

## Erste Suche nach wilden Honigbienen (*Apis mellifera* L., 1758) auf der Schweizer Alpennordseite

FRANCIS CORDILLOT

Arastrasse 14, 3048 Worblaufen, Schweiz; [ecolingua@hispeed.ch](mailto:ecolingua@hispeed.ch)

**Abstract: First search for wild honey bees (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758) on the northern flank of the Swiss Alps.** – Free-living honey bee colonies were documented in the field for the first time in 15 cantons of the northern flank of the Alps in Switzerland, where they have lived in the wild for thousands of years. Over a hundred volunteers observed 172 nesting sites with free bee colonies in trees (29%), buildings, walls and power poles (42%), as well as in artificial structures to facilitate nesting (29%) according to the protocol of the Citizen Science pilot project «Swiss BeeMapping». The survival rates at 106 sites from 2020 to April 2023 do not prove the presence of self-sustaining wild colonies. Their low annual colony survival rates of 9.6–15.8%, their short survival period of 0.6 – 2 years, as well as the necessary swarming rate of 6–9 in order to maintain equilibrium, rather indicate annual feral inflows from apiaries. Whether honey bee colonies can survive in the wild in our current natural, cultivated and built-up areas remains an open question.

**Zusammenfassung:** Das vielfach beobachtete Vorkommen von freilebenden Honigbienenvölkern wird erstmals in 15 Kantonen auf der Alpennordseite der Schweiz dokumentiert, wo sie seit Jahrtausenden wild lebten. Über hundert ehrenamtliche Personen beobachteten nach Protokoll des Citizen Science Pilotprojekt «Swiss BeeMapping» 172 Nistplätze mit freilebenden Bienenvölkern in Bäumen (29%), Gebäuden, Mauern und Strommasten (42%) sowie Nisthilfen (29%). Die an 106 Standorten ermittelten Überlebensraten von 2020 bis April 2023 belegen kein Vorkommen von sich selbst erhaltenden wilden Völkern. Ihre tiefen Jahresüberlebensraten von 9,6–15,8%, ihre kurze Besiedlungsdauer von 0,6–2 Jahre sowie die zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichts notwendige Schwarmrate von 6–9 pro Jahr deuten eher für jährliche Zuflüge aus Imkerständen hin. Ob Honigbienenvölker in freier Wildbahn in unseren heutigen natürlichen, bewirtschafteten und verbauten Räumen überleben können, bleibt eine offene Frage.

**Résumé: Première recherche d'abeilles mellifères sauvages (*Apis mellifera* L., 1758) au nord des Alpes en Suisse.** – La présence de colonies d'abeilles mellifères vivant en liberté, souvent observée, est documentée pour la première fois dans 15 cantons du versant nord des Alpes suisses où elles vivaient à l'état sauvage depuis des millénaires. Plus d'une centaine de bénévoles ont observé, en suivant le protocole du projet pilote de Citizen Science «Swiss BeeMapping», 172 sites de nidification abritant des colonies sauvages dans des arbres (29%), des bâtiments, des murs et des pylônes électriques (42%) ainsi que des nichoirs (29%). Les taux de survie estimés entre 2020 et avril 2023 sur 106 sites ne permettent pas de prouver la présence de colonies sauvages auto-suffisantes. Leurs faibles taux de survie annuels de 9,6 à 15,8%, leur courte durée de survie de 0,6 à 2 ans, ainsi que le taux d'essaimage nécessaire de 6 à 9 par an, afin de maintenir l'équilibre, indiquent plutôt des apports annuels provenant de ruches gérées. La question de savoir si les colonies d'abeilles mellifères peuvent survivre à l'état sauvage dans nos espaces naturels, cultivés et construits actuels reste ouverte.

**Riassunto: Prima ricerca di api mellifere selvatiche (*Apis mellifera* L., 1758) a nord delle Alpi in Svizzera.** – La presenza di colonie di api mellifere che vivono in libertà, spesso osservate, è stata documentata per la prima volta in 15 cantoni del versante settentrionale delle Alpi svizzere, dove vivono in modo selvatico da migliaia di anni. Più di cento volontari hanno osservato 172 siti di nidificazione con

colonie di api libere su alberi (29%), edifici, muri e tralici (42%) e ausili per la nidificazione (29%) secondo il protocollo del progetto pilota di Citizen Science «Swiss BeeMapping». I tassi di sopravvivenza indagati dal 2020 all'aprile 2023, stimati per 106 siti, non confermano la presenza di colonie selvatiche autosufficienti. I loro bassi tassi di sopravvivenza annuale di 9,6–15,8%, il breve periodo di colonizzazione di 0,6–2 anni, nonché il tasso di sciamatura necessario di 6–9 per anno, per mantenersi in equilibrio, indicano piuttosto afflussi annuali provenienti da apiari. La questione se le colonie di api mellifere possano sopravvivere in natura negli attuali ambienti naturali, agricoli e edificati rimane aperta.

