

Changements climatiques : impact sur les populations d'abeilles et leurs maladies

Y. Le Conte⁽¹⁾ & M. Navajas⁽²⁾

(1) Institut national de la recherche agronomique (INRA), UMR 406 Abeilles et environnement (INRA / UAPV), Laboratoire Biologie et protection de l'abeille, Site Agroparc, Domaine Saint-Paul, 84914 Avignon Cedex 9, France

(2) Institut national de la recherche agronomique (INRA), UMR CBGP (INRA / IRD / CIRAD / Montpellier SupAgro), Campus international de Baillarguet, CS 30016, 34988 Montferrier-sur-Lez Cedex, France

Résumé

L'abeille *Apis mellifera* est le pollinisateur dont l'importance économique est la plus grande pour les cultures au niveau mondial. Les abeilles sont aussi essentielles dans le maintien de la biodiversité en pollinisant de nombreuses espèces végétales dont la fécondation requiert un pollinisateur obligatoire. *Apis mellifera* est une espèce qui a montré un grand potentiel d'adaptation puisqu'on la trouve presque partout dans le monde et sous des climats très différents. Dans un contexte de changements climatiques, la variabilité de traits d'histoire de vie de l'abeille en rapport avec les températures et l'environnement montre une plasticité et une variabilité génétique de l'espèce pouvant donner prise à la sélection de cycles de développement ajustés à de nouvelles conditions environnementales.

Si l'impact précis que des changements environnementaux pourront avoir sur l'abeille dans un contexte de changements climatiques est incertain, nous disposons d'une multitude de données qui indiquent leur influence directe dans le développement des abeilles. Les auteurs examinent l'impact que les changements climatiques pourront avoir sur le comportement et la physiologie de l'abeille et sur sa distribution, ainsi que sur l'évolution de ses interactions avec les maladies.

Il faudra prendre des mesures de protection pour éviter la disparition de cette richesse qu'est la diversité génétique des abeilles et conserver des écotypes qui constituent une richesse mondiale pour la biodiversité.

Mots-clés

Abeille – Adaptation – *Apis* – Biodiversité – Conservation – Diversité génétique – Écotype – Maladie.

Introduction

Les abeilles du genre *Apis* sont réparties dans le monde entier sous des climats très différents. L'espèce *Apis mellifera*, dont l'aire de répartition s'étend jusqu'à l'Afrique sub-saharienne, le nord de l'Europe et l'Asie Centrale, se trouve dans des environnements très variés comme les oasis du désert africain, les montagnes alpines, la bordure de la toundra ou les brumes anglaises. Ses écotypes se sont adaptés à leurs biotopes de façon remarquable. Les autres espèces d'abeilles du genre *Apis* sont réparties en Asie, et en particulier dans le sud-est asiatique, sous des climats tropicaux (33).

Les estimations de changements climatiques prévoient dans quelques décennies des bouleversements dans certaines régions du monde, avec une avancée des déserts, un recul de la calotte glaciaire, la fonte des neiges, une pluviométrie changeante et en général une fréquence accrue des épisodes climatiques extrêmes.

Un changement des conditions climatiques aura sans doute un impact sur la survie de ces écotypes ou des espèces d'abeilles fortement liées à leur environnement. Migrations et modifications de leur cycle de vie et de leur comportement pourraient leur permettre de survivre dans de nouveaux biotopes. C'est sur la variabilité génétique de l'abeille que l'adaptation aura prise, d'où l'intérêt de veiller

à conserver cette variabilité. Les abeilles devront aussi s'adapter au cortège de prédateurs, parasites et pathogènes qui les entoure. Non seulement les relations entre hôtes et parasites seront modifiées, mais aussi les transferts d'agents pathogènes entre espèces d'abeilles, facilités par les échanges commerciaux, créeront de nouveaux stress auxquels les abeilles auront à faire face. Dans ce contexte, le changement climatique peut conduire à des nouvelles opportunités d'établissement des abeilles dans des régions ou habitats jusque là insoupçonnés.

L'abeille, une espèce économiquement importante

La pérennité des activités agricoles dans le monde est liée en partie aux insectes pollinisateurs. Leur contribution est estimée à 117 milliards de dollars annuellement (7) ; environ 35 % des cultures dépendent directement des pollinisateurs (18) et 84 % des espèces cultivées sont liées à l'activité de ces insectes (41). L'abeille *Apis mellifera* est le pollinisateur dont l'importance économique est la plus

grande pour les cultures au niveau mondial (17). Les abeilles sont également essentielles pour le maintien de la biodiversité car elles pollinisent de nombreuses espèces végétales dont la fécondation requiert un pollinisateur obligatoire (1, 24). Dans un contexte de changements climatiques, la phénologie des plantes et notamment la période de floraison, se verront modifiées. De nouveaux équilibres bioclimatiques et économiques façonneront la distribution et les types de cultures ainsi que la végétation spontanée (38). Les changements climatiques peuvent déséquilibrer les relations entre fleurs et pollinisateurs et ces derniers devront être protégés afin d'assurer leur fonction de pollinisation, si importante pour l'économie et les équilibres écologiques.

L'abeille européenne *Apis mellifera* et les abeilles sœurs du sud-est Asiatique

Il existe dix espèces d'abeille du genre *Apis* actuellement répertoriées (3). La répartition de ces espèces est très inégale (Fig. 1). *Apis mellifera*, originaire d'Afrique, a suivi deux vagues de colonisation en Eurasie (40) et a été

