



HAL
open science

Écologie de l’approvisionnement des abeilles dans l’anthropocène : des agroécosystèmes aux espaces naturels protégés

Mickael Henry

► **To cite this version:**

Mickael Henry. Écologie de l’approvisionnement des abeilles dans l’anthropocène : des agroécosystèmes aux espaces naturels protégés. Sciences de l’environnement. Avignon Université, 2022. tel-04479867v2

HAL Id: tel-04479867

<https://hal.inrae.fr/tel-04479867v2>

Submitted on 20 Jun 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L’archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d’enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

Écologie de l’approvisionnement des abeilles dans l’anthropocène : Des agroécosystèmes aux espaces naturels protégés

Habilitation à Diriger des Recherches
Spécialité : Sciences Agronomiques

Par :
Mickaël Henry

Soutenue publiquement le 27 septembre 2022, devant le jury composé de :

Mme. Claire LAVIGNE , Directrice de Recherche, INRAE, Avignon	(Présidente du jury)
M. Mathieu LIHOREAU , Chargé de Recherche, CNRS, Toulouse	(Rapporteur)
Mme. Annie OUIN , Maître de Conférence, ENSAT Toulouse	(Rapporteuse)
Mme. Emmanuelle PORCHER , Professeure du MNHN, Paris	(Rapporteuse)
M. Jean-Marc DEVAUD , Professeur des Universités, Univ. Toulouse III	(Examineur)

Remerciements

Mes premiers remerciements sont adressés aux membres du jury qui ont accepté d'évaluer ce mémoire d'habilitation à diriger des recherches : Claire Lavigne, Mathieu Lihoreau, Annie Ouin, Emmanuelle Porcher et Jean-Marc Devaud. Il n'est pas toujours aisé d'intégrer dans nos emplois du temps une immersion profonde dans les strates entremêlées d'une trajectoire scientifique. Merci d'avoir accepté cette invitation sans hésitation.

En prenant mes fonctions de chargé de recherche à l'INRA, j'ai effectué une transition thématique de l'écologie des chiroptères vers l'écologie des abeilles. Des *vertébrés* aux *invertébrés* : deux lettres qui changent beaucoup de choses. D'abord, l'ivresse du chiffre, la démultiplication des tailles d'échantillons, l'apparition divine d'une puissance statistique insoupçonnée, le graal de l'écologue. Puis, le dur retour à la réalité : comment distinguer une espèce d'abeille d'une autre espèce d'abeille ? Mais une chose n'a pas changé, c'est ma curiosité naturelle pour l'écologie de l'approvisionnement, ou *foraging ecology* pour reprendre la terminologie anglo-saxonne que je trouve plus satisfaisante.

Mentors malgré eux, plusieurs collègues scientifiques et collaborateurs ont contribué à m'introniser dans le monde des *invertébrés*, et en particulier de l'apiculture : Bernard Vaissière, Axel Decourtye, Jean-François Odoux, Pierrick Aupinel, Guy Rodet et tous ceux que j'oublie mais qui sont listés dans les publications que nous avons co-signées ensemble. Merci également à Vincent Bretagnolle pour sa vision affûtée de l'agroécologie, et de façon plus générale aux équipes de Chizé, de l'UE Apis du Magneraud, de l'UR Abeilles et Environnement, de l'ITSAP et de l'ADAPI d'avoir forgé deux outils précieux : ECOBEE et l'UMT PrADE, la faucille et le marteau de la protection des abeilles, ces « ouvrières agricoles à protéger » – pour reprendre la métaphore de l'ouvrage éponyme édité sous la direction d'Axel Decourtye, et qui dresse un état des lieux beaucoup plus complet des travaux de notre consortium.

À nos anciens étudiants chizéens des premiers jours, Oriane Rollin et Fabrice Requier, qui m'ont maintenu la tête hors de l'océan administratif en continuant à publier et à faire vivre le fruit de nos collaborations scientifiques jusque pendant mon mandat de directeur d'unité : Bravo et Merci de n'avoir rien lâché !

Un grand merci à mes collègues de tous les jours qui ont œuvré trop souvent dans l'ombre, et pourtant si indispensables à notre science : Marie-Josée Buffière, Nicolas Morison, Laurent Guilbaud et tous les autres. Patience, je reviens bientôt dans la recherche ! Sans oublier Corinne Chêne qui est derrière la gestion de chaque contrat, chaque convention, chaque bon de commande...

Merci à Môman pour la relecture. Ce mémoire est dédié à mes modèles favoris : ma compagne (SP), mes enfants (EH, AH, CH) et les modèles linéaires généralisés (GLM).

Avignon, le 26 avril 2022

Résumé

Durant les 50 dernières années, l'intensification agricole a profondément modifié la physionomie des paysages en Europe. Pour satisfaire les demandes croissantes des populations humaines, les systèmes de grandes cultures produisent aujourd'hui des cultures de céréales, maïs et autres oléagineux sur des surfaces de plus en plus étendues, au détriment de la diversité des variétés culturales locales et des habitats semi-naturels comme les prairies et réseaux bocagers. Comme beaucoup d'autres organismes, les abeilles domestiques et pollinisateurs sauvages sont affectés par ces changements environnementaux. Bien que les cultures à floraison massive, telles que le colza ou le tournesol, offrent des ressources florales très abondantes pour les abeilles, leur floraison reste peu diversifiée et limitée dans le temps. Les communautés d'abeilles doivent alors faire face à un *risque nutritionnel* de disette saisonnière. Par ailleurs, les pratiques conventionnelles de protection des cultures présentent des *risques toxicologiques* pour les insectes butineurs, qui sont imparfaitement maîtrisés à ce jour. Ce mémoire décrit comment les communautés d'abeilles sont structurées dans ce contexte d'intensification agricole, et quels défis nutritionnels et toxicologiques doivent être relevés par l'apiculture des agroécosystèmes. Un tour d'horizon des travaux de recherche récents entrepris en collaboration avec l'UMT PrADE et le dispositif ECOBEE sur l'écologie de l'approvisionnement des abeilles domestiques et sauvages dans l'Anthropocène.

Mots clé: Abeilles sauvages, *Apis mellifera*, Approvisionnement centralisé, Colza, Effets sublétaux des pesticides, Physiologie de la nutrition, Tournesol.

Summary

Over the past 50 years, agricultural intensification has profoundly changed the landscapes of Europe. To meet the growing demands of human populations, arable farming systems are now producing cereals, maize and other oilseeds over ever larger areas, to the detriment of local crop diversity and semi-natural habitats such as grasslands and hedgerows. Like many other organisms, honey bees and wild pollinators are affected by these environmental changes. Although mass-flowering crops such as oilseed rape and sunflower provide abundant floral resources for bees, their flowering remains undiversified and limited in time. The bee communities must then face a *nutritional risk* of seasonal food shortage. In addition, conventional crop protection practices present *toxicological risks* for foraging insects, which are imperfectly controlled to date. This thesis describes how bee communities are structured in this context of agricultural intensification, and which nutritional and toxicological challenges need to be addressed by beekeeping in agroecosystems. An overview of recent research work undertaken in collaboration with the UMT PrADE and the ECOBEE monitoring system on the foraging ecology of honey bees and wild bees in the Anthropocene.

Keywords: *Apis mellifera*, Central place forager, Oilseed rape, Pesticide sublethal effects, Physiological nutrition, Sunflower, Wild bees.

Table des matières

1. INTRODUCTION	6
1.1. PARCOURS ACADEMIQUE ET ACTIVITES DE RECHERCHE	6
1.2. TRAVAUX DE RECHERCHE ANTERIEURS AU RECRUTEMENT	6
1.3. ÉCOLOGIE DE L'APPROVISIONNEMENT DES ABEILLES : OBJECTIF GENERAL	7
1.4. ENVIRONNEMENT DE TRAVAIL ET PARTENARIATS	8
2. APPREHENDER LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE RELATIVE AU DECLIN DES ABEILLES ET DES INSECTES POLLINISATEURS	10
2.1. INTRODUCTION : LES ABEILLES DANS L'ANTHROPOCENE	10
2.2. L'APIDOLOGIE, UNE SCIENCE A PART QUI A GRANDI PRES DE DEUX FOIS PLUS VITE QUE LES AUTRES SCIENCES	12
2.3. LE DECLIN DES INSECTES POLLINISATEURS AFFECTE LA STABILITE DES RENDEMENTS AGRICOLES	16
2.4. CONCLUSIONS : L'ÉCOLOGIE DE L'APPROVISIONNEMENT EST A LA CROISEE DES CHEMINS	17
3. ÉCOLOGIE DE L'APPROVISIONNEMENT DES ABEILLES DOMESTIQUES ET SAUVAGES EN SYSTEME DE GRANDES CULTURES	19
3.1. INTRODUCTION : L'HETEROGENEITE SPATIALE ET TEMPORELLE DES RESSOURCES FLORALES EN SYSTEME DE GRANDES CULTURES	20
3.2. LES PLANTES ADVENTICES FOURNISSENT JUSQU'À PRES DE 50% DU POLLEN AUX ABEILLES DOMESTIQUES DANS LES SYSTEMES DE GRANDES CULTURES	21
3.3. ABEILLES SAUVAGES ET DOMESTIQUES : DES STRATEGIES D'APPROVISIONNEMENT CONTRASTEES	23
3.4. IMPLICATIONS POUR LA PROTECTION DES ABEILLES DOMESTIQUES ET LA CONSERVATION DES ABEILLES SAUVAGES DANS LES SYSTEMES DE GRANDES CULTURES	26
3.4.1. <i>Les ressources florales cultivées</i>	26
3.4.2. <i>Les ressources florales ligneuses</i>	26
3.4.3. <i>Les ressources florales herbacées</i>	27
3.4.4. <i>Les ressources florales adventices</i>	28
3.5. LES RISQUES D'AFFAIBLISSEMENT DES COLONIES D'ABEILLES DOMESTIQUES DANS LES SYSTEMES DE GRANDES CULTURES : UNE APPROCHE ECO-PHYSIOLOGIQUE POUR LIER APPROVISIONNEMENT POLLINIQUE ET TAUX DE SURVIE	28
3.5.1. <i>Les abeilles domestiques choisissent-elles leurs ressources polliniques ?</i>	28
3.5.2. <i>Un processus d'affaiblissement à retardement : la disette alimentaire du printemps et ses effets en cascade</i>	30
3.5.3. <i>Les ressources florales pré-hivernales : importance de la qualité et de la diversité pollinique pour la santé des abeilles domestiques et la survie des colonies</i>	31
3.6. CONCLUSIONS : ALIMENTATION ET EMERGENCE DU RISQUE TOXICOLOGIQUE	32
4. LA CONTAMINATION DE L'ALIMENTATION DES ABEILLES PAR LES PESTICIDES : DEPLOYER LES RECHERCHES DU LABORATOIRE AU PLEIN CHAMP POUR ACCEDER A LA PERTINENCE ECOLOGIQUE	34
4.1. INTRODUCTION : UN PESTICIDE NEONICOTINOÏDE AFFECTE LE RETOUR A LA RUCHE DES BUTINEUSES	35
4.2. CONTROVERSES A LA SUITE DE LA PUBLICATION HENRY ET AL. (2012)	38
4.2.1. <i>Pertinence de la dose expérimentale</i>	38
4.2.2. <i>Des effets de l'insecticide variables selon le contexte</i>	42
4.2.3. <i>Impact de l'échec du retour à la ruche sur la dynamique de colonie</i>	43
4.3. LES MECANISMES EXPLIQUANT LES EFFETS DU THIAMETHOXAM SUR LE VOL DE RETOUR	45
4.4. CONCLUSIONS : IMPACTS SUR LA POLITIQUE PUBLIQUE	46
5. SYNTHÈSE : DES MODELES MECANISTES POUR LIER APPROVISIONNEMENT ET RESILIENCE DES COLONIES D'ABEILLES DOMESTIQUES	49
5.1. INTRODUCTION : LES PROCESSUS MULTIFACTORIELS D'AFFAIBLISSEMENT DES COLONIES D'ABEILLES DOMESTIQUES	49
5.2. REVELER <i>IN SILICO</i> L'EFFET AGGRAVANT DES COMBINAISONS DE STRESS	50
5.3. UNE APPLICATION DES MODELES MECANISTES : L'EFFET DU FRELON ASIATIQUE SUR LA PARALYSIE DU BUTINAGE	53
5.4. LE ROLE DES MODELES MECANISTES POUR IDENTIFIER DES INDICATEURS PRECOCES D'AFFAIBLISSEMENT DES COLONIES	54
5.5. CONCLUSION : LES MODELES MECANISTES POUR GUIDER LES QUESTIONS DE RECHERCHE, MAIS PAS POUR Y REPONDRE	58

6.	ÉPILOGUE : L'ENJEU DE L'APPROVISIONNEMENT DES ABEILLES SE DEPLACE VERS LES ESPACES NATURELS PROTEGES	60
7.	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	64
8.	ANNEXES.....	72
8.1.	ARTICLE HENRY ET AL. 2012, SCIENCE (CHAPITRE 4).....	72
8.2.	ARTICLE HENRY ET AL. 2014, NATURE COMMUNICATIONS (CHAPITRE 4)	72
8.3.	ARTICLE HENRY ET AL. 2015, PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B (CHAPITRE 4).....	72
8.4.	ARTICLE HENRY ET AL. 2017, APIDOLOGIE (CHAPITRE 5).....	72
8.5.	ARTICLE HENRY ET RODET 2018, SCIENTIFIC REPORTS (CHAPITRE 6).....	72
8.6.	CURRICULUM VITAE DETAILLE	72

Écologie de l’approvisionnement des abeilles dans l’anthropocène : Des agroécosystèmes aux espaces naturels protégés

[Les références soulignées dans le texte de ce mémoire renvoient aux articles scientifiques que j’ai (co-)signés, en tant qu’auteur principal ou co-auteur.]

1. Introduction

1.1. Parcours académique et activités de recherche

Mon *curriculum vitae* détaillé est présenté en [Annexe](#) de ce mémoire. Les chapitres suivants proposent une restitution synthétique de mes activités de recherche récentes sur **l’écologie de l’approvisionnement des abeilles** dans les agroécosystèmes et espaces naturels protégés. Une sélection de cinq publications marquantes illustrant ce thème est proposée en [Annexe](#).

Mon activité de publication s’étale de 2002 à 2022 et totalise 55 publications dans des revues indexées. Elle se décompose en trois principales périodes ([Figure 1.1](#)).

- **Jusqu’à 2009** : période pré-recrutement, entièrement dédiée à la thématique de l’écologie de l’approvisionnement des chiroptères.
- **2010 à 2017** : période post-recrutement comme chargé de recherche dans l’unité INRA UR 406 Abeilles et Environnement, correspondant à une transition thématique vers l’écologie de l’approvisionnement des abeilles.
- **A partir de 2018** : prise de fonction de directeur de l’unité INRA UR 406 Abeilles et Environnement, marquée par une réduction notable de la production scientifique générale, toutefois maintenue en partie grâce à des contributions plus conceptuelles sur l’écologie de l’approvisionnement des abeilles (articles de synthèse ou d’opinion).

1.2. Travaux de recherche antérieurs au recrutement

Mes travaux de recherche sur l’écologie de l’approvisionnement des chiroptères jalonnent l’ensemble de mon parcours académique pré-recrutement et totalisent 15 publications dans des revues indexées ([Figure 1.1b](#)). Cette thématique ne sera pas développée dans ce mémoire. Je souhaite néanmoins souligner quelques convergences conceptuelles qui ont accompagné ma transition thématique vers l’écologie des abeilles.

Des communautés complexes : Les chiroptères, comme les abeilles, constituent un groupe très diversifié et présentent des communautés complexes et riches en espèces. Les ordres de grandeur ne sont pas les mêmes entre insectes et vertébrés (environ 25 000 espèces d’abeilles répertoriées dans le monde contre 1 300 espèces de chiroptères), mais les communautés de chiroptères peuvent rassembler localement jusqu’à >70 espèces dans leurs hotspots de diversité – en Amérique centrale et dans le bassin amazonien ([Delaval et al., 2005](#)). J’ai donc eu recours aux mêmes types d’outils analytiques d’écologie des communautés pour identifier les patrons spatiaux de richesse et de diversité spécifique chez les chiroptères ([Avila-Cabadilla et al., 2009](#); [Delaval et al., 2005](#); [Henry et al., 2010](#)) et chez les abeilles ([Fortel et al., 2014](#); [Rollin et al., 2015](#)).

Une stratégie d’approvisionnement centralisé : Les chiroptères, comme les abeilles, sont des *Central place foragers* – organismes à stratégie d’approvisionnement centralisée. La notion d’approvisionnement centralisé fait référence aux organismes inféodés à un site de

nidification, et dont le maintien dans le milieu est contraint par la nécessité d'obtenir des ressources dans l'environnement direct de ce site central. L'enjeu de l'approvisionnement centralisé est particulièrement prégnant pour les femelles chiroptères allaitantes, car la nécessité de retourner allaiter leur progéniture à un site central les force à réorganiser profondément leur budget temporel d'activité (Henry et al., 2002; Henry and Kalko, 2007). Mes recherches sur les contraintes spatiales pesant sur le comportement d'approvisionnement des chiroptères ont été très inspirantes pour la suite de mes recherches sur les abeilles. Elles m'ont notamment amené à concevoir des expérimentations innovantes de *homing* – ou vol de retour à la ruche – sur les butineuses exposées à des pesticides (Henry et al., 2014, 2012a).

Des cas d'école pour la modélisation spatiale : Les chiroptères, comme les abeilles, partagent des caractéristiques écologiques qui se prêtent à l'exercice de la modélisation spatiale. Leur stratégie d'approvisionnement centralisé les rend plus vulnérables aux perturbations d'origine anthropique telles que la fragmentation des habitats naturels et la raréfaction des ressources alimentaires qui en découle. Leur aptitude au vol leur permet d'adapter très rapidement leur distribution spatiale face à ces modifications environnementales. Les fluctuations spatiales des populations et communautés peuvent ainsi être modélisées avec peut-être plus de précision que pour d'autres organismes, entre autres pour prédire les zones de forte ou de faible occurrence d'individus à l'échelle du paysage. A titre d'exemple, j'ai pu transposer aux abeilles domestiques un algorithme de modélisation de la connectivité fonctionnelle du paysage (Henry et al., 2012c) initialement développé pour des chiroptères (Henry et al., 2007).

Un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes : Les chiroptères, comme les abeilles, sont impliqués dans des processus clés du fonctionnement des écosystèmes. A l'instar des abeilles qui contribuent à la fonction de pollinisation de la flore sauvage et des cultures entomophiles, les chiroptères insectivores contribuent au contrôle des insectes nuisibles en agriculture. Sous les latitudes tropicales, les chiroptères nectarivores et frugivores sont aussi des éléments clés de la régénération des communautés végétales de par leurs rôles de pollinisation d'un cortège de plantes chiroptérophiles et de dispersion des graines de plantes pionnières (Henry and Jouard, 2007; Henry and Stoner, 2011).

1.3. Écologie de l'approvisionnement des abeilles : objectif général

Mes activités de recherche visent à établir des bases théoriques et empiriques de l'écologie de l'approvisionnement chez les abeilles, afin de proposer aux agronomes, apiculteurs et biologistes de la conservation des solutions opérationnelles pour la protection des abeilles dans les agroécosystèmes et espaces naturels protégés.

Les abeilles sont ici à prendre au sens large, donc incluant non seulement l'abeille domestique *Apis mellifera*, mais également l'ensemble des espèces sauvages (« Apiformes » ou Anthophila), soit près d'un millier d'espèces en France. L'écologie de l'approvisionnement (foraging ecology) est une thématique fédératrice de l'écologie, à la base des grands enjeux actuels de l'apiculture dans les agrosystèmes intensifs. Parmi ces enjeux majeurs figurent (i) l'adaptation de systèmes de cultures et de mesures agro-environnementales (MAE) favorables aux abeilles, (ii) l'évaluation des risques d'exposition des abeilles aux produits phytosanitaires lors de leur activité de butinage sur les cultures fleuries, (iii) l'évaluation et la modélisation du service de pollinisation assuré par les abeilles. Je développe ces trois thématiques au moyen

d'inventaires et suivis de population sur le terrain, incluant des approches expérimentales et des approches de modélisation spatiale, et en collaboration étroite avec divers partenaires scientifiques et techniques locaux, nationaux et internationaux.

1.4. Environnement de travail et partenariats

J'œuvre dans l'unité Abeilles et Environnement, qui a la particularité d'être entièrement dédiée à un groupe biologique en particulier, celui des abeilles au sens large. L'axe de recherche majeur mis en avant par l'unité sur la période qui a suivi mon recrutement était l'étude « **des causes du déclin des populations d'abeilles, et des conséquences pour la pollinisation** ». Sous mon mandat, le projet d'unité a été rebaptisé « **Résilience des abeilles dans l'anthropocène** », afin d'inclure une dimension plus appliquée de recherche de solutions opérationnelles en faveur de la protection des abeilles domestiques et de la conservation des abeilles sauvages. Ce programme de recherche repose sur des compétences pluridisciplinaires en écologie, toxicologie, physiologie et biologie du comportement, à des échelles d'étude allant du gène au paysage.

Les travaux présentés dans ce mémoire ont été réalisés en collaboration étroite avec l'UE Entomologie de l'INRA du Magneraud et le CNRS CEBC qui gère la Zone Atelier de Plaine & Val de Sèvre (ZAPVS). Ils ont porté entre autres sur l'abeille domestique grâce au dispositif ECOBEE de suivi de colonies en conditions réelles d'apiculture (Odoux et al., 2014), et destiné à produire des données de masse pour l'étude de l'écologie des abeilles domestiques dans un agroécosystème de grandes cultures.

La plupart des programmes de recherche présentés ci-après entrent dans le cadre partenarial de l'UMT PrADE : Unité Mixte Technologique Protection des Abeilles dans l'Environnement – entité géographique associant une unité d'un EPST (INRAE UR 406 Abeilles et Environnement) et des instituts techniques de recherche et développement (historiquement l'ITSAP-Institut de l'Abeille et l'ACTA-Association de coordination technique agricole et l'ADAPI-Association de développement de l'apiculture provençale).

Les collègues ingénieurs des instituts techniques de l'UMT PrADE établissent un lien entre la recherche et les filières professionnelles. Ils font remonter les interrogations, suggestions, voire les alertes, émanant des filières apicoles. Celles-ci sont ensuite formalisées en questions de recherche et développement, en concertation avec les autres chercheurs de l'unité Abeilles et Environnement. L'UMT PrADE facilite aussi la mise en place d'expérimentations avec des apiculteurs et agriculteurs volontaires, ainsi que la diffusion des résultats sous forme vulgarisée vers les acteurs de terrain via des colloques nationaux et des publications techniques (voir CV en [Annexe](#)).

A ce partenariat de base, structurant pour mes recherches, se sont ajoutées

- des collaborations nationales avec divers scientifiques du Groupe de Recherche **GDR Pollineco**, dédié à l'écologie des pollinisateurs et de la pollinisation,
- des collaborations internationales avec des collègues apidologues et modélisateurs (Univ. Exeter, UK ; UFZ Leipzig, Allemagne) pour l'utilisation de ruches virtuelles, modèles complexes de ruches pour la conception ex-ante de solutions opérationnelles, et des collègues écologues des abeilles sauvages (Univ. Mons, Belgique ; Univ. Aarhus, Danemark ; Univ. Munich, Allemagne).

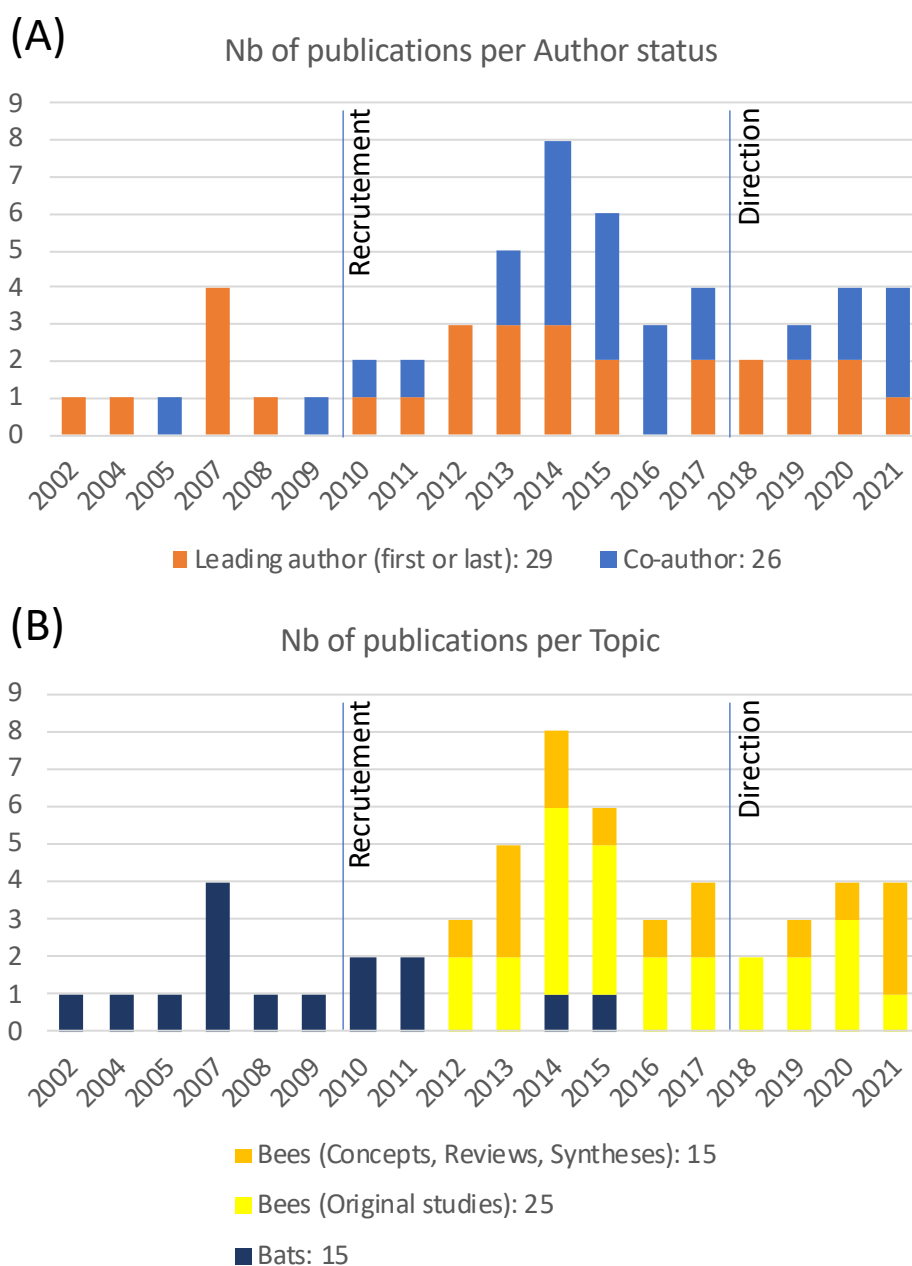


Figure 1.1. Chronologie des activités de publication dans des revues indexées, selon (A) la position d'auteur et (B) le sujet de l'étude. Au total, 55 contributions ont été publiées dans des revues indexées de catégorie A. Trois phases sont à distinguer : (i) la période pré-recrutement est entièrement dédiée à la publication de travaux portant sur l'écologie des chauves-souris, essentiellement en position d'auteur principal (premier ou dernier), (ii) la période post-recrutement voit apparaître une transition thématique rapide vers l'écologie des abeilles, accompagnée de l'émergence progressive d'un corpus de publications en co-auteur dénotant l'élargissement du réseau de collaboration et de co-encadrement doctoral, (iii) la période de prise de fonction à la direction d'unité marque un ralentissement de l'activité de publication, néanmoins toujours active grâce à des participations à des synthèses, revues et autres contributions conceptuelles. Depuis mon recrutement dans l'unité INRAE Abeilles et environnement, j'ai maintenu une routine d'au moins deux publications annuelles (en moyenne 3,8/an), avec une proportion équilibrée d'articles en auteur principal ($n = 29$ en premier ou dernier auteur vs. 26 en position de co-auteur intermédiaire). La majeure partie de mes publications liées à l'écologie de l'approvisionnement des abeilles (24 publications sur 40) sont directement ou indirectement issues de (co)-encadrements de stagiaires, doctorants ou post-doctorants.

2. Appréhender la recherche scientifique relative au déclin des abeilles et des insectes pollinisateurs

Ce chapitre présente un état des lieux rétrospectif et prospectif de la recherche sur le déclin des abeilles et des pollinisateurs. Il est basé sur la synthèse de trois articles conceptuels et d'opinion (Decourtye et al., 2019; Deguines et al., 2014; Schatz et al., 2021).

Avec l'objectivation de l'affaiblissement des colonies d'abeilles domestiques et du déclin des abeilles sauvages, l'apiculture s'est développée deux fois plus rapidement que les autres sciences. Dans ce contexte des changements globaux, l'intensification agricole ne garantit pas la stabilité des rendements des cultures entomophiles.

Decourtye, A., Alaux, C., Le Conte, Y., **Henry, M.**, 2019. Toward the protection of bees and pollination under global change: present and future perspectives in a challenging applied science. *Curr. Opin. Insect Sc.* 35, 123–131. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.07.008>

Schatz, B., Drossart, **M.**, **Henry, M.**, Geslin, B., Allier, F., Savajol, C., Gérard, M., Michez, D., 2021. Pollinator conservation in the context of global changes with a focus on France and Belgium. *Acta Oecol.* 112, 103765. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103765>

Deguines, N., Jono, C., Baude, M., **Henry, M.**, Julliard, R., Fontaine, C., 2014. Large-scale trade-off between agricultural intensification and crop pollination services. *Front. Ecol. Environ.* 12, 212–217. <https://dx.doi.org/10.1890/130054>

2.1. Introduction : les abeilles dans l'anthropocène

La notion de déclin des abeilles a d'abord été exprimée à travers les inquiétudes des filières apicoles de divers pays faisant état de perte anormales dans leurs cheptels. Dans les années 1990, les apiculteurs français ont fait partie des premiers à alerter l'opinion publique et les scientifiques sur des phénomènes de disparition de butineuses et d'affaiblissement des colonies. Leur expérience de terrain les amenait à faire un lien avec l'avènement des néonicotinoïdes, cette nouvelle famille d'insecticides systémiques qui faisait son apparition en agriculture. Mais d'autres facteurs d'affaiblissement bien connus pouvaient entrer en jeu, au premier rang desquels l'acararien parasite *Varroa destructor* arrivé en France au début des années 1980 (Le Conte et al., 2010), mais aussi la dégradation générale de la qualité de l'environnement et la raréfaction des milieux semi-naturels et des ressources florales dans les agrosystèmes (Potts et al., 2010; Vanbergen and the Insect Pollinators Initiative, 2013). Ce phénomène s'est illustré de façon plus spectaculaire aux États-Unis par le syndrome d'effondrement des colonies (Oldroyd, 2007) ou CCD pour Colony Collapse Disorder. Le CCD désigne la perte soudaine et rapide des ouvrières d'abeilles domestiques, laissant derrière elles la reine et une population très réduite d'abeilles jeunes et adultes, malgré des quantités normales de réserves de miel.

Le terme de déclin semble aujourd'hui quelque peu galvaudé quand il s'agit des abeilles domestiques. Le CCD *sensu stricto* a surtout été observé en Amérique du nord, et son utilisation semble tombée en désuétude dans la littérature scientifique récente. **On fait désormais davantage référence à une notion d'affaiblissement, de surmortalité ou de perte anormale de colonies dans les cheptels apicoles** (EPILOBEE Consortium et al., 2016; Neumann and Carreck, 2010). Le terme de déclin des abeilles lui-même ne correspond plus à une réalité *sensu stricto*, puisque les apiculteurs anticipent les pertes annuelles de colonies en préparant d'avantage d'essaims en amont de chaque saison. Au niveau mondial, le nombre de colonies

serait même plutôt en augmentation, avec l'essor de nouveaux marchés tels que la Chine. Néanmoins, les pertes et affaiblissements de colonies exercent une pression économique majeure et indéniable pour les professionnels de l'apiculture. Jusque dans les années 1980 ou 90, le taux annuel de pertes de colonies s'élevait à environ 10%. Aujourd'hui, ce taux peut dépasser 30% à 40% selon le pays ou l'année considérée (EPILOBEE Consortium et al., 2016; Neumann and Carreck, 2010) et devient difficilement tenable pour les exploitations.

Le déclin des abeilles sauvages et autres pollinisateurs est quant à lui plus insidieux dans le sens où il a été plus difficile à objectiver scientifiquement. Les évidences quantitatives de son existence sont plus éparses et sont surtout établies pour les pays d'Europe ou d'Amérique du nord grâce à des synthèses de données à long terme montrant une altération de la diversité des espèces (Biesmeijer et al., 2006), de leur abondance (Koh et al., 2016) ou de leur distribution (Kerr et al., 2015) en relation avec le réchauffement climatique, l'intensification des pratiques agricoles et la disparition des habitats naturels et des ressources florales.

Le déclin des abeilles sauvages peut être vu comme l'une des composantes d'un phénomène plus large de déclin les populations d'insectes en général. L'étude très médiatisée de Hallmann et al. (2017) a rapporté un déclin de 76 % de la biomasse d'insectes sur une étude à long terme de 27 ans en Allemagne. Bien qu'il faille tenir compte de sérieuses critiques formulées à l'encontre des mesures de la biomasse d'insectes piégés comme marqueur de la diversité (Didham et al., 2020; Vereecken et al., 2021), d'autres études abondent dans le même sens d'une réduction drastique des populations et des espèces d'arthropodes à l'échelle mondiale (Dirzo et al., 2014; Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019; Zattara and Aizen, 2021).

En se référant à l'année 1980 comme période charnière au cours du dernier siècle, Biesmeijer et al. (2006) avaient établi un déclin des abeilles sauvages se traduisant par une diminution significative de la richesse spécifique dans 52 à 67% des localités ayant fait l'objet d'études à long terme en Grande-Bretagne et aux Pays-Bas. Dans le même temps, seules 4 à 10% des localités étudiées ont vu leur richesse augmenter. **Les disparitions locales concerneraient plus fréquemment les espèces spécialisées en termes d'habitat ou de ressources alimentaires (espèces oligolectiques).** Depuis cette étude pionnière, diverses équipes de recherche ont mis en lumière ces mêmes tendances par le biais d'inventaires de terrain et de l'établissement de listes rouges en Amérique du Nord et dans les régions du nord-ouest de l'Europe (par exemple Goulson et al., 2008; IPBES, 2016; Jauker et al., 2019; Kennedy et al., 2013; Potts et al., 2010; Powney et al., 2019; Vanbergen and the Insect Pollinators Initiative, 2013; Winfree, 2010). Le déclin des pollinisateurs est globalement dû à de fortes pressions anthropiques, notamment les changements d'affectation des terres (recul des habitats naturels, homogénéisation et simplification des paysages), l'intensification des pratiques agricoles et l'utilisation accrue de pesticides, ainsi que diverses autres composantes des changements globaux telles que les évolutions et instabilités climatiques et les invasions biologiques. Les études mettant en évidence l'impact négatif de l'urbanisation sont devenues plus fréquentes ces dernières années, alertant notamment sur l'effet de l'imperméabilisation des sols (par exemple Bates et al., 2011; Fortel et al., 2014; Geslin et al., 2016, 2013) ou encore des lumières artificielles sur les pollinisateurs nocturnes (Knop et al., 2017).

A titre d'exemple, Powney et al. (2019) ont constaté un déclin de 33% des espèces de syrphes et d'abeilles en Grande-Bretagne entre 1980 et 2013, principalement parmi les espèces rares, contre seulement 10% d'espèces en expansion. Dans une évaluation du déclin des bourdons à travers 11 pays d'Europe centrale et occidentale, Kosior et al. (2007) décrivent des extinctions locales de 13 espèces dans au moins un pays européen entre 1950 et 2000. Les

archives des musées constituent une ressource précieuse qui peut être mobilisée pour documenter les tendances des espèces sur le long terme. Bartomeus et al. (2013) ont utilisé une grande base de données de plus de 30 000 enregistrements de spécimens et ont constaté un déclin des individus du genre *Bombus* dans les collections sur une période de 140 ans aux Etats-Unis – la richesse spécifique ayant diminué de 30 %). D'autres études réalisées en Amérique du Nord à partir de données de musées et d'enquêtes de terrain ont révélé des tendances similaires (Cameron et al., 2011).

2.2. L'apiculture, une science à part qui a grandi près de deux fois plus vite que les autres sciences

Les patterns observés de déclin des insectes pollinisateurs et de surmortalité des abeilles domestiques sont perçus comme un phénomène multifactoriel, avec la conjonction d'un ensemble de menaces difficiles à démêler les unes des autres car agissant en synergie (Goulson et al., 2015; Potts et al., 2010).

Afin d'évaluer le poids relatif de ces différentes menaces, et de mettre en évidence l'émergence de nouveaux sujets de recherche dans le contexte des changements globaux, nous avons réalisé une étude bibliométrique de l'évolution de la littérature scientifique dédiée aux abeilles au cours des 30 dernières années (1987-2016 inclus). Cette étude (Decourtye et al., 2019) a permis (i) d'illustrer et quantifier le développement rapide de la littérature scientifique mondiale de l'apiculture, et (ii) de souligner l'essor des thématiques liées à la toxicologie ainsi qu'à la dégradation des habitats et des ressources florales.

Au cours de cette période, **la littérature scientifique consacrée à la recherche apicole s'est développée presque deux fois plus vite que la littérature scientifique mondiale** (tous domaines scientifiques confondus) référencée sur le portail Web of Science (respectivement 5,9 % contre 3,1 % d'augmentation annuelle moyenne du nombre de publications référencées, Figure 2.1a). Dans les 10 dernières années, avec jusqu'à >2.000 publications indexées par an, la recherche sur les abeilles représente plus de 1‰ de la production scientifique globale référencée, toutes disciplines confondues. Depuis 1987, la littérature consacrée à la recherche en apiculture a totalisé environ 31.989 publications référencées, dont 3.780 (11,8%) étudiaient explicitement des menaces biologiques et environnementales impliquées dans le déclin des abeilles (Figure 2.1b). Ce corpus de littérature dédié aux menaces pesant sur les abeilles a lui-même évolué de façon hétérogène, suivant les catégories de menaces (Figure 2.2).

Pour la première fois, les efforts de recherche sur les abeilles consacrés à l'étude des menaces liées aux changements globaux (changements climatiques, changements dans l'utilisation des terres et les pratiques agricoles, invasions biologiques) ont dépassé les recherches établies de longue date sur les bioagresseurs (acarien *Varroa*, microspores *Nosema*, virus et une variété d'autres pathogènes et prédateurs) (Figure 2.2a). Cette tendance globale découle d'une diversification des thèmes liés aux menaces au cours des dernières décennies (Figure 2.2b). À première vue, il semble que la recherche sur l'acarien *Varroa*, qui était de loin la menace la plus étudiée au début des années 1990, continue à se développer dans l'absolu (en moyenne 28 publications par an au début des années 90, contre 55 ces dernières années), mais celle-ci a fortement régressé en proportion des sujets liés aux changements globaux.

Au contraire, la recherche sur la réduction des ressources florales et des habitats naturels est l'un des sujets en pleine expansion. Alors qu'elle était marginale il y a 30 ans, elle représente aujourd'hui plus de 15 % des efforts de recherche sur les menaces pesant sur les abeilles dans le monde. Cette tendance est en partie expliquée par l'augmentation de la littérature sur les abeilles sauvages. **Les abeilles sauvages représentent le principal centre d'intérêt des études portant sur la réduction des ressources florales et des habitats naturels, les mots-clés relatifs aux abeilles sauvages étant trouvés dans 2,8 fois plus de ces publications que les mots-clés relatifs aux abeilles domestiques. En comparaison, le rapport est de 4,5 en faveur de l'abeille domestique pour les sujets relatifs aux pesticides, très probablement en raison des enjeux économiques de l'apiculture et de la maîtrise de leur élevage qui facilitent son utilisation comme espèce modèle en laboratoire.**

La recherche sur les pesticides en tant que menace pour les abeilles s'est également développée de manière substantielle, notamment dans ses dimensions appliquées (méthodologie de l'évaluation des risques, biosurveillance, analyses chimiques, etc.) (Figure 2.2b). Au total, les thèmes liés aux pesticides représentent désormais 27,7 % du corpus de la recherche sur les menaces. Sans surprise, les insecticides, et notamment les néonicotinoïdes, sont les substances les plus étudiées dans ce contexte (57,8 % des occurrences de mots-clés au cours des dernières années, 2013-16), tandis que les fongicides (5,1 %) et les herbicides (1,0 %) sont rarement étudiés en tant que menaces pour les abeilles. La recherche sur les acaricides en tant que traitements contre *Varroa* (6,4 %) devient plus populaire, probablement en raison de la poursuite de la propagation de *Varroa* dans le monde, mais aussi de la prise de conscience des effets secondaires possibles sur les populations d'abeilles (Le Conte et al., 2010). Outre les grandes catégories de pesticides, une gamme diversifiée de substances polluantes est désormais étudiée, dont les mots-clés se retrouvent dans 29,7% des études de ces dernières années.

Enfin, deux sources de menace pour les abeilles émergent actuellement : les changements climatiques et les invasions biologiques. En tant que menace pour les abeilles, le changement climatique reste étonnamment peu étudié à ce jour (3,2% de la littérature sur les menaces des abeilles). Mais ce sujet pourrait devenir une préoccupation majeure dans les années à venir, d'autant plus que les études écologiques à long terme font état d'importantes modifications de l'aire de répartition des abeilles sauvages en réponse au réchauffement climatique (Kerr et al., 2015). De même, les invasions biologiques d'abeilles et de plantes exotiques sont susceptibles d'altérer la stabilité des réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs indigènes. Les plantes invasives peuvent diminuer localement l'abondance des espèces végétales indigènes et des communautés de pollinisateurs associées. Certaines espèces d'abeilles invasives, y compris celles introduites par l'homme à des fins agricoles et qui ont fini par se naturaliser (par exemple *Bombus terrestris*), sont également préoccupantes en raison de la concurrence qu'elles peuvent exercer pour la nidification et les ressources florales, ainsi que de la propagation d'agents pathogènes (Geslin et al., 2017). Entrent également dans cette catégorie une série récente d'études mesurant la concurrence entre les abeilles domestiques et les pollinisateurs sauvages dans les zones naturelles protégées (Mallinger et al., 2017; Wojcik et al., 2018), de nature à générer des inquiétudes chez les biologistes de la conservation (Geldmann and González-Varo, 2018). Ce thème est abordé dans le [Chapitre 6](#).

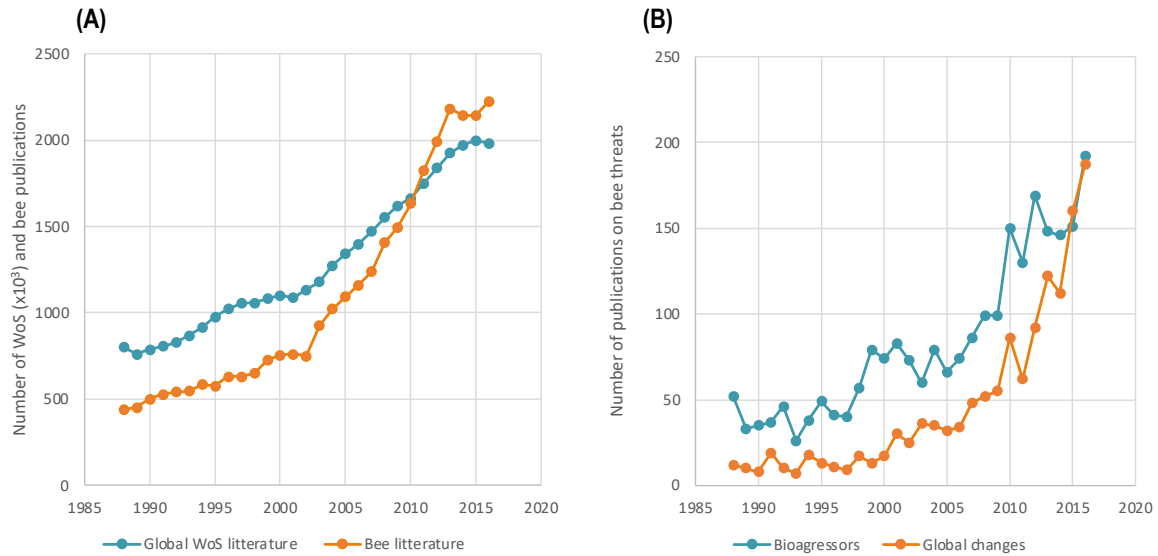


Figure 2.1. Analyse bibliométrique illustrant l'essor de la recherche scientifique dédiée aux abeilles au sens large, au cours des trente dernières années. (A) Le nombre annuel de publications scientifiques relatives aux abeilles est comparé à la production scientifique globale indexées dans le Web of Science (WoS), toutes disciplines confondues. Au cours des années 2000, l'effort de recherche dédié aux abeilles s'est intensifié, aboutissant à un taux de croissance interannuel près de deux fois supérieur au taux moyen observé dans l'ensemble des disciplines. (B) Au sein du corpus de littérature dédié aux abeilles, deux sous-ensembles ont été distingués : le sous-corpus de l'étude des menaces liées aux bioagresseurs (acarien *Varroa*, microspores *Nosema*, virus et autres pathogènes et prédateurs) et celui des menaces liées aux changements globaux (changements climatiques, changements dans l'utilisation des terres et les pratiques agricoles, invasions biologiques). Les corpus de littérature ont été constitués par le moyen d'une routine de requêtes itératives par mots-clés dans le WoS. Dans un premier temps, une série de mots clés relatifs aux abeilles et à l'apiculture ont été produits à dire d'expert. Un échantillonnage des références obtenues (titres, mots-clés et résumés) a été inspecté afin de déterminer d'éventuelles confusions de sujets en raison de mots-clés à double-sens, ou afin d'ajouter de nouveaux mots-clés pertinents qui auraient été omis. Les requêtes ont ainsi été affinées jusqu'à stabilisation d'un corpus global de littérature dédié aux abeilles et estimé à 31.989 publications. Dans un second temps, ce corpus global a été subdivisé en sous-corpus liés aux menaces affectant les abeilles, en utilisant de la même façon une approche de formulation de requête itérative jusqu'à obtenir des sous-corpus de littérature stabilisés. Lorsque c'était possible, les références obtenues dans les sous-corpus ont été inspectées de façon exhaustive pour confirmer la pertinence des requêtes finales. Tiré de [Decourtye et al. \(2019\)](#).

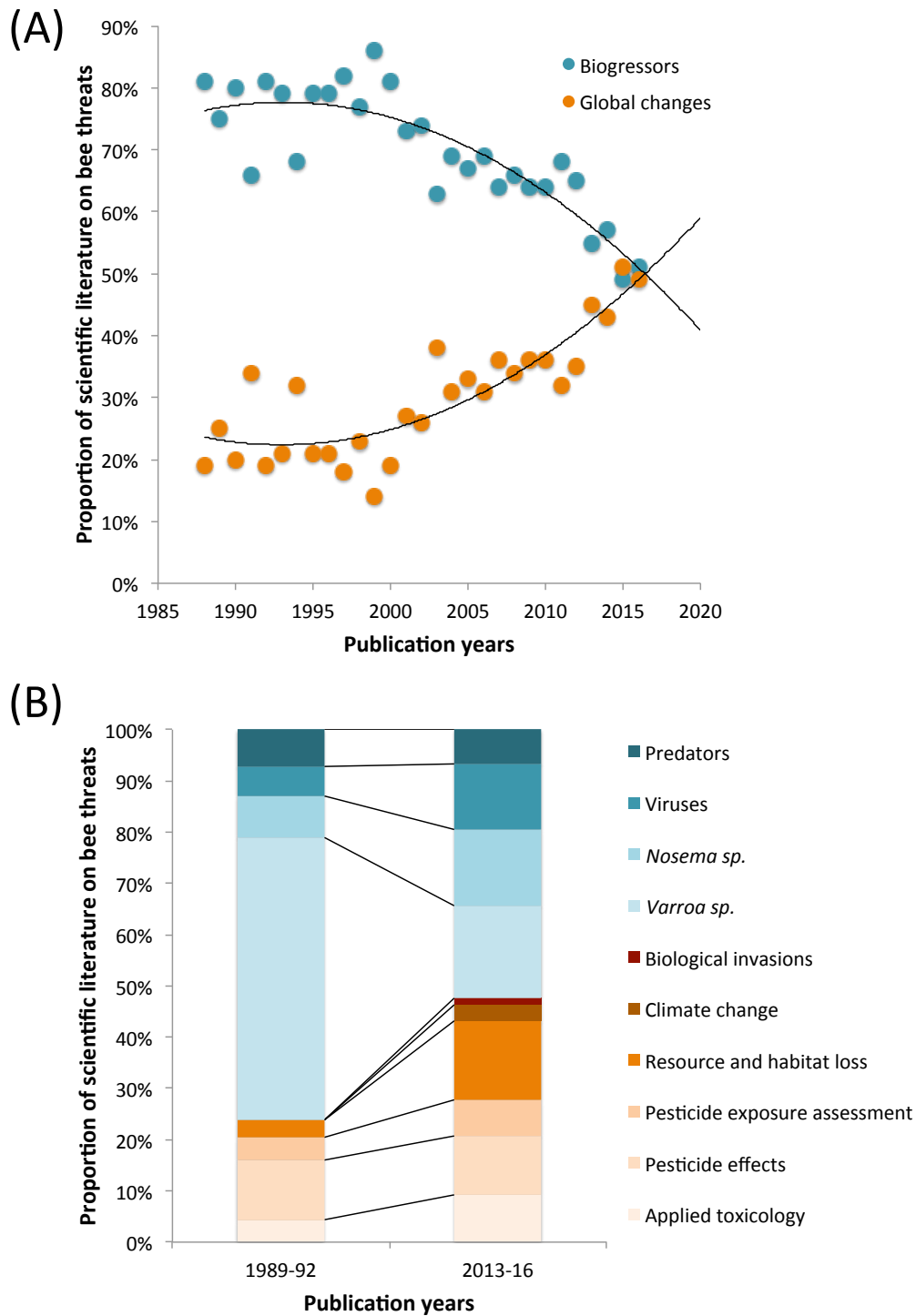


Figure 2.2. Évolution relative des sous-corpus de la littérature scientifique liée aux menaces pesant sur les abeilles ces 30 dernières années : l'étude des bioagresseurs (acarien *Varroa*, microspores *Nosema*, virus et autres pathogènes et prédateurs) et l'étude des changements globaux (changements climatiques, changements dans l'utilisation des terres et les pratiques agricoles, invasions biologiques) ($n=3639$ articles scientifiques indexés). (A) la projection des tendances montre que les menaces liées aux changements globaux deviennent aujourd'hui majoritaires par rapport aux menaces liées aux bioagresseurs. (B) Détail des grandes catégories de menaces mobilisant les scientifiques dans les deux sous-corpus de littérature. Tiré de [Decrouyte et al. \(2019\)](#).

2.3. Le déclin des insectes pollinisateurs affecte la stabilité des rendements agricoles

Depuis la prise de conscience d'un déclin de la diversité et de l'abondance des insectes pollinisateurs, un débat s'est engagé sur les risques de diminution du rendement des cultures dépendantes des pollinisateurs, ce qui définirait un état de "crise de la pollinisation" (Ghazoul, 2005; Steffan-Dewenter et al., 2005). Bien que certaines méta-analyses réalisées sur les grandes tendances des rendements à l'échelle mondiale ne révèlent pas de chutes notables de la productivité globale des cultures entomophiles (Aizen et al., 2008; Ghazoul and Koh, 2010), des déficits de pollinisation peuvent être constatés pour certaines cultures à l'échelle régionale ou locale (Aizen et al., 2009). Il apparaît que le service de pollinisation décroît avec l'éloignement des habitats naturels, qui jouent un rôle de sources de pollinisateurs, résultant en une diminution des rendements et de leur stabilité dans le temps (Garibaldi et al., 2011). **Ces observations posent la question d'un possible compromis entre intensification de l'agriculture et préservation du service de pollinisation des cultures entomophiles.** Nous avons exploré cette hypothèse à l'échelle nationale en analysant un jeu de données portant sur les 54 principales cultures produites en France au cours des deux dernières décennies (Deguines et al., 2014).

Si d'un côté, l'intensification agricole permet d'augmenter les rendements, mais que d'un autre côté, elle est préjudiciable pour les espèces qui participent au service de pollinisation, alors on devrait s'attendre à ce que l'augmentation du rendement avec l'intensification agricole soit mitigée pour les cultures dépendantes des pollinisateurs. En termes statistiques, cela se traduirait par une interaction négative entre l'effet de l'intensification agricole et l'effet de la dépendance des cultures aux pollinisateurs pour leurs rendements – le rendement étant exprimé en rendement absolu, mais aussi en stabilité temporelle du rendement.

Cette question a été abordée en utilisant des bases de données nationales publiques : d'une part les rendements par région de France pour 54 cultures entre 1989 et 2010 pour notre variable dépendante (Service de la Statistique et de la Prospective du Ministère de l'Agriculture et de l'Agroalimentaire), d'autre part le niveau d'intensification agricole par région pour notre variable explicative (High Nature Value indicator, combinant des données régionales de diversité des cultures, de pratiques phytosanitaires et de diversité paysagère). Les données brutes de rendements annuels, par région et par culture, ont été corrigées pour retirer et contrôler leur tendance de fond à augmenter à travers les années. Elles ont été ensuite standardisées en unités d'écart type pour permettre une comparaison entre cultures.

Nous avons par ailleurs collecté des données de dépendance des cultures aux pollinisateurs provenant de synthèses de littérature scientifique (Klein et al., 2007). La dépendance des cultures est la perte proportionnelle de rendements en l'absence des pollinisateurs. Nous avons considéré un gradient de dépendance des cultures en cinq classes, allant de 0 % (par exemple pour des céréales) jusqu'à 95 % (par exemple pour les cucurbitacées).

Conformément aux hypothèses de travail, l'intensification agricole pour les cultures peu dépendantes des pollinisateurs permet une augmentation des rendements (Figures 2.3a,b,c), mais cette augmentation des rendements est mitigée et même annulée avec l'intensification agricole dans le cas des cultures dépendantes des pollinisateurs (Figures 2.3d,e). Pour la variabilité des rendements (mesurée en coefficient de variation), les patterns sont réciproques : l'intensification agricole diminue la variabilité des rendements des cultures à faible dépendance, mais pas de celles à forte dépendance des pollinisateurs (Figures 2.3f à j). Cette analyse révèle donc un paradoxe : à l'échelle régionale, l'intensification agricole ne

garantirait pas une meilleure productivité et stabilité des rendements pour les cultures entomophiles, comme c'est observé pour les cultures non-dépendantes des pollinisateurs.

Ces résultats indiquent que les avantages de l'intensification de l'agriculture peuvent être contrebalancés par la réduction des services de pollinisation. C'est une situation de compromis, ou trade-off, entre intensification agricole et préservation des services écosystémiques de pollinisation entomophile. C'est à notre connaissance l'une des premières études qui montre que les pertes du service de pollinisation à l'échelle locale peuvent effectivement se répercuter à des échelles spatiales supérieures, notamment l'échelle nationale qui est une échelle pertinente pour les prises de décision politiques.

2.4. Conclusions : l'écologie de l'approvisionnement est à la croisée des chemins

Dans le contexte actuel d'affaiblissement et de déclin des populations d'abeilles, l'écologie de l'approvisionnement est à la croisée des chemins. L'effort de recherche global en apidologie témoigne d'un intérêt émergent pour l'étude de l'altération des habitats naturels et des ressources florales comme menaces majeures pour les abeilles et autres insectes floricoles. Les espèces d'abeilles sauvages aux exigences alimentaires spécialisées (oligolectiques) seraient plus sensibles aux risques de disparitions locales.

Par ailleurs, les risques toxicologiques liés aux pesticides agricoles, également de plus en plus étudiés en apidologie, sont étroitement dépendants de l'activité d'approvisionnement des abeilles. Celles-ci peuvent être exposées au cours de leur butinage soit par contact avec les cultures traitées par épandage, soit par ingestion de pollen ou nectar contaminé par des résidus de traitements systémiques (enrobage des graines avec des substances se diffusant dans toute la plante au fur et à mesure de sa croissance).

L'écologie de l'approvisionnement des abeilles est aussi au centre des préoccupations à travers la question des services écosystémiques de pollinisation des cultures entomophiles. Les rendements agricoles de ces cultures dépendent d'une accumulation de paramètres liés aux comportements de quête alimentaire des abeilles, sauvages comme domestiques : ressources florales privilégiées, déplacements entre compartiments naturels et cultivés, résilience face à l'intensification agricole et aux risques toxicologiques...

Finalement, c'est encore l'écologie de l'approvisionnement qui est en jeu dans la conception des mesures agro-écologiques (MAE) visant à promouvoir les abeilles et la durabilité des systèmes apicoles, ou encore dans la protection de la fonction de pollinisation, bénéfique aux cultures et à la flore sauvage.

Les chapitres suivants proposeront une mise en perspective de nos activités de recherche sur l'écologie de l'approvisionnement des abeilles domestiques et sauvages dans les systèmes de grandes cultures. Un portrait général de l'utilisation des ressources florales cultivées et spontanées par les abeilles sera d'abord présenté ([Chapitre 3](#)). Une synthèse de nos travaux sur les conséquences de la contamination des ressources florales par les pesticides agricoles sera ensuite proposée ([Chapitre 4](#)). Ces deux dimensions de l'écologie de l'approvisionnement – utilisation et contamination des ressources florales – seront intégrées à travers une approche de modélisation de la résilience des colonies d'abeilles domestiques ([Chapitre 5](#)). Enfin, des perspectives de recherche seront discutées sur la concurrence alimentaire entre abeilles sauvages et domestiques dans ce nouveau contexte de l'anthropocène ([Chapitre 6](#)).

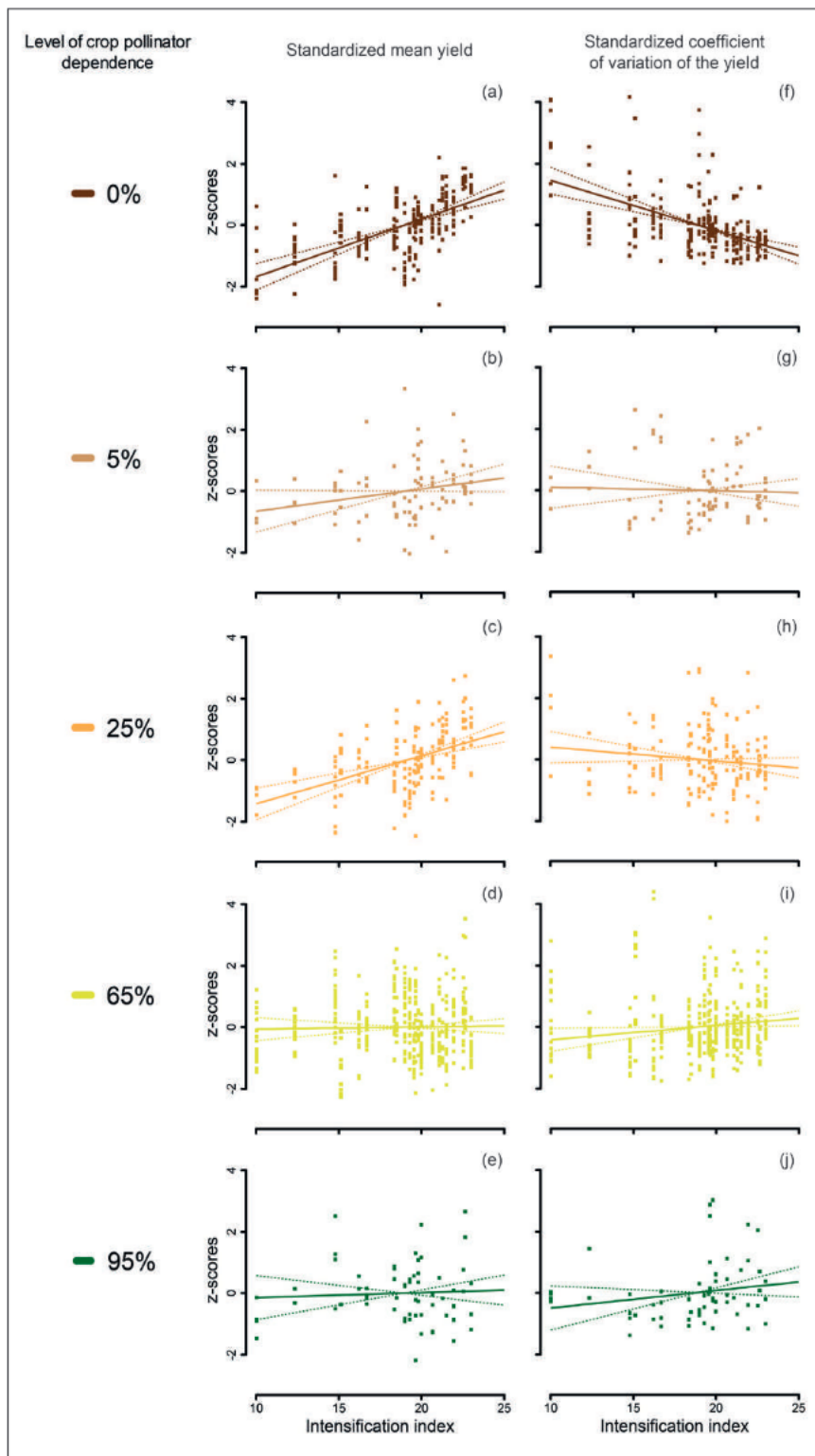


Figure 2.3. Évolution des rendements régionaux moyens annuels (à gauche) et de leur variabilité (à droite) en fonction de l'intensification agricole, pour des cultures peu dépendantes des pollinisateurs (0%) à fortement dépendantes (95%). L'interaction statistique entre intensification agricole et dépendance aux pollinisateurs est très significative – aussi bien pour les rendements et que pour leur variabilité – indiquant une situation de compromis entre intensification agricole et préservation des services écosystémiques de pollinisation entomophile (Dequines et al., 2014).

3. Ecologie de l’approvisionnement des abeilles domestiques et sauvages en système de grandes cultures

Ce chapitre présente une revue des travaux de recherche entrepris en collaboration avec l’UMT PrADE et le dispositif ECOBEE, ayant pour objectifs de documenter l’écologie de l’approvisionnement des abeilles et de caractériser leurs interactions avec les surfaces cultivées et naturelles dans un système de grandes cultures.

Caractérisation des principales ressources florales des abeilles domestiques en système de grandes cultures : les périodes de disette alimentaire et leurs effets sur la dynamique des colonies.

- 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. *J. Api. Res.* 53, 57–66. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.53.1.05>
- 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. *Ecol. Appl.* 25, 881–890. <https://doi.org/10.1890/14-1011.1>
- Requier, F., Odoux, J.-F., **Henry, M.**, Bretagnolle, V., 2017. The carry-over effects of pollen shortage decrease the survival of honeybee colonies in farmlands. *J. Appl. Ecol.* 54, 1161–1170. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12836>

Caractérisation des patrons de diversité des communautés d’abeilles sauvages en système de grandes cultures et de leur interactions avec les ressources florales cultivées et spontanées.

- Rollin, O., Bretagnolle, V., Decourtye, A., Michel, N., Vaissière, B.E., **Henry, M.**, 2013. Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agric. Ecosyst. Environ.* 179, 78–86. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.07.007>
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Fortel, L., Guilbaud, L., **Henry, M.**, 2015. Habitat, spatial and temporal drivers of diversity patterns in a wild bee assemblage. *Biodivers Conserv* 1–20. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0852-x>
- Rollin, O., Pérez-Méndez, N., Bretagnolle, V., **Henry, M.**, 2019. Preserving habitat quality at local and landscape scales increases wild bee diversity in intensive farming systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 275, 73–80. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.01.012>

Emergence d’une approche éco-physiologique pour relier l’écologie de l’approvisionnement et la dynamique des populations d’abeilles.

- Alaux, C., Allier, F., Decourtye, A., Odoux, J.-F., Tamic, T., Chabirand, M., Delestra, E., Decugis, F., Conte, Y.L., **Henry, M.**, 2017. A ‘Landscape physiology’ approach for assessing bee health highlights the benefits of floral landscape enrichment and semi-natural habitats. *Sci. Rep.* 7, 40568. <https://doi.org/10.1038/srep40568>

3.1. Introduction : l'hétérogénéité spatiale et temporelle des ressources florales en système de grandes cultures.

Les systèmes agricoles ont subi des évolutions profondes en France depuis la mise en place de la politique agricole commune, il y a 50 ans. Les grands bassins de production ont suivi une logique d'intensification agricole, se traduisant par le développement de la mécanisation, l'élargissement des parcelles et des exploitations, l'uniformisation des systèmes de cultures et l'utilisation accrue d'intrants chimiques (fertilisants, herbicides, fongicides, insecticides, etc.). Dans **les territoires de grandes cultures (rotations annuelles alternant céréales, oléagineux, maïs et autres fourrages)**, les réseaux bocagers qui maillaient autrefois les paysages ont reculé au profit de grandes étendues implantées de quelques cultures seulement. Les habitats dits semi-naturels se réduisent aujourd'hui aux espaces interstitiels étroits entre les parcelles (haies, bords de champs et de chemins), jachères, prairies permanentes et espaces boisés qui ne totalisent qu'une faible proportion de la surface agricole utile. Le recul et la fragmentation des habitats semi-naturels sont considérés comme l'une des principales causes de l'érosion de la biodiversité dans ces agrosystèmes.

Comme les autres invertébrés, le groupe des Apiformes est affecté par l'intensification agricole. Les Apiformes, c'est-à-dire les abeilles au sens large, comprennent non seulement l'abeille domestique *Apis mellifera*, mais également l'ensemble des abeilles sauvages, soit un millier d'espèces en France métropolitaine et près de 25 000 dans le monde (Michener, 2007). Le déclin des abeilles sauvages observé depuis les années 1980 est étroitement associé au déclin des plantes à fleurs dans les agrosystèmes et autres habitats sous influence anthropique (Biesmeijer et al., 2006). Parallèlement, l'activité d'apiculture a subi de profondes mutations. Les pratiques traditionnelles ont fait place à des pratiques plus intensives, notamment pour compenser la mortalité accrue des colonies et la diminution des rendements de miel. La durabilité des exploitations apicoles dans les systèmes de grandes cultures est maintenant fragilisée. Les apiculteurs ont recours à des transhumances saisonnières et à du nourrissage artificiel au sucre pour aider les colonies à traverser les périodes de pénuries de ressources florales (Odoux et al., 2014).

Dans ce contexte de la simplification extrême des paysages agricoles, de nombreuses questions émergent sur la disponibilité des ressources florales pour les abeilles. Abeilles domestiques et sauvages partagent-elles les mêmes ressources ? Quelle place occupent les cultures fleuries dans leur alimentation ? La quantité et la diversité des ressources florales sont-elles limitantes ? Si oui, comment adapter les itinéraires techniques pour pallier les déficiences nutritionnelles ? Depuis 2011, l'UMT PrADE a entrepris divers programmes de recherches, le plus souvent en partenariat avec le dispositif ECOBEE, visant à documenter l'écologie de l'approvisionnement des abeilles en systèmes de grandes cultures (Odoux et al., 2014). Ce chapitre présente les principaux résultats obtenus dans le cadre de ce partenariat au cours de ces dernières années.

La Zone Atelier de Plaine & Val de Sèvre (ZAPVS) couvre une superficie de 450 km², comprenant environ 13 000 parcelles agricoles dont les rotations culturales sont documentées chaque année depuis 1995. Dans cet agrosystème intensif, les ressources florales disponibles pour les abeilles sont de deux types (Rollin et al., 2013) : d'une part des cultures fleuries attractives et d'autre part les ressources florales spontanées dans les habitats semi-naturels résiduels. Les cultures fleuries occupent des surfaces conséquentes, représentées principalement par le tournesol (environ 12% de l'assolement total), le colza (10%), le maïs (9%) ou la luzerne (4%). Hormis les prairies (6% de l'assolement), les espaces dits semi-

naturels, ou interstitiels, occupent des surfaces plus restreintes et difficiles à estimer : jardins et vergers (3%), milieux boisés (3%), bords de champs et de routes (3%), réseaux de haies (en moyenne 5km de linéaires par km² (source : archives SIG locales et fonds cartographiques IGN). Finalement, même si elles sont par définition inféodées aux parcelles agricoles, les plantes adventices des cultures entrent également dans la catégorie des ressources spontanées potentiellement utilisées par les abeilles (Bretagnolle and Gaba, 2015).

Les cultures fleuries et les ressources florales spontanées diffèrent par bien des aspects. Bien qu'abondantes dans l'environnement, les cultures fleuries ne sont disponibles que temporairement. Elles constituent des « pulses » de ressources, offrant aux abeilles des quantités localement massives de nectar et/ou pollen, mais sur de courtes périodes. A l'opposé, la flore spontanée des habitats semi-naturels constitue une ressource délivrée de façon plus parcimonieuse dans l'espace et le temps (Odoux et al., 2012).

Dans cet environnement changeant, l'activité d'apiculture est rythmée par les deux miellées saisonnières : la miellée de colza (avril-mai) et la miellée de tournesol (juillet-août). **Entre ces deux périodes de floraison de masse, de fin mai à début juillet, seules les ressources florales spontanées demeurent disponibles. Cette transition d'environ 1,5 mois est perçue comme une phase de disette alimentaire (Figure 3.1)**, avec un ralentissement prononcé des apports de pollen et nectar à la ruche (Odoux et al., 2014; Requier et al., 2017). Pendant la disette, les habitats semi-naturels doivent donc jouer un rôle de compensation écologique nécessaire au maintien des colonies d'abeilles domestiques, mais aussi des populations d'abeilles sauvages (Albrecht et al., 2007).

3.2. Les plantes adventices fournissent jusqu'à près de 50% du pollen aux abeilles domestiques dans les systèmes de grandes cultures.