**Keywords:** *Apis mellifera*, honeybee, demography, nidification site, bee tree, citizen science

## EINLEITUNG

Zu den 631 in der Schweiz einheimischen Bienenarten (Apiformes) zählt auch die Westliche Honigbiene *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (pers. Mitt. C. Praz 2023). Nach Hunderttausenden von Jahren in Westeuropa in freier Wildbahn lebend, ist ungewiss, ob die angestammte Nominatform (Unterart *mellifera*) rein oder inzwischen als Mischling (bastardisiert) in der Schweiz und in unseren Nachbarländern noch wildlebend vorkommt. Auf der Alpennordseite ging ihre Spur vor rund 140 Jahren verloren (siehe Kasten). Heute wird die Art in hoher Dichte für die Honigproduktion gehalten, bis über die Baumgrenze. Wegen der gravierenden Umweltbelastungen u. a. durch invasive Parasiten und Krankheitserreger, Pestizide, Nahrungs- und Baumhöhlenmangel nehmen die meisten Fachleute und Behörden an, dass in der Schweiz keine dauerhaft wildlebenden Honigbienen mehr vorkommen (Parejo et al. 2021). Das erklärt z. T., dass es keine Datengrundlage zu wildlebenden Honigbienen im nationalen Daten- und Informationszentrum der Schweizer Fauna (info fauna) gibt, die eine Verbreitungskarte und einen Gefährdungsstatus in den Roten Listen der Bienen der Schweiz (Amiet 1994 sowie Aktualisierung von Müller & Praz 2024) ergeben könnte. Auch europaweit fehlt eine Datengrundlage für die Honigbiene (Nieto et al. 2014). Erst durch massives Kollabieren vieler Bienenvölker im 20. Jahrhundert ist das Interesse für die natürlichen Grundbedürfnisse der Honigbiene wieder aufgekommen (Neumann & Carreck 2010, Meixner et al. 2015). So konnten in Europa und Übersee verwilderte Honigbienenvölker gefunden werden, die unbetreut (d. h. ohne Zufütterung und ohne Pflegeeingriffe) überlebten (Oldroyd et al. 1997, Oleksa et al. 2013, Seeley et al. 2015, Gfeller 2019). Heute wird das Vorkommen der Honigbiene in den Wäldern Europas auf mehr als 80 000 Völker geschätzt (Requier et al. 2020), unabhängig ihrer Herkunft (ob ursprünglich wild oder verwildert aus der Imkerei). Motiviert, auch für die Schweiz Fakten zu freilebenden Honigbienen zu schaffen, konzipierte und initiierte der Autor ab 2020 mit Unterstützung des Vereins FreeTheBees (FTB) und vielen Freiwilligen das Citizen-Science-Projekt «Swiss BeeMapping», das er in der Pilotphase leitete. Dabei beschränkte sich das Kartieren und Beobachten freilebender Honigbienenvölker auf die Alpennordseite der Schweiz, ungeachtet der genetischen Zusammensetzung (Unterarten, Rassen).

Dieser Artikel fasst die wichtigsten Ergebnisse dieses Monitorings zusammen und diskutiert sie mit den bisherigen Erfahrungen im Ausland.

Die Kartierung war darauf ausgerichtet, Antworten oder zumindest erste Hinweise auf folgende Fragen zu erhalten:

- Wo gibt es auf der Alpennordseite der Schweiz freilebende Honigbienenvölker?
- Wie sind ihre Nistplätze charakterisiert?
- Wie ist die Bestandsentwicklung der Honigbienen? Können sie in freier Wildbahn unbetreut überleben?