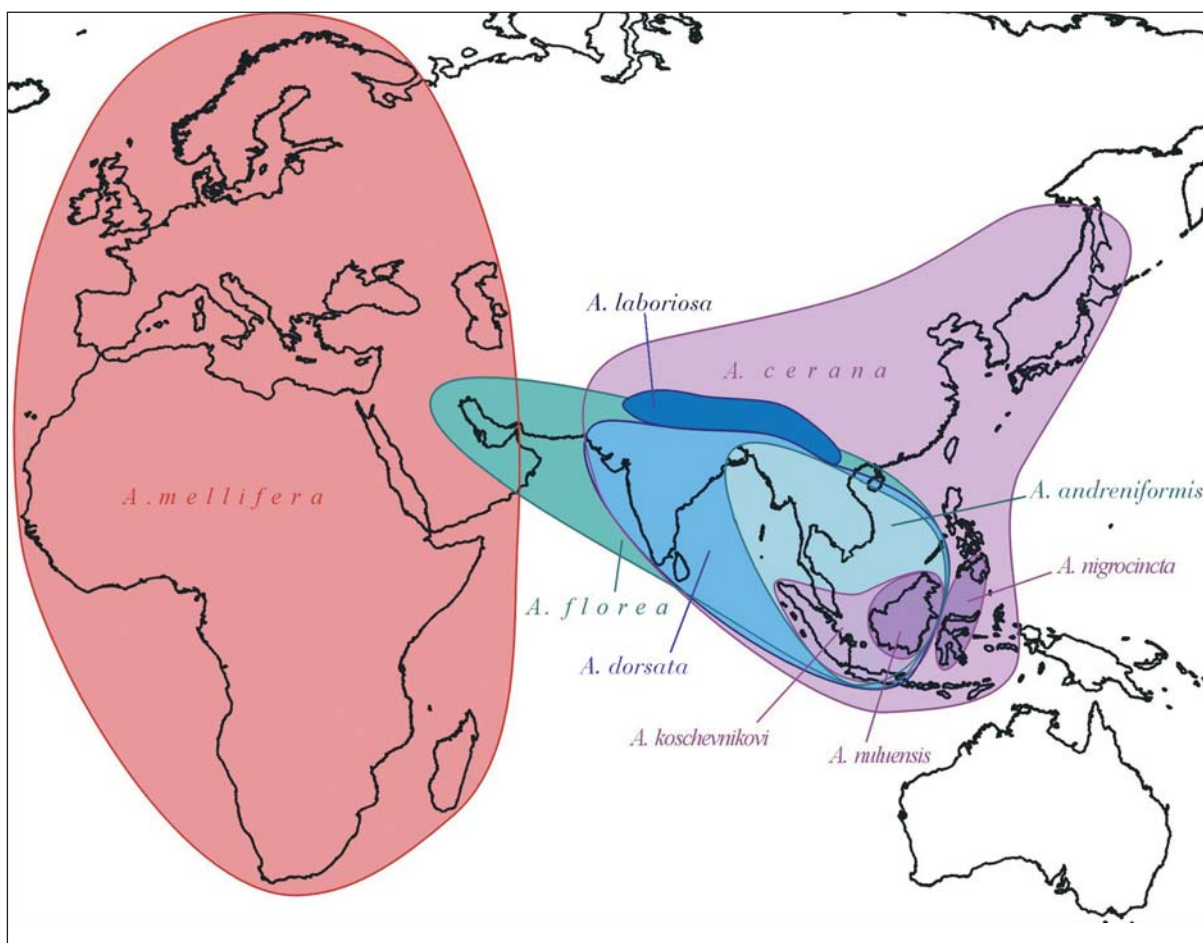


Fig. 1
Répartition des espèces du genre *Apis*
(modifié selon Franck *et al.*, 2000 [10])

exportée dans les autres continents. Les neuf autres espèces sont restées dans leurs zones d'habitation d'origine, l'Asie qui constitue le berceau le plus probable du genre *Apis*.

Les espèces asiatiques sont peu productives par rapport aux races européennes d'*Apis mellifera*. Elles vivent sous le climat doux des régions tropicales et n'ont pas la nécessité d'amasser de grandes quantités de nourriture car elles trouvent des fleurs toute l'année pour subvenir à leurs besoins (33). Au contraire, les races européennes d'*Apis mellifera* ont évolué vers une stratégie de récolte et de stockage du miel pour pouvoir passer l'hiver. Survivre aux hivers souvent rigoureux constitue une forte pression de sélection ; c'est ce qui explique, en partie, les meilleures capacités de ces abeilles à produire du miel (21). Les grandes qualités de production d'*A. mellifera* ont justifié son utilisation par les apiculteurs dans toutes les régions du monde. On la trouve maintenant en Asie, où elle cohabite avec les autres espèces du genre *Apis*, ainsi qu'aux Amériques et en Australie où elle a été importée par les colons.

L'abeille *Apis mellifera* domestique : un ensemble de 25 sous-espèces ou races

Apis mellifera est l'abeille la plus répandue dans le monde du fait de ses grandes potentialités pour la récolte du miel. *Apis mellifera* est proche, du point de vue morphologique, comportemental et génétique, d'*Apis cerana* dont l'aire de répartition s'étend du Japon jusqu'à la limite orientale du Proche-Orient. Les deux espèces auraient divergé il y a environ 8 millions d'années (33).

L'aire de répartition originelle d'*Apis mellifera* est l'Europe, l'Afrique et le Moyen-Orient jusqu'à l'Afghanistan, le Kazakhstan et l'est de la Russie. Cette espèce comprend une vingtaine de sous-espèces ou races géographiques décrites par la morphométrie et les analyses moléculaires, et regroupées en rameaux évolutifs selon leurs similarités morphologiques (Fig. 2). La définition de chaque race repose sur ses singularités morphologiques, comportementales, physiologiques et écologiques appropriées aux conditions climatiques et environnementales dans lesquelles elle évolue. Les races du rameau A sont typiquement africaines bien qu'elles soient parfois très différentes les unes des autres. Les races du rameau C, tels *A. m. carnica*, *ligustica* et *cecropia* occupent les côtes du nord-est de la Méditerranée et présentent des ressemblances morphologiques avec les races du rameau O au Proche et Moyen-Orient. Enfin les races du rameau M, telles *mellifera* et *iberiensis* sont typiques d'Europe de l'Ouest, mais présentent aussi des similarités avec les races d'Afrique du Nord (10, 33).

Récemment, une étude moléculaire réalisée avec des marqueurs SNP a confirmé la pertinence des rameaux

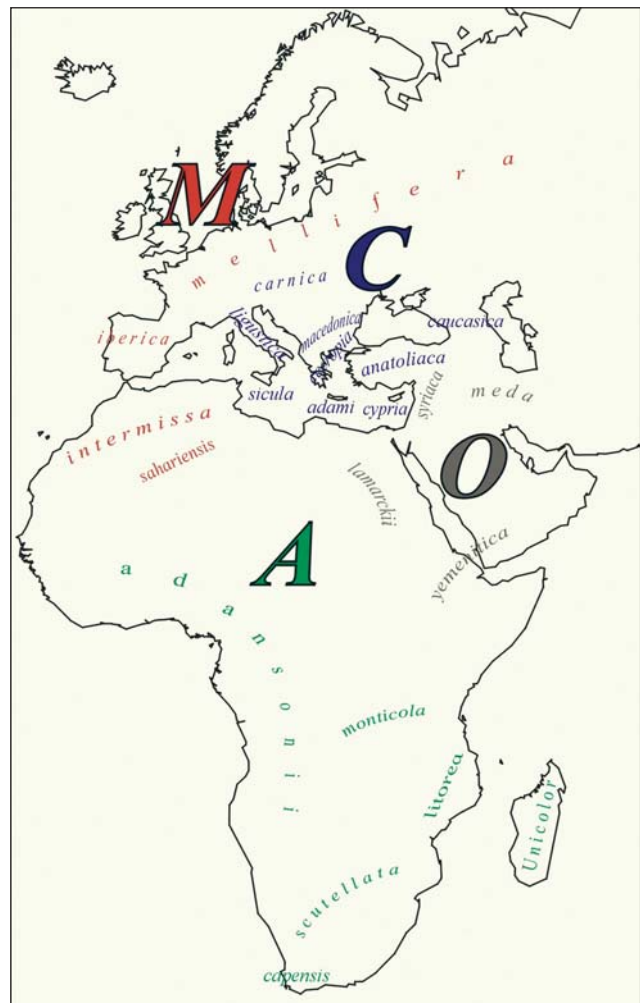


Fig. 2
Principales races géographiques d'*Apis mellifera*

(selon Franck *et al.* [10])

Ces races sont classées en quatre rameaux évolutifs A, M, C et O selon leurs différences morphologiques (établies par Ruttner en 1988)

évolutifs d'*A. mellifera* (40). Elle a révélé l'origine africaine de l'espèce. Deux rameaux ont colonisé l'Europe, l'un en prenant la voie du Moyen-Orient jusqu'à l'Italie, l'autre de l'Espagne jusqu'au Danemark. Les deux races les plus différentes génétiquement sont *A. m. mellifera* et *A. m. ligustica*.

Le pool génétique de ces races évolue sans cesse sous l'influence de la sélection naturelle en s'adaptant à des modifications de leur environnement mais aussi sous l'influence humaine liée aux pratiques apicoles (21). Le contact qu'elles peuvent avoir avec les autres races importées, ou avec des pathogènes, peut modifier profondément leurs caractéristiques. *Apis m. ligustica*, *A. m. mellifera* et *A. m. caucacica* ont été exportées dans le monde entier, et jusqu'en Asie où elles ont été mises en présence avec les autres espèces d'abeilles mais aussi avec de nouveaux parasites et pathogènes (16).

Maladies et parasites de l'abeille

De nombreux prédateurs, parasites (acariens) et pathogènes (protozoaires, bactéries, virus) vivent aux dépens de l'abeille.