Les suivis démographiques et sanitaires des colonies d'abeilles domestiques sur le territoire (dispositif ECOBEE ; Figure 3.1), ont permis de dresser un état des lieux précis de l'alimentation d'*Apis mellifera* en système de grandes cultures (Odoux et al., 2014; Requier et al., 2015). La méthodologie est basée sur des analyses palynologiques de pelotes de pollen échantillonnées à l'entrée de la ruche au moyen de trappes à pollen. Celles-ci sont composées d'une grille avec des ouvertures étroites à travers lesquelles les abeilles doivent se faufiler, perdant ainsi une partie de leurs pelotes de pollen. Les pelotes récupérées dans un tiroir sont ensuite homogénéisées, dégraissées et identifiées au microscope. En complément, des analyses palynologiques sont effectuées sur des échantillons de miel (melissopalynologie). En effet, le miel contient des grains de pollen résiduels provenant des plantes visitées pour le nectar. En les identifiant, on peut ainsi obtenir une idée approximative des principales plantes butinées pour le nectar. Les analyses palynologiques réalisées sur 450 échantillons de pollen et 67 de miel (Requier et al., 2015) ont recensé 228 espèces ou groupes de plantes visitées par les abeilles domestiques. Elles ont permis de préciser les parts respectives de l'effort de butinage allouées à la collecte de nectar ou de pollen selon les types de ressources fleuries.

Au début du printemps, plus de 80% des apports polliniques proviennent d'arbres (châtaigniers, érables), d'arbustes ou d'autres plantes associées aux milieux boisés (ronces, aubépines, *prunus* sp.). Le colza, à l'inverse ne participe que marginalement à l'apport de pollen (environ 15%), mais contribue à l'essentiel de l'apport en nectar (>80%). A la fin du printemps, pendant la disette printanière qui succède à la floraison du colza, les flux moyens de pollen entrant à la ruche diminuent d'un facteur trois. C'est pourtant à cette période que

la diversité des pollens récoltés est maximale (18 à 26 espèces par échantillonnage d'une journée par les trappes à pollen). La majorité du pollen provient alors de plantes de la strate herbacée, et en particulier des plantes classées comme adventices des cultures (jusqu'à près de 50% du volume pollinique rapporté). Les principales plantes herbacées contribuant au volume pollinique incluent en particulier le coquelicot *Papaver rhoeas*, la mercuriale *Mercurialis annua*, le réséda *Reseda lutea*, ou encore les brassicacées du genre *Sinapis*.

Au cours de l'été, entre juillet et début août, l'alimentation de l'abeille domestique est de nouveau influencée par la présence d'une culture oléagineuse, le tournesol. Comme le colza, le tournesol est surtout butiné pour son nectar (>80% de l'apport en nectar), mais plus minoritairement pour son pollen (15%), difficile à agréger en raison de sa structure échinée. A cette période, **l'apport de pollen est pour moitié assuré par le maïs.** Le maïs a un système de pollinisation anémophile (par le vent). Il ne dépend pas des abeilles pour sa pollinisation et ne produit pas de nectar. Mais ses grains de pollen abondants et de grande taille sont facilement amalgamés par les abeilles. Celles-ci n'hésitent pas à le collecter en quantité, malgré sa faible valeur nutritive (faible teneur en protéines et lipides) (Di Pasquale et al., 2016) et sa forte teneur en amidon que les abeilles sont incapables de métaboliser.

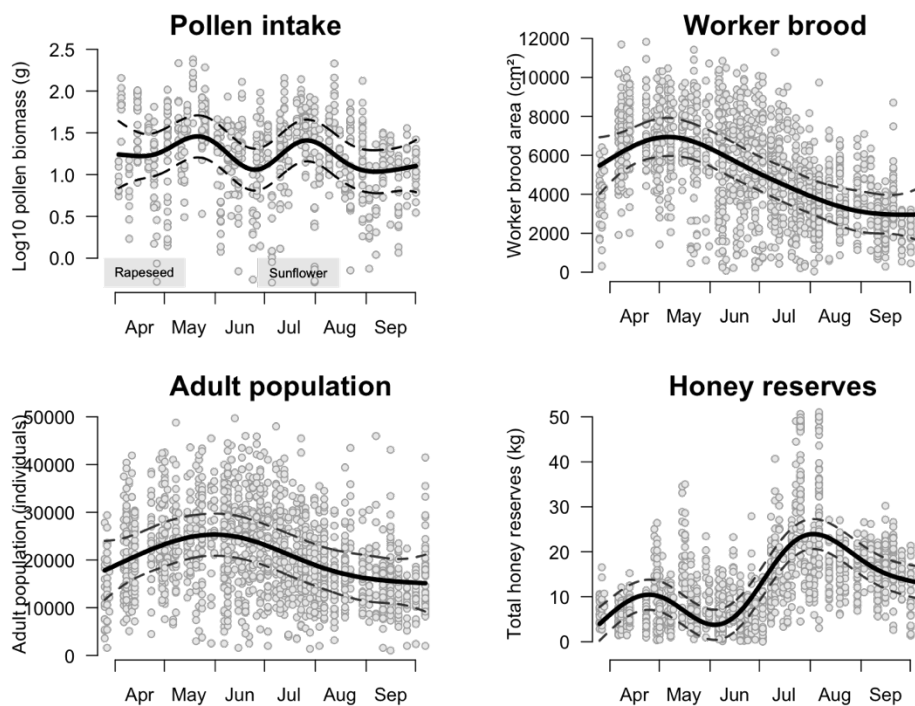


Figure 3.1 : Cinétique temporelle moyenne de 250 colonies d'abeilles domestiques suivies pendant cinq saisons apicoles en système de grandes cultures (mars-octobre). Les suivis de colonies comprenaient la quantification des flux de pollen entrant, la mesure des surfaces totales de couvain sur les cadres, la taille de la population adulte, et la quantité de miel mis en réserves dans le corps de ruche (et donc disponible pour les abeilles car non prélevé par les apiculteurs). Les périodes approximatives de floraison des principales cultures fleuries sont indiquées par les zones grisées (colza, tournesol). La diminution assez abrupte des entrées de pollen en mai-juin indique la période de disette entre les deux cultures fleuries (à noter que l'échelle logarithmique atténue visuellement l'amplitude du déclin). Sur cette même période, alors que les populations atteignent leur maximum, les réserves de miel disponibles chutent également, indiquant que son stockage est déficitaire par rapport à sa consommation par la colonie (Odoux et al., 2014; Requier et al., 2017).

3.3. Abeilles sauvages et domestiques : des stratégies d'approvisionnement contrastées.

En dépit de l'intensification agricole qui a uniformisé les systèmes de grandes cultures ces dernières décennies, une grande diversité d'abeilles sauvages subsiste dans les paysages ruraux. Un inventaire à large échelle des abeilles sauvages a été réalisé dans la zone d'étude à partir de 2010. Ceux-ci ont révélé l'existence d'une diversité insoupçonnée d'abeilles sauvages : on estime la richesse spécifique du territoire à environ 300 espèces, soit près d'un tiers de la faune des Apiformes de France métropolitaine (Rollin et al., 2015). Cependant, les abeilles sauvages utilisent les ressources cultivées ou spontanées différemment des abeilles domestiques, ce qui impliquerait des mesures agro-environnementales (MAE) distinctes et complémentaires pour promouvoir efficacement les populations d'abeilles au sens large dans les zones de grandes cultures (Rollin et al., 2013).

Cette dernière étude a comparé la fréquentation des différents types de ressources par les trois groupes d'abeilles ciblés par les MAE européennes : les abeilles domestiques, les bourdons (*Bombus sp.*) et les autres abeilles sauvages, pour l'essentiel solitaires contrairement aux deux autres groupes qui vivent en colonies. L'activité de butinage des abeilles a été quantifiée grâce à des captures standardisées au filet dans les cultures fleuries et les habitats semi-naturels herbacés et ligneux du territoire. L'inventaire s'est déroulé pendant trois ans, sur 812 sites, en suivant une stratégie d'échantillonnage standardisée et extensive (Figure 3.2). Au total, près de 30 000 abeilles butineuses ont été inventoriées sur 127 espèces de plantes, dont 22 000 abeilles domestiques, 1 500 bourdons et 6 500 individus d'autres espèces sauvages.

Les résultats montrent que **les abeilles domestiques butinent préférentiellement les cultures fleuries (colza, tournesol, luzerne) tandis que les abeilles sauvages sont retrouvées plus fréquemment et en plus grand nombre dans les fleurs spontanées des habitats semi-naturels herbacés (Figure 3.3)**. Par extension, la richesse spécifique des assemblages d'espèces d'abeilles est 4 à 5 fois supérieure dans les milieux semi-naturels herbacés échantillonnés que dans les champs à floraison massive de colza et tournesol (Rollin et al., 2015), selon des projections de richesse cumulée (Figure 3.4).

Pourquoi une telle répartition ? Les abeilles domestiques vivent en colonies constituées de milliers d'individus qu'il faut nourrir. Les cultures oléagineuses, qui procurent une floraison massive sur une courte période seraient donc privilégiées par les colonies. Une autre explication possible, qu'il ne faut pas dissocier de la première, est la sélection au fil du temps par les apiculteurs des colonies les plus productives en miel, et donc favorisant les floraisons de masse pour le butinage. Les abeilles sauvages, pour la plupart solitaires, peuvent également être spécialisées sur des genres ou familles de plantes non cultivées. C'est par exemple le cas de l'andrène *Andrena florea* qui dépend du pollen de bryone (*Bryonia dioica*), ou de la collète *Colletes hederæ* étroitement associée au lierre (*Hedera helix*), pour ne citer que les exemples de spécialisation les plus connus. Les bourdons, eux, présentent une stratégie intermédiaire entre abeilles domestiques et autres sauvages, utilisant la flore spontanée ou cultivée de façon plus équilibrée.

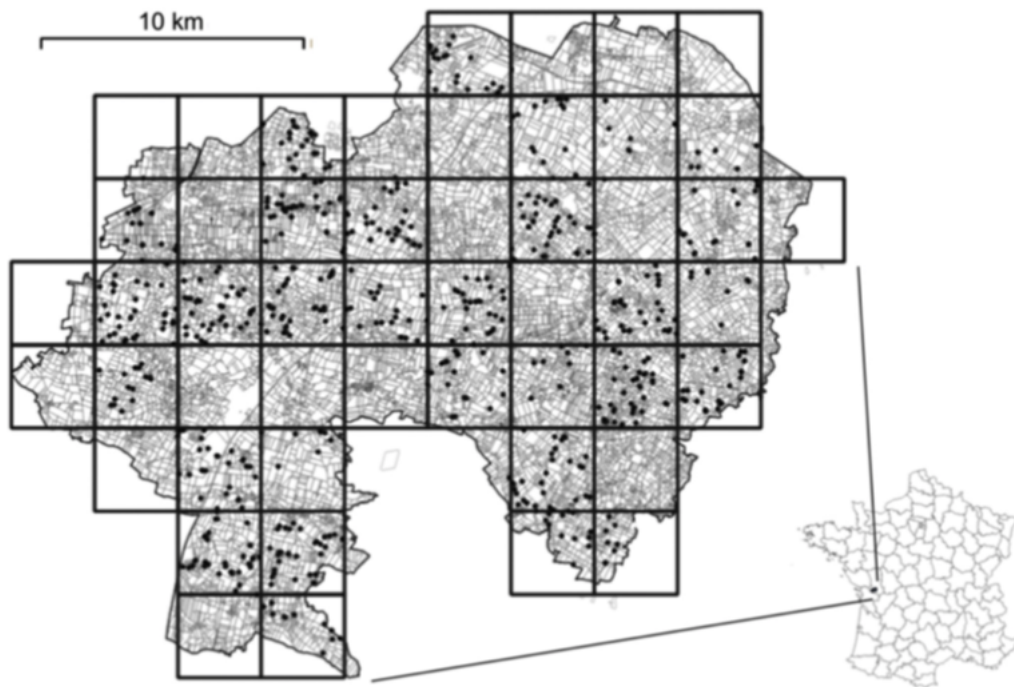


Figure 3.2. Représentation de la stratégie d'échantillonnage standardisée et extensive du butinage des abeilles dans la zone d'étude. Cette stratégie repose sur l'évaluation rapide des communautés locales (*rapid assessment*) par des temps d'observation et de capture standardisés, mais relativement courts, dans les habitats fleuris. La diversité des habitats échantillonnés (cultures, prairies, bords de champs, haies et lisières, etc.) et la réplique spatiale des échantillonnages sont privilégiées, au détriment d'inventaires répétés et intensifs dans un nombre restreint de sites. Un système de stratification spatiale suivant un maillage de 3x3km (lignes continues) est utilisé pour répartir l'effort de capture de façon homogène entre les trois années d'échantillonnage. Tiré de [Rollin et al. \(2019\)](#).

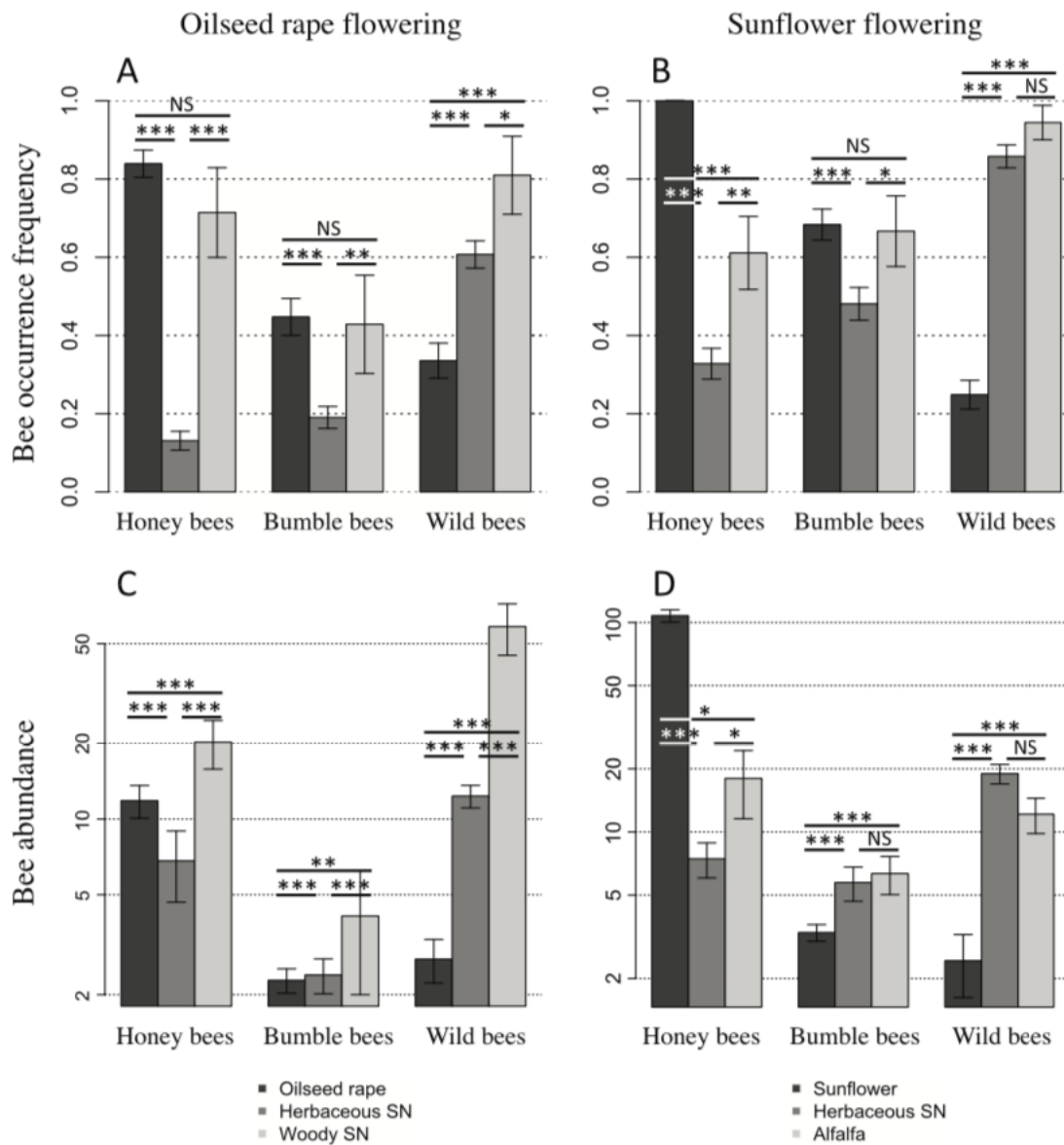


Figure 3.3. Fréquence d'occurrence (A et B) et abondance (C et D) des groupes d'abeilles dans les habitats fleuris, pendant la floraison du colza (à gauche) et du tournesol (à droite), d'après des sessions échantillonnages standardisés dans un total de 812 sites. SN indique les habitats semi-naturels. Les barres délimitent les intervalles de confiance à 95%. Les préférences entre deux habitats différent pour un groupe d'abeilles s'il existe une différence statistiquement significative (NS : $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$). Tiré de Rollin et al. (2013).

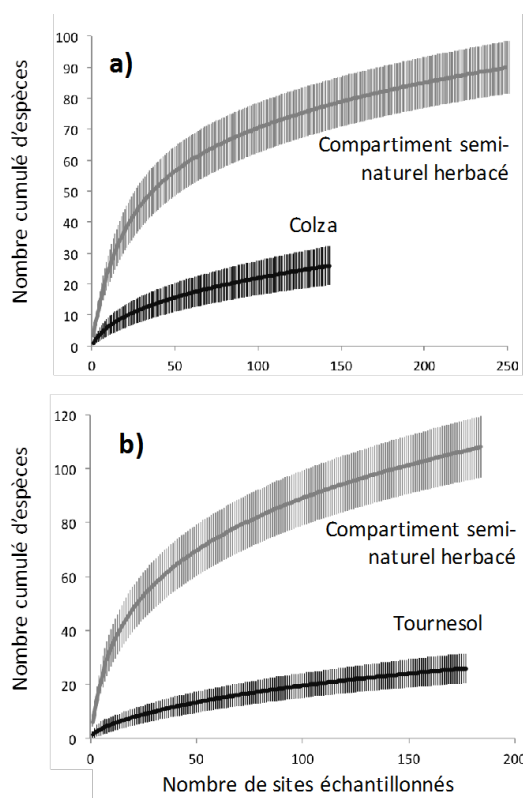


Figure 3.4 : Courbes de richesse spécifique des abeilles sauvages cumulées suivant le nombre de sites échantillonnés dans un système de grandes cultures (Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre, Poitou-Charentes), (a) au printemps dans les champs de colza et milieux semi-naturels herbacés environnants, (b) en été dans les champs de tournesols et milieux semi-naturels herbacés environnants. Tiré de [Rollin et al. \(2015\)](#).

3.4. Implications pour la protection des abeilles domestiques et la conservation des abeilles sauvages dans les systèmes de grandes cultures.

3.4.1. Les ressources florales cultivées.

Les observations de relative pauvreté de la communauté des abeilles sauvages dans les cultures de masse florale ([Rollin et al., 2015](#)) fut intégrée ultérieurement à une méta-analyse qui confirma la robustesse de ce pattern à travers une large gamme d'études similaires provenant de cinq continents ([Kleijn et al., 2015](#)). Les données issues de 90 inventaires des communautés d'abeilles dans 20 cultures entomophiles différentes ont indiqué que seule une petite minorité d'espèces représente l'essentiel du cortège des abeilles sauvages dans les cultures. **Ainsi, environ 80% des services de pollinisation apportés à ces cultures proviendrait du butinage par seulement 2% des espèces d'abeilles (abeilles domestiques comprises).** Celles-ci figurent généralement parmi les plus communes des pools d'espèces des régions considérées. Ces résultats suggèrent qu'une stratégie de protection des abeilles basée sur la seule maximisation des services écosystémiques aurait peu de chances d'assurer la conservation des espèces rares et menacées. Les efforts de conservation ne devraient donc pas se focaliser exclusivement sur le maintien des services écosystémiques, mais privilégier des approches génériques de conservation des habitats et des espèces.

3.4.2. Les ressources florales ligneuses.

Une catégorie de ressources florales est toutefois très utilisée par l'ensemble des groupes d'abeilles au printemps : les ressources florales ligneuses, c'est-à-dire offerte par des arbres

et arbustes, généralement dans les haies, lisières de forêt et autre végétation ornementale ou horticole (châtaigniers, érables, tilleuls, pommiers, pruniers et diverses autres espèces de la famille des rosacées, etc.). L'importance quantitative (abondance) et qualitative (diversité) des ressources florales ligneuses de printemps pour l'abeille domestique est confirmée à la fois par des inventaires de butinage (Figure 3.3) et par des analyses palynologiques du pollen ramené à la ruche (Requier et al., 2015). Les ressources florales ligneuses du printemps semblent à plus forte raison des ressources clé pour les abeilles sauvages, bourdons inclus, à en juger par les abondances et fréquences d'occurrence particulièrement élevées de ces groupes d'abeilles dans ces habitats (Figures 3.3a et 3.3c). La restauration et la gestion appropriée des habitats ligneux apparaissent donc comme un levier d'action efficace pour promouvoir les abeilles au sens large dans les zones de grandes cultures.

3.4.3. Les ressources florales herbacées.

Concernant les ressources florales herbacées, les inventaires extensifs de butinage (Rollin et al., 2019, 2015, 2013) montrent que les MAE orientées habitats (restauration des habitats semi-naturels de type prairies permanentes ou bords de champs) seront surtout intéressantes pour promouvoir la richesse spécifique des abeilles, tandis que les MAE orientées ressources (implantations de jachères mellifères et bandes fleuries) seront plus efficaces pour promouvoir la densité de quelques espèces communes et mobiles, y-compris l'abeille domestique introduite par l'apiculture. Ces approches sont donc complémentaires car elles favorisent un relâchement du phénomène de compétition possiblement engendré par les espèces communes et majoritaires (abeilles domestiques, certains bourdons) sur les espèces moins communes et aux exigences écologiques plus spécifiques, particulièrement en période de disette (Rollin et al., 2013).

En outre, le pattern naturel de diversité des abeilles sauvages dans ce type d'agrosystème est caractérisé par un fort turnover spatial (diversité β) à des échelles inférieures à 50km² (7-8 km de diamètre, Figure 3.5), définissant ainsi pour la première fois un ordre de grandeur concret pour recommander le regroupement de MAE en « unité effective de conservation » (Rollin et al., 2015). En d'autres termes, regrouper les efforts d'implantations de MAE favorables aux abeilles sur des territoires de 50km² permettrait de maximiser l'effort de conservation des communautés d'abeilles en termes de nombres d'espèces favorisées par unité de surface, par rapport à une stratégie d'implantations dispersées sur de plus grands territoires. Des analyses paysagères réalisées ultérieurement (Rollin et al., 2019) précisent que de telles unités territoriales de concentration des MAE pourraient être d'autant plus efficaces qu'elles seraient déployées dans les environnements contenant déjà une forte densité de milieux semi-naturels, garants de communautés d'abeilles plus riches à l'échelle des parcelles. Cette étude souligne cependant que les densités de milieux semi-naturels nécessaires pour supporter une diversité locale maximale d'abeilles sauvages dans l'agrosystème étudié devraient atteindre des proportions irréalistes de 20 à 25% de la SAU (surface agricole utile), alors que les objectifs proposés au niveau européen sont de 3% à 7%.

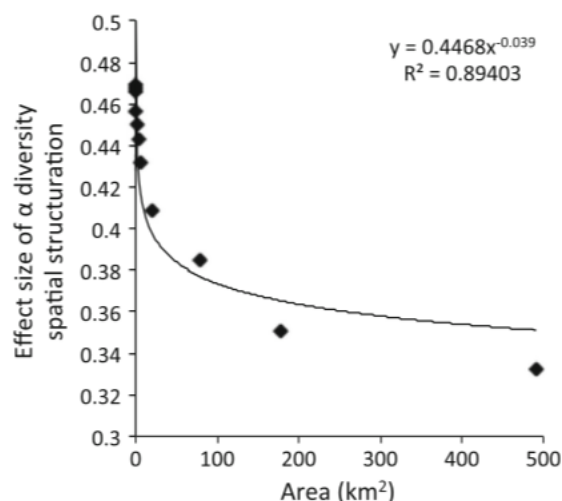


Figure 3.5. Représentation des variations spatiales de la composition spécifique des communautés d'abeilles sauvages (diversité β), c'est-à-dire le turnover de la diversité locale (diversité α) à travers la Zone Atelier de Plaine & Val de Sèvre. L'indicateur de diversité β représenté est issu d'une analyse de partitionnement additif des espèces (additive species partitioning) : il indique la différence relative (%) entre la diversité α moyenne des sites d'échantillonnage et les attendus d'une répartition aléatoire des espèces, de l'échelle locale (parcelle) à l'échelle régionale (ensemble de la zone d'étude). Seules les valeurs de diversité des abeilles provenant d'habitats herbacés semi-naturels ont été utilisées, calculées de manière additive à travers les échelles spatiales et moyennées entre les périodes d'étude. À titre d'illustration, la relation entre l'indicateur de diversité β et la superficie correspondante a été ajustée par une fonction de puissance (ligne continue). Le turnover, ou renouvellement des espèces, est maximal à travers des superficies d'environ 50km² (7-8 km de diamètre), dans lesquelles la diversité locale observée est en moyenne 38% inférieure à ce que l'on pourrait attendre d'une distribution aléatoire des espèces. Dans des zones focales plus étendues, le turnover est plus faible, en raison de la redondance de la composition spécifique à ces grandes échelles spatiales. Tiré de Rollin et al. (2015).

3.4.4. Les ressources florales adventices.

Des données complémentaires restent finalement à acquérir quant au rôle des plantes adventices des cultures dans le maintien des populations d'abeilles (Bretagnolle and Gaba, 2015). Certaines adventices, comme le coquelicot (*Papaver rhoeas*) associé aux parcelles de blé, peuvent être massivement collectées par les abeilles domestiques en période de disette (Requier et al., 2015). Si les adventices peuvent fournir jusqu'à près de 50% du pollen ramené par les abeilles domestiques dans le système de grandes cultures étudié, des itinéraires techniques plus extensifs (moins d'herbicides ou de contrôle mécanique des adventices) seraient à privilégier quand cela est économiquement envisageable. Cependant, selon leur position dans les parcelles, notamment à distance des bordures, les adventices seront théoriquement moins accessibles aux abeilles sauvages les plus petites qui ont un domaine vital restreint (Bailey et al., 2014).

3.5. Les risques d'affaiblissement des colonies d'abeilles domestiques dans les systèmes de grandes cultures : une approche éco-physiologique pour lier approvisionnement pollinique et taux de survie

3.5.1. Les abeilles domestiques choisissent-elles leurs ressources polliniques ?

Les abeilles au sens large dépendent de deux types de ressources alimentaires : le nectar comme source de carbohydrates et le pollen comme source de protéines, lipides, acides

aminés, vitamines et minéraux. Le nectar assure les apports énergétiques nécessaires aux individus. Chez l'abeille domestique, le nectar collecté et régurgité chargé d'enzymes par les butineuses, est partiellement déshydraté, puis mis en réserve dans les cellules sous forme de miel. Les réserves de miel dans la colonie fluctuent selon la disponibilité des ressources florales, l'activité des butineuses et les besoins de la colonie. Elles augmentent en phase de miellée mais diminuent pendant l'hiver et pendant les périodes de disette. Dans une moindre mesure, le pollen est également stocké dans les cellules sous forme de pain d'abeille. Il est surtout utilisé par les jeunes ouvrières qui achèvent leur développement et deviennent nourrices. Le pollen est essentiel pour le développement hormonal et des glandes hypopharyngiennes des nourrices et ainsi pour la sécrétion de la nourriture destinée aux larves. Le pollen est donc indispensable pour le développement de la colonie et sa survie. A l'échelle individuelle, une privation de pollen aura également des répercussions sur la santé des abeilles, notamment leur immunocompétence et leur tolérance aux pathogènes (Alaux et al., 2011, 2010b; Di Pasquale et al., 2013), ou encore leur survie. Pour mieux appréhender les risques de malnutrition des abeilles dans le contexte des ressources fluctuantes du système de grandes cultures étudié, la qualité nutritive des principales espèces de pollen a été mesurée (Requier et al., 2015), ainsi que leurs effets sur la physiologie des nourrices (Di Pasquale et al., 2016).

Les analyses palynologiques (Requier et al., 2015) suggèrent que les abeilles tendent à collecter des pollens de meilleure qualité nutritive au cours du printemps. En effet, les pollens les plus récoltés (en volume) à cette période sont aussi ceux qui présentent les plus fortes teneurs en protéines et en minéraux (Figure 3.6). Au même moment, les quantités de couvain dans les ruches sont à leur maximum (Figure 3.1). Cette relation entre récolte de pollen et qualité nutritive peut donc être perçue comme une stratégie adaptative des colonies visant à optimiser la qualité de l'alimentation larvaire et donc la vitalité des futurs adultes. Cette hypothèse n'est toutefois pas supportée par le consensus généralement admis selon lequel l'abeille domestique a un comportement de butinage extrêmement généraliste et opportuniste, indépendant de critères qualitatifs. Plus tard dans la saison, en revanche, la relation entre récolte de pollen et qualité nutritive disparaît. C'est en particulier vrai l'été, puisque le pollen de maïs, de piètre qualité nutritive, est pourtant de loin le plus récolté (50% du volume pollinique ramené à la ruche en juillet). A cette période, le pic de développement du couvain est terminé (Figure 3.1) et la qualité nutritive de l'alimentation pollinique aura peut-être moins d'effet sur le maintien de la colonie.

Néanmoins, en reproduisant les variations nutritionnelles saisonnières des abeilles en système de grandes cultures, des tests en laboratoire ont démontré que la faible qualité nutritive du régime pollinique en période de floraison du maïs est reliée à une moins bonne vitalité des abeilles (Di Pasquale et al., 2016). Outre leur longévité, deux mesures physiologiques liées à la qualité et la vitalité des nourrices ont été effectuées : le développement des glandes hypopharyngiennes et la production de vitellogénine, glycolipoprotéine à la fonction d'antioxydant et impliquée dans la sécrétion de la nourriture larvaire. Le développement physiologique des nourrices a suivi des trajectoires différentes selon le régime pollinique reçu. Les longévités les plus réduites et les conditions physiologiques les plus faibles ont été obtenues avec le régime pollinique d'été dominé par le maïs – également caractérisé par les plus bas taux de protéines et lipides. Ce lien entre lacune nutritive et déficience physiologique des nourrices suggère un phénomène de malnutrition saisonnière en début d'été. Des explications alternatives liées aux pesticides ont été écartées

car aucun résidu chimique n'a été détecté dans l'échantillon expérimental de pollen. L'hypothèse d'une malnutrition estivale reste à préciser en conditions de plein champ. Mais elle pourrait constituer un facteur de stress supplémentaire qui, combiné à la disette printanière, contribuerait à affaiblir les colonies au cours de la saison apicole ([Chapitre 5](#)).

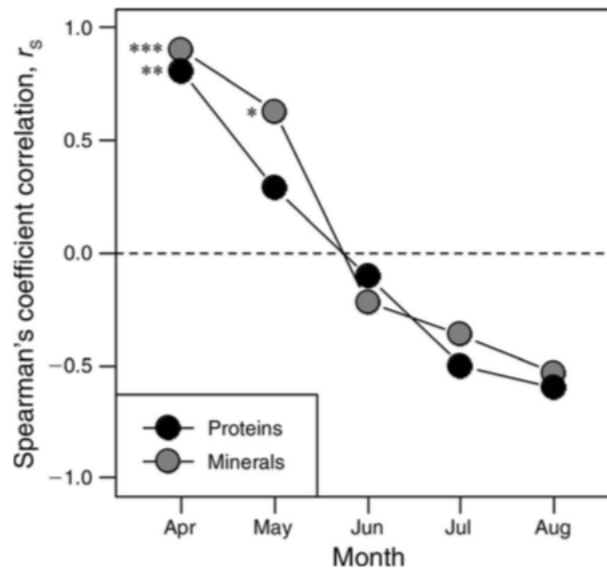


Figure 3.6. Évolution au fil de la saison de la corrélation entre la qualité nutritive (taux de protéines et de minéraux) du pollen des principales espèces florales collectées par les abeilles domestiques et de leur quantité (volume) ramenée à la ruche. L'analyse biochimique a été réalisée sur des échantillons de pelotes de pollen monospécifiques des 15 espèces les plus fréquemment retrouvées dans l'alimentation pollinique des abeilles. Des liens significatifs positifs entre qualité nutritive et quantité de pollen récolté ont été identifiés en début de saison seulement (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$). Tiré de [Requier et al. \(2015\)](#).

3.5.2. Un processus d'affaiblissement à retardement : la disette alimentaire du printemps et ses effets en cascade.

Nos dernières études sur l'évolution de l'état des colonies au cours de la saison apicole montrent que le prix de la disette printanière se paye plus tard dans la saison, après une série d'effets en cascade ([Requier et al., 2017](#)). **La disette printanière caractérisée par une restriction des apports de pollen ([Odoux et al., 2014](#); [Requier et al., 2017](#)) crée un ralentissement de la production de couvain, donc une diminution de la taille de population adulte plus tard en été, avec en conséquence une mise en réserve réduite de miel en fin d'été et finalement des risques accrus de mortalité de la colonie au cours de l'hiver suivant.** Il semble également que l'effet de l'intensité de la disette printanière soit lié à de plus forts taux d'infestation de l'acarien *Varroa* à la fin de l'été – sans que les mécanismes sous-jacents ne soient encore complètement déchiffrés. Un lien peut être proposé avec la régulation du comportement hygiénique des ouvrières visant à retirer le couvain infesté par *Varroa* : lorsque les réserves de pollen viennent à manquer, les ouvrières sont contraintes de réduire leur comportement hygiénique car elles sont mobilisées plus précocement vers l'activité de butinage ([Janmaat and Winston, 2000](#)). Des analyses plus avancées montrent que les colonies

les moins affectées par la disette sont celles qui ont davantage investi dans la production de couvain plutôt que dans la récolte de miel dès le début du printemps.

3.5.3. Les ressources florales pré-hiverales : importance de la qualité et de la diversité pollinique pour la santé des abeilles domestiques et la survie des colonies.

En automne, pour préparer leurs colonies à l'hiver, les apiculteurs ont l'habitude de leur faire bénéficier des ressources fournies par les milieux boisés et des aménagements floristiques tels que les couverts intercultures. Ces derniers sont implantés par les agriculteurs à l'automne pour éviter de laisser les sols à nu en hiver et servir de piège à nitrates (CIPAN – couverts intermédiaires piège à nitrates). Le choix de ces couverts intercultures peut se porter sur des plantes mellifères qui auraient l'avantage d'offrir aux abeilles des ressources en nectar et pollen en période de préparation à l'hiver. L'une de nos études s'intéressant aux mécanismes écophysologiques sous-jacents confirme l'intérêt de cette pratique (Alaux et al., 2017). **La probabilité de survie hivernale des colonies est dépendante de la qualité physiologique et de la vitalité des abeilles ouvrières. Cette vitalité est elle-même significativement améliorée par la présence de milieux boisés (par exemple les lisières forestières où les abeilles peuvent trouver du lierre, principale source de pollen à cette saison) et de couverts intercultures mellifères** (mélanges floraux comprenant des variétés de moutarde, tournesol, phacélie, trèfle, vesce et autres fabacées facilitant la fixation d'azote).

Cette expérimentation menée dans des agrosystèmes de la région Centre, avec l'aide d'apiculteurs et agriculteurs volontaires, a permis d'éclaircir les mécanismes physiologiques à l'œuvre chez les abeilles bénéficiant de ces ressources florales (Figures 3.7 et 3.8). **Dans les colonies proches de couverts en fleurs, les abeilles possédaient plus de corps gras, réserves énergétiques nécessaires à la survie hivernale. Elles présentaient également une augmentation du taux de vitellogénine, la glycolipoprotéine marqueur de la longévité et la vitalité des nourrices.** Cette amélioration de la vitalité des abeilles a par ailleurs augmenté les chances de survie hivernale des colonies. Ainsi, les colonies composées d'individus avec des faibles taux de vitellogénine présentaient un taux de survie hivernale de 60 %, alors que les colonies composées d'individus avec des forts taux de vitellogénine ont atteint des taux de survie d'environ 90 %.

Nous avons ainsi montré que l'implantation par les agriculteurs de cultures intermédiaires à base de plantes produisant du nectar et du pollen dès le mois de septembre augmente la diversité des ressources collectées par les abeilles et par conséquent participe à l'amélioration de leur état physiologique et de leur vitalité. Mais l'effet significatif le plus marqué a été obtenu grâce aux milieux naturels, tels que les haies et lisières forestières. Cette approche baptisée *Landscape physiologie*, ou « physiologie du paysage » (Alaux et al., 2017) est maintenant transposée aux abeilles sauvages (Parreño et al., 2021), avec le postulat que l'intensification agricole pourrait se répercuter sur le profil physiologique moyen des communautés d'espèces locales (thèse en cours de Clémentine Leroy, Avignon Univ.).

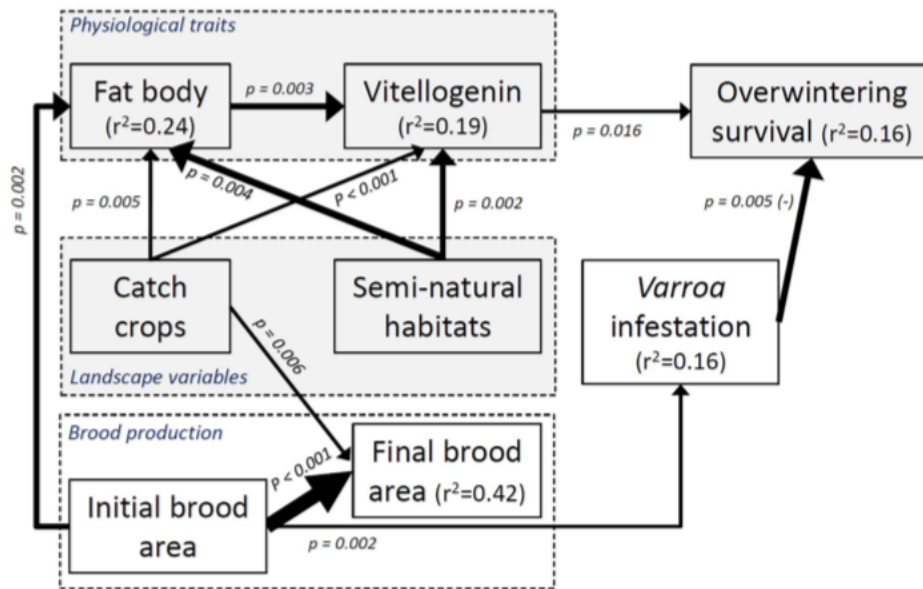


Figure 3.7. Modèle par équations structurales (path analysis) révélant la base physiologique de la survie hivernale des colonies d'abeilles domestiques. Le niveau de significativité est indiqué à côté de chaque lien. Tous les liens représentent des effets positifs, à l'exception du niveau d'infestation par Varroa qui affecte négativement la survie hivernale. Lorsqu'au moins deux liens atteignent la même case, leur épaisseur est proportionnelle à leur effet respectif. L'analyse repose sur un suivi pré- et post-hivernal de 350 colonies réparties en 18 ruchers, certains étant installés à proximité de couverts intercultures mellifères. La chaîne causale retracée par les équations structurales indique que les caractéristiques paysagères (surfaces de milieux semi-naturels ou de cultures mellifères) influencent indirectement la survie hivernale des colonies par l'amélioration de la vitalité des ouvrières. Tiré de [Alaux et al. \(2017\)](#).

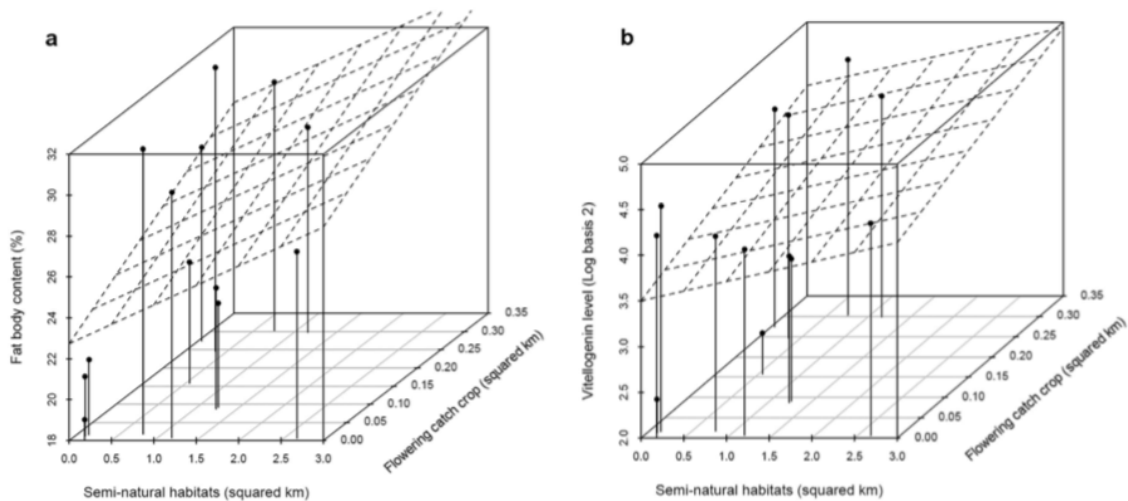


Figure 3.8. Détail des liens entre caractéristiques paysagères (surfaces de milieux semi-naturels et de cultures mellifères) et indicateurs de la vitalité des ouvrières. (a) dosage des corps gras, (b) dosage de la vitellogénine. Tiré de [Alaux et al. \(2017\)](#).

3.6. Conclusions : alimentation et émergence du risque toxicologique

Les colonies d'abeilles en système de grandes cultures doivent composer avec des contraintes alimentaires : restrictions en quantité et en qualité du pollen disponible. Ces restrictions nutritionnelles sont de nature à contribuer à l'affaiblissement des colonies. Les mesures environnementales visant à promouvoir les ressources florales, particulièrement à la fin du

printemps et en été, faciliteront la durabilité de l'apiculture dans ces systèmes agricoles. Les abeilles sauvages, de leur côté, seront surtout favorisées par des mesures de restauration des habitats semi-naturels. Dans tous les cas, deux types de mesures seront efficaces pour l'ensemble des groupes d'abeilles : restaurer les ressources florales liées aux milieux boisés du paysage (ressources nectarifères des haies et lisières forestières) et limiter au strict nécessaire le contrôle des plantes adventices des cultures.

Promouvoir les cultures fleuries mellifères n'influencera qu'une partie très limitée de la diversité du cortège des abeilles sauvages. En revanche, la dynamique démographique des colonies d'abeilles domestiques repose effectivement sur la succession des « pulses » de ressources apportés par les cultures fleuries, en particulier via les apports du pollen de colza de forte qualité nutritive en début de saison, puis des abondantes productions de nectar de tournesol en début d'été. Des couverts intercultures mellifères en période pré-hivernale peuvent également contribuer à améliorer la probabilité de survie hivernale des colonies.

Cependant, un compromis peut exister entre d'une part l'intérêt qualitatif et quantitatif des cultures fleuries et d'autre part les risques toxicologiques associés lorsque ces cultures sont traitées par des pesticides et deviennent des vecteurs de contamination pour les insectes butineurs.

4. La contamination de l'alimentation des abeilles par les pesticides : déployer les recherches du laboratoire au plein champ pour accéder à la pertinence écologique

Ce chapitre propose une synthèse de ce que nous nommons l'« *épopée scientifique* » de l'énigme de la disparition des butineuses exposées aux néonicotinoïdes. Ces pesticides systémiques ont été interdits en France suite à notre publication fondatrice sur l'échec du retour à la ruche des butineuses exposées à de faibles doses de thiaméthoxam (Henry et al., 2012a). Il s'ensuivit des controverses sur l'approche scientifique (réalisme des doses, extrapolation des effets sur la colonie) et sur l'interprétation des résultats (généricité des effets) qui ont motivé la réalisation d'une série de travaux pour tenter de les lever une à une. Cette épopée nous a amenés à combler de nombreuses lacunes de connaissances sur la modulation des effets toxiques selon le contexte paysager, climatique ou sanitaire des abeilles.

Une étude fondatrice : de faibles doses d'exposition à un néonicotinoïde peuvent engendrer une mortalité indirecte des abeilles par un échec du retour à la ruche.

Henry, M., Béguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J.-F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S., Decourtye, A., 2012. A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science* 336, 348–350. <https://doi.org/10.1126/science.1215039>

Annexe 8.1

Faire face à la controverse.

Henry, M., Béguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J.-F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S., Decourtye, A., 2012. Response to comment on "A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees." *Science* 337, 1453–1453. <https://doi.org/10.1126/science.1224930>

Henry, M., Decourtye, A., 2013. Ecological relevance in honeybee pesticide risk assessment: developing context-dependent scenarios to manage uncertainty. *Front. Physiol.* 4, 62. <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00062>

Fournier, A., Rollin, O., Le Féon, V., Decourtye, A., **Henry, M.,** 2014. Crop emptying rate and the design of pesticide risk assessment schemes in honey bee and wild bees (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.* 107, 38–46. <http://dx.doi.org/10.1603/EC13087>

Wintermantel, D., Odoux, J.-F., Decourtye, A., **Henry, M.,** Allier, F., Bretagnolle, V., 2020. Neonicotinoid-induced mortality risk for bees foraging on oilseed rape nectar persists despite EU moratorium. *Sc. Tot. Environ.* 704, 135400. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135400>

Confirmer, expliciter et modéliser les variations de l'échec du retour à la ruche.

Henry, M., Bertrand, C., Le Féon, 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. *Nat. Commun.* 5, 4359. <https://doi.org/10.1038/ncomms5359>

Charreton, M., Decourtye, A., **Henry, M.,** Rodet, G., Sandoz, J.-C., Charnet, P., Collet, C., 2015. A locomotor deficit induced by sublethal doses of pyrethroid and neonicotinoid insecticides in the honeybee *Apis mellifera*. *PLoS ONE* 10, e0144879. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144879>

Henry, M., Cerrutti, N., Aupinel, P., Decourtye, A., Gayard, M., Odoux, J.-F., Pissard, A., Rüger, C., Bretagnolle, V., 2015. Reconciling laboratory and field assessments of neonicotinoid toxicity to honeybees. *Proc. R. Soc. B* 282, 20152110. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2110>

Monchanin, C., **Henry, M.,** Decourtye, A., Dalmon, A., Fortini, D., Bœuf, E., Dubuisson, L., Aupinel, P., Chevallereau, C., Petit, J., Fourrier, J., 2019. Hazard of a neonicotinoid insecticide on the homing flight of the honeybee depends on climatic conditions and *Varroa* infestation. *Chemosphere.* <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.02.129>

Annexe 8.2

Annexe 8.3

4.1. Introduction : un pesticide néonicotinoïde affecte le retour à la ruche des butineuses

Les insecticides néonicotinoïdes sont de puissants neurotoxiques utilisés pour protéger certaines cultures contre les insectes suceurs de sève, en particulier les pucerons. Issue d'observations de terrain, l'hypothèse est posée depuis les années 90 par les apiculteurs de nombreux pays que des néonicotinoïdes appliqués sur les semences de plantes cultivées, et visitées par les abeilles lors de la floraison, peuvent affecter le retour à la ruche des butineuses, entraînant des dépopulations et donc des répercussions économiques. Pour tester en toute rigueur cette hypothèse, nous avons longtemps manqué d'outils fiables, nous confrontant aux contraintes techniques pour identifier les abeilles, ces organismes au vol rapide, à large aire de prospection, très légers et de petite taille. Ainsi, acquérir le moyen de contrôler si une butineuse est de retour à la ruche n'est pas chose triviale. Pour combler cette lacune, l'outil RFID a été développé grâce à une démarche pas à pas, en vérifiant son innocuité, en miniaturisant les puces, en calibrant le marquage des abeilles, puis en optimisant l'acquisition des données (Decourtye et al., 2011). En 2011, grâce cet aboutissement méthodologique, et à la faveur de la mise en place du collectif pluridisciplinaire de l'UMT PrADE, une étude sur l'insecticide thiaméthoxam a été réalisée en conditions semi-contrôlées (substance active du Cruiser OSR®) et parue dans la revue Science (Henry et al., 2012a). Elle marquera le début d'une épopée scientifique structurante pour le partenariat entre l'UMT PrADE et le dispositif ECOBEE.

Cette étude testait l'hypothèse qu'une faible dose d'un produit néonicotinoïde, même si elle n'induit pas une mortalité directe, pourrait induire la disparition des abeilles par un phénomène de désorientation. L'attention a été portée sur le thiaméthoxam, substance active des spécialités commerciales Cruiser® et Cruiser OSR®, utilisée dans un grand nombre de pays en traitement de semences de cultures butinées par les abeilles (notamment le colza, butiné pour le nectar et le pollen). La particularité de ces spécialités commerciales est leur mode d'action systémique. Appliquée par enrobage de semence, leur substance active se diffuse dans l'ensemble de la plante au fur et mesure de sa croissance, y-compris dans le nectar et le pollen qui se retrouve contaminé par de faibles doses résiduelles. Les procédures d'homologation des pesticides attestent que ces doses résiduelles demeurent sous des seuils acceptables de risques de mortalité pour les abeilles butineuses. Néanmoins, bien que non-létales, ces faibles doses peuvent générer des troubles du comportement ou de l'apprentissage lors de tests en laboratoires, aussi appelés effets sublétaux.

Pour tester l'hypothèse d'un risque de désorientation en plein champ, la technologie RFID (Radio-Frequency IDentification) a été employée : des micropuces ont été collées sur le thorax de plus de 650 abeilles, de façon à ce que celles-ci soient individuellement identifiées à chacune de leur entrée ou sortie de la ruche grâce à une série de capteurs électroniques (Figure 4.1). Pour simuler des événements d'intoxication, la moitié des individus ont été nourris avec une solution sucrée de 20µl contenant une dose non létale de 1,34ng de thiaméthoxam (quantifiée par analyses chimiques).

Ces butineuses ont ensuite été relâchées à 1km de leur ruche, considérée comme une distance moyenne de butinage chez les abeilles domestiques. Parallèlement, les autres individus ont été nourris avec une solution non contaminée, puis relâchés en même temps que les individus contaminés, afin de faire office de groupe témoin. Ainsi, en comparant entre les deux groupes d'abeilles les proportions de retours à la ruche, on a pu évaluer le taux de disparition imputable à l'exposition au produit testé.

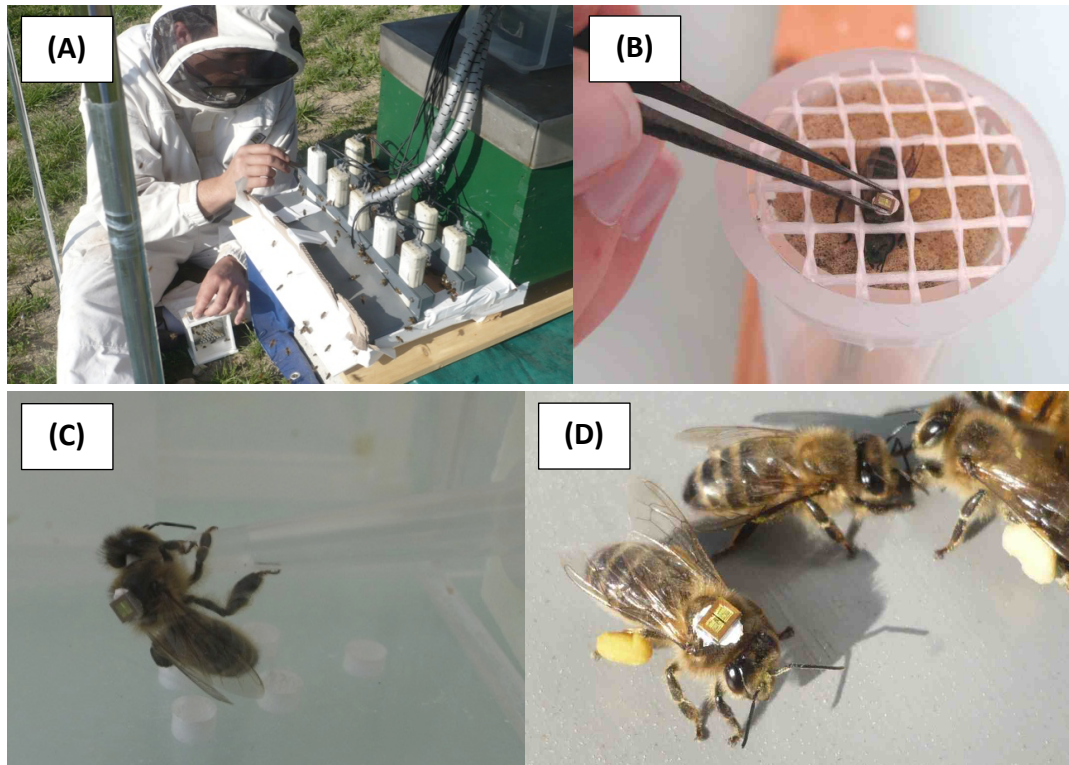


Figure 4.1. Illustration des principales étapes de l'expérimentation du vol de retour. (A) Des abeilles sont prélevées sélectivement à l'entrée d'une ruche équipée de capteurs RFID – la présence de pelotes de pollen attestant que les individus choisis sont des butineuses expérimentées. (B) Les butineuses sont immobilisées et équipées d'une puce RFID pour l'identification automatisée et individuelle de leur retour à la ruche. (C) Après une séance de jeûne pour purger le contenu de leur jabot, chaque individu reçoit une dose de solution sucrée, contaminée ou pas par la substance active étudiée. (D) Après un temps d'assimilation standardisé, les cohortes d'abeilles sont relâchées à distance de la ruche pour le test du succès de vol de retour. Tiré de [Henry et al. \(2012a\)](#).

Dans le dispositif expérimental utilisé, les abeilles devaient connaître le trajet à suivre entre le point de relâcher et leur ruche. Pour ce faire, la ruche a été positionnée à 1km d'une parcelle expérimentale de phacélie (*Phacelia tanacetifolia*) – une plante fleurie très attractive pour les abeilles, non présente aux alentours de la ruche en dehors de cette parcelle et produisant un pollen bleu qui est distinguable des autres sources de pollen. Les butineuses revenant à la ruche avec du pollen de phacélie ont été spécifiquement sélectionnées. Elles avaient donc parcouru au moins une fois le trajet entre la parcelle et leur ruche. Ces individus ont ensuite été équipés d'une micropuce RFID, contaminés expérimentalement – ou non pour les individus témoins – et relâchés depuis la parcelle de phacélie précédemment butinée.

Outre celles des butineuses connaissant le trajet du retour, nous avons étudié les performances de retour de butineuses plus naïves. Il est en effet important de noter qu'en conditions naturelles, les abeilles ne sont pas toutes familiarisées avec le chemin du retour entre leur site de butinage et la ruche. C'est le cas des jeunes butineuses, des « éclaireuses » dont le rôle est de trouver de nouvelles ressources florales, mais aussi des butineuses qui se rendent pour la première fois sur une ressource florale sur la base des informations qui leur ont été transmises par les éclaireuses. L'expérimentation a donc été répétée avec des individus relâchés, toujours à 1km de leur ruche, mais à un point aléatoire par rapport à leurs précédentes expériences de butinage.

Les deux expérimentations, avec butineuses familiarisées ou naïves, ont mis en évidence une mortalité significative des abeilles par un phénomène de désorientation dû à l'intoxication (Figure 4.2). Lorsqu'elle est combinée à la mortalité naturelle (environ 15 % des butineuses par jour), cette disparition liée à l'insecticide aboutit à une mortalité totale journalière de 25% à 47% chez les butineuses intoxiquées, soit jusqu'à trois fois le taux mesuré chez les témoins.

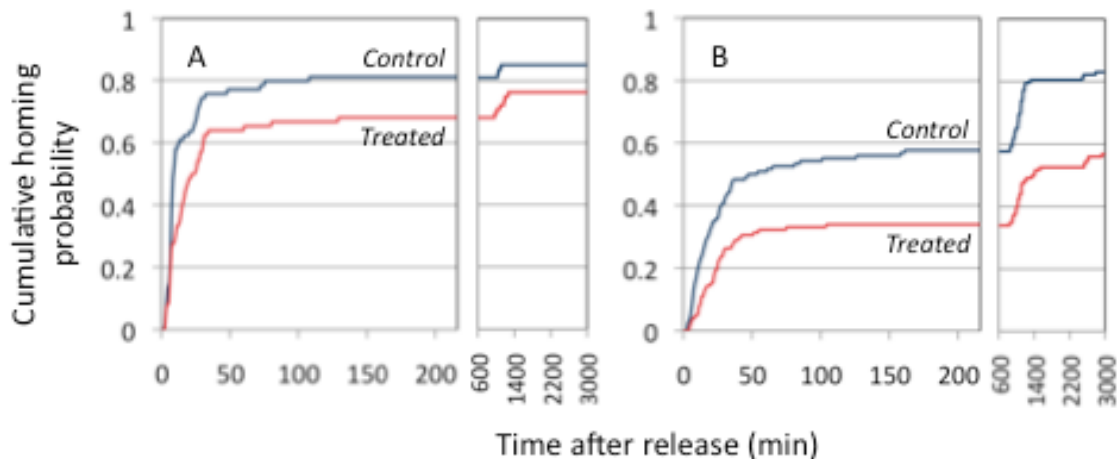


Figure 4.2. Effet de l'exposition orale des abeilles butineuses à la dose de 1,3 ng/abeille de thiaméthoxam sur le vol de retour à la ruche sur une distance de 1km. En rouge, le lot d'abeilles exposées, en bleu le lot d'abeilles non exposées. (A) relâché à un point connu par les butineuses, (B) relâché à un point aléatoire. Dans les deux cas des différences significatives ont été mises en évidence par des tests de comparaison de proportions. Tiré de [Henry et al. \(2012a\)](#).

Afin d'évaluer l'impact sur les colonies de l'augmentation significative du taux de mortalité des butineuses, nous avons utilisé un modèle mathématique de la démographie des colonies d'abeilles, développé quelques mois auparavant par une équipe de recherche australienne (Khoury et al., 2011). Plusieurs scénarii ont été envisagés, incluant un développement normal d'une colonie et un développement avec un taux de ponte de la reine affaibli. Dans tous les cas, le modèle démographique a prédit que si la majorité des butineuses sont contaminées chaque jour en allant butiner sur une culture traitée telle que le colza, la dynamique de la colonie subirait une déviation majeure par rapport à sa trajectoire normale. En particulier, l'effectif de la colonie pourrait chuter de moitié le temps de la floraison – et jusqu'à moins 75% dans les scénarii les plus pessimistes – et atteindre ainsi un niveau critique de vulnérabilité (Figure 4.3).

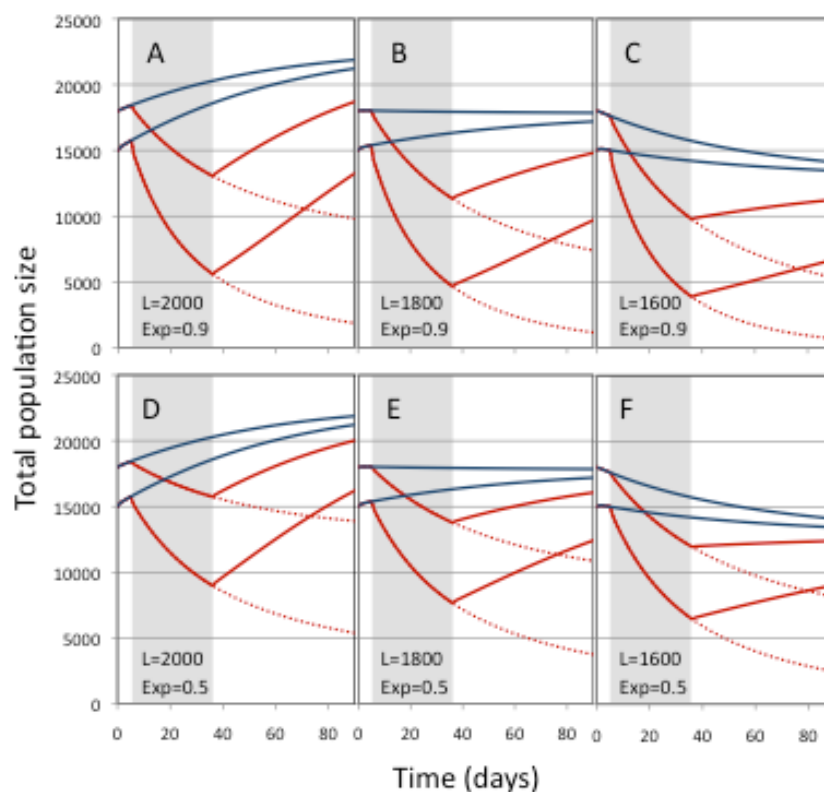


Figure 4.3. Simulations de la dynamique de populations d'abeilles exposées au thiaméthoxam (lignes rouges) ou non exposées (lignes bleues), suivant six scénarios démographiques. L est le taux de ponte quotidien de la reine (œufs par jour). Exp est la proportion de butineuses exposées aux cultures traitées pendant la journée. Tiré de [Henry et al. \(2012a\)](#) utilisant le modèle démographique de [Khoury et al. \(2011\)](#).

4.2. Controverses à la suite de la publication Henry et al. (2012)

Le sujet d'étude des scientifiques apidologues est parfois jugé comme ne coïncidant pas avec les attentes prioritaires des professionnels. A notre connaissance, la pertinence de la question posée par rapport aux attentes des apiculteurs n'a pas fait l'objet de critique à l'issue de la publication [Henry et al. \(2012a\)](#). Cela s'explique probablement par le fait que la question de l'impact des insecticides néonicotinoïdes sur le vol de retour à la ruche des butineuses a été posée par les apiculteurs eux-mêmes, suite à des dépopulations de ruches à proximité de cultures traitées. Cette hypothèse semblait d'autant plus évidente pour les apiculteurs que de précédents travaux avaient démontré que d'autres insecticides, de la famille des pyréthri-noïdes, pouvait désorienter les butineuses (Cox and Wilson, 1984; Vandame et al., 1995). Pourtant le sujet des effets des néonicotinoïdes a été l'objet durant plus de 15 ans de fortes tensions entre les apiculteurs, les scientifiques, les gestionnaires du risque et les services de l'état (van der Sluijs et al., 2013). Si sa pertinence vis-à-vis des besoins de connaissances n'a pas fait l'objet de controverses, l'étude [Henry et al. \(2012a\)](#) n'a pas été épargnée par des critiques concernant plusieurs points : les méthodes, les outils et la démarche employés, ou encore l'interprétation des résultats.

4.2.1. Pertinence de la dose expérimentale

Des critiques ont été formulées sur la méthode employée et en premier lieu le fait que la dose testée soit jugée irréaliste en comparaison avec les doses reçues par les butineuses en

conditions réelles (Guez, 2013a). Cependant, en considérant les scénarii d'exposition établis par l'EFSA (2012), cette dose appartient bien à la gamme des doses auxquelles on estime que les abeilles sont exposées dans leur activité quotidienne de butinage sur un colza traité (Tableau 4.1). Il est remarquable que les scénarii d'exposition utilisés contiennent une grande part d'incertitude puisqu'ils associent des données mesurées récemment (concentration en résidus dans le nectar) à des données issues de peu d'articles, souvent anciens, et qui présentent une forte amplitude : par exemple, le nombre d'heures de vol d'une butineuse par jour (de 4 à 10 h) (Ribbands, 1953; Winston, 1987).

Tableau 4.1 : Dose d'exposition prédite au thiaméthoxam d'une butineuse de nectar de colza traité avec Cruiser OSR® (EFSA, 2012). L'exposition prédite est inversement reliée à la teneur en sucre de nectar car plus un nectar est dilué, plus la butineuse devra en assimiler un volume important pour couvrir les besoins énergétiques du vol. Les scénarii intégrant la dose expérimentale de 1,34ng sont identifiés par un « * ».

% en sucres du nectar	Exposition horaire (ng par abeille et par heure de butinage)	Exposition journalière (ng par abeille et par jour de butinage)
10%	0,368-0,552	1,472-5,888*
20%	0,184-0,276	0,736-2,944*
30%	0,123-0,184	0,491-1,963*
40%	0,092-0,138	0,368-1,472*
50%	0,074-0,110	0,294-1,178
60%	0,061-0,092	0,245-0,981
70%	0,053-0,079	0,210-0,841
80%	0,046-0,069	0,184-0,736

Une seconde critique sur le volet méthodologique concerne l'absence d'une gamme de doses testées. Cette limite implique que nous ne connaissons pas les effets d'une dose plus faible que celle employée. Pour dépasser cette limite de l'étude initiale qui employait en effet une seule dose de thiaméthoxam, un travail ultérieur a établi une relation dose-réponse sur le vol de retour à la ruche (Henry et al., 2014). Cinq doses comprises entre 0,42 et 2,39 ng par abeille ont été testées (quantifiées par analyse chimique). La dose expérimentale sans effet observé, quel que soit le contexte climatique et paysager, a été établie à 0,42 ng.

Nous avons par ailleurs montré que l'assimilation du volume de sirop contaminé par le polluant était incomplète au moment du relâcher de la butineuse (Fournier et al., 2014). Le protocole original prévoyait un temps d'assimilation post-exposition de 40 minutes avant que les butineuses ne soient relâchées. Or, des analyses de la dynamique d'assimilation du nectar stocké dans le jabot montrent qu'au bout de ces 40 minutes, la dose expérimentale n'est assimilée qu'à 42% (soit l'absorption de 8,4µl de solution sucrée sur les 20µl administrés initialement). Ainsi, la dose souhaitée par l'expérimentateur est probablement surestimée par rapport à la dose réellement assimilée par la butineuse dans nos expérimentations (par exemple, sur les 0,42 ng administrés par abeille, elle assimilerait seulement 0,17 ng avant son relâcher).

Le débat autour de l'adéquation entre les doses utilisées et les doses réelles rencontrées par l'abeille sur le terrain est quasi systématique lors des expérimentations en laboratoire : soit parce qu'il existe parfois peu de données nous informant de l'exposition des abeilles à la molécule testée dans leur environnement, soit parce que les scénarii d'exposition pour

convertir une quantité de molécules dans une quantité de nectar ou de pollen (concentration) en une quantité par abeille (dose) sont entachés d'une très forte incertitude (facteur cinq entre la dose minimale et maximale estimées). Cette conversion demande de savoir quel volume de nectar est assimilé par la butineuse pour ses besoins énergétiques, en particulier pour l'activité de vol. Ce volume dépend du taux de sucre du nectar consommé, ainsi que des conditions de température ambiante. Les connaissances sont trop faibles sur les besoins énergétiques et sur l'offre en sucres dans les nectars récoltés pour déterminer précisément la dose reçue par la butineuse en conditions réelles. C'est pourquoi dans le but de clore ce débat, une expérimentation en champ a été menée pour confirmer les effets du thiaméthoxam en exposant les abeilles au colza traité par la spécialité commerciale Cruiser OSR[®], c'est-à-dire en reproduisant l'usage usuel du produit par les agriculteurs (Henry et al., 2015).

L'expérimentation grandeur nature a nécessité l'implantation d'un réseau d'une vingtaine de parcelles de colza traité au thiaméthoxam sur deux années consécutives (280ha au total) sélectionnées dans la ZAPVS. Nous avons enregistré la longévité de près de 7000 ouvrières marquées avec des tags RFID et vivant dans 17 colonies placées à différentes distances des parcelles de colza traitées, de quelques mètres à plus de 6 km. En employant ces conditions réelles d'exposition au champ, nous avons confirmé l'effet négatif des néonicotinoïdes sur la survie des ouvrières (Figure 4.4). **Les suivis RFID ont mis en évidence un taux de surmortalité de 22% en conditions moyennes d'exposition aux cultures traitées, avec un effet deux fois plus marqué chez les butineuses expérimentées que chez les jeunes abeilles juste émergentes au moment de la floraison.**

Par contre, il n'a pas été possible de distinguer l'effet dû à l'exposition au thiaméthoxam de celui dû à une contamination conjointe à l'imidaclopride. En effet, alors que nous voulions tester l'effet du thiaméthoxam, une contamination parallèle et inattendue à l'imidaclopride a été découverte dans la majorité (64%) des prélèvements de nectar de jabot destinés à valider le dispositif expérimental. Les quantités de résidus de thiaméthoxam retrouvées dans le nectar de colza étaient significativement corrélées à celles des résidus d'imidaclopride. Les concentrations résiduelles d'imidaclopride (0,1 à 1,0ppb) pouvaient même atteindre des niveaux susceptibles de générer des effets sublétaux délétères chez les abeilles (Prisco et al., 2013; Rondeau et al., 2014).

Les origines de cette contamination parallèle restent d'autant plus floues que cet insecticide était à ce moment autorisé uniquement sur des cultures non-entomophiles telles que le blé ou l'orge. En France, l'imidaclopride n'avait jamais été utilisé pour le traitement du colza, et son utilisation antérieure sur des cultures butinées avait été prohibée 10 à 15 ans avant l'étude – depuis 1999 pour le tournesol et 2004 pour le maïs (Maxim and van der Sluijs, 2007). Plusieurs hypothèses ont été proposées, incluant la contamination accidentelle des semences lors du processus d'enrobage, la contamination des sols et la remobilisation interannuelle au fil des successions culturales, ou encore un détournement des usages autorisés des produits.

Pour quantifier cette contamination environnementale, nous avons réalisé des prélèvements et analyses de nectar de colza à large échelle dans l'aire d'étude de la ZAPVS (Wintermantel et al., 2020). Au total, 291 parcelles de colza ont été échantillonnées entre 2014 et 2018. L'imidaclopride a été détecté chaque année, au total dans 48% des parcelles. Si 92% des échantillons positifs contenaient des concentrations inférieures à 1ppb, les concentrations maximales dépassaient dans quelques cas celles rapportées dans les parcelles traitées, allant jusqu'à 70ppb. En outre, la présence de l'imidaclopride était caractérisée par une forte variation interannuelle. En 2016, plus de 90% des parcelles échantillonnées étaient positives,

contre seulement 5% en 2015. Les concentrations de résidus dépendaient du type de sol et augmentaient avec les précipitations, mais ne semblaient pas directement liés à la proximité spatiale ou temporelle des cultures céréalières potentiellement traitées. Aucune conclusion claire n'a ainsi pu être apportée quant à l'identification d'éventuelles pratiques agricoles à l'origine de cette contamination.