Als der moderne Mensch *Homo sapiens* um 46 000 v. Chr. in Westeuropa auftauchte, war die Art *Apis mellifera* bereits seit Langem heimisch. Die Unterart *Apis mellifera mellifera*, die sogenannte Dunkle Biene, hat sich in den letzten 780 Jahrtausenden ausdifferenziert, indem sie sich an die Bedingungen nördlich des Alpenbogens angepasst hat (Han et al. 2012, Wallberg et al. 2014, Carr 2023). Ein ausgehöhlter, 3300 Jahre alter Baumstamm zeugt als mutmassliche Klotzbeute von der Haltung gesammelter Bienenvölker zur Honiggewinnung in einer jungsteinzeitlichen Pfahlbausiedlung am Bodensee bei Arbon (TG). Ausserdem gibt es noch 22 Museumsexemplare der Dunklen Biene in der Insektenammlung in Bern, von denen die beiden ältesten aus den Jahren 1879 (Luzern) und 1884 (Wallis) stammen (Parejo et al. 2020).

## MATERIAL UND METHODE

Im Zeitraum von April 2020 bis April 2023 haben über hundert freiwillige Bienenfreund/-innen (Citizen scientists) 192 Funde gemeldet und Beobachtungen zu 172 Nistplätzen von freilebenden Honigbienenvölkern protokolliert und dokumentiert. Als Erste wurden die in nachhaltiger Imkerei bereits sensibilisierten Mitglieder des Vereins FTB mit Erfolg angesprochen. Über Aufrufe zur Fundmeldung in Zeitschriften für Forstwirtschaft, Naturpärke und populäre Zeitschriften (u. a. Tierwelt, Schweizer Familie) sowie über die Webseite des Vereins (<https://freethebees.ch/swiss-beemapping/>) wurden sie gebeten, den Standort von gesichteten freilebenden Honigbienenvölkern mitzuteilen. Praktische Anweisungen wurden regelmässig mit Videobesprechungen, Merkblättern und Rundmails übermittelt, eine Feldkoordinationsperson stand für Fragen zur Verfügung. Im zweiten Projektjahr wurde das Formular für die standardisierte systematische Standortbeobachtung in die digitale Form überführt, worin die Beobachtungen direkt im Feld über Smartphone oder danach zuhause am Computer protokolliert werden konnten. Die Einträge flossen direkt in die Projekt-Datenbank (Airtable, Lizenz FreeTheBees), die ein Datenmodell aus Attributen für Fundmeldungen, Beobachtungen, Geostandorten, Nistplätzen und Personendaten führt. Besondere Flugaktivitäten (z. B. Schwärmen) wie auch der Nistplatz wurden fotografiert oder per Video dokumentiert und, wo zugänglich, Bienen (meistens tote) gesammelt und eingeschickt. In den Auswertungen wurden nur Datensätze von geprüften Fund- und Beobachtungsmeldungen verwendet.

### Monitoring mit Zeitfenstern

Ein systematisches Absuchen der Alpennordseite von rund 10 000 km<sup>2</sup> (fast ein Viertel der Landesfläche mit Jura, Mittelland und Schweizer Voralpen, ohne nördliche Hochalpen), selbst mit zufällig ausgewählten 500 Kilometerquadraten, lag ausserhalb der Möglichkeiten dieses Pilotprojektes. In den drei Jahren ging es deshalb darum, möglichst viele Freiwillige zu rekrutieren und zu motivieren, ihre Funde und Beobachtungen von besiedelten Nistplätzen zu melden und systematisch zu dokumentieren.

Entscheidend war, die Nist- und Überwinterungsplätze in drei Beobachtungszeitfenstern zuverlässig im Auge zu behalten, gestützt auf die Erfahrungen von Tom Seeley (2015, 2017) und Vincent Albouy (2020). Nistplatzbesuche fanden während drei definierten Zeitfenstern statt, um den Status eines Bienenvolks nach drei entscheidenden Perioden seines Jahreszyklus festzustellen: Nach der Überwinterung (Auswintern) zwischen Mitte Februar und Ende März (bei ungünstiger Witterung Mitte April, bei möglichst sonnigem, nicht windigem Wetter mit Temperaturen über 12 °C über mehrere Tage), dann zwischen Anfang Juni und Ende August nach der Schwarmzeit (Fortpflanzung) im Frühling, schliesslich während der Einwinterung zwischen Mitte September und Ende Oktober. Zusätzliche Beobachtungen zwischen diesen Beobachtungszeitfenstern waren willkommen, besonders während der Schwarmzeit von April bis Juni, um bestimmte Auswertungsmethoden nach Kohl et al. 2022 und V. Albouy 2024 anwenden zu können (siehe demografische Beobachtungen). Die Beobachtungen an jedem Nistplatz werden gemäss Albouy in Dritteljahre (Tertiale) eingeteilt, gemäss Kohl et al. in «periods», welche die Datengrundlage bilden.