Acariens

Acarapis woodi parasite *A. mellifera* et *A. cerana*. Il se loge et se reproduit dans les trachées respiratoires des ouvrières qu'il finit par étouffer (34). Alors qu'il fut un fléau au siècle dernier, l'acarien n'est plus un problème majeur, actuellement, pour l'apiculture mondiale.

Tropilaelaps spp. sont des acariens qui parasitent *Apis dorsata* en Asie tropicale. L'introduction d'*A. mellifera* dans la zone de répartition d'*A. dorsata* a permis à ces acariens de trouver un nouvel hôte. Une étude récente basée sur des marqueurs moléculaires a décelé au moins quatre espèces de *Tropilaelaps* en Asie, mais *T. clareae* est la seule à parasiter *A. mellifera* (2). Dans cette région du monde, *A. mellifera* est aussi parasitée par un deuxième acarien, *Varroa destructor*, avec une forte compétition du parasitisme entre les deux espèces. *Tropilaelaps* parasite le couvain des abeilles sur lequel il se nourrit d'hémolymphe et se reproduit. La multiplication de ces parasites peut entraîner la mort des colonies et l'apparition d'autres pathogènes. L'acarien est fortement associé au couvain, au point qu'une période de plus de sept jours sans couvain lui est fatale.

Varroa destructor (Fig. 3) est un fléau qui détruit les colonies d'*A. mellifera* dans le monde entier, à l'exception de l'Australie où il n'est pas encore présent. Il est une raison majeure évoquée par les scientifiques pour expliquer la mortalité des abeilles en général. Parasite originaire de l'abeille asiatique *Apis cerana*, il a été transféré sur l'abeille européenne, *Apis mellifera*, au milieu du siècle dernier au cours d'échanges de matériel génétique entre de nombreux pays (28). Sans traitement approprié, les colonies parasitées meurent au bout de deux à trois ans. Il est impossible d'éradiquer cette parasitose.

Ces acariens contribuent à diminuer les réponses immunitaires de l'abeille et favorisent le développement de viroses (13). Ils sont aussi des vecteurs actifs dans la transmission de virus et de bactéries (43, 44).

La lutte contre ces parasites présente les problèmes classiques rencontrés pour limiter les populations de ravageurs. Ils deviennent résistants aux molécules acaricides utilisées par les apiculteurs pour le contrôler (25). La découverte récente de colonies d'abeilles pouvant

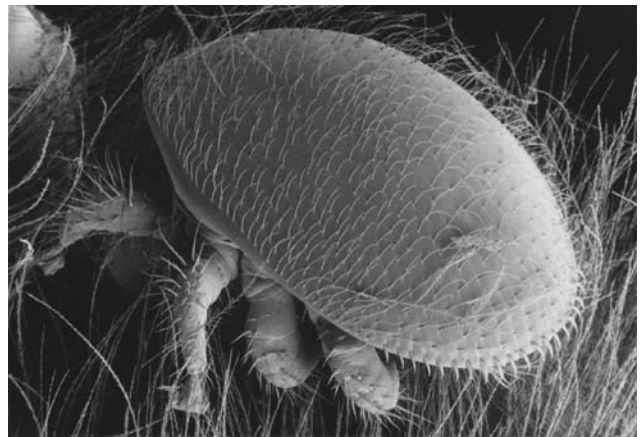


Fig. 3
Microphotographie en microscopie électronique par balayage (SEM : scanning electron microscopy) d'une femelle de l'acarien *Varroa destructor*, vue dorsale

Photo prise par E. Erbe & R. Ochoa, USDA-SEL-EMU

tolérer des infestations importantes de *V. destructor* dans plusieurs parties du monde (notamment aux États-Unis [14] et en Europe [19]), entrouvre la porte à des solutions durables du contrôle du parasite. Les bases biologiques de ce phénomène ont commencé à être décortiquées grâce à des méthodes novatrices de la génomique qui suggèrent d'avantage un fondement comportemental qu'immunologique de la tolérance de l'abeille au varroa (26).

Protozoaires

Nosema apis est une microsporide, qui attaque la paroi de l'intestin moyen chez l'abeille adulte. La maladie peut évoluer de façon inapparente ou se manifester par un affaiblissement de la colonie pouvant conduire à la mort. L'infestation des colonies est latente. La maladie apparaît essentiellement au début du printemps après des hivers longs et humides : les abeilles, empêchées de sortir, laissent tomber dans la ruche les excréments qui constituent une source de contagion pour les autres abeilles. Il s'ensuit une extension rapide de la maladie. Bien qu'il existe des signes communs avec d'autres maladies, certains signes observés devant la colonie et en laboratoire permettent d'identifier la maladie (16).

Nosema cerana est une autre espèce de microsporide, proche de *N. apis* (12). Elle parasite *A. cerana* et est passée sur *A. mellifera* au cours d'échanges de matériel génétique. Elle a été identifiée récemment en Europe (12, 15). Depuis, on la trouve partout dans le monde. Les signes qu'elle induit chez l'abeille sont différents de ceux causés par *N. apis*. Seul l'outil moléculaire permet de différencier les deux microsporides (15). Ce parasite est considéré responsable d'importantes dépopulations d'abeilles en Espagne (15).

Bactéries

Les bactéries pathogènes pour l'abeille attaquent le couvain.

La loque américaine, maladie connue depuis l'antiquité, est causée par *Bacillus larvae*. Très contagieuse, cette maladie grave est présente dans le monde entier (16).

La loque européenne est générée par *Melissococcus pluton*, en association avec d'autres bactéries. Elle s'installe surtout au printemps et de façon bénigne dans les colonies affaiblies. Un apport de pollen extérieur est généralement suffisant pour permettre aux colonies de surmonter la maladie, bien que des pertes importantes aient été signalées par le passé (16).

Les seuls traitements efficaces actuellement contre ces protozoaires et ces loques sont les antibiotiques, mais ils ne sont plus autorisés en raison du danger de résidus dans le miel.

Virus

Dix-huit virus ont été identifiés chez l'abeille du genre *Apis*. Certains d'entre eux sont très anecdotiques, d'autres sont présents de façon latente et quelquefois en grande quantité chez les abeilles de nos ruches, sans provoquer de signes notables (37). Pour des raisons encore inconnues, ces virus peuvent devenir très pathogènes pour les abeilles, entraînant des tremblements et une paralysie reconnaissables à l'entrée de la colonie. C'est le cas pour les virus de la paralysie chronique (CPV) ou aiguë (APV). Les modes d'action de ces virus pour arriver à tuer les abeilles sont encore inconnus. Il n'existe aucun traitement pour lutter contre ces virus qui peuvent affaiblir ou tuer la colonie. Ces pathologies peuvent être enrayerées par un apport de pollen de qualité par les butineuses. Le varroa fragilise les défenses immunitaires des abeilles et induit ainsi la multiplication des virus (4).

Impact du changement climatique sur l'abeille

L'impact du changement climatique sur l'abeille peut s'envisager à plusieurs niveaux. Il peut agir directement sur leur comportement et leur physiologie. Il peut modifier la qualité de l'environnement floral et augmenter, ou réduire, les capacités de récoltes et de développement des colonies. Il peut définir de nouvelles aires de répartition des abeilles et entraîner de nouveaux rapports de compétition entre espèces et races d'abeilles, ainsi qu'entre leurs parasites et pathogènes. De même, les apiculteurs se verront obligés de

modifier leurs méthodes apicoles. Ils favoriseront l'exploitation de nouvelles aires de butinage et l'importation de races étrangères pour en tester la valeur dans les nouveaux environnements.

