculture intensive, les butineuses choisissent d'adapter leurs comportements. En l'absence des floraisons massives du colza et du tournesol, c'est-à-dire en période de creux dans la dynamique des ressources, les abeilles ouvrières opèrent des vols plus longs et de ce fait, réduisent leur nombre d'allers-retours par jour. Parallèlement à cette modification comportementale, les butineuses vivent moins longtemps. Elles sont en définitive moins efficaces pour l'approvisionnement alimentaire (REQUIER, 2013). Le coût de cette adaptation comportementale individuelle, décryptée grâce à l'outil RFID, se répercute sur toute la colonie. La dynamique florale en céréaliculture engendre de ce fait une fluctuation d'approvisionnement en pollen et nectar pour les abeilles. Une période creuse d'approvisionnement est nettement visible au printemps, entre la floraison du colza et celle du tournesol (REQUIER *et al.*, 2015).

Les abeilles s'approvisionnent moins en l'absence de cultures oléagineuses. Finalement, quelles sont les ressources utilisées en substitution à ces cultures ? Ce sont les habitats semi-naturels résiduels, en particulier les haies, lisières forestières et prairies, qui fournissent près d'un tiers des ressources polliniques nécessaires entre la floraison du colza et celle du tournesol (REQUIER *et al.*, 2015). Mais, de façon très surprenante, ce sont les adventices des cultures qui garantissent la majorité des besoins polliniques en période creuse d'approvisionnement. On peut en particulier citer le coquelicot qui, à lui seul, procure plus de 40 % de l'alimentation pollinique. Découverte supplémentaire, l'analyse des pollens révèle une très vaste diversité florale butinée. Que ce soit pendant la floraison du colza et celle du tournesol ou entre leurs floraisons, les abeilles butinent tous les jours plus de 15 espèces pour leurs besoins polliniques (fig. 5). Annuellement, ce sont plus de 230 plantes utilisées en paysage céréalier intensif (REQUIER *et al.*, 2015). Une diversité remarquable qui ne masque pas la fluctuation d'abondance engendrée par l'utilisation massive des cultures oléagineuses.

Comment faire face à un approvisionnement restreint en plein boom démographique ? En effet, le creux d'approvisionnement printanier intervient pendant le pic démographique des colonies, où la quantité de larves est à son maximum. Les colonies adoptent la stratégie de diminuer le nombre de bouches à nourrir face à une restriction alimentaire. La quantité de larves est réduite



Fig. 1-3. – Outils de suivi des abeilles mellifères, de l'individu à la colonie. – 1, Miniaturisation de l'outil RFID sur l'abeille ; des lecteurs RFID sont positionnés à l'entrée des ruches, sur deux rangées pour différencier les entrées et les sorties des abeilles. – 2, Abeilles ouvrières équipées de puce RFID collée sur leur thorax, permettant de retracer leurs activités de vol. – 3, La dynamique de centaines de colonies d'abeilles est rigoureusement suivie dans la Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre grâce à l'observatoire ECOBEE. (Photos Fabrice Requier, sauf fig. 3, Christophe Maitre/INRA).

drastiquement face à la diminution d'approvisionnement pollinique (REQUIER *et al.*, 2015). Cependant, ce mécanisme adaptatif n'est pas sans conséquence. Réduire le nombre de larves engendre, dans un premier temps, la diminution d'adultes aux générations suivantes. Or, ce sont ces adultes qui deviendront butineuses à la fin de leur vie. Coût reporté supplémentaire, la quantité de réserves emmagasinées est réduite par la diminution de butineuses. Quelques mois et générations d'ouvrières suivant la restriction alimentaire printanière, les colonies sont affaiblies en réserves et adultes. La clé de la survie à l'hivernage réside pourtant dans l'optimisation de ces deux traits. La cascade de conséquences aboutit à un coût final : la survie hivernale des colonies est réduite de 30 %, résultant de la fluctuation des ressources florales en céréaliculture intensive (REQUIER, 2013).