### **Besiedlungsstatus der Nisthöhlen**

Beobachtet werden ausschliesslich freilebende Bienenvölker, die ihren Nistplatz selber (spontan) gewählt haben und unbetreut (ohne Fütterung, ohne Behandlungen gegen Schädlinge) sowie nicht genutzt (keine Honig- noch Wachsentnahme) leben. Basis für die Ermittlung der Frühjahr-, Sommer- und Winter-Überlebensraten ist der beobachtete Zustand der Kolonie (Status) im jeweiligen Besuchszeitfenster. Drei Fälle sind möglich: Die Kolonie lebt, sie ist tot (durch eine andere Art ersetzt, oder die Höhle leer oder der Nistplatz zerstört) oder ihr Status ist unbekannt oder ungewiss. Für den Vergleich nach T. Seeley können die lebenden Völker noch anhand der Statusabfolge unterschieden werden: als «unbestimmte Kolonie», wenn der Nistplatz zum ersten Mal besiedelt angetroffen wird, oder als «Gründerkolonie», wenn nach dem Ableben einer Kolonie durch einen neuen Schwarm ersetzt, oder als «etablierte Kolonie» nach erfolgreich überlebtem Winter. Erste Statusmeldungen sind ab April 2020 eingegangen, ab Februar 2021 bis April 2023 dann systematisch.

### **Beschaffenheit der Nistplätze**

Die Nistplätze wurden nach Art ihrer Beschaffenheit charakterisiert: 1. natürlicher Nistplatz (Baum- oder Felshöhle), 2. künstlicher Hohlraum in einem Bauwerk (z. B. Gebäudefassade oder Strommast), 3. Nisthilfe (z. B. Klotzbeute oder Zeidlerhöhle). Jeder Standort einer Kolonie wurde zusätzlich mit Attributen der Lebensraumtypologie der Schweiz (Delarze et al. 2015) versehen, die Eigenschaften beschrieben wie das Substrat (Mauer; Fels; Spechthöhle; Stammhöhle; Trennwand ...), die Lebensraumstruktur (Hecke; Holzschopf; Fassade; Dach; Kamin ...), der Lebensraumtyp (Hochstammobstgarten; bewohntes Gebäude; Wald ...), die Umgebung (Waldgebiet; Pflanzungen, Äcker, Kulturen; Wohngebiet mit Grün ...). Bei Baumhöhlen wurde zusätzlich notiert: die Baumart, ob der Baum lebt oder tot ist (wenn möglich der Totholzanteil), die Baumhöhe, der Umfang des Stammes auf Brusthöhe, die Anzahl Fluglöcher sowie die Form und Abmessung der Höhle, ihre Höhe über dem Boden (ab unterstem Flugloch), ihre Kompassausrichtung zu Nord.

### Demografische Beobachtungen und Abschätzung der Schwarm- und Überlebensraten

Die gewählten drei Zeitfenster zur Beobachtung der Aktivität von freilebenden Honigbienenvölkern ergänzt mit Beobachtungen während der Schwarmzeit, ermöglichen die Abschätzung der Überlebensraten vor und nach dem Winter und während der Schwarmzeit, weil ein ausgewintertes, im Frühjahr verendetes Volk durch einen neuen Schwarm ersetzt werden kann. Trotz den regelmässigen Beobachtungen über jeden Lebensabschnitt der Völker kann keine vollständige Lebensgeschichte von ihrer Entstehung bis zum Tod zusammengeführt werden. Denn die überwinterte Königin überlässt das Nest einer ihrer Töchter und begibt sich mit einem Teil des Volks auf die Suche nach einem neuen Nistplatz (Bonhoff 2018, Seeley 2021). Demzufolge ermitteln die Beobachtungen nicht die Lebensdauer der Honigbienenvölker, sondern die Schwarm- und Überlebensraten von «Stämmen» als Abfolge von mehr oder weniger miteinander verwandten Völkern (mütterliche Abstammungslinie), was zum Ermitteln von sich selbst erhaltenden Wildpopulationen entscheidend ist.