Impact du changement climatique sur le comportement et la physiologie de l'abeille et sa distribution

L'abeille *Apis mellifera* a le potentiel pour s'adapter aux climats chauds. Ainsi par exemple on trouve *Apis m. sahariensis* dans les oasis du Sahara où elle est adaptée aux floraisons locales (palmiers...) et aux fortes chaleurs (33). Aux États-Unis d'Amérique, des abeilles peuvent se développer dans le désert d'Arizona. La condition de survie pour ces abeilles est la présence d'eau qu'elles utilisent en quantité importante pour élever les larves, et thermoréguler le couvain entre 34 °C et 35 °C. En milieu aride, les fleurs du désert ne sont pas suffisantes pour assurer leurs besoins en eau et les abeilles disparaissent. Les prévisions du changement climatique annoncent un assèchement des régions désertiques et donc la disparition des oasis et de leurs abeilles. Il est peu probable que la migration d'*A. m. sahariensis* vers des zones désertiques plus favorables se fasse naturellement, puisque les oasis sont des espaces très isolés qui ne permettent pas la migration ou l'essaimage à longue distance. Il faut donc envisager des mesures de conservation pour transférer cette abeille vers des zones favorables à son développement, sous peine de voir disparaître cet écotype qui constitue une richesse mondiale pour la biodiversité.

Le changement climatique peut avoir une influence sur le cycle de développement des abeilles. Il paraît indéniable que chaque race d'abeilles possède son propre rythme de développement (21). Ainsi, toute modification du climat ou tout déplacement d'une race d'abeilles d'une région géographique vers une autre où elle est étrangère doit avoir des conséquences mesurables. Dans les régions froides, les abeilles passent l'hiver en grappe et utilisent leurs réserves énergétiques de miel pour survivre jusqu'au printemps. La capacité des abeilles à accumuler les réserves énergétiques et à gérer le développement de la colonie constitue une pression adaptative très importante. Au printemps, lorsque la température devient plus clémente, la reine commence à pondre et la colonie se développe et augmente la taille de la population d'ouvrières. Peut alors survenir une période de froid de plusieurs semaines pendant laquelle les abeilles ne vont pas pouvoir récolter. L'importance de la population d'abeilles entraîne une diminution rapide des réserves au point que la colonie peut mourir de faim. C'est ce qui arrive facilement aux abeilles hybrides (croisements de plusieurs races sélectionnés par les apiculteurs) qui se développent très vite au printemps. Par contre, les écotypes locaux mieux adaptés aux conditions environnementales sont « plus prudents » et se

développent plus lentement au printemps jusqu'à cette période de froid, à l'issue de laquelle ils se reproduisent très vite. Ils ne mettent pas en péril la survie de la colonie. Il faut donc distinguer les écotypes locaux qui doivent ajuster leur développement et leurs réserves au climat et les abeilles hybrides sélectionnées par les apiculteurs. Ces dernières n'ont pas été sélectionnées pour constituer de réserves de nourriture et la reine n'ajuste pas la ponte ni les ouvrières l'élevage des larves, si bien qu'elles ne peuvent survivre sans l'aide de l'apiculteur qui leur fournit du sirop de sucre à volonté (21). Cette variabilité de traits d'histoire de vie de l'abeille en rapport avec les températures et l'environnement, montre une plasticité et une variabilité génétique pouvant donner prise à la sélection de cycles de développement ajustés à de nouvelles conditions climatiques.

Les abeilles ajustent leur comportement aux conditions météorologiques. Elles ne sortent pas lorsqu'il pleut, et par grosse chaleur elles vont récolter de l'eau et ventilent la colonie. Une modification du climat aura donc un impact direct sur ce type de comportements des abeilles.

La modification de la flore avec le changement climatique, serait-elle viable pour l'abeille ?

Le climat influence le développement des fleurs et la production de nectar et de pollen qui sont liés directement à l'activité de butinage et au développement des colonies (42). Les abeilles doivent avoir suffisamment de miel stocké comme réserves pour survivre à l'hiver. Les ouvrières nourrices doivent disposer de suffisamment de pollen pour produire la nourriture qu'elles distribuent aux larves à partir de leurs glandes nourricières. Un effet

majeur du changement climatique pour les abeilles est lié aux changements de la distribution des espèces florales (38) dont elles disposent pour se nourrir. Les plantes pourront-elles survivre à l'apparition rapide de sécheresse ou au contraire de saisons plus humides ? Et si oui, les fleurs trouveront-elles les conditions optimales à la production de nectar et de pollen nécessaire au développement des abeilles ? Si l'impact précis que ces facteurs pourront avoir sur l'abeille dans un contexte de changement climatique est incertain, nous disposons d'une multitude de données indiquant leur influence directe dans le développement des abeilles. Nous connaissons l'impact que peut avoir la pluie sur la récolte de miel par l'abeille. Par exemple, lorsque les fleurs d'acacia sont lavées par la pluie, elles ne sont plus attractives pour les abeilles (Fig. 4) qui trouvent un nectar trop dilué. De même, un climat trop sec limitera la production de nectar des fleurs et sa récolte par les abeilles : les fleurs de lavande ne produisent pas de nectar lorsque les conditions climatiques sont trop sèches, ce qui rend cette récolte très hypothétique. Dans des situations extrêmes et sans la vigilance de l'apiculteur, les abeilles peuvent mourir de faim (Fig. 5).

De même, le miellat produit par les insectes piqueurs de certaines espèces végétales est aussi dépendant du climat. En Alsace, il faut des conditions très particulières pour le développement et la multiplication des populations de pucerons des sapins, à partir desquels les abeilles récoltent ce miel si apprécié (16). En revanche, certains miellats provoquent des dysenteries aux abeilles. Qu'en est-il des modifications du climat sur les productions de miellat ?

Les carences alimentaires dues au climat trop sec qui limite la production et la qualité nutritive du pollen sont très discutées actuellement (36). Les abeilles qui naissent en



Fig. 4
Butineuse acacia

Le butinage des fleurs d'acacia est très dépendant du climat. La pluie peut limiter une récolte potentiellement importante de nectar
Photo prise par Yves Le Conte



Fig. 5
Butineuse lavande

La récolte de miel de lavande est aléatoire. La sécheresse vient souvent limiter la production de nectar produite par ces fleurs
Photo prise par Yves Le Conte

automne passent tout l'hiver dans la ruche et constituent les forces vives de la colonie au printemps. L'apport de pollen est très important pour l'élevage des futures ouvrières (23). Une pénurie de pollen due à la sécheresse à l'automne aura pour effet de carencer les abeilles d'hiver, de diminuer leurs défenses immunitaires en les rendant plus sensibles aux pathogènes, et de limiter leur durée de vie.

Les climats tropicaux peuvent évoluer vers des saisons plus marquées avec des périodes sèches. Les abeilles asiatiques devront alors s'adapter rapidement vers une stratégie de récolte de miel plus importante afin de pouvoir constituer des réserves pour survivre pendant les périodes sans fleurs. Ou bien elles peuvent développer une stratégie de migration, comme c'est le cas d'*A. dorsata*, une grande espèce d'abeille du genre *Apis*. Ces colonies construisent des nids à l'air libre formés d'un seul rayon qui peut atteindre un à deux mètres de long. Elles sont souvent grégaires, ce qui leur confère un avantage certain pour la défense commune des nids contre les prédateurs. Ces abeilles migrent facilement en fonction de la saison, des floraisons ou des dérangements qu'elles peuvent subir. Ainsi, elles abandonnent leurs nids et peuvent voler pendant des kilomètres (jusqu'à 200 km) pour échapper à la famine ou aux prédateurs. Après plusieurs mois, voire un ou deux ans d'inoccupation, les mêmes colonies d'abeilles reviennent coloniser les mêmes nids des mêmes arbres chaque année (27, 30). Un scénario plausible serait que ces abeilles migrent au rythme de l'évolution et des perturbations des espèces florales locales pour assurer leur survie, et qu'elles changent leur lieu de migration, délaissant les régions devenues trop arides. Mais que se passera-t-il pour les espèces d'abeilles qui ne migrent pas ? Si l'essaimage naturel est important, ces espèces pourront essaimer vers des régions plus propices et délaissent leurs régions d'origine. Ou alors elles devront évoluer rapidement vers une stratégie de récolte pour survivre pendant des périodes sans fleurs.