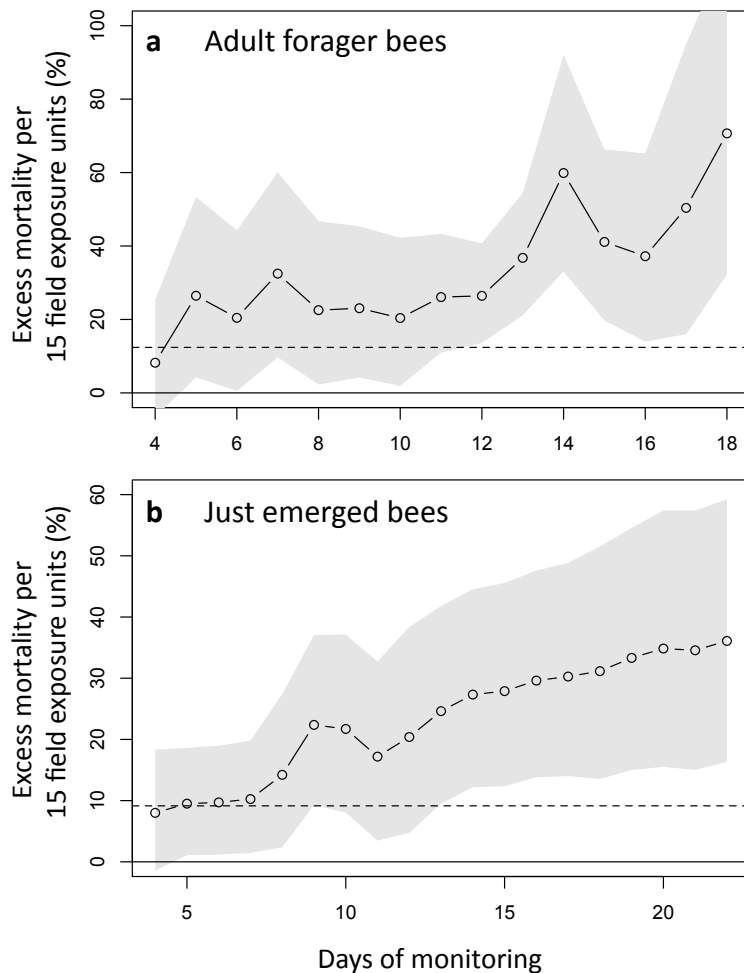


Figure 4.4. Estimation de la surmortalité due à l'exposition des butineuses à des cultures traitées au thiaméthoxam. Le niveau de surmortalité des abeilles dû à une surface moyenne de cultures traitées dans leur rayon de butinage n'est pas stationnaire, mais augmente régulièrement dans le temps. (a) Surmortalité pour une cohorte de 1638 abeilles marquées au stade butineuse avec des micropuces RFID. (b) Surmortalité due à l'exposition pour une cohorte de 5209 jeunes abeilles marquées juste après leur émergence. Les zones ombrées délimitent l'enveloppe de confiance à 95% de l'estimation de la surmortalité selon le modèle de Cox PH, exprimée en pourcentage de la mortalité de base. À des fins de comparaison, les lignes pointillées montrent l'effet d'exposition au champ qui serait trouvé dans l'hypothèse d'une surmortalité stationnaire. Tiré de [Henry et al. \(2015\)](#).

4.2.2. Des effets de l'insecticide variables selon le contexte

Toute démarche scientifique a pour objectif final de tirer des règles générales à une échelle plus large que celle employée dans son approche expérimentale. Pourtant, lorsqu'il étudie l'impact d'un pesticide sur l'abeille, l'expérimentateur tente d'annuler les autres facteurs de variabilité qui pourraient masquer ou brouiller les effets dus aux polluants (maladies, alimentation, climat...). Il s'agit souvent d'une étape de simplification nécessaire pour circonscrire la problématique. Mais le contexte expérimental dans lequel les effets des pesticides sont mesurés est alors souvent très éloigné de celui dans lequel vit l'abeille. Cette démarche de simplification s'applique également dans les tests mesurant la toxicité des pesticides avant leur mise sur le marché. Or, l'abeille au cours de sa vie va être confrontée à l'acarien *Varroa* (associé le plus souvent à des virus), à un climat plus ou moins favorable, à d'autres polluants, à une alimentation variable en quantité et en qualité, etc. Il est reconnu que les effets d'un pesticide sont modulés selon ces autres facteurs liés aux cocktails de polluants, aux bioagresseurs de l'abeille, à sa génétique, à son alimentation ou au climat (Poquet et al., 2016). C'est pourquoi à la suite de la publication [Henry et al. \(2012a\)](#), nous avons réalisé une série de travaux scientifiques pour étudier la modulation de l'effet du thiaméthoxam sur le vol de retour des butineuses selon trois facteurs contextuels qui nous semblaient cruciaux : le paysage, la météo et l'état de santé des abeilles.

Nous avons ainsi montré que, selon le contexte paysager ou météorologique, l'effet du pesticide varie significativement et peut être sous-estimé ou surestimé d'un facteur six. L'effet est d'autant plus marqué que la température ambiante est basse. En outre, plus le paysage est complexe, en présentant des haies et des lisières qui créent des obstacles pour la navigation, plus l'effet du néonicotinoïde sur le vol de retour des butineuses est élevé ([Henry et al., 2014](#)). Le taux de disparition lié à l'insecticide est ainsi modulé par l'environnement paysager, atteignant 35 % dans les paysages bocagers contre 18 % dans les paysages ouverts, caractéristiques des plaines céréalières. Ces variations ont pu être modélisées, de façon à produire une cartographie spatiale et temporelle du risque d'échec de retour à la ruche des butineuses exposées ([Figure 4.5](#)).

Nous avons plus récemment étudié la modulation des effets du thiaméthoxam sur le retour à la ruche des butineuses en fonction de l'état sanitaire de la colonie, et en particulier en fonction de la pression liée à l'acarien *Varroa* et aux virus associés à ce parasite ([Monchanin et al., 2019](#)). Pour cela, nous avons mesuré les effets de l'insecticide à trois doses sublétales (0,11, 0,33 et 1 ng/abeille) chez des butineuses provenant de colonies présentant un gradient d'infestation en *Varroa*. L'effet délétère sur le succès de retour à la ruche du thiaméthoxam appliqué à la plus forte dose a été d'autant plus marqué que la colonie fût infestée avec *Varroa*.

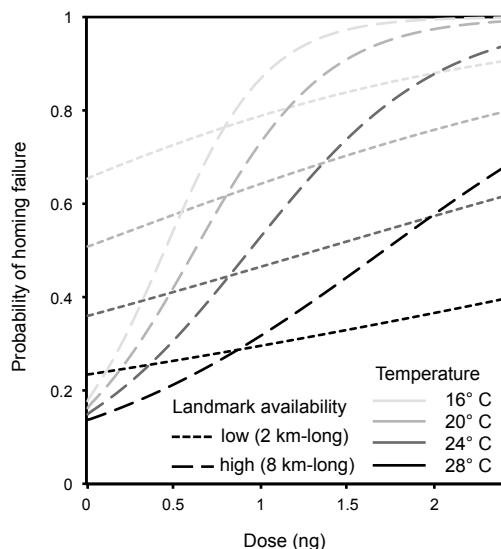


Figure 4.5. Modélisation des courbes dose-réponse du risque d'échec du retour à la ruche des butineuses exposées au thiaméthoxam, mettant en évidence les influences de la température ambiante et de la complexité paysagère (densité des repères visuels de type haies et lisières forestières). Tiré de [Henry et al. \(2014\)](#).

4.2.3. Impact de l'échec du retour à la ruche sur la dynamique de colonie

L'un des principaux verrous des recherches en toxicologie appliquée aux abeilles réside dans la difficulté à transposer les effets délétères mesurés à l'échelle individuelle vers l'échelle de la colonie dans son ensemble. En effet, la colonie est composée de plusieurs dizaines de milliers d'individus, ayant chacun des trajectoires alimentaires différentes, et l'ensemble étant régulé par des mécanismes démographiques adaptatifs conférant à la colonie une certaine résilience face aux événements de surmortalité. En outre, expérimenter à l'échelle des colonies, en plein champ et sans contrôle des aléas environnementaux, peut rapidement nécessiter un effort d'échantillonnage prohibitif. Nous avons abordé la question de l'effet des néonicotinoïdes sur les colonies par deux approches complémentaires : d'une part suivant une approche théorique de modélisation démographique ([Henry et al., 2012a](#)) et d'autre part suivant une approche empirique de terrain ([Henry et al., 2015](#)).

L'approche théorique a l'avantage de proposer une évaluation rapide des répercussions possibles pour la colonie d'une surmortalité mesurée à l'échelle des individus, en offrant une base de comparaison avec des taux de mortalité naturelle. Elle est cependant exposée à des critiques sur le réalisme et l'incertitude du modèle utilisé. La publication [Henry et al. \(2012a\)](#) fut pionnière dans l'exercice d'implémenter un paramètre empirique de surmortalité individuelle dans un modèle théorique de dynamique de colonie afin de transposer l'échelle individuelle à l'échelle de la colonie ([Figure 4.3](#)). Dans leur commentaire critique à l'encontre de notre étude, [Cresswell et Thompson \(2012\)](#) ont mis en doute un paramètre du modèle mathématique qui exprime la modulation du taux de croissance de la population d'abeilles en fonction de sa taille. D'après ces auteurs, le taux de croissance a été sous-évalué dans notre calcul et ne reflèterait pas la dynamique démographique que connaissent les colonies lors de la floraison du colza en début de saison. Mais leur critique reposait sur de faibles références puisqu'elle s'appuyait sur une étude observant uniquement 3 colonies et qui ne précise pas si ces colonies ont bénéficié de colzas en fleurs ([Winston et al., 1981](#)). Pour vérifier la valeur de l'estimateur mathématique utilisé, nous avons analysé le développement de 208 colonies de

l'observatoire ECOBEE (Odoux et al., 2014), dans la Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre, au moment de la floraison du colza (Chapitre 3, Figure 3.1). Avec cette démarche, nous avons démontré dans notre réponse aux auteurs que la valeur du paramètre établie dans le modèle était bien comprise dans la gamme des valeurs mesurées sur le terrain (Henry et al., 2012b).

Dans un autre ordre d'idées, un débat s'est poursuivi sur la façon la plus appropriée d'implémenter le facteur de surmortalité dans le modèle théorique de dynamique de colonie (Guez, 2013a; Henry and Decourtye, 2013). La formule originale utilise une mesure du taux de disparition des abeilles contaminées rapporté au taux de survie théorique donné par le succès de retour du groupe témoin. Ce rapport permet de s'affranchir des effets combinés de la mortalité naturelle et de la mortalité liée au stress de la manipulation (Henry et al., 2012a). Des tentatives de reformulation de ce facteur de surmortalité ont été proposées (Guez, 2013b), sur la base d'un rapport entre taux de mortalité du groupe contaminé et taux de mortalité du groupe témoin. Or, cette formulation ne reflète en aucun cas un taux de mortalité borné dans l'intervalle [0 ; 1], mais un ratio qui tend vers l'infini lorsque la mortalité du groupe témoins tend vers 0. Cette traduction erronée du facteur de surmortalité lié à l'exposition aux pesticides pourrait aboutir à des biais majeurs dans les projections démographiques (Henry, 2013). Des améliorations sensibles peuvent néanmoins être intégrées à la formule originale du facteur de surmortalité, en ajoutant une marge d'incertitude liée à la mortalité naturelle (Henry, 2013).

Les approches empiriques de suivi de colonies sur le terrain ne sont pas soumises à l'incertitude des approches théoriques de modélisation, mais requièrent un effort d'échantillonnage colossal eut égard à la variabilité naturelle des systèmes étudiés. Malgré les effets mesurés sur des cohortes d'ouvrières, notre étude grandeur nature réalisée sur 17 colonies exposées à un gradient de parcelles de colza traité par Cruiser OSR® (Henry et al., 2015) ne confirme pas les prédictions théoriques de « décrochage démographique » de la Figure 4.3 (Henry et al., 2012a). La décroissance de la population sous l'effet de l'exposition qui avait été prédite par le calcul n'a pas été retrouvée dans les observations de terrain. Précédemment, Pilling et al. (2013) avaient déjà conclu en une absence d'effet de cultures traitées avec le thiaméthoxam sur le développement et la production en miel des colonies. Cependant, leurs conclusions restaient invalides scientifiquement car aucune analyse statistique ne testait la comparaison entre le devenir des colonies exposées et les autres (Godfray et al., 2014). Notre étude porte également des limites. Il faut en effet préciser que le dispositif expérimental n'avait pas été construit pour tester l'hypothèse d'un impact sur le développement des colonies, mais sur les traits de vie des ouvrières. Nous avons montré par une analyse de puissance statistique que le faible nombre de colonies expérimentales – seulement 9 des 17 colonies présentaient une surface semée de colza traité dans leur rayon de butinage de 2 km – nous aurait permis de détecter au mieux une dépopulation massive et rapide de l'ordre de -50%, correspondant aux pires scénarii simulés par le modèle mathématique de Henry et al. (2012a), mais pas un affaiblissement plus subtil.

Comment imaginer que le taux de mortalité des ouvrières puisse être accru jusqu'à 22 %, comme cela a été mesuré en champ sous l'effet des insecticides (Henry et al., 2015), sans qu'il y ait de répercussions sur la taille de la population ? Un résultat nous laisse penser que la perte des butineuses a déclenché un phénomène de régulation dans les colonies exposées : l'apparition plus tardive des mâles. En effet, dans les colonies proches des parcelles traitées, la période d'élevage des mâles (faux-bourçons) a été retardée après la floraison du colza. Ce retard dans l'émergence des reproducteurs mâles serait le résultat visible d'un phénomène

caché de régulation démographique, fruit d'un compromis entre croissance et reproduction. Selon cette hypothèse, la colonie perdant une part de ses butineuses sous la pression des insecticides (Figure 4.4) doit remplacer ses « forces vives » assurant l'approvisionnement en alimentation et doit donc reporter à plus tard sa production de reproducteurs. L'investissement pour l'avenir de la colonie que représente la ponte de la reine serait aiguillé vers la production d'individus asexués (ouvrières) ou sexués (mâles) selon la proportion de butineuses présentes. En levant le voile sur la complexité des mécanismes et interactions écologiques mis en jeu, ces résultats soulignent la difficulté d'évaluer précisément les risques encourus par les abeilles en situation réelle d'exposition aux traitements phytosanitaires.

4.3. Les mécanismes expliquant les effets du thiaméthoxam sur le vol de retour

L'hypothèse d'une simple altération de la motricité chez les individus exposés peut être invoquée pour expliquer l'échec du retour à la ruche. Des tests de locomotion marchée, réalisés plus récemment dans notre laboratoire au moyen d'enregistrements automatisés du comportement en microcosme (Figure 4.6), ont montré une réduction de 58% de la motricité chez des jeunes abeilles traitées par des expositions topiques sublétales de thiaméthoxam (Charreton et al., 2015). Néanmoins, l'hypothèse d'une altération cognitive ne peut être écartée, et pourrait même agir en interaction avec une altération de la motricité.

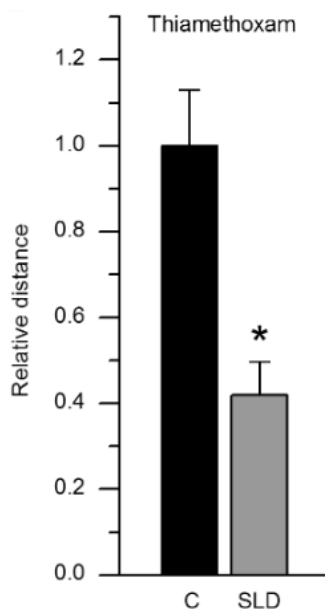


Figure 4.6. Réduction de l'activité locomotrice de marche des abeilles après une exposition topique à une dose sublétale de thiaméthoxam. La locomotion des individus dans une arène fermée de 900 cm² est enregistrée automatiquement grâce à un système de captation vidéo et d'analyse d'image. Tiré de Charreton et al. (2015).

En raison de leur puissante action neurotoxique, les néonicotinoïdes peuvent altérer le fonctionnement du système nerveux central des insectes et altérer leurs capacités cognitives (Palmer et al., 2013). Ces insecticides agissent au niveau de centres supérieurs du cerveau de l'abeille, qui intègrent des informations visuelles ainsi qu'une grande part de l'information olfactive et gustative, pour être le siège de la mémorisation à long terme. Après son exposition à l'insecticide, même à de faibles doses, la butineuse se trouverait dans l'incapacité de mobiliser les informations qu'elle a précédemment apprises et qui lui permettraient de retrouver le chemin du retour. Plus précisément, sa capacité à s'orienter grâce à la lecture des repères visuels que constituent les éléments du paysage (haies, chemins, routes...) est altérée. La navigation de la butineuse en vol dépend, dans un premier temps, de sa capacité à apprendre la position de la ruche par rapport à la course du soleil dans le ciel et à des repères

fixes du paysage lors de ses premiers vols d'orientation. Lors de ses premières sorties de la ruche, la prospection des environs va permettre à l'ouvrière de localiser sa ruche dans l'environnement. Puis dans un second temps, lorsque qu'elle deviendra butineuse, elle devra remobiliser les informations mémorisées dans son système nerveux central pour « lire » le paysage comme une carte la menant à sa ruche. Le vol de retour à la ruche se décompose en deux étapes : d'abord un « vol vecteur », consistant en un long déplacement rectiligne dans la direction estimée de la ruche pour retrouver l'environnement familier, puis un « vol de recherche » pour retrouver visuellement la ruche en s'aidant des repères visuels avoisinants. Des études plus récentes (Fischer et al., 2014; Tison et al., 2016) montrent que par son action neuronale au niveau d'une partie du cerveau de l'abeille – les corps pédonculés, qui sont le siège de la mémorisation à long terme, l'équivalent de l'hippocampe chez les mammifères – l'insecticide affecterait le processus cognitif de rappel de l'information précédemment apprise, notamment pendant la phase du « vol de recherche ». Cette inhibition de la capacité à remobiliser la mémoire spatiale expliquerait que les effets du thiaméthoxam sur le vol de retour à la ruche aient été aggravés dans des paysages présentant un réseau plus dense de haies et de lisières (Henry et al., 2014). **Sous l'effet neurotoxique de l'insecticide, les butineuses se retrouveraient dans l'incapacité de déchiffrer la carte complexe du paysage qui les mène à leur ruche. Un réseau bocager dense deviendrait alors un véritable labyrinthe pour ces abeilles, devenues moins aptes à reconnaître leurs repères visuels.**

4.4. Conclusions : impacts sur la politique publique

Face aux risques de contamination des abeilles par les pesticides, les procédures d'homologation de pesticides imposent aux fabricants de s'assurer du caractère non létal des doses que les abeilles pourraient rencontrer dans leur environnement. Cependant, les études récentes montrent que, bien que n'entraînant pas la mort des individus contaminés, les faibles doses peuvent engendrer des effets indésirables. Nos études illustrent cela puisqu'elles montrent qu'une exposition des abeilles butineuses à un insecticide néonicotinoïde peut affecter leur survie, même à des doses faibles et qui peuvent être retrouvées dans l'environnement de la ruche. Nous pensons que cette surmortalité significative chez les ouvrières a le potentiel de déstabiliser le développement normal de la colonie, et de la rendre vulnérable aux autres facteurs de stress que sont les pathogènes ou les variations de la disponibilité des ressources florales naturelles.

Le délai entre les premiers travaux scientifiques sur l'effet de faibles doses des néonicotinoïdes sur l'orientation des butineuses et leur impact final sur la politique publique a été de 14 ans. La question a été posée par des apiculteurs à la fin des années 90. La mise au point de la technologie RFID sur l'abeille domestique a débuté en 2006 et notre publication prouvant l'effet est parue fin mars 2012. Fin juillet 2012, le ministre chargé de l'agriculture, S. Le Foll, signait l'arrêté relatif à l'interdiction d'utilisation et de mise sur le marché du pesticide Cruiser OSR®. L'analyse des impacts de la recherche publique agronomique a établi un délai moyen entre les premiers travaux scientifiques sur un sujet et son impact chez les acteurs socio-économiques de 19,4 ans (Colinet et al., 2014). Cette analyse, s'appuyant sur 30 cas de recherche, souligne le délai exceptionnellement court (4 mois) entre la production du produit final de la recherche, ici la démonstration par la publication de Henry et al. (2012a), et la génération d'un impact politique. Outre la décision du ministre, l'étude a eu un autre impact sur la politique réglementaire au niveau européen puisqu'elle a largement participé à la

remise en question des procédures d'évaluation des pesticides avant leur mise sur le marché (Decourtye et al., 2013; EFSA, 2015).

La méthode du « vol de retour » (Figure 4.1) est désormais inscrite dans les méthodes standardisées de l'OCDE pour guider l'évaluation des risques toxicologiques liés aux produits phytosanitaires (OECD, 2021a, 2021b). Cette validation a été pilotée par l'ITSAP-Institut de l'abeille (Fourrier et al., 2016) qui a coordonné un test circulaire où une dizaine de laboratoires européens ont jaugé la reproductibilité de la méthode (Figure 4.7).

A l'issue de cette « épopée » qui a marqué l'activité de l'UMT PrADE, Decourtye et al. (2017) estiment que la décision d'interdiction du Cruiser OSR® a également été un sujet de controverse qui, contrairement à celles précédemment citées, ne porte pas sur des points méthodologiques ou interprétatifs, et ne constitue pas uniquement un débat entre spécialistes. Face à cette décision réglementaire, comme face à toutes celles visant la protection des abeilles et de l'apiculture, on lui oppose souvent l'argument qu'elle réduit la durabilité économique des systèmes agricoles reposant sur les productions végétales. Les cultivateurs ne bénéficiant plus de moyens de lutte efficace contre les ravageurs de leurs cultures, les rendements peuvent subir une décroissance. Pourtant, il est reconnu que les abeilles apportent un service de pollinisation aux cultures associé à des bénéfices économiques : leur disparition se traduirait par une perte de 10 % de la valeur de la production agricole dans l'Union Européenne (Gallai et al., 2009). Une certaine logique voudrait qu'en protégeant les abeilles, on protège ce service et ses bénéfices économiques. Comment alors expliquer cette opposition d'enjeux entre protéger les cultures et protéger la pollinisation ? *« Force est de constater qu'il nous faut prendre en compte des arguments emprunts d'une dimension émotionnelle ou culturelle. Ce constat implique de construire de nouvelles approches issues des sciences humaines et sociales. »* (Decourtye et al., 2017).

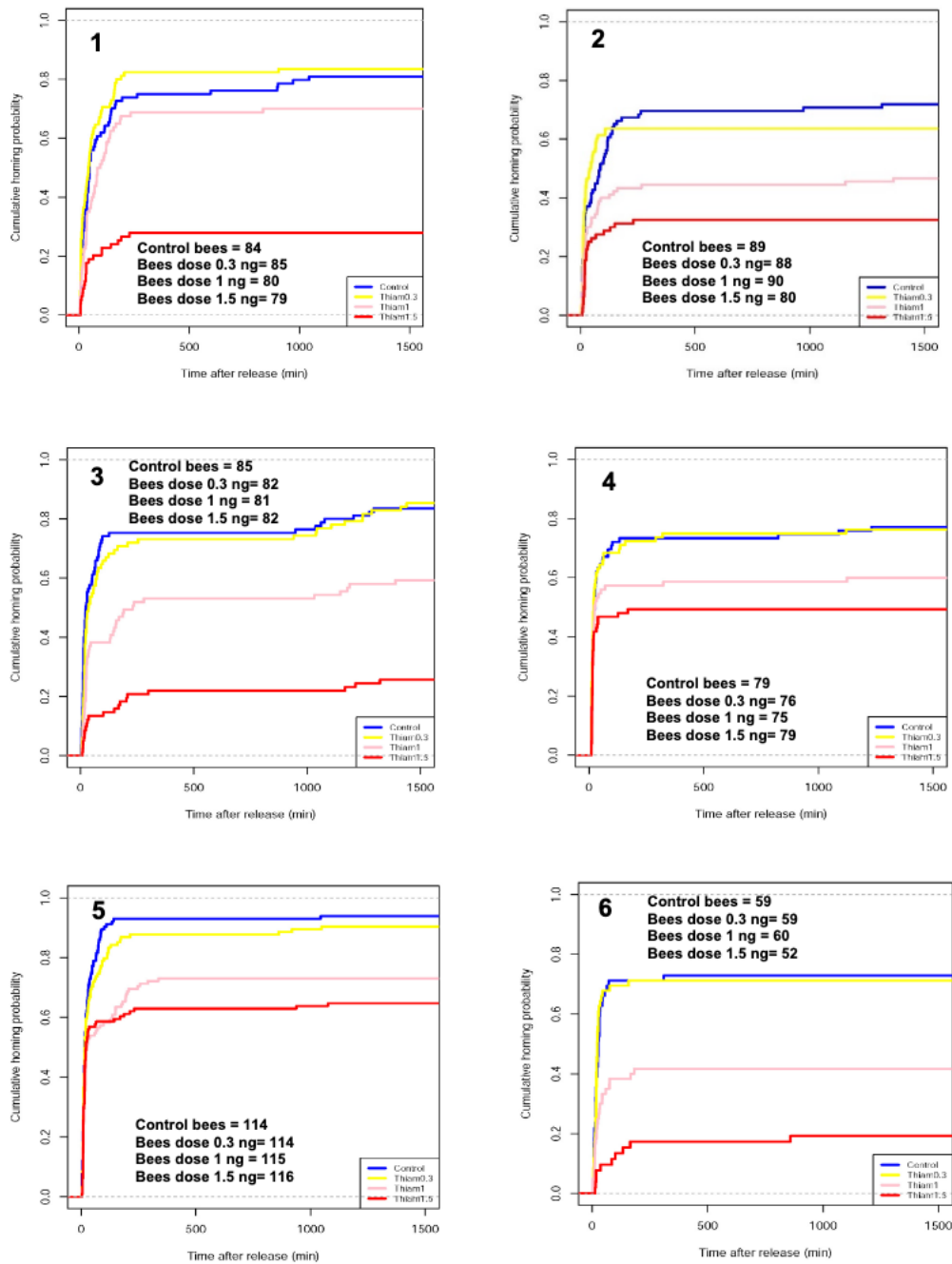


Figure 4.7. Illustration de la reproductibilité de la méthode du « vol de retour » pour évaluer la dose d'exposition sans effet (NOEL – No observed effect level) sur le vol de retour, à travers un test circulaire impliquant plusieurs laboratoires européens indépendants (OECD, 2021b). Ces restitutions des tests de vol de retour sont analogues à l'étude originale (Figure 4.2). Dans tous les cas, on observe un décrochement de la probabilité de succès de retour entre le groupe contrôle (bleu) et les groupes exposés aux plus fortes doses (1 et 1,5ng, respectivement en rose et rouge).

5. Synthèse : des modèles mécanistes pour lier approvisionnement et résilience des colonies d'abeilles domestiques

Ce chapitre propose une vision intégrée des stress nutritionnels et toxicologiques objectivés dans les chapitres précédents. Les enjeux de ces deux dimensions de l'écologie de l'approvisionnement – utilisation et contamination des ressources florales – sont analysés conjointement à travers une approche de modélisation de la résilience des colonies d'abeilles domestiques.

Les modèles mécanistes peuvent être utilisés pour décrypter les processus menant à l'effondrement de colonies soumises à plusieurs stress simultanés, évaluer *ex-ante* la capacité de résilience des colonies face à ces stress, ou estimer l'efficacité théorique de mesures de mitigation. Un cas d'étude : la perturbation du butinage par le Frelon asiatique.

Henry, M., Becher, M.A., Osborne, J.L., Kennedy, P.J., Aupinel, P., Bretagnolle, V., Brun, F., Grimm, V., Horn, J., Requier, F., 2017. Predictive systems models can help elucidate bee declines driven by multiple combined stressors. *Apidologie* 48, 328–339. <https://doi.org/10.1007/s13592-016-0476-0>

Requier, F., Rome, Q., Chiron, G., Decante, D., Marion, S., Menard, M., Muller, F., Villemant, C., **Henry, M.**, 2018. Predation of the invasive Asian hornet affects foraging activity and survival probability of honey bees in Western Europe. *J. Pest Sci.* <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1063-0>

Requier, F., Rome, Q., Villemant, C., **Henry, M.**, 2020. A biodiversity-friendly method to mitigate the invasive Asian hornet's impact on European honey bees. *J. Pest Sci.* 93, 1–9. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01159-9>

Annexe 8.4

5.1. Introduction : les processus multifactoriels d'affaiblissement des colonies d'abeilles domestiques

Les phénomènes de déclin des pollinisateurs et de surmortalité des colonies d'abeilles domestiques sont perçus comme la résultante d'un ensemble de menaces multiples agissant en interaction et en synergie, et qu'il est donc complexe de démêler expérimentalement (Goulson et al., 2015; Potts et al., 2010).

Le fait que des facteurs de stress toxicologiques ou pathologiques voient leurs effets généralement exacerbés lorsqu'ils sont combinés est maintenant bien documenté dans la littérature scientifique sur les abeilles. Des phénomènes de surmortalité des individus ont été mis en évidence de manière empirique principalement en testant expérimentalement des interactions doubles de facteurs de stress telles que : parasites × agents pathogènes (Nazzi et al., 2012; Retschnig et al., 2014), carences alimentaires × agents pathogènes (Di Pasquale et al., 2013), pesticides × agents pathogènes (Alaux et al., 2010a; Aufauvre et al., 2012; Collison et al., 2015; Doublet et al., 2015; Fauser-Misslin et al., 2014), pesticides × pesticides (Gill et al., 2012; Henry et al., 2015; Johnson et al., 2013; Vidau et al., 2011), ou encore pesticides × contexte météorologique ou paysager (Henry et al., 2014; Park et al., 2015). Cependant, le nombre de combinaisons possibles augmente de façon exponentielle à mesure que l'on souhaite associer des facteurs de stress additionnels. Les approches traditionnelles *in vitro* et *in vivo* ne permettent pas de tester expérimentalement l'ensemble des combinaisons possibles.

Nous avons souhaité évaluer dans quelles mesures le recours à la modélisation mécaniste, en particulier les modèles prédictifs de systèmes (Evans et al., 2013; Stillman et al., 2015), pourrait révéler les processus complexes d'interactions multiples de stress, et ainsi assister les

apidologues dans la compréhension des mécanismes complexes liés à l'affaiblissement et la surmortalité des colonies d'abeilles domestiques. Le domaine de la modélisation mécaniste en écologie a mûri au cours de la dernière décennie et a conduit à des modèles plus prédictifs et plus flexibles, qui sont de plus en plus utilisés pour résoudre un large éventail de problèmes appliqués (Stillman et al., 2015).

5.2. Révéler *in silico* l'effet aggravant des combinaisons de stress

Cette approche *in silico* semble en particulier bien adaptée à l'étude de la dynamique des colonies d'abeilles domestiques (Barron, 2015). Divers modèles mécanistes ont été conçus pour simuler des populations d'abeilles, et en particulier des colonies d'abeilles domestiques (Becher et al., 2014, 2010; Khoury et al., 2013, 2011; Schmickl and Crailsheim, 2007; Torres et al., 2015), des colonies de bourdons (Becher et al., 2018; Bryden et al., 2013), ou les populations d'abeilles solitaires (Everaars and Dormann, 2014). Comme illustré dans le [Chapitre 4](#), ces modèles peuvent être utilisés pour identifier des « points de basculement » théoriques associés à des stress spécifiques dont les effets ont été calibrés expérimentalement ([Henry et al., 2012a](#); Horn et al., 2016; Perry et al., 2015; Rumkee et al., 2015). Les points de basculement font ici référence aux niveaux de stress au-delà desquels une petite variation se traduit par une altération majeure de la capacité de résilience de l'ensemble du système ([Figure 5.1](#)). Nous avons éprouvé cette approche dans la problématique du vol de retour des butineuses désorientées par les néonicotinoïdes, en utilisant la version originale du modèle démographique de Khoury et al. (2011). Par la suite, un modèle de dynamique de colonie plus complet, nommé BEEHAVE, a été développé par une équipe britannique (Becher et al., 2014). BEEHAVE est un modèle stochastique, intégrant (i) un module démographique pour simuler l'évolution des différentes castes et classes d'âge, (ii) un module d'approvisionnement simulant l'utilisation individu-centrée des ressources florales par les butineuses, (iii) un module sanitaire simulant l'effet délétère de l'acarien *Varroa* sur la survie du couvain, ainsi que des virus qu'il contribue à propager (virus des ailes déformées DWV, virus de la paralysie aiguë ABPV). BEEHAVE a ouvert la voie à des simulations plus complètes et plus réalistes de l'évolution des colonies dans un contexte sanitaire et environnemental.

En collaborant avec les concepteurs du modèle BEEHAVE ([Henry et al., 2017](#)), nous avons testé si des points de basculement démographique peuvent être identifiés en simulant des stress sur des traits importants de la colonie pris séparément : une surmortalité des butineuses, une surmortalité des larves, l'infestation par *Varroa*, une réduction de l'activité de butinage. Dans un second temps, nous avons vérifié si la combinaison multiple de ces stress accélère l'apparition du point de basculement, comme le prédisent les hypothèses actuelles sur la nature multifactorielle de l'affaiblissement des colonies d'abeilles.

Chacun de ces quatre paramètres clés des colonies sont potentiellement associés à un point de basculement lorsqu'on simule leur altération progressive, depuis leur valeur par défaut identifiée en littérature jusqu'à des valeurs extrêmes ([Figure 5.2](#)). Pour chacun de ces paramètres, le risque d'effondrement de la colonie a été modélisé par une fonction logistique, laquelle permet de définir un point de basculement spécifique. A titre d'exemple, la colonie approche de son point de basculement démographique en augmentant le taux de mortalité larvaire journalier de 0,01 (par défaut) à 0,06, ou encore en augmentant le taux de mortalité des butineuses par unité de temps de butinage de 1 (par défaut) à 1.42.

En simulant des scénarii de combinaisons de stress multiples sur les colonies, alliant plusieurs stress paramétrés à leur point de basculement spécifique, les analyses illustrent parfaitement l'hypothèse multifactorielle (Figure 5.3). **Pris isolément, les facteurs de stress à leurs niveaux de point de basculement ne précipitent pas l'effondrement des colonies. Cependant, les combinaisons doubles ont été associées à des risques d'effondrement significativement plus élevés (10% à 90 %, Figure 5.3),** confirmant la capacité du modèle à identifier des effets combinés démultipliant les effets des stress pris séparément. Avec trois stress combinés ou plus, l'effondrement est presque inévitablement atteint (>95 %, Figure 4). Cette analyse démontre que l'altération simultanée de quelques paramètres démographiques et sanitaires clé des colonies d'abeilles peut donner lieu à une large gamme de trajectoires d'effondrement.

Cette analyse prospective illustre la complexité des mécanismes en jeu derrière les phénomènes d'affaiblissements des colonies d'abeilles domestiques. **Les modèles mécanistes ont le potentiel de révéler des combinaisons critiques de stress multiples. Ils peuvent ainsi guider les apidologues dans la priorisation de leurs hypothèses de terrain, ainsi que dans le design de protocoles de biosurveillance et de suivi à long terme des colonies d'abeilles, de façon à identifier les facteurs de stress les plus influents en plein champs.** Une étape importante doit encore être franchie : définir des gammes réalistes de niveaux de stress à utiliser pour les simulations, de façon à garantir une approche *in silico* la plus pertinente possible. Nos travaux de recherche présentés dans les chapitres précédents ont justement contribué à documenter ces gammes réalistes, notamment concernant l'effet des restrictions et carences alimentaires (Chapitre 3) ou encore l'effet de l'exposition des butineuses à des pesticides (Chapitre 4).

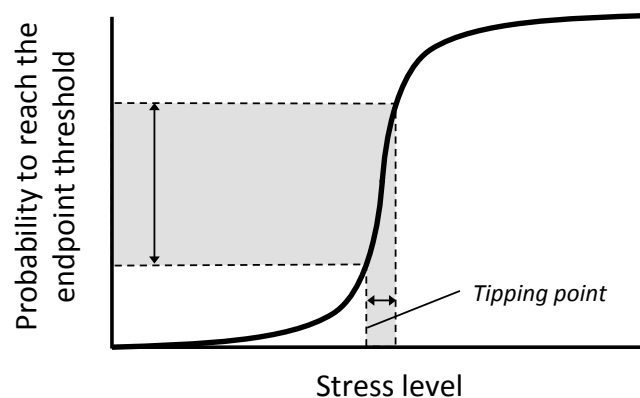


Figure 5.1. Les modèles mécanistes peuvent être utilisés pour étudier les points de basculement dans les systèmes biologiques soumis à des stress environnementaux. Les points de basculement désignent les niveaux de stress critiques au-delà desquels une légère augmentation se traduit par un changement brutal de l'état de l'ensemble du système, par exemple, une augmentation majeure de la probabilité d'effondrement démographique de la colonie chez les abeilles domestiques. Tiré de Henry et al. (2017).

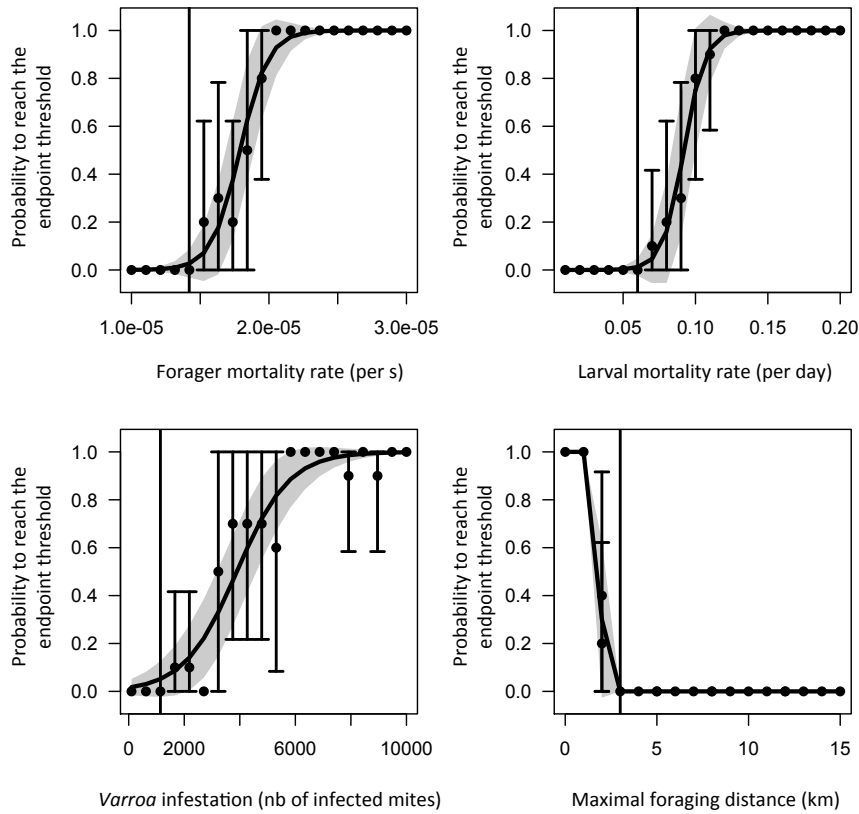
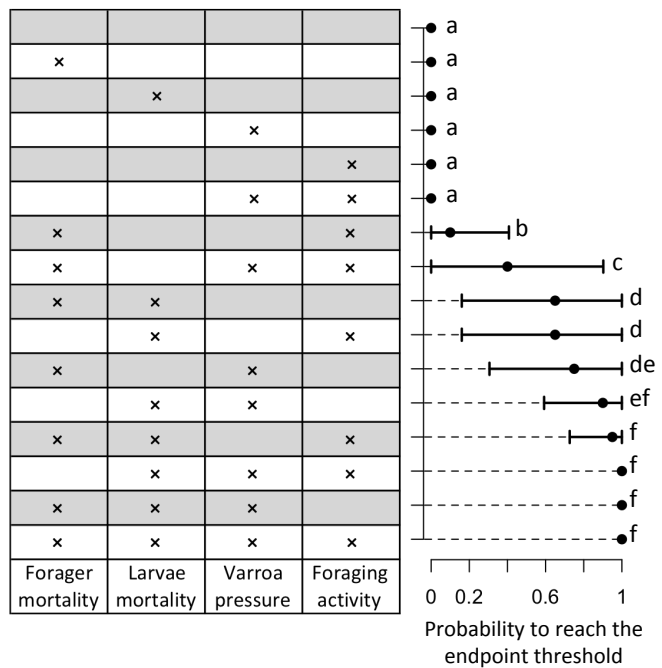


Figure 5.2. Évaluation des points de basculement associés à quatre traits fondamentaux de la colonie : une surmortalité des butineuses, une surmortalité des larves, l'infestation par le varroa, une réduction de l'activité de butinage. La probabilité d'atteindre un état d'effondrement des colonies augmente considérablement au-delà d'une valeur de stress critique appelée points de basculement (ligne verticale). Les points et les barres représentent la moyenne \pm l'écart-type de l'occurrence d'un effondrement pour 10 simulations de colonies virtuelles. Les tendances sont représentées par un modèle logistique et son enveloppe de confiance à 95% (zone grisée). Tiré de [Henry et al. \(2017\)](#)

Figure 5.3. Comparaison de scénarii de stress combinés. Pour chacune des 16 combinaisons possibles des 4 facteurs de stress simulés à leur point de basculement (panneau de gauche), le risque d'atteindre une situation d'effondrement (\pm SD) est indiqué sous forme de probabilité (panneau de droite). Les valeurs de probabilité identifiées par des lettres distinctes sont significativement différentes les unes des autres (tests binomiaux a posteriori entre les scénarios de stress combinés). Tiré de [Henry et al. \(2017\)](#)



5.3. Une application des modèles mécanistes : l'effet du Frelon asiatique sur la paralysie du butinage

Une application très concrète des modèles mécanistes de dynamique des colonies est proposée ici, à travers la description de deux études prospectives de la perturbation de l'activité d'approvisionnement des abeilles par le Frelon asiatique invasif *Vespa velutina* (Requier et al., 2020, 2018). Dans la première étude (Requier et al., 2018), nous avons utilisé le modèle BEEHAVE pour démontrer par quels processus la perturbation de l'approvisionnement des abeilles par les frelons en automne peut engendrer un déséquilibre alimentaire des colonies et une surmortalité hivernale. Dans la seconde étude (Requier et al., 2020), nous avons de nouveau mis à profit BEEHAVE pour évaluer l'effectivité d'une méthode simple de contrôle du frelon.

Introduit en France il y a plus de douze ans en provenance de Chine, le frelon asiatique *Vespa velutina* s'attaque aux butineuses de retour à l'entrée des ruches et constitue une préoccupation majeure pour les apiculteurs d'Europe occidentale. La prédation par le frelon asiatique est suspectée d'affaiblir les colonies d'abeilles domestiques avant la période hivernale, soit par le taux de prédation des butineuses à l'entrée de la ruche, soit par la réaction de paralysie du butinage engendré par le réflexe de protection des gardiennes. Ces deux paramètres ont été mesurés empiriquement à l'entrée de ruches, soumises à des pressions de prédation allant de 0 à 20 frelons en vol stationnaire de chasse (Requier et al., 2018). Les observations montrent que l'augmentation du nombre de frelons diminue drastiquement l'activité de butinage des colonies, et qu'en situation de faible activité de butinage, le taux de prédation individuel des butineuses est exacerbé (Figure 5.4). En implémentant ces paramètres empiriques dans le modèle mécaniste BEEHAVE (Figure 5.5), cette étude a mis en évidence deux principaux mécanismes d'effondrement des colonies d'abeilles domestiques soumises à l'action du frelon. **A faible abondance de frelons, les colonies préalablement affaiblies démographiquement risquent de voir la taille de leur population passer sous un seuil de résilience au cours de l'hiver. A forte abondance de frelons, une paralysie du butinage se met en place, engendrant un risque d'effondrement hivernal en raison d'une mise en réserve déficitaire de miel.**

Dans la seconde étude (Requier et al., 2020), une approche analogue a été utilisée pour estimer l'efficacité des « muselières », des dispositifs grillagés placés à l'entrée des colonies pour éloigner l'activité des frelons. Sur la base d'observations empiriques, les muselières ne réduisent pas dans l'absolu le taux de prédation des butineuses, mais réduisent drastiquement le comportement de paralysie de butinage. Les simulations de colonies prédisent que les muselières pourraient théoriquement augmenter de 51% la probabilité de survie des colonies soumises à une forte pression des frelons. Cet exemple illustre la pertinence des modèles mécanistes de colonies comme outil ex-ante d'évaluation des risques à l'échelle des colonies et des bienfaits des mesures de protection.

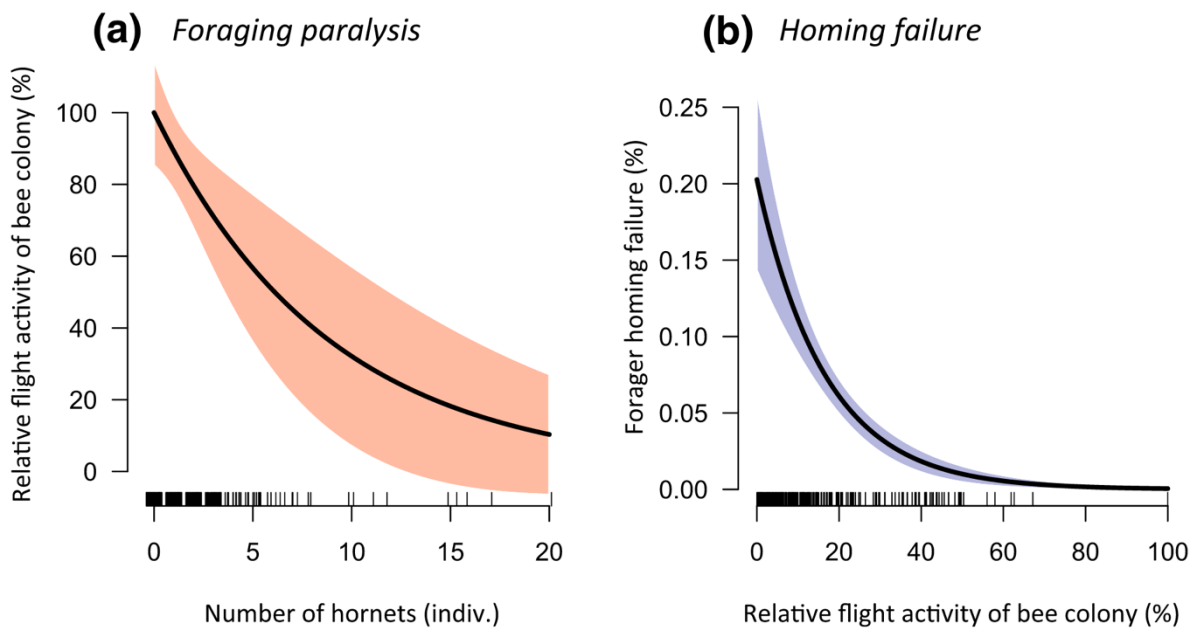


Figure 5.4. Observations (A) de l'effet de l'abondance des frelons asiatiques à l'entrée des ruches sur la diminution de l'activité d'approvisionnement des colonies (paralysie de butinage) et (B) conséquence de la diminution de l'activité des abeilles sur le taux de prédation des butineuses par les frelons. Ces relations sont implémentées dans des simulations démographiques de survie hivernale des colonies en utilisant le modèle BEEHAVE (Requier et al., 2018).

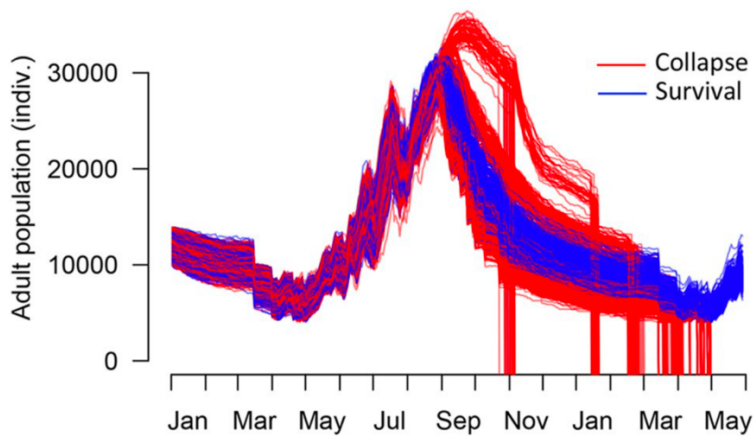


Figure 5.5. Exemple de simulations démographiques par le modèle BEEHAVE de colonies soumises à une pression du frelon asiatique en phase de préparation à l'hiver. Des effondrements sont observés (en rouge), soit en raison de quantités insuffisantes de réserves de miel, soit en raison de la diminution de la taille de population sous un seuil minimal de résilience (Requier et al., 2018).

5.4. Le rôle des modèles mécanistes pour identifier des indicateurs précoces d'affaiblissement des colonies

Les exemples précédents de simulation de combinaisons de stress et de mesures de mitigation ont souligné la pertinence d'anticiper dans le temps les évolutions démographiques des colonies. En effet, l'effondrement d'une colonie peut être la résultante d'une combinaison de stress déclenchés plusieurs semaines auparavant, voire plusieurs mois. Nous avons utilisé le

modèle BEEHAVE pour tenter d'identifier des indicateurs précoces de l'état des colonies susceptibles de révéler des processus d'affaiblissements en cours. Cette synthèse analytique fera l'objet d'une publication future.

On peut distinguer différents types d'indicateurs précoces : des indicateurs démographiques et des indicateurs de traits individuels (Zacepins et al., 2015). Les indicateurs démographiques sont calculés à l'échelle de la colonie, tels que la taille de la population (quantité d'abeilles), la taille et la forme du couvain et la quantité de miel présente dans la ruche (Rumkee et al., 2015). Les indicateurs de traits individuels sont obtenus par des mesures effectuées sur une partie des individus de la colonie. Par exemple, l'âge des butineuses, l'activité journalière de vol ou l'espérance de vie. L'étude de ce type d'indicateur se base sur l'hypothèse d'une perturbation de la structure d'âge de la colonie soumise à un stress. En effet, lorsqu'une colonie est soumise à un stress qui provoque une surmortalité des butineuses, les jeunes ouvrières dédiées aux tâches internes à la ruche (nettoyage, soin aux larves) deviennent à leur tour butineuses plus précocement. Cette maturation comportementale précoce a pour but de compenser les pertes des butineuses ou d'augmenter les réserves stockées dans la ruche. Cependant, ceci a un coût pour la colonie, les butineuses précoces étant moins efficaces et présentant une espérance de vie raccourcie (Perry et al., 2015). Ces paramètres de rétroaction comportementale sont bien documentés et mis en équation dans la structure du modèle BEEHAVE. L'objectif des simulations était précisément d'estimer dans quelles mesures ces indicateurs de traits d'histoire de vie individuels seraient suffisamment saillants – et plus précis que des indicateurs démographiques – pour détecter un processus d'affaiblissement en cours d'une colonie.

Plusieurs indicateurs potentiels pourraient également être combinés pour optimiser la détection d'un risque futur d'affaiblissement des colonies. Ces combinaisons se basent sur des phénomènes de compromis d'allocation en réponse à un stress (Schmickl and Crailsheim, 2002). La colonie peut adopter deux stratégies distinctes face à un stress : un investissement dans le couvain afin de favoriser la croissance démographique de la colonie, ou bien un investissement dans la récolte de ressources afin d'accroître les tailles de population (Wharton et al., 2007). C'est par exemple ce qui a pu être observé dans notre exposition expérimentale de colonies à des cultures de colza traitées ([Chapitre 4](#)) : les colonies les plus exposées, caractérisées par une surmortalité des butineuses, ont retardé la production d'individus sexués (couvain mâle) au profit de la production de d'individus asexués (ouvrières) ([Henry et al., 2015](#)). En outre, dans un contexte d'apiculture, il faut rappeler que l'espace du nid est limité par la taille de la ruche, engendrant un compromis d'allocation de l'espace – par exemple entre couvain et réserves ([Requier et al., 2017](#)).

Pour évaluer le pouvoir prédictif et la portée temporelle de ces indicateurs potentiels d'affaiblissements, nous avons généré 10 000 trajectoires de colonies virtuelles soumises à des combinaisons de stress aléatoires et variant dans des gammes d'intensité réalistes relevées en littérature. Le modèle BEEHAVE a été paramétré de façon à représenter des colonies typiques du système de grandes cultures décrit par le dispositif ECOBEE, avec en particulier : une taille de population initiale définie dans l'intervalle des observations ECOBEE en début de saison ([Chapitre 3, Figure 3.1](#)), des caractéristiques météorologiques reprenant les données d'une station météo locale, ou encore une phénologie des grandes cultures basées sur les données agronomiques locales. Les stress ont été simulés soit « explicitement » car spécifiquement pris en compte dans l'architecture du modèle BEEHAVE (par exemple disette alimentaire, charge en *Varroa* et en virus associés), soit « implicitement » en

reproduisant les effets qu'ils induisent sur des paramètres démographiques ou comportementaux (par exemple, les stress toxicologiques implémentés en amplifiant les taux de mortalités de certains stades de développement individuels ou en réduisant l'efficacité des butineuses, [Figure 5.6](#)). Afin de couvrir l'étendue des effets en cascade déportés dans le temps, les colonies virtuelles ont été simulées sur une période de près d'un an et demi, soit une saison apicole complète suivie d'une période d'hivernage et de la reprise printanière à la saison suivante.

Trois catégories de stress alimentaires ont été implémentées : (i) la disette alimentaire du printemps ([Chapitre 3](#)) a été explicitement simulée en faisant varier la quantité des ressources florales disponibles selon la phénologie locale des principales espèces butinées ([Requier et al., 2017](#)) ; (ii) la malnutrition liée à une carence protéique en période de floraison du maïs ([Chapitre 3](#)) a été implicitement simulée en faisant varier les paramètres de survie des différents stades larvaires, le nombre d'œufs pondus et le soin des larves par les ouvrières ([Requier et al., 2015](#)) ; (iii) finalement, une perturbation du butinage par le frelon asiatique en période de pré-hivernage a été implicitement simulée en faisant varier le paramètre de mortalité des butineuses et leur efficacité de butinage comme indiqué au [Chapitre 5](#) ([Requier et al., 2018](#)). Finalement, les stress toxicologiques liés à la contamination alimentaire par des pesticides pendant les alternances de floraisons de colza et de tournesol ont été implicitement simulés via des facteurs de surmortalité ou d'effets sublétaux tirés des gammes relevées en littérature ([Figure 5.6](#)), y-compris issues de nos propres travaux décrits au [Chapitre 4](#) ([Henry et al., 2015, 2014, 2012b](#)).

Sur l'ensemble des 10 000 colonies simulées, 61,24% des trajectoires ont abouti à un effondrement ou un affaiblissement des colonies (la population passant sous un seul de résilience de 4000 individus). Des matrices de corrélation temporelles ont été générées pour chaque indicateur candidat, de façon à en évaluer le pouvoir prédictif et la portée temporelle ([Figure 5.7](#)). Cette analyse prospective et théorique suggère trois grandes tendances au sujet des potentiels indicateurs précoces d'affaiblissement de colonies.

- **Les indicateurs démographiques mesurés à l'échelle des colonies (quantité de couvain, taille de population, réserves de miel) sont probablement les plus pertinents à prendre en compte.** Ils atteignent de meilleurs pouvoirs prédictifs pour identifier de futurs événements d'affaiblissement ou d'effondrement de colonies, et avec davantage d'anticipation ([Figure 5.7](#)). En saison, **les prédictions peuvent être fiables sur 2 à 4 semaines en avance, et jusqu'à 6 semaines environ au moment de la période critique de la disette printanière.** En fin de saison, en période de pré-hivernage, la quantité de couvain pourrait permettre une anticipation des risques d'effondrement sur l'ensemble de la période d'hivernage à suivre.
- **Les indicateurs individuels de traits d'histoire de vie (espérance de vie, âge au premier butinage, activité de vol journalière) ont présenté de très faibles niveaux de corrélation avec les événements d'affaiblissement ou d'effondrement de colonies, ou du moins sur des portées temporelles très réduites.** L'activité journalière de vol en période de pré-hivernage pourrait être un indicateur de la survie hivernale, mais avec beaucoup plus d'incertitude que les indicateurs démographiques. En conséquence, il semble que les systèmes de monitoring d'individus, souvent coûteux et complexes à mettre en place, soient probablement peu effectifs pour alerter sur des risques d'affaiblissements à venir. Cela n'enlève en rien leur utilité en recherche fondamentale sur les traits d'histoire de vie et compromis comportementaux chez les abeilles.

- **Combiner deux indicateurs, ou davantage, pourrait être intéressant afin d'en optimiser les pouvoirs prédictifs.** Cependant, ces combinaisons deviennent complexes à interpréter car elles impliquent des interactions statistiques entre indicateurs dont les signes varient selon la période de référence dans la saison.

Ces simulations *ex-ante* donnent des pistes de réflexion pour le développement de systèmes de surveillance automatisés. Des données réelles et tangibles seraient évidemment nécessaires pour valider au préalable la pertinence de ces indicateurs précoces des risques d'affaiblissement. La vertu des modèles mécanistes de colonies tels que BEEHAVE est d'orienter les apidologues vers les solutions a priori les plus prometteuses.

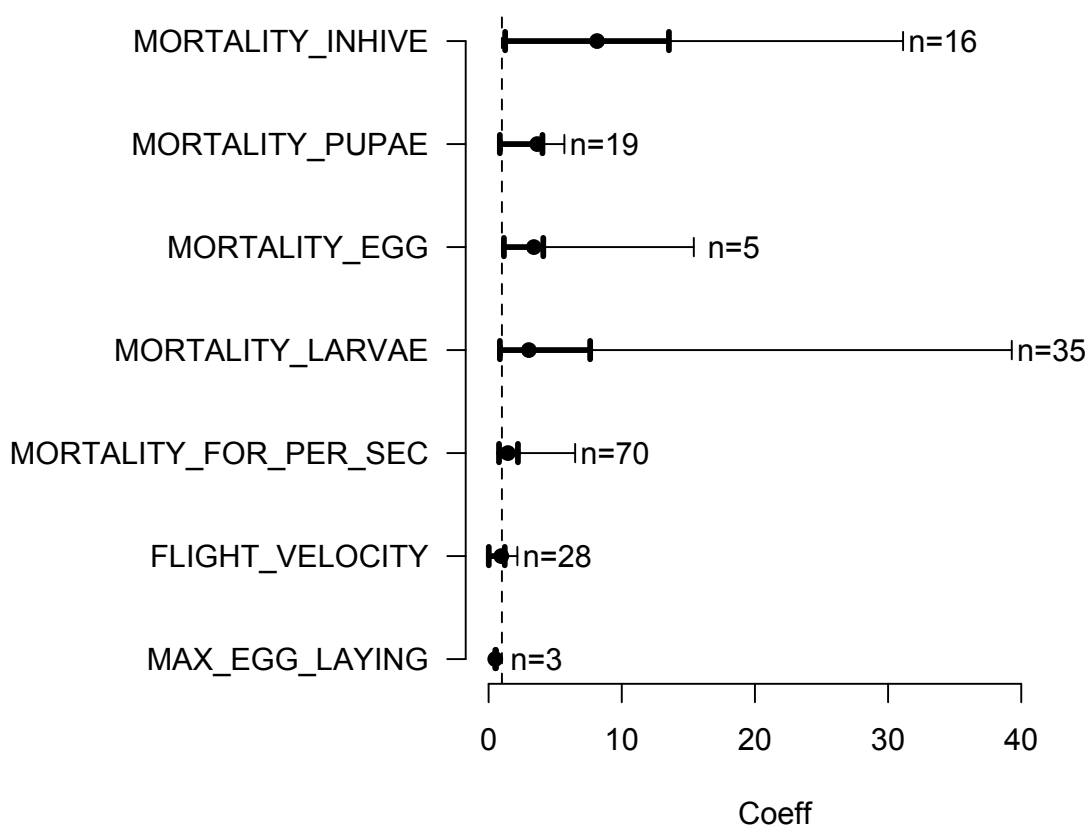


Figure 5.6. Synthèse de valeurs de stress toxicologiques relevés en littérature et exprimés sous forme de coefficients multiplicateurs modulant les paramètres par défaut du modèle BEEHAVE. Les coefficients supérieurs à 1 (tirets verticaux) modulent positivement les paramètres du modèle – typiquement reproduisant les facteurs de surmortalité pouvant affecter différentes catégories d'individus exposés à des pesticides. Les coefficients inférieurs à 1 modulent négativement les paramètres du modèle – typiquement reproduisant des effets sulétaux des pesticides tels que la diminution de l'efficacité des butineuses ou du taux de ponte de la reine. Les barres horizontales indiquent l'écart type et l'étendue des coefficients relevés en littérature. Ces gammes d'effets létaux ou sublétaux sont tirés de 176 expérimentations différentes rapportées dans 23 études scientifiques, dont certaines proviennent de notre consortium UMT PrADE (Henry et al., 2015, 2014, 2012b). Tiré de Marion, Requier et Henry (non publié).

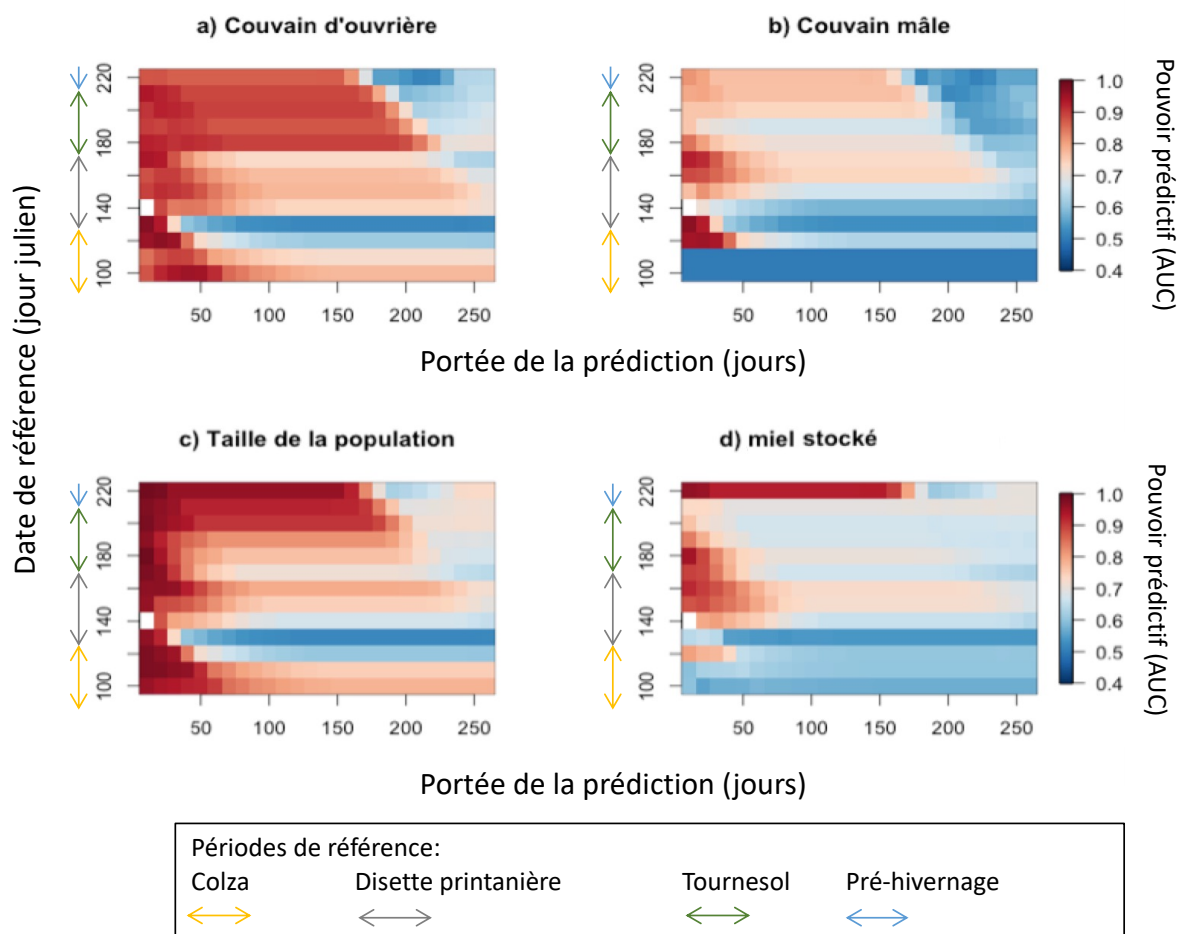


Figure 5.7. Exemple de matrices corrélatives illustrant le pouvoir prédictif et la portée temporelle de quatre indicateurs potentiels de risques d'affaiblissements ou d'effondrements futurs de colonies. Les estimations ont été réalisées d'après 10 000 simulations théoriques de trajectoires de colonies soumises à des combinaisons de stress au long d'une saison apicole et d'une période d'hivernage. Les meilleurs pouvoirs prédictifs sont indiqués par des couleurs chaudes, sur une échelle d'efficacité de prédiction binaire d'occurrence des événements d'affaiblissement, calculée au moyen d'une approche d'AUC (Area Under the Curve) qui comptabilise les faux positifs et faux négatifs. La portée temporelle de la prédiction (axe horizontal) indique la période d'anticipation permise par un indicateur, selon la période de l'année considérée (axe vertical). Les longues portées prédictives de plusieurs mois, à partir de la période de pré-hivernage, correspondent à la prédiction des risques de mortalité des colonies au cours de l'hiver. Tiré de Marion, Requier et Henry (non publié).

5.5. Conclusion : les modèles mécanistes pour guider les questions de recherche, mais pas pour y répondre

L'affaiblissement des colonies d'abeilles domestiques est un phénomène multifactoriel. L'exposition aux pesticides, la présence de pathogènes, de parasites, ou de prédateurs invasifs et les disettes alimentaires liées à la perte d'habitats naturels sont autant de facteurs de stress auxquels les colonies d'abeilles peuvent être soumises au cours d'une saison. Bien que la présence d'un seul de ces stress puisse, théoriquement, conduire à un effondrement local de colonies, c'est bien leur combinaison qui est à l'origine de l'affaiblissement généralisé des cheptels et de la fragilisation plus globale de la filière apicole. Les colonies doivent lutter contre plusieurs stress simultanés, ce qui peut exacerber les processus d'affaiblissements durables au long d'une saison apicole. En outre, la combinaison de plusieurs stress peut engendrer un effet synergique aggravant.

Si la notion de synergie de stress est admise dans la bibliographie, il est cependant plus difficile d'en appréhender la complexité sur le terrain. Ainsi, des modèles théoriques ont été développés dans le but de décrypter cette complexité. Nous avons vu que **les modèles peuvent être utilisés pour étudier les mécanismes amenant à l'effondrement d'une colonie soumise à plusieurs stress simultanés. De même, ils permettent d'évaluer la capacité de résilience des colonies face à ces stress, ou d'évaluer ex-ante l'efficacité théorique de mesures de mitigation.** Ils peuvent également aider les apidologues à identifier des indicateurs précoces d'affaiblissement des colonies – c'est-à-dire des combinaisons de caractéristiques démographiques des colonies révélant un potentiel dysfonctionnement en cours, et permettant aux apiculteurs de prendre des mesures préventives de protection de leur cheptel.

Ces approches de « ruches virtuelles » ne doivent cependant pas se substituer à des expérimentations réelles. L'EFSA a jugé le modèle BEEHAVE globalement réaliste (European Food Safety Authority, 2015) mais recommande que des versions avancées intègrent des modules permettant de simuler plus explicitement des stress toxicologiques. Les modèles théoriques peuvent servir à guider la recherche vers la formulation d'hypothèses de travail, vers la conception de mesures de mitigation ou vers la création d'outils d'aide à la décision (OAD) pour les apiculteurs. Dans tous les cas, des données réelles et tangibles sont nécessaires pour valider ces prédictions formulées *in silico*.

6. Épilogue : l'enjeu de l'approvisionnement des abeilles se déplace vers les espaces naturels protégés

Ce chapitre introduit l'émergence d'une nouvelle thématique, celle de la concurrence alimentaire entre abeilles domestiques et pollinisateurs sauvages. La conjonction des facteurs de stress nutritionnels et toxicologiques exposés dans les chapitres précédents contraint l'apiculture productive à délaisser les agroécosystèmes pour se redéployer vers les espaces naturels. Un conflit s'installe entre apiculture et conservation des pollinisateurs sauvages.

Les interactions écologiques entre abeilles domestiques et pollinisateurs sauvages sont décryptées et mises en évidence sur le terrain. Les abeilles sauvages de grande taille sont les plus sensibles à la compétition d'exploitation du nectar. Un paradigme d'allocation spatiale des ruchers est proposé pour concilier les enjeux de l'apiculture et de la conservation des pollinisateurs sauvages.

Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., **Henry, M.**, Ropars, L., Rollin, O., Thébault, E., Vereecken, N.J., 2017. Massively introduced managed species and their consequences for plant-pollinator interactions. *Adv. Ecol. Res.* 57, 147–199. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.007>

Henry, M., Rodet, G., 2018. Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas. *Sci. Rep.* 8, 9308. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27591-y>

Henry, M., Rodet, G., 2020. The apiary influence range: A new paradigm for managing the cohabitation of honey bees and wild bee communities. *Acta Oecol.* 105, 103555. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103555>

Annexe 8.5

L'ensemble des travaux exposés dans ce mémoire mettent en exergue le rôle critique des ressources florales, tant en quantité qu'en qualité, pour préserver la capacité de résilience des colonies d'abeilles domestiques, mais aussi pour la conservation des abeilles sauvages. Ces séries de travaux sur l'écologie de l'approvisionnement des abeilles en systèmes de grandes cultures m'ont conduit, plus récemment, à m'investir dans une nouvelle thématique connexe. Celle-ci porte sur **les enjeux émergents liés à la concurrence alimentaire entre abeilles domestiques et sauvages dans les espaces naturels protégés.**

L'intensification de l'agriculture a profondément modifié les paysages ruraux au cours des cinq dernières décennies, affectant la durabilité des exploitations apicoles. L'apiculture productive a désormais recours à des transhumances saisonnières, parfois massives, vers des espaces naturels protégés. Ces transhumances visent notamment à fuir les périodes de disette saisonnière et les risques toxicologiques associés aux agrosystèmes modernes, mais aussi à bénéficier de miellées spécifiques à forte valeur ajoutée. Elle peuvent cependant engendrer des phénomènes de concurrence alimentaire défavorables aux pollinisateurs sauvages et à l'harmonie des réseaux naturels d'interactions plantes-pollinisateurs, ce qui est révélé et documenté par un corpus de littérature en pleine expansion (Geslin et al., 2017; Mallinger et al., 2017; Wojcik et al., 2018).

Avec les sollicitations croissantes des apiculteurs, les gestionnaires des espaces protégés expriment aujourd'hui des inquiétudes quant aux risques d'interférences écologiques entre les abeilles domestiques et les autres insectes butineurs au sein des réseaux naturels d'interactions plantes-pollinisateurs. Dans cette optique, nous avons réalisé une étude visant à vérifier l'existence d'une compétition entre abeilles sauvages et domestiques lors de la miellée de romarin sur le massif de la Côte Bleue (Bouches-du-Rhône) administré par le Conservatoire du Littoral (Henry and Rodet, 2018). Cette étude a confirmé un enjeu alimentaire notable lié aux fortes densités d'abeilles domestiques sur ce site protégé. Nous avons donc initié une seconde phase, plus appliquée, proposant des règles de décisions pour guider la régulation de l'apiculture dans ce type d'espace naturel (Henry and Rodet, 2020).

Ces travaux sont basés sur des comptages standardisés d'abeilles butineuses et des estimations de leur succès de collecte de nectar et de pollen. Trois principaux résultats sont à souligner : (1) l'existence d'une **compétition pour l'exploitation des ressources florales est confirmée, et s'étend sur des distances variant de 600 à 1200m autour des ruchers**, selon le paramètre écologique considéré (Tableau 6.1) ; (2) ces rayons définissent des « **zones d'emprise** » des ruchers, et constituent des critères de régulation de l'apiculture plus simples à mettre en œuvre que les notions de densités de colonies ; (3) un phénomène de **compétition intra-spécifique entre abeilles domestiques elles-mêmes** a été détecté au niveau individuel, et mériterait d'être exploré plus en détail à l'échelle de la colonie (impact sur le rendement en miel ou sur la démographie au cours de la saison).

Tableau 6.1 : Principaux paramètres écologiques témoignant de variations significatives à proximité des ruchers. La portée de la zone d'influence, c'est-à-dire la distance d'emprise des ruchers, est indiquée avec l'intensité des variations constatées (Henry and Rodet, 2018).

Paramètre écologique	Rayon de l'emprise	Intensité de l'effet	Apparition de l'effet
Abondance des abeilles domestiques	800m	+58%	Saison en cours
Abondance des abeilles sauvages	900m	-55%	Saison suivante
Taille individuelle moyenne des abeilles sauvages	650m	-11%	Saison en cours et saison suivante
Succès d'approvisionnement en nectar des abeilles sauvages	600m	-50%	Saison en cours
Taux d'approvisionnement en nectar des abeilles domestiques	1 100m	-44%	Saison en cours
Taux d'approvisionnement en pollen des abeilles domestiques	>1 200m*	-36%	Saison en cours

*L'effet maximum s'étend potentiellement au-delà de 1200m

Sur la base de cette preuve de concept, nous avons proposé un paradigme de régulation de l'apiculture dans les espaces naturels protégés (Henry and Rodet, 2020), fondé sur l'augmentation des distances entre ruchers voisins, et reposants sur deux principes clé :

Principe 1 : Notion d'emprise apicole sur un territoire. L'effet de la taille des ruchers (densités de colonies) a été mis en évidence sur certains des paramètres écologiques étudiés, mais n'est pas à ce stade caractérisé de façon suffisamment fine pour aboutir à des préconisations de densités seuil de colonies. A défaut, notre étude montre qu'une régulation de l'apiculture peut se baser sur des seuils de distance d'emprise (Figure 6.1). Les ruchers impriment une compétition accrue pour l'exploitation des ressources florales dans une zone d'influence qu'on peut qualifier d'emprise apicole. Plusieurs niveaux d'emprise se superposent, selon les paramètres écologiques considérés (Tableau 6.1, Figure 6.1). Ainsi, l'emprise atteint environ 600m pour le succès d'approvisionnement en nectar des abeilles sauvages (compétition interspécifique d'exploitation du nectar), 900 m pour l'abondance des abeilles sauvages (effet d'exclusion compétitive), et 1 100 à 1 200m ou plus pour le succès d'approvisionnement des abeilles domestiques elles-mêmes (compétition intra-spécifique d'exploitation du nectar et du pollen).

Principe 2 : Modulation des surfaces sous emprise et des surfaces libres (hors-emprise). La saturation du milieu commence théoriquement lorsque les emprises des ruchers voisins se jouxtent. A l'inverse, en augmentant les distances entre ruchers, on augmente la proportion d'espace hors-emprise. Les gestionnaires peuvent donc moduler et décider de la proportion du territoire allouée à l'emprise apicole, ou à l'inverse maintenue hors de l'emprise des ruchers (Figure 6.2).

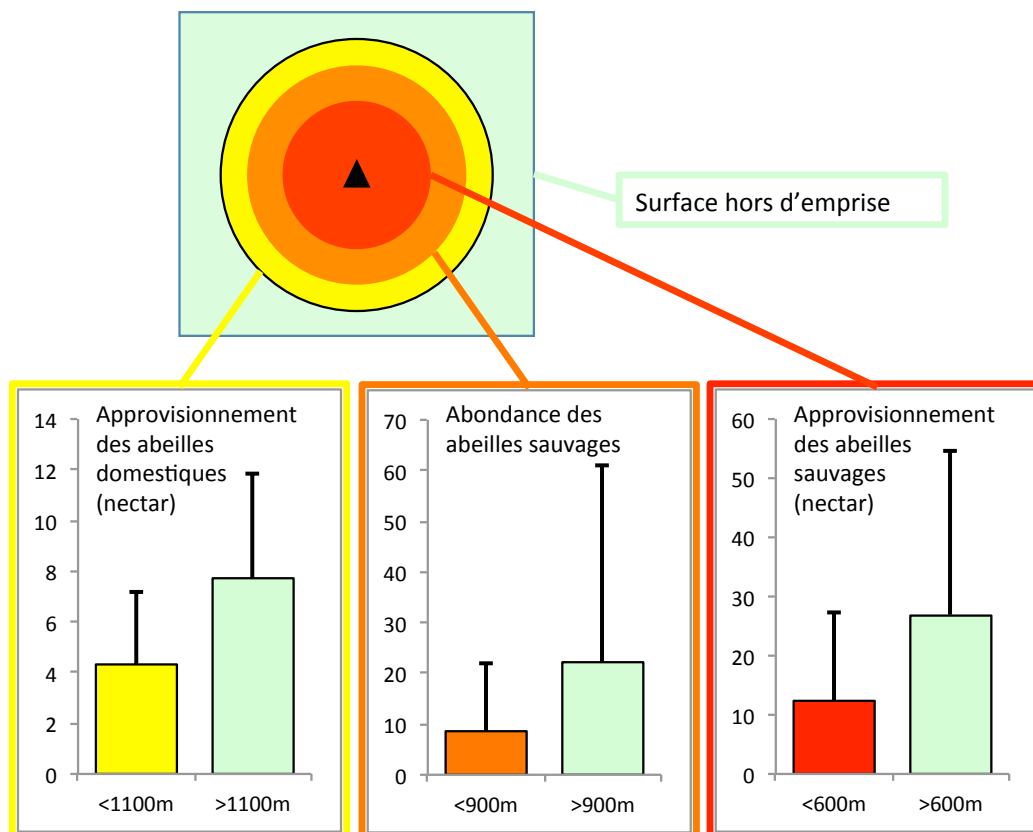


Figure 6.1. Illustration du principe d'emprise apicole. Trois principales distances seuils sont identifiées autour des ruchers. À l'intérieur de leurs limites, les paramètres écologiques étudiés subissent une altération significative (cf. Tableau 1) : succès d'approvisionnement en nectar des abeilles sauvages (jusqu'à 600m), abondance des abeilles sauvages (jusqu'à 900m), succès d'approvisionnement en nectar des abeilles domestiques (jusqu'à 1 100m) (Henry and Rodet, 2020).

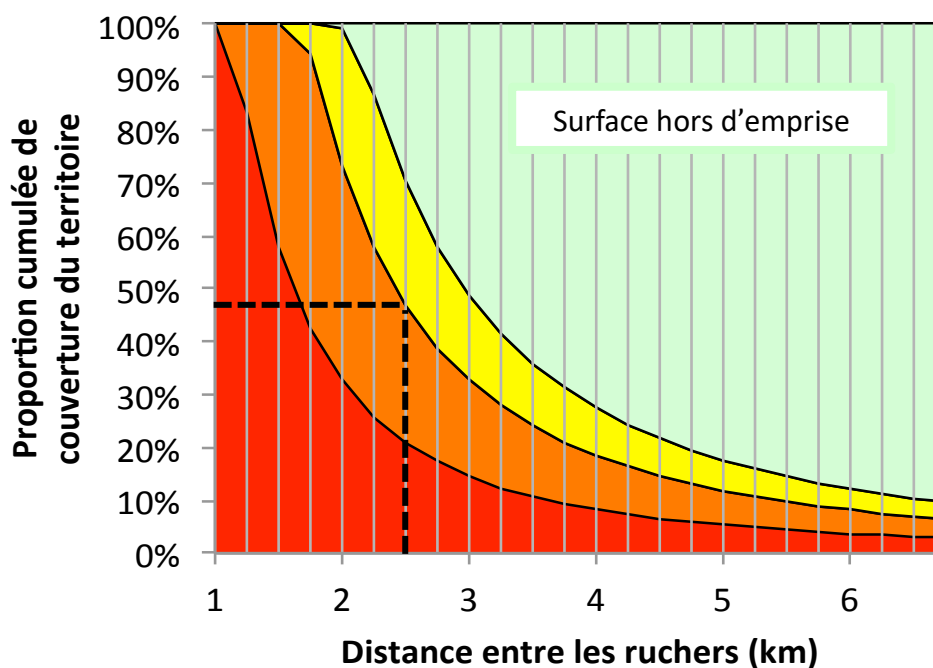


Figure 6.2. Relation entre distance inter-ruchers et surfaces sous emprise apicole. Par exemple, avec une distance de 2,5 km entre les ruchers, l'emprise apicole sur les abeilles sauvages serait théoriquement proche de 50% du territoire, maintenant ainsi 50% des surfaces hors de l'emprise apicole. Ces estimations ont été produites à partir des zones d'effet de la compétition entre abeilles butinant sur le romarin (Figure 6.1), et sont applicables pour la gamme de taille moyenne des ruchers recensés dans l'étude ($30,1 \pm 21,8$ colonies) (Henry and Rodet, 2020).

Bien que spécifiques à un écosystème particulier de garrigue méditerranéenne, et applicables seulement pendant une période restreinte de la saison apicole, ces travaux ont motivé la mise en place de diverses initiatives de régulation de l'apiculture professionnelle dans des espaces naturels protégés à l'échelle nationale. Cette situation a déclenché des débats vigoureux avec la filière apicole.

En 2019, le Conservatoire national du littoral (CdL), qui est également le commanditaire de notre étude, a décidé d'adopter une politique de précaution pour toutes ses dépendances (Cavallin et al., 2019). Le CdL gère actuellement 750 espaces de protection, chacun couvrant quelques dizaines à plusieurs milliers d'hectares. Les gestionnaires préserveront les ruchers déjà autorisés par des contrats à long terme, mais l'emplacement des ruchers dans les espaces les plus étendus (>500 ha) sera modifié de manière à atteindre un objectif de protection équilibré de 50% en faveur des pollinisateurs sauvages. En outre, les nouvelles demandes d'implantation de ruchers ne seront pas accordées dans les espaces les plus petits (100 à 500 ha) ainsi que dans les petites îles.

Par la suite, en 2020 et 2021, l'Office National des Forêts (ONF) ainsi que le réseau des Réserves Naturelles de France (RNF) ont lancé des consultations internes et commandé des expertises externes pour envisager de réglementer l'apiculture dans et autour de leurs nombreuses dépendances. Cependant, les syndicats apicoles nationaux ont souligné l'absence de base scientifique solide pour soutenir une telle décision, notamment en ce qui concerne la disponibilité des ressources florales. Le débat s'est intensifié dans les derniers mois, montrant que les mesures de régulation formulées de façon autoritaire et descendante, sans impliquer les apiculteurs eux-mêmes, sont susceptibles d'échouer ou d'être contre-productives.

Suivant cette idée, nous avons entrepris une action de dialogue entre parties prenantes dans le Parc national des Cévennes. Il s'agit d'imaginer collectivement des solutions opérationnelles locales pour le partage des ressources florales, via des méthodes d'intelligence collective utilisées en sciences humaines et sociales (thèse en cours de Léo Mouillard-Lample, Avignon Univ.). Cette approche inclusive de co-construction entre chercheurs, gestionnaires de parc, apiculteurs, naturalistes, cultivateurs et forestiers pourrait ouvrir la voie à de nouvelles formes de gestion plus consensuelles de l'apiculture dans les territoires protégés.

7. Références bibliographiques

- Aizen, M.A., Garibaldi, L.A., Cunningham, S.A., Klein, A.M., 2009. How much does agriculture depend on pollinators? Lessons from long-term trends in crop production. *Ann. Bot.* mcp076. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp076>
- Aizen, M.A., Garibaldi, L.A., Cunningham, S.A., Klein, A.M., 2008. Long-term global trends in crop yield and production reveal no current pollination shortage but increasing pollinator dependency. *Curr. Biol.* 18, 1572–1575. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.08.066>
- Alaux, C., Allier, F., Decourtye, A., Odoux, J.-F., Tamic, T., Chabirand, M., Delestra, E., Decugis, F., Conte, Y.L., **Henry, M.**, 2017. A ‘Landscape physiology’ approach for assessing bee health highlights the benefits of floral landscape enrichment and semi-natural habitats. *Sci. Rep.* 7, 40568. <https://doi.org/10.1038/srep40568>
- Alaux, C., Brunet, J.-L., Dussaubat, C., Mondet, F., Tchamitchan, S., Cousin, M., Brillard, J., Baldy, A., Belzunces, L.P., Conte, Y.L., 2010a. Interactions between *Nosema* microspores and a neonicotinoid weaken honeybees (*Apis mellifera*). *Environ. Microbiol.* 12, 774–782. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2009.02123.x>
- Alaux, C., Dantec, C., Parrinello, H., Le Conte, Y., 2011. Nutrigenomics in honey bees: digital gene expression analysis of pollen’s nutritive effects on healthy and *varroa*-parasitized bees. *BMC Genomics* 12, 496. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-12-496>
- Alaux, C., Ducloz, F., Crauser, D., Conte, Y.L., 2010b. Diet effects on honeybee immunocompetence. *Biol. Lett.* rsbl20090986. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0986>
- Albrecht, M., Duelli, P., Müller, C., Kleijn, D., Schmid, B., 2007. The Swiss agri-environment scheme enhances pollinator diversity and plant reproductive success in nearby intensively managed farmland. *J. Appl. Ecol.* 44, 813–822. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01306.x>
- Aufauvre, J., Biron, D.G., Vidau, C., Fontbonne, R., Roudel, M., Diogon, M., Viguès, B., Belzunces, L.P., Delbac, F., Blot, N., 2012. Parasite-insecticide interactions: a case study of *Nosema ceranae* and fipronil synergy on honeybee. *Sci. Rep.* 2, 326. <https://doi.org/10.1038/srep00326>
- Avila-Cabadilla, L.D., Stoner, K.E., **Henry, M.**, Alvarez-Añorve, M.Y., 2009. Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *For. Ecol. Manag.* 258, 986–996. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.12.011>
- Bailey, S., Requier, F., Nusillard, B., Roberts, S.P., Potts, S.G., Bouget, C., 2014. Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. *Ecol. Evol.* 4, 370–380.
- Barron, A.B., 2015. Death of the bee hive: understanding the failure of an insect society. *Curr. Opin. Insect Sci.* 10, 45–50. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.04.004>
- Bartomeus, I., Ascher, J.S., Gibbs, J., Danforth, B.N., Wagner, D.L., Hedtke, S.M., Winfree, R., 2013. Historical changes in northeastern US bee pollinators related to shared ecological traits. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 4656–4660.
- Bates, A.J., Sadler, J.P., Fairbrass, A.J., Falk, S.J., Hale, J.D., Matthews, T.J., 2011. Changing bee and hoverfly pollinator assemblages along an urban-rural gradient. *PLoS One* 6, e23459. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023459>
- Becher, M.A., Grimm, V., Thorbek, P., Horn, J., Kennedy, P.J., Osborne, J.L., 2014. BEEHAVE: a systems model of honeybee colony dynamics and foraging to explore multifactorial causes of colony failure. *J. Appl. Ecol.* 51, 470–482. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12222>
- Becher, M.A., Hildenbrandt, H., Hemelrijk, C.K., Moritz, R.F.A., 2010. Brood temperature, task division and colony survival in honeybees: A model. *Ecol. Model.* 221, 769–776. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.11.016>
- Becher, M.A., Twiston-Davies, G., Penny, T.D., Goulson, D., Rotheray, E.L., Osborne, J.L., 2018. Bumble-BEEHAVE: A systems model for exploring multifactorial causes of bumblebee decline at individual, colony, population and community level. *J. Appl. Ecol.* <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13165>
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, 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. <https://doi.org/10.1126/science.1127863>
- Bretagnolle, V., Gaba, S., 2015. Weeds for bees? A review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 891–909. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0302-5>

- Bryden, J., Gill, R.J., Mitton, R.A.A., Raine, N.E., Jansen, V.A.A., 2013. Chronic sublethal stress causes bee colony failure. *Ecol. Lett.* 16, 1463–1469. <https://doi.org/10.1111/ele.12188>
- Cameron, S.A., Lozier, J.D., Strange, J.P., Koch, J.B., Cordes, N., Solter, L.F., Griswold, T.L., 2011. Patterns of widespread decline in North American bumble bees. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 662–667. <https://doi.org/10.1073/pnas.1014743108>
- Cavallin, P., Rodet, G., **Henry, M.**, 2019. Maîtriser l’impact de l’apiculture sur les insectes butineurs sauvages. *Espac. Nat.* 65, 51–52.
- Charreton, M., Decourtye, A., **Henry, M.**, Rodet, G., Sandoz, J.-C., Charnet, P., Collet, C., 2015. A locomotor deficit induced by sublethal doses of pyrethroid and neonicotinoid insecticides in the honeybee *Apis mellifera*. *PLoS ONE* 10, e0144879. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144879>
- Colinet, L., Joly, P.B., Gaunand, A., Matt, M., Larédo, P., Lemarié, S., 2014. ASPIA - Analyse des impacts de la recherche publique agronomique.
- Collison, E., Hird, H., Cresswell, J., Tyler, C., 2015. Interactive effects of pesticide exposure and pathogen infection on bee health – a critical analysis. *Biol. Rev.* In press. <https://doi.org/10.1111/brv.12206>
- Cox, R.L., Wilson, W.T., 1984. Effects of permethrin on the behavior of individually tagged honey bees, *Apis mellifera* L.(Hymenoptera: Apidae). *Environ. Entomol.* 13, 375–378.
- Cresswell, J.E., Thompson, H.M., 2012. Comment on “A Common Pesticide Decreases Foraging Success and Survival in Honey Bees.” *Science* 337, 1453–1453. <https://doi.org/10.1126/science.1224618>
- Decourtye, A., Alaux, C., Le Conte, Y., **Henry, M.**, 2019. Toward the protection of bees and pollination under global change: present and future perspectives in a challenging applied science. *Curr. Opin. Insect Sci.* 35, 123–131. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.07.008>
- Decourtye, A., Cerrutti, N., Bretagnolle, V., Odoux, J.-F., Aupinel, P., **Henry, M.**, 2017. Effets des pesticides sur le vol de retour des butineuses à la ruche : une épopée scientifique motivée par la controverse. *Innov. Agron.* 53, 17–26. <https://dx.doi.org/10.15454/1.5135854649034707E12>
- Decourtye, A., Devillers, J., Aupinel, P., Brun, F., Bagnis, C., Fourrier, J., Gauthier, M., 2011. Honeybee tracking with microchips: a new methodology to measure the effects of pesticides. *Ecotoxicology* 20, 429–437. <https://doi.org/DOI:10.1007/s10646-011-0594-4>
- Decourtye, A., **Henry, M.**, Desneux, N., 2013. Environment: Overhaul pesticide testing on bees. *Nature* 497, 188–188. <https://doi.org/10.1038/497188a>
- Deguines, N., Jono, C., Baude, M., **Henry, M.**, Julliard, R., Fontaine, C., 2014. Large-scale trade-off between agricultural intensification and crop pollination services. *Front. Ecol. Environ.* 12, 212–217. <https://dx.doi.org/10.1890/130054>
- Delaval, M., **Henry, M.**, Charles-Dominique, P., 2005. Interspecific competition and niche partitioning: example of a Neotropical rainforest bat community. *Rev. Ecol.* 60, 149–165. <http://hdl.handle.net/2042/55642>
- Di Pasquale, G., Alaux, C., Le Conte, Y., Odoux, J.-F., Pioz, M., Vaissière, B.E., Belzunces, L.P., Decourtye, A., 2016. Variations in the Availability of Pollen Resources Affect Honey Bee Health. *PloS One* 11, e0162818. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162818>
- Di Pasquale, G., Salignon, M., Le Conte, Y., Belzunces, L.P., Decourtye, A., Kretzschmar, A., Suchail, S., Brunet, J.-L., Alaux, C., 2013. Influence of pollen nutrition on Honey Bee health: do pollen quality and diversity matter? *PLoS One* 8, e72016. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072016>
- Didham, R.K., Basset, Y., Collins, C.M., Leather, S.R., Littlewood, N.A., Menz, M.H.M., Müller, J., Packer, L., Saunders, M.E., Schönrogge, K., Stewart, A.J.A., Yanoviak, S.P., Hassall, C., 2020. Interpreting insect declines: seven challenges and a way forward. *Insect Conserv. Divers.* 13, 103–114. <https://doi.org/10.1111/icad.12408>
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B., Collen, B., 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345, 401–406. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>
- Doublet, V., Labarussias, M., de Miranda, J.R., Moritz, R.F.A., Paxton, R.J., 2015. Bees under stress: sublethal doses of a neonicotinoid pesticide and pathogens interact to elevate honey bee mortality across the life cycle. *Environ. Microbiol.* 17, 969–983. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12426>
- EFSA, 2015. Conclusion on the peer review of the pesticide risk assessment for bees for the active substance imidacloprid considering all uses other than seed treatments and granules. *EFSA J.* 13, 4211.
- EFSA, 2012. Statement on the findings in recent studies investigating sub-lethal effects in bees of some neonicotinoids in consideration of the uses currently authorised in Europe.
- EPILOBEE Consortium, Chauzat, M.-P., Jacques, A., Laurent, M., Bougeard, S., Hendrikx, P., Ribière-Chabert, M., 2016. Risk indicators affecting honeybee colony survival in Europe: one year of surveillance. *Apidologie* 47, 348–378. <https://doi.org/10.1007/s13592-016-0440-z>
- European Food Safety Authority, 2015. Statement on the suitability of the BEEHAVE model for its potential use

- in a regulatory context and for the risk assessment of multiple stressors in honeybees at the landscape level. *EFSA J.* 13, 4125:4216. <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2015.4125>
- Evans, M.R., Bithell, M., Cornell, S.J., Dall, S.R.X., Díaz, S., Emmott, S., Ernande, B., Grimm, V., Hodgson, D.J., Lewis, S.L., Mace, G.M., Morecroft, M., Moustakas, A., Murphy, E., Newbold, T., Norris, K.J., Petchey, O., Smith, M., Travis, J.M.J., Benton, T.G., 2013. Predictive systems ecology. *Proc R Soc B* 280, 20131452. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1452>
- Everaars, J., Dormann, C.F., 2014. Simulation of olitary (non-*Apis*) bees competing for pollen, in: Devillers, J. (Ed.), *In Silico Bees*. Boca Raton, USA, pp. 209–268.
- Fausser-Misslin, A., Sadd, B.M., Neumann, P., Sandrock, C., 2014. Influence of combined pesticide and parasite exposure on bumblebee colony traits in the laboratory. *J. Appl. Ecol.* 51, 450–459. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12188>
- Fischer, J., Müller, T., Spatz, A.-K., Greggers, U., Grünewald, B., Menzel, R., 2014. Neonicotinoids interfere with specific components of navigation in honeybees. *PLoS One* 9, e91364. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091364>
- Fortel, L., **Henry, M.**, Guilbaud, L., Guirao, A.L., Kuhlmann, M., Mouret, H., Rollin, O., Vaissière, B.E., 2014. Decreasing abundance, increasing diversity and changing structure of the wild bee community (Hymenoptera: Anthophila) along an urbanization gradient. *PLoS ONE* 9, e104679. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104679>
- Fournier, A., Rollin, O., Le Féon, V., Decourtye, A., **Henry, M.**, 2014. Crop emptying rate and the design of pesticide risk assessment schemes in honey bee and wild bees (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.* 107, 38–46. <http://dx.doi.org/10.1603/EC13087>
- Fourrier, J., Dubuisson, L., Petit, J., Fortini, D., Aupinel, P., Munoz, A., Gâteau, S., Chevallereau, C., **Henry, M.**, Vidau, C., Decourtye, A., 2016. [Oral com.] Validation d'une méthode mesurant les effets d'un pesticide sur le vol de retour à la ruche des butineuses, in: Oral Communication. Presented at the Journées de la Recherche Apicole, Paris, France.
- Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J., Vaissière, B.E., 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol. Econ.* 68, 810–821. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J.M., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Carvalheiro, L.G., Chacoff, N.P., Dudenhöffer, J.H., Greenleaf, S.S., others, 2011. Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecol. Lett.*
- Geldmann, J., González-Varo, J.P., 2018. Conserving honey bees does not help wildlife. *Science* 359, 392–393. <https://doi.org/10.1126/science.aar2269>
- Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., **Henry, M.**, Ropars, L., Rollin, O., Thébault, E., Vereecken, N.J., 2017. Massively introduced managed species and their consequences for plant–pollinator interactions. *Adv. Ecol. Res.* 57, 147–199. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.007>
- Geslin, B., Gauzens, B., Thébault, E., Dajoz, I., 2013. Plant-pollinator networks along a gradient of urbanisation. *PLOS ONE* 8, e63421. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063421>
- Geslin, B., Le Féon, V., Folschweiller, M., Flacher, F., Carmignac, D., Motard, E., Perret, S., Dajoz, I., 2016. The proportion of impervious surfaces at the landscape scale structures wild bee assemblages in a densely populated region. *Ecol. Evol.* 6, 6599–6615. <https://doi.org/10.1002/ece3.2374>
- Ghazoul, J., 2005. Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *Trends Ecol. Evol.* 20, 367–373. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.026>
- Ghazoul, J., Koh, L.P., 2010. Food security not (yet) threatened by declining pollination. *Front. Ecol. Environ.* 8, 9–10. <https://doi.org/10.1890/10.WB.001>
- Gill, R.J., Ramos-Rodriguez, O., Raine, N.E., 2012. Combined pesticide exposure severely affects individual- and colony-level traits in bees. *Nature* 491, 105–108. <https://doi.org/10.1038/nature11585>
- Godfray, H.C.J., Blacquière, T., Field, L.M., Hails, R.S., Petrokofsky, G., Potts, S.G., Raine, N.E., Vanbergen, A.J., McLean, A.R., 2014. A restatement of the natural science evidence base concerning neonicotinoid insecticides and insect pollinators. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 281, 20140558. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0558>
- Goulson, D., Lye, G.C., Darvill, B., 2008. Decline and Conservation of Bumble Bees. *Annu. Rev. Entomol.* 53, 191–208. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093454>
- 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, 1255957. <https://doi.org/10.1126/science.1255957>
- Guez, D., 2013a. A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees: questioning the ecological relevance. *Front. Invertebr. Physiol.* 37. <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00037>

- Guez, D., 2013b. Henry et al. (2012) homing failure formula, assumptions, and basic mathematics: a comment. *Front. Invertebr. Physiol.* 142. <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00142>
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörrén, T., Goulson, D., Kroon, H. de, 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE* 12, e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- Henry, M.**, 2013. Assessing homing failure in honeybees exposed to pesticides: Guez's (2013) criticism illustrates pitfalls and challenges. *Front. Invertebr. Physiol.* 4, 352. <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00352>
- Henry, M.**, Becher, M.A., Osborne, J.L., Kennedy, P.J., Aupinel, P., Bretagnolle, V., Brun, F., Grimm, V., Horn, J., Requier, F., 2017. Predictive systems models can help elucidate bee declines driven by multiple combined stressors. *Apidologie* 48, 328–339. <https://doi.org/10.1007/s13592-016-0476-0>
- Henry, M.**, Béguin, 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. <https://doi.org/10.1126/science.1215039>
- Henry, M.**, Béguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J.-F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S., Decourtye, A., 2012b. Response to comment on "A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees." *Science* 337, 1453–1453. <https://doi.org/10.1126/science.1224930>
- Henry, M.**, Bertrand, C., Le Féon, 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. *Nat. Commun.* 5, 4359. <https://doi.org/10.1038/ncomms5359>
- Henry, M.**, Cerrutti, N., Aupinel, P., Decourtye, A., Gayrard, M., Odoux, J.-F., Pissard, A., Rüger, C., Bretagnolle, V., 2015. Reconciling laboratory and field assessments of neonicotinoid toxicity to honeybees. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20152110. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2110>
- Henry, M.**, Cosson, J.F., Pons, J.M., 2010. Modelling multi-scale spatial variation in species richness from abundance data in a complex neotropical bat assemblage. *Ecol. Model.* 221, 2018–2027. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.05.011>
- Henry, M.**, Decourtye, A., 2013. Ecological relevance in honeybee pesticide risk assessment: developing context-dependent scenarios to manage uncertainty. *Front. Invertebr. Physiol.* 4, 62. <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00062>
- Henry, M.**, Fröchen, M., Maillat-Mezeray, J., Breyne, E., Allier, F., Odoux, J.-F., Decourtye, A., 2012c. Spatial autocorrelation in honeybee foraging activity reveals optimal focus scale for predicting agro-environmental scheme efficiency. *Ecol. Model.* 225, 103–114. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.11.015>
- Henry, M.**, Jouard, S., 2007. Effect of bat exclusion on patterns of seed rain in tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica* 39, 510–518. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00286.x>
- Henry, M.**, Kalko, E.K.V., 2007. Foraging strategy and breeding constraints of *Rhinophylla pumilio* (Phyllostomidae) in the Amazon lowlands. *J. Mammal.* 88, 81–93. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-001R1.1>
- Henry, M.**, Pons, J.-M., Cosson, J.-F., 2007. Foraging behaviour of a frugivorous bat helps bridge landscape connectivity and ecological processes in a fragmented rainforest. *J. Anim. Ecol.* 76, 801–813. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01258.x>
- Henry, M.**, Rodet, G., 2020. The apiary influence range: A new paradigm for managing the cohabitation of honey bees and wild bee communities. *Acta Oecologica* 105, 103555. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103555>
- Henry, M.**, Rodet, G., 2018. Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas. *Sci. Rep.* 8, 9308. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27591-y>
- Henry, M.**, Stoner, K.E., 2011. Relationship between spatial working memory performance and diet specialization in two sympatric nectar bats. *PLoS ONE* 6, e23773. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023773>
- Henry, M.**, Thomas, D.W., Vaudry, R., Carrier, M., 2002. Foraging distances and home range of pregnant and lactating Little Brown Bats (*Myotis lucifugus*). *J. Mammal.* 83, 767–774. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2002\)083<0767:FDAHRO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2002)083<0767:FDAHRO>2.0.CO;2)
- Horn, J., Becher, M.A., Kennedy, P.J., Osborne, J.L., Grimm, V., 2016. Multiple stressors: using the honeybee model BEEHAVE to explore how spatial and temporal forage stress affects colony resilience. *Oikos* 125, 1001–1016. <https://doi.org/10.1111/oik.02636>
- IPBES, 2016. Summary for policymakers of the assessment report of the intergovernmental science-policy platform on biodiversity and ecosystem services on pollinators, pollination and food production. Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services,

- Bonn, Germany.
- Janmaat, A.F., Winston, M.L., 2000. Removal of *Varroa jacobsoni* infested brood in honey bee colonies with differing pollen stores. *Apidologie* 31, 377–385. <https://doi.org/10.1051/apido:2000129>
- Jauker, F., Jauker, B., Grass, I., Steffan-Dewenter, I., Wolters, V., 2019. Partitioning wild bee and hoverfly contributions to plant–pollinator network structure in fragmented habitats. *Ecology* 100, e02569. <https://doi.org/10.1002/ecy.2569>
- Johnson, R.M., Dahlgren, L., Siegfried, B.D., Ellis, M.D., 2013. Acaricide, fungicide and drug interactions in honey bees (*Apis mellifera*). *PLoS One* 8, e54092. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054092>
- Kennedy, C.M., Lonsdorf, E., Neel, M.C., Williams, N.M., Ricketts, T.H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A.L., Cariveau, D., 2013. A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecol. Lett.*
- Kerr, J.T., Pindar, A., Galpern, P., Packer, L., Potts, S.G., Roberts, S.M., Rasmont, P., Schweiger, O., Colla, S.R., Richardson, L.L., Wagner, D.L., Gall, L.F., Sikes, D.S., Pantoja, A., 2015. Climate change impacts on bumblebees converge across continents. *Science* 349, 177–180. <https://doi.org/10.1126/science.aaa7031>
- Khoury, D.S., Barron, A.B., Myerscough, M.R., 2013. Modelling Food and Population Dynamics in Honey Bee Colonies. *PLoS One* 8, e59084. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059084>
- Khoury, D.S., Myerscough, M.R., Barron, A.B., 2011. A quantitative model of honey bee colony population dynamics. *PLoS One* 6, e18491. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018491>
- Kleijn, D., Winfree, R., Bartomeus, I., Carvalheiro, L.G., **Henry, M.**, Isaacs, R., Klein, A.-M., Kremen, C., M'Gonigle, L.K., Rader, R., Ricketts, T.H., Williams, N.M., Lee Adamson, N., Ascher, J.S., Báldi, A., Batáry, P., Benjamin, F., Biesmeijer, J.C., Blitzer, E.J., Bommarco, R., Brand, M.R., Bretagnolle, V., Button, L., Cariveau, D.P., Chifflet, R., Colville, J.F., Danforth, B.N., Elle, E., Garratt, M.P.D., Herzog, F., Holzschuh, A., Howlett, B.G., Jauker, F., Jha, S., Knop, E., Krewenka, K.M., Le Féon, V., Mandelik, Y., May, E.A., Park, M.G., Pisanty, G., Reemer, M., Riedinger, V., Rollin, O., Rundlöf, M., Sardiñas, H.S., Scheper, J., Sciligo, A.R., Smith, H.G., Steffan-Dewenter, I., Thorp, R., Tschardtke, T., Verhulst, J., Viana, B.F., Vaissière, B.E., Veldtman, R., Westphal, C., Potts, S.G., 2015. Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nat. Commun.* 6. <https://doi.org/10.1038/ncomms8414>
- 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. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 274, 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Knop, E., Zoller, L., Ryser, R., Gerpe, C., Hörler, M., Fontaine, C., 2017. Artificial light at night as a new threat to pollination. *Nature* 548, 206–209. <https://doi.org/10.1038/nature23288>
- Koh, I., Lonsdorf, E.V., Williams, N.M., Brittain, C., Isaacs, R., Gibbs, J., Ricketts, T.H., 2016. Modeling the status, trends, and impacts of wild bee abundance in the United States. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 140–145. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517685113>
- Kosior, A., Celary, W., Olejniczak, P., Fijal, J., Król, W., Solarz, W., Plonka, P., 2007. The decline of the bumble bees and cuckoo bees (Hymenoptera: Apidae: Bombini) of Western and Central Europe. *Oryx* 41, 79. <https://doi.org/10.1017/S0030605307001597>
- Le Conte, Y., Ellis, M., Ritter, W., 2010. *Varroa* mites and honey bee health: can *Varroa* explain part of the colony losses? *Apidologie* 41, 353–363.
- 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, e0189268. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189268>
- Maxim, L., van der Sluijs, J.P., 2007. Uncertainty: Cause or effect of stakeholders' debates?: Analysis of a case study: The risk for honeybees of the insecticide Gaucho®. *Sci. Total Environ.* 376, 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.12.052>
- Michener, C.D., 2007. *The Bees of the World*, 2nd Revised edition. ed. Johns Hopkins University Press.
- Monchanin, C., **Henry, M.**, Decourtye, A., Dalmon, A., Fortini, D., Bœuf, E., Dubuisson, L., Aupinel, P., Chevallereau, C., Petit, J., Fourrier, J., 2019. Hazard of a neonicotinoid insecticide on the homing flight of the honeybee depends on climatic conditions and *Varroa* infestation. *Chemosphere.* <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.02.129>
- Nazzi, F., Brown, S.P., Annoscia, D., Del Piccolo, F., Di Prisco, G., Varricchio, P., Della Vedova, G., Cattonaro, F., Caprio, E., Pennacchio, F., 2012. Synergistic parasite-pathogen interactions mediated by host immunity can drive the collapse of honeybee colonies. *PLoS Pathog* 8, e1002735.
- Neumann, P., Carreck, N.L., 2010. Honey bee colony losses. *J. Apic. Res.* 49, 1–6.
- 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. *J. Apic. Res.* 53, 57–66.
- Odoux, J.-F., Feuillet, D., Aupinel, P., Loublier, Y., Tasei, J.-N., Mateescu, C., 2012. Territorial biodiversity and consequences on physico-chemical characteristics of pollen collected by honey bee colonies. *Apidologie* 43, 561–575. <https://doi.org/10.1007/s13592-012-0125-1>
- OECD, 2021a. Guidance document on honey bee (*Apis mellifera* L.) homing flight test, using single oral exposure to sub-lethal doses of test chemical (No. 332), OECD Test Guidelines, Series on Testing and Assessment. Paris, France.
- OECD, 2021b. Reports of ring-tests on the Honeybee (*Apis mellifera*) homing flight test following single exposure to sublethal doses of test chemical, conducted between 2015 and 2019 (No. 333), OECD Test Guidelines, Series on Testing and Assessment. Paris, France.
- Oldroyd, B.P., 2007. What's killing American honey bees? *PLoS Biol* 5, e168. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050168>
- Palmer, M.J., Moffat, C., Saranzewa, N., Harvey, J., Wright, G.A., Connolly, C.N., 2013. Cholinergic pesticides cause mushroom body neuronal inactivation in honeybees. *Nat. Commun.* 4, 1634. <https://doi.org/10.1038/ncomms2648>
- Park, M.G., Blitzer, E.J., Gibbs, J., Losey, J.E., Danforth, B.N., 2015. Negative effects of pesticides on wild bee communities can be buffered by landscape context. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 282, 20150299. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0299>
- Parreño, M.A., Alaux, C., Brunet, J.-L., Buydens, L., Filipiak, M., **Henry, M.**, Keller, A., Klein, A.-M., Kuhlmann, M., Leroy, C., Meeus, I., Palmer-Young, E., Piot, N., Requier, F., Ruedenauer, F., Smagghe, G., Stevenson, P.C., Leonhardt, S.D., 2021. Critical links between biodiversity and health in wild bee conservation. *Trends Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.11.013>
- Perry, C.J., Søvik, E., Myerscough, M.R., Barron, A.B., 2015. Rapid behavioral maturation accelerates failure of stressed honey bee colonies. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 201422089. <https://doi.org/10.1073/pnas.1422089112>
- Pilling, E., Campbell, P., Coulson, M., Ruddle, N., Tornier, I., 2013. A four-year field program investigating long-term effects of repeated exposure of Honey Bee colonies to flowering crops treated with thiamethoxam. *PLoS One* 8, e77193. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077193>
- Poquet, Y., Vidau, C., Alaux, C., 2016. Modulation of pesticide response in honeybees. *Apidologie* 47, 412–426.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E., 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 25, 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Powney, G.D., Carvell, C., Edwards, M., Morris, R.K.A., Roy, H.E., Woodcock, B.A., Isaac, N.J.B., 2019. Widespread losses of pollinating insects in Britain. *Nat. Commun.* 10, 1018. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-08974-9>
- Prisco, G.D., Cavaliere, V., Annoscia, D., Varricchio, P., Caprio, E., Nazzi, F., Gargiulo, G., Pennacchio, F., 2013. Neonicotinoid clothianidin adversely affects insect immunity and promotes replication of a viral pathogen in honey bees. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 18466–18471. <https://doi.org/10.1073/pnas.1314923110>
- Requier, F., Odoux, J.-F., **Henry, M.**, Bretagnolle, V., 2017. The carry-over effects of pollen shortage decrease the survival of honeybee colonies in farmlands. *J. Appl. Ecol.* 54, 1161–1170. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12836>
- 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. *Ecol. Appl.* 25, 881–890. <https://doi.org/10.1890/14-1011.1>
- Requier, F., Rome, Q., Chiron, G., Decante, D., Marion, S., Menard, M., Muller, F., Villemant, C., **Henry, M.**, 2018. Predation of the invasive Asian hornet affects foraging activity and survival probability of honey bees in Western Europe. *J. Pest Sci.* <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1063-0>
- Requier, F., Rome, Q., Villemant, C., **Henry, M.**, 2020. A biodiversity-friendly method to mitigate the invasive Asian hornet's impact on European honey bees. *J. Pest Sci.* 93, 1–9. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01159-9>
- Retschnig, G., Williams, G.R., Mehmman, M.M., Yañez, O., de Miranda, J.R., Neumann, P., 2014. Sex-specific differences in pathogen susceptibility in Honey Bees (*Apis mellifera*). *PLoS One* 9, e85261. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085261>
- Ribbands, C.R., 1953. The behaviour and social life of honeybees., Bee Research Association Limited, London. ed.
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Decourtye, A., Michel, N., Vaissière, B.E., **Henry, M.**, 2013. Differences of floral

- resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agric. Ecosyst. Environ.* 179, 78–86. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.07.007>
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Fortel, L., Guilbaud, L., **Henry, M.**, 2015. Habitat, spatial and temporal drivers of diversity patterns in a wild bee assemblage. *Biodivers. Conserv.* 1–20. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0852-x>
- Rollin, O., Pérez-Méndez, N., Bretagnolle, V., **Henry, M.**, 2019. Preserving habitat quality at local and landscape scales increases wild bee diversity in intensive farming systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 275, 73–80. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.01.012>
- Rondeau, G., Sánchez-Bayo, F., Tennekes, H.A., Decourtye, A., Ramírez-Romero, R., Desneux, N., 2014. Delayed and time-cumulative toxicity of imidacloprid in bees, ants and termites. *Sci. Rep.* 4. <https://doi.org/10.1038/srep05566>
- Rumkee, J.C.O., Becher, M.A., Thorbek, P., Kennedy, P.J., Osborne, J.L., 2015. Predicting honeybee colony failure: using the BEEHAVE model to simulate colony responses to pesticides. *Environ. Sci. Technol.* 49, 12879–12887. <https://doi.org/10.1021/acs.est.5b03593>
- Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G., 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biol. Conserv.* 232, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Schatz, B., Drossart, M., **Henry, M.**, Geslin, B., Allier, F., Savajol, C., Gérard, M., Michez, D., 2021. Pollinator conservation in the context of global changes with a focus on France and Belgium. *Acta Oecologica* 112, 103765. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103765>
- Schmickl, T., Crailsheim, K., 2007. HoPoMo: A model of honeybee intracolony population dynamics and resource management. *Ecol. Model.* 204, 219–245. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.01.001>
- Schmickl, T., Crailsheim, K., 2002. How honeybees (*Apis mellifera* L.) change their broodcare behaviour in response to non-foraging conditions and poor pollen conditions. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51, 415–425. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0457-3>
- Steffan-Dewenter, I., Potts, S.G., Packer, L., 2005. Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. *Trends Ecol. Evol.* 20, 651–652.
- Stillman, R.A., Railsback, S.F., Giske, J., Berger, U., Grimm, V., 2015. Making predictions in a changing world: the benefits of individual-based ecology. *BioScience* 65, 140–150. <https://doi.org/10.1093/biosci/biu192>
- Tison, L., Hahn, M.-L., Holtz, S., Rößner, A., Greggers, U., Bischoff, G., Menzel, R., 2016. Honey Bees' behavior is impaired by chronic exposure to the neonicotinoid thiacloprid in the field. *Environ. Sci. Technol.* 50, 7218–7227. <https://doi.org/10.1021/acs.est.6b02658>
- Torres, D.J., Ricoy, U.M., Roybal, S., 2015. Modeling honey bee populations. *PLOS ONE* 10, e0130966. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130966>
- van der Sluijs, J.P., Simon-Delso, N., Goulson, D., Maxim, L., Bonmatin, J.-M., Belzunces, L.P., 2013. Neonicotinoids, bee disorders and the sustainability of pollinator services. *Curr. Opin. Environ. Sustain.*, Open issue 5, 293–305. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.05.007>
- Vanbergen, A.J., the Insect Pollinators Initiative, 2013. Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Front. Ecol. Environ.* 11, 251–259. <https://doi.org/10.1890/120126>
- Vandame, R., Meled, M., Colin, E., Belzunces, L.P., 1995. Alteration of the homing-flight in the honey bee *Apis mellifera* L. exposed to sublethal dose of deltamethrin. *Environ. Toxicol. Chem.* 14, 855–860.
- Vereecken, N.J., Weekers, T., Leclercq, N., De Greef, S., Hainaut, H., Molenberg, J.-M., Martin, Y., Janssens, X., Noël, G., Pauly, A., Roberts, S.P.M., Marshall, L., 2021. Insect biomass is not a consistent proxy for biodiversity metrics in wild bees. *Ecol. Indic.* 121, 107132. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107132>
- Vidau, C., Diogon, M., Aufauvre, J., Fontbonne, R., Viguès, B., Brunet, J.-L., Texier, C., Biron, D.G., Blot, N., El Alaoui, H., Belzunces, L.P., Delbac, F., 2011. Exposure to sublethal doses of fipronil and thiacloprid highly increases mortality of honeybees previously infected by *Nosema ceranae*. *PLoS One* 6, e21550. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021550>
- Wharton, K.E., Dyer, F.C., Huang, Z.Y., Getty, T., 2007. The honeybee queen influences the regulation of colony drone production. *Behav. Ecol.* 18, 1092–1099. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm086>
- Winfree, R., 2010. The conservation and restoration of wild bees. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1195, 169–197. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05449.x>
- Winston, M.L., 1987. *The biology of the honey bee*. Harvard Univ Press, Cambridge, USA.
- Winston, M.L., Dropkin, J.A., Taylor, O.R., 1981. Demography and life history characteristics of two honey bee races (*Apis mellifera*). *Oecologia* 48, 407–413.
- Wintermantel, D., Odoux, J.-F., Decourtye, A., **Henry, M.**, Allier, F., Bretagnolle, V., 2020. Neonicotinoid-induced mortality risk for bees foraging on oilseed rape nectar persists despite EU moratorium. *Sci. Total Environ.*

- 704, 135400. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135400>
- Wojcik, V.A., Morandin, L.A., Davies Adams, L., Rourke, K.E., 2018. Floral resource competition between Honey Bees and wild bees: is there clear evidence and can we guide management and conservation? *Environ. Entomol.* 47. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy077>
- Zacepins, A., Brusbardis, V., Meitalovs, J., Stalidzans, E., 2015. Challenges in the development of Precision Beekeeping. *Biosyst. Eng.* 130, 60–71. <https://doi.org/10.1016/j.biosystemseng.2014.12.001>
- Zattara, E.E., Aizen, M.A., 2021. Worldwide occurrence records suggest a global decline in bee species richness. *One Earth* 4, 114–123. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.12.005>

8. Annexes

Liste des Annexes :

- 8.1. Article Henry et al. 2012, Science (Chapitre 4)
- 8.2. Article Henry et al. 2014, Nature Communications (Chapitre 4)
- 8.3. Article Henry et al. 2015, Proceedings of the Royal Society B (Chapitre 4)
- 8.4. Article Henry et al. 2017, Apidologie (Chapitre 5)
- 8.5. Article Henry et Rodet 2018, Scientific Reports (Chapitre 6)
- 8.6. Curriculum vitae détaillé

A Common Pesticide Decreases Foraging Success and Survival in Honey Bees

Mickaël Henry,^{1,2*} Maxime Béguin,^{2,3} Fabrice Requier,^{4,5} Oriane Rollin,^{2,6} Jean-François Odoux,⁵ Pierrick Aupinel,⁵ Jean Aptel,^{1,2} Sylvie Tchamitchian,^{1,2} Axel Decourtye^{2,6}

Nonlethal exposure of honey bees to thiamethoxam (neonicotinoid systemic pesticide) causes high mortality due to homing failure at levels that could put a colony at risk of collapse. Simulated exposure events on free-ranging foragers labeled with a radio-frequency identification tag suggest that homing is impaired by thiamethoxam intoxication. These experiments offer new insights into the consequences of common neonicotinoid pesticides used worldwide.

Colony collapse disorder (CCD) is a recent, pervasive syndrome affecting honey bee (*Apis mellifera*) colonies in the Northern hemisphere, which is characterized by a sudden disappearance of honey bees from the hive (1). Multiple causes of CCD have been proposed, such as pesticides, pathogens, parasites, and natural habitat degradation (2–4). However, the relative contribution of those stressors in CCD events remains unknown. Some scientists and beekeepers suspect pesticides to hold a central place in colony-weakening processes (1) or at least in interaction with other stressors (5, 6). In modern cereal farming systems, honey bees are readily exposed to pesticides because they rely heavily on common blooming crops, such as oilseed rape (*Brassica napus*), maize (*Zea mays*), or sunflower (*Helianthus annuus*), that are now routinely treated against insect pests (3). Systemic pesticides in particular diffuse throughout all the tissues as plants grow up, eventually contaminating nectar and pollen (7). Foraging honey bees are therefore directly exposed, but so is the rest of the colony as returning foragers store or exchange contaminated material with hive conspecifics (7, 8). Those exposure pathways are of important concern, and pesticide manufacturers pay special attention to reduce nonintentional intoxications in field conditions. Pesticide authorization procedures now require running mortality surveys to ensure that doses encountered in the field remain below lethal levels for honey bees.

However, a growing body of evidence shows that sublethal doses—doses that do not entail direct mortality—still have the potential to induce a variety of behavioral difficulties in foraging honey bees, such as memory and learning

dysfunctions and alteration of navigational skills (9). Neonicotinoid pesticides used to protect crops against aphids and other sap-sucking insects are especially liable to provoke such behavioral troubles. They are highly potent and selective agonists of nicotinic acetylcholine receptors, which are important excitatory neurotransmitter receptors in insects (10, 11). Effects of sublethal neonicotinoid exposures in honey bees may include abnormal foraging activity (12–14), reduced olfactory memory and learning performance (15–17), and possibly impaired orientation skills (18). Yet, the consequences of such behavioral difficulties on the fate of free-ranging foragers and on colony dynamics are extremely difficult to assess in the field and remain poorly investigated.

In this study, we tested the hypothesis that a sublethal exposure to a neonicotinoid indirectly increases hive death rate through homing failure in foraging honey bees. We focused our attention on thiamethoxam, a recently marketed neonicotinoid substance (19) currently being authorized in an increasing number of countries worldwide for the protection of oilseed rape, maize, and other blooming crops foraged by honey bees. We proceeded in two steps. First, we assessed mortality induced by homing failure (m_{hf}) in exposed foragers. This was achieved by monitoring free-ranging honey bees with radio-frequency identification (RFID) tagging technology (14, 20). Second, we assessed the extent to which m_{hf} in combination with natural

forager mortality, may upset colony dynamics. For that purpose, m_{hf} was introduced into a model of honey bee population dynamics (21).

We used a custom-made RFID device (20) to monitor the fate of 653 individual free-ranging foragers in the course of four separate treatment-versus-control homing experiments (22). The study was conducted in an intensive cereal farming system of western France, as a part of the ECOBEE monitoring facility (Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre, Centre d'Études Biologiques de Chizé) and in a suburban area in Avignon, southern France. To simulate daily intoxication events, foragers received a field-realistic, sublethal dose of thiamethoxam (a real dose of 1.34 ng in a 20- μ l sucrose solution) and were released away from their colony with a microchip glued on their thorax (Fig. 1A). RFID readers placed at the hive entrance (Fig. 1B) were set to detect on a continual basis tagged honey bees going through the entrance. Mortality due to postexposure homing failure, m_{hf} , was then derived from the proportion of nonreturning foragers. To further discriminate m_{hf} from other causes of homing failure in treated foragers—such as natural mortality, predation, or handling stress—we simultaneously released equal numbers of control foragers fed with an untreated sucrose solution. Hence, m_{hf} was calculated as the proportion of nonreturning treated foragers relative to expectations given by the proportion of returning control foragers. Depending on the experiment, tagged honey bees were released up to 1 km away from their respective colony, a distance usually covered by foragers during normal foraging flights (23). Experiments were conducted on individuals from three different colonies (22).

Our strategy was not to get an estimate of m_{hf} per se. Instead, we assessed its upper and lower bounds, depending on whether foragers were familiar or not with the foraging site in which they might get intoxicated. Indeed, one might expect that foragers familiar with the pathway back to the colony are less prone to homing failure than are unfamiliar foragers. Under field conditions, many foragers are probably familiar with the pathway back to the colony because they repeatedly forage on the same

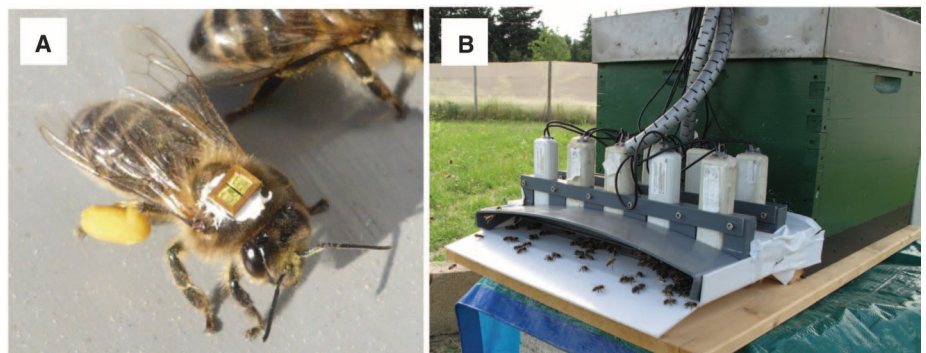


Fig. 1. Honey bee RFID monitoring equipment. (A) A pollen-forager honey bee fitted with a 3-mg RFID tag. (B) A hive entrance equipped with RFID readers for detecting returning marked foragers.

¹INRA (Institut National de la Recherche Agronomique), UR406 Abeilles et Environnement, F-84914 Avignon, France. ²UMT Protection des Abeilles dans l'Environnement, Site Agroparc, F-84914 Avignon, France. ³Association pour le Développement de l'Apiculture Provençale, F-13626 Aix-en-Provence, France. ⁴Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS (USC-INRA 1339), UPR1934, F-79360 Beauvoir-sur-Niort, France. ⁵INRA, UE1255, UE Entomologie, F-17700 Surgères, France. ⁶Association de Co-ordination Technique Agricole, Site Agroparc, F-84914 Avignon, France.

*To whom correspondence should be addressed. E-mail: mickael.henry@avignon.inra.fr

site (24). However, many others are unfamiliar, too. Those include young honey bees at the onset of foraging, scouting honey bees that look for new food sources, and foragers newly recruited by scouting bees on the basis of the dance information (25). Most importantly, systemic pesticides such as thiamethoxam are readily present in the nectar and pollen when flowering starts and receive the first visits of honey bees, hitherto unfamiliar with this newly available food source.

To account for individuals' past foraging experience, we conducted two distinct homing experiments. Experiment 1 simulated intoxication at a familiar foraging site, and experiment 2 at a random site regarding past foraging experience. These experiments were assumed to return the lower and upper bounds of m_{hf} re-

spectively. In experiment 1, we referred to as "familiar" foragers those foragers for which we could make sure they covered at least once the pathway from the release site back to the colony. For that purpose, we selectively captured foragers returning to the colony with pollen loads from a known location and subsequently released them at that location. To ascertain pollen origin, we sowed beforehand a 1-ha field with scorpion weed *Phacelia tanacetifolia*, a highly attractive floral resource with bright blue pollen that is easily recognizable (26). Given that no other phacelia fields occurred in the area, we could ensure that phacelia-carrying honey bees came back from our experimental field. The colony was specifically placed 1 km away from the field for subsequent forager release (Fig. 2). In

experiment 2, we used the non-phacelia pollen foragers. They were released in equal groups at six sites equally spaced on a 1-km circle around the colony (Fig. 2). Following that design, release sites were considered as random locations regarding the past experience of foragers.

Both experiments 1 and 2 evidenced substantial mortality due to postexposure homing failure, m_{hf} with the proportion of treated foragers returning to the colony being significantly lower than that of control foragers (exact binomial tests, $P = 0.033$ and $P < 0.001$, respectively) (Fig. 3 and table S1). Additionally, m_{hf} was greater in treated foragers that tended to be unfamiliar with the foraging site, as indicated by their significantly lower homing proportions as compared with familiar foragers (exact binomial tests, $P < 0.001$). Experiments 1 and 2 returned m_{hf} estimates of 0.102 and 0.316, respectively, potentially setting the lower and upper bounds for real m_{hf} values. In other words, 10.2 to 31.6% of exposed honey bees would fail to return to their colony when foraging in treated crops on a daily basis. For the sake of comparison, foragers live ~ 6.5 days and therefore die at an average rate of $1/6.5 = 0.154$ individual day^{-1} (27). Therefore, the probability that a forager would die because of homing failure during a day spent foraging on treated crops (up to 0.316) may attain twice the probability this same forager has to die naturally that day (~ 0.154).

Such an additional mortality might represent a heavy burden to bear for colonies exposed to treated crops in their environment. When implementing m_{hf} into a honey bee population dynamics model (21), all the tested scenarios predicted a major deviation from the expected dynamic (Fig. 4). In our simulations, we considered the evolution of a typical colony during the first 3 months of a beekeeping season, encompassing the oilseed rape blooming period, which was April to May in our study area (22). At this time of the year, colonies emerge from the wintering period. Population size is rather low ($< 20,000$ individuals) and gradually expands in order to rapidly increase food storage and ensure colony sustainability. The daily egg-laying rate of the queen is a critical parameter in this colony dynamic because it determines the daily egg-hatching rate and in turn the rate at which honey bees working in the hive will be replaced as they become themselves foragers. We simulated three scenarios with realistic levels of egg-laying rate (28), namely a rate allowing for a normal colony development (Fig. 4A), a rate ensuring equilibrium population (Fig. 4B), and a slightly deficient rate forcing the population to stabilize at a lower size (Fig. 4C). In each case, we also computed the expected trends if most foragers (90%) were exposed to nectar of treated oilseed rape each day and therefore had a natural mortality increased by a homing failure probability m_{hf} . Regardless of the queens' egg-laying rate, populations from colonies exposed to the treated nectar would follow a marked decline during the

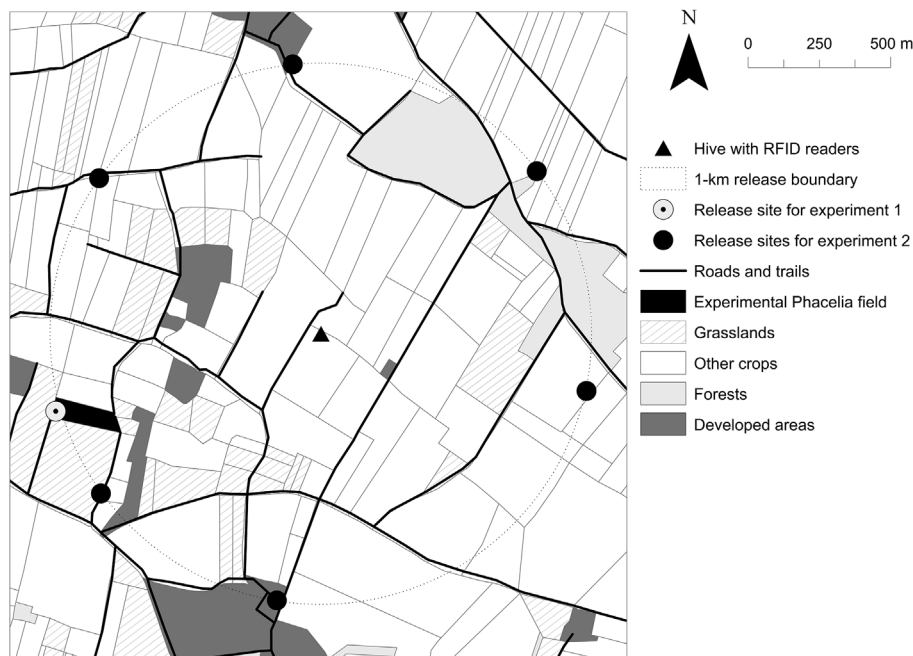


Fig. 2. Study area and location of honey bee release sites relative to the colony hive in experiments 1 and 2.

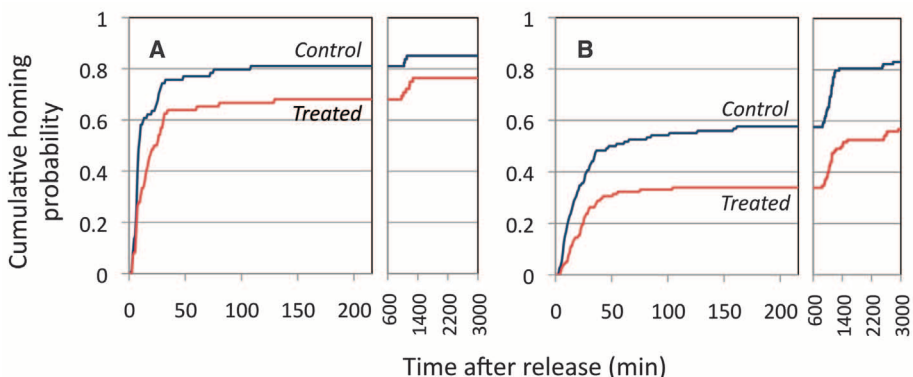


Fig. 3. Cumulative homing probability of foragers released 1 km away from the hive. Temporal gaps denote the nighttime between the first and second days of release. (A) Homing experiment 1 was carried out with foragers familiar with the release site, and (B) experiment 2 with foragers released at random sites regarding their past experience. In both cases, treated honey bees that received a nonlethal dose of thiamethoxam returned to the hive in significantly lower proportions than did control honey bees (table S1).

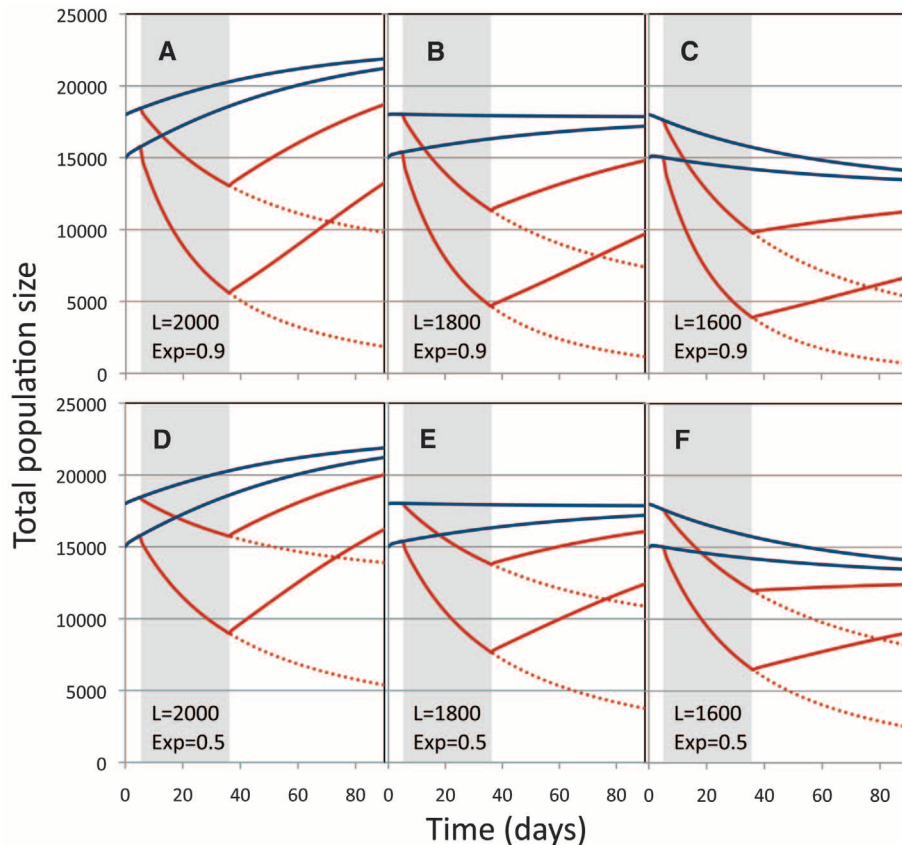


Fig. 4. Comparison of honey bee population dynamics between simulated colonies exposed to thiamethoxam (red lines) or not exposed (blue lines), following six demographic scenarios. L is the queen’s daily laying rate (eggs per day). “Exp” is the proportion of foragers exposed to treated crops during the day. The nonexposed colony follows either (A and D) a normal development trajectory (at $L = 2000$), (B and E) an equilibrium dynamic ($L = 1800$), or (C and F) a slightly declining trajectory ($L = 1600$). Shaded areas delineate the exposure period (for example, oilseed rape). Pairs of trajectories in exposed colonies were obtained with the lower and upper bounds of homing failure mortality (0.102 and 0.316) in order to delineate the best and worst estimates for population dynamics, respectively. Dotted lines extend the declining trajectory expected for a sustained exposure. [Simulations derive from demographic models in (21)]

blooming period and would hardly recover afterward (Fig. 4, A to C). When combined with natural forager mortality, m_{hf} raised total forager death rate up to a point that could hardly be compensated for by the rate at which new foragers are recruited. In the worse scenarios, populations would fall down to 5000 individuals, which is the lowest level one can usually observe in current beekeeping practices. With an exposure rate reduced to 50% of foragers exposed to treated nectar each day (Fig. 4, D to F), the model still predicts a major deviation from normal conditions.

In an attempt to verify the applicability of these results to other contexts, we repeated two additional experiments with two different colonies (fig. S2 and table S1). In experiment 3, we tested whether m_{hf} was still significant when exposure occurred in the least challenging situation: in the direct vicinity of the colony and with honey bees familiar with the foraging site. We repeated experiment 1 with phacelia foragers captured from a beehive placed at the phacelia field margin and released from inside the phacelia

field, only 70 m away. Homing failure ($m_{hf} = 0.061$) (fig. S2A and table S1) was much reduced as compared with that of experiment 1 ($m_{hf} = 0.102$) but was still significant (exact binomial test, $P = 0.003$). In experiment 4, we transposed experiment 2 into a different landscape. A beehive was placed in a suburban area in southern France, including a mosaic of mixed farming fields and orchards of moderate size. Foragers were released 1 km away at six equidistant sites. Homing failure ($m_{hf} = 0.098$) (fig. S2B and table S1) was significant as well (exact binomial test, $P = 0.029$) but much smaller than in experiment 2 ($m_{hf} = 0.316$).

Our study clearly demonstrates that exposure of foragers to nonlethal but commonly encountered doses of thiamethoxam can affect forager survival, with potential contributions to collapse risk. Furthermore, the extent to which exposures affect forager survival appears dependent on the landscape context and the prior knowledge of foragers about this landscape. Higher risks are observed when the homing task is more challenging. As a consequence, impact

studies are likely to severely underestimate sublethal pesticide effects when they are conducted on honey bee colonies placed in the immediate proximity of treated crops. This study raises important issues concerning exposed solitary bee species, whose population dynamics are probably less resilient to forager disappearance than are honey bee colonies.

References and Notes

1. B. P. Oldroyd, *PLoS Biol.* **5**, e168 (2007).
2. D. L. Cox-Foster et al., *Science* **318**, 283 (2007).
3. C. A. Mullin et al., *PLoS ONE* **5**, e9754 (2010).
4. D. Naug, *Biol. Conserv.* **142**, 2369 (2009).
5. C. Alaux et al., *Environ. Microbiol.* **12**, 774 (2010).
6. C. Vidau et al., *PLoS ONE* **6**, e21550 (2011).
7. A. Rortais, G. Arnold, M. P. Halm, F. Touffet-Briens, *Apidologie* **36**, 71 (2005).
8. C. H. Krupke, G. J. Hunt, B. D. Eitzer, G. Andino, K. Given, *PLoS ONE* **7**, e29268 (2012).
9. N. Desneux, A. Decourtye, J. M. Delpuech, *Annu. Rev. Entomol.* **52**, 81 (2007).
10. M. Tomizawa, J. E. Casida, *Annu. Rev. Entomol.* **48**, 339 (2003).
11. N. S. Millar, I. Denholm, *Invert. Neurosci.* **7**, 53 (2007).
12. E. C. Yang, Y. C. Chuang, Y. L. Chen, L. H. Chang, *J. Econ. Entomol.* **101**, 1743 (2008).
13. M. E. Colin et al., *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* **47**, 387 (2004).
14. C. W. Schneider, J. Tautz, B. Grünewald, S. Fuchs, *PLoS ONE* **7**, e30023 (2012).
15. A. Decourtye et al., *Pestic. Biochem. Physiol.* **78**, 83 (2004).
16. A. Decourtye, E. Lacassie, M. H. Pham-Delègue, *Pest Manag. Sci.* **59**, 269 (2003).
17. A. Decourtye, J. Devillers, S. Cluzeau, M. Charreton, M. H. Pham-Delègue, *Ecotoxicol. Environ. Saf.* **57**, 410 (2004).
18. L. Bortolotti et al., *Bull. Insectology* **56**, 63 (2003).
19. P. Maienfisch et al., *Pest Manag. Sci.* **57**, 165 (2001).
20. A. Decourtye et al., *Ecotoxicology* **20**, 429 (2011).
21. D. S. Khoury, M. R. Myerscough, A. B. Barron, *PLoS ONE* **6**, e18491 (2011).
22. Materials and methods are available as supporting online material on Science Online.
23. I. Steffan-Dewenter, A. Kuhn, *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **270**, 569 (2003).
24. R. Menzel, R. J. De Marco, U. Greggers, *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sens. Neural Behav. Physiol.* **192**, 889 (2006).
25. J. R. Riley, U. Greggers, A. D. Smith, D. R. Reynolds, R. Menzel, *Nature* **435**, 205 (2005).
26. M. Henry et al., *Ecol. Modell.* **225**, 103 (2012).
27. R. Dukas, *Insectes Soc.* **55**, 252 (2008).
28. T. Schmickl, K. Craisheim, *Ecol. Modell.* **404**, 219 (2007).