Die benötigte Reproduktions- oder Schwarmrate für den Selbsterhalt konnte auf zwei Wege abgeschätzt werden: nach der Methode Kohl et al. (2022) und nach der Methode Albouy (2024). Beide Auswertungsmethoden verwenden mindestens eine valide Statusbeobachtung für den Nistplatz pro Beobachtungszeitfenster.

#### *Abschätzungsmethode nach Kohl et al. (2022):*

Die jährliche Überlebensrate ( $s$ ) der Kolonien wird durch Multiplikation der beobachteten Sommer-, Winter- und Frühjahrs-Überlebensraten berechnet. Aufgrund von Daten über die Vermehrungswahrscheinlichkeit und die durchschnittliche Anzahl Schwärme, die europäische Honigbienenvölker in gemässigten Zonen produzieren, wird eine durchschnittliche Vermehrungsrate ( $n$ ) von zwei Schwärmen pro wildlebendes Volk und Jahr angenommen (aus einem Bereich von 0 bis 4). Aufgrund der jährlichen Überlebens- ( $s$ ) und Schwarmraten ( $n$ ) wird dann die Nettoreproduktionsrate ( $R_0$ ) berechnet, die den resultierenden Bestand ohne Zuwanderung von fremden Schwärmen angibt:

$$R_0 = s + s \times n$$

Bei  $R_0 \geq 1$  vermag die Population sich zu halten oder zu wachsen, bei  $R_0 < 1$  ist sie von der Zuwanderung aus bewirtschafteten Bienenstöcken abhängig.

Neben der Nettoreproduktionsrate einer Population kann noch die Zahl der zu erzeugenden Schwärme für die Selbsterhaltung ( $D$ ) errechnet werden. Um eine stabile Population aufrechtzuerhalten, sollte die Anzahl der Schwärme pro Kolonie und Jahr die Verluste ausgleichen (überlebender Bestand mit ihren überlebenden Schwärmen ergibt 1 bzw. 100%, angepasst nach Oldroyd 1997):

$$D = \frac{(1-s)}{s}$$

Aufgrund des speziellen Reproduktionszyklus, wonach die Mutterkolonie auschwärmt, wird zur Vereinfachung ein Schwarm mit einer Tochterkolonie (Nachschwarm) gleichgestellt.

Die durchschnittliche Lebensdauer ( $L$ ) der beobachteten Bienenvölkerstämme kann mit der Anzahl «periods», die ein Volk hintereinander durchlebt, abgeschätzt werden. Dabei muss berücksichtigt werden, dass die Jahresüberlebenswahrscheinlichkeit vom Alter der Kolonie abhängt und sich aus den jeweiligen Überlebensraten

in den Jahreszeiten zusammensetzt. Für die Annahmen und Berechnungsdetails der Formeln wird auf Kohl et al. 2022 inkl. «supplementary information» verwiesen.

*Abschätzungsmethode nach Albouy (2024):*

Die effektive Schwarmrate (E), die notwendig ist, damit der beobachtete Bienenbestand ausgeglichen bleibt, wird folgendermassen berechnet: Um zuerst die schwarmfähige Population zu erhalten, wird der Ausgangsbestand nach der Überwinterung gleich 100 gesetzt und mit der Frühjahrs-Überlebensrate (P) durch Multiplikation korrigiert. Auf diese schwarmfähige Population wird dann die theoretische Schwarmrate (T) angewendet, um die Anzahl der neuen Kolonien zu erhalten, die zusammen mit den schwarmfähigen Kolonien die Sommerpopulation ergibt. Darauf werden die Herbst- und Winterüberlebensraten angewendet, um wieder auf 100 zu kommen:

$$((100 \times P) \times T) + (100 \times P) \times A \times H = 100$$

Die theoretische Schwarmrate (T) wird durch Umwandlung der Gleichung abgeleitet.

$$T = \frac{1}{(P \times A \times H)} - 1$$

Dieser theoretische Wert T wird durch die ermittelte Frühjahrsüberlebensrate der Schwärme (S) aus der beobachteten Schwarmsterblichkeit bis Ende der Schwarmzeit in Abzug gebracht. Dazu dienen die zusätzlichen Besuche bei den lebenden Völkern nach der Überwinterung bis Ende der Schwarmzeit. Ausgehend vom Verhältnis  $E = T/S$  liefert die letzte Formel die effektiv benötigte Anzahl Schwärme zur Selbsterhaltung:

$$E = \frac{1}{(P \times A \times H \times S)} - 1$$

Eine effektive Schwarmrate  $E \leq 2$  deutet auf eine selbsterhaltende Population hin.