Un cas d'école souvent cité est celui de l'écotype landais. Dans cette région de France, les colonies se développent au rythme de la floraison des bruyères qui constituent la principale ressource naturelle pour ces abeilles. L'écotype a donc calé son développement sur celui du végétal (20) (Fig. 6). Une modification du climat aboutira forcément à une modification de la flore. Que deviendront alors la bruyère et cet écotype d'abeille ?

Conséquences sur la distribution géographique d'*Apis m. mellifera* et d'autres races

Mouvements naturels

Comme pour d'autres arthropodes (5), les changements climatiques imposeront une réduction ou une augmentation des surfaces disponibles pour les abeilles.



Fig. 6

Butineuse bruyère

Les colonies de l'écotype landais de l'abeille noire *Apis mellifera mellifera* ont calqué leur développement en fonction de la floraison de la bruyère

Photo prise par Joël Blaize

Les surfaces qui évolueront vers la sécheresse seront désertées par les abeilles qui devront migrer vers la périphérie de ces zones. Au contraire, les zones froides initialement hostiles seront colonisées par les abeilles.

Un exemple bien étudié est celui de l'abeille africanisée. La progression de la distribution géographique de l'abeille africanisée est actuellement arrêtée en Argentine et aux États-Unis (9, 32). Les conditions climatiques trop froides pour cette abeille sont évoquées par les chercheurs pour expliquer ce phénomène. Le réchauffement climatique est donc un facteur favorable à son expansion au-delà de son aire de répartition actuelle. En outre, cette abeille est moins sensible au varroa que les abeilles européennes (22). Elle devrait donc former des colonies sauvages et s'adapter plus facilement que les autres races, ce qui est actuellement le cas aux États-Unis.

Mouvements faits par les apiculteurs

Les apiculteurs devront changer leurs habitudes de transhumance et délaissent les zones devenues trop sèches au profit de zones plus humides. Ils seront certainement tentés de continuer l'importation de reines d'autres races afin de tester leurs potentialités à s'adapter à de nouveaux climats. Ces importations augmenteront la diversité génétique des populations d'abeilles, mais seront aussi des vecteurs d'importations de nouveaux pathogènes, ou de nouveaux haplotypes d'abeilles plus ou moins intéressants, comme par le passé (voir l'abeille africanisée).

La mise en contact d'abeilles importées avec les races et écotypes locaux facilite un brassage génétique qui peut être utile à la survie de l'espèce, mais qui tendra à faire disparaître les écotypes locaux et les races pures par pollution génétique.

Potentiel d'adaptation : variabilité génétique

Apis mellifera est une espèce qui a montré une grande capacité d'adaptation, puisqu'on la trouve presque partout dans le monde et sous des climats très différents. Importée aux Amériques par les colons, elle a co-évolué avec l'homme et s'est répandue dans tout le continent, du nord au sud. On peut penser que l'espèce possède une biodiversité importante et qu'elle pourra utiliser sa variabilité génétique (6) pour s'adapter aux changements climatiques. Par contre, les espèces asiatiques sont restées en Asie, ce qui peut montrer une moindre capacité à s'adapter à des environnements différents et une fragilité vis-à-vis des changements climatiques. *Apis mellifera* semble avoir plus de potentiel adaptatif que ces cousines asiatiques qui produisent peu et ont été peu transhumées. L'homme, avec lequel *A. mellifera* a co-évolué depuis plusieurs siècles, sera certainement déterminant pour l'aider à survivre dans les milieux hostiles et pour conserver la biodiversité de ces espèces. Le soutien de l'apiculture comme outil de pollinisation et de production est essentiel dans ce domaine. Par contre, si les écotypes d'abeilles ne sont plus adaptés à leurs biotopes, les colonies sauvages devront évoluer rapidement pour survivre sans l'aide de l'homme.

Commerce d'abeilles : facteur de diversité et de capacité d'adaptation au milieu ?

En France, les apiculteurs ont importé des abeilles pratiquement du monde entier. Les hybrides interraciaux, réalisés à l'aide de l'insémination artificielle des reines, peuvent produire jusqu'à deux fois plus de miel que les abeilles noires (*A. m. mellifera*) locales (11). Les producteurs de gelée royale travaillent avec des races étrangères car l'abeille noire française est très peu productive (16). Il s'est donc établi un réseau d'importation de reines étrangères depuis très longtemps. Mais ces hybrides et autres races sont souvent moins bien adaptés et plus sensibles aux maladies que les races locales. Il y a donc en France, les défenseurs de la race noire locale, écotypes bien adaptés à leur biotope, et ceux qui importent et utilisent des abeilles hybrides pour assurer de meilleures récoltes. Ces deux tendances s'affrontent. Il en résulte toutefois une forte diversité génétique en France, due à ces importations qui continuent et à la pollution génétique des abeilles locales.

En Amérique du Nord, l'importation de reines d'abeilles est interdite pour des raisons sanitaires. Malgré les sommes très importantes qui sont investies pour empêcher les importations, les abeilles américaines ont plus de maladies que les européennes. Aux États-Unis le renouvellement du cheptel est réalisé par quelques gros éleveurs de reines qui commercialisent des dizaines de milliers de reines chacun. Ils élèvent leurs reines à partir de quelques-unes de leurs

meilleures souches, ce qui a pour effet de réduire la diversité génétique du cheptel et donc de fragiliser les défenses des abeilles vis-à-vis des différents pathogènes.

Dans la perspective du réchauffement climatique, la situation française est sûrement plus confortable puisque les abeilles, dotées d'une diversité génétique plus forte, possèdent un potentiel adaptatif supérieur. Ceci n'est pas forcément vrai pour d'autres pays européens qui interdisent les importations et sélectionnent beaucoup leur cheptel.

Cette idée peut être discutée dans le cadre de l'apparition spontanée de lignées d'abeilles résistantes au varroa. C'est le cas de la France, où sont apparues des colonies qui survivent depuis plus de dix ans sans aucun traitement contre l'acarien (19), alors que des pays qui sélectionnent leurs abeilles et qui importent peu, comme l'Allemagne ou les États-Unis par exemple, n'ont pas encore détecté de résistance de leurs abeilles au varroa.

Les outils de la biologie moléculaire sont pertinents pour mesurer la diversité génétique des populations d'abeilles et la relier à leur capacité d'adaptation face aux changements climatiques et aux différents pathogènes (40). De même, l'outil de la génomique, disponible grâce au séquençage récent du génome de l'abeille (39), permettra de mieux comprendre les mécanismes de co-évolution entre les abeilles et leur pathogènes (26). Une meilleure compréhension de ces mécanismes permettra une meilleure gestion des populations et la détection de gènes impliqués dans de nouveaux phénotypes d'abeille.

Les maladies et les parasites : changements des profils et de l'incidence des maladies

Différentes maladies dans différentes parties du monde

Profils actuels des maladies et changements potentiels de distribution dus au changement climatique

Parmi les pathogènes connus, certains d'entre eux sont répartis au niveau mondial. C'est le cas par exemple de *V. destructor* sur *A. mellifera* et *A. cerana*, de la loque américaine et européenne, de *N. apis* et *N. cerana*, et de nombreux virus sur *A. mellifera*. Ces pathogènes possèdent généralement des haplotypes différents dont la virulence est variable. Les changements climatiques peuvent favoriser le transfert de ces haplotypes sur les populations d'abeilles.