Acknowledgments: This study was funded by the European Community program (797/2004) for French beekeeping coordinated by the French Ministry of Agriculture (convention FranceAgriMer 11-45R). Special thanks go to L. Belzunces, J. L. Brunet, B. Vaissière, A. Maisonnasse, D. Fortini, Y. Le Conte, C. McDonnell, P. Jourdan, J. P. Vermandère, and V. Bretagnolle for valuable help and corrections, as well as three anonymous reviewers for useful comments on the manuscript. We are grateful to M. Grijot for allowing experiments to take place in his fields. RFID devices were designed by Tag Tracing Solutions, Valence, France, and adapted to honey bees with the help of J. Fourier, F. Brun, J. Devillers, M. Gauthier, and the ECOBEE monitoring facility. Data are in the supporting online material.

Supporting Online Material

www.sciencemag.org/cgi/content/full/science.1215039/DC1
 Materials and Methods
 Figs. S1 and S2
 Table S1
 Reference (29)
 Database S1

10 October 2011; accepted 5 March 2012
 Published online 29 March 2012;
 10.1126/science.1215039

ARTICLE

Received 25 Apr 2014 | Accepted 10 Jun 2014 | Published 10 Jul 2014

DOI: 10.1038/ncomms5359

Pesticide risk assessment in free-ranging bees is weather and landscape dependent

Mickaël Henry^{1,2}, Colette Bertrand^{3,4}, Violette Le Féon^{1,2}, Fabrice Requier^{5,6}, Jean-François Odoux⁵, Pierrick Aupinel⁵, Vincent Bretagnolle⁶ & Axel Decourtye^{2,7,8}

The risk assessment of plant protection products on pollinators is currently based on the evaluation of lethal doses through repeatable lethal toxicity laboratory trials. Recent advances in honeybee toxicology have, however, raised interest on assessing sublethal effects in free-ranging individuals. Here, we show that the sublethal effects of a neonicotinoid pesticide are modified in magnitude by environmental interactions specific to the landscape and time of exposure events. Field sublethal assessment is therefore context dependent and should be addressed in a temporally and spatially explicit way, especially regarding weather and landscape physiognomy. We further develop an analytical Effective Dose (ED) framework to help disentangle context-induced from treatment-induced effects and thus to alleviate uncertainty in field studies. Although the ED framework involves trials at concentrations above the expected field exposure levels, it allows to explicitly delineating the climatic and landscape contexts that should be targeted for in-depth higher tier risk assessment.

¹INRA, UR406 Abeilles et Environnement, F-84914 Avignon, France. ²UMT Protection des Abeilles dans l'Environnement, Site Agroparc, F-84914 Avignon, France. ³INRA, UR980 SAD Paysage, F-35042 Rennes, France. ⁴CNRS et Université de Rennes 1, UMR6553 Ecosystèmes Biodiversité Evolution, F-35042 Rennes, France. ⁵INRA, UE1255, UE Entomologie, F-17700 Surgères, France. ⁶Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS (USC-INRA 1339), UPR1934, F-79360 Beauvoir-sur-Niort, France. ⁷Association de Coordination Technique Agricole, Site Agroparc, F-84914 Avignon, France. ⁸ITSAP-Institut de l'abeille, Site Agroparc, F-84914 Avignon, France. Correspondence and requests for materials should be addressed to M.H. (email: mickael.henry@avignon.inra.fr).

The current assessment of new plant protection products on bees requires a tiered sequence, the first tier covering lethal toxicity trials under controlled laboratory conditions, whereas higher tiers imply surveys under (semi-) field conditions. The laboratory trials are aimed at determining toxicity end points based on median Lethal Dose (LD₅₀) estimation following acute oral or contact exposure. LD₅₀ is designed to be a repeatable mortality parameter, returned by easily reproducible testing schemes. Conversely, there is currently a lack of standardized procedure, both at first and higher tiers, to quantify sublethal effects of pesticides, that is, behavioural impairments that may originate from non-lethal exposures. This assessment shortcoming was further underlined by recent studies on honeybees (*Apis mellifera*) and bumblebees (*Bombus terrestris*) carried out in free-ranging conditions^{1–4}. Subsequently, the European governments have banned for 2 years, starting on December 2013, the use of three neonicotinoid pesticides as seed-coating treatment for some common flowering crops⁵, while calling for more studies in field-realistic conditions. A key issue currently uncovered by risk assessment schemes is whether the levels of pesticide residues found in nectar and pollen, and certified as sublethal in laboratory, can lead to adverse effects at the colony level on the field. To fill this gap, the European Food Safety Agency⁶ has identified a need to set standards for the measurement of sublethal effects in free-ranging bees, for example, using homing experiments at home range scale^{1,7,8}, although scaling up from individuals to colony remains a major conceptual and technical challenge⁹.

Homing flight performance has been considered as a candidate criterion to reveal pesticide sublethal effects in free-ranging honeybees because it may provide useful information on a range of sublethal parameters⁶. Successful homing flight is contingent on the proper integration of multiple physiological and cognitive functions, including among others, orientation, spatial memory, associative learning, energetic metabolism and muscular flight activity. Therefore, homing experiments cover a wide spectrum of biological mechanisms of pesticides are liable to interfere with (ref. 6). For instance, neonicotinoids at sublethal concentrations alter the neurophysiological properties of Kenyon cells, which are the major neuronal components of the honeybee mushroom bodies where multisensory information signals are integrated¹⁰. This in turn will have detrimental effects on cognitive tasks such as memory retrieval and orientation, as revealed by increased Homing Failure (HF)^{1,7,8}. Homing experiments are also relevant for field assessment because they are performed at the home range scale and because an increased probability of HF may be converted into a mortality parameter and implemented into exploratory models of colony population dynamics^{1,11,12}.

On the other hand, homing flights are conditioned by keystone environmental correlates of bee navigation, which are liable to interfere with the assessment of neonicotinoid sublethal effects in free-ranging conditions. Herein, Navigation Environmental Correlate, thereafter abbreviated as NECs, refer to those extrinsic drivers of bee navigation and flight performances, comprising weather conditions (temperature, cloudiness or visibility of sun) and salient landmarks acting as visual cues for orientation^{13–22}. Homing honeybees rely on a network of learned interconnected vectors for orientation¹⁸, conceptualized as memorized distances and directions among known locations. They further have the ability to derive novel shortcut vectors from the integration of two or more previously learned vector flights¹⁹. Honeybees retrieve the directional components of vector flights based on the sun as a celestial cue, but also on known landmarks whenever the sun compass or any spot of polarized light in the sky are masked by clouds^{16,19,21}. Navigation in honeybees is further driven by temperature. Ambient temperature affects metabolism and flight

speed¹⁷, for instance with lower wingbeat frequency and higher energy expenditure per wingbeat as ambient temperature decreases from 37 °C to 19 °C (ref. 22). Overall, temperature jointly with the availability of the sun compass and of the visual landmarks as orientation cues are regarded as key NECs.

In this study, using HF as a paradigm for field assessment of pesticide risks to honeybees, we tested whether the neonicotinoid thiamethoxam interacts with NECs, potentially changing the latent sublethal effects among experimental contexts. First, we establish a generic dose–response function of HF, covering a broad range of sublethal exposure levels (non-exposed control bees and treatments from LD₅₀/12 to LD₅₀/2, with the LD₅₀ estimated at 5 ng per bee (ref. 23)). Second, we test whether the specific weather, as well as landscape context at the time and place of individuals' release, may modulate the expression of generic dose–response function through an interaction effect with thiamethoxam exposure.

As the dose–response function proved to be highly context dependant, we finally propose analytical solutions to explicitly handle the resulting uncertainty. Following the LD principle, we computed the ED required for reaching a given sublethal effect size in free-ranging bees across a range of contexts. The ED framework is designed (i) to assess how the risk to honeybees do vary with weather and landscape contexts and (ii) to explicitly delineate the areas where the effect is expected to be strongest and therefore should be targeted for in-depth higher tier risk assessment. This approach will help disentangle environment-induced effects from treatment-induced effects in field surveys and thus will contribute to alleviate uncertainty in the assessment of pesticide side effects to bees.

Results

HF increases with oral exposure doses. We carried out 60 homing trials (see Methods) involving 978 honeybee foragers from nine different colonies, released at 22 distinct locations

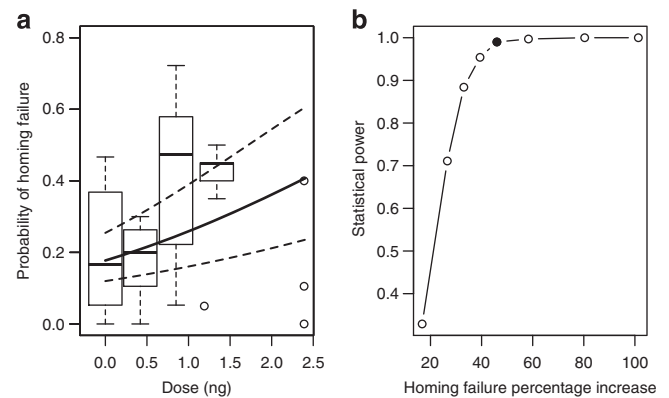


Figure 1 | Generic dose–response function of the risk of homing failure in exposed honeybees. (a) The predicted dose–response function (continuous line ± estimate s.e. as dashed lines) derived from a binomial logit LME model, specifying random intercepts for colony and release point effects, with $n = 978$ individuals split into 60 homing trials from 22 release points around nine colonies. Quartile boxes and dots overlaying predictions display observed homing failure proportions for trials with > 15 individuals. (b) A posteriori statistical power analysis, appraising the ability of the LME to detect a significant homing failure dose–response with the current sample size. Statistical power was measured as the proportion of significant effects out of 1,000 simulated homing failure data sets randomly recomputed with a constrained effect size (percentage increase at 1 ng). The observed effect size (46% increase at 1 ng, filled dot) had a 99% chance of being detected given our sample size.

Table 1 | Summary of the LME binomial models performed to assess the thiamethoxam dose-response function of honeybee homing failure and its interactions with NECs.

Model parameter	Complete model estimate ± s.e.	Z	P-value	Multimodel averaged estimate ± s.e.	Relative importance
Intercept	-1.198 ± 0.317	-3.780	<0.001	-1.151 ± 0.327	
Dose	0.689 ± 0.194	3.546	<0.001	0.665 ± 0.193	100%
Landmarks	-0.204 ± 0.300	-0.679	0.497	-0.162 ± 0.268	60%
Temperature	-1.486 ± 0.268	-5.548	<0.001	-1.537 ± 0.261	100%
Dose × landmarks	1.024 ± 0.468	2.187	0.029	0.827 ± 0.472	42%
Dose × temperature	-1.197 ± 0.445	-2.692	0.007	-1.002 ± 0.441	100%
Landmarks × temperature	0.203 ± 0.568	0.357	0.721	0.203 ± 0.568	18%
Dose × landmarks × temperature	-1.953 ± 1.171	-1.669	0.095	-1.953 ± 0.171	18%

LME, Linear Mixed Effect model; NEC, navigation environmental correlate. Effect estimates were computed after explanatory variables were centred and standardized to a mean of 0 and a s.d. of 0.5 to allow for direct comparison among effects. Results are given both for the complete LME statistical model and for a multimodel inference procedure²⁴ to account for a greater range of alternative, more parsimonious combinations of explanatory variables with respect to their relative weight of statistical support. The relative importance measures each variable's occurrence frequency within the best candidate models, weighted by the models' respective statistical support. A relative importance of 100% indicates that the variable appears in each of the best models, and therefore receives maximal support as a potential correlate of homing failure. Bold entries indicate significant effects at a 0.05 level.

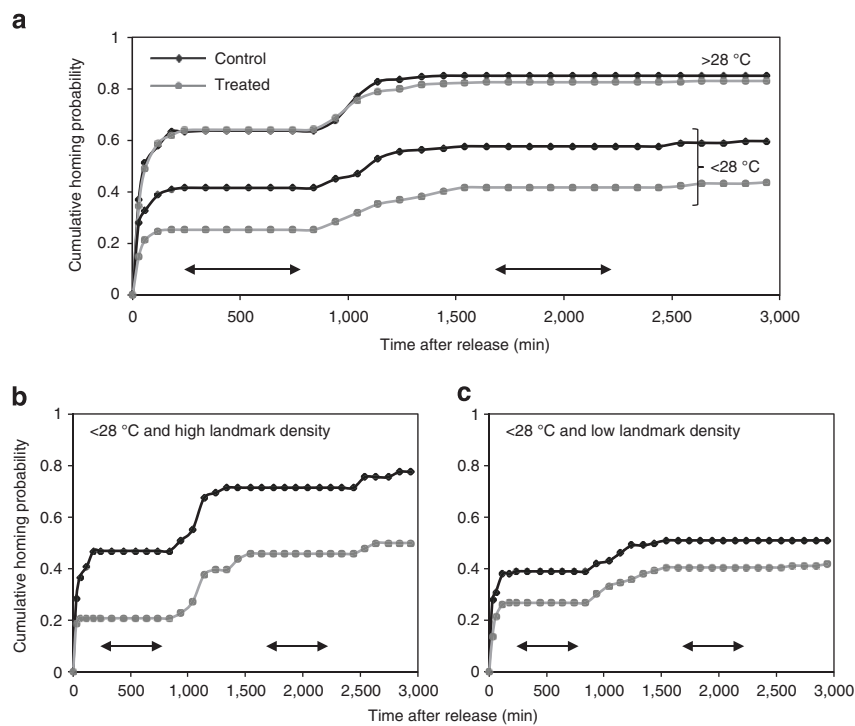


Figure 2 | Observed cumulative homing probability as a function of time lapse since honeybee release at 1 km from the colony. The interaction effects between treatment (control versus all doses confounded) and navigation environmental correlates (NECs) are depicted by successively splitting data based on (a) average temperature (28 °C) and (b and c) average landmark availability for orientation (4.2-km network of hedgerows and forest edges in the 1-km diameter area between the release point and the colony). Release time, that is, the origin of the temporal axis, was standardized among trials to 1630–1830 hours. Horizontal arrows indicate night time.

1 km away and monitored using RFID (Radio-Frequency Identification) microchips. The median probability of HF ranged from 0.17 in control trials to 0.40 in higher exposure (>0.5 ng per bee) trials. Controlling for the random effects of colonies and release points, the risk of HF, expressed as a 0-1 binary response variable, significantly increased with exposure dose in nanogram per bee (Linear Mixed Effect model (LME), $n = 978$, $Z = 3.374$, $P < 0.001$), following the inverse logit function in equation 1.

$$HF = 1 / (1 + e^{-(0.48 \times dose - 1.53)}) \quad (1)$$

The dose-response function (Fig. 1a) returns a 46% increase of HF at a 1-ng dose ($HF = 0.259$) compared with control (0.177).

This effect size could be detected with a fairly high confidence level given our sample size (*a posteriori* statistical power = 99%, Fig. 1b). Yet, a substantial variability was observed among trials, with high HF values in some control treatments, as well as low HF values at higher doses. Such high level of variability might be partly accounted for by NECs, as detailed below.

The dose-response function is context dependent. As predicted, NECs interacted significantly with the thiamethoxam exposure (Table 1, Fig. 2), therefore altering the shape and steepness of the generic dose-response function of HF (Fig. 3). We focused our analyses on ambient temperature and availability of landmarks for orientation (total length of hedgerows and forest edges in the

1-km diameter area between the release point and the colony). Our measurements of solar radiations ($W m^{-2}$), as an indication of sun compass availability, were strongly correlated with ambient temperature ($r_s=0.68$, $P<0.001$). When implemented into separate models, both temperature and solar radiations significantly influenced HF (LME; $n=978$, $Z=-5.55$, $P<0.001$

and $n=978$, $Z=-4.58$, $P<0.001$, respectively). But most importantly, they significantly interacted with thiamethoxam ($n=978$, $Z=-2.70$, $P=0.007$ and $n=978$, $Z=-2.55$, $P=0.010$, respectively). However, temperature enabled a better fit to HF data than did solar radiations (Akaike Information Criterion (AIC) of LMEs with dose interactions = 971.5 versus 983.6, respectively, with lower AIC indicating a better model fit), and was therefore considered as the most relevant weather-related NEC for investigating HF dose-response variations in our study.

The significant interactions (Table 1) are merely depicted by the dissociated curves of homing statistics as a function of time after release (Fig. 2). The *Control-Treatment* relative difference is negligible at higher temperatures and increases with decreasing temperature (Fig. 2a), as revealed by the negative *Dose* \times *Temperature* interaction. At low temperatures (Fig. 2b,c), the homing gap between control and treated bees increases with landmarks availability. This is in accordance with the positive *Dose* \times *Landmarks* interaction in model outputs (Table 1). Notwithstanding, higher landmarks availability (Fig. 2b) was associated with overall lower HF than in more open landscapes (Fig. 2c). All in all, temperature appeared as the proximal driver of HF dose-response variations because it had steeper interaction estimates and with a greater relative importance than landmarks availability (Table 1). However, landmarks availability was also an important environmental correlate of HF, judging from its pervasive occurrence in the set of best candidate models (Table 2), and therefore should be explicitly accounted for whenever possible as well. In this study, none of the best candidate models of HF reached a predominant weight of evidence (all w_i values $\ll 90\%$, Table 2), indicating that it is advisable to resort to multimodel averaging to derive more conservative model predictions²⁴.

The ED addresses context dependency. Multimodel conditional predictions of the dose-response function (Fig. 3) illustrate well the conclusion that NECs substantially modify the generic dose-response function of HF one may assess on the field. The dose-response curve is flattest at high temperatures in rather open landscapes (few landmarks available), and steepest at low

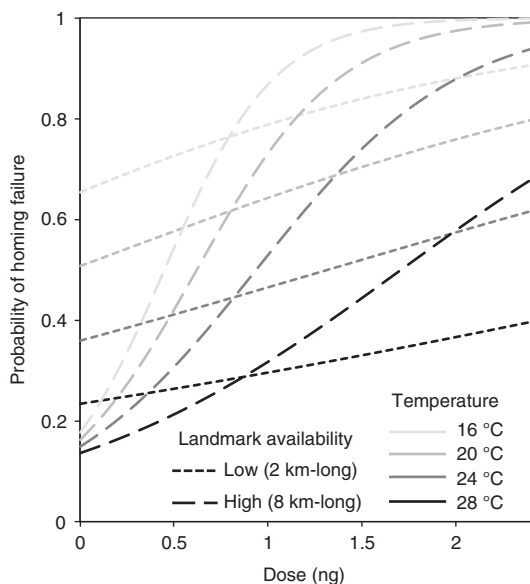


Figure 3 | Conditional predictions of the thiamethoxam dose-response function of honeybee homing failure probability. The predicted dose-response curves were computed for different combinations of temperature and landmarks availability, ranging from low landmark density (2 km long network of hedgerows and forest edges in the 1-km diameter area homing bees have to cover between the release point and the colony) to high landmark density (8 km). Intercepts show expected homing failure for non-treated bees in the context of the experiment. Intercepts therefore set the control value needed to calculate mortality rate due to homing failure, m_{HF} , for honeybees exposed to a given dose.

Table 2 | Detailed set of all candidate explanatory LME models of homing failure in honeybees exposed to thiamethoxam, ranked by decreasing statistical support.

Model rank	Intercept	Dose	Landmarks	Temperature	Dose \times landmarks	Dose \times temperature	Landmarks \times temperature	Dose \times landmarks \times temperature	k	logLik	AIC	Δ AIC	w_i
1	-1.133	0.6580		-1.556		-0.9457			7	-477.952	969.9	0	0.278
2	-1.153	0.6639	-0.1413	-1.538	0.6763	-0.9876			9	-476.467	970.9	1.03	0.166
3	-1.198	0.6887	-0.2037	-1.486	1.0240	-1.1970	0.2027	-1.953	11	-474.737	971.5	1.57	0.127
4	-1.138	0.6558	-0.1460	-1.541		-0.9438			8	-477.786	971.6	1.67	0.121
5	-1.203	0.6673	-0.2818	-1.486	0.6821	-1.0260	0.5539		10	-476.106	972.2	2.31	0.088
6	-1.185	0.6682		-1.413					6	-480.375	972.7	2.85	0.067
7	-1.190	0.6598	-0.2868	-1.490		-0.9891	0.5792		9	-477.411	972.8	2.92	0.065
8	-1.206	0.6731	-0.1528	-1.391	0.6078				8	-479.108	974.2	4.31	0.032
9	-1.191	0.6665	-0.1442	-1.398					7	-480.203	974.4	4.50	0.029
10	-1.241	0.6743	-0.2481	-1.351	0.6160		0.3800		9	-478.918	975.8	5.93	0.014
11	-1.225	0.6680	-0.2340	-1.359			0.3772		8	-480.017	976.0	6.13	0.013
12	-1.159			-1.384					5	-486.442	982.9	12.98	<0.001
13	-1.165		-0.1505	-1.369					6	-486.250	984.5	14.60	<0.001
14	-1.197		-0.2380	-1.332			0.3586		7	-486.082	986.2	16.26	<0.001
15	-1.232	0.6439							5	-497.628	1,005.3	35.35	<0.001
16	-1.256	0.6498	-0.2266		0.6397				7	-495.868	1,005.7	35.83	<0.001
17	-1.239	0.6421	-0.2281						6	-497.099	1,006.2	36.29	<0.001
18	-1.209								4	-503.355	1,014.7	44.81	<0.001
19	-1.216		-0.2285						5	-502.810	1,015.6	45.72	<0.001

AIC, Akaike Information Criterion; LME, Linear Mixed Effect model. AIC is an inverse indicator of model parsimony²⁴ considering fit (logLik = log-Likelihood) and complexity (k = number of parameters to be estimated in the candidate model). Estimates are given for each explanatory variable after those were centered to mean = 0 and standardized to s.d. = 0.5. Models ignoring the dose effect all received a virtually negligible statistical support (AIC weight of evidence $w_i < 0.001$, that is, the probability of model i as being the best model in the set is nearly 0). The top-model set with a Δ AIC < 2 (AIC difference with the best candidate model) comprises four concurrent models (ranks 1-4, in bold) with a weight of evidence w_i ranging from about 12 to 28%. All environmental correlates of honeybee navigation and their interactions with the dose effect are retained in at least one of the top models. The Δ AIC < 2 cutoff rule was used to define the top-model set²⁴.

temperatures in rather complex landscapes (high landmarks density). Those conditional dose–response functions (Fig. 3) should be viewed as tentative predictions specific to our experimental context, and be further refined using additional data at the edges of temperature and landmark ranges. Homing experiments carried out with foragers familiar with the release point may also provide lower bound estimates of HF¹.

Because the spatial context, as revealed by landmarks density, is an important correlate of HF, one can derive spatially explicit maps of the expected HF for a given exposure level. However, given that consensus rarely emerges about field exposure levels²⁵, one may instead map the exposure level required to reach a given effect size. A critical pesticide effect is reached when HF adds up to background mortality up to a point that entails a 35% reduction of colony size during an exposure event⁶, for example, during a 30-day oilseed rape flowering period. Using previously published colony dynamics parameters¹¹, we found this critical slowdown is triggered at a mortality rate because of HF $m_{HF} > 0.15$, that is, if non-returning treated bees represent more than 15% of returning bees, one might expect from the control. For the sake of illustration, we therefore targeted a critical m_{HF} value of 20% and mapped the corresponding required thiamethoxam

dose, called ED₂₀ (Fig. 4). All landscape units (pixels of the map) within the focus landscape (450-km², Fig. 4) were assigned an ED₂₀ > 0.320 ng per bee at 20 °C. This is greater than worst-case thiamethoxam residue intakes by foragers for 1 h flying (estimated to be < 0.276 ng per bee for 20% sugar content nectar²⁶), meaning that the critical HF is unlikely to be reached over the focus landscape.

Discussion

Our experiment demonstrates that HF in treated bees is highly context dependent, with temperature as a major proximal correlate of homing performance, and landmarks availability as a secondary, although interacting environmental correlate. Previous literature review²⁷ have already shown that some pesticides (pyrethroids) have greater toxicity at low temperatures (for example, below 28–30 °C), which could be related with impairments of neural mechanisms of thermogenesis rather than with troubles of flight muscular coordination or metabolic rate. Neonicotinoids may, however, involve different toxicological pathways. In particular, we cannot exclude that neonicotinoids interfere with the honeybee orientation system.

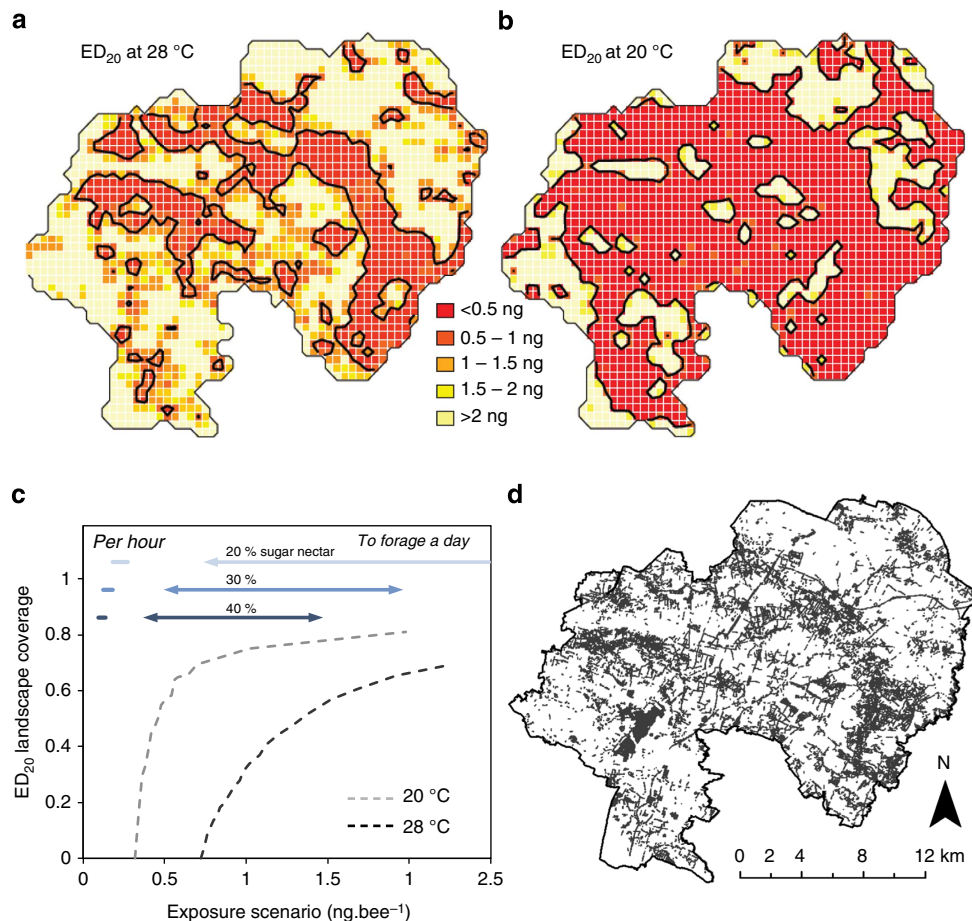


Figure 4 | Spatial assessment of the honeybee experimental homing failure, as delineated by the ED₂₀ (effective dose that leads to a 0.20 mortality rate due to homing failure). Mortality due to homing failure, m_{HF} , is given by the relative difference of control versus treated homing probabilities. Conditional predictions show the sharp transition from (a) low-effect conditions at 28 °C to (b) high-effect conditions at 20 °C. Thick lines show the 1-ng ED₂₀ limits, delineating the landscape contexts where honeybees exposed to a 1-ng dose will be subject to a mortality $m_{HF} > 0.20$. This area covers 34–75% of the whole landscape depending on the temperature (c), but may be much reduced if one focuses on lower exposure scenarios. Eventually, for doses < 0.320 ng per bee at 20 °C, the landscape is expected to be exempt of critical homing failure risks (ED₂₀ landscape coverage = 0%). For the sake of comparison, horizontal lines indicate worst-case scenarios of thiamethoxam intake by honeybees for 1 h flying, or to forage a day, based on 20–40% sugar nectars²⁶. In particular, the *per-hour* exposure scenarios (for example, 0.184–0.276 ng per bee for a 20% oilseed rape nectar) fall in the 0% range for ED₂₀ landscape coverage. (d) ED₂₀ conditional predictions use the local geographic information on the network of hedgerows and forest edges.

Table 3 | Sample size allocation among trials, colonies and experimental doses.

	Control	0.42 ng	0.85 ng	1.19 ng	1.34 ng	2.39 ng
Total number of honeybees	370	186	180	62	118	62
Total number of trials	22	12	12	4	6	4
Trials with >15 honeybees	18	5	7	1	6	3
Number of experimental colonies	9	6	6	2	1	2

A trial refers to a group of either control or treated bees, caught at one of the nine experimental colonies and released at one particular point 1 km away. Releases were further split between two consecutive days to cover a wider range of weather conditions. Average conditions (\pm s.d.) for released bees were 28.6 ± 4.7 °C ambient temperature, 437.2 ± 132.3 W m⁻² solar radiations and 4.2 ± 2.6 km landmark availability. One or two treated trials were carried out at a time, and systematically coupled with a simultaneous control trial from the same colony.

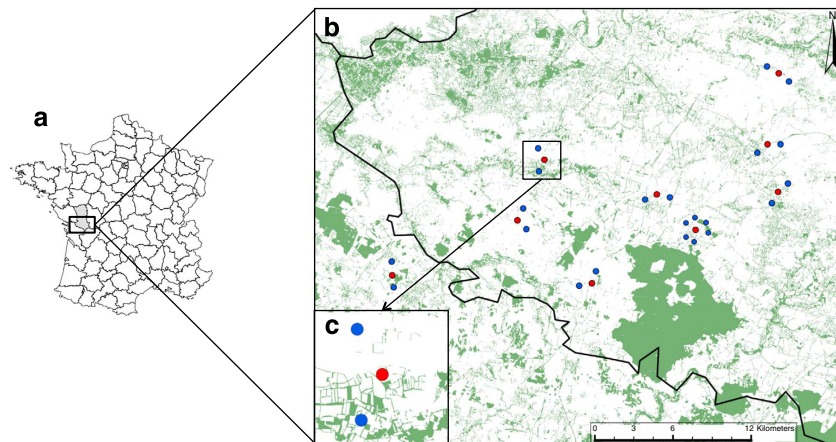


Figure 5 | Map of the study area and location of experimental colonies. (a) Location of the study area in western France. (b) Location of the experimental colonies (red) and associated release points (blue) superimposed on the woody vegetation layer (Institut Géographique National) illustrating regional variations in landscape complexity. The solid black line delineate regional boundaries. (c) Details of one experimental site, emphasizing the contrasted landscape context between release points.

Interestingly, the greatest treatment effect was measured during poor weather conditions in environments with a greater density of landmarks (Fig. 2b), suggesting that treated foragers had greater difficulties to recover and integrate the information on vector flights among learned landmarks and/or to derive novel shortcut vector flights^{18,19}. This also matches the recent evidence from harmonic radar tracking surveys that honeybees experience difficulties in their homing flight pattern after non-lethal exposure to neonicotinoid pesticides²⁸. When forced to split their route flight back to the hive into a vector phase based on sun compass and a homing search phase from a known landmark, exposed honeybees were less efficient in completing the second phase, which involves retrieval of remote memory²⁸. This conforms well to our observation that higher landmark availability is associated with lower ED levels to reach the critical 20% HF (Fig. 4).

The spatially explicit predictions of ED₂₀ delineate consistent high-effect areas at medium temperatures (Fig. 4a). As temperature decreases, the high-effect area expands over most of the landscape, restricting low-risk areas to a few remote spots (Fig. 4b). However, further research is necessary to determine whether those low-effect refuges may be viewed as effect free for apiaries, or not. Indeed, those areas correspond to the most open landscapes (Fig. 4d) where both control and treated HF are high (Fig. 2c). They may thus rather be viewed as environments with greater challenge imposed upon honeybee navigation during poor weather conditions, where any treatment effect will be harder to detect. Notwithstanding, with the help of experts' assessment of the field exposure levels^{29,30} and how they compare with ED₂₀ values, this approach allows determining the proportion of the landscape at risk of detrimental HF in case of exposure.

We found the worst-case daily cumulative thiamethoxam residue intake (for example, 0.736–2.944 ng per bee for 20% sugar content nectar²⁶) entails a 70–80% landscape ED₂₀ coverage (Fig. 4c). However, the residue intake cumulated over an entire foraging day is not perceived as a valid, field realistic, exposure scenario for free-ranging bees, particularly in the case of transient behavioural observations such as homing tests^{6,26}. Alternatively, one should focus on an hourly basis, best suited for studying behavioural issues at the scale of foraging bouts. Here, the worst-case scenarios of residue intakes by foragers for 1 h flying (estimated to be <0.276 ng per bee for 20% sugar content nectar²⁶) are unlikely to reach critical ED₂₀ levels at 20 °C in any landscape unit of the focus area (all ED₂₀ > 0.320 ng, Fig. 4c). However, given the rather narrow gap between those two end points, it might be critical to refine estimations of field dietary residue intakes and associated uncertainty levels, as well as the occurrence likelihood of worst-case scenarios in field conditions.

In conclusion, the assessment of sublethal effects in free-ranging honeybees may be highly context dependent. The strong context dependency helps understand the difficulty to establish consistent links between laboratory-based toxicological assays and field observations^{29,31}. This compromises the applicability of HF as a paradigmatic approach to the sublethal risk assessment in field conditions because neonicotinoids will not return repeatable, generic, dose–response functions. Instead, we argue that field assessment schemes should either (i) provide details about landscape and weather conditions, (ii) use thoroughly standardized landscape and weather conditions or (iii) cover an extensive range of contexts along with substantial sample sizes. In addition, large-scale epidemiological surveys aimed at exploring potential links between colony losses and phytosanitary practices

across regions or countries should whenever possible incorporate interacting climate or landscape covariates. In that respect, the ED framework, although involving trials at a range of concentrations above the expected field exposure levels, has the potential to become an operative tool to help toxicologists identify some specific contexts that should deserve particular attention in the course of higher tier risk assessment.

Methods

Homing experiments. This homing study covers ongoing experiments from springs 2011 (Experiment 2 in Henry *et al.*¹) and 2012, using RFID individual monitoring³² coupled with landscape-scale characterization of salient landmarks as orientation cues³³. We analysed the homing statistics of 978 individual honeybees obtained from nine colonies in the course of 60 distinct homing trials. A homing trial was defined as a group of about 15–20 bees (mean and s.d. = 16.3 ± 2.9) released at one given site after receiving an acute oral thiamethoxam or control treatment (Table 3). Five thiamethoxam doses were chosen so as to cover a broad range of LD₅₀ fractions (from LD₅₀/20 to LD₅₀/2, with LD₅₀ = 5 ng per bee) and to increase the ability of the study to delineate a consistent dose–response function. Real experimental doses were subsequently titrated at 0.42–2.39 ng per bee (LD₅₀/12 to LD₅₀/2). This range lies above the worst-case thiamethoxam residue intakes by foragers expected for an hour flying (for example, 0.184–0.276 ng per bee with an average 20% sugar content nectar of treated oilseed rape²⁶). However, this did not compromise the study, which was first and foremost designed to establish a dose–response profile and its context dependency. The dose was administered to bees in 20 µl of a 50% sucrose solution. Bees were kept for a 40-min assimilation period before release. Their homing flight was monitored by RFID microships glued on their thorax and a series of *ad-hoc* readers placed at the colony entrance^{1,32}.

Field experimental design. *A. mellifera ligustica* strain colonies were headed by sister queens bred the previous summer during the same grafting session and wintered in nuclei, then set up on experimental location in April. Colonies were disposed > 3 km apart from each other (nearest distance range = 3.7–10.4 km, Fig. 5), across the ECOBEE platform, western France³⁴. Homing experiments were performed after oilseed rape flowering period to avoid interferences with field treatments. Twenty-two release sites, located 1 km away from colonies (two to six per colony, Fig. 5) were chosen so as to maximize the overall variability of their landmark density values (total length of hedgerows and forest edges included in the 1 km diameter circular area homing bees need to cross over to get back to their colony). Treated and control groups were released simultaneously at each trial, and at a standardized time among trials (16:30–18:30 h).

NECs. Experiments were exclusively carried out under weather compatible with current foraging activity, that is, excluding rainy, cold (< 15 °C) and windy (> 15 km h⁻¹) conditions³⁵. Ambient temperature was measured at the point and time of release. Solar radiations (W m⁻², averaged hourly) were measured using a pyrometer placed in the centre of the study area, as an indication of cloudiness, and recorded on a continuous basis. Landmarks availability was measured as the total length (km) of hedgerows and forest edges (*sensu*³³) in the 1-km diameter area homing bees have to cover between the release point and the colony.

Data analysis. HF was defined as an absence of RFID record during the 7 days post-release, and was coded as a 0/1 binary response variable (return/no return, respectively). In a first step, the binary data were analysed in relation with exposure doses using a LME to establish a generic dose–response function. To conform the assumption of independent outcomes in the binary homing observations, the identity of experimental colonies and of release points were included as random grouping variables, along with the dose effect as fixed explanatory variable. A statistical power analysis was performed *a posteriori* to assess the ability of the LME to detect a significant HF dose–response with the current sample size. Statistical power was measured as the proportion of significant effects out of 1,000 simulated HF data sets recomputed from random binomial distributions with probability constrained on a range of potential effect sizes. In a second step, NECs were added to the LME model as additional correlates of HF, interacting with the dose effect. All the possible two- and three-way interactions among explanatory variables were considered within the frame of a multimodel inference procedure²⁴. The most plausible combinations of explanatory variables were determined using the AIC of model parsimony, considering model fit and complexity. We used a ΔAIC < 2 cutoff rule to define the most parsimonious models and determine the relative importance and significance of candidate exploratory variables. Variables were centered to mean = 0 and standardized to s.d. = 0.5 before the analysis, so that their respective effects are given in s.d. units and therefore are readily interpretable in terms of effect size and comparable among each others.

References

- Henry, M. *et al.* A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science* **336**, 348–350 (2012).
- Whitehorn, P. R., O'Connor, S., Wackers, F. L. & Goulson, D. Neonicotinoid pesticide reduces bumble bee colony growth and queen production. *Science* **336**, 351–352 (2012).
- Schneider, C. W., Tautz, J., Grünewald, B. & Fuchs, S. RFID tracking of sublethal effects of two neonicotinoid insecticides on the foraging behavior of *Apis mellifera*. *PLoS ONE* **7**, e30023 (2012).
- Gill, R. J., Ramos-Rodriguez, O. & Raine, N. E. Combined pesticide exposure severely affects individual—and colony—level traits in bees. *Nature* **491**, 105–108 (2012).
- Cressey, D. Europe debates risk to bees. *Nature* **496**, 408–408 (2013).
- EFSA. Guidance on the risk assessment of plant protection products on bees (*Apis mellifera*, *Bombus* spp. and solitary bees). *EFSA J.* **11**, 3295 (2013).
- Matsumoto, T. Reduction in homing flights in the honey bee *Apis mellifera* after a sublethal dose of neonicotinoid insecticides. *Bull. Insectol.* **66**, 1–9 (2013).
- Yang, E. C., Chuang, Y. C., Chen, Y. L. & Chang, L. H. Abnormal foraging behavior induced by sublethal dosage of imidacloprid in the honey bee (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.* **101**, 1743–1748 (2008).
- Cresswell, J. A meta-analysis of experiments testing the effects of a neonicotinoid insecticide (imidacloprid) on honey bees. *Ecotoxicology*. **20**, 149–157 (2011).
- Palmer, M. J. *et al.* Cholinergic pesticides cause mushroom body neuronal inactivation in honeybees. *Nat. Commun.* **4**, 1634 (2013).
- Henry *et al.* Response to comment on 'A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees'. *Science* **337**, 1453–1453 (2012b).
- Cresswell, J. E. & Thompson, H. M. Comment on 'A Common Pesticide Decreases Foraging Success and Survival in Honey Bees'. *Science* **337**, 1453–1453 (2012).
- Chittka, L., Geiger, K. & Kunze, J. The influences of landmarks on distance estimation of honey bees. *Anim. Behav.* **50**, 23–32 (1995).
- Chittka, L., Kunze, J., Shipman, C. & Buchmann, S. L. The significance of landmarks for path integration in homing honeybee foragers. *Naturwissenschaften* **82**, 341–343 (1995).
- Crailsheim, K., Riessberger, U., Blaschon, B., Nowogrodzki, R. & Hrassnigg, N. Short-term effects of simulated bad weather conditions upon the behaviour of food-storer honey bees during day and night (*Apis mellifera carnica* Pollmann). *Apidologie* **30**, 299–310 (1999).
- Dyer, F. C. & Gould, J. L. Honey bee orientation: a backup system for cloudy days. *Science* **214**, 1041–1042 (1981).
- Hrassnigg, N. & Crailsheim, K. Metabolic rates and metabolic power of honey bees in tethered flight related to temperature and drag (Hymenoptera: Apidae). *Entomol. Gen.* **24**, 23–30 (1999).
- Menzel, R. *et al.* A common frame of reference for learned and communicated vectors in honeybee navigation. *Curr. Biol.* **21**, 645–650 (2011).
- Menzel, R. *et al.* Vector integration and novel shortcutting in honeybee navigation. *Apidologie* **43**, 229–243 (2012).
- Riessberger, U. & Crailsheim, K. Short-term effect of different weather conditions upon the behaviour of forager and nurse honey bees (*Apis mellifera carnica* Pollmann). *Apidologie* **28**, 411–426 (1997).
- Towne, W. F. & Moscrip, H. The connection between landscapes and the solar ephemeris in honeybees. *J. Exp. Biol.* **211**, 3729–3736 (2008).
- Woods, W. A., Heinrich, B. & Stevenson, R. D. Honeybee flight metabolic rate: does it depend upon air temperature? *J. Exp. Biol.* **208**, 1161–1173 (2005).
- EFSA. Conclusion on the peer review of the pesticide risk assessment for bees for the active substance thiamethoxam. *EFSA J.* **11**, 3067 (2013).
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. *Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-Theoretic Approach* (Springer, 2002).
- Osborne, J. L. Ecology: Bumblebees and pesticides. *Nature* **491**, 43–45 (2012).
- EFSA. Statement on the findings in recent studies investigating sub-lethal effects in bees of some neonicotinoids in consideration of the uses currently authorised in Europe. *EFSA J.* **10**, 2752 (2012).
- Belzunces, L. P., Tchamitchian, S. & Brunet, J.-L. Neural effects of insecticides in the honey bee. *Apidologie* **43**, 348–370 (2012).
- Fischer, J. *et al.* Neonicotinoids interfere with specific components of navigation in Honeybees. *PLoS ONE* **9**, e91364 (2014).
- Pilling, E., Campbell, P., Coulson, M., Ruddle, N. & Tornier, I. A four-year field program investigating long-term effects of repeated exposure of honey bee colonies to flowering crops treated with thiamethoxam. *PLoS ONE* **8**, e77193 (2013).
- Krupke, C. H., Hunt, G. J., Eitzer, B. D., Andino, G. & Given, K. Multiple routes of pesticide exposure for honey bees living near agricultural fields. *PLoS ONE* **7**, e29268 (2012).
- Cutler, G. C. & Scott-Dupree, C. D. Exposure to clothianidin seed-treated canola has no long-term impact on honey bees. *J. Econ. Entomol.* **100**, 765–772 (2007).

32. Decourtye, A. *et al.* Honeybee tracking with microchips: a new methodology to measure the effects of pesticides. *Ecotoxicology* **20**, 429–437 (2011).
33. Henry, M. *et al.* Spatial autocorrelation in honeybee foraging activity reveals optimal focus scale for predicting agro-environmental scheme efficiency. *Ecol. Model.* **225**, 103–114 (2012).
34. Odoux, J.-F. *et al.* ECOBEE: a tool for long-term bee colony monitoring at landscape scale in West European intensive agrosystems. *J. Apicult. Res.* **53**, 57–66 (2014).
35. Rollin, O. *et al.* Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agric. Ecosyst. Environ.* **179**, 78–86 (2013).

Acknowledgements

This study was funded by the European Community program (797/2004) for French beekeeping coordinated by the French Ministry of Agriculture (TECHBEE and RISQAPI projects). Special thanks also go to J. Aptel, M. Béguin, D. Fortini, C. Le Mogne, L. Miot, O. Rollin, S. Tchamitchian, L. Tison, C. Toullet, B. Vaissière for valuable suggestions and help on the field, as well as O. Marloie for providing the pyrometer for solar radiation measurement. Experimental solutions were dosed by the GIRPA (Angers, France). RFID

devices were designed by Tag Tracing Solutions, Valence, France, and adapted to honey bees with the help of J. Fourrier, F. Brun, J. Devillers, M. Gauthier, the ECOBEE and LTER 'Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre' monitoring facilities.

Author contributions

M.H., C.B., V.L.F., V.B. and A.D. designed the experiments and data analyses; M.H., C.B., F.R., J.-F.O. and P.A. carried out the fieldwork; all authors contributed to the discussion and manuscript writing.

Additional information

Competing financial interests: The authors declare no competing financial interests.

Reprints and permission information is available online at <http://npg.nature.com/reprintsandpermissions/>

How to cite this article: Henry, M. *et al.* Pesticide risk assessment in free-ranging bees is weather and landscape dependent. *Nat. Commun.* 5:4359 doi: 10.1038/ncomms5359 (2014).



Research

Cite this article: Henry M, Cerrutti N, Aupinel P, Decourtye A, Gayrard M, Odoux J-F, Pissard A, Ruger C, Bretagnolle V. 2015 Reconciling laboratory and field assessments of neonicotinoid toxicity to honeybees.

Proc. R. Soc. B **282**: 20152110.

<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.2110>

Received: 2 September 2015

Accepted: 19 October 2015

Subject Areas:

environmental science, ecology

Keywords:

Apis mellifera, imidacloprid, oilseed rape, pesticides, thiamethoxam

Author for correspondence:

Mickael Henry

e-mail: mickael.henry@paca.inra.fr

†These authors contributed equally to this study.

Electronic supplementary material is available at <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.2110> or via <http://rspb.royalsocietypublishing.org>.

Reconciling laboratory and field assessments of neonicotinoid toxicity to honeybees

Mickael Henry^{1,2,†}, Nicolas Cerrutti^{2,3,†}, Pierrick Aupinel⁴, Axel Decourtye^{2,5,6}, Melanie Gayrard³, Jean-Franois Odoux⁴, Aurelien Pissard⁵, Charlotte Ruger³ and Vincent Bretagnolle^{7,8}

¹INRA, UR406 Abeilles et Environnement, 84914 Avignon, France

²UMT Protection des Abeilles dans l'Environnement, Site Agroparc, 84914 Avignon, France

³Terres Inovia, Centre de Grignon, Avenue Lucien Bretigneres, 78850 Thiverval Grignon, France

⁴INRA, UE1255, UE Entomologie, 17700 Surgeres, France

⁵Association de Coordination Technique Agricole, Site Agroparc, 84914 Avignon, France

⁶ITSAP – Institut de l'Abeille, Site Agroparc, 84914 Avignon, France

⁷Centre d'Etudes Biologiques de Chize, UMR 7372, CNRS and Universite de La Rochelle, 79360 Beauvoir-sur-Niort, France

⁸LTER 'Zone Atelier Plaine and Val de Sevre', Centre d'Etudes Biologiques de Chize, CNRS, 79360 Villiers-en-Bois, France

European governments have banned the use of three common neonicotinoid pesticides due to insufficiently identified risks to bees. This policy decision is controversial given the absence of clear consistency between toxicity assessments of those substances in the laboratory and in the field. Although laboratory trials report deleterious effects in honeybees at trace levels, field surveys reveal no decrease in the performance of honeybee colonies in the vicinity of treated fields. Here we provide the missing link, showing that individual honeybees near thiamethoxam-treated fields do indeed disappear at a faster rate, but the impact of this is buffered by the colonies' demographic regulation response. Although we could ascertain the exposure pathway of thiamethoxam residues from treated flowers to honeybee dietary nectar, we uncovered an unexpected pervasive co-occurrence of similar concentrations of imidacloprid, another neonicotinoid normally restricted to non-entomophilous crops in the study country. Thus, its origin and transfer pathways through the succession of annual crops need be elucidated to conveniently appraise the risks of combined neonicotinoid exposures. This study reconciles the conflicting laboratory and field toxicity assessments of neonicotinoids on honeybees and further highlights the difficulty in actually detecting non-intentional effects on the field through conventional risk assessment methods.

1. Introduction

In the current context of global honeybee decline, much attention has been paid to evaluating the possible contribution of neonicotinoid insecticides to colony weakening and collapse [1–3]. These systemic insecticides, which now represent *ca* 30% of insecticide use worldwide [4], pose a particular risk for pollinators, because once the active substance has been taken up in the plant, its residues translocate to the pollen and nectar collected by foragers throughout flowering. However, after 15 years of active research on the side effects of neonicotinoids on bees, a gap has emerged between the results of toxicity assessments in the laboratory and in the field [1–3]. Artificial exposure in laboratory experiments typically consists of providing individuals with contaminated food and comparing relevant physiological and behavioural endpoints with healthy control groups [5]. This approach has led to the identification of a range of sublethal effects, i.e. adverse physiological or behavioural

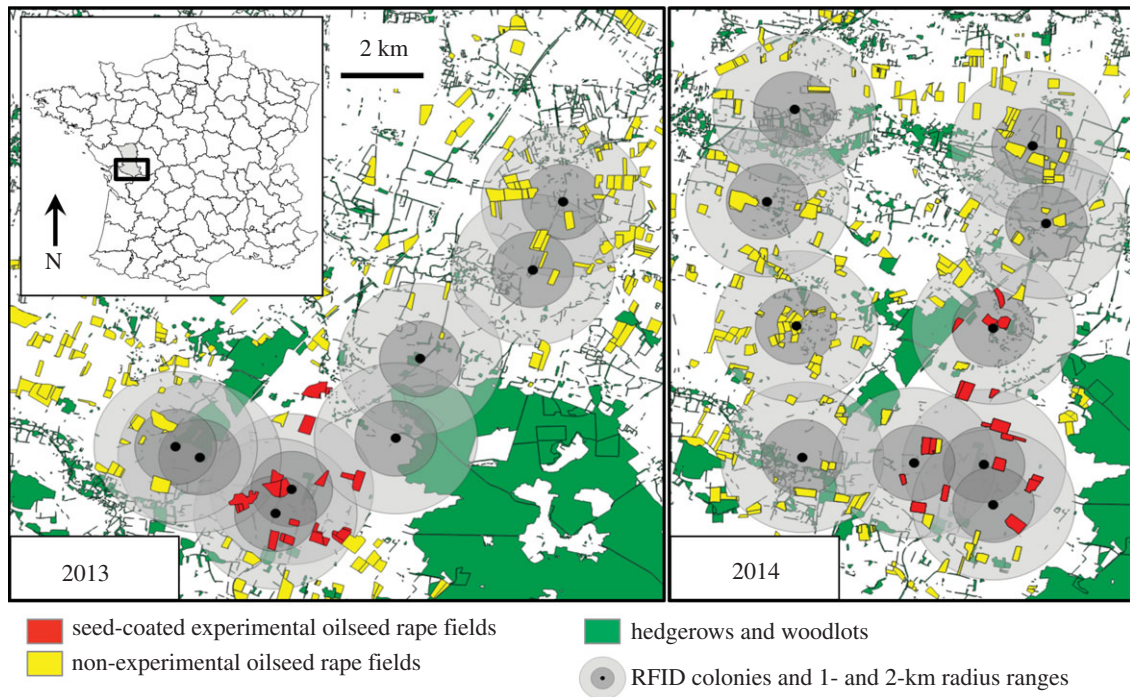


Figure 1. Field exposure experimental design. The maps show the location of the experimental fields with oilseed rape grown from thiamethoxam-treated seeds (23 fields (total 153 ha) in 2013 and 18 fields (135 ha) in 2014). Dots show the positions of beehives fitted with RFID readers, spatially allocated in a way that covers a broad range of field exposure levels. Thiamethoxam field exposure was computed as the sum of all treated surfaces in the territory, with individual field surfaces moderated by an ordinary IDW interpolation. Surfaces of treated fields located farther away than the average honeybee foraging range (1 km) were down-weighted by a $1/d^2$ multiplicative coefficient, where d is the distance (km) of the field to the colony. The resulting field exposure values ranged from 1 to 63 (mean = 15.7 ± 16.8 (s.d.)). The most exposed colony (exposure value = 82) showed dramatically high mortality rates compared to the other colonies, but concomitantly developed foulbrood syndromes. It was therefore discarded from the analyses to avoid overstating the excess mortality due to field exposure.

changes measurable at levels well below the 50% lethal dose (LD_{50}) currently used as a legal reference threshold for plant protection product approval. Neonicotinoids have been found to have sublethal effects on mobility, orientation, foraging and learning performances [6–11]. However, it is not clear whether these endpoints are reflected in a corresponding effect at field level [12]. The various attempts made so far to appraise the possible consequences of honeybee exposure to treated fields under normal agricultural practices—hereafter called *field exposure*—have failed to detect any noteworthy change in colony performance [13–16]. Without formal identification of deleterious effects in real-field exposure conditions, policy decisions will remain controversial [1–3].

Various explanations have been put forward for the empirical mismatch between laboratory and field experiments. One may argue that laboratory experiments have been conducted at exposure levels much higher than would normally occur in the field [17], or that they have overstated the insecticide effects owing to acute, rather than chronic, exposure. Alternatively, effects in the field may be compensated for by the resilience of honeybee colonies owing to demographic regulation mechanisms and honey storage [1–3]. Exposure effects may also occur after a time lag [18], with colony weakening becoming apparent only later in the season or with lower colony survival the next winter. Space should be taken into account as well as time. For instance, homing failure after artificial exposure has been detected in free ranging bees at the foraging range scale (i.e. 1 km away from the colony [9,10]), whereas field exposure experiments have typically surveyed colonies located in the immediate vicinity of, or even inside, treated crops. Such uncertainty

requires a spatially explicit approach to reconcile laboratory and field exposure experiments.

Here, we show that a landscape-scale increase in exposure to treated oilseed rape fields does indeed entail higher individual mortality. This study follows the recommendations of ANSES, the French food safety agency, to reassess the possible side effects of thiamethoxam [9] under real agricultural usage conditions. We obtained authorization from the French ministry of agriculture to grow winter oilseed rape from seeds treated with thiamethoxam (Cruiser OSR[®] formulation), for experimental purposes. Thiamethoxam is currently prohibited at the national and European levels [19]. With the permission of the land-owning farmers, Cruiser rapeseed was sown in 2 consecutive years on a total of 288 ha (153 ha in 2013 and 135 ha in 2014, figure 1) within the LTER Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre area, France. Using RFID technology (radio frequency identification [20,21]), we monitored the life histories of 6847 individual bees in relation to levels of thiamethoxam exposure from the oilseed rape fields, and questioned whether individual survival as well as colony dynamics would vary with field exposure.

2. Material and methods

(a) Study design

The study was initially designed to produce a gradient of real-field exposure to oilseed rape grown from seeds treated with thiamethoxam (figure 1). However, an unexpected concomitant exposure to imidacloprid, another neonicotinoid insecticide, was detected at substantial levels both in the nectar of experimental oilseed rape treated with thiamethoxam, and in the dietary nectar

ingested by foragers (see Results). Therefore, the studied field exposure level referred to in this study actually represents a gradient of combined exposure to both neonicotinoid products.

The field exposure gradient was experimentally achieved by sowing oilseed rape seeds coated with the Cruiser[®] formulation (thiamethoxam content 280 g l⁻¹) in a total of 288 ha (153 ha in 2013 and 135 ha in 2014) in a portion of the study area and positioning colonies around at various distances and directions to cover a range of exposure levels to treated fields. The study involved local volunteer farmers and required a special derogation from the French ministry of agriculture due to the current prohibition of any neonicotinoid treatment on oilseed rape.

Eighteen standardized experimental colonies bred from sister queens were set up in 10-frame Dadant hives and monitored in the field for colony dynamics and state of health [22]. Hives were fitted with RFID readers ([21]; electronic supplementary material, figure S1) so as to monitor the life history of a total of 46 cohorts of 100–250 honeybees during the oilseed rape flowering period (one to two cohorts of just-emerged bees per colony and one cohort of adult foragers per colony). We noticed the most exposed colony (field exposure = 82 units, see below) became largely depopulated and showed dramatically high cohort mortality rates unequalled by the other colonies. However, it concomitantly developed foulbrood syndromes. Therefore, we discarded this colony from analyses to avoid any risk of overstating the excess mortality due to field exposure *per se*. Analyses comprise the lifelong monitoring of 6847 individual bees from 17 colonies (1638 bees from 17 cohorts tagged at the foraging stage and 5209 bees from 27 cohorts tagged just after emergence).

(b) Computation and validation of the field exposure level

Colony field exposure was calculated as the sum of all treated field areas with an ordinary inverse distance weighted (IDW) interpolation (figure 1). Surfaces of treated fields located farther away than the average honeybee foraging range (1 km) were down-weighted by a $1/d^2$ multiplicative coefficient, where d is the distance (km) of the field to the focus colony. One field exposure unit is therefore virtually equivalent to 1 ha of treated oilseed rape within a 1-km distance from the colony, or e.g. 4 ha at a 2-km distance.

The resulting field exposure values ranged from 1 to 63 (mean = 15.7 ± 16.8 (s.d.)) for the monitored colonies. Special attention was paid to reducing variability due to landscape composition or configuration. The experiment was carried out in the western part of the study area (*ca* 150 km²) characterized by an open field landscape with few semi-natural elements and with homogeneously scattered oilseed rape fields typically accounting for 8–10% of total land cover. Landscape complexity, referring to the amount of non-cropped interstitial habitats around fields (hedgerows and forest edges total length [10]) averaged 6.6 ± 2.8 km km⁻² in the vicinity of the colonies. Total oilseed rape (including treated experimental fields) land cover within a 1-km radius averaged 29.2 ± 19.7 ha. We further ensured that field exposure variations were independent of both total oilseed rape land cover and landscape complexity (Pearson's product-moment correlation, $r = 0.32$, $p = 0.19$ and $r = -0.04$, $p = 0.86$, respectively).

The experimental field exposure gradient was validated by neonicotinoid multi-residual analysis of dietary nectar collected from foragers at each colony entrance (see Results). On three occasions with one-week intervals during oilseed rape blooming, 200 returning honeybees were collected when entering their hive and narcotized with ether in a cage. One by one, their abdomens were gently pressed until their crop nectar content was regurgitated. Nectar samples were then pooled in eppendorf tubes to

get an average value of neonicotinoid residual content per colony and sampling date. The correlative link between field exposure level and neonicotinoid dietary residues was statistically validated by zero-inflated generalized linear mixed models (ZI-GLMM) because an excess of zeroes was detected in the data distribution, thus simple GLMMs did not fulfil model residual normality and homoscedasticity requirements.

(c) Colony dynamics and radio frequency identification individual monitoring

Colony monitoring comprised systematic inspections for diseases as well as measurements of adult population size, honey reserves and female (worker) and drone (male dispersers) brood production [22]. Measurements were taken at the onset of flowering (18 April 2013 and 25 March 2014), and during the first and the fourth week after the end of flowering. Initial colony state was independent of the field exposure level (Pearson's product-moment correlations, population size: $r = -0.15$, $p = 0.53$; honey reserves: $r = -0.41$, $p = 0.090$; total brood surface: $r = 0.21$, $p = 0.40$; worker brood surface: $r = 0.22$, $p = 0.37$; drone brood: $r = -0.080$, $p = 0.742$). Mean weekly changes of colony parameters were computed for the five-week period referred to as *during* flowering and the three-week period referred to as *after* flowering. Colony changes were analysed against field exposure level using linear models (LM).

The RFID individual lifelong monitoring includes 6847 individual bees (5209 bees tagged just after emergence and 1638 tagged at the foraging stage) assigned to a total of 44 cohorts belonging to 17 colonies. The RFID technology was used to assess three key individual life-history parameters in the context of field toxicology, namely mortality rate, frequency of flight activity and precocious behavioural maturation—with the precocious onset of foraging suspected as a possible mechanism for compensating forager excess mortality [23–25]. The fully detailed information about the RFID system provider, RFID tag characteristics and fixation on honeybees may be found in previously published material [9,10,21]. The cohorts of newly emerged worker bees with homogeneous age were obtained by caging a queen with preselected brood frames containing enough empty cells for eggs [26]. Therefore, each year, newly emerged cohorts were obtained from a single colony independent of the experimental ones, but still originating from sister queens within the same livestock, held at the UE Entomologie of INRA Magneraud. Newly emerged cohorts were tagged and released in colonies during the week preceding the onset of flowering, and with a 5-day interval whenever two distinct cohorts were introduced in the same colony. Returning adult foragers were captured on their way back at the entrance of colonies, RFID-tagged and reintroduced into colonies. The forager tagging sessions occurred *ca* 10–12 days after tagging of the just-emerged bees, i.e. the approximate average duration needed for newly emerged cohorts to perform first flights and become foragers themselves [27–29]. In doing so, newly emerged cohorts and forager cohorts could be simultaneously monitored during their foraging life stage and during the oilseed rape full blooming period. RFID readers record the tag signal of bees passing through the hive entrance and store detection events along with the date and time (± 0.01 s). Detections were pooled to the nearest minute, assumed to be the minimal time required for a bee to perform a flight. Therefore, occasional multiple detections of the same individual in less than a minute were considered to be part of the same event.

The hypotheses of (i) increased mortality rate, (ii) precocious behavioural maturation, and (iii) decreased flight activity were investigated using, respectively, the date of the last RFID detection event, the date of the first event (newly emerged cohorts only) and the number of events per day. Tagged honeybees were recorded as alive until the day following last tag detection event. Cox proportional hazard survival models (Cox PH [30]) were then

applied on a daily basis to test whether field exposure was associated with an excess mortality compared to baseline mortality. Cox PH models are semi-parametric analyses specifically designed to test the effect of covariates on the time lapse before occurrence of an event. We applied the Cox PH formula to compare time to last event (increased mortality rate hypothesis) and time to first event (precocious behavioural maturation hypothesis). The non-independency of individuals from the same colony was accounted for by specifying colonies' identity as a grouping cluster. Whenever analysed jointly in the same Cox PH model, cohort types (i.e. foragers versus just-emerged bees) were specified as distinct strata due to their different baseline mortality. Finally, variations of flight activity (number of events recorded per day, normalized with a $\log[\text{value} + 1]$ transformation) were investigated using GLMMs with colony identity specified as a random grouping variable. Random slopes as a function of date and maximal daily temperature were also allowed to account for the temporal non-independency of repeated measurements as well as the possibly contrasted weather conditions throughout the study. Rainy days (more than 1 mm) were discarded from the flight activity analyses. For all studied life-history traits, inter-annual variations were also explicitly tested, and whenever significant, possible latent interactions with the field exposure level were also inspected. Analyses were performed with the R software for statistical computing [31].

(d) Imidacloprid nectar contamination

To investigate the source of imidacloprid contamination in the environment, we also performed neonicotinoid multi-residual dosages on the treated oilseed rape nectar collected with microcapillaries directly from flowers in a subset of nine thiamethoxam experimental fields. Imidacloprid residuals were detected at similar concentrations and frequency in flower nectar samples (0.1–0.9 ppb in six out of nine samples) and honeybee dietary nectar (0.1–1.0 ppb in 13 out of 17 colonies).

Given the substantial levels of imidacloprid residuals unexpectedly found in both oilseed rape flower nectar and in honeybee dietary nectar, we extended the flower nectar survey to as many non-experimental oilseed rape fields as possible within the 450 km² study area. A total of 73 oilseed rape fields were thus sampled for nectar between 15 and 24 April 2014. Nectar was collected between 9.00 h and 19.00 h by gently inserting a 5 μl glass microcapillary tube (Drummond Scientific, Broomall, PA, USA) into randomly chosen open flowers [32] until achieving a cumulative volume of 25 μl per field. Nectar samples were collected beyond a 10 m buffer distance from the field margin to avoid any edge effect.

Both flower nectar samples collected from oilseed rape fields and dietary nectar samples collected from forager stomachs were sent to the European Union reference laboratory for neonicotinoid multi-residual analyses (ANSES, Sophia-Antipolis, France). Residues were quantified (limit of detection = 0.1 ppb, limit of quantification = 0.3 ppb) by liquid chromatography with electrospray tandem mass spectrometry [33].

3. Results and discussion

In this study we found that individual honeybees near thiamethoxam-treated fields do indeed disappear at a faster rate, but the impact of this is buffered by the colonies' demographic regulation response.

(a) Validation of the field exposure design

Thiamethoxam residues found in dietary nectar brought back to colonies by foragers increased significantly with experimental thiamethoxam field exposure, validating the

field exposure design (electronic supplementary material, figure S2A). Thiamethoxam residues remained undetected in dietary nectar in colonies with limited field exposure (less than eight field exposure units) and ranged from 0.1 to 0.8 ppb in colonies with the highest field exposure (8–63 units). Furthermore, when dietary nectar thiamethoxam is regressed against field exposure, the intercept is not significantly different from zero (electronic supplementary material, figure S2A), confirming that the least exposed locations may be viewed as thiamethoxam-free environments for a sound basis of comparison. However, we discovered an unexpected and substantial concomitant exposure to imidacloprid (electronic supplementary material, figure S2) in the dietary nectar samples (0.1–1.0 ppb in 13 out of the 17 surveyed colonies). Those residual levels are high enough to potentially exert side effects on bees [34,35]. In France, this neonicotinoid insecticide is currently used as a seed dressing treatment (Gaucho® formulation) for a range of non-entomophilous crops such as wheat, barley and sugar beet, but has been prohibited for sunflower since 1999 and has never been used on oilseed rape [36]. Imidacloprid residues correlated with our experimental field exposure level and *a fortiori* with thiamethoxam residues (electronic supplementary material, figure S2B and C). This unexpected contamination forced us to reconsider the experimental thiamethoxam field exposure as a combined (thiamethoxam and imidacloprid) neonicotinoid field exposure.

(b) Honeybee survival and life histories in relation to field exposure

Honeybees disappeared at a faster rate with increasing field exposure and this excess mortality increased over time (electronic supplementary material, table S1). The baseline mortality increased by 10.1% ($\text{CI}_{95\%} = 3.0\text{--}17.7\%$) per 15 field exposure units (Cox PH survival analysis, $n = 78\,716$ daily records for 6847 bees, $z = 2.85$, $p = 0.004$). However, we detected a highly significant deviation from hazard proportionality ($\chi^2 = 258$, $p < 0.001$), indicating that the excess mortality was not stationary but actually increased with time. We therefore reassessed the field exposure effect, expressing it in interaction with time [30]; this indeed returned a better model fit to the data (Cox PH, field exposure effect: $z = 3.52$, $p < 0.001$). The level of excess mortality was now raised by 5.6% per 15 field exposure units per additional week, i.e. from an average 5.6% excess mortality at the onset of flowering to 22.4% after three more weeks had passed. This time-mediated survival pattern was consistent between the two study years (Cox PH, inter-annual variations: $z = 0.41$, $p = 0.68$), and might be interpreted either as a consequence of the accumulation of neonicotinoid residues in food and hive materials over time, with a delayed effect [34], or as the emergence of a chronic exposure effect [18]. The field exposure effect appeared to be independent of the landscape spatial context (electronic supplementary material, table S2), contrary to what would have been expected from previous studies [10,37].