Albouy ermittelt die Lebensdauer (L) eines Stammes anhand der Anzahl Tertiale, in denen die Völker in Dauerbesiedlung lebend beobachtet wurden, zumal die Lebensdauer eines Volkes nicht auszumachen ist. Die Anzahl hintereinander ununterbrochen belegten Tertiale mit lebendem Volk entspricht der Altersklasse des Stammes (z. B. Kolonie zwei Tertiale hintereinander am Leben zählt zur Altersklasse 2).

## RESULTATE

### Die Vielfalt der Nistplätze und ihre Natur

Ausgehend von 46 älteren Funden bis ins Jahr 1981 mit zum Teil regelmässigen Beobachtungen sind zwischen April 2021 und April 2023 weitere 146 Standorte entdeckt und gemeldet worden, wobei acht davon verschwanden (durch Baumfällung, Hausabriss oder Gebäuderenovation oder Entfernung von Nisthilfen). Das ergibt 192 Nistplätze in 15 Kantonen der Alpennordseite (AG, AR, BE, BS, FR, GL, JU, LU, NE, SG, SH, SO, TG, VD, ZH). Sie lagen im Mittel auf  $542 \pm 175$  m ü. M. in der Hügelzone, der tiefst gelegene lag auf 245 m ü. M., der höchstgelegene auf 1400 m ü. M. der Bergstufe (Abb. 1).

Diese 192 Nistplätze befanden sich hauptsächlich in Siedlungen mit Gärten und Baumalleen (56% «Urban»), gut ein Viertel in Wald- und Auengebieten (27% «Wald»)

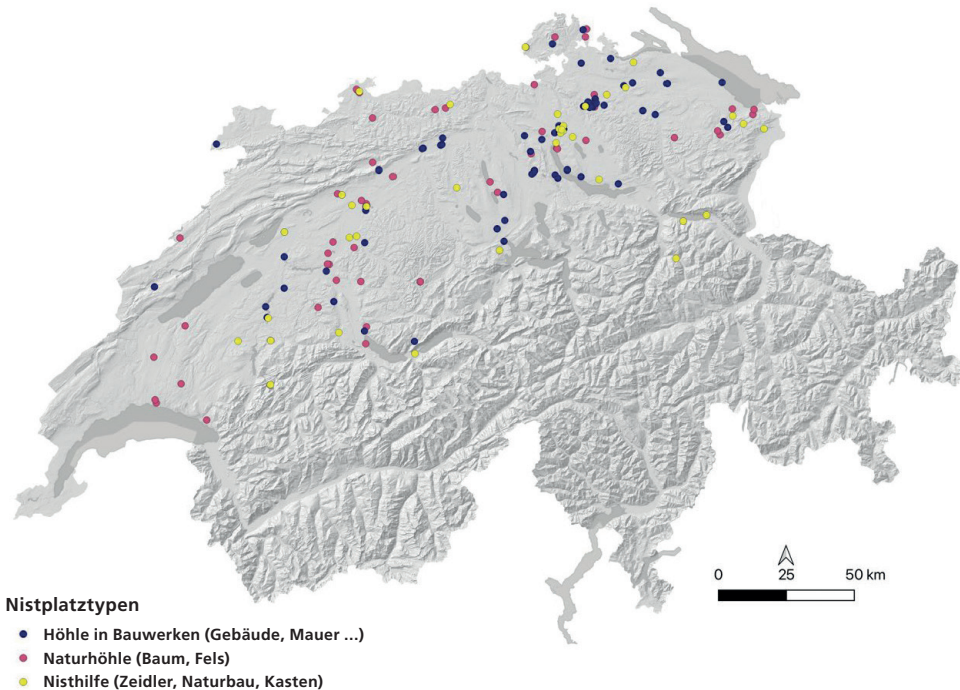


Abb. 1. Verbreitung der dokumentierten Nistplätze freilebender Honigbienen in der Nordschweiz Fundmeldungen der Citizen Scientists zu 192 Nistplätzen in 15 Kantonen. Swiss BeeMapping, Stand April 2023, (grün) Naturhöhlen (Baum, Fels), (blau) Höhlen in Bauwerken (Gebäuden, Mauern und Masten) und (rot) Nisthilfen (Naturbau-Beuten, Zeidlerhöhlen, Kästen).