D'autres pathogènes ou haplotypes ont des aires de répartition plus limitées, comme par exemple *Tropilaelaps*, jusqu'à maintenant trouvé en Asie uniquement (34). Les changements climatiques entraîneront des mouvements d'abeilles d'espèces et de races différentes qui les mettront en présence de pathogènes avec lesquels elles n'ont encore jamais co-évolué, comme cela a été le cas pour *V. destructor* et *A. mellifera*. Seulement deux haplotypes de ce parasite de l'abeille, étant extrêmement homogènes, ont envahi en quelques décennies le siècle dernier la quasi-totalité de son aire de répartition (35). L'histoire montre donc que ces rencontres peuvent être catastrophiques et que la survie des abeilles nécessitera l'aide de l'homme. Ces mouvements pourront être spontanés et liés aux modifications des aires géographiques, ou générés par les échanges d'abeilles par les apiculteurs.

La répartition géographique de maladies dont l'expression dépend des facteurs climatiques pourra varier. C'est le cas par exemple du couvain plâtré provoqué par le champignon *Ascospheera apis*, qui se développe surtout en milieu humide.

Comment l'interaction pathogène/abeille va-t-elle évoluer ?

Les résultats récents de l'étude métagénomique réalisée par les chercheurs américains sur les populations atteintes du syndrome de dépopulation des colonies (CCD) sont très instructifs dans ce contexte (8). Ils ont montré que de nombreux agents pathogènes infestent des colonies d'abeilles, y compris des pathogènes importés. Il est donc très probable que des agents encore non identifiés existent sur certaines espèces ou races d'abeilles. Des espèces de pathogènes présents chez différentes races ou espèces d'abeilles peuvent être mises en présence de nouveaux hôtes. La découverte récente de *Nosema cerana* (15) et de la variante israélienne du virus de la paralysie aiguë (IAPV) (8) chez *Apis mellifera* en est un exemple parlant qui montre le rôle potentiel de l'homme dans les mouvements de populations. Les interactions que peuvent avoir ces différents pathogènes pourront être modifiées par le changement climatique. *Tropilaelaps* est un cas intéressant dans ce contexte. Cet acarien n'infeste pas encore *Apis mellifera* à cause du cycle de développement de cette abeille qui comporte une période sans couvain, celui-ci étant indispensable à la survie de l'acarien (34). Or, si le changement climatique induit des hivers plus chauds, *A. mellifera* devrait donc s'adapter vers un cycle sans arrêt de couvain qui en fera un hôte potentiel pour *Tropilaelaps*.

Conséquences pour la santé des abeilles et impact socio-économique

Les abeilles devront être protégées par l'homme, ne serait-ce que pour leur importance dans les productions agricoles

et pour le marché qu'elles représentent. Il semble évident qu'elles seront mises en présence de nouveaux pathogènes. Le taux élevés de mortalité et les dépopulations que l'on constate actuellement dans les colonies démontrent la fragilité des populations d'abeilles au niveau mondial. Comme dans le cas du varroa avec *Apis mellifera*, il faudra soutenir nos abeilles à l'aide de médicaments et de moyens de lutte adaptés afin d'éviter leur disparition.

Le changement climatique peut faciliter l'arrivée de nouvelles espèces invasives

De nombreux exemples ont révélé la fragilité de l'équilibre hôte-parasite et montré que des modifications même légères du climat ont un impact sur l'établissement d'espèces invasives, actuellement en bordure de l'aire de répartition des abeilles.

La situation de ces dernières vis-à-vis des prédateurs qui colonisent de nouvelles zones peut également évoluer. Un exemple marquant est celui du guêpier, un oiseau magnifique qui se nourrit d'hyménoptères et d'abeilles. À l'origine en région méditerranéenne, il étend sa distribution en causant des dégâts mineurs pour l'instant en apiculture. En France on le trouve jusqu'au nord de la Loire. Un deuxième exemple est *Aethina tumida*, un petit coléoptère ravageur des colonies d'abeilles originaire d'Afrique de Sud qui se développe sur les colonies les plus faibles. Il a été importé aux États-Unis, probablement à partir d'agrumes sur lesquels il peut se développer. Il constitue un problème supplémentaire pour l'apiculture américaine, surtout dans les régions chaudes et humides. Le climat froid a stoppé sa progression vers le Nord. Les changements climatiques favoriseront l'extension de son aire de distribution. Des mesures ont été prises pour éviter l'importation de ce ravageur en Europe où il est considéré comme potentiellement dangereux.

Aspects socio-économiques

Outre les abeilles, les apiculteurs devront, eux aussi, s'adapter aux modifications du climat et de la flore. Ainsi certaines régions hostiles à l'apiculture deviendront intéressantes pour les apiculteurs, alors que d'autres zones actuellement exploitées devront être délaissées. L'adaptation des plantes mellifères aux changements climatiques sera déterminante dans les choix effectués par les apiculteurs.

Les apiculteurs devront aussi adapter leurs abeilles aux changements climatiques, délaissant des écotypes ou races locales au profit d'abeilles mieux adaptées. Dans cette perspective, une démarche de conservation de races et d'écotypes doit être envisagée afin de limiter la perte de la biodiversité de l'abeille. Une technique séduisante est la cryoconservation du sperme.

Cas récents de mortalité

Depuis 1995, on observe l'apparition d'une mortalité importante chez *A. mellifera* dans le monde. Les chercheurs sont d'accord pour dire que les causes de cette mortalité sont multifactorielles. Les pesticides tuent de nombreuses colonies tous les ans. De nouveaux pathogènes ont allongé la liste déjà longue des maladies des abeilles. Mais les chercheurs sont d'accord pour dire que l'environnement et le stress des abeilles, qui sont sous l'influence des changements climatiques, sont déterminants dans l'apparition de cette mortalité (29, 31). Il semble exister des interactions fortes entre maladies, pesticides, environnement et climat. Les changements climatiques agissent sur chacun de ces facteurs. Pour comprendre l'effet des changements climatiques sur l'évolution des populations d'abeilles, il faudra intégrer chacun de ces facteurs.

Conclusion

La généralisation de la mortalité chez l'abeille *Apis mellifera* au niveau mondial montre bien la fragilité de cette espèce dont la survie dépend d'un environnement qui lui est de plus en plus hostile. Utilisation de pesticides, maladies nouvelles, stress, interactions entre ces facteurs, sont des raisons évoquées pour expliquer ce phénomène. Dans ce contexte, les changements climatiques vont déplacer les équilibres entre l'abeille, son environnement végétal et ses

maladies. Cette abeille a fait preuve d'une grande capacité à coloniser des environnements très différents et possède une variabilité génétique sur laquelle la sélection devrait avoir prise pour lui permettre de s'adapter à ces changements climatiques. Cependant, il est à craindre que le stress imposé par les changements climatiques se surajoute aux différents facteurs qui mettent actuellement l'espèce en péril dans certaines régions du monde.

Si l'homme modifie l'environnement des abeilles, il se doit aussi de prendre des mesures de protection pour éviter la disparition de cette richesse qu'est la diversité génétique des abeilles. La compréhension des facteurs favorisant la disparition des abeilles devra reposer sur des études fondamentales visant à connaître les causes des mortalités, ainsi que l'effet des modifications environnementales liées à l'activité humaine. Des études d'impact de terrain mais aussi l'utilisation des méthodes modernes issues de la génomique, rendues possibles avec le séquençage récent du génome de l'abeille, devront jouer un rôle prépondérant dans la connaissance des facteurs qui constituent un stress vital pour ces espèces.