To rule out possible confounding effects due to cohort types, we recomputed separate non-stationary survival models for foragers ($n = 1638$ bees from 20 cohorts) and just-emerged bees ($n = 5209$ bees from 24 cohorts). We confirmed that field exposure accelerated the disappearance of both forager and just-emerged bee cohorts (figure 2), but

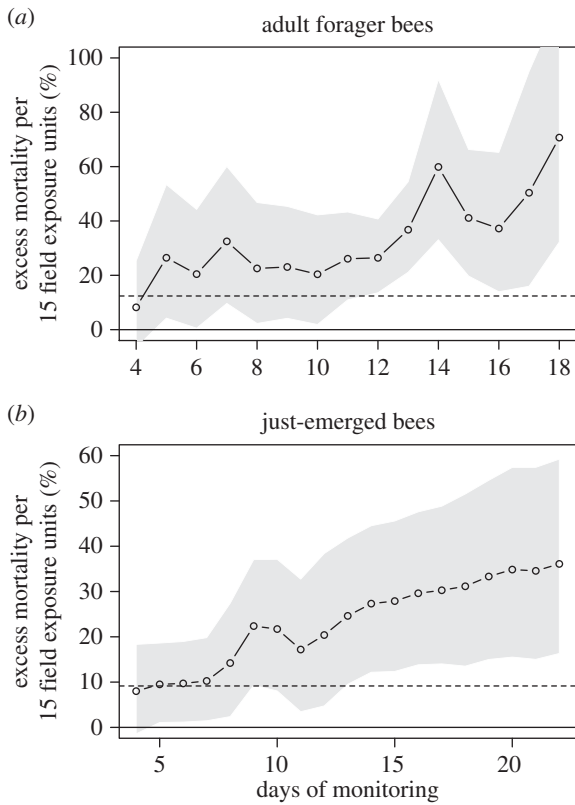


Figure 2. Non-stationary excess mortality due to field exposure during oilseed rape flowering. The honeybee excess mortality level due to field exposure is not stationary, but steadily increases in time. (a) Non-stationary excess mortality due to field exposure in 1638 bees tagged at the foraging stage with RFID microchips. (b) Non-stationary excess mortality due to field exposure in 5209 bees tagged after emergence with RFID microchips. Shaded areas show the 95% confidence envelope of the Cox PH estimate of excess mortality, expressed in per cent of the baseline mortality, and indicating a significant field exposure effect whenever it is above zero. Excess mortality was sequentially reassessed along the temporal axis using a left-censoring procedure, i.e. discarding newly disappeared individuals at each time step. For the sake of comparison, dashed lines show the field exposure effect that would be found on the assumption of stationary excess mortality.

the excess mortality was 2.4 times higher for the former group (11.9% versus 4.9% excess mortality per 15 field exposure units and per week; electronic supplementary material, table S1). As an illustration of the non-stationary hazard during oilseed rape flowering, the excess mortality linked with field exposure increased steadily throughout the survey for both cohort types (figure 2). The rise in mortality is quite clear (figure 3a,b) when average survival below the field exposure threshold that entails no dietary residues of thiamethoxam (field exposure < 8 units, $n = 24$ cohorts from nine colonies) is compared with average survival above that threshold (more than 8 units, $n = 20$ cohorts from eight colonies). An *a posteriori* power analysis (figure 3c) established that the field exposure effect as revealed by Cox PH survival analyses was strong enough to be satisfactorily detected (statistical power > 80% [38]) with a subset of 12 out of our 17 surveyed colonies.

Orientation disorders reported by artificial exposure experiments [9,39,40] may contribute to explaining our field exposure results. Conversely, a recent treated versus control field exposure RFID survey reported no effect of foraging on thiamethoxam-treated oilseed rape [41]. However, this study was carried out at a very different spatial scale and

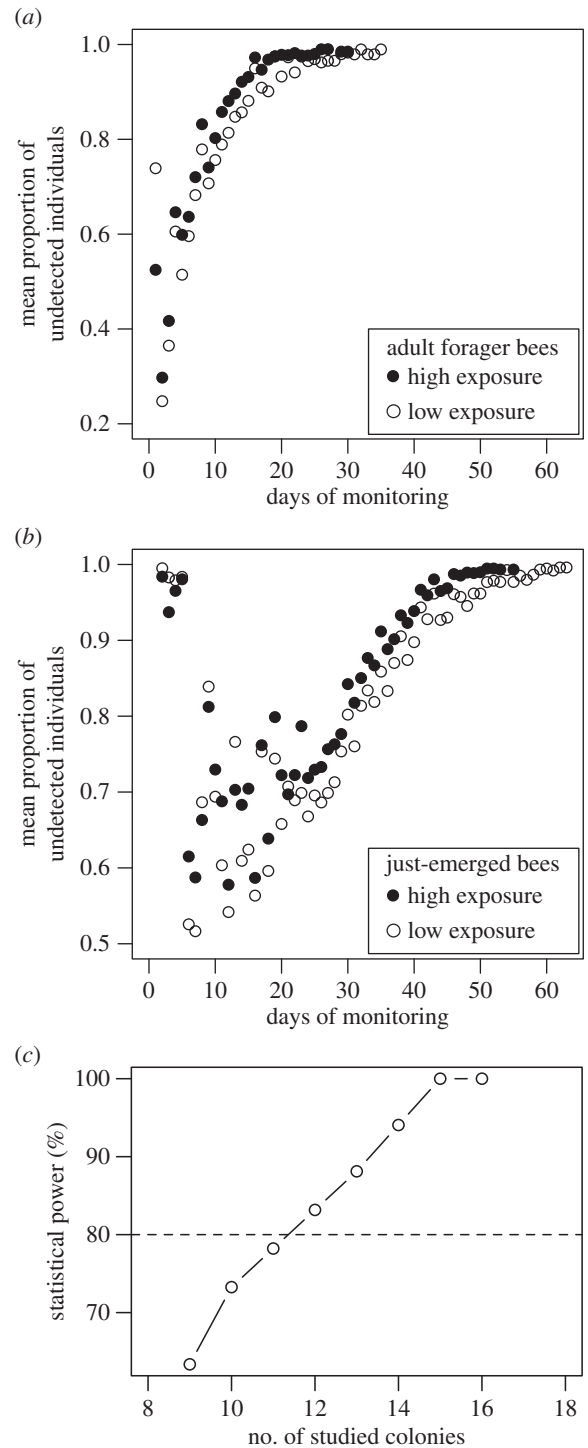


Figure 3. Mean cumulative disappearance of monitored individuals under high versus low field exposure. Mean proportion of (a) undetected foragers and (b) undetected just-emerged bees over time with high (8–63 units, black dots) and low (less than eight units, white dots) field exposure values. The high non-detection levels during the first week correspond to the in-hive life stage before first exits in young bees. (c) A posteriori power analysis showing the ability (%) of the Cox PH survival analysis to detect the significant excess mortality due to field exposure out of random subsets of the 17 experimental colonies ($n = 100$ subsets for dots up to 14 colonies, and $n = 50$ and 16 subsets for 15 and 16 colonies, respectively). Dashed line shows the recommended 80% statistical power threshold.

with no molecular validation of dietary nectar contamination, therefore precluding any meaningful comparison. In particular, treated and control treatments from that study would both fall in the very initial part of the field exposure range we actually covered here, with fairly low scores (*ca* 1–2

field exposure units, with a single 2-ha treated field and 1-km isolation distances [41]). This study encompasses up to 63 field exposure units, and reports evidence of thiamethoxam residues only beyond eight field exposure units.

An increased forager mortality rate is expected to trigger the precocious recruitment of younger, less efficient, foragers as an adaptive compensatory mechanism [23–25]. We, however, found no evidence that the excess mortality due to field exposure was further echoed by side effects on age at first exit (electronic supplementary material, table S3) or daily rate of flight activity (electronic supplementary material, table S4). Although no significant modification of age at first exit was detected, we noticed a significant non-stationarity, i.e. a significant variation over time, in the rate at which just-emerged monitored bees performed their first flights in relation to field exposure (model 1 in electronic supplementary material, table S3). Up to the 10th day of monitoring, first flights occurred 19.6% *earlier* for an average field exposure of 15 units. But up to the 20th day of monitoring, first flights occurred on average 8.8% *later* in the honeybee life for an average field exposure of 15 units, therefore offsetting the apparent first flight precocity. This non-stationarity of age at first flight along the field exposure gradient suggests that a portion of the monitored young bees indeed became precocious foragers while the others were compelled to spend a longer lifetime as in-hive worker to cope with the increased nursing tasks. Though rather speculative, this tentative scenario is consistent with the observations made at colony level on brood production dynamics (electronic supplementary material, table S5 and figure S3), as detailed below.

(c) Colony dynamics in relation to field exposure

In spite of the excess mortality measured at the individual scale, highly exposed colonies did not show altered performance *per se* in terms of population growth and honey and brood production. However, there was a change in the way reproductive effort was allocated between female (worker) brood and drone (male disperser) brood. The field exposure did not significantly affect week-by-week changes in the adult population during or after oilseed rape flowering (models 1 and 7 in the electronic supplementary material, table S5), or weekly honey storage or weekly brood production (models 2, 3, 8 and 9 in the electronic supplementary material, table S5), at least within the effect size resolution limits permitted by the study sample size (statistical power analysis, smallest detectable effects estimated to ± 21 –58% of the mean; electronic supplementary material, table S5). But the field exposure did trigger a significant change in the relative proportions of worker brood versus drone brood production (electronic supplementary material, figure S3). During flowering, the most exposed colonies tended to invest more in worker brood production at the expense of drone brood production (electronic supplementary material, figure S3A). Drone brood development was delayed in exposed colonies; after flowering, drone brood production followed the field exposure gradient, being significantly higher in the more exposed hives (electronic supplementary material, figure S3B).

Rather than a decline in colony performance strictly speaking, these patterns should be viewed as a by-product of colonies' demographic compensation and regulation of reproductive investment [42]. Drones are more costly to produce

and maintain than workers, among others because they do not participate to the foraging task force. Thus, colonies decrease drone production when foraging conditions are poor, either due to resource scarcity [42] or seemingly due to forager excess mortality. Drone production typically peaks in spring [22,42] when virgin queens are most abundant and then when drones are most likely to successfully mate and pass along genes to other colonies. Delayed drone production might somehow disrupt this biological synchrony, and should therefore be addressed in terms of mating success or fitness value of reared drones. This should be further explored along with colony performance metrics using large colony monitoring datasets for enhanced statistical power.

(d) Imidacloprid nectar contamination

Likewise, more detailed studies on the environmental fate of neonicotinoid residues are urgently needed to properly control for potential confounding effects or synergistic effects between different active substances. Indeed, the concomitant occurrence of imidacloprid residues makes it difficult to assign the excess mortality to thiamethoxam alone or to a combined effect, as has been revealed in various combined exposure trials [43,44]. An increasing number of studies [45–47] report substantial contamination of soil and puddles by neonicotinoid residues that may be subsequently taken up by the next crop in the succession. To investigate the source of imidacloprid contamination of the dietary nectar, we collected and analysed oilseed rape floral nectar samples from 82 oilseed rape fields in the study area in 2014 (nine of the treated experimental fields and 73 additional fields). Imidacloprid was undetected in the nectar of 30 sampled fields (36.6%), and varied from 0.1 to 1.6 ppb (median = 0.4 ppb) in the remaining 52 fields (63.4%). Those results concur with the substantial re-uptake of neonicotinoid residues recently reported in pollen and nectar samples from wild flowers in field margins [48], sometimes at even higher concentrations than in the flowering crop nectar itself. Various hypotheses may be proposed for those observations, including the persistence and accumulation of neonicotinoid residues in the soil throughout one or more annual crop succession cycles, their lateral movement and leaching in adjacent slopes, or even possible contaminations via the seed-coating machinery [48]. The precise pathway by which imidacloprid used on wheat or barley can transfer to oilseed rape nectar later on therefore requires urgent clarification because it is liable to compromise any effort scientists and risk assessors make to reconcile the findings of laboratory and field exposure surveys.

4. Conclusion

Overall, our results lead to two main conclusions. First, we found that field exposure to thiamethoxam combined with concomitant imidacloprid contamination is associated with a significant excess mortality in free-ranging bees. This provides a strong and unprecedented link between predictions drawn from artificial exposure experiments [9–11,40] and evidence from real-field surveys. Second, colonies appeared to be able to compensate for the excess mortality so as to preserve unaltered performance in terms of population size and honey production. Instead, the most exposed colonies modified the timing of their reproductive investment, delaying

drone brood production in favour of increased worker brood production. We have now reconciled the conflicting laboratory and field assessments of neonicotinoid toxicity. It is thus urgent that risk assessors take into account the scientific evidence for behavioural disorders triggered by trace levels of neonicotinoids.

Data accessibility. Detailed data and statistics supporting the results are available in the electronic supplementary material.

Authors' contribution. M.H. and N.C. contributed equally to this work. All authors contributed to reviewing and editing the manuscript. N.C., V.B. and A.D. conceived and designed the study. N.C., J.F.O., P.A., C.R., M.G. and A.P. coordinated the fieldwork and collected the data. M.H., N.C., C.R., M.G. and V.B. analysed the data. M.H., N.C., A.D., J.F.O., P.A. and V.B. prepared the manuscript.

Competing interests. We declare we have no competing interests.

Funding. Funds for equipment and fieldwork were provided by Terres Inovia, the French Ministry of Agriculture and the European Community programme (797/2004) for French beekeeping coordinated by the French Ministry of Agriculture (RISQAPI project). ACTA and INRA SPE Division provided funds for field assistance.

Acknowledgements. Special thanks go to volunteer farmers involved in the study. T. Perrot, M. Liaigre, M. Gourrat, F. Allier and I. Badenhausser interviewed farmers, and R. Drieu helped with archiving farmer data. We thank A. Merrien, A. Pouzet and two anonymous reviewers for their useful comments on the manuscript, F. Requier for fruitful discussions on honeybee life-history traits and H. Coleman for language corrections. The Terres Inovia collaborators from INRA Magneraud as well as the INRA UE Entomologie technical staff provided extensive help in the field. RFID devices were developed and updated by E. Lewden from Tag Tracing Solutions (Valence, France). Neonicotinoid multi-residues were assayed by A.-C. Martel at the ANSES laboratory (Sophia-Antipolis, France).

References

- Godfray HCJ, Blacquière T, Field LM, Hails RS, Petrokofsky G, Potts SG, Raine NE, Vanbergen AJ, McLean AR. 2014 A restatement of the natural science evidence base concerning neonicotinoid insecticides and insect pollinators. *Proc. R. Soc. B* **281**, 20140558. (doi:10.1098/rspb.2014.0558)
- Sánchez-Bayo F. 2014 The trouble with neonicotinoids. *Science* **346**, 806–807. (doi:10.1126/science.1259159)
- Goulson D, Nicholls E, Botías C, Rotheray EL. 2015 Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science* **347**, 1255957. (doi:10.1126/science.1255957)
- Simon-Delso N *et al.* 2015 Systemic insecticides (neonicotinoids and fipronil): trends, uses, mode of action and metabolites. *Environ. Sci. Pollut. Res.* **22**, 5–34. (doi:10.1007/s11356-014-3470-y)
- Desneux N, Decourtye A, Delpuech JM. 2007 The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annu. Rev. Entomol.* **52**, 81–106. (doi:10.1146/annurev.ento.52.110405.091440)
- Decourtye A, Devillers J, Cluzeau S, Charreton M, Pham-Delègue MH. 2004 Effects of imidacloprid and deltamethrin on associative learning in honeybees under semi-field and laboratory conditions. *Ecotox. Environ. Safe* **57**, 410–419. (doi:10.1016/j.ecoenv.2003.08.001)
- El Hassani AK, Dacher M, Gary V, Lambin M, Gauthier M, Armengaud C. 2008 Effects of sublethal doses of acetamiprid and thiamethoxam on the behavior of the honeybee (*Apis mellifera*). *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* **54**, 653–661. (doi:10.1007/s00244-007-9071-8)
- Yang EC, Chuang YC, Chen YL, Chang LH. 2008 Abnormal foraging behavior induced by sublethal dosage of imidacloprid in the honey bee (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.* **101**, 1743–1748. (doi:10.1603/0022-0493-101.6.1743)
- Henry M, Béguin M, Requier F, Rollin O, Odoux J-F, Aupinel P, Aptel J, Tchamitchian S, Decourtye A. 2012 A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science* **336**, 348–350. (doi:10.1126/science.1215039)
- Henry M, Bertrand C, Le Féon 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. *Nat. Commun.* **5**, 4359. (doi:10.1038/ncomms5359)
- Pisa LW *et al.* 2015 Effects of neonicotinoids and fipronil on non-target invertebrates. *Environ. Sci. Pollut. Res.* **22**, 68–102. (doi:10.1007/s11356-014-3471-x)
- Thompson HM, Maus C. 2007 The relevance of sublethal effects in honey bee testing for pesticide risk assessment. *Pest. Manag. Sci.* **63**, 1058–1061. (doi:10.1002/ps.1458)
- Cutler GC, Scott-Dupree CD. 2007 Exposure to clothianidin seed-treated canola has no long-term impact on honey bees. *J. Econ. Entomol.* **100**, 765–772. (doi:10.1603/0022-0493(2007)100[765:ETCSCH]2.0.CO;2)
- Pilling E, Campbell P, Coulson M, Ruddle N, Tornier I. 2013 A four-year field program investigating long-term effects of repeated exposure of honey bee colonies to flowering crops treated with thiamethoxam. *PLoS ONE* **8**, e77193. (doi:10.1371/journal.pone.0077193)
- Cutler GC, Scott-Dupree CD, Sultan M, McFarlane AD, Brewer L. 2014 A large-scale field study examining effects of exposure to clothianidin seed-treated canola on honey bee colony health, development, and overwintering success. *PeerJ* **2**, e652. (doi:10.7717/peerj.652)
- Rundlöf M *et al.* 2015 Seed coating with a neonicotinoid insecticide negatively affects wild bees. *Nature* **521**, 77–80. (doi:10.1038/nature14420)
- Carreck NL, Ratnieks FLW. 2014 The dose makes the poison: have 'field realistic' rates of exposure of bees to neonicotinoid insecticides been overestimated in laboratory studies? *J. Api. Res.* **53**, 607–614. (doi:10.3896/IBRA.1.53.5.08)
- Dively GP, Embrey MS, Kamel A, Hawthorne DJ, Pettis JS. 2015 Assessment of chronic sublethal effects of imidacloprid on honey bee colony health. *PLoS ONE* **10**, e0118748. (doi:10.1371/journal.pone.0118748)
- Erickson B. 2013 Regulation: Europe bans three neonicotinoids linked to honeybee population declines. *Chem. Eng. News Archive* **91**, 11. (doi:10.1021/cen-09118-notw9)
- Streit S, Bock F, Pirk CW, Tautz J. 2003 Automatic life-long monitoring of individual insect behaviour now possible. *Zoology* **106**, 169–171. (doi:10.1078/0944-2006-00113)
- Decourtye A, Devillers J, Aupinel P, Brun F, Bagnis C, Fourrier J, Gauthier M. 2011 Honeybee tracking with microchips: a new methodology to measure the effects of pesticides. *Ecotoxicology* **20**, 429–437. (doi:10.1007/s10646-011-0594-4)
- 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. *J. Api. Res.* **53**, 57–66. (doi:10.3896/IBRA.1.53.1.05)
- Beshers SN, Fewell JH. 2001 Models of division of labor in social insects. *Ann. Rev. Entomol.* **46**, 413–440. (doi:10.1146/annurev.ento.46.1.413)
- Leoncini I, Crauser D, Robinson GE, Conte YL. 2004 Worker–worker inhibition of honey bee behavioural development independent of queen and brood. *Insect. Soc.* **51**, 392–394. (doi:10.1007/s00040-004-0757-x)
- Perry CJ, Søvik E, Myerscough MR, Barron AB. 2015 Rapid behavioral maturation accelerates failure of stressed honey bee colonies. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **112**, 3427–3432. (doi:10.1073/pnas.1422089112)
- Williams GR *et al.* 2013 Standard methods for maintaining adult *Apis mellifera* in cages under *in vitro* laboratory conditions. *J. Api. Res.* **52**, 1–36. (doi:10.3896/IBRA.1.52.1.04)
- Seeley TD. 1982 Adaptive significance of the age polyethism schedule in honeybee colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **11**, 287–293. (doi:10.1007/BF00299306)
- Winston ML, Punnett EN. 1982 Factors determining temporal division of labor in honeybees. *Can. J. Zool.* **60**, 2947–2952. (doi:10.1139/z82-372)
- Capaldi EA *et al.* 2000 Ontogeny of orientation flight in the honeybee revealed by harmonic radar. *Nature* **403**, 537–540. (doi:10.1038/35000564)

30. Fox J. 2002 Cox proportional-hazards regression for survival data. In *An R and S-PLUS companion to applied regression* (ed. J Fox), pp. 1–20. Thousand Oaks, CA: Sage.
31. R Development Core Team. 2008 *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
32. Corbet SA, Cuthill I, Fallows M, Harrison T, Hartley G. 1981 Why do nectar-foraging bees and wasps work upwards on inflorescences? *Oecologia* **51**, 79–83. (doi:10.1007/BF00344656)
33. Martel A-C, Mangoni P, Gastaldi-Thiery C. 2013 Determination of neonicotinoid residues in nectar by liquid chromatography coupled with tandem mass spectrometry (LC-MS/MS). *EuroReference J.* **11**, 18–21.
34. Rondeau G, Sánchez-Bayo F, Tennekes HA, Decourtye A, Ramírez-Romero R, Desneux N. 2014 Delayed and time-cumulative toxicity of imidacloprid in bees, ants and termites. *Sci. Rep.* **4**. (doi:10.1038/srep05566)
35. Prisco GD, Cavaliere V, Annoscia D, Varricchio P, Caprio E, Nazzi F, Gargiulo G, Pennacchio F. 2013 Neonicotinoid clothianidin adversely affects insect immunity and promotes replication of a viral pathogen in honey bees. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **110**, 18 466–18 471. (doi:10.1073/pnas.1314923110)
36. Maxim L, van der Sluijs JP. 2007 Uncertainty: cause or effect of stakeholders' debates?: Analysis of a case study: the risk for honeybees of the insecticide Gaucho®. *Sci. Total Environ.* **376**, 1–17. (doi:10.1016/j.scitotenv.2006.12.052)
37. Park MG, Blitzer EJ, Gibbs J, Losey JE, Danforth BN. 2015 Negative effects of pesticides on wild bee communities can be buffered by landscape context. *Proc. R. Soc. B* **282**, 20150299. (doi:10.1098/rspb.2015.0299)
38. Sokal RR, Rohlf FJ. 1994 *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*, 3rd revised edn. New York, NY: W. H. Freeman & Co Ltd.
39. Fischer J, Müller T, Spatz A-K, Greggers U, Grünewald B, Menzel R. 2014 Neonicotinoids interfere with specific components of navigation in honeybees. *PLoS ONE* **9**, e91364. (doi:10.1371/journal.pone.0091364)
40. Karahan A, Çakmak I, Hranitz JM, Karaca I, Wells H. In press. Sublethal imidacloprid effects on honey bee flower choices when foraging. *Ecotoxicology*. (doi:10.1007/s10646-015-1537-2)
41. Thompson H, Coulson M, Ruddle N, Wilkins S, Harkin S. In press. Thiamethoxam: assessing flight activity of honeybees foraging on treated oilseed rape using RFID technology. *Environ. Toxicol. Chem.* (doi:10.1002/etc.3183)
42. Boes K. 2010 Honeybee colony drone production and maintenance in accordance with environmental factors: an interplay of queen and worker decisions. *Insect. Soc.* **57**, 1–9. (doi:10.1007/s00040-009-0046-9)
43. Gill RJ, Ramos-Rodriguez O, Raine NE. 2012 Combined pesticide exposure severely affects individual- and colony-level traits in bees. *Nature* **491**, 105–108. (doi:10.1038/nature11585)
44. Johnson RM, Dahlgren L, Siegfried BD, Ellis MD. 2013 Acaricide, fungicide and drug interactions in honey bees (*Apis mellifera*). *PLoS ONE* **8**, e54092. (doi:10.1371/journal.pone.0054092)
45. Samson-Robert O, Labrie G, Chagnon M, Fournier V. 2014 Neonicotinoid-contaminated puddles of water represent a risk of intoxication for honey bees. *PLoS ONE* **9**, e108443. (doi:10.1371/journal.pone.0108443)
46. Douglas RM, Rohr JR, Tooker JF. 2015 Neonicotinoid insecticide travels through a soil food chain, disrupting biological control of non-target pests and decreasing soya bean yield. *J. Appl. Ecol.* **52**, 250–260. (doi:10.1111/1365-2664.12372)
47. Schaafsma A, Limay-Rios V, Baute T, Smith J, Xue Y. 2015 Neonicotinoid insecticide residues in surface water and soil associated with commercial maize (corn) fields in southwestern Ontario. *PLoS ONE* **10**, e0118139. (doi:10.1371/journal.pone.0118139)
48. Botías C, David A, Horwood J, Abdul-Sada A, Nicholls E, Hill E, Goulson D. 2015 Neonicotinoid residues in wildflowers, a potential route of chronic exposure for bees. *Environ. Sci. Technol.* **49**, 12 731–12 740. (doi:10.1021/acs.est.5b03459)

Predictive systems models can help elucidate bee declines driven by multiple combined stressors

Mickaël HENRY^{1,2}, Matthias A. BECHER³, Juliet L. OSBORNE³, Peter J. KENNEDY³,
Pierrick AUPINEL⁴, Vincent BRETAGNOLLE^{5,6}, François BRUN⁷, Volker GRIMM⁸,
Juliane HORN⁸, Fabrice REQUIER^{1,2}

¹INRA, UR406 Abeilles et Environnement, F-84914, Avignon, France

²UMT Protection des Abeilles dans l'Environnement, Site Agroparc, F-84914, Avignon, France

³Environment and Sustainability Institute, University of Exeter, Penryn Campus, Penryn, Cornwall TR10 9FE, UK

⁴INRA, UE1255, UE Entomologie, F-17700, Surgères, France

⁵Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR 7372, CNRS & Université de La Rochelle, F-79360, Beauvoir-sur-Niort, France

⁶LTER Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, F-79360, Villiers-en-Bois, France

⁷ACTA INRA, UMR 1248 AGIR, F-31326, Castanet Tolosan cedex, France

⁸UFZ, Helmholtz Centre for Environmental Research – UFZ, Permoserstr. 15, DE-04318, Leipzig, Germany

Received 30 March 2016 – Revised 4 August 2016 – Accepted 22 September 2016

Abstract – Bee declines are driven by multiple combined stresses, making it exceedingly difficult to identify experimentally the most critical threats to bees and their pollination services. We highlight here the too often ignored potential of mechanistic models in identifying critical stress combinations. Advanced bee models are now available as open access tools and offer an unprecedented opportunity for bee biologists to explore bee resilience tipping points in a variety of environmental contexts. We provide general guidelines on how to run bee models to help detect a priori critical stress combinations to be targeted in the field. This so-called funnel analysis should be performed in tight conjunction with the recent development of large-scale field monitoring programs for bee health surveillance.

Apis mellifera / field monitoring program / honeybees / mechanistic modeling / agent-based models

1. INTRODUCTION

The early reviews on the causes of pollinator declines (Potts et al. 2010; Vanbergen and the Insect Pollinators Initiative 2013) highlighted the potential role of multiple stressor interactions and synergies. Recently, Goulson et al. (2015) updated the state of knowledge on combined stressors on bees, reviewing evidence from in vitro and in vivo experiments. They concluded that disentangling the effects of multiple combined stressors is

exceedingly difficult, implying that evidence will not appear rapidly enough given the urgency of the situation. Here, we would like to draw bee biologists' attention to an under-used shortcut that may help bypass some technical barriers, namely the in silico pathway (Evans et al. 2013; Stillman et al. 2015). Mechanistic ecological modeling has matured over the last decade and leads to more predictive and flexible models, which are increasingly used for solving a wide range of applied problems (Stillman et al. 2015). We provide some guidelines on how to run bee mechanistic models to help detect critical stress combinations from large-scale monitoring program datasets. We concur with Goulson et al. (2015) that it is necessary to develop pollinator monitoring programs, but

Corresponding author: M. Henry,
mickael.henry@paca.inra.fr
Manuscript editor: David Tarpay

the field design of those programs should, whenever possible, target the capture of information on critical combinations of stressors predicted *in silico*.

Ecological data collected at landscape scale (i.e., hundreds of km²) under question-oriented monitoring surveys has propelled a reappraisal of environmental stressors in the observed decline of wild bees and honeybees. For instance, in the ECOBEE program (Odoux et al. 2014), a strong focus has been developed toward a better understanding of the relationships between honeybee colony traits and the environment. This has demonstrated that food availability appears as one of the main drivers of honeybee colony dynamics (Requier et al. 2014), and temporal limitations in food availability between mass flowering bloom events (Bretagnolle and Gaba 2015) generate strong cascading effects on colony health (Requier et al. 2016; see also Horn et al. 2016). Still, other stressors can act synergistically so that their respective effect on bee survival may be hard to discriminate in the field (Henry et al. 2014, 2015), and there is accumulating evidence that combined stresses actually exacerbate mortality in honeybees and wild bees. Excess mortality has been empirically evidenced mostly with two-way stressor interactions, including parasites × pathogens (Nazzi et al. 2012; Retschnig et al. 2014), poor nutrition × pathogens (Di Pasquale et al. 2013), pesticides × pathogens (Alaux et al. 2010; Aufauvre et al. 2012; Doublet et al. 2015; Fauser-Misslin et al. 2014), pesticides × pesticides (Vidau et al. 2011; Gill et al. 2012; Johnson et al. 2013; Henry et al. 2015), and pesticides × weather or landscape context combinations (Henry et al. 2014; Park et al. 2015). See also Collison et al. (2015) for a thorough quantitative review of pesticides × pathogens case studies.

However, the number of possible combinations increases exponentially as more candidate stressors are considered, eventually making it prohibitively expensive to cover the whole range of possibilities through traditional *in vitro* and *in vivo* approaches (Goulson et al. 2015). Alternatively, the *in silico* pathway provides a useful framework for combining and assessing complex stressor interactions in bees (Barron 2015). The idea of running bee models to simulate *in silico*

any multiple-way combination of stressors has recently emerged (Becher et al. 2013), stemming from the current flourishing of literature on bee mechanistic models addressing specific issues (e.g., honeybee colonies [Schmickl and Crailsheim 2007; Becher et al. 2010, 2014; Khoury et al. 2011, 2013; Torres et al. 2015], bumblebee colonies [Bryden et al. 2013], solitary bees [Everaars and Dormann 2014]). The *in silico* pathway may be used to investigate tipping points under combined stressors and has provided significant improvement on the understanding of bee mortality (Henry et al. 2012; Perry et al. 2015; Horn et al. 2016; Rumkee et al. 2015). Tipping points (Figure 1) refer here to stress levels beyond which a small variation translates into a drastic constraint on the sustainability of the whole system, i.e., a steep increase in the probability to reach a given endpoint threshold (typically the bee population or colony collapse).

Some of these open source bee models are expected to be used by an increasing number of bee biologists for the study of combined stresses (Barron 2015) and recalibrated for a variety of specific bioclimatic contexts and research issues. In that respect, we believe that a coherent research agenda is urgently needed, along with a unified terminology to facilitate communication among

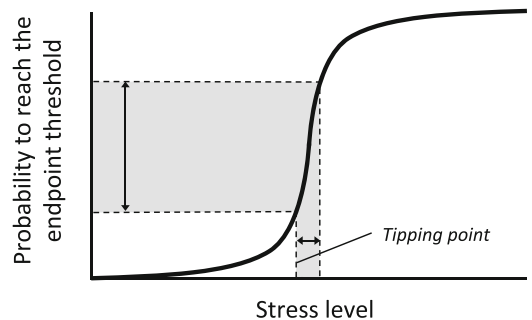


Figure 1. Predictive systems models may be used to investigate tipping points in bee populations under environmental stresses. Tipping points denote the critical stress levels beyond which a slight increase translates into a steep change in the state of the whole system, e.g., a drastic rise of the probability to reach a given monitored endpoint threshold (double arrows). In honeybees, typical endpoints of interest are colony collapse or low population size (e.g., <4000 individuals at the end of the season; Becher et al. 2014; Horn et al. 2016; Rumkee et al. 2015).

users. We do not plead however for an *in silico* approach as a substitute for empirical studies. Instead, it should be viewed as a tool to guide empirical studies throughout the immense scope of possibilities down to a reduced subset of plausible and testable predictions, that is to say, *funneling* candidate scenarios into the conception of both targeted small-scale experiments and of large field monitoring programs (e.g., the ECOBEE monitoring survey in France [Odoux et al. 2014], the German bee monitoring project [Genersch et al. 2010], the US national surveys [van Engelsdorp et al. 2008], the EPILOBEE European survey [EPILOBEE Consortium et al. 2016]).

We called this approach *funnel analysis* and provide here general guidelines for using it, with special emphasis on the well-documented honeybee, though the same procedure applies to models targeting other bee species. We first describe the procedure in the **Material and methods** section, along with an appropriate terminology. Second, by using BEEHAVE as a case study honeybee system model (Becher et al. 2014), we tested whether demographic tipping points may be identified when simulating individual stresses on important colony traits taken separately (e.g., forager mortality, larvae mortality, *Varroa* mite infestation, foraging activity) and whether combining those stresses would hasten the tipping point, as is expected from current hypotheses on the multifactorial nature of bee declines. We finally discuss the forthcoming opportunities for bee colony model users to coordinate their efforts for a better understanding of the environmental drivers of bee declines.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Prerequisite for the multistress funnel analysis

Models, even if they are complex, are simplified representations. Therefore, to base inference about real bees on model output, all model assumptions and their justifications need to be documented so that they can be scrutinized. For example, the *Overview, Design concepts, Details* (ODD; Grimm et al. 2006, 2010) standard documentation of the BEEHAVE honeybee colony

model (Becher et al. 2014) allowed a European expert group to evaluate all model assumptions (European Food Safety Authority 2015). Furthermore, models should be rich enough in structure and processes so that they can be empirically validated at different hierarchical levels (DeAngelis and Wolf 2003; Grimm et al. 2005). For example, Horn et al. (2016) used the BEEHAVE model to identify time periods within a foraging season where honeybee colonies are most sensitive to gaps in forage supply. They then trace these findings back to specific changes in colony structure and dynamics, which can be tested in subsequent targeted small-scale experiments. Finally, to enable testing of a model under different environmental settings, effects of the most important environmental drivers should emerge from first principles instead of imposing them via empirical rules. For honeybee models, this means making colony dynamics dependent on weather and use the availability, distribution, and foraging of nectar and pollen so that the same model can be used in different landscapes (e.g., Becher et al. 2014; Horn et al. 2016; Rumke et al. 2015).

If a model fulfills these requirements, it can be used for what we here refer to as funnel analysis (Figure 2). For such analyses, one needs to (i) implement appropriate climate and/or landscape *input* model parameters for the bioclimatic context of interest and (ii) choose a relevant endpoint threshold among the bee model *outputs*. Simulating combined stresses on bees requires that users carefully decide what endpoint critical values are to be considered for drawing conclusions from simulations. In the case of honeybees, the typical endpoint of interest for bee biologists and beekeepers is colony survival over a season. Other endpoints may include colony size at the end of the year, peak colony size, economic value of honey stores or pollination services, or production of queens and offspring in wild bees. In general, endpoints should be used that can demonstrate thresholds and tipping points (Figure 1) as this translates the output of even complex models into a format that can directly inform management and policy development (Stillman et al. 2016).

2.2. Essentials of the multistress funnel analysis

The multistress funnel analysis we propose here (Figure 2) is based on a mixture of *implicit* and

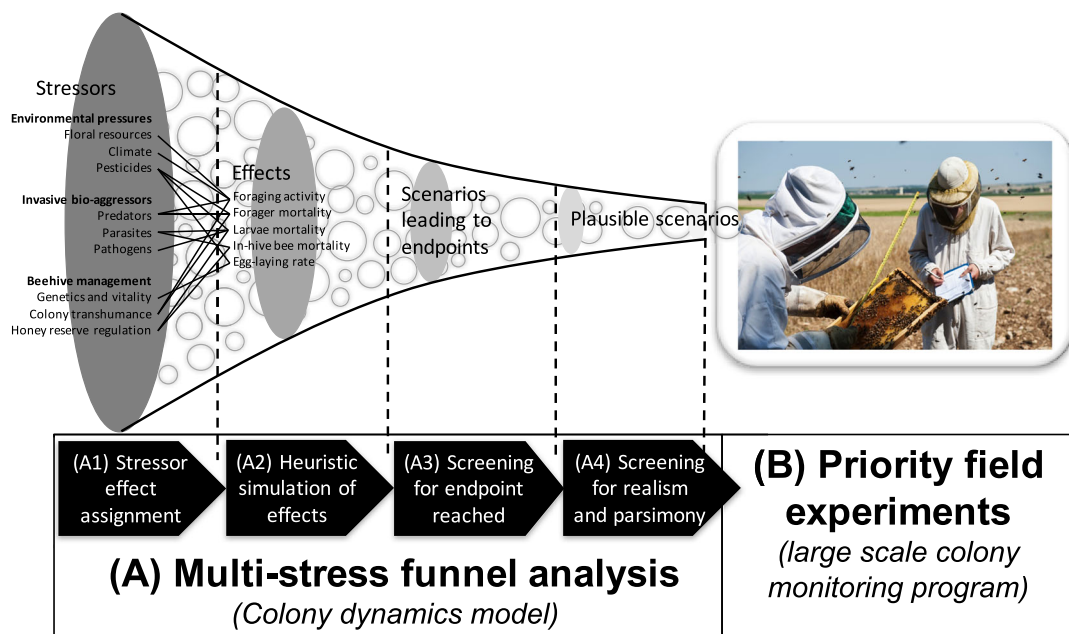


Figure 2. The multistress funnel analysis applied to honeybee colony dynamic models. In silico virtual colony (Schmickl and Crailsheim 2007; Becher et al. 2010, 2014; Khoury et al. 2011, 2013; Torres et al. 2015) simulations should sequentially drop combined stressor scenarios until delivering a limited subset of plausible scenarios testable as a part of field monitoring programs (van Engelsdorp et al. 2008; Genersch et al. 2010; Odoux et al. 2014). See [Material and methods](#) section for step-by-step details.

explicit representations of stressor effects on core honeybee colony traits. Few stressors are *explicitly* parameterized in current models, i.e., explicitly taken into account via specific parameters and equations. This is the case with *Varroa* mites and the deformed wing virus (DWV) whose infestation levels are tunable as a part of the input parameters in BEEHAVE virtual colonies (Becher et al. 2014). Distance and quantity of nectar and pollen available are also explicitly defined in BEEHAVE as well as the effects of lack of pollen and nectar on the brood (Becher et al. 2014; Horn et al. 2016). Still, many candidate honeybee stressors have to be implicitly implemented by simulating their effect on core colony life history traits, i.e., those colony traits that most influence the fate of the colony (step A1 in Figure 2). For instance, the excess mortality due to homing failure in intoxicated forager bees was implicitly implemented by inflating the foraging mortality parameter (Henry et al. 2012; Becher et al. 2014). Core colony traits may be identified by means of model sensitivity

analyses (Saltelli et al. 2008; Thiele et al. 2014). Such analyses can comprise factorial designs of stressors which are then condensed into variance partitioning methods (Horn et al. 2016) or via screening for the most sensitive parameters and then exploring, via global analysis, the relative importance of these processes and their interactions. Typical core colony traits concern the baseline demographic functioning of the colony (e.g., brood mortality, in-hive workers, and foragers mortality; Schmickl and Crailsheim 2007; Becher et al. 2014; Rumkee et al. 2015).

Therefore, the funnel analysis approach we recommend here actually consists of simulating variations of one or multiple core colony traits and identifying which scenarios may lead to the endpoint thresholds of interest (steps A2 and A3 in Figure 2) and then which ones are realistic enough, in terms of stress realism and parsimony, to be tested in the field (steps A4 and B in Figure 2). Those steps are further detailed below and illustrated in Figure 2:

- (A) From the full scope of possibilities down to the most plausible subset of critical stress combinations.
- (A1) *Stressor effect assignment*: identifying from literature and expert knowledge a qualitative network of effects linking the candidate stressors (e.g., *nosema* spores, neonicotinoid pesticides, floral resource scarcity) with the affected core colony traits (e.g., foraging intensity, brood mortality, in-hive workers, and foragers mortality).
- (A2) *Heuristic simulation of effects on core colony traits*: simulating all possible combinations of core colony trait variations. Trait variations may be either persistent throughout the season or restricted to a particular period. Likewise, the magnitude of trait variations may be allowed to vary within a realistic range. One may compute broad variation scenarios (e.g., low, medium, or large effect size) or series of scenarios with finer resolution depending on computational performance.
- (A3) *Screening candidate scenarios for specific goals and endpoint criteria*: The candidate scenarios that result in a high probability of colonies reaching the predetermined endpoint threshold of interest are singled out. The threshold probability for retaining and rejecting scenarios is decided before the analyses, based on goals for protection of colonies or risk deemed acceptable. One example of *specific goals* being applied is in the pesticide regulatory arena. In line with the European Food Safety Authority guidance for acceptable honeybee protection goals, Rumkee et al. (2015) proposed the lethal imposed stress (LIS_x) framework for colonies, analogous to the standard lethal dose (LD₅₀) currently used for pesticide risk assessment on an individual basis. The LIS₅₀ (or LIS₁₀) indicates the level of imposed stress resulting in 50 % (or 10 %) probability of colonies reaching a chosen endpoint threshold. Using such a framework would screen out the scenarios that predict less than a 50 % (or 10 %) chance of reaching the chosen threshold. Alternatively, a cutoff rule may be based on the statistical power of the envisioned field monitoring, i.e., the finest detectable change of endpoint threshold occurrence frequency given actual sample size.
- (A4) *Screening candidate scenarios for realism and parsimony criteria*: Within the subset of candidate scenarios meeting the endpoint criteria, some are likely to be more realistic than others considering stressor temporal or spatial co-occurrence. Expert knowledge is required at this step to decide which scenario should receive priority given field realism and parsimony of stressor combinations. Experts may set aside candidate scenarios with unrealistically high stress levels or with stressors occurring at inappropriate periods of the season. For instance, some experts in a given eco-region may be primarily concerned by the effects of increased forager mortality due to neonicotinoid residuals during oilseed rape blooms and of inhibited pollen foraging activity due to the presence of attacking yellow-legged hornets at hive entrance. Those stresses occur, respectively, in spring (Henry et al. 2015) and in early fall (Rome et al. 2015). Experts may therefore recommend focusing on the corresponding simulations with acute forager mortality in spring and reduced foraging activity in fall in order to further assess potential associations with other stressors throughout the season, such as pathogens or climate hazards. Conversely, experts may judge it unlikely that all life stages (eggs, larvae, pupae, in-hive workers, established foragers) be simultaneously subject to acute mortality. For the sake of parsimony, they may recommend selecting simulations with only one or two life stages being simultaneously affected by acute mortality levels.
- (B) *Priority field experiments*.
- The most plausible and parsimonious scenarios may finally be addressed in the field, either by suggesting new hypotheses or novel dataset cross-comparisons to be investigated in already existing large-scale monitoring programs. Field (in vivo) monitoring surveys should be aimed at confirming the links between endpoint threshold occurrence and core colony trait alterations. Laboratory (in vitro) experiments may further help untangle the explicit links with specific stressors. Regardless

of the chosen monitoring design, time series analytical approaches would be requested, whereby correlative links would be tested between the presence or magnitude of candidate stressors, the core colony traits at a given time of the season, and the subsequent state of colonies later on (endpoint threshold reached or not).

2.3. Assessing combined effects of multiple stressors

To reveal critical stressor combinations, predictive systems models should be able to reveal combined effects, i.e., they should predict that multiple stressors produce a greater effect than individual stressors taken separately. To test this assertion, we compared *in silico* the fate of honeybee colonies with a series of stresses set at the tipping point and simulated either separately or in combinations. Although purely illustrative, this simple example shows how independent stressors can combine their respective effect to promote colony failure.

Initial settings We used the BEEHAVE model (Becher et al. 2014) with Horn's et al. (2016) initial colony settings, and we implemented a typical weather and landscape dataset from the ECOBEE colony monitoring area (Odoux et al. 2014). We allowed a baseline infestation with 100 virus-infected *Varroa* mites on the first day of simulation as default value. Current beekeeping practices were also simulated with the ad hoc options (default settings for *Varroa* treatment and honey harvests, see Becher et al. 2014).

Endpoint Colony sizes smaller than 4000 adult bees at the end of the year (Becher et al. 2014; Horn et al. 2016; Rumke et al. 2015) were deemed insufficient for sustainable honey production and survival throughout the beekeeping season without human intervention. We therefore used this demographic threshold as an endpoint value to illustrate the combined stress analysis. Colony simulations were run for 3 years or until the endpoint threshold was reached.

Core colony traits and tipping points We focused on four core colony traits that are thought to have profound impact on demographic trajectories: forager mortality, larvae mortality, virus-infected *Varroa* mites, and reduction of the foraging activity. We performed a sensitivity analysis to identify critical tipping points

associated with those core colony traits taken individually. Default model parameters were gradually increased (larvae and forager mortality rate, *Varroa* infestation) or decreased (maximal foraging distance allowed) to delineate the endpoint threshold occurrence probability with increasing stress values. First, exploratory simulations were run by series of 10 repetitions, until detecting the range of stress values leading to low ($n = 1$) and high ($n = 10$) endpoint threshold occurrence. The range was then systematically covered by 20 series of 10 simulation repetitions for a better resolution. Simulation outputs were finally fitted with a standard logistic function by using a generalized linear model (GLM) for binomial data (*glm* function in R software for statistical computing, R Core Team 2014). The tipping point level was taken to be the highest stress value the simulated colonies could afford without reaching the endpoint threshold.

Stress implementation We tested the hypothesis that combining two or more stresses at their tipping point (the others being set to the default value) would precipitate colonies to endpoint, which would normally not occur with a single stressor. All multiple-way tipping point combinations ($n = 16$) were simulated 20 times each, totaling 320 simulated colonies. The probability to reach the endpoint threshold out of the 20 simulations was computed and compared by using simple a posteriori pairwise exact binomial tests among stress combinations (*binom.test* function, R Core Team 2014).

3. RESULTS

Core colony traits and tipping points A tipping point pattern was successfully established when tuning each of the four studied core colony traits (Figure 3) and satisfactorily modeled by using logistic functions (Table 1). Estimated tipping points were 1.42 for forager mortality rate per 10^5 s foraging (default = 1), 0.06 for daily larval mortality rate (default = 0.01), 1142 for initial number of infected mites (default = 100), and 3 km for maximal distance flown by foragers on a single day (default limited by duration of clement weather for foraging).

Stress implementation Of the 320 simulated colonies covering the 16 possible tipping point

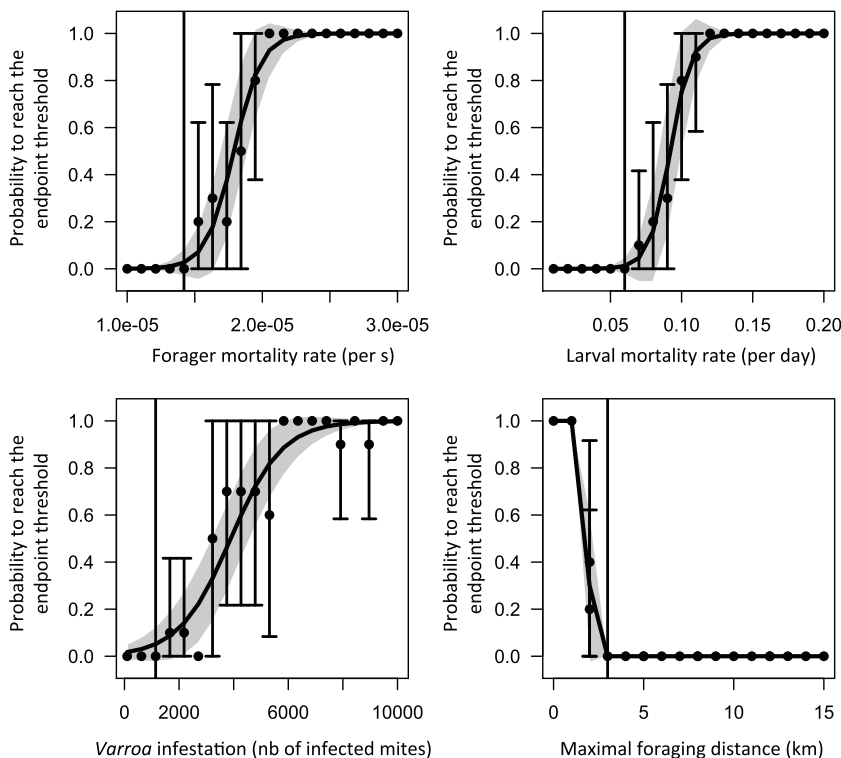


Figure 3. Assessment of tipping points associated with four core colony traits. The probability to reach the endpoint threshold (<4000 adult honeybees) dramatically increases beyond a critical stress value referred to as tipping points (vertical line). Dots and bars stand for the mean ± SD endpoint threshold occurrence per series of 10 replicated colony simulations. Trends are depicted by a logistic fit to simulation data (thick lines and 95 % confidence limit as shaded areas, see Table I for details).

combinations, 14 collapsed or fell below the endpoint threshold in the course of the first year, 120 in the second year, and 15 in the third year. Simulation outputs merely illustrate the combined stressor hypothesis developed in current scientific

literature (Figure 4). Taken alone, stressors at tipping point levels did not precipitate simulated colonies to reach the endpoint threshold. For instance, colonies with a 42 % increase in forager mortality were already on the brink of reaching

Table I. Logistic model statistics for predicting of the probability to reach the endpoint threshold as a function of stress level imposed on four core colony traits.

Core colony trait value x	α	β	Chi-squared statistics for deviance
Forager mortality rate (per 10^5 s foraging)	9.77 ± 1.73	-17.49 ± 3.12	$\kappa = 64.0, p < 0.001$
Larval mortality rate (per day)	132.4 ± 26.6	-12.31 ± 2.50	$\kappa = 49.7, p < 0.001$
Varroa infestation (nb. of infected mites)	0.0011 ± 0.00015	-4.12 ± 0.63	$\kappa = 115.8, p < 0.001$
Foraging activity (maximal daily foraging distance, km)	-4.67 ± 1.67	8.43 ± 3.19	$\kappa = 26.4, p < 0.001$

The predicted endpoint curves (Figure 3) are of the form $p_{\text{Endpoint}} = 1 / (1 + e^{-(\alpha x + \beta)})$, with x the focus colony trait value and α and β the logistic model estimates returned by GLMs

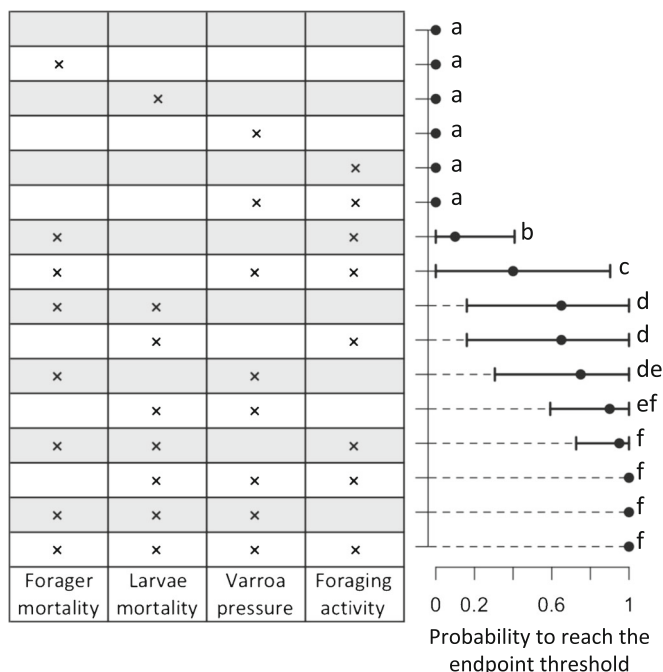


Figure 4. Comparison of combined stress scenarios for endpoint criteria. For each of the 16 simulated combined stress scenarios (*left panel*), the risk to reach the critical endpoint threshold (*right panel*) is given as a probability value (\pm SD). Probability values that are identified by distinct *letters* in the right panel are significantly different from each other (a posteriori exact binomial tests among scenarios of combined stresses, see text).

the endpoint threshold, but regulation mechanisms in the colony compensated these forager losses. However, the two-way combinations were associated with a range of significantly higher endpoint threshold occurrences (10 to 90 %, Figure 4), confirming the model ability to identify sharp combined effects contrasting with separate effects of stresses taken alone. With three or more combined stresses, the endpoint is almost inevitably reached (>95 %, Figure 4).

Toward funnel analysis This demonstrates that tuning only a couple of core honeybee colony parameters can result in a broad range of collapse scenarios. In practice, the funnel analysis is indeed intended to single out which of those scenarios should receive priority in question-oriented field monitoring programs. From this simplistic hypothetical example (Figure 4), the funnel process

would first screen out the scenarios that had no chance to lead to the endpoint of interest ($n = 6$ scenarios). Then, experts may decide to screen out scenarios with a 10 % endpoint probability cutoff rule ($n = 1$ scenario), given that this approximates their maximal field monitoring statistical resolution (see also the LIS₅₀ framework in Rumee et al. 2015). They may further decide to screen out scenarios with altered foraging activity ($n = 5$ scenario) because they may consider that this level of stress—maximal daily foraging distance limited down to 3 km per forager only—is unrealistically restrictive. Having reduced candidate scenarios from 16 down to 4, experts may finally adjust their field study so as to target the possible environmental drivers of larval mortality, which delivers the highest endpoint threshold probabilities when combined with *Varroa* mites.

4. DISCUSSION

The idea underlying the suggested multistress funnel analysis is to funnel candidate scenarios into explicit field monitoring programs while screening for endpoint criteria and for realism and parsimony of candidate stressor combinations. Having confirmed that bee systems models can reveal critical multistress combinations, we recommend that future research investigates the ability of funnel analyses to effectively end up in a small subset of candidate scenarios. There is no guarantee that it will invariably succeed, but it will at least help identify the most influential factors and discover unexpected ones in the studied systems.

Sensitivity to certain stressors is likely to depend on eco-region, weather, landscape structure, and management, so that focusing monitoring and experiments on the wrong factors in a certain eco-region might lead to enormous waste of resources and time. The ultimate aim of model-based funnel analysis is to screen the thousands of conceivable scenarios of combined stressors down to a short list of plausible scenarios humanly manageable in small-scale experiments and field monitoring programs. In that respect, we fully support Goulson et al.'s (2015) call for developing pollinator monitoring programs, but we further encourage bee biologists to conceive or adjust those programs considering mechanistic model predictions of what might be the most critical stress combinations for the considered endpoint. With this in mind, we expect higher colony resilience in social bees owing to buffering mechanisms as a consequence of colony living and division of labor (Henry et al. 2015; Rundlöf et al. 2015). This makes social bees also a testbed for testing theories and approaches regarding resilience and tipping points. With managed honeybee colonies, for example, we can, in contrast to full ecosystems, manipulate buffer mechanisms and study recovery rates and the ability of colonies to absorb disturbances and maintain

functioning. This is also in line with the plea for a more mechanistic and predictive “systems ecology” (Evans et al. 2013). Solitary wild bees are likely to be more susceptible and hence might provide even more sensitive model organisms to test combined stresses (European Academies Science Advisory Council 2015; Rundlöf et al. 2015), but with different resilience mechanisms.

Bee biologists are now at a crossroads of action and reflection. Although efforts should be spent in the development of operative solutions for sustainable beekeeping and maintaining viable wild bee populations (Goulson et al. 2015), disentangling the respective effects of the many candidate stressors at the roots of bee decline is still required. Simulating virtual bee systems is one promising tool in that respect. Mechanistic models of complex biological systems cannot be viewed as perfectly reflecting reality. However, even though a given model may be lacking empirical support for a specific context of interest, we would not discourage bee biologists from investigating the model simulation outputs as a part of their research, providing they keep in mind that the outputs are conditional predictions, i.e., predictions that are dependent on the assumptions the model is based on. Model assumptions, formalized by a series of parameters and equations, will gain accuracy as developers and users gain empirical knowledge. At the same time, the next steps in model development will be (i) to develop specific modules for interaction effects among stressors, as is currently evidenced in laboratory but still poorly considered in predictive systems models and (ii) to move beyond the dynamics of the colony to the dynamics of the actual populations, so that the densities of managed colonies or native species can be predicted over time and space. Using funnel analysis to match model simulations with empirical work will lead to deeper insight into the mechanisms behind broader scale patterns of colony and even species loss.

ACKNOWLEDGMENTS

This work was supported by the European Community program (797/2004) for French beekeeping coordinated by the French Ministry of Agriculture (RISQAPI project). JLO, MAB, and PK were funded by grants from the Biotechnology and Biological Sciences Research Council, UK [BB/J014915/1; BB/K014463/1]. We thank Axel Decourtye and Jean-François Odoux for useful discussions on honeybee colony modeling and field monitoring design, as well as two anonymous reviewers for constructive comments on the manuscript.

Author contributions Mickaël Henry, Matthias A. Becher, Juliet L. Osborne, Peter J. Kennedy, Pierrick Aupinel, Vincent Bretagnolle, François Brun, Volker Grimm, Juliane Horn, and Fabrice Requier contributed to the design and writing of the study. FR and JH performed the simulations.

Les modèles prédictifs de systèmes peuvent contribuer à élucider les phénomènes de déclin des abeilles soumises à des stress multiples

***Apis mellifera* / programme de surveillance / abeilles mellifères / modélisation mécaniste / modèles agent-basés**

Vorhersagemodelle können helfen, den Rückgang der Bienen aufgrund multipler Stressoren aufzuklären

***apis mellifera* / feldmonitoring / honigbienen / mechanistische modellierung / agentenbasierte modelle**


REFERENCES

- Alaux, C., Brunet, J.-L., Dussaubat, C., Mondet, F., Tchamitchan, S., Cousin, M., Brillard, J., Baldy, A., Belzunces, L.P., Conte, Y.L. (2010) Interactions between *Nosema* microspores and a neonicotinoid weaken honeybees (*Apis mellifera*). *Environ. Microbiol.* **12**, 774–782
- Aufauvre, J., Biron, D.G., Vidau, C., Fontbonne, R., Roudel, M., Diogon, M., Viguès, B., Belzunces, L.P., Delbac, F., Blot, N. (2012) Parasite-insecticide interactions: a case study of *Nosema ceranae* and fipronil synergy on honeybee. *Sci. Rep.* **2**, 326
- Barron, A.B. (2015) Death of the bee hive: understanding the failure of an insect society. *Curr. Opin. Insect Sc.* **10**, 45–50
- Becher, M.A., Hildenbrandt, H., Hemelrijk, C.K., Moritz, R.F.A. (2010) Brood temperature, task division and colony survival in honeybees: a model. *Ecol. Model.* **221**, 769–776
- Becher, M.A., Osborne, J.L., Thorbek, P., Kennedy, P.J., Grimm, V. (2013) Towards a systems approach for understanding honeybee decline: a stocktaking and synthesis of existing models. *J. Appl. Ecol.* **50**, 868–880
- Becher, M.A., Grimm, V., Thorbek, P., Horn, J., Kennedy, P.J., Osborne, J.L. (2014) BEEHAVE: a systems model of honeybee colony dynamics and foraging to explore multifactorial causes of colony failure. *J. Appl. Ecol.* **51**, 470–482
- Bretagnolle, V., Gaba, S. (2015) Weeds for bees? A review. *Agron. Sustain. Dev.* **35**, 891–909
- Bryden, J., Gill, R.J., Mitton, R.A.A., Raine, N.E., Jansen, V.A.A. (2013) Chronic sublethal stress causes bee colony failure. *Ecol. Lett.* **16**, 1463–1469
- Collison, E., Hird, H., Cresswell, J., Tyler, C. (2015) Interactive effects of pesticide exposure and pathogen infection on bee health—a critical analysis. *Biol. Rev.* in press, doi: 10.1111/brv.12206
- R Core Team (2014) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- DeAngelis, D.L., Wolf, M. (2003) In praise of mechanistically rich models, in : Canham, C.D., Cole, J.J., Lauenroth, W.K. (Eds.), *Models in ecosystem science*, Princeton University Press, Princeton, pp. 63–82
- Di Pasquale, G., Salignon, M., Le Conte, Y., Belzunces, L.P., Decourtye, A., Kretzschmar, A., Suchail, S., Brunet, J.-L., Alaux, C. (2013) Influence of pollen nutrition on honey bee health: do pollen quality and diversity matter? *PLoS One* **8**, e72016
- Doublet, V., Labarussias, M., de Miranda, J.R., Moritz, R.F.A., Paxton, R.J. (2015) Bees under stress: sublethal doses of a neonicotinoid pesticide and pathogens interact to elevate honey bee mortality across the life cycle. *Environ. Microbiol.* **17**, 969–983
- EPILOBEE Consortium, Chauzat, M.-P., Jacques, A., Laurent, M., Bougeard, S., Hendrikx, P., Ribière-Chabert, M. (2016) Risk indicators affecting honeybee colony survival in Europe: one year of surveillance. *Apidologie*, **47**, 348–378.
- European Academies Science Advisory Council. (2015) *Ecosystem Services, Agriculture and Neonicotinoids*, EASAC policy report 26, Halle, Germany
- European Food Safety Authority. (2015) Statement on the suitability of the BEEHAVE model for its potential use in a regulatory context and for the risk assessment of multiple stressors in honeybees at the landscape level. *EFSA Journal* **13**, 4125:4216
- Evans, M.R., Bithell, M., Cornell, S.J., Dall, S.R.X., Díaz, S., et al. (2013) Predictive systems ecology. *Proc. R. Soc. B* **280**, 20131452
- Everaars, J., Dormann, C.F. (2014) Simulation of solitary (non-*Apis*) bees competing for pollen, in Devillers, J. (Ed.), in *Silico Bees*, CRC Press, Taylor, Francis Group, Boca Raton, pp. 209–268

- Fausser-Misslin, A., Sadd, B.M., Neumann, P., Sandrock, C. (2014) Influence of combined pesticide and parasite exposure on bumblebee colony traits in the laboratory. *J. Appl. Ecol.* **51**, 450–459
- Genersch, E., von der Ohe, W., Kaatz, H., Schroeder, A., Otten, C., et al. (2010) The German bee monitoring project: a long term study to understand periodically high winter losses of honey bee colonies. *Apidologie* **41**, 332–352
- Gill, R.J., Ramos-Rodriguez, O., Raine, N.E. (2012) Combined pesticide exposure severely affects individual- and colony-level traits in bees. *Nature* **491**, 105–108
- 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**, 1255957
- Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooij, W.M., Railsback, S.F., Thulke, H.-H., Weiner, J., Wiegand, T., DeAngelis, D.L. (2005) Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *Science* **310**, 987–991
- Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., et al. (2006) A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecol. Model.* **198**, 115–126
- Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D.L., Polhill, J.G., Giske, J., Railsback, S.F. (2010) The ODD protocol: a review and first update. *Ecol. Model.* **221**, 2760–2768
- Henry, M., Béguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J.-F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S., Decourtye, A. (2012) A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science* **336**, 348–350
- Henry, M., Bertrand, C., Le Féon, 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. *Nat. Commun.* **5**, 4359
- Henry, M., Cerrutti, N., Aupinel, P., Decourtye, A., Gayrard, M., Odoux, J.-F., Pissard, A., Rüger, C., Bretagnolle, V. (2015) Reconciling laboratory and field assessments of neonicotinoid toxicity to honeybees. *Proc. R. Soc. B* **282**, 20152110
- Horn, J., Becher, M.A., Kennedy, P.J., Osborne, J.L., Grimm, V. (2016) Multiple stressors: using the honeybee model BEEHAVE to explore how spatial and temporal forage stress affects colony resilience. *Oikos* **125**, 1001–1016
- Johnson, R.M., Dahlgren, L., Siegfried, B.D., Ellis, M.D. (2013) Acaricide, fungicide and drug interactions in honey bees (*Apis mellifera*). *PLoS One* **8**, e54092
- Khoury, D.S., Myerscough, M.R., Barron, A.B. (2011) A quantitative model of honey bee colony population dynamics. *PLoS One* **6**, e18491
- Khoury, D.S., Barron, A.B., Myerscough, M.R. (2013) Modelling food and population dynamics in honey bee colonies. *PLoS One* **8**, e59084
- Nazzi, F., Brown, S.P., Annoscia, D., Del Piccolo, F., Di Prisco, G., Varricchio, P., Della Vedova, G., Cattonaro, F., Caprio, E., Pennacchio, F. (2012) Synergistic parasite-pathogen interactions mediated by host immunity can drive the collapse of honeybee colonies. *PLoS Pathog.* **8**, e1002735
- 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. *J. Apic. Res.* **53**, 57–66
- Park, M.G., Blitzer, E.J., Gibbs, J., Losey, J.E., Danforth, B.N. (2015) Negative effects of pesticides on wild bee communities can be buffered by landscape context. *Proc. R. Soc. B* **282**, 20150299
- Perry, C.J., Søvik, E., Myerscough, M.R., Barron, A.B. (2015) Rapid behavioral maturation accelerates failure of stressed honey bee colonies. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* doi: 10.1073/pnas.1422089112
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E. (2010) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* **25**, 345–353
- Requier, F., Odoux, J.-F., Tamic, T., Moreau, N., Henry, M., Decourtye, A., Bretagnolle, V. (2014) Honey bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds. *Ecol. Appl.* **25**, 881–890
- Requier, F., Odoux, J.F., Henry, M., Bretagnolle, V. (2016) The carry-over effects of spring pollen shortage negatively impact the colony dynamics and survival of managed honeybees. *J. Appl. Ecol.* *in press*
- Retschnig, G., Williams, G.R., Mehmman, M.M., Yañez, O., de Miranda, J.R., Neumann, P. (2014) Sex-specific differences in pathogen susceptibility in honey bees (*Apis mellifera*). *PLoS One* **9**, e85261
- Rome, Q., Muller, F.J., Touret-Alby, A., Darrouzet, E., Perrard, A., Villemant, C. (2015) Caste differentiation and seasonal changes in *Vespa velutina* (Hym.: Vespidae) colonies in its introduced range. *J. Appl. Entomol.* **139**, 771–782
- Rumkee, J.C.O., Becher, M.A., Thorbek, P., Kennedy, P.J., Osborne, J.L. (2015) Predicting honeybee colony failure: using the BEEHAVE model to simulate colony responses to pesticides. *Environ. Sci. Technol.* **49**, 12879–12887
- Rundlöf, M., Andersson, G.K.S., Bommarco, R., Fries, I., Hederström, V., et al. (2015) Seed coating with a neonicotinoid insecticide negatively affects wild bees. *Nature* **521**, 77–80
- Saltelli, A., Ratto, M., Andres, T., Campolongo, F., Cariboni, J., Gatelli, D., Saisana, M., Tarantola, S. (2008) Global sensitivity analysis: the primer, John Wiley Sons, Chichester.
- Schmickl, T., Crailsheim, K. (2007) HoPoMo: a model of honeybee intracolony population dynamics and resource management. *Ecol. Model.* **204**, 219–245
- Stillman, R.A., Railsback, S.F., Giske, J., Berger, U., Grimm, V. (2015) Making predictions in a changing world: the benefits of individual-based ecology. *BioScience* **65**, 140–150
- Stillman, R.A., Wood, K.A., Goss-Custard, J.D. (2016) Deriving simple predictions from complex models to

- support environmental decision-making. *Ecol. Model.*, [10.1016/j.ecolmodel.2015.04.014](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.04.014). in press
- Thiele, J.C., Kurth, W., Grimm, V. (2014) Facilitating parameter estimation and sensitivity analysis of agent-based models: a cookbook using NetLogo and “R”. *JASSS* **17**, 11. doi:10.18564/jasss.2503
- Torres, D.J., Ricoy, U.M., Roybal, S. (2015) Modeling honey bee populations. *PLoS One* **10**, e0130966
- van Engelsdorp, D., Hayes, J., Jr., Underwood, R.M., Pettis, J. (2008) A survey of honey bee colony losses in the U.S., fall 2007 to spring 2008. *PLoS One* **3**, e4071
- Vanbergen, A.J., the Insect Pollinators Initiative. (2013) Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Front. Ecol. Environ.* **11**, 251–259
- Vidau, C., Diogon, M., Aufauvre, J., Fontbonne, R., Viguès, B., et al. (2011) Exposure to sublethal doses of fipronil and thiacloprid highly increases mortality of honeybees previously infected by *Nosema ceranae*. *PLoS One* **6**, e21550

SCIENTIFIC REPORTS



OPEN

Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas

Mickaël Henry  & Guy Rodet

In recent years, conservation biologists have raised awareness about the risk of ecological interference between massively introduced managed honeybees and the native wild bee fauna in protected natural areas. In this study, we surveyed wild bees and quantified their nectar and pollen foraging success in a rosemary Mediterranean scrubland in southern France, under different conditions of apiary size and proximity. We found that high-density beekeeping triggers foraging competition which depresses not only the occurrence (–55%) and nectar foraging success (–50%) of local wild bees but also nectar (–44%) and pollen (–36%) harvesting by the honeybees themselves. Overall, those competition effects spanned distances of 600–1.100 m around apiaries, i.e. covering 1.1–3.8 km² areas. Regardless the considered competition criterion, setting distance thresholds among apiaries appeared more tractable than setting colony density thresholds for beekeeping regulation. Moreover, the intraspecific competition among the honeybees has practical implications for beekeepers. It shows that the local carrying capacity has been exceeded and raises concerns for honey yields and colony sustainability. It also offers an effective ecological criterion for pragmatic decision-making whenever conservation practitioners envision progressively reducing beekeeping in protected areas. Although specific to the studied area, the recommendations provided here may help raise consciousness about the threat high-density beekeeping may pose to local nature conservation initiatives, especially in areas with sensitive or endangered plant or bee species such as small oceanic islands with high levels of endemism.

In spite of the well-established environmental threats and economic difficulties affecting beekeeping sustainability, the amount of commercial honeybee (*Apis mellifera* L.) colonies has globally increased by 45% over the last half century, which denotes the rise of beekeeping industry in the era of economic globalization and growing worldwide human population¹. In the meantime, seasonal migration of beehives (also called transhumance) has become a common practice in professional beekeeping where intensive agricultural systems have reduced floral resources and honey yields^{2,3}. Often, these landscapes can no longer sustain apiaries all year round. Instead, beekeepers periodically move their hives into protected natural areas, with potential consequences for the integrity of the native pollinators' interaction networks^{4–6}.

A growing body of literature reports examples of massively introduced honeybees having detrimental effects on the abundance and diversity of local wild bees^{4,7,8}. However, the findings are often inconsistent between different studies because the underlying ecological processes are not well understood and obviously depend on the local situation, including region⁹, habitat type and season^{5,10–12}, or the degree of dietary specialisation in the wild bee population¹³. In the absence of clear evidence of the underlying ecological processes, and without specific guideline or legislation on this issue, protected land managers remain unaware of the potential threat high-density beekeeping poses to their nature conservation efforts. Uncertainty also fuels the debate among bee biologists^{14–16}.