Fig. 4-6. – L'origine florale des pollens a été identifiée par analyse palynologique. – 4, Échantillons de pelotes de pollen rapportées à la ruche par les butineuses ; la variabilité de couleurs oriente sur la richesse botanique butinée. – 5, Échantillons multispécifiques polliniques mis en suspension et identifiés sous microscope, la morphologie des pollens discriminant les espèces botaniques. Au centre de la photo est présent un pollen de maïs, de grosse taille. Sur les bords supérieur droit et inférieur gauche sont présents des pollens de tournesol, très échinulés. – 6, Le coquelicot, adventice des cultures, est très utilisé par les abeilles mellifères pour sa ressource pollinique disponible entre la floraison du colza et du tournesol en céréaliculture intensive. (Photos Thierry Tamic/INRA, sauf fig. 6, CEBC-CNRS).

#### CONSERVATION DES ABEILLES FACE AUX STRESS ENVIRONNEMENTAUX

Ces résultats évoquent la nécessité de reconsidérer l'importance de la fluctuation des ressources florales disponibles en céréaliculture intensive dans le cadre du déclin des abeilles mellifères. Les flores forestières et prairiales présentes dans les habitats semi-naturels s'avèrent être très fortement utilisées, leur rendant un rôle prépondérant sur l'écologie des abeilles. La sauvegarde de ces habitats marginaux en milieu agricole intensif, en particulier les haies et lisières forestières, favoriserait également la conservation des abeilles sauvages (BAILEY *et al.*, 2014). L'intégration de cultures entomophiles dans les rotations agronomiques, avec une période de floraison ciblée entre le colza et le tournesol, permettrait également d'atténuer l'impact de la fluctuation des ressources florales. Cette innovation agronomique pourrait intégrer le sainfoin, la luzerne et le trèfle, des cultures légumineuses très utilisées par les abeilles (DECOURIYE *et al.*, 2013a, 2013b). Enfin, les adventices des cultures présentent un intérêt fort pour l'alimentation polli-

nique des abeilles, tant en abondance qu'en diversité. Leur conservation, nécessitant la réduction de l'utilisation d'herbicides, pourrait être une mesure conservatoire des abeilles (fig. 6).

Mais la fluctuation des ressources florales n'est pas la seule perturbation environnementale impactant les abeilles en agriculture intensive. Les cultures telles que le colza et le maïs sont traitées avec des insecticides de la famille des néonicotinoïdes. Le caractère systémique de ces neurotoxiques leur assure une diffusion à travers l'ensemble de la plante au fur et à mesure que celle-ci se développe, exposant les abeilles à des pollens et nectars contaminés. Parallèlement aux travaux menés sur la dynamique des ressources, nous avons démontré que ces insecticides altéraient la capacité d'orientation des butineuses. Les expérimentations menées en plein champ à l'aide de l'outil RFID ont montré que les butineuses intoxiquées avec une dose d'insecticide similaire à celle présente sur les fleurs de colza, avaient une probabilité de retour à la ruche nettement affaiblie (HENRY *et al.*, 2012a, 2012b). L'intoxication désorienterait les butineuses, provoquant leur non-retour à la ruche et de ce fait leur mort. Cet effet est dépendant des conditions paysagères et climatiques (HENRY *et al.*, 2014). L'absence de points de repères dans l'environnement tels que des haies, ainsi que les fortes chaleurs estivales, accentueraient l'impact négatif de l'intoxication. Au niveau de la colonie, cette perte importante de butineuses engendrerait une forte diminution démographique, atteignant un niveau de vulnérabilité préoccupant face aux autres facteurs de stress tels que les parasites, maladies et virus. La diminution de l'utilisation des insecticides doit donc être ajoutée dans les mesures conservatoires des abeilles en milieux agricoles intensifs.

REMERCIEMENTS. – Ce travail résulte d'une thèse soutenue par des subventions du ministère de l'Agriculture (CASDAR, programme POLINOV n° 9535), de la région Poitou-Charentes, et du programme de la communauté européenne (797/2004) pour l'apiculture française (Convention France Agrimer 14-03R). Je tiens à remercier tout particulièrement mes deux superviseurs Vincent Bretagnolle et Jean-François Odoux pour leur soutien et encadrement tout au long de ces trois années de recherche. Je tiens également à remercier chaleureusement toute l'équipe entomologie de l'INRA du Magneraud (Pierrick Aupinel, Thierry Tamic, Mélanie Chabirand, Claude Hamaide, Clovis Toullet, Claire Le Mogne) pour leur convivialité au quotidien ainsi que leur aide au travail de terrain.