Influencia de los cambios climáticos en las poblaciones de abejas y sus enfermedades

Y. Le Conte & M. Navajas

Resumen

La abeja *Apis mellifera* es el polinizador económicamente más importante para los cultivos a escala mundial. Además, las abejas son indispensables para mantener la diversidad biológica, porque polinizan a numerosas especies vegetales cuya fecundación exige la intervención de un polinizador. La especie *Apis mellifera* ha demostrado una gran capacidad de adaptación, no en vano está presente prácticamente en todo el mundo y en climas muy distintos. En un contexto de modificaciones climáticas, la variabilidad de las características del ciclo de vida de la abeja en función de las temperaturas y el medio físico pone de manifiesto que la especie posee una plasticidad y variabilidad genética que se presta a la selección de ciclos de desarrollo adaptados a nuevas condiciones ambientales.

Aunque no está del todo clara la forma concreta en que los cambios ambientales podrían repercutir en la abeja en una situación de evolución del clima, disponemos de multitud de datos que indican que tales cambios tienen una influencia directa en el desarrollo de las abejas. Los autores examinan los previsible efectos de los cambios climáticos sobre el comportamiento y la fisiología de la abeja, su distribución y la evolución de sus interacciones con las enfermedades.

Habrá que tomar medidas de protección para evitar que desaparezca la inestimable diversidad genética de las abejas y conservar ecotipos que constituyen un gran tesoro para el mundo desde el punto de vista de la diversidad biológica.

Palabras clave

Abeja – Adaptación – Apis – Conservación – Diversidad biológica – Diversidad genética – Ecotipo – Enfermedad.



Références

- Allen-Wardell G., Bernhardt P., Bitner R., Burquez A., Buchmann S., Cane J., Cox P.A., Dalton V., Feinsinger P., Ingram M., Inouye D., Jones C.E., Kennedy K., Kevan P., Koopowitz H., Medellin R., Medellin-Morales S., Nabhan G.P., Pavlik B., Tepedino V., Torchio P. & Walker S. (1998). – The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conserv. Biol.*, **12** (1), 8-17.
- Anderson D.L. & Morgan M.J. (2007). – Genetic and morphological variation of bee-parasitic *Tropilaelaps* mites (Acari: Laelapidae): new and re-defined species. *Experim. appl. Acarol.*, **43** (1), 1-24.
- Arias M.C. & Sheppard W.S. (2006). – Corrigendum to: Phylogenetic relationships of honey bees (Hymenoptera: Apinae: Apini) inferred from nuclear and mitochondrial DNA sequence data (*Molec. Phylogenet. Evol.*, 2005, **37** (1), 25-35). *Molec. Phylogenet. Evol.*, **40** (1), 315-315.
- Chen Y.P., Evans J. & Feldlaufer M. (2006). – Horizontal and vertical transmission of viruses in the honeybee *Apis mellifera*. *J. Invertebr. Pathol.*, **92** (3), 152-159.
- Chown S.L., Slabber S., McGeoch M.A., Janion C. & Leinaas H.P. (2007). – Phenotypic plasticity mediates climate change responses among invasive and indigenous arthropods. *Proc. roy. Soc. Lond., B, biol. Sci.*, **274** (1625), 2531-2537.
- Cornuet J.M. & Louveaux J. (1981). – Aspects of genetic variability in *Apis mellifera* L. In *Biosystematics of social insects* (P.E. House & J.-L. Clements, édit.). Academic Press, Londres, New York, 85-94.
- Costanza R., d'Arge R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neill R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P. & van den Belt M. (1997). – The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387** (6630), 253-260.
- Cox-Foster D.L., Conlan S., Holmes E.C., Palacios G., Evans J.D., Moran N.A., Quan P.L., Briese T., Hornig M., Geiser D.M., Martinson V., van Engelsdorp D., Kalkstein A.L., Drysdale A., Hui J., Zhai J.H., Cui L.W., Hutchison S.K., Simons J.F., Egholm M., Pettis J.S. & Lipkin W.I. (2007). – A metagenomic survey of microbes in honey bee colony collapse disorder. *Science*, **318** (5848), 283-287.
- Diniz N.M., Soares A.E.E., Sheppard W.S. & Del Lama M.A. (2003). – Genetic structure of honeybee populations from southern Brazil and Uruguay. *Genet. molec. Biol.*, **26** (1), 47-52.
- Franck P., Garnery L., Solignac M. & Cornuet J.M. (2000). – Molecular confirmation of a fourth lineage in honeybees from the Near East. *Apidologie*, **31** (2), 167-180.
- Fresnaye J., Lavie P. & Boesiger E. (1974). – La variabilité de la production du miel chez l'abeille de race noire (*Apis mellifica* L.) et chez quelques hybrides interraciaux. *Apidologie*, **5** (1), 1-20.
- Fries I., Feng F., da Silva A., Slemenda S.B. & Pieniazek N.J. (1996). – *Nosema ceranae* n. sp. (Microspora, Nosematidae), morphological and molecular characterization of a microsporidian parasite of the Asian honey bee *Apis cerana* (Hymenoptera, Apidae). *Eur. J. Protistol.*, **32** (3).