There are two main ecological processes by which massively introduced managed honeybees may compete with local wild bee populations and affect their spatial patterns of occurrence⁴. In *interference* competition¹⁷, the superior competitor directly deters others by physical interference. Interference competition, also termed interspecific displacement, is seldom reported to be the main driver of species occurrence in foraging bees¹⁸. Aggressive interaction may also be more often triggered by wild bees than honeybees¹⁹. In *exploitative* competition, the superior competitor indirectly alters other competitors' fitness or abundance by monopolizing and depleting available resources. Although exploitative competition is expected to be the most common driver of

INRA, UR406 Abeilles et Environnement, Avignon, F-84000, France. Correspondence and requests for materials should be addressed to M.H. (email: mickael.henry@inra.fr)

species occurrence through space and time in the context of competition among foraging bees²⁰, it has hardly ever been evidenced as such because it requires fine assessments of nectar and pollen resource availability. Instead, most studies have investigated side effects of honeybee-induced competition through the study of wild bee flower visitation rates²¹, body size²² or reproductive success^{19,23}. Some studies have also reported long term wild bee declines and pollination network deficiencies that are possibly concomitant with the introduction of beekeeping in protected natural areas or other sensitive environments such as small oceanic islands with high levels of endemism^{24–26}. In such large-scale correlative studies, it is however difficult to firmly establish the possible contribution of honeybee-induced competition.

In this study, conducted in a protected area exploited by managed honeybees, we first report evidence of wild bee occurrence patterns that are consistent with competition with the introduced honeybees. By “bee occurrence” we mean foraging intensity expressed as flower visitation rate. Second, we show that this pattern is mediated by exploitative competition for floral resources, based on measurements of harvested material in honeybee and wild bee nectar crops and pollen sacs. These estimates of foraging success reflect both interspecies competition between managed honeybees and wild bees inhabiting the protected area, and intraspecific competition among the honeybees themselves. Finally, we provide a rationale for guiding wild pollinator conservation policy in protected areas; we identify operational metrics and thresholds to guide decision-making by conservationists concerned by the impact of beekeeping on wild bee populations.

Sampling was carried out in a 5,700 ha area of Mediterranean scrubland, the Côte Bleue coastal area, southern France, of which 3,400 ha have protection status under Europe’s Natura-2000 programme. During the rosemary (*Rosemarinus officinalis* L., Lamiaceae) blooming period (c. 1 month, in March–April), up to 830 honeybee colonies are deposited in 28 apiaries – a density of >14 colonies.km⁻². For comparison, the average national density is 2.5 colonies.km⁻² in France²⁷. During the 2015 and 2016 rosemary honey flows, a total of 180 honeybee and wild bee samples were collected at 60 sampling sites chosen in such a way as to cover the broadest possible range of distances from apiaries (850 ± 830 m (s.d.), range = [10 m, 4000 m]) and of colony density scores (128 ± 78 colonies, range = [12, 287]; see Methods for the density computation). Distance and density scores were analysed separately in relation to wild bee occurrence and foraging success, because land managers may use either colony distance or density metrics to regulate beekeeping, e.g. by setting distance or density thresholds. Wild bee occurrence was assessed as the number of foraging individuals counted on standardized amounts of flowering rosemary shrubs. The nectar and pollen foraging success was assessed in both wild bees and the honeybee. A nectar foraging success index was derived from measurements of harvested nectar in bees’ crop, collected with capillary glass tubes after applying a gentle pressure on their abdomen. The pollen foraging success index was obtained from measurements of pollen loads in their pollen collection apparatus.

Results and Discussion

Overall, our results indicate that the wild bee occurrence pattern in the study area is compatible with competitive exclusion by managed honeybees. As a first striking feature, the study revealed that median honeybee occurrence was 15.3 and 12.9 times greater than that of wild bees in 2015 and 2016, respectively (58.5 vs. 3.8 and 78.8 vs. 6.1 visits per 100 units of rosemary flowering volume, respectively, see Methods). Those ratio cover more than an order of magnitude, mirroring the findings of other studies in mass-flowering areas where there is migratory beekeeping^{5,28,29}. Most importantly, the wild bee occurrence rate was affected by the presence of managed bees. It decreased significantly with closeness to an apiary (Table 1, Supplementary Fig. S1) and with increasing honeybee colony density (Supplementary Table S1). In both cases, however, the pattern only emerged after a one-year time lag. For instance, median wild bee occurrence values dropped from 10.4 individuals at 1 km or more from the nearest apiary down to 4.4 individuals at shorter distances. This suggests that shorter distances to, or higher densities of, honeybee colonies cause wild bees to disperse further afield and/or depress their fitness²³, with consequences for the next generation’s local occurrence rate. Indeed, as most wild bee species are solitary and univoltine, i.e. with a single generation per year, their current occurrence pattern typically depends on the previous year’s nesting conditions, particularly the floral resources available for provisioning nests^{30,31}.

Exploitative competition, rather than interference competition, is the most obvious underlying process for this effect on wild bee occurrence. First, despite many thousand observations of foraging bees in the field, aggressive interactions between foraging honeybees and wild bees have seldom been witnessed (M.H. and G.R., personal observations), just as in other studies on the subject^{18,19}. Secondly, the large-bodied bees (e.g. *Anthophora*, *Bombus* or *Xylocopa* species, Supplementary Table S2), which are more likely to physically outcompete honeybees, were in fact more prone to competitive exclusion, as they were found farther away from the apiaries (Table 1, Supplementary Fig. S2). Although rather weak (12% body size decrease around apiaries), this finding is consistent with the exploitative competition hypothesis. Large-bodied bees need more pollen and nectar, and will therefore suffer the effects of exploitative competition before small-bodied ones⁶. Larger bees are also more mobile and can easily disperse away from apiaries to forage and nest in low-competition areas^{32,33}. Finally, exploitative competition was directly evidenced by the decrease in nectar foraging success with decreasing distance from apiaries, in both honeybees and wild bees (Table 1, Supplementary Fig. S1). This was revealed by nectar crop measurements carefully controlled for body size variations (see Methods). Exploitative competition for pollen, however, was only evidenced at the intraspecific level. Honeybee pollen foraging success was significantly lower where apiaries were closer (Table 1, Supplementary Fig. S1), while no significant pattern emerged in wild bees. Although speculative at this point, it is possible that the spatial rearrangement of foraging wild bees along the apiary distance gradient has successfully achieved an Ideal Free Distribution (*sensu*³⁴) for pollen harvesting, whereby the lower competitors adjust their distribution so as to balance costs and benefits of foraging and to equalize foraging success³⁵.

Still, further data on pollen and nectar availability were needed to disentangle the effect of intraspecific competition from a possible behavioural trade-off, in honeybees, between distance and harvest. We therefore collected additional field data (see Methods) on nectar and pollen availability in rosemary flowers and performed

Bee occurrence and foraging response variables*	Sample size (Nb of sites)	Intercept	Estimates [†]	Statistics	P-value (effect sign)	AIC weight (ω) [‡]
Wild bees						
Wild bee foraging occurrence, inter-annual scale (Foraging intensity for 100 flowering volume units)	180 (60)	2.63 ± 0.22	0.46 ± 0.171	z = 2.71	0.006 (+)	78.4%
Wild bee foraging occurrence, annual scale (Foraging intensity for 100 flowering volume units)	180 (60)	2.68 ± 0.20	0.26 ± 0.13	z = 1.92	0.055	
Mean nectar foraging success (Standardized nectar crop content)	82 (35)	23.67 ± 2.61	8.43 ± 3.85	t = 2.19	0.033 (+)	>99%
Mean pollen foraging success (Pollen load score)	78 (39)	29.16 ± 4.50	3.10 ± 3.80	t = 0.82	0.42	
Body size, inter-annual scale (Body length, mm)	220 (44)	12.84 ± 0.36	1.02 ± 0.37	t = 2.75	0.006 (+)	>99%
Body size, annual scale (Body length, mm)	220 (44)	12.83 ± 0.26	1.18 ± 0.37	t = 3.22	0.001 (+)	>99%
Honeybees						
Mean nectar foraging success (Nectar crop content, μ l)	144 (49)	4.37 ± 0.54	1.64 ± 0.32	t = 5.17	< 0.001 (+)	>99%
Mean pollen foraging success (Pollen load score)	106 (44)	1.58 ± 0.29	0.66 ± 0.22	t = 3.02	0.004 (+)	>99%

Table 1. Effect of increasing distance to the nearest apiary on bee occurrence and foraging success. Wild bee occurrence in foraging surveys is better explained by the previous year's apiary distances (inter-annual scale) than by current year distances (annual scale). Analogous statistics for colony density effects are shown in Supplementary Table S1. *All models are LMMs, except wild bee foraging occurrence: Zero-Inflated GLMM (negative-binomial family distribution and log-link function); [†]Estimates stand for changes per apiary distance unit (km, with log-correction in wild bees); [‡]AIC weight of evidence in favour of the apiary distance effect being a better predictor than the colony density effect. The AIC weight ω is shown only when at least one of the two candidate predictors has a significant effect (see Supplementary Table S1 for the colony density effect).

a confirmatory path analysis^{36,37} to reconstruct the most plausible chain of causal links with honeybee metrics (Fig. 1). The best causal scenario behind the honeybee intraspecific competition involves apiary distance and colony density as joint drivers of honeybee foraging intensity. Greater honeybee foraging intensity led in turn to lower pollen and nectar availability in rosemary flowers. This result validates the hypothesis of intraspecific exploitative competition among honeybees for pollen and nectar where colony density is high. Distance to nearest apiary was still the key driver of competition in the studied scrubland (see AIC weights in Table 1) and should therefore take precedence over density score as a criterion for regulating beekeeping.

Practical thresholds emerged for apiary distance vs. competition effect size, paving the way for pragmatic decision-making by managers of protected land who are concerned with wild bee conservation (Fig. 2). We have expressed competition effect size (%) as the percentage changes in bee foraging success and occurrence with distance from nearest apiary. Effect sizes were recursively recomputed by adjusting the distance limit between closer and more distant sites, from the first (150 m) to the third (1,200 m) quartiles of distances covered by the study (Fig. 2). We detected marked effect size peaks which showed that competition was highest within a certain distance from an apiary and relaxed beyond that distance. The competition effect was operative (i) 600 m away from the apiary with a 50% decrease in wild bee nectar foraging success, (ii) 900 m away with a 55% decrease in wild bee occurrence, (iii) 1,100 m away with a 44% decrease in honeybee nectar foraging success and (iv) 1,200 m away or more with a 36% decrease in honeybee pollen foraging success (Fig. 2). The honeybee distance thresholds fell within the median foraging ranges of 1–2 km usually reported in the literature^{38–40}. It also fits distances at which detrimental effects of apiaries have been reported on native bumblebee foraging behaviour (until 1,200 m in⁴¹).

We argue that protected land managers could use honeybee intraspecific competition as a criterion to guide their regulation of mass-flowering resource exploitation by beekeepers. Competition effect size measured in wild bees peaked at shorter distances from apiaries (600–900 m, Fig. 2) than honeybee intraspecific competition (Nectar: 1.1 km, pollen: >1.2 km, Fig. 2). Therefore, any buffer distance rule derived from the latter metrics will be more conservative regarding wild bee protection. It will also inform managers about the carrying capacity of the area and help optimize beekeeping honey flows. For instance, in the Mediterranean scrubland area we studied, with an average apiary size of 30.9 ± 21.8 (s.d.) colonies, intraspecific competition for nectar is theoretically relaxed beyond the effect size peak distance of 1.1 km. Thus the area theoretically reaches saturation with a distance of $1.1 \times 2 = 2.2$ km between neighbouring apiaries, i.e. ~1 apiary per 3.8 km^2 (that is 0.26 apiary/ km^2). Managers wishing to allocate half an area to wild bee conservation under relaxed competition will then need an apiary load twice as low, i.e. ~1 apiary per 7.6 km^2 (that is 0.13 apiary/ km^2 or 3.1 km spacing between apiaries).

Overall, those distance-based recommendations do not return honeybee colony densities that are fundamentally different from others found in literature. Considering our average apiary size of about 30 colonies, the “saturation” (0.26 apiary/ km^2) and “half-saturation” (0.13 apiary/ km^2) apiary loads are equivalent to 7.8 and 3.9 colonies/ km^2 , respectively. Interestingly, the latter value, which stands for a 50% land-sharing between honey production and wild bee conservation, is only slightly more permissive than previous recommendations (3.1 colonies/ km^2 in⁴² or 3.5 colonies/ km^2 in⁶). But most importantly, the distance-based thresholds we suggest herein might help inform the recent debate on the effectiveness of beekeeping regulation in protected areas with respect to honeybee foraging range^{14,15}. Given the high mobility of foraging honeybees, protected areas may be theoretically exploited from off-site apiaries located up to 10 km away, potentially making local regulation rules inefficient¹⁴. On the other hand, such extreme foraging ranges are thought to be uncommon, and competition effects is rather expected to range around the mean honeybee foraging distances, i.e. about 1 km away from apiaries¹⁵. Here, we provide empirical support to the view that local beekeeping regulation will indeed benefit wild bee

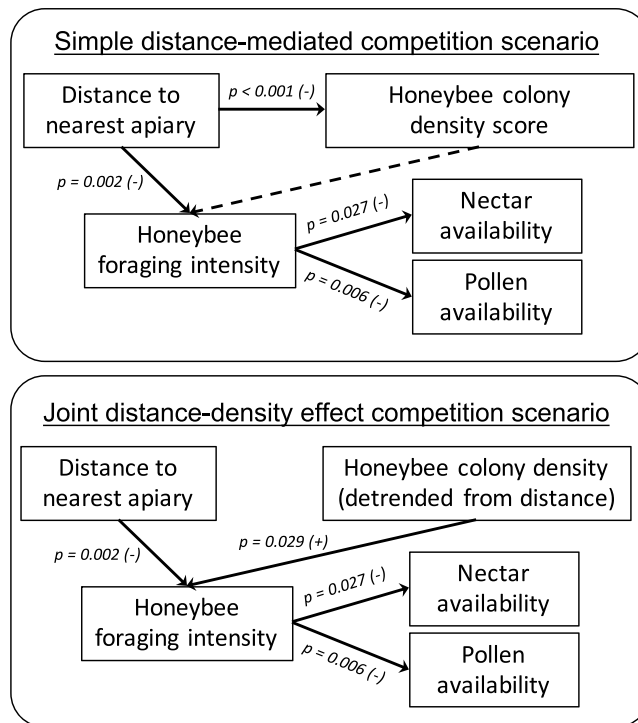


Figure 1. Reconstruction of the most plausible causal chain scenario behind honeybee intraspecific competition. Arrows indicate causal links among variables. *P*-values and signs stand for link significance and effect direction. In a first tentative path model scenario, apiary distance was positioned as the only proximal driver of honeybee occurrence (foraging intensity) in sampling sites, affecting in turn nectar and pollen availability in flowers. However, a significant effect of colony density scores, conditional on distance, was detected in the causal chain (dashed arrow, see Supplementary Table S5 for detailed statistics), making the conditional independence requirements close to being rejected (*d*-separation test of deviation from conditional independences, $C = 19.22$, $df = 12$, $P = 0.083$). A joint distance-density effect path model was also computed, whereby apiary distance and colony density jointly influenced honeybee foraging intensity (see Methods for the computation of detrended colony density). The joint distance-density effect scenario satisfactorily met the conditional independence requirements ($C = 8.75$, $df = 10$, $P = 0.56$) and was far better supported than the distance scenario, given the much greater AICc weight of evidence ($\omega > 99\%$ in favour of the joint effect scenario, Supplementary Table S5).

conservation in protected areas. We based our reasoning on functional aspects of foraging ecology, rather than on any rough guess of the actual honeybee foraging range.

Managers of protected land should apply the distance-based thresholds only where natural mass-flowering resources are over-exploited, with a view to gradually reducing existing beekeeping pressure. Managed honeybees should not be introduced into pristine areas or areas with sensitive or endangered plant or bee species⁴, such as in small oceanic islands with high levels of endemism^{24–26,43}. In continental environments, managers of protected areas may also constrain the location of apiaries by applying the distance-based regulation threshold around habitats or microsites of special conservation interest that are identified to host threatened or emblematic plant or pollinator species. Thresholds should be carefully re-evaluated for each situation concerned. In addition to threshold-based regulation, land managers could envision periodic break years to temporarily halt competition disturbance regime and boost resilience in wild bee populations.

Regulating colony density will also benefit honeybees themselves. Beekeepers may not perceive a substantial honey yield decrease under high-density management, owing to the colonies' internal regulatory processes. But exploitative competition may constrain honeybee foragers' lifespan and trigger a cascade of problems that eventually leads to colony weakening or collapse later in the season, long after the migration period has ended³.

The honeybee tends to take precedence over wild bees as a target species in conservation programs because for policy makers and land managers the honeybee is an emblematic pollinator species⁷. Some European countries, including France, have agro-environmental schemes that envision subsidising beekeepers to set up apiaries in natural areas. We believe these agro-environmental schemes should, on the contrary, reward beekeepers who make joint efforts with farmers to maintain their apiaries in agro-ecosystems all year round. Protected land managers and beekeepers should realise that mass-flowering resources in natural areas are shared resource systems. If beekeepers exploit them independently, according to their own self-interest, they have a high chance of acting contrary to the common good of all users, others beekeepers and wild bees, by depleting or spoiling that resource through their cumulative actions. This is called *the tragedy of the commons*⁴⁴.

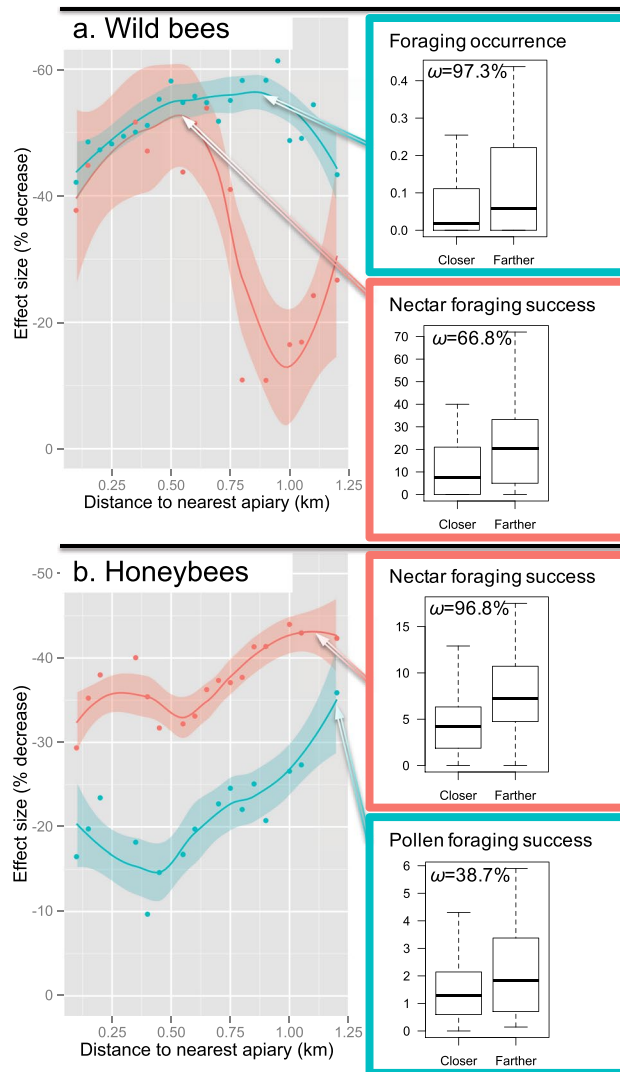


Figure 2. Beekeeping-induced competition as a function of distance from nearest apiary in (a) wild bees and (b) honeybees. The competition effect size (percentage decrease in foraging intensity and foraging success close to apiaries) was recomputed by varying the distance between closer and farther sites, from the first (150 m) to the third (1,200 m) quartiles of distances covered in the study. Trends are depicted by LOESS local regression fits and 95% confidence envelopes (solid lines and coloured areas respectively). For each competition metric, the panels on the right show the distribution of values (quartile boxes) for sites located closer to vs. farther away from the nearest apiary. The AIC weight ω gives the probability that competition is better accounted for by a two-step threshold effect model (closer-vs.-farther binary distance variable) rather than a progressive effect model (continuous distance variable). Thresholds emerged ($\omega \gg 50\%$) at 600 m for wild bee nectar foraging success, at 900 m for wild bee occurrence and at 1100 m for honeybee nectar foraging success. The progressive effect model was better supported for honeybee pollen foraging success ($\omega \ll 50\%$) as effect size did not peak but steadily increased until 1200 m. Effect sizes for wild bee occurrence were based on the inter-annual scale (Table 1). See Supplementary Table S6 for detailed data and sample sizes at each distance class and AIC model selection statistics.

Methods

The hypotheses of altered wild bee occurrence and depressed foraging success around apiaries were investigated by means of honeybee and wild bee occurrence surveys and foraging success assessment in a range of sampling sites located at different distances from apiaries in a protected natural area.

Study area and sampling design. The Côte Bleue study area is a 5.700-ha protected Mediterranean scrubland, dominated by Kermes oak *Quercus coccifera* and Rosemary *Rosmarinus officinalis*. The area is managed by the French coastal protection agency (Conservatoire National du Littoral) in partnership with the French National Forest Office (Office national des forêts, ONF). Each year, ONF allocates 28 sites in the Côte Bleue to accredited beekeepers so that the location and size of each apiary is thoroughly registered. Those apiary

registration data were systematically ground-truthed at each study year. Beekeepers typically set up apiaries for rosemary honey production during ca. 1 month early in the season, in between Mars and April.

During the 2015 and 2016 rosemary blooms, a total of 180 wild bee field samples were carried out in 60 structurally similar scrubland sampling sites chosen so as to cover broad gradients of beekeeping intensity in terms of nearest apiary distance and size. The sampling design was however constrained by inter-annual fluctuations in the presence of apiaries. We varied accordingly sampling site locations between years (Supplementary Fig. S3) in order to maintain a balanced site allocation across beekeeping gradients. Data analysis was therefore based on a generalised mixed model framework to account for the resulting spatial and temporal nested design (see *Data Analysis*).

Sampling site selection was first driven by apiary location, and then by local rosemary flowering cover. The area was subdivided into four main contiguous sectors with different access trails. In each sector, a first series of sites were chosen for their proximity to the main apiaries, i.e. a few tens of meters away, corresponding to the smallest foraging range usually reported in literature for wild bees⁴⁵. Then, a second series of sites were located as far as possible from apiaries (1 to 4 km). Finally, additional sites were chosen at intermediary positions on the way, so that the overall design covered a wide range of distances ($850\text{ m} \pm 830\text{ m}$ (s.d.)) with balanced site numbers among sectors. Sites were defined as an area of 50 m in diameter with a widespread, uniform, rosemary distribution – totalling on average 10% to 15% of soil cover. Rosemary is by far the dominant flowering resource throughout the scrubland, and particularly during the beekeeping migration period when secondary resources (mainly *Thymus vulgaris*, *Cistus albidus*, *Cistus salvifolius*, *Helianthemum marifolium*, *Reseda phyteuma*), have not bloomed yet. We still controlled for food resource conditions by avoiding sites with conspicuous or unusually dense patches of secondary resources. Accordingly, only 3.5% of sampled bees were captured on the secondary floral resources, which we considered to be too restrictive to deserve specific analyses.

All sampling sites within a given sector were typically processed during the same half-day. No sample was performed under rainy, windy or cold ($<12^{\circ}\text{C}$) weather. All sectors were therefore covered in 2-days sessions. The rosemary blooming period was covered with a total of six sessions each year. Depending on local phenological fluctuations, individual sites were visited on average 3.0 ± 1.6 (s.d.) times. During a given session, we randomized the sector visit order so that sample locations were independent from time of the day (varying from 9:00 to 18:00, solar time). Finally, we assumed that our sampling design was poorly affected by possibly undetected large apiaries located outside of the boundaries of the protected area. The area is bordering the Mediterranean sea on the south part, and is surrounded by a large (155 km^2) water body, the Pond of Berre, on its West and Northern parts. The immediately adjacent lands on the North and East parts of the area are densely urbanised and are not suitable for professional apiaries.

Wild bee occurrence. Field samples consisted in the joint assessment of the local rosemary floral resource availability and of the wild bee occurrence on those flowers (foraging intensity expressed as flower visitation rate). Fifteen flowering rosemary shrubs were carefully inspected, starting from the largest one in the site, and then moving step by step to the nearest neighbours. Contiguous shrubs with undistinguishable, coalescing crowns were treated as a single individual. Shrub flowering volume estimates were derived from the three shrub crown dimensions (length, width and height) rounded to the nearest 50 cm, which we defined as the smallest tractable volume dimension unit. If necessary, shrubs with irregular shapes were sized in two or more steps. Shrub flowering volumes were further weighed by a floribondity multiplicative coefficient, reflecting the percentage ($\pm 10\%$) of open flowers relatively to the expected maximal number of flowers branches may actually bear (up to 80 flowers per 20 cm). For instance, if a shrub is visually estimated to be at 50% of its flowering potential, its crown volume is then corrected to half its actual size. Finally, we tallied foraging honeybees and wild bees while inspecting shrubs, and computed the corresponding numbers of bees per unit of flowering rosemary volume to serve as a foraging intensity measurement. The same two observers performed all those field estimates. Preliminary blind comparisons led to consistent and highly correlated estimates between observers. Nevertheless, an observer was kept unchanged throughout each sampling session to avoid biases. The bee survey routine included net captures for assessing wild bee and honeybee individual foraging success.

Individual Foraging success. Foraging success was assessed in female wild bees and honeybees using nectar crop content and pollen load measurements. A variable transect walk (*sensu*⁴⁶) was performed to collect all bees with nets. observers walked at moderate speed among flowering rosemary shrubs and collected bees during a minimum of 20 minutes. person, which was usually sufficient to capture at least 10 foraging honeybees. We did not constrain samples with a minimum number of wild bee captures because those were much less abundant. Captured individuals were maintained in a cooler at about 4°C to slow down their metabolism before being processed. Throughout the study, we favoured non-invasive methods. Once processed and identified to family or genus, wild bees were released right on the capture site. Only few specimens per morphotype were collected for subsequent identification to species. The resulting preliminary checklist for the study area is provided in Supplementary Table S2.

Nectar foraging success was assessed by measuring the nectar volume stored in their crop stomach at the time of capture, also termed field nectar load^{47,48}. Bees were first narcotized for few seconds with CO_2 (ProFlora U500 Cylinder, JBL GmbH & co, Neuhofen, Germany). A gentle dorso-ventral pressure was then applied on their abdomen until their crop nectar content was regurgitated. The extracted nectar was capillary-collected (10 μl micropipettes Ringcaps, Hirshmann Laborgeräte GmbH & co, Eberstadt, Germany) for volume measurement with an estimated $\pm 0.05\text{ }\mu\text{l}$ resolution. We then used a refractometer (REF108, Index Instruments Ltd., Cambridgeshire, England) to ascertain the presence of high concentrations of sugar. On very rare occasions, crop content was identified to be mostly water, with null or low ($<5\%$) sugar concentrations. Bee water foragers were discarded from the nectar foraging databases. Finally, we measured (to the nearest mm) wild bee body length, from head to

abdomen extremity, for allometric standardization. Indeed, the volume of nectar wild bees store in their crop is first and foremost dependent on their body size, which may vary by more than an order of magnitude depending on species. We then converted raw nectar volume data into size-specific nectar volumes, scaled on expected maximal field nectar loads given body length.

Maximal values of field nectar loads were singled out from each individual bee size class (body length rounded to nearest mm) with at least five non-null measurements. Those maximal field nectar loads were satisfactorily modelled as a function of wild bee body length (Supplementary Fig. S4) using a power law, following usual allometric scaling properties^{49,50}. The nectar load (μl) was then standardized to the predicted maximal load for the considered wild bee body length (mm) using the expression:

$$\text{Standardized nectar load} = \text{nectar load} / (0.005 \times \text{Body Length}^{3.0618}).$$

The standardisation was successful to deliver nectar load data independent from bee size (linear model, $n = 219$, $t = -0.316$, $p = 0.75$).

Pollen foraging success was assessed by measuring pollen loads honeybees and wild bees had harvested in their pollen sacs, also called scopa or pollen-carrying apparatus, at the time of capture. For honeybees which compact pollen into well-defined pellets on their hind legs, pellet dimensions were measured to the nearest 0.1 mm with a vernier, and converted into a volume following the ellipsoid formula: $\text{Volume} = (4/3) \times \pi \times \text{length} \times \text{width} \times \text{height}$.

For wild bees, we resorted to a *fuzzy coding* approach to standardize pollen loads among bees of different size or with different scopa configurations (i.e. hind leg vs. ventral scopa). We reported a pollen load score indicating the estimated percentage ($\pm 10\%$) of expected maximal scopa load. Maximal scopa load was based on maximal observed pellet size for hind leg pellets (e.g. bumble bees), or on maximal scopa cover for ventral scopa (e.g. megachilid bees). The kleptoparasitic bees (e.g. *Nomada* species) that rely on pollen stored by their host, and then lack scopa, were discarded from the database. Likewise, a few bees carry pollen internally in their crop (*Hylaeus* species) and therefore could not be included in the analysis.

In the course of a foraging bout, honeybee foragers may be assigned a specialized foraging strategy for either pollen or nectar, or a mixed foraging strategy. Herein, the vast majority of captured bees displayed quantifiable amounts of both pollen and nectar. Therefore, we were unable to assign bees a consistent foraging category. All foraging individuals were considered indistinctly in foraging success analyses.

Beekeeping metrics. Conservationists and land managers may regulate beekeeping in protected areas using threshold decision rules based on minimum colony distances or maximum colony densities. We therefore quantified beekeeping around sampling sites using (i) distance to nearest apiary and (ii) a spatially explicit colony density score, which incorporates both colony distances and densities throughout the study area. The spatially explicit density uses an ordinary inverse distance weighted interpolation, whereby the size of each apiary (number of colonies) in the study area is weighted inversely to its distance by a $1/d^2$ multiplicative coefficient, with d the distance (km) to the considered sampling site. Following previously suggested settings for honeybee foraging studies⁵¹, the coefficient was set to 1 for apiaries < 1 km away, i.e. the approximate lower median foraging distance reported for honeybees³⁹. The resulting density scores are actually the sums of the distance-weighted size of all apiaries in the area. Scores ranged from about 12 to 287 colonies, with an average of 128 ± 78 (s.d.). Most importantly, we also computed beekeeping distance and density metrics on an inter-annual basis. This was particularly relevant for wild bee occurrence data since the current demographic state of univoltine insect populations actually reveals nesting and reproductive success of the previous year.

Not surprisingly, apiary distances and colony densities around sampling sites were significantly and negatively correlated (annual scale: Pearson $r = -0.58$, $df = 58$, $P < 0.001$; inter-annual scale: Pearson $r = -0.47$, $df = 58$, $P < 0.001$), but each conveys information of specific relevance for land managers. They were therefore analysed separately in relation with bee occurrence and foraging success.

Data Analysis. Bee foraging success and occurrence data were confronted to beekeeping metrics using (generalized) linear mixed effect models (G)LMMs. We accounted for the spatial dependency of data originating from the same site and from the same sector during a given year by specifying the corresponding variables (year, sector and site identity) as random grouping terms^{29,52}. Analyses were performed with the R software for statistical computing, v. 3.1.0 (R Development Core Team 2014). LMMs and GLMMs were computed with the *lmer* and *glmmADMB* packages, respectively. Power analyses were performed and upgraded in the course of the study to ensure the adequate statistical resolution of the experimental design (Supplementary Table S3). Power was assessed using the *pwr.f2.test* function of the *pwr* package, specially suited for generalized linear models. We targeted a 90% statistical power for detecting a medium effect size (*sensu*⁵³) at a significance level $\alpha = 0.05$. To achieve the desired power, we surveyed wild bees at all the 12 sampling sessions, and assessed nectar and pollen at ten and eight sessions, respectively, evenly allocated between study years. Model residuals diagnostic plots were inspected to ensure residual normality and homogeneity requirements were satisfactorily met.

Wild bee foraging intensity models delivered unsuitable residual distributions due to the numerous zeros in the dataset. We therefore recomputed a zero-inflated model (ZI-GLMM) using a negative-binomial family distribution with a log-link function, which is well suited for count data that are subject to overdispersion, such as individual surveys⁵⁴.

Likewise, individual foraging success LMMs were not satisfactory regarding residual normality requirements. To restore residual normality and homogeneity, we averaged individual data per sampling site and session. We therefore specified a variance weighting term to properly weight data by the number of individuals the averaged

foraging success is actually based on. Finally, a log-correction of apiary distances was necessary to further reduce residual variance in wild bee models, which are based on fewer data points than honeybees.

We were also concerned that foraging success data could be influenced by the time of the day, especially for pollen, which is offered at once at the onset of anthesis in the morning. Nectar secretion, on the contrary, continues throughout the day. Regardless the expected pattern, we systematically tested the time effect prior to analyses. No significant temporal variation was recorded in wild bee foraging intensity (ZI-GLMM, $n = 180$, $t = -1.35$, $P = 0.18$) and nectar foraging success (LMM, $n = 82$, $t = 1.21$, $P = 0.23$) or in the honeybee nectar foraging success ($n = 144$, $t = -1.91$, $P = 0.059$). On the contrary, pollen foraging success decreased significantly during the day in both wild bees ($n = 91$, $t = -2.82$, $P = 0.007$) and the honeybee ($n = 129$, $t = -2.44$, $P = 0.017$). However, we noticed that this temporal pattern was mostly explained by a depletion of pollen harvests toward the end of the day. Accordingly, we distinguished the late samples, carried out during the fourth time quartile (>16:00) from the main daytime samples collected earlier, during the first to third time quartiles. The temporal phase of the day (main-*vs.*-late samples) was then included in pollen models in interaction with the focus beekeeping metrics. As a precaution, on top of the complete models with temporal interaction, we computed simple models that focused on the one-way effects of beekeeping during the main sampling daytime only. The two approaches delivered identical conclusions regarding beekeeping effects. For the sake of simplicity, the one-way models are shown as a part of the core results (Table 1), and the complete temporal interaction models further detailed in the Supplementary Table S4.

Confirmatory path analysis. As consistent beekeeping effects emerged on the honeybee foraging success metrics (see Results), we carried out complementary field measurements and a confirmatory path analysis³⁶ to further support the intraspecific competition hypothesis. Those were intended (i) to disentangle the respective influence of colony densities *vs.* distances on honeybee foraging success and (ii) to find evidence of depressed pollen and nectar availability with increased honeybee density. Nectar and pollen resource availabilities were assessed during the 2016 rosemary blooming season. Available nectar was quantified in sampled sites by introducing tiny 1 μ l micropipettes (ref. 0227726, CAMAG, Muttenz, Switzerland) inside rosemary flowers to reach the nectaries at the bottom of the corolla tube. The so-called *nectar standing crop*⁶ available to visiting insects was expressed as a cumulative nectar volume for 100 sampled flowers, considering two flowers per branch, two branches per individual rosemary shrub, and at least 20 sampled shrubs. Nectar samples were duplicated to ensure the sampling design was robust enough to deliver repeatable estimates.

Likewise, we sought for a simple index of rosemary pollen availability that could be readily acquired during the sampling routine. In rosemary flowers, sexual organs are positioned above the corolla entrance, so that pollen is deposited on the back of insects that insert head into the corolla for harvesting nectar. Therefore, captured honeybees are found with pollen deposits of various sizes on their thorax, depending on pollen availability on stamens. We attributed honeybees a pollen deposit score, analogous to the pollen load score in wild bee ventral scopa (see above), based on the proportion ($\pm 10\%$) of the thorax dorsal surface covered with pollen deposits. Pollen deposit scores were averaged among ten captured honeybees in a given site visit to serve as pollen availability index. Although rather rough, this surrogate of pollen availability was measurable on a routine basis. Contemporaneously, honeybee foraging intensity (amount of foraging honeybees per unit of flowering rosemary volume, see above) was recorded, with the underlying idea that it will influence the local nectar and pollen availabilities.

The confirmatory path analysis was aimed at unravelling the ecological processes driving rosemary nectar and pollen resource availability under beekeeping exploitation. We compared a *simple distance-mediated* competition scenario and a *distance-density joint effect* competition scenario, whereby honeybee foraging intensity was influenced either solely by distance to the nearest apiary, or jointly by the combined effects of apiary distance and colony density in the area. In the joint effect scenario, colony density scores were beforehand detrended from distance by extracting the corresponding residuals. Detrended colony density therefore discriminates high- from low-density areas, respectively with positive and negative residuals, while controlling for the nearest apiary distance. In both scenarios, we expected that foraging intensity would in turn depress local nectar and pollen resource availability.

Path analyses help reconstruct the most plausible chain of causal links in multivariate datasets by assessing conditional independences among indirectly linked variables^{36,37}.

Two response variables may express colinearity if they are concomitantly influenced by the same explanatory variable. The two response variables are said conditionally independent if colinearity disappears when statistically controlling for the explanatory variable effect. Deviation from expected conditional independences was assessed using the *d*-separation test, specially suited for the linear (mixed) model frameworks³⁶, in the *piecewiseSEM* R package. Conformingly to the previous analysis settings, we used LMMs to formalise the links of the path model scenarios connecting beekeeping metrics to honeybee foraging intensity and then nectar and pollen availabilities. In line with the pollen foraging success analyses, we controlled for the daily pollen depletion pattern by restricting pollen LMMs to the main daytime samples (first to third time quartiles). We finally computed the AICc (Akaike information criterion AIC corrected for small samples) value of each candidate path model to compare them based on fit and complexity³⁷, the lowest AIC indicating the most plausible scenario. Following usual information theoretic procedures^{55,56} we calculated the weight of evidence in favour of the best scenario, termed AIC weights ω .

Data availability. The apiary location dataset analysed during the current study is not publicly available in order to protect the privacy of local beekeepers, but are graphically shown on Supplementary Fig. S3 and are available from the corresponding author on reasonable request. Detailed data in support of analyses shown in Fig. 1 (path analysis) and Fig. 2 (Threshold analysis) are available in Supplementary Tables S5 and S6, respectively.

References

- Aizen, M. A. & Harder, L. D. The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination. *Curr. Biol.* **19**, 915–918 (2009).
- Odoux, J.-F. *et al.* ECOBEE: a tool for long-term bee colony monitoring at landscape scale in West European intensive agrosystems. *J. Apic. Res.* **53**, 57–66 (2014).
- Requier, F., Odoux, J.-F., Henry, M. & Bretagnolle, V. The carry-over effects of pollen shortage decrease the survival of honeybee colonies in farmlands. *J. Appl. Ecol.* **54**, 1161–1170 (2017).
- Geslin, B. *et al.* Massively introduced managed species and their consequences for plant–pollinator interactions. *Adv. Ecol. Res.* **57**, 147–199 (2017).
- Magrach, A., González-Varo, J. P., Boiffier, M., Vilà, M. & Bartomeus, I. Honeybee spillover reshuffles pollinator diets and affects plant reproductive success. *Nat. Ecol. Evol.* **1** <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0249-9> (2017).
- Torné-Noguera, A., Rodrigo, A., Osorio, S. & Bosch, J. Collateral effects of beekeeping: Impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. *Basic Appl. Ecol.* **17**, 199–209 (2016).
- Geldmann, J. & González-Varo, J. P. Conserving honey bees does not help wildlife. *Science* **359**, 392–393 (2018).
- Russo, L. Positive and Negative Impacts of Non-Native Bee Species around the World. *Insects* **7**, 69 (2016).
- Pirk, C. W. W., Crewe, R. M. & Moritz, R. F. A. Risks and benefits of the biological interface between managed and wild bee pollinators. *Funct. Ecol.* **31**, 47–55 (2017).
- Goras, G. *et al.* Impact of honeybee (*Apis mellifera* L.) density on wild bee foraging behaviour. *J. Apic. Sci.* **60**, 49–62 (2016).
- Herbertsson, L., Lindström, S. A. M., Rundlöf, M., Bommarco, R. & Smith, H. G. Competition between managed honeybees and wild bumblebees depends on landscape context. *Basic Appl. Ecol.* **17**, 609–616 (2016).
- Wojcik, V. A., Morandin, L. A., Davies Adams, L. & Rourke, K. E. Floral resource competition between Honey Bees and wild bees: is there clear evidence and can we guide management and conservation? *Environ. Entomol.* (In Press, 2018).
- Cane, J. H. & Tepedino, V. J. Gauging the effect of Honey Bee pollen collection on native bee communities. *Conserv. Lett.* **10**, 205–210 (2017).
- Kleijn, D. *et al.* Bee conservation: inclusive solutions. *Science* **360**, 389–390 (2018).
- González-Varo, J. P. & Geldmann, J. Response—“Bee conservation: key role of managed bees” and “Bee conservation: inclusive solutions”. *Science* **360**, 390–390 (2018).
- Saunders, M. E., Smith, T. J. & Rader, R. Bee conservation: key role of managed bees. *Science* **360**, 389–389 (2018).
- Case, T. J. & Gilpin, M. E. Interference competition and niche theory. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **71**, 3073–3077 (1974).
- Biesmeijer, C. J., Richter, J. A. P., Smeets, M. A. J. P. & Sommeijer, M. J. Niche differentiation in nectar-collecting stingless bees: the influence of morphology, floral choice and interference competition. *Ecol. Entomol.* **24**, 380–388 (2001).
- Hudewenz, A. & Klein, A.-M. Red mason bees cannot compete with honey bees for floral resources in a cage experiment. *Ecol. Evol.* **5**, 5049–5056 (2015).
- Balfour, N. J., Gandy, S. & Ratnieks, F. L. W. Exploitative competition alters bee foraging and flower choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **69**, 1731–1738 (2015).
- Hudewenz, A. & Klein, A.-M. Competition between honey bees and wild bees and the role of nesting resources in a nature reserve. *J. Insect Conserv.* **17**, 1275–1283 (2013).
- Goulson, D. & Sparrow, K. R. Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee worker size. *J. Insect Conserv.* **13**, 177–181 (2009).
- Elbgami, T., Kunin, W. E., Hughes, W. O. H. & Biesmeijer, J. C. The effect of proximity to a honeybee apiary on bumblebee colony fitness, development, and performance. *Apidologie* **45**, 504–513 (2014).
- Dupont, Y. L., Hansen, D. M., Valido, A. & Olesen, J. M. Impact of introduced honey bees on native pollination interactions of the endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae) on Tenerife, Canary Islands. *Biol. Conserv.* **118**, 301–311 (2004).
- Kato, M., Shibata, A., Yasui, T. & Nagamasu, H. Impact of introduced honeybees, *Apis mellifera*, upon native bee communities in the Bonin (Ogasawara) Islands. *Res. Popul. Ecol.* **41**, 217–228 (1999).
- Miller, A. E., Brosi, B. J., Magnacca, K., Daily, G. C. & Pejchar, L. Pollen carried by native and nonnative bees in the large-scale reforestation of pastureland in Hawai'i: implications for pollination 1. *Pac. Sci.* **69**, 67–79 (2015).
- Chauzat, M.-P. *et al.* Demographics of the European apicultural industry. *PLoS ONE* **8**, e79018 (2013).
- Lindström, S. A. M., Herbertsson, L., Rundlöf, M., Bommarco, R. & Smith, H. G. Experimental evidence that honeybees depress wild insect densities in a flowering crop. *Proc R Soc B* **283**, 20161641 (2016).
- Rollin, O. *et al.* Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agric. Ecosyst. Environ.* **179**, 78–86 (2013).
- Potts, S. G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer, P. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* **84**, 2628–2642 (2003).
- Le Féon, V. *et al.* Solitary bee abundance and species richness in dynamic agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* **166**, 94–101 (2013).
- Guédot, C., Bosch, J. & Kemp, W. P. Relationship between body size and homing ability in the genus *Osmia* (Hymenoptera: Megachilidae). *Ecol. Entomol.* **34**, 158–161 (2009).
- Greenleaf, S., Williams, N., Winfree, R. & Kremen, C. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* **153**, 589–596 (2007).
- Fretwell, S. D. & Lucas, H. L. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheor.* **19**, 16–36 (1970).
- Ohashi, K. & Yahara, T. Visit larger displays but probe proportionally fewer flowers: counterintuitive behaviour of nectar-collecting bumble bees achieves an ideal free distribution. *Funct. Ecol.* **16**, 492–503 (2002).
- Shipley, B. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* **90**, 363–368 (2009).
- Shipley, B. The AIC model selection method applied to path analytic models compared using a d-separation test. *Ecology* **94**, 560–564 (2013).
- Couvillon, M. J., Schürch, R. & Ratnieks, F. L. W. Waggle dance distances as integrative indicators of seasonal foraging challenges. *PLoS ONE* **9**, e93495 (2014).
- Steffan-Dewenter, I. & Kuhn, A. Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **270**, 569–575 (2003).
- Visscher, P. K. & Seeley, T. D. Foraging strategy of Honeybee colonies in a temperate deciduous forest. *Ecology* **63**, 1790–1801 (1982).
- Thomson, D. Competitive interactions between the invasive European honey bee and native bumble bees. *Ecology* **85**, 458–470 (2004).
- Steffan-Dewenter, I. & Tschardt, T. Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia* **122**, 288–296 (2000).
- Abe, T., Wada, K., Kato, Y., Makino, S. & Okochi, I. Alien pollinator promotes invasive mutualism in an insular pollination system. *Biol. Invasions* **13**, 957–967 (2010).
- Hardin, G. The tragedy of the commons. *Science* **162**, 1243–1248 (1968).
- Zurbuchen, A. *et al.* Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biol. Conserv.* **143**, 669–676 (2010).

46. Westphal, C. *et al.* Measuring bee diversity in different european habitats and biogeographical regions. *Ecol. Monogr.* **78**, 653–671 (2008).
47. Fournier, A., Rollin, O., Le Féon, V., Decourtye, A. & Henry, M. Crop emptying rate and the design of pesticide risk assessment schemes in honey bee and wild bees (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.* **107**, 38–46 (2014).
48. Couvillon, M. J., Fensome, K. A., Quah, S. K. & Schürch, R. Summertime blues: August foraging leaves honey bees empty-handed. *Commun. Integr. Biol.* **7**, e28821 (2014).
49. Kühnel, S., Brückner, A., Schmelzle, S., Heethoff, M. & Blüthgen, N. Surface area–volume ratios in insects. *Insect Sci.* **24**, 829–841 (2017).
50. Borrell, B. J. Scaling of nectar foraging in orchid bees. *Am. Nat.* **169**, 569–580 (2007).
51. Henry, M. *et al.* Reconciling laboratory and field assessments of neonicotinoid toxicity to honeybees. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **282**, 20152110 (2015).
52. Dormann, C. F. *et al.* Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* **30**, 609–628 (2007).
53. Cohen, J. *Statistical power analysis for the behavioral sciences.* (Routledge, 1988).
54. Ver Hoef, J. M. & Boveng, P. L. Quasi-Poisson vs. Negative Binomial regression: how should we model overdispersed count data? *Ecology* **88**, 2766–2772 (2007).
55. Anderson, D. R., Link, W. A., Johnson, D. H. & Burnham, K. P. Suggestions for presenting the results of data analyses. *J. Wildl. Manag.* **65**, 373–378 (2001).
56. Burnham, K. P. & Anderson, D. R. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach.* (Springer Verlag, 2002).

Acknowledgements

We thank P. Cavallin from the French Coastal Protection agency and P.-C. Herzog, P. Potard and F. Marcoux from the French National Forest Office for funding, permissions and administrative assistance having facilitated our work in the protected area. P. Jourdan, C. Folton and A. Maisonnasse contributed to discussions on study design. L. Guilbaud, A. Delmas, M. Mathivet, R. Nouazé and J. Costa kindly helped with fieldwork and data collection. M. Aubert, E. Dufrène, D. Genoud, M. Kuhlmann, A. Pauly and S. Risch helped with bee identification, and C. Coiffait-Gombault and R. Celse with plant identification. H. Coleman assisted with language corrections and B. Geslin, I. Dajoz, C. Fontaine, L. Ropars and two anonymous reviewers provided useful comments on earlier versions of the manuscript.

Author Contributions

M.H. and G.R. were both involved at every stage of the study, including the conception of the experimental design, fieldwork, data collection and analysis and manuscript writing. M.H. conceived the data analysis design.

Additional Information

Supplementary information accompanies this paper at <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27591-y>.

Competing Interests: The authors declare no competing interests.

Publisher's note: Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons license, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons license and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this license, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

© The Author(s) 2018

Curriculum vitae Mickaël Henry

Chargé de recherche : Écologie de l'approvisionnement chez les Apiformes

Adresse professionnelle

UR 406 Abeilles & Environnement
INRAE, Site Agroparc
84914 Avignon cedex 9
Tel. ++33 (0)4 32 72 26 25
mickael.henry@inrae.fr

Parcours académique

Jan. 2018 – Prés. : Directeur d'Unité, UR 406 Abeilles & Environnement, INRAE.

Oct. 2009 – Prés. : Chargé de Recherche, UR 406 Abeilles & Environnement, INRAE.

Sept. 2008 – Août 2009 : Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche (ATER), Université Rennes 1, UMR 6553 Ecobio ; équipe Paysaclim.

Déc. 2007 – Août 2008 : Post-Doctorat 2. *The role of competition and ecological drift in shaping nectar bat communities.* Responsable: Dr. Kathryn Stoner. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.

Nov. 2006 – Nov 2007 : Post-Doctorat 1. *Cognitive abilities and foraging performance of nectar bats at flower patches.* Responsable: Dr. Kathryn Stoner. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.

Nov. 2005 Doctorat en Biologie, Spécialité Ecologie, Univ. Paris VI, France. *Le déclin des populations de chauves-souris frugivores en forêt néotropicale fragmentée – conséquences sur la dispersion des graines.* Directeur de thèse : P. Charles-Dominique (CNRS UPS 656, Cayenne, Guyane), Codirectrice de thèse : E. Kalko (Universität Ulm, Allemagne)

Juin 2001 Master canadien en Biologie et Ecologie Animale, Université de Sherbrooke, Québec, Canada. *Etude de l'écologie d'une population de Petites Chauves-Souris Brunes (Myotis lucifugus Leconte) en vue d'un programme de conservation.* Directeur : Donald Thomas.

Juil. 1999 double Maîtrise française et canadienne, Biologie des Organismes et des Populations, Université de Rennes I, via le diplôme de second cycle en Gestion de la Faune et de ses Habitats, Université du Québec à Rimouski, Québec, Canada (échange CREPUQ). *Bilan des connaissances de l'écologie des communautés de chauves-souris frugivores d'Afrique équatoriale (Mégachiroptères).*

Juil. 1998 Baccalauréat canadien (Licence) en Biologie, dominance aménagement de la faune et de ses habitats, Université du Québec à Rimouski, Québec, Canada.

Juil. 1997 DEUG Sciences de la Vie, option éco-éthologie et biologie des organismes. Université de Rennes I, France.

Distinctions pour des travaux de recherches

2013 Laurier Jeune Chercheur 2013, INRA

2013 Prix La Recherche de Biologie – magazine La Recherche

2008 Award for Excellence in Tropical Biology and Conservation – Biotropica-ATBC

1999 Bourse d'Excellence de l'université de Sherbrooke, promotion Master 1999-2000; Qc, Canada.

Bourses d'étude

2007 Bourse de Post-Doctorat, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico.

2006 Bourse de Post-Doctorat, Fondation Fyssen, Paris, France.

2003 Bourse de thèse, Fondation des Treilles, Paris, France.

1998 Bourse de mobilité du Conseil Régional pour études à l'étranger ; Rennes, France.

Informations complémentaires

Langues : Français (langue maternelle), Anglais et Espagnol (lus, parlés, écrits).

Affiliations : Société Française d'Ecologie (SFE), Association *Apoidea Gallica* pour l'étude et la conservation des abeilles sauvages.

1996-97 : **Correspondant local de presse** pour l'université de Rennes I, Ouest-France.

1995-96 : **Lauréat Zellidja** pour la réalisation de deux reportages ethnographiques, fondation Zellidja.

Description de la thématique de recherche

Écologie de l'approvisionnement chez les Apiformes

Objectif général : Etablir des bases théoriques de l'écologie de l'approvisionnement chez les abeilles, afin de proposer aux agronomes, apiculteurs et biologistes de la conservation des solutions opérationnelles pour la protection des abeilles dans les agro-écosystèmes.

Mots-clés :

- Écologie des Apiformes
- Écologie de l'approvisionnement centralisé
- Écologie spatiale
- Agroécologie et Écologie de la conservation

Modèles d'étude : Les Apiformes, c'est-à-dire les abeilles au sens large, incluant non seulement l'abeille domestique *Apis mellifera*, mais également l'ensemble des espèces sauvages (un millier d'espèces en France métropolitaine).

Cadre conceptuel : Utilisation de la notion d'*approvisionnement centralisé*, faisant référence aux organismes inféodés à un nid, et dont la subsistance dans les milieux anthropiques est contrainte par la nécessité d'obtenir des ressources dans l'environnement direct du nid. Les abeilles sont des organismes à approvisionnement centralisé, potentiellement limités par la disponibilité des ressources florales dans les paysages simplifiés.

Approches scientifiques : combinaison d'approches mécanistes (modèles théoriques) et d'approches empiriques. La recherche appliquée au sein de l'UR 406 Abeilles et Environnement est en particulier favorisée par sa structuration en UMT (Unité Mixte Technologique), hébergeant des ingénieurs d'instituts techniques en lien direct avec les filières agricoles et apicoles.

Principales collaborations scientifiques nationales et internationales récentes (hors unité de recherche)

Interactions écologiques entre abeilles domestiques et sauvages

Peter SØRENSEN (Aarhus Univ., Danemark)

Cécile BARNAUD (UMR Dynafor, INRAE Toulouse)

Axel DECOURTYE (ITSAP, Avignon)

Fabrice REQUIER (EGCE, IRD-CNRS Gif-sur-Yvette)

Benoît GESLIN (IMBE, Aix-Marseille Université)

Écologie de l'approvisionnement et écophysiologie des abeilles

Sara LEONHARDT (Tech. Univ. Munich, Allemagne)

Pierrick AUPINEL et Jean-François ODOUX (UE Entomologie INRA Le Magneraud)

Vincent BRETAGNOLLE (CNRS CEBC Chizé)

Axel DECOURTYE et Fabrice ALLIER (ITSAP, Avignon)

Écologie des communautés des abeilles et service écosystémique de pollinisation
Oriane ROLLIN (Univ. Lisbonne, Portugal / CARI, Louvain-la-Neuve, Belgique)
Isabelle DAJOZ (IEES, Univ. Paris VII)
Vincent BRETAGNOLLE (CNRS CEBC Chizé)

Modélisation de la dynamique des colonies d'abeilles domestiques
Juliet OSBORN et Matthias BECHER (Exeter Univ., UK)
Volker GRIMM (Dep. Analysis of Ecological Systems, UFZ Leipzig, Allemagne)
Fabrice REQUIER (EGCE, IRD-CNRS Gif-sur-Yvette)

Écotoxicologie des abeilles
Axel DECOURTYE, Fabrice ALLIER et Julie Fourrier (ITSAP, Avignon)
Pierrick AUPINEL et Jean-François ODOUX (UE Entomologie INRA Le Magneraud)
Vincent BRETAGNOLLE (CNRS CEBC Chizé)

Pilotage et participation à des projets de recherche

Projets lauréats à des appels d'offre nationaux ou internationaux

- 2019-22: programme européen BIODIVERSA, **Collaborateur** projet "NUTRIB2 - Nutrition as critical link between biodiversity and bee health" (col. Allemagne, Belgique, Autriche, Pologne, France)
- 2017-19: programme des fonds européens FEAGA, **Collaborateur** projet "TOOLBEE - Tester des outils de suivi des colonies d'abeilles et des risques d'affaiblissement" (INRA Magneraud, CNRS Chizé)
- 2013-16: programme des fonds européens FEAGA, **Coordinateur** du projet "RISQAPI - Lien spatial entre usage des pesticides et risques d'affaiblissement des colonies en système de grandes cultures" (ACTA, ITSAP, INRA Magneraud, CNRS Chizé, MNHN, Univ. La Rochelle, Univ. Exeter – UK)
- 2012-14: programme CAS DAR, **Responsable de WP** projet "INTERAPI - Influence des CIPAN nectarifères et pollinifères sur la dynamique des colonies d'abeilles domestiques en zone de grandes cultures en période de pré-hivernage des colonies" (ACTA, ITSAP, INRA Magneraud, ARVALIS)
- 2011-18: programme ECOPHYTO 2018 EXPE, **Collaborateur** projet "DEPHY Abeilles - Organisation d'un réseau d'agriculteurs pour la mise en place de systèmes de culture innovants pour la protection des abeilles" (ITSAP, INRA Magneraud, CNRS Chizé)
- 2010-13: programme des fonds européens FEAGA, **Responsable de WP**, projet "TECHBEE - Nouvelles technologies d'enregistrement automatique des comportements pour mesurer les effets non-intentionnels du thiamethoxam chez l'abeille domestique" (ACTA, ITSAP, INRA Magneraud)
- 2009-11: programme CAS DAR, **Responsable de WP** projet "POLINOV - Conception et évaluation de systèmes de culture innovants conciliant les enjeux de protection des abeilles et de durabilité de l'apiculture" (ACTA, ITSAP, INRA Magneraud, CNRS Chizé)

Projets Lauréats à des appels d'offre internes et autres collaborations scientifiques

- 2021-22: **Coordinateur** projet du département INRAE SPE: "AIR-Concept – the Apiary Influence Range concept: concept de gestion apicole basée sur la distance d'emprise pour concilier les enjeux de production de miel et de conservation des abeilles sauvages", Unité Abeilles & Environnement
- 2020-23: **Collaborateur** projet R&D : "Odyssée: Evaluation du succès de nidification des abeilles sauvages dans des aménagements urbains en béton" (Société VICAT)
- 2020-22: **Coordinateur** projet R&D : "Abeilles Bleues Phase II: interactions écologiques entre abeilles domestiques et abeilles sauvages dans un contexte expérimental de restauration des habitats naturels, sur le site de la Côte Bleue (PACA) et ses habitats de garrigue" (Conservatoire du Littoral, INRAE Recover)
- 2019-21: **Co-responsable de WP** projet R&D : "TOXPOLLEN - Effet de la contamination du pollen par des résidus de pesticides sur l'état sanitaire des colonies d'abeilles domestiques" (ANSES, ITSAP, INRA Magneraud, CNRS Chizé)

- 2018-19: **Coordinateur** projet transversal d'unité: "Etablissement des profils macrophysiologiques standards chez les abeilles sauvages ", Unité Abeilles & Environnement
- 2017-18: **Coordinateur** projet du département INRAE SPE: "MACROBEE - Approche macrophysiologique pour estimer la sensibilité des abeilles sauvages aux changements environnementaux", Unité Abeilles & Environnement
- 2014-15: **Collaborateur** projet transversal d'unité "Transfert de virus entre abeilles domestiques et sauvages", Unité Abeilles & Environnement
- 2013-14: **Collaborateur** projet transversal d'unité "Développement de la méthode de trajectométrie pour l'étude des effets subléthaux des pesticides", Unité Abeilles & Environnement
- 2015-17: **Coordinateur** projet R&D : "Abeilles Bleues : Evaluation de la compétition entre abeilles domestiques et abeilles sauvages lors d'une miellée de romarin" (Conservatoire du Littoral)
- 2011: **Collaborateur** projet R&D : "Etude des effets paysagers sur l'attractivité des bandes fleuries pour les abeilles domestiques" (ACTA, ARVALIS)
- 2010-15: **Collaborateur** programme LIFE + "Urbanbees - Ecology and conservation of urban bees" (INRA Abeilles & Environnement / Natural History Museum, London)
- 2008: **Coordinateur** projet R&D "Dispersion des graines par les chauves-souris dans les paysages martiniquais" (convention CNRS/MNHU UMR 5176 Ecotrop - DIREN Martinique)

Contribution à l'évaluation de la recherche

2017-2020: **Membre nommé de la Commission Scientifique Spécialisée** – Biologie des Populations et Ecologie (CSS BPE) de l'INRA pour l'évaluation institutionnelle des chercheurs.

Relecteur pour des revues scientifiques indexées – 51 relectures d'articles pour 28 revues indexées :
 Acta Oecol. (3), Agric. Ecosyst. Environ. (1), Apidologie (5), Behav. Ecol. Sociobiol. (1), Biodiv. Cons. (1), Biol. Cons. (1), Biotropica (3), Bull. Entomol. Res. (1), Chiroptera Neotrop. (2), Current Opinion Insect Sc. (1), Current Zool. (1), Ecography (1), Ecol. Model. (1), Ecotoxicology (2), Func. Ecol. (2), J. Anim. Ecol. (1), J. Appl. Ecol. (3), J. Appl. Stat. (1), J. Nat. Hist. (1), J. Trop. Ecol. (4), Mammalia (3), Oecologia (2), PLoS One (3), Proc. R. Soc. B (2), Rev. Ecol Terre & Vie (1), Sc. Reports (1), Science (2), TREE (1).

Évaluateur de projets pour des agences de financement – 12 évaluations, dont 3 appels à projets internationaux, 2020: Appel à projet FR Eccorev; 2019: Programme ECOPHYTO - Transition Ecologique (France); 2018: Bourse de thèse CIFRE (France); 2017: Programme ECOSud (France-Uruguay); 2015: programme CESAB, FRB (France); 2015: Appel à projet du département INRA SPE (France); 2013: programme ANR Agrobiosphère (France); 2012: programme de collaboration ECOSud (France-Argentine); 2011: programme interdisciplinaire INGECO (France); 2010: National Fellowships Committee for Graduate Women in Science 2010 (USA).

Contribution à la formation et à l'enseignement supérieur

2010-21: **Encadrement de stage – 16 stages de Master et 7 stages de DUT / Licence :** LEWIN Maxime (2021, L3 Montpellier); BOURDON Sarah (2021, M2 Aix-Marseille); LEMOINE Taïna (2020, M2 Montpellier); MOUILLARD-LAMPLE Léo (2019, M2 AgroParisTec); LECLERCQ Vincent (2019, M2 Paris-Saclay); SALLA-NTOUNGA Alexandre (2018, M2 Aix-Marseille); RAVAUTE Laurie (2017, L2 Avignon); COSTA Jonathan (2017, M1 Montpellier); NOUAZE Richard (2016, M1 Paris VII); MATHIVET Mathieu (2016, M1 Paris VII); MARION Solène (2016, M2 Montpellier); DELMAS Aurélie (2015, M1 Montpellier); RIVIERE Sarah (2014, M1 Bordeaux); URRUTIA Virginie (2014, M2 Dijon); RUGER Charlotte (2013, M2 Rennes); BERTRAND Colette (2012, M2 Nancy); HAEFFLINGER Alexandre (2012, DUT Colmar); GUIRAO Anne-Laure (2012, M2 Montpellier); HENRY Alix (2012, L3 Rennes); FOURNIER Alice (2012, L3 Lyon); BEGUIN Maxime (2011, M2 Perpignan); MAFFRE Cyril (2011, DUT Avignon); BARBIER Benjamin (2010, L3 Dignes-les-Bains).

- 2017: **Rapporteur dans un jury de recrutement** MCF, section 67 (Ecologie des interactions plantes-pollinisateurs, Univ. Paris-Diderot)
- 2016: **Participation à un MOOC** (Cours accessible en ligne), Michel Goldberg, UMRi CNRS 7266 / Univ. La Rochelle: "La controverse sur la toxicité des insecticides pour les abeilles".
- 2019-20: **Intervenant** formation EHEA (Ecole des Hautes Etudes en Apiculture), 3h/an

Contribution à l'encadrement doctoral et post-doctoral

Encadrements de post-doctorat

2014-16: REQUIER Fabrice, Modélisation mécaniste du fonctionnement des colonies d'abeilles domestiques

Co-encadrements de thèses

- 2020-Prés.: FAUVIAU Arthur (Sciences de la nature et de l'homme, Sorbonne Univ.), Résilience du service de pollinisation en milieu urbain (Co-encadrante: Isabelle DAJOZ, IEES Paris)
- 2020-Prés.: LEROY Clémentine (Agrosociétés & Sciences, Avignon Univ.), Evaluation de la sensibilité des abeilles sauvages aux variations des ressources florales à travers une approche écophysiologique (Co-encadrants: Cédric ALAUX et Jean-Luc BRUNET, INRAE AE)
- 2019-Prés.: MOUILLARD-LAMPLE Léo (Agrosociétés & Sciences, Avignon Univ.), Gestion spatiale et collective de l'apiculture conciliant production de miel et conservation des abeilles sauvages (Co-encadrants: Axel DECOURTYE, ITSAP; Cécile BARNAUD, INRAE DYNAFOR)
- 2011-14: FORTEL Laura (Sciences et Agrosociétés, Avignon Univ.), Ecologie et conservation des abeilles le long d'un gradient d'urbanisation (Co-encadrants: Mohamed El MAATAOUI, Avignon Univ.; Bernard VAISSIERE, INRA AE)
- 2010-13: ROLLIN Oriane (Sciences et Agrosociétés, Avignon Univ.), Etude multi-échelle du patron de diversité des abeilles et utilisation des ressources fleuries dans un agrosystème intensif (Co-encadrant: M. El MAATAOUI, Avignon Univ.)

Jurys d'HDR

2021: **Jury d'HDR (examineur)**, LIHOREAU Mathieu, Univ. Toulouse III, Cognitive underpinnings of social behaviour in insects

Jurys de thèses

- 2019: **Jury de thèse (rapporteur)**, COLIN Theotime, Univ. MacQuarie, Australie, Effect of chemical stress on the health of honey bee colonies
- 2018: **Jury de thèse (rapporteur)**, GERARD Maxence, Univ. Mons, Belgique, Phenotypic variability of European wild bees
- 2017: **Jury de thèse (examineur)**, DESAEGHER James, Univ. Paris-Saclay, Effets de l'urbanisation sur la morphologie florale et les relations plantes-pollinisateurs
- 2013: **Jury de thèse (examineur)**, GESLIN Benoît, UPMC Paris VI, Etude multi-échelles de l'effet des perturbations anthropiques sur l'écologie des insectes pollinisateurs : du comportement individuel à la structure des communautés
- 2013: **Jury de thèse (co-encadrant)**, ROLLIN Oriane, INRA Avignon, Univ. Avignon, Etude multi-échelle du patron de diversité des abeilles et utilisation des ressources fleuries dans un agrosystème intensif
- 2012: **Jury de thèse (examineur)**, AL HASSAN Diab, Univ. Rennes I, Rôle du paysage sur la répartition et l'abondance des pucerons et de leurs prédateurs carabiques

Comités de thèses

2010-21: **Membre de comités de thèse de 12 doctorants**, sur les thèmes de l'écologie du paysage et de l'écologie des pollinisateurs : DUBOIS Thibaud (2018-Prés., Univ. Toulouse III); GOULNIK Jérémie (2017-20, Univ. Lorraine); ALMASRI Hanine (2017-20, Univ. Avignon); ROPARS Lise (2016-20, Univ. Aix-Marseille); WINTERMANTEL Dimitry (2016-18, Univ. Poitiers); FOURNIER Alice (2015-19, Univ. Paris-Sud Orsay); KLEIN Simon (2015-18, MacQuarie Univ., Australie & Univ. Toulouse III); CHABERT Stan (2014-18, Univ. Avignon); LUGASSY Léa (2012-16, MNHN, Paris); FORTEL Laura (2011-14, Univ. Avignon); LEHEBEL-PERON Ameline (2011-14, Univ. Montpellier); BAILEY Samantha (2010-13, Univ. Orléans).

Autres responsabilités d'encadrement

2021: **Encadrement CDD Ingénieur**, BOURDON Sarah, Ecologie (Projet R&D VICAT), Evaluation du succès de nidification des abeilles sauvages dans des aménagements urbains en béton

2019-21: **Co-Encadrement CDD Ingénieur**, THOREAU Alix, Ecotoxicologie (projet R&D ANSES), Effet de la contamination du pollen par des résidus de pesticides sur l'état sanitaire des colonies d'abeilles domestiques

Contribution à l'animation scientifique et responsabilités dans des réseaux thématiques

2017-Prés.: **Co-animateur** de l'axe "Changements Globaux et Conservation" du GDR Pollineco (Groupement De Recherche Écologie des Pollinisateurs) : 115 participants, 23 laboratoires de France métropolitaine et DOM-TOM, Belgique et Suisse.

2019: **Membre du comité d'organisation** du congrès national "Insectes Sociaux", Avignon, France.

2010-19: **Membre du conseil scientifique** et animateur de la thématique Expérimentations au sein de l'UMT Prade (Unité Mixte Technologique Protection de l'abeille dans l'environnement).

2010-18: **Responsable des séminaires scientifiques** dans l'UR Abeilles & Environnement.

2010-18: **Co-animateur du dispositif expérimental ECOBEE** pour l'étude de l'écologie des abeilles domestiques en système de grandes cultures (CNRS CEBC Chizé et UE Entomologie INRA Le Magneraud).

2007-08: **Collaborateur de consortium de recherche international** "TEAM: Tropical Ecology, Assessment and Monitoring - Meta-analysis of long-term tropical bat surveys", responsable Christoph Meyer, Univ. Ulm, Allemagne.

2008: **Organisateur de symposium** en congrès international "Bat-plant interactions: ecological processes and evolutionary implications". Annual Meeting of The Association for Tropical Biology and Conservation (ATBC), Paramaribo, Suriname.

2007: **Organisateur de symposium** en congrès international "Landscape ecology of bats: from populations to communities". Annual Meeting of The Association for Tropical Biology and Conservation (ATBC), Morelia, Mexique.

2007: **Membre du comité d'organisation** du congrès international "Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation", Univ. Nacional Autónoma de México, Morelia, Mexique.

Direction de l'unité de recherche INRAE UR406 Abeilles et Environnement (2018-Prés.)

Conception d'un mode de gouvernance d'unité (Nomination d'une Directrice d'Unité adjointe, d'un Conseil de Service mensuel, d'un Comité Scientifique d'unité) pour un collectif d'une cinquantaine de personnes : 13 ingénieurs et chercheurs, 6 assistants ingénieurs, 6 techniciens de recherche et administratifs, 20 à 25 étudiants et contractuels.

Principales réalisations et faits marquants :

2018-Prés.: **Pilotage du déploiement dans l'unité des réformes administratives et organisationnelles de l'institut** (mise en place et régulation du télétravail, rationalisation des indemnités de sujétion, déploiement de l'outil de calcul du temps de travail, mise en place de systèmes de primes et compensations indemnitaires, dématérialisation des entretiens annuels du personnel...).