#### AUTEURS CITÉS

- BAILEY S., REQUIER F., NUSILLARD B., POTTS S.G., ROBERTS S. & BOUGET C., 2014. – Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. *Ecology and Evolution*, **4** (4) : 370-380.
- BENTON T. G., VICKERY J. A. & WILSON J. D., 2003. – Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution*, **18** : 182-188.
- BIESMEIJER J. C., ROBERTS S. P. M., REEMER M., OHLEMULLER R., EDWARDS M., PEETERS T., SCHAFFERS A. P., POTTS S. G., KLEUKERS R., THOMAS C. D., SETTELE J. & KUNIN W. E., 2006. – Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, **313** : 351-354.
- CHIRON G., GOMEZ-KRÄMER P., MENARD M. & REQUIER F., 2013. – 3D Tracking of Honeybees Enhanced by Environmental Context. *Lecture Notes in Computer Science*, **8156** : 702-711.
- DECOURTYE A., GAYRARD M., CHABERT A., REQUIER F., ROLLIN O., ODOUX J.-F., HENRY M., ALLIER F., CERRUTTI N., CHAIGNE G., PETREQUIN P., PLANTUREUX S., GAUJOUR E., EMONET E., BOCKSTALLER C., AUPINEL P., MICHEL N. & BRETAGNOLLE V., 2013a. – Projet Polinov, épisode 1: pour des systèmes de cultures favorables aux abeilles. *Phytoma*, **666** : 41-46.
- 2013b. – Projet Polinov, épisode 2: vers des systèmes de cultures favorables aux abeilles. *Phytoma*, **667** : 11-14.
- GOULSON D., LYE G. C. & DARVILL B., 2008. – Decline and conservation of bumble bees. *Annual Review of Entomology*, **53** : 191-208.
- HENRY M., BEGUIN M., REQUIER F., ROLLIN O., ODOUX J.-F., AUPINEL P., APTEL J., TCHAMITCHIAN S. & DECOURTYE A., 2012a. – A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science*, **336** : 348-350.

- 2012b. – Response to comment on “A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees”. *Science*, **337** : 1453.
- HENRY M., BERTRAND C., LE FEON V., REQUIER F., ODOUX J.-F., AUPINEL P., BRETAGNOLLE V. & DECOURTYE A., 2014. – Pesticide risk assessment in free-ranging bees is weather and landscape dependent. *Nature Communications*, **5** : 8.
- ODOUX J.-F., AUPINEL P., GATEFF S., REQUIER F., HENRY M. & BRETAGNOLLE V., 2014. – ECOBEE: a tool for long-term bee colony monitoring at landscape scale in West European intensive agrosystems. *Journal of Apicultural Research*, **53** : 57-66.
- POTTS S. G., BIESMEIJER J. C., KREMEN C., NEUMANN P., SCHWEIGER O. & KUNIN W. E., 2010a. – Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, **25** : 345-353.
- POTTS S. G., ROBERTS S. P. M., DEAN, R., MARRIS G., BROWN M. A., JONES R., NEUMANN P. & SETTELE J., 2010b. – Declines of managed honey bees and beekeepers in Europe. *Journal of Apicultural Research*, **49** : 15-22.
- REQUIER F., 2013. – *Dynamique spatio-temporelle des ressources florales et écologie de l'abeille domestique en paysage agricole intensif*. Thèse de doctorat, Université de Poitiers, 207 p.
- REQUIER F., HENRY M. & DECOURTYE A., 2014. – The RFID chip flies to the aid of bees. *Biofutur*, **357** : 46-51.
- REQUIER F., ODOUX J.-F., TAMIC T., MOREAU N., HENRY M., DECOURTYE A. & BRETAGNOLLE V., 2015. – Honey-bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds. *Ecological Applications*. <http://dx.doi.org/10.1890/14-1011.1>
- STEFFAN-DEWENTER I. & KUHN A., 2003. – Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London*, (B) **270** : 569-575.
- TILMAN D., FARGIONE J., WOLFF B., D'ANTONIO C., DOBSON A., HOWARTH R., SCHINDLER D., SCHLESINGER W. H., SIMBERLOFF D. & SWACKHAMER D., 2001. – Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, **292** : 281-284.
- WINSTON M. L., 1994. – *The biology of the honey bee*. Beauvechain : Nauwelaerts.
-