13. Gregory P.G., Evans J.D., Rinderer T. & de Guzman L. (2005). – Conditional immune-gene suppression of honeybees parasitized by *Varroa* mites. *J. Insect Sci.*, **5** (7).
14. Harbo J.R. & Harris J.W. (2005). – Suppressed mite reproduction explained by the behaviour of adult bees. *J. apicult. Res.*, **44** (1), 21-23.
15. Higes M., Martin R. & Meana A. (2006). – *Nosema ceranae*, a new microsporidian parasite in honeybees in Europe. *J. Invertebr. Pathol.*, **92** (2), 93-95.
16. Jean-Prost P. & Le Conte Y. (2005). – Apiculture. Connaître l'abeille – conduire le rucher. Lavoisier, Paris, 698 pp.
17. Johnson R. (2007). – Recent honey bee colony declines. Congressional Research Service Report for Congress (disponible sur le web : www.fas.org/sgp/crs/misc/RL33938.pdf, page consultée le 7 mai 2008).
18. Klein A.M., Vaissiere B.E., Cane J.H., Steffan-Dewenter I., Cunningham S.A., Kremen C. & Tscharntke T. (2007). – Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. roy. Soc. Lond., B, biol. Sci.*, **274** (1608), 303-313.
19. Le Conte Y., de Vaublanc G., Crauser D., Jeanne F., Rousselle J.-C. & Bécard J.-M. (2007). – Honey bee colonies that have survived *Varroa destructor*. *Apidologie*, **38**, 1-7.
20. Louveaux J. (1973). – The acclimatization of bees to a heather region. *Bee World*, **54** (3), 105-111.
21. Louveaux J., Albisetti M., Delangue M. & Theurkauff J. (1966). – Les modalités de l'adaptation des abeilles (*Apis mellifica* L.) au milieu naturel. *Ann. Abeille*, **9** (4), 323-350.
22. Martin S.J. & Medina L.M. (2004). – Africanized honeybees have unique tolerance to *Varroa* mites. *Trends Parasitol.*, **20** (3), 112-114.
23. Mattila H.R. & Otis G.W. (2006). – Influence of pollen diet in spring on development of honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies. *J. econ. Entomol.*, **99** (3), 604-613.
24. Michener C. (2000). – The bees of the world. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
25. Milani N. (1999). – The resistance of *Varroa jacobsoni* Oud. to acaricides. *Apidologie*, **30**, 229-234.
26. Navajas M., Migeon A., Alaux C., Cros-Arteil S., Martin-Magniette M., Robinson G.E., Evans J.D., Crauser D. & Le Conte Y. (2008) – Differential gene expression of the honey bee *Apis mellifera* associated with *Varroa destructor* infection. *BMC Genomics* (soumis pour publication)
27. Neumann P., Koeniger N., Koeniger G., Tingek S., Kryger P. & Moritz R.F.A. (2000). – Entomology – Home-site fidelity in migratory honeybees. *Nature*, **406** (6795), 474-475.
28. Oldroyd B.P. (1999). – Coevolution while you wait: *Varroa jacobsoni*, a new parasite of western honeybees. *Trends Ecol. Evol.*, **14** (8), 312-315.
29. Oldroyd B.P. (2007). – What's killing American honey bees? *PLoS Biol.*, **5** (6), 168.
30. Paar J., Oldroyd B.P. & Kastberger G. (2000). – Entomology – Giant honeybees return to their nest sites. *Nature*, **406** (6795), 475-475.
31. Pettis J., Vanengelsdorp D. & Cox-Foster D. (2007). – Colony collapse disorder working group pathogen sub-group progress report. *Am. Bee J.*, **147** (7), 595-597.
32. Pinto M.A., Rubink W.L., Patton J.C., Coulson R.N. & Johnston J.S. (2005). – Africanization in the United States: replacement of feral European honeybees (*Apis mellifera* L.) by an African hybrid swarm. *Genetics*, **170** (4), 1653-1665.
33. Ruttner F. (1988). – Biogeography and taxonomy of honeybees. Springer, New York.
34. Sammataro D., Gerson U. & Needham G. (2000). – Parasitic mites of honey bees: life history, implications, and impact. *Annu. Rev. Entomol.*, **45**, 519-548.
35. Solognac M., Cornuet J.M., Vautrin D., Le Conte Y., Anderson D., Evans J., Cros-Arteil S. & Navajas M. (2005). – The invasive Korea and Japan types of *Varroa destructor*, ectoparasitic mites of the Western honeybee (*Apis mellifera*), are two partly isolated clones. *Proc. roy. Soc. Lond., B, biol. Sci.*, **272** (1561), 411-419.
36. Stokstad E. (2007). – The case of the empty hives. *Science*, **316** (5827), 970-972.
37. Tentcheva D., Gauthier L., Zappulla N., Dainat B., Cousserans F., Colin M.E. & Bergoin M. (2004). – Prevalence and seasonal variations of six bee viruses in *Apis mellifera* L. and *Varroa destructor* mite populations in France. *Appl. environ. Microbiol.*, **70** (12), 7185-7191.
38. Thuiller W., Lavorel S., Araujo M.B., Sykes M.T. & Prentice I.C. (2005). – Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proc. natl Acad. Sci. USA*, **102** (23), 8245-8250.
39. Weinstock G.M., Robinson G.E., Gibbs R.A., Worley K.C., Evans J.D., Maleszka R., Robertson H.M., Weaver D.B., Beye M., Bork P., Elisk C.G., Hartfelder K., Hunt G.J., Zdobnov E.M., Amdam G.V., Bitondi M.M.G., Collins A.M., Cristino A.S., Lattorff H.M.G., Lobo C.H., Moritz R.F.A., Nunes F.M.F., Page R.E., Simoes Z.L.P., Wheeler D., Carninci P., Fukuda S., Hayashizaki Y., Kai C., Kawai J., Sakazume N., Sasaki D., Tagami M., Albert S., Baggerman G., Beggs K.T., Bloch G., Cazzamali G., Cohen M., Drapeau M.D., Eisenhardt D., Emore C., Ewing M.A., Fahrbach S.E., Foret S., Gimmelikhuijzen C.J.P., Hauser F., Hummon A.B., Huybrechts J., Jones A.K., Kadowaki T., Kaplan N., Kucharski R., Leboulle G., Linial M., Littleton J.T., Mercer A.R., Richmond T.A., Rodriguez-Zas S.L., Rubin E.B., Sattelle D.B., Schlipalius D., Schoofs L., Shemesh Y., Sweedler J.V., Velarde R., Verleyen P., Vierstraete E., Williamson M.R., Ament S.A., Brown S.J., Corona M., Dearden P.K., Dunn W.A., Elekonich M.M., Fujiyuki T., Gattermeier I., Gempe T., Hasselmann M., Kage E.,

- Kamikouchi A., Kubo T., Kunieda T., Lorenzen M., Milshina N.V., Morioka M., Ohashi K., Overbeek R., Ross C.A., Schioett M., Shippy T., Takeuchi H., Toth A.L., Willis J.H., Wilson M.J., Gordon K.H.J., Letunic I., Hackett K., Peterson J., Felsenfeld A., Guyer M., Solignac M., Agarwala R., Cornuet J.M., Monnerot M., Mougél F., Reese J.T., Vautrin D., Gillespie J.J., Cannone J.J., Gutell R.R., Johnston J.S., Eisen M.B., Iyer V.N., Iyer V., Kosarev P., Mackey A.J., Solovyev V., Souvorov A., Aronstein K.A., Bilikova K., Chen Y.P., Clark A.G., Decanini L.I., Gelbart W.M., Hetru C., Hultmark D., Imler J.L., Jiang H.B., Kanost M., Kimura K., Lazzaro B.P., Lopez D.L., Simuth J., Thompson G.J., Zou Z., De Jong P., Sodergren E., Csuros M., Milosavljevic A., Osoegawa K., Richards S., Shu C.L., Duret L., Elhaik E., Graur D., Anzola J.M., Campbell K.S., Childs K.L., Collinge D., Crosby M.A., Dickens C.M., Grametes L.S., Grozinger C.M., Jones P.L., Jorda M., Ling X., Matthews B.B., Miller J., Mizzen C., Peinado M.A., Reid J.G., Russo S.M., Schroeder A.J., St Pierre S.E., Wang Y., Zhou P.L., Jiang H.Y., Kitts P., Ruef B., Venkatraman A., Zhang L., Aquino-Perez G., Whitfield C.W., Behura S.K., Berlocher S.H., Sheppard W.S., Smith D.R., Suarez A.V., Tsutsui N.D., Wei X.H., Havlak P., Li B.S., Liu Y., Jolivet A., Lee S., Nazareth L.V., Pu L.L., Thorn R., Stolc V., Newman T., Samanta M., Tongprasit W.A., Claudianos C., Berenbaum M.R., Biswas S., de Graaf D.C., Feyereisen R., Johnson R.M., Oakeshott J.G., Ranson H., Schuler M.A., Muzny D., Chacko J., Davis C., Dinh H., Gill R., Hernandez J., Hines S., Hume J., Jackson L., Kovar C., Lewis L., Miner G., Morgan M., Nguyen N., Okwuonu G., Paul H., Santibanez J., Savery G., Svatek A., Villasana D. & Wright R. (2006). – Insights into social insects from the genome of the honeybee *Apis mellifera*. *Nature*, **443** (7114), 931-949.
40. Whitfield C.W., Ben-Shahar Y., Brillet C., Leoncini I., Crauser D., Le Conte Y., Rodriguez-Zas S. & Robinson G.E. (2006). – Genomic dissection of behavioral maturation in the honey bee. *Proc. natl Acad. Sci. USA*, **103** (44), 16068-16075.
41. Williams I.H. (1996). – Aspects of bee diversity and crop pollination in the European Union. *In* The conservation of bees. Linnean Society Symposium Series no. 18 (A. Matheson, S.L. Buchmann, C. O'Toole, P. Westrich & I.H. Williams, édit.) Academic Press, Londres, 63-80.
42. Winston M.L. (1987). – The biology of the honey bee. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
43. Yang X. & Cox-Foster D. (2007). – Effects of parasitization by *Varroa destructor* on survivorship and physiological traits of *Apis mellifera* in correlation with viral incidence and microbial challenge. *Parasitology*, **134**, 405-412.
44. Yang X. & Cox-Foster D.L. (2005). – Impact of an ectoparasite on the immunity and pathology of an invertebrate: Evidence for host immunosuppression and viral amplification. *Proc. natl Acad. Sci. USA*, **102** (21), 7470-7475.