und ein Fünftel im Grünland mit Weiden und Pflanzungen (18% «Rural»). Die Nisthöhlen befanden sich zu 42% in bewohnten und unbewohnten Gebäuden (Haus, Scheune, Schopf) und andersartigen Bauwerken (Stütz- und Burgmauern, Strommasten aus Zement), zu 30% in Bäumen und eine in Fels und 28% in Nisthilfen, hauptsächlich Naturbauten aus Holz («Klotzbeuten», sog. «Baumhöhlensimulationen» nach Seeley 2017, Schiffer 2020), je einer aus Hanfbeton und in einem gut isolierten Bienenkasten aus Holz, und vier Zeidlerhöhlen, die für Honigbienenvölker in den Stamm lebender Waldbäume geschlagen wurden (Abb. 2).

Die meisten Nistplätze (84%, N=123 mit Angaben der Zugänglichkeit)

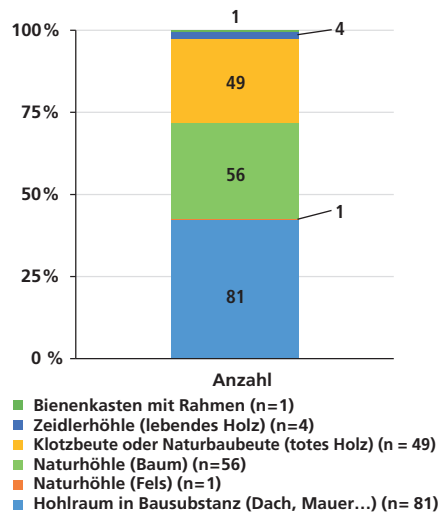


Abb. 2. Die relative Häufigkeit der beobachteten Nistplatztypen. Gemeldet wurden 56 Bienenbäume, 1 Felswand, 81 Hohlräume in Bauwerken und 55 Nisthilfen (Naturbau-Beuten, Zeidlerhöhlen, Kästen) mit freilebenden Honigbienenvölkern.

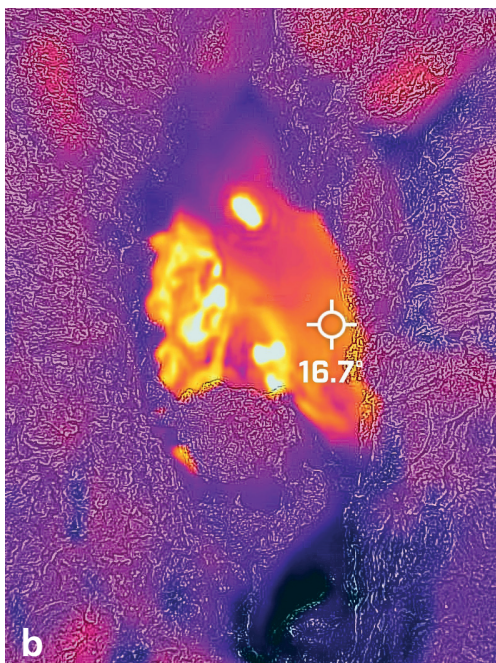


Abb. 3. a) Hinter dem Spechtloch im Stamm einer Fichte nistet ein Bienenvolk. Ein sicheres Besteigen des Bienenbaums mit Leiter oder Seil, samt Imkerschutzanzug für Nahaufnahmen (unter anderem für das Wärmebild **b**) vom aktiven Volk beim Auswintern) und das Fangen von Sammelbienen. (Fotos H.-M. Bürki-Spycher und B. Arnold)

waren einfach oder mit einer Leiter zugänglich, was für 30 Baumhöhlen (24%), 41 Höhlen in Bauten (33%), und sämtliche Nisthilfen (27%) zutraf. Für 11% waren Kletterhilfen für die Beobachtung erforderlich, 5% waren nicht zugänglich. Die Zugänglichkeit erlaubte das Nachprüfen des Überlebens des Volks, das Einfangen von Tieren sowie das Erfassen der Beschaffenheit des Mikrohabitats und der Fluglöcher (Abb. 3).

Hinsichtlich Mikrohabitat waren 34% von 171 Nistplätzen mit diesbezüglichen Angaben natürliche Stamm-, Ast-, und Spechthöhlen in Bäumen, einmal ein Felsen, 35% künstliche Hohlräume in Fassaden, Trennwänden, Vor- und Zwischendächern, einmal ein Kamin und