2018-Prés.: **Responsable d'entretien** (bis-)annuel de 17 agents titulaires (9 chercheurs et ingénieurs, 8 assistants ingénieurs et techniciens).

2018-Prés.: **Conception d'une Gestion Prévisionnelle des Emplois et Compétences de l'unité** (GPEC) et mise à jour annuelle.

2018-Prés.: **Pilotage de 4 comités de recrutement** ITA pour l'unité UR Abeilles & Environnement: Ingénieur Neurobiologie, Technicien Responsable de plateau expérimental apicole, Technicien Gestionnaire d'Unité, Technicien Informaticien d'unité.

2018-19: **Pilotage du Plan d'Action** "prévention des risques psycho-sociaux dans l'unité".

2020-21: **Pilotage du Plan d'Action** "Qualité, Sécurité, Environnement (QSE)".

2020-21: **Pilotage du Plan d'Action** "Prévention des risques allergiques liés aux piqûres d'abeilles"

2018-19: **Pilotage du Plan d'Action** "Scenarios de restructuration du rucher expérimental".

2019-21: **Pilotage du Plan d'Action** "Redéfinition et rationalisation des missions d'intérêt général et responsabilités collectives dans l'unité".

2018-Prés.: **Suivi du projet immobilier** CPER 2016-21 "Extension de l'unité abeilles" (définition des besoins, accompagnement de l'expertise de faisabilité et de la programmation des travaux).

2020-Prés.: **Suivi du projet immobilier** CPER 2021-26 "Apidoscope: rucher connecté pour la recherche et l'innovation en apidologie" (définition des utilisateurs et de leurs besoins, conception et budgétisation, demandes de financements).

2020-21: **Pilotage de la gestion de crise COVID dans l'unité** (Organisation de la continuité de service, Veille des mesures sanitaires préconisées par la cellule de crise du centre, mise en place d'un groupe d'action pour l'aménagement des locaux, régularisation du télétravail, instruction des attributions de primes COVID...).

Contribution au fonctionnement de collectifs

2020-Prés.: **Membre du Comité de Pilotage** "Diversité-Égalité" du Centre INRAE PACA.

2015-Prés.: **Membre de Conseil Scientifique des Utilisateurs** (CSU) : Plateforme Rucher Expérimental de l'UR Abeilles & Environnement, INRA PACA

2013-17: **Membre du Conseil Scientifique des Utilisateurs** (CSU), UE Entomologie, INRA Magneraud

2013: **Président de jury** de recrutement TR, Technicien d'élevage Apiculture (centre de Lusignan)

2011-18: **Représentant des agents** du grade des chargés de recherche au conseil de service de l'UR Abeilles & Environnement.

1. Articles scientifiques (revues avec comité de lecture)

1.1 Articles soumis : **3 préparations et soumissions en cours** – TREE, Front. Ecol. Evol., Cons. Physiol.

1.2 Articles publiés : **55 publications** (dont 19 en 1^{er} auteur et 10 en dernier auteur)

- Barascou, L., Brunet, J.-L., Belzunces, L., Decourtye, A., **Henry, M.**, Fourier, J., Le Conte, Y., Alaux, C., 2021. Pesticide risk assessment in honeybees: toward the use of behavioral and reproductive performances as assessment endpoints. *Chemosphere* 276, 130134. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.130134>
- Dalmon, A., Diévar, V., Thomasson, M., Fouque, R., Vaissière, B.E., Guilbaud, L., Le Conte, Y., **Henry, M.**, 2021. Possible spillover of pathogens between bee communities foraging on the same floral resource. *Insects* 12, 122. <https://doi.org/10.3390/insects12020122>
- Parreño, M.A., Alaux, C., Brunet, J.-L., Buydens, L., Filipiak, M., **Henry, M.**, Keller, A., Klein, A.-M., Kuhlmann, M., Leroy, C., Meeus, I., Palmer-Young, E., Piot, N., Requier, F., Ruedenauer, F., Smaghe, G., Stevenson, P.C., Leonhardt, S.D., 2021. Critical links between biodiversity and health in wild bee conservation. *Trends Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.11.013>
- Schatz, B., Drossart, M., **Henry, M.**, Geslin, B., Allier, F., Savajol, C., Gérard, M., Michez, D., 2021. Pollinator conservation in the context of global changes with a focus on France and Belgium. *Acta Oecol.* 112, 103765. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103765>
- Henry, M.**, Rodet, G., 2020. The apiary influence range: A new paradigm for managing the cohabitation of honey bees and wild bee communities. *Acta Oecol.* 105, 103555. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103555>
- Requier, F., **Henry, M.**, Decourtye, A., Brun, F., Aupinel, P., Rebaudo, F., Bretagnolle, V., 2020a. Measuring ontogenetic shifts in central-place foragers: A case study with honeybees. *J. Anim. Ecol.* 89, 1860–1871. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13248>
- Requier, F., Rome, Q., Villemant, C., **Henry, M.**, 2020b. A biodiversity-friendly method to mitigate the invasive Asian hornet's impact on European honey bees. *J. Pest Sci.* 93, 1–9. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01159-9>
- Wintermantel, D., Odoux, J.-F., Decourtye, A., **Henry, M.**, Allier, F., Bretagnolle, V., 2020. Neonicotinoid-induced mortality risk for bees foraging on oilseed rape nectar persists despite EU moratorium. *Science of The Total Environment* 704, 135400. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135400>
- Decourtye, A., Alaux, C., Le Conte, Y., **Henry, M.**, 2019. Toward the protection of bees and pollination under global change: present and future perspectives in a challenging applied science. *Curr. Opin. Insect Sc.* 35, 123–131. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.07.008>
- Monchanin, C., **Henry, M.**, Decourtye, A., Dalmon, A., Fortini, D., Bœuf, E., Dubuisson, L., Aupinel, P., Chevallereau, C., Petit, J., Fourier, J., 2019. Hazard of a neonicotinoid insecticide on the homing flight of the honeybee depends on climatic conditions and *Varroa* infestation. *Chemosphere.* <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.02.129>
- Rollin, O., Pérez-Méndez, N., Bretagnolle, V., **Henry, M.**, 2019. Preserving habitat quality at local and landscape scales increases wild bee diversity in intensive farming systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 275, 73–80. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.01.012>
- Henry, M.**, Rodet, G., 2018. Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas. *Sci. Rep.* 8, 9308. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27591-y>
- Requier, F., Rome, Q., Chiron, G., Decante, D., Marion, S., Menard, M., Muller, F., Villemant, C., **Henry, M.**, 2018. Predation of the invasive Asian hornet affects foraging activity and survival probability of honey bees in Western Europe. *J. Pest Sci.* 8, 9308. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1063-0>
- Alaux, C., Allier, F., Decourtye, A., Odoux, J.-F., Tamic, T., Chabirand, M., Delestra, E., Decugis, F., Conte, Y.L., **Henry, M.**, 2017. A 'Landscape physiology' approach for assessing bee health highlights the benefits of floral landscape enrichment and semi-natural habitats. *Sci. Rep.* 7, 40568. <https://doi.org/10.1038/srep40568>
- Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., **Henry, M.**, Ropars, L., Rollin, O., Thébault, E., Vereecken, N.J., 2017. Massively introduced managed species and their consequences for plant-pollinator interactions [HIGHLY CITED PAPER]. *Advances in Ecological Research* 57, 147–199. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.007>

- Henry, M.**, Becher, M.A., Osborne, J.L., Kennedy, P.J., Aupinel, P., Bretagnolle, V., Brun, F., Grimm, V., Horn, J., Requier, F., 2017. Predictive systems models can help elucidate bee declines driven by multiple combined stressors. *Apidologie* 48, 328–339. <https://doi.org/10.1007/s13592-016-0476-0>
- Requier, F., Odoux, J.-F., **Henry, M.**, Bretagnolle, V., 2017. The carry-over effects of pollen shortage decrease the survival of honeybee colonies in farmlands. *J. Appl. Ecol.* 54, 1161–1170. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12836>
- Decourtye, A., Vidau, C., Rollin, O., Requier, F., Rüger, C., Allier, F., Le Féon, V., Kretzschmar, A., Devillers, J., **Henry, M.**, Odoux, J.-F., 2016. Presence of wild and managed bees in the agricultural crops: overview of available data to reduce pesticide risk. *Cah. Agric.* 25, 44001. <https://doi.org/10.1051/cagri/2016025>
- Féon, V.L., **Henry, M.**, Guilbaud, L., Coiffait-Gombault, C., Dufrière, E., Kolodziejczyk, E., Kuhlmann, M., Requier, F., Vaissière, B.E., 2016. An expert-assisted citizen science program involving agricultural high schools provides national patterns on bee species assemblages. *J Insect Conserv* 1–14. <https://doi.org/10.1007/s10841-016-9927-1>
- Fortel, L., **Henry, M.**, Guilbaud, L., Mouret, H., Vaissière, B.E., 2016. Use of human-made nesting structures by wild bees in an urban environment. *J Insect Conserv* 20, 239–253. <https://doi.org/10.1007/s10841-016-9857-y>
- Charreton, M., Decourtye, A., **Henry, M.**, Rodet, G., Sandoz, J.-C., Charnet, P., Collet, C., 2015. A locomotor deficit induced by sublethal doses of pyrethroid and neonicotinoid insecticides in the honeybee *Apis mellifera*. *PLoS ONE* 10, e0144879. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144879>
- Henry, M.**, Cerrutti, N., Aupinel, P., Decourtye, A., Gayrard, M., Odoux, J.-F., Pissard, A., Rüger, C., Bretagnolle, V., 2015. Reconciling laboratory and field assessments of neonicotinoid toxicity to honeybees [HIGHLY CITED PAPER]. *Proc. R. Soc. B* 282, 20152110. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2110>
- Kleijn, D., Winfree, R., Bartomeus, I., Carvalheiro, L.G., **Henry, M.**, Isaacs, R., Klein, A.-M., Kremen, C., M'Gonigle, L.K., Rader, R., Ricketts, T.H., Williams, N.M., Lee Adamson, N., Ascher, J.S., Báldi, A., Batáry, P., Benjamin, F., Biesmeijer, J.C., Blitzler, E.J., Bommarco, R., Brand, M.R., Bretagnolle, V., Button, L., Cariveau, D.P., Chifflet, R., Colville, J.F., Danforth, B.N., Elle, E., Garratt, M.P.D., Herzog, F., Holzschuh, A., Howlett, B.G., Jauker, F., Jha, S., Knop, E., Krewenka, K.M., Le Féon, V., Mandelik, Y., May, E.A., Park, M.G., Pisanty, G., Reemer, M., Riedinger, V., Rollin, O., Rundlöf, M., Sardiñas, H.S., Scheper, J., Sciligo, A.R., Smith, H.G., Steffan-Dewenter, I., Thorp, R., Tschamntke, T., Verhulst, J., Viana, B.F., Vaissière, B.E., Veldtman, R., Westphal, C., Potts, S.G., 2015. Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation [HIGHLY CITED PAPER]. *Nat. Commun.* 6. <https://doi.org/10.1038/ncomms8414>
- Meyer, C.F.J., Aguiar, L.M.S., Aguirre, L.F., Baumgarten, J., Clarke, F.M., Cosson, J.-F., Estrada Villegas, S., Fahr, J., Faria, D., Furey, N., **Henry, M.**, Jenkins, R.K.B., Kunz, T.H., Cristina MacSwiney González, M., Moya, I., Pons, J.-M., Racey, P.A., Rex, K., Sampaio, E.M., Stoner, K.E., Voigt, C.C., von Staden, D., Weise, C.D., Kalko, E.K.V., 2015. Species undersampling in tropical bat surveys: effects on emerging biodiversity patterns. *J Anim Ecol* 84, 113–123. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12261>
- 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 [HIGHLY CITED PAPER]. *Ecol. Appl.* 25, 881–890. <https://doi.org/10.1890/14-1011.1>
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Fortel, L., Guilbaud, L., **Henry, M.**, 2015. Habitat, spatial and temporal drivers of diversity patterns in a wild bee assemblage. *Biodivers Conserv* 1–20. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0852-x>
- Avila-Cabadilla, L.D., Stoner, K.E., Nassar, J.M., Espírito-Santo, M.M., Alvarez-Añorve, M.Y., Aranguren, C.I., **Henry, M.**, González-Carcacia, J.A., Dolabela Falcão, L.A., Sanchez-Azofeifa, G.A., 2014. Phyllostomid bat occurrence in successional stages of neotropical dry forests. *PLoS ONE* 9, e84572. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084572>
- Deguines, N., Jono, C., Baude, M., **Henry, M.**, Julliard, R., Fontaine, C., 2014. Large-scale trade-off between agricultural intensification and crop pollination services. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12, 212–217. <https://dx.doi.org/10.1890/130054>
- Fortel, L., **Henry, M.**, Guilbaud, L., Guirao, A.L., Kuhlmann, M., Mouret, H., Rollin, O., Vaissière, B.E., 2014. Decreasing abundance, increasing diversity and changing structure of the wild bee community (Hymenoptera: Anthophila) along an urbanization gradient. *PLoS ONE* 9, e104679. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104679>

- Fournier, A., Rollin, O., Le Féon, V., Decourtye, A., **Henry, M.**, 2014. Crop emptying rate and the design of pesticide risk assessment schemes in honey bee and wild bees (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.* 107, 38–46. <http://dx.doi.org/10.1603/EC13087>
- Henry, M.**, Bertrand, C., Le Féon, 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. *Nat. Commun.* 5, 4359. <https://doi.org/10.1038/ncomms5359>
- 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. *J. Api. Res.* 53, 57–66. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.53.1.05>
- Requier, F., **Henry, M.**, Decourtye, A., 2014. The RFID chip flies to the aid of bees - Les puces RFID volent au secours des abeilles. *Biofutur* 357, 46–51. <https://hal.inrae.fr/hal-02630091>
- Rodet, G., **Henry, M.**, 2014. Analytic partitioning of honeybee (*Apis mellifera* L.) flight activity at nest entrance: adaptation and behavioural inertia in a changing environment. *Ecological Research* 29, 1043–1051. <https://doi.org/10.1007/s11284-014-1191-9>
- Decourtye, A., **Henry, M.**, Desneux, N., 2013. Environment: Overhaul pesticide testing on bees. *Nature* 497, 188–188. <https://doi.org/10.1038/497188a>
- Henry, M.**, 2013. Assessing homing failure in honeybees exposed to pesticides: Guez's (2013) criticism illustrates pitfalls and challenges. *Front. Physiol* 4, 352. <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00352>
- Henry, M.**, Decourtye, A., 2013. Ecological relevance in honeybee pesticide risk assessment: developing context-dependent scenarios to manage uncertainty. *Front. Physiol.* 4, 62. <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00062>
- Le Féon, V., Burel, F., Chifflet, R., **Henry, M.**, Ricroch, A., Vaissière, B.E., Baudry, J., 2013. Solitary bee abundance and species richness in dynamic agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 166, 94–101. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.06.020>
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Decourtye, A., Michel, N., Vaissière, B.E., **Henry, M.**, 2013. Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 179, 78–86. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.07.007>
- Henry, M.**, Béguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J.-F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S., Decourtye, A., 2012a. Response to comment on “A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees.” *Science* 337, 1453–1453. <https://doi.org/10.1126/science.1224930>
- Henry, M.**, Béguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J.-F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S., Decourtye, A., 2012b. A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees [HIGHLY CITED PAPER]. *Science* 336, 348–350. <https://doi.org/10.1126/science.1215039>
- Henry, M.**, Fröchen, M., Maillet-Mezeray, J., Breyne, E., Allier, F., Odoux, J.-F., Decourtye, A., 2012c. Spatial autocorrelation in honeybee foraging activity reveals optimal focus scale for predicting agro-environmental scheme efficiency. *Ecol. Model.* 225, 103–114. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.11.015>
- Henry, M.**, Stoner, K.E., 2011. Relationship between Spatial Working Memory Performance and Diet Specialization in Two Sympatric Nectar Bats. *PLoS ONE* 6, e23773. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023773>
- Meyer, C.F.J., Aguiar, L.M.S., Aguirre, L.F., Baumgarten, J., Clarke, F.M., Cosson, J.-F., Villegas, S.E., Fahr, J., Faria, D., Furey, N., **Henry, M.**, Hodgkison, R., Jenkins, R.K.B., Jung, K.G., Kingston, T., Kunz, T.H., Cristina MacSwiney Gonzalez, M., Moya, I., Patterson, B.D., Pons, J.-M., Racey, P.A., Rex, K., Sampaio, E.M., Solari, S., Stoner, K.E., Voigt, C.C., von Staden, D., Weise, C.D., Kalko, E.K.V., 2011. Accounting for detectability improves estimates of species richness in tropical bat surveys. *Journal of Applied Ecology* 48, 777–787. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.01976.x>
- Henry, M.**, Cosson, J.F., Pons, J.M., 2010. Modelling multi-scale spatial variation in species richness from abundance data in a complex neotropical bat assemblage. *Ecological Modelling* 221, 2018–2027. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.05.011>
- Meyer, C.F.J., Aguiar, L.M.S., Aguirre, L.F., Baumgarten, J., Clarke, F.M., Cosson, J.-F., Villegas, S.E., Fahr, J., Faria, D., Furey, N., **Henry, M.**, Hodgkison, R., Jenkins, R.K.B., Jung, K.G., Kingston, T., Kunz, T.H., MacSwiney Gonzalez, M.C., Moya, I., Pons, J.-M., Racey, P.A., Rex, K., Sampaio, E.M., Stoner, K.E., Voigt, C.C., Staden, D. von, Weise, C.D., Kalko, E.K.V., 2010. Long-term monitoring of tropical bats for anthropogenic impact assessment: Gauging the statistical power to detect population change. *Biological Conservation* 143, 2797–2807. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.029>

- Avila-Cabadilla, L.D., Stoner, K.E., **Henry, M.**, Alvarez-Añorve, M.Y., 2009. Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 258, 986–996. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.12.011>
- Henry, M.**, 2008. 2008 Biotropica Award for Excellence in Tropical Biology and Conservation. *Biotropica* 40, 653–654. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00447.x>
- Henry, M.**, Cosson, J.-F., Pons, J.-M., 2007a. Abundance may be a misleading indicator of fragmentation-sensitivity: The case of fig-eating bats. *Biological Conservation* 139, 462–467. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.06.024>
- Henry, M.**, Jouard, S., 2007. Effect of bat exclusion on patterns of seed rain in tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica* 39, 510–518. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00286.x>
- Henry, M.**, Kalko, E.K.V., 2007. Foraging strategy and breeding constraints of *Rhinophylla pumilio* (Phyllostomidae) in the Amazon lowlands. *Journal of Mammalogy* 88, 81–93. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-001R1.1>
- Henry, M.**, Pons, J.-M., Cosson, J.-F., 2007b. Foraging behaviour of a frugivorous bat helps bridge landscape connectivity and ecological processes in a fragmented rainforest. *Journal of Animal Ecology* 76, 801–813. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01258.x>
- Delaval, M., **Henry, M.**, Charles-Dominique, P., 2005. Interspecific competition and niche partitioning: example of a Neotropical rainforest bat community. *Revue d'écologie* 60, 149–165. <http://hdl.handle.net/2042/55642>
- Henry, M.**, Barrière, P., Gautier-Hion, A., Colyn, M., 2004. Species composition, abundance and vertical stratification of a bat community (Megachiroptera: Pteropodidae) in a West African rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 20, 21–29. <https://doi.org/10.1017/S0266467404006145>
- Henry, M.**, Thomas, D.W., Vaudry, R., Carrier, M., 2002. Foraging Distances and Home Range of Pregnant and Lactating Little Brown Bats (*Myotis lucifugus*). *Journal of Mammalogy* 83, 767–774. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2002\)083<0767:FDAHRO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2002)083<0767:FDAHRO>2.0.CO;2)

1.3 Datapapers : 1 publication

- Chase, J.M., Liebergesell, M., Sagouis, A., May, F., Blowes, S.A., Berg, Å., Bernard, E., Brosi, B.J., Cadotte, M.W., Cayuela, L., Chiarello, A.G., Cosson, J.-F., Cresswell, W., Dami, F.D., Dauber, J., Dickman, C.R., Didham, R.K., Edwards, D.P., Farneda, F.Z., Gavish, Y., Gonçalves-Souza, T., Guadagnin, D.L., **Henry, M.**, López-Baucells, A., Kappes, H., MacNally, R., Manu, S., Martensen, A.C., McCollin, D., Meyer, C.F.J., Neckel-Oliveira, S., Nogueira, A., Pons, J.-M., Raheem, D.C., Ramos, F.N., Rocha, R., Sam, K., Slade, E., Stireman, J.O., Struebig, M.J., Vasconcelos, H., Ziv, Y., n.d. FragSAD: A database of diversity and species abundance distributions from habitat fragments A UPDATER – In Press. *Ecology* 0. <https://doi.org/10.1002/ecy.2861>

2. Ouvrages, chapitres d'ouvrages : 10 chapitres, dont 2 en premier auteur.

- Alaux, C., Brunet, J.-L., **Henry, M.**, 2021. Integrating physiological and ecological data to increase the effectiveness of bee protection and conservation, in: Madliger, C.L., Franklin, C.E., Love, O.P., Cooke, S.J. (Eds.), *Conservation Physiology: Applications for Wildlife Conservation and Management*. Oxford, UK, pp. 57–67.
- Henry, M.**, 2020. Promouvoir la pollinisation entomophile : une vision à large échelle, in: Richard, G., Lescourret, F., Magda, D. (Eds.), *Les Services Écosystémiques Dans Les Espaces Agricoles. Paroles de Chercheur(e)s, Metaprogramme Inra Ecoserv*. pp. 63–68. https://doi.org/10.15454/nwq9-zk60_book
- Gayrard, E., Chabert, A., Emonet, E., Plantureux, S., Chaigne, G., Arjaure, G., Allier, F., Bretagnolle, V., **Henry, M.**, Decourtye, A., 2015. Systèmes de culture innovants conciliant protection des abeilles et durabilité de l'agriculture, in: Maire, E., Laffly, D. (Eds.), *Abeilles et Paysages: Enjeux Apicoles et Agricoles*, Update Sciences & Technologies, Editions Quae. pp. 101–114.
- Henry, M.**, Odoux, J.-F., Requier, F., Rollin, O., Tamic, T., Toullet, C., Le Mogne, C., Peyra, E., Decourtye, A., Aupinel, P., Bretagnolle, V., 2015. Abeilles domestiques dans une plaine céréalière intensive : la composition du paysage influence la dynamique des colonies, in: Maire, E., Laffly, D. (Eds.), *Abeilles et Paysages: Enjeux Apicoles et Agricoles*, Update Sciences & Technologies, Editions Quae. pp. 115–119.

- Stoner, K.E., **Henry, M.**, 2008. Seed dispersal and frugivory in tropical ecosystems, in: Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS), Tropical Biology And Natural Resources, UNESCO.
- Thomas, D.W., **Henry, M.**, 2013a. *Eidolon helvum* African Straw-coloured Fruit Bat, in: Happold, M., Happold, D.C.D. (Eds.), Mammals of Africa, Bloomsbury Publishing. London, UK., pp. 232–234.
- Thomas, D.W., **Henry, M.**, 2013b. *Epomops buettikoferi* Büttikofer's Epauletted Fruit Bat, in: Happold, M., Happold, D.C.D. (Eds.), Mammals of Africa, Bloomsbury Publishing. London, UK., pp. 253–255.
- Thomas, D.W., **Henry, M.**, 2013c. *Micropteropus pusillus* Peter's Lesser Epauletted Fruit Bat, in: Happold, M., Happold, D.C.D. (Eds.), Mammals of Africa, Bloomsbury Publishing. London, UK., pp. 270–272.
- Thomas, D.W., **Henry, M.**, 2013d. *Myonycteris torquata* Little Collared Fruit Bat, in: Happold, M., Happold, D.C.D. (Eds.), Mammals of Africa, Bloomsbury Publishing. London, UK., pp. 275–276.
- Decourtye, A., Alaux, C., Odoux, J.-F., **Henry, M.**, Vaissière, B.E., Le Conte, Y., 2011. Why Enhancement of Floral Resources in Agro-Ecosystems Benefit Honeybees and Beekeepers?, in: Grillo, O., Verona, G. (Eds.), Ecosystems Biodiversity. InTech, Available from: <http://www.intechopen.com/articles/show/title/why-enhancement-of-floral-resources-in-agro-ecosystems-benefit-honeybees-and-beekeepers->

3. Communications à des congrès, colloques et séminaires : 101 communications, dont 39 en premier auteur

[A de très rares exceptions près, le 1er auteur est l'orateur des communications orales]

3.1. Communications orales sur invitation, en symposium et *plenary invited conferences* : 9 communications

- Henry, M.**, Geslin, B., 2019. [Plenary invited conf.] Cohabitation et concurrence entre l'abeille domestique et les abeilles sauvages dans les zones de protection de la biodiversité, Invited Oral Communication. Presented at the 2ème Assise Nationale des Insectes Pollinisateurs, Lyon, France.
- Henry, M.**, Odoux, J.-F., Alaux, C., Aupinel, P., Bretagnol, V., Di Pasquale, G., Requier, F., Rollin, O., Decourtye, A., 2016. [Invited oral com.] Alimentation des abeilles domestiques et sauvages en système de grandes cultures, Invited Oral Communication. Presented at the Carrefours de l'Innovation Agronomique, INRA, Avignon, France.
- Henry, M.**, 2015. [Invited oral com.] Promouvoir la pollinisation entomophile : une vision à large échelle, in: Séminaire ECOSERV, INRA, Invited Oral Communication. Presented at the Séminaire ECOSERV, INRA, Paris, France.
- Henry, M.**, 2014. [Invited oral com.] Vers l'évaluation spatialement explicite des effets subléthaux chez les abeilles: le contexte environnemental interagit avec les tests toxicologiques, Invited Oral Communication. Presented at the Journée Santé des Abeilles, ANSES, Paris, France.
- Henry, M.**, 2013. [Plenary invited conf.] A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees, Invited Oral Communication. Presented at the Neonicotinoids and Honeybees Scientific Symposium, Rosenfeld, Germany.
- Henry, M.**, Béguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J.-F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S., Decourtye, A., 2012. [Plenary invited conf.] Honeybees and sublethal effects of pesticides: homing failure identified as a new danger, Invited Oral Communication. Presented at the Annual Meeting of the Royal Entomological Society, Cambridge, Royaume-Uni.
- Henry, M.**, Stoner, K.E., 2008. [Symposium oral com.] Foraging performance of two sympatric nectar bats at flower patches., Symposium Oral Communication. Presented at the Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, Paramaribo, Surinam.
- Henry, M.**, 2007. [Symposium oral com.] Landscape ecology of bats, from population to community: Symposium introduction. Oral symposium contribution, Symposium Oral Communication. Presented at the Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, Morelia, Mexique.
- Henry, M.**, Pons, J.M., Cosson, J.F., 2007. [Symposium oral com.] Modeling the distribution of bats in heterogeneous landscapes: toward a definition of functional connectivity, Symposium Oral Communication. Presented at the Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, Morelia, Mexique.

3.2. Communications orales : 46 communications

- Mouillard-Lample, L., Gonella, G., **Henry, M.**, Decourtye, A., Barnaud, C., 2021. [Oral com.] Compétitions inter-spécifiques et intra-spécifiques : l'apport des travaux sur les biens communs. Enquêtes sur le territoire du parc national des Cévennes, in: Oral Communication. Presented at the GDR Pollineco meeting, Toulouse, France.
- Leroy, C., Brunet, J.-L., **Henry, M.**, Alaux, C., 2020. [Oral com.] Combiner données physiologiques et écologiques pour améliorer la conservation des abeilles sauvages, in: Oral Communication. Presented at the GDR Pollineco meeting, Mons, Belgique.
- Alaux, C., Brunet, J.-L., **Henry, M.**, 2019. [Oral com.] Combining physiological and ecological data for more effective bee protection and conservation, in: Invited Oral Communication. Presented at the International Pollinator Conference, IPC 2019, Sacramento, USA.
- Dajoz, I., **Henry, M.**, 2019. [Symposium oral com.] Global changes: an emerging trend in bee biology, in: Symposium Oral Communication. Presented at the GDR Pollineco meeting, Montpellier, France.
- Dalmon, A., Diévar, V., Le Conte, Y., Vaissière, B.E., Guilbaud, L., **Henry, M.**, 2019. [Oral com.] Cross-infections across wild bee species and *Apis mellifera*, in: Oral Communication. Presented at the GDR Pollineco meeting, Montpellier, France.
- Alaux, C., Allier, F., Decourtye, A., Odoux, J.-F., Conte, Y.L., **Henry, M.**, 2018. [Symposium oral com.] Floral landscape enrichment and semi-natural habitats improve honeybee health, as evidenced by a "Landscape Physiology" approach, in: Symposium Oral Communication. Presented at the EurBee - European Conference of Apidology, Ghent, Belgium.
- Fourrier, J., Rouzes, A., Monchanin, C., Dubuisson, L., Fortini, D., Aupinel, P., Grateau, S., Vidau, C., Chevallereau, C., **Henry, M.**, Decourtye, A., 2018. [Oral com.] The homing flight ring test: method for the assessment of sublethal doses of plant protection products on the honey bee in field conditions, in: Oomen, P.A., Pistorius, J. (Eds.), Oral Communication. Presented at the 13th International Symposium of the ICP-PR-Bee-Protection-Group on Hazards of Pesticides to Bees, Julius Kuhn-Inst, Berlin, pp. 117–117.
- François, D., Le Féon, V., Vaissière, B., Blanchard, H., Martinière, D., Guinard, E., **Henry, M.**, Bretau, J.-F., Pineau, C., 2018. [Oral com.] Usefulness of power line right-of-way for wild bees and butterflies in agroforestry landscapes, in: Oral Communication. Presented at the IENE - International Conference on Ecology and Transportation, Eindhoven, The Netherlands.
- Henry, M.**, Rodet, G., 2018. [Oral com.] Ecological interactions between wild bee species and the managed honeybee: towards practical decision rules in protected natural areas, in: Oral Communication. Presented at the International Conference on Ecological Sciences, Rennes, France.
- Wintermantel, D., Odoux, J.-F., Decourtye, A., **Henry, M.**, Allier, F., Bretagnolle, V., 2018. [Oral com.] EU-wide restrictions on neonicotinoids have not entirely eliminated the risk for honeybees foraging on oilseed rape nectar, in: Oral Communication. Presented at the EurBee - European Conference of Apidology, Ghent, Belgium.
- Alaux, C., **Henry, M.**, 2016. [Oral com.] Integrating landscape ecology and physiology to assess bee health, in: Oral Communication. Presented at the International Congress of Entomology, ICE 2016, Orlando, USA.
- Dalmon, A., Thomasson, M., Diévar, V., Fouque, R., Vaissière, B.E., Le Conte, Y., Guilbaud, L., **Henry, M.**, 2016. [Oral com.] Honey bee (*Apis mellifera*) viruses or bee (Apiformes) viruses?, in: Communication Orale. Presented at the 49th Annual Meeting of the Society for Invertebrate Pathology, Tours, France.
- Decourtye, A., Cerrutti, N., Bretagnolle, V., Odoux, J.-F., Aupinel, P., **Henry, M.**, 2016. [Oral com.] Effets des pesticides sur le vol de retour des butineuses à la ruche : une épopée scientifique motivée par la controverse, in: Invited Oral Communication. Presented at the Carrefours de l'Innovation Agronomique, INRA, Avignon, France.
- Le Féon, V., Blanchard, H., Martinière, D., Guinard, E., **Henry, M.**, Vaissière, B., François, D., 2016. [Oral com.] The habitat value of power line rights-of-way for pollinators (bees and butterflies) in agricultural landscapes, in: Oral Communication. Presented at the IENE - International Conference on Ecology and Transportation, Lyon, France.
- Dalmon, A., Thomasson, M., Fouque, R., Le Conte, Y., Vaissière, B.E., **Henry, M.**, 2015. [Oral com.] Honey bee (*Apis mellifera*) viruses or bee (Apiformes) viruses?, in: Oral Communication. Presented at the 28th UIEIS Congress, Section Française, Tours, France.
- Fourrier, J., Petit, J., Fortini, D., Aupinel, P., Morhan, C., Vidau, C., Grateau, S., **Henry, M.**, Decourtye, A., 2015. [Oral com.] A methodology to assess the effects of plant protection product on the homing flight of honeybee foragers, in: Oomen, P.A., Pistorius, J. (Eds.), Oral Communication. Presented at the

- Hazards of Pesticides to Bees: 12th International Symposium of the Icp-Pr Bee Protection Group, Julius Kuhn-Inst, Berlin, Germany., pp. 130–130.
- Le Féon, V., **Henry, M.**, Guilbaud, L., Dufrêne, E., Kolodziejczyk, E., Vaissière, B.E., 2015. [Oral com.] An expert-assisted citizen science program provides general patterns on bee assemblages at a national scale, in: Oral Communication. Presented at the International Congress for Conservation Biology, ICCB, Montpellier, France.
- Allier, F., Alaux, C., Aupinel, P., Baechler, F., Baron, S., Bezine, M., Boone, V., Cervek, C., Coffion, R., Decugis, F., Decourtye, A., Delestra, E., Etienne, M., Franck, R., Gratadou, P., Gourrat, M., **Henry, M.**, Labreuche, J., Bivic, P.L., Conte, Y.L., Lemeur, E., Lieven, J., Maillet-Mezeray, J., Odoux, J.F., Remond, P., Tamic, T., Tosser, V., 2014. [Oral com.] Enjeux sur l'amélioration des ressources alimentaires pour l'abeille domestique, in: Oral Communication. Presented at the Colloque de restitution du projet INTERAPI, Tours, France.
- Bretagnolle, V., Badenhausser, I., Gauffre, B., Gross, N., **Henry, M.**, Houte, S., Monestiez, P., Plumejeau, C., Gaba, S., 2014. [Oral com.] Landscape scale monitoring of biodiversity: the value of socio-ecological system long term research studies., in: Oral Communication. Presented at the Joint Annual Meeting of BES and SFE Ecological societies, Lille, France.
- Fortel, L., **Henry, M.**, Vaissière, B.E., 2014. [Oral com.] Ecology and conservation of the wild bee community along an urbanization gradient, in: Oral Communication. Presented at the Joint Annual Meeting of BES and SFE Ecological societies, Lille, France.
- Henry, M.**, 2014. [Oral com.] Context-dependency of pesticide risks to honey bees: toward a spatial approach to bee eco-toxicology, in: Oral Communication. Presented at the Joint Annual Meeting of BES and SFE Ecological societies, Lille, France.
- Henry, M.**, Alaux, C., Allier, F., Baechler, F., Baron, S., Bezine, M., Boone, V., Cervek, C., Coffion, R., Decugis, F., Decourtye, A., Delestra, E., Etienne, M., Franck, R., Gratadou, P., Gourrat, M., Labreuche, J., Bivic, P.L., Conte, Y.L., Lemeur, E., Lieven, J., Maillet-Mezeray, J., Odoux, J.F., Remond, P., Tamic, T., Tosser, V., 2014. [Oral com.] Synthèse statistique de la dynamique des colonies en pré-hivernage selon les modalités d'implantation de couverts intercultures mellifères, in: Oral Communication. Presented at the Colloque de restitution du projet INTERAPI, Tours, France.
- Deguines, N., Jono, C., Baude, M., **Henry, M.**, Julliard, R., Fontaine, C., 2013. [Oral com.] Large-scale trade-off between agricultural intensification and crop pollination services, in: Oral Communication. Presented at the INTECOL - International Ecological Congress, London, UK.
- Odoux, J.F., Bretagnolle, V., Aupinel, P., Gateff, S., Requier, F., **Henry, M.**, 2012. [Oral com.] ECOBEE: bee colony monitoring in agrosystems, in: Oral Communication. Presented at the EurBee - European Conference of Apidology, Halle, Allemagne.
- Requier, F., Odoux, J.F., Tamic, T., Guillier, F., Aupinel, P., **Henry, M.**, Decourtye, A., Bretagnolle, V., 2012. [Oral com.] Food selection dynamic by honeybees in agricultural landscape, in: Oral Communication. Presented at the EurBee - European Conference of Apidology, Halle, Allemagne.
- Rollin, O., **Henry, M.**, 2012. [Oral com.] Segregation in habitat utilization between honeybees and wild bees in an intensive cereal farming system, in: Oral Communication. Presented at the Ecology and Behaviour SERL meeting, Chizé, France.
- Decourtye, Axel, Beguin, M., **Henry, M.**, Aupinel, P., Odoux, J.F., Brun, F., Jourdan, P., Gauthier, M., Devillers, J., 2011a. [Oral com.] L'enregistrement du comportement des individus grâce aux puces RFID: une nouvelle méthodologie en écotoxicologie de l'abeille, in: Oral Communication. Presented at the Colloque 2011 de la société française d'écotoxicologie fondamentale et appliquée (SEFA), MNHN, Paris.
- Decourtye, Axel, Beguin, M., **Henry, M.**, Odoux, J.-F., Requier, F., Brun, F., Jourdan, P., Gauthier, M., Devillers, J., Aupinel, P., 2011b. [Oral com.] Mesures des effets non intentionnels du thiamethoxam chez l'abeille domestique par l'enregistrement automatique des comportements, in: Oral Communication. Presented at the 4ème Séminaire d'Ecotoxicologie de l'INRA, INRA, Saint Lager, France.
- Decourtye, A., Rollin, O., Requier, F., Odoux, J.F., **Henry, M.**, Gaujour, E., Chabert, A., Plantureux, S., Bockstaller, C., Allier, F., Gateff, S., Chaigne, G., Lande, N., Emonet, E., Aupinel, P., Bretagnolle, V., 2011. [Oral com.] Conception et evaluation de systemes de culture innovants conciliant les enjeux de protection des abeilles et de durabilite de l'agriculture., in: Oral Communication. Presented at the 9eme Conference Internationale sur les Ravageurs en Agriculture, Association Francaise de Protection des Plantes (AFPP), SupAgro, Montpellier, France.

- Henry, M.**, Odoux, J.-F., Requier, F., Rollin, O., Tamic, T., Toullet, C., Le Mogne, C., Peyra, E., Decourtye, A., Aupinel, P., Bretagnolle, V., 2011a. [Oral com.] Abeilles domestiques dans une plaine céréalière intensive: la composition du paysage influence la dynamique des colonies, in: Oral Communication. Presented at the Workshop Abeilles et Paysages, Université Toulouse 2 - Le Mirail, Toulouse, France.
- Henry, M.**, Odoux, J.F., Requier, F., Tamic, T., Toullet, C., Peyra, E., Aupinel, P., Bretagnolle, V., 2011b. [Oral com.] Landscape composition influences honeybee colony dynamics in an intensive cereal farming system, in: Oral Communication. Presented at the European Ecological Federation congress (EEF), Avila, Espagne.
- Mouret, H., Visage, C., Kuhlmann, M., Vyghen, F., Guilbaud, L., **Henry, M.**, Sabah, C., Fortel, L., 2011. [Oral com.] URBANBEES: a 5-year European LIFE+ project to develop action plans for bees in urban habitats, in: Oral Communication. Presented at the International Symposium of Pollination (ICPBR Pollination Symposium), Cholula, Mexique.
- Le Féon, V., Burel, F., **Henry, M.**, Ricroch, A., Vaissière, B., Baudry, J., 2010. [Oral com.] Influence de la structure du paysage et des rotations culturales sur la biodiversité des abeilles solitaires, in: Oral Communication. Presented at the Colloque National d'Ecologie Scientifique, Montpellier, France.
- Odoux, J.F., **Henry, M.**, Caro, G., Tamic, T., Toullet, C., Peyra, E., Derelle, D., Aupinel, P., Bretagnolle, V., 2010. [Oral com.] Bees in intensive cereal farming systems: landscape composition influences colony dynamics, in: Oral Communication. Presented at the EurBee - European Conference of Apidology, Ankara, Turquie.
- Stoner, K.E., Avila-Cabadilla, L.D., **Henry, M.**, 2008a. [Oral com.] La comunidad de murciélagos filostómidos en diferentes estadios sucesionales de dos bosques neotropicales secos, in: Oral Communication. Presented at the Congreso Mexicano de Ecología, Sociedad Científica Mexicana de Ecología, Merida, Mexique.
- Stoner, K.E., **Henry, M.**, Quesada, M., Avila-Cabadilla, L.D., Chaves, O., Nassar, J.M., 2008b. [Symposium oral com.] Breeding behavior of *Leptonycteris yerbabuenae* (Phyllostomidae: Glossophaginae): female choice or male power?, in: Symposium Oral Communication. Presented at the International Bat Research Conference, Merida, Mexique.
- Stoner, K.E., **Henry, M.**, Rodríguez-Peña, N., Garcia-Leal, C.I., 2008c. [Oral com.] Concentration effect on sugar selection by nectarivorous bats. Oral symposium contribution, in: Oral Communication. Presented at the Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, Paramaribo, Surinam.
- Henry, M.**, Cosson, J.F., Pons, J.M., 2007a. [Oral com.] Spatiotemporal changes in bat community structure along a gradient of forest fragmentation: a ten-year survey in French Guiana, in: Oral Communication. Presented at the International Bat Research Conference, Merida, Mexique.
- Henry, M.**, Pons, J.M., Cosson, J.F., 2007b. [Oral com.] Modeling functional landscape connectivity in bats: an integrative measurement of landscape structure and movement pattern, in: Oral Communication. Presented at the International Bat Research Conference, Merida, Mexique.
- Stoner, K.E., **Henry, M.**, Quesada, M., Avila-Cabadilla, L.D., Chaves, O., Nassar, J.M., 2007. [Oral com.] Breeding behavior of *Leptonycteris yerbabuenae* (Phyllostomidae: Glossophaginae): female choice or male power?, in: Oral Communication. Presented at the International Bat Research Conference, Morelia, Mexique.
- Cosson, J.-F., Pons, J.-M., **Henry, M.**, Kirsch, R., 2002. [Oral com.] Effects of forest fragmentation on understorey frugivorous bats in St Eugène, French Guiana, in: Oral Communication. Presented at the Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, Panama City, Panama.
- Henry, M.**, 2005. [Oral com.] Seed dispersal patterns of keystone bat and bird plants in a pristine forest of French Guiana, in: Oral Communication. Presented at the Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, Uberlândia, Brazil.
- Henry, M.**, Kalko, E.K.V., 2005. [Oral com.] Effect of lactation on the nocturnal activity pattern of a small neotropical fruit bat, *Rhinophylla pumilio* (Carollinae), in French Guiana, in: Oral Communication. Presented at the Annual Conference of the Society for Tropical Ecology (GTÖ), Berlin, Germany.
- Henry, M.**, Pons, J.-M., Cosson, J.-F., 2004. [Oral com.] Modifications d'une communauté de chauves-souris frugivores suite à la fragmentation d'une forêt tropicale primaire: dix ans d'inventaires au barrage de Petit-Saut (Guyane Française), in: Oral Communication. Presented at the réunion annuelle du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, Paris, France.
- Henry, M.**, Thomas, D.W., 2001. [Oral com.] The nocturnal time budget of female Little Brown Bats (*Myotis lucifugus*) during gestation and lactation, in: Oral Communication. Presented at the Northeast Wildlife Graduate Conference, Durham, New Hampshire, USA.

Henry, M., Thomas, D.W., 2000. [Oral com.] Caractérisation des modifications du patron d'activité nocturne des femelles Petites Chauves-Souris Brunes (*Myotis lucifugus*) après la mise bas, in: Oral Communication. Presented at the Congrès de la Société Québécoise pour l'Étude du Comportement, Rimouski, Québec.

3.3. Communications affichées : 21 posters

François, D., Le Féon, V., Bretaud, J.-F., Guinard, E., **Henry, M.**, Pineau, C., Vaissière, B., 2016. [Poster] Assessing the potential of linear infrastructure verges for conservation and dispersal of wild pollinators in landscapes - The PolLinéaire approach, in: Poster Communication. Presented at the IENE - International Conference on Ecology and Transportation, Lyon, France.

Caro, G., **Henry, M.**, Allier, F., Barbottin, A., Gourrat, M., Odoux, J.-F., Bretagnolle, V., 2014. [Poster] Searching for spatial correlation between agricultural practices and honeybee dynamics, in: Poster Communication. Presented at the Joint Annual Meeting of BES and SFE Ecological societies, Lille, France.

Guinard, E., François, D., Le Féon, V., **Henry, M.**, Vaissière, B.E., Bretaud, J.-F., Pineau, C., 2014. [Poster] Potential of linear infrastructure verges for conservation and dispersal of wild pollinators, in: Poster Communication. Presented at the IENE - International Conference on Ecology and Transportation, Malmö, Sweden.

Henry, M., Béguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J.-F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S., Decourtye, A., 2012a. [Poster] Visible cause, hidden effects: a common pesticide kills more bees than previously thought, in: Poster Communication. Presented at the EurBee - European Conference of Apidology, Halle, Allemagne.

Henry, M., Béguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J.-F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S., Decourtye, A., 2012b. [Poster] Une faible dose d'un insecticide provoque la disparition des butineuses, in: Poster Communication. Presented at the Congrès Européen de l'apiculture, Agen, France.

Requier, F., Brun, F., Aupinel, P., **Henry, M.**, Odoux, J.-F., Bretagnolle, V., Decourtye, A., 2012a. [Poster] The composition of agricultural landscapes influences life history of honeybee workers, in: Poster Communication. Presented at the EurBee - European Conference of Apidology, Halle, Allemagne.

Requier, F., Brun, F., Aupinel, P., **Henry, M.**, Odoux, J.-F., Bretagnolle, V., Decourtye, A., 2012b. [Poster] The composition of agricultural landscapes influences life history of honeybee workers, in: Poster Communication. Presented at the European Congress on Behavioural Biology, Universität Duisburg-Essen, Essen, Allemagne.

Rollin, O., Bretagnolle, V., Decourtye, A., Michel, N., Vaissière, B.E., **Henry, M.**, 2012. [Poster] Differences of floral resource preferences of honeybees and wild bees in an intensive cereal farming system, in: Poster Communication. Presented at the EurBee - European Conference of Apidology, Halle, Allemagne.

Rollin, O., **Henry, M.**, Bretagnolle, V., Michel, N., Vaissière, B., Decourtye, A., 2011. [Poster] Evidence of ecological segregation between wild and managed bees in an intensive cereal farming system, in: Poster Communication. Presented at the European Ecological Federation congress (EEF), Avila, Espagne.

Henry, M., Cosson, J.F., Pons, J.M., 2010. [Poster] Modeling landscape variation in species richness: a hierarchical approach, in: Poster Communication. Presented at the International Conference on Integrative Landscape Modeling, Montpellier, France.

Meyer, C.F.J., Aguiar, L.M.S., Aguirre, L.F., Baumgarten, J., Clarke, F.M., Cosson, J.-F., Villegas, S.E., Fahr, J., Faria, D., Furey, N., **Henry, M.**, Hodgkison, R., Jenkins, R.K.B., Jung, K.G., Kingston, T., Kunz, T.H., MacSwiney Gonzalez, M.C., Moya, I., Pons, J.-M., Racey, P.A., Rex, K., Sampaio, E.M., Stoner, K.E., Voigt, C.C., Staden, D. von, Weise, C.D., Kalko, E.K.V., 2010. [Poster] Long-term monitoring of tropical bats for anthropogenic impact assessment: Gauging the statistical power to detect population change, in: Poster Communication. Presented at the Association for Tropical Biology and Conservation, Bali, Indonesie.

de Santiago-Hernández, M.H., **Henry, M.**, Stoner, K.E., Herrerías-Diego, Y., 2009. [Poster] The effect of nectar concentration on foraging patterns of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris yerbabuenae*), in: Poster Communication. Presented at the 94th ESA Annual Meeting (Ecological Society of America), Albuquerque, New Mexico.

- de Santiago-Hernández, M.H., **Henry, M.**, Stoner, K.E., Herrerías-Diego, Y., 2008. [Poster] Efecto de la concentración del néctar en la planeación del tiempo de forrajeo del murciélago nectarívoro *Leptonycteris yerbabuenae*, in: Poster Communication. Presented at the Congreso Mexicano de Ecología, Sociedad Científica Mexicana de Ecología, Merida, Mexique.
- García-Leal, C., Stoner, K.E., **Henry, M.**, Rodríguez-Peña, N., 2008. [Poster] Efecto de la concentración en selección de azúcares por murciélagos nectarívoros, in: Poster Communication. Presented at the Congreso Mexicano de Ecología, Sociedad Científica Mexicana de Ecología, Merida, Mexique.
- Rodríguez-Peña, N., Stoner, K.E., **Henry, M.**, Flores-Ortiz, C.M., 2008. [Poster] Características y disponibilidad de recursos de néctar de flores quiropterofilicas e influencia sobre la abundancia de *Leptonycteris yerbabueanae* en la reserva de Chamela Cuixmala, Jalisco, in: Poster Communication. Presented at the Congreso Mexicano de Ecología, Sociedad Científica Mexicana de Ecología, Merida, Mexique.
- Márquez-Juárez, A., Jasso de la Rosa, A., **Henry, M.**, Chassin-Noria, O., Oyama, K., Hernández-Jimenez, A., Urbiola-Rangel, E., Stoner, K.E., 2007. [Poster] Estructura de la comunidad de murciélagos en áreas perturbadas y no perturbadas de bosque caducifolio en la Cuenca de Cuitzeo, México., in: Poster Communication. Presented at the Reunión del Macroproyecto Manejo de Ecosistemas y Desarrollo Humano, Mexico, Mexique.
- Rodríguez-Peña, N., Stoner, K.E., Ayala-Berdon, J., **Henry, M.**, Flores-Ortiz, C.M., Schondube, J.E., 2007a. [Poster] Nectar traits of bat-pollinated flowers in a Tropical Dry Forest, in: Poster Communication. Presented at the International Bat Research Conference, Merida, Mexique.
- Rodríguez-Peña, N., Stoner, K.E., Ayala-Berdon, J., **Henry, M.**, Flores-Ortiz, C.M., Schondube, J.E., 2007b. [Poster] Nectar traits of bat-pollinated flowers in a Tropical Dry Forest, in: Poster Communication. Presented at the Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, Morelia, Mexique.
- Henry, M.**, Pons, J.-M., Charles-Dominique, P., 2003. [Poster] Are animal-dispersed seeds less efficiently scattered in forest fragments? A test using bat fruit-plants in French Guiana, in: Poster Communication. Presented at the Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, Aberdeen, UK.
- Henry, M.**, Thomas, D.W., 2000. [Poster] A pronounced case of inter-annual variation in the reproductive phenology of a Little Brown Bat colony, in: Poster Communication. Presented at the North American Symposium on Bat Research, Miami, Florida, USA.
- Henry, M.**, Barrière, P., Perpette, O., Colyn, M., 1999. [Poster] Forest frugivorous bats of equatorial Africa; characterization of edge effect on community parameters, in: Poster Communication. Presented at the North American Symposium on Bat Research, Madison, Wisconsin, USA.

3.4. Communications techniques ou de transfert : **15 communications**

- Decourtye, A., Alaux, C., Conte, Y.L., **Henry, M.**, 2019. [Poster] Toward the protection of bees and pollination: the rise of global change science, in: Poster Communication. Presented at the 46th APIMONDIA - International Apicultural Congress, Montréal, Canada.
- Henry, M.**, 2017. [Invited oral com.] Etude des liens entre usage des pesticides et risques d'affaiblissement des colonies d'abeilles en système de grandes cultures, in: Invited Oral Communication. Presented at the Journées de la Recherche Apicole, Paris, France, Paris, France.
- Dalmon, A., Thomasson, M., Diévert, V., Fouque, R., Vaissière, B.E., Le Conte, Y., Guilbaud, L., **Henry, M.**, 2016. [Oral com.] Les pollinisateurs sauvages sont contaminés par les virus de l'abeille mellifère, in: Oral Communication. Presented at the Journées de la Recherche Apicole, Paris, France.
- Fourrier, J., Dubuisson, L., Petit, J., Fortini, D., Aupinel, P., Munoz, A., Grateau, S., Chevallereau, C., **Henry, M.**, Vidau, C., Decourtye, A., 2016. [Oral com.] Validation d'une méthode mesurant les effets d'un pesticide sur le vol de retour à la ruche des butineuses, in: Oral Communication. Presented at the Journées de la Recherche Apicole, Paris, France.
- Allier, F., Alaux, C., Baechler, F., Baron, S., Bezine, M., Boone, V., Cervek, C., Decugis, F., Decourtye, A., Delestra, E., Etienne, E., Gratadou, P., Gourrat, M., **Henry, M.**, Labreuche, J., Le Bivic, P., Le Conte, Y., Lemeur, E., Lieven, J., Maillet-Mezeray, J., Odoux, J.-F., Remond, P., Tamic, T., Tosser, V., 2015. [Poster] Renforcer la ressource alimentaire pour les abeilles mellifères : exemple de l'intérêt des cultures intermédiaires mellifères (CIM) en période de préhivernage des colonies en zone de grandes cultures, in: Invited Oral Communication. Presented at the Journées de la Recherche Apicole, Paris, France.

- Fourrier, J., Petit, J., Fortini, D., Aupinel, P., Morhan, C., Vidau, C., Grateau, S., **Henry, M.**, Decourtye, A., 2015. [Poster] Validation d'une méthode mesurant les effets d'un pesticide sur le vol de retour à la ruche des butineuses, in: Poster Communication. Presented at the Journées de la Recherche Apicole, Paris, France.
- Requier, F., Becher, M.A., Brun, F., Kennedy, P.J., Osborne, J.L., **Henry, M.**, 2015. [Poster] Combiner les suivis de terrain et les modèles théoriques pour améliorer la surveillance des risques d'affaiblissement des colonies d'abeilles, in: Poster Communication. Presented at the Journées de la Recherche Apicole, Paris, France.
- Bretagnolle, V., Aupinel, P., Odoux, J.F., **Henry, M.**, 2014. [Poster] ECOBEE : un dispositif d'observation des abeilles en milieu ouvert, in: Poster Communication. Presented at the Journées de la Recherche Apicole, ITSAP, p. 35 p.
- Requier, F., Odoux, J.-F., **Henry, M.**, Bretagnolle, V., 2014. [Oral com.] Floral resource scarcity in intensive agricultural landscapes affects bee colony dynamics, in: Oral Communication. Presented at the Joint Annual Meeting of BES and SFE Ecological societies, Lille, France.
- Decourtye, A., Aupinel, P., Gauthier, M., Devillers, J., Jourdan, P., Belzunces, L.P., Colin, M.E., Fourrier, J., Brun, F., **Henry, M.**, 2013. [Oral com.] Evaluation des effets des pesticides sur le comportement de l'abeille domestique : cheminement d'une recherche méthodologique, in: Oral Communication. Presented at the Journées de la Recherche Apicole, Paris, France.
- Henry, M.**, Odoux, J.-F., Aupinel, P., Bretagnolle, V., Jourdan, P., Kretzscmar, A., Maire, E., Rhone, F., Decourtye, A., 2013. [Invited oral com.] Observatoires de ruchers : un outil pour étudier la complexité des processus d'affaiblissement, in: Invited Oral Communication. Presented at the Journées de la Recherche Apicole, Paris, France.
- Bretagnolle, V., Aupinel, P., Odoux, J.F., **Henry, M.**, 2012. [Oral com.] Présentation de la zone atelier "Plaine et Val de Sèvre," in: Oral Communication. Presented at the Colloque Polinov, ACTA, le réseau des instituts des filières animales et végétales, Poitiers, France, p. 36 p.
- Decourtye, A., Rollin, O., Requier, F., Odoux, J.F., **Henry, M.**, Chabert, A., Plantureux, S., Allier, F., Bockstaller, C., Michel, N., Chaigne, G., Petrequin, P., Cerrutti, N., Emonet, E., Aupinel, P., Bretagnolle, V., 2012. [Oral com.] Polinov : la recherche de systèmes de culture performants pour l'agriculteur, pour l'apiculteur et pour les abeilles, in: Oral Communication. Presented at the Colloque Polinov, ACTA, le réseau des instituts des filières animales et végétales, Poitiers, France, p. 36 p.
- Odoux, J.F., Aupinel, P., Gateff, S., Requier, F., Bretagnolle, V., Decourtye, A., **Henry, M.**, 2012. [Oral com.] Démarche méthodologique de suivi des colonies d'abeilles domestiques, in: Oral Communication. Presented at the Colloque Polinov, ACTA, le réseau des instituts des filières animales et végétales, Poitiers, France, p. 36 p.
- Requier, F., Odoux, J.F., Tamic, T., Feuillet, D., **Henry, M.**, Aupinel, P., Decourtye, A., Bretagnolle, V., 2012. [Oral com.] Dynamique temporelle de la sélection alimentaire chez l'abeille domestique (*Apis mellifera* L.) en paysage agricole, in: Oral Communication. Presented at the Colloque Polinov, ACTA, le réseau des instituts des filières animales et végétales, Poitiers, France, p. 36 p.

3.5. Conférencier invité à des séminaires de laboratoires : **10 invitations**

- 2019: INRAE Avignon, France, UMR Plante et Systèmes Horticoles
- 2015: Univ. Toulouse, France, Centre de Biologie Intégrative
- 2015: Univ. Exeter, UK, Environment and Sustainability Institute
- 2011: INRA, Avignon, France, UR Ecodéveloppement
- 2010: INRA Avignon, France, UR Biostatistiques et Processus Spatiaux
- 2007: Univ. Nacional Autónoma de México, Morelia, Mexique, Centro de Investigación en Ecosistemas
- 2007: Univ. Montpellier, France, CEFE
- 2006: MNHN, Brunoy, France, UMR 5176 Ecotrop
- 2004: Univ. Ulm, Allemagne, Institute of Experimental Ecology
- 2002: Univ. Ulm, Allemagne, Institute of Experimental Ecology

4. Articles techniques et publications dans des revues sans comité de lecture : **11 articles**

- Allier, F., Barbottin, A., Aupinel, P., Bretagnolle, V., Chabert, A., Chabirand, M., Chaigne, G., Decourtye, A., Georges, E., **Henry, M.**, Lancien, T., Michel, N., Odoux, J.-F., Plantureux, S., Tamic, T., Toullet, C., Vialoux, F., Gourrat, M., 2019. DEPHY-Abeille, un réseau de systèmes de grandes cultures

- innovants, économes en pesticides et favorables aux abeilles: Co-construction, mise à l'épreuve et évaluation. *Innovations Agronomiques* 76, 133–154. <https://doi.org/10.15454/ljuuog>
- Cavallin, P., Rodet, G., **Henry, M.**, 2019. Maîtriser l'impact de l'apiculture sur les insectes butineurs sauvages. *Espaces Naturels* 65, 51–52.
- Allier, F., Alaux, C., Odoux, J.-F., **Henry, M.**, 2018. Aménagement du territoire et observatoires multi-sites pour mieux comprendre le comportement des colonies d'abeilles mellifères. *Cahier des Techniques de l'INRA* 92, 159–168.
- Aupinel, P., **Henry, M.**, Decourtye, A., 2018. Utilisation de puces RFID pour le suivi des abeilles. *Cahier des Techniques de l'INRA* 92, 117–122.
- Allier, F., Alaux, C., Aupinel, P., Baechler, F., Baron, S., Bezine, M., Boone, V., Cervek, C., Coffion, R., Decugis, F., Decourtye, A., Delestra, E., Etienne, M., Franck, R., Gratadou, P., Gourrat, M., **Henry, M.**, Labreuche, J., Le Bivic, P., Le Conte, Y., Lemeur, E., Lieven, J., Odoux, J.-F., Remond, P., Tamic, T., Tossier, V., Vidau, C., 2017. Tester une innovation technique favorable aux abeilles mellifères par des approches participative et expérimentale – Projet InterAPI. *Innovations Agronomiques* 55, 13–28.
- Decourtye, A., Cerrutti, N., Bretagnolle, V., Odoux, J.-F., Aupinel, P., **Henry, M.**, 2017. Effets des pesticides sur le vol de retour des butineuses à la ruche : une épopée scientifique motivée par la controverse. *Innovations Agronomiques* 53, 17–26. <https://dx.doi.org/10.15454/1.5135854649034707E12>
- Henry, M.**, Odoux, J.-F., Alaux, C., Aupinel, P., Bretagnolle, V., Di Pasquale, G., Requier, F., Rollin, O., Decourtye, A., 2017. Alimentation des abeilles domestiques et sauvages en système de grandes cultures. *Innovations Agronomiques* 53, 39–47. <https://dx.doi.org/10.15454/1.513585974246653E12>
- Decourtye, A., Vidau, C., Rollin, O., Requier, F., Rüger, C., Allier, F., Le Féon, V., Kretzschmar, A., Devillers, J., **Henry, M.**, Odoux, J.-F., 2016. Fréquentation par les abeilles des parcelles agricoles cultivées : données pour un usage moins dangereux des pesticides. *Courrier de l'environnement de l'INRA* 66, 59–68.
- 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., 2014. Concevoir des systèmes de cultures innovants favorables aux abeilles. *Innovations Agronomiques* 34, 19–33.
- 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 2/ Vers des systèmes de cultures favorables aux abeilles. *Phytoma* 667, 11–14.
- 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., 2013b. Projet Polinov, épisode 1/ Pour des systèmes de cultures favorables aux abeilles. *Phytoma* 666, 41–46.

5. Rapports et publications destinés à des utilisateurs de la recherche (professionnels, pouvoirs publics...) : 8 rapports

- Henry, M.**, Rodet, G., 2018. Étude des interactions écologiques entre l'abeille domestique et les abeilles sauvages dans un espace naturel protégé : le massif de la Côte Bleue, site du Conservatoire du Littoral, Rapport d'étude, convention Recherche & Développement CdL-INRA-ADAPI n°2014CV18, Conservatoire du Littoral, Paris, France, 10p.
- Meyer, C.F.J., Aguiar, L.M.S., Aguirre, L.F., Baumgarten, J., Clarke, F.M., Cosson, J.-F., Villegas, S.E., Fahr, J., Faria, D., Furey, N., **Henry, M.**, Hodgkison, R., Jenkins, R.K.B., Jung, K.G., Kingston, T., Kunz, T.H., MacSwiney Gonzalez, M.C., Moya, I., Pons, J.-M., Racey, P.A., Rex, K., Sampaio, E.M., Stoner, K.E., Voigt, C.C., Staden, D. von, Weise, C.D., Kalko, E.K.V., 2009. An assessment of the suitability of bats as a possible target taxon for long-term monitoring within the framework of Conservation International's Tropical Ecology, Assessment and Monitoring (TEAM) Initiative, Center for Applied Biodiversity Science, Conservation International, 90p.
- Henry, M.**, 2009. Etude des interactions entre plantes et chauves-souris disséminatrices de graines en Martinique, Rapport d'étude, DIREN Martinique, 50p.
- Henry, M.**, 2008. Capacités cognitives et avantages compétitifs chez les chauves-souris nectarivores : le hasard fait-il bien les choses ? Rapport de Recherche, Ethologie, Fondation Fyssen, Paris, France, 10p.

- Henry, M.**, 2002a. Conservation des chauves-souris dans les sites historiques et naturels: recommandations pour la gestion des colonies de petites chauves-souris brunes, à l'attention des gestionnaires des Parcs Canadiens, Parcs Canada, Unité de Québec, Canada, 16p.
- Henry, M.**, 2002b. Bat conservation in historic and natural sites: recommendations concerning the management of Little Brown Bat colonies, for administrators of Canadian Parks. Parks Canada, Québec Unit, Canada, 15p.
- Henry, M.**, 2001. Etude de la population de Petites Chauves-Souris Brunes (*Myotis lucifugus*) du Lieu Historique National de la Grosse-Ile. Parcs Canada, Unité de Gestion de Québec, Canada, 88p.
- Henry, M.**, Ossessa, G., Koristan Maro, R., Yangoundjara, G., Colyn, M., 2000. L'effet de l'écotone forêt-savane sur la structuration des peuplements de mégachiroptères, Programme ECOFAC II (Parc National d'Odzala, Forêt de Ngotto), Bruxelles, Belgique, 55p.

6. Expertises à destination des pouvoirs publics

- 2021-Prés.: Participation à la préparation du Plan National d'Action Pollinisateurs - Axe 1 "Amélioration des connaissances scientifiques", Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire
- 2021: Audition par l'Office Parlementaire d'Evaluation des Choix Scientifiques et Technologiques (Sénat): "Etat des connaissances sur le déclin des insectes"
- 2016: Audition par un Groupe d'Evaluation de la Recherche (GER) mandaté par le conseil scientifique de la FRB: "Ecosystèmes et néonicotinoïdes: nouveaux axes de recherche"

7. Rapports d'expertise destinés à des partenaires privés

- Bourdon, S., Vaissière, B.E., Guilbaud, L., **Henry, M.**, 2021. Nidification et reproduction des abeilles sauvages dans des nichoirs en béton exposés en milieu urbain – Phase II, Rapport d'étude, Projet Odyssee, Société VICAT, L'isle d'Abeau, France, 43p.
- Henry, M.**, Vaissière, B.E., Guilbaud, L., 2021. Nidification et reproduction des abeilles sauvages dans des nichoirs en béton exposés en milieu urbain – Phase I, Rapport d'étude, Projet Odyssee, Société VICAT, L'isle d'Abeau, France, 21p.

8. Ouvrages et articles de vulgarisation

- Cordonnier, M.-N., Bertheau, Y., **Henry, M.**, 2017. Un cocktail de pesticides grandeur nature. Pour la science 09/08/2017, np. <https://doi.org/10/document>
- Henry, M.**, 2017. L'effet des pesticides sur l'orientation des abeilles: quand le paysage s'en mêle. L'Ecologiste 49, 36–37.
- Le Conte, Y., Dalmon, A., Vaissière, B.E., Alaux, C., Collet, C., Crauser, D., Brunet, J.-L., Belzunces, L.P., **Henry, M.**, Pioz, M., Morison, N., Aupinel, P., Fortini, D., Odoux, J.-F., Thiery, D., Blancard, D., Armand, J.-M., Bonnard, O., 2014. Les chercheurs volent au secours des abeilles (Dossier de Presse INRA), Dossier de Presse INRA. Paris, France.

9. Contribution à l'interaction Science-Société

- 2019: **Conférencier et animateur d'atelier** "Assises Nationales des Insectes Pollinisateurs", Lyon.
- 2010-19: **Conférences grand public**: 3 interventions publiques (Café des Sciences Villeneuve-lès-Avignon; Café des Sciences Morlaix; CNRS CEBC-Univ. Populaire Village espace de biodiversité), 2 interventions dans des établissements scolaires.

Interviews pour des médias nationaux et internationaux (2011-2021)

Télévision et radio: Arte (France); BBC News (UK); BR Radio Science program (Allemagne); CBC TV National News (Canada); Deutschlandfunk Radio (Germany); DRS Public Radio (Switzerland); France 2

(France); France 3 (France); France Bleu (France); France Culture (France); France Info (France); France Inter (France); M6 (France); Radio Canada (Canada); SVT Swedish National TV (Sweden); TF1 (France)

Presse généraliste: Eos Magazine (Belgium); Focus (Germany); La Croix (France); La Presse (Canada); La Tercera (Chile); Le Figaro (France); Le Monde (France); Le Nouvel Observateur (France); Libération (France); Los Angeles Times (USA); Magyar Nemzet (Hungary); Mon Quotidien (France); New Scientist (UK); New-York Times (USA); Ouest-France (France); Pour La Science (France); Science & Avenir (France); Science News (USA); The Associated Press (USA); The Guardian (UK); The Washington Times (USA); The Why Files (USA); Times (UK); USA Today (USA)

Presse spécialisée: Chemical & Engineering News (USA); COSMOS Science Mag (Australia); GEO (France); La France Agricole (France); La Recherche (France); L'Ecologiste (France); Terre Ecos (France); Terre Sauvage (France), The Scientist (USA)

Presse régionale (France): La Provence, Le Dauphiné libéré, Midi Libre

Écologie de l'approvisionnement chez les Apiformes : résultats marquants

Effets sublétaux des néonicotinoïdes sur les abeilles

- Les très faibles doses d'exposition, normalement non létales, peuvent engendrer une mortalité indirecte des individus par des troubles physiologiques ou comportementaux.
- Les colonies d'abeilles domestiques présentent une certaine capacité de résilience démographique face à des événements de surmortalité, mais jusqu'à un certain seuil de non-retour.
- Les événements de surmortalité peuvent affecter la survie des colonies avec un décalage temporel de plusieurs mois, également en combinaison avec d'autres facteurs de stress environnementaux, ce qui complique l'évaluation du risque agrochimique en conditions réelles.

Nutrition des abeilles en système de grandes cultures

- Les grandes cultures fleuries (colza, tournesol) ne sont utilisées que par une faible proportion de la diversité locale des pollinisateurs.
- Les abeilles domestiques sont beaucoup plus abondantes dans les cultures fleuries que dans les milieux naturels adjacents car elles sont spécialisées sur l'exploitation de ressources de masse florale pour maximiser l'approvisionnement des colonies.
- Les ressources ligneuses (début du printemps) et les adventices des cultures (fin du printemps et début d'été) sont des ressources clé pour les apports de pollen (source de protéines)
- La disette saisonnière (mai-juin), entre les périodes des cultures fleuries, affecte la survie des colonies plus tard en saison, ainsi que pendant la période hivernale.
- Cette surmortalité des colonies peut être reliée à une déficience de la quantité et de la diversité de l'alimentation pollinique.

Interactions entre apiculture et abeilles sauvages

- La dégradation des conditions de travail des apiculteurs dans les agrosystèmes modernes (disette et risques chimiques) les force à transhumer périodiquement leurs cheptels vers des espaces naturels protégés.

- L'apiculture productive déployée dans les espaces naturels protégés peut engendrer une concurrence alimentaire interspécifique entre les abeilles domestiques et sauvages, mais aussi intraspécifique entre abeilles domestiques elles-mêmes.
- Une gestion spatiale de l'apiculture serait le levier le plus opérationnel pour réguler les risques de répercussions négatives sur la diversité des pollinisateurs, mais cela devrait être initié collectivement par la filière elle-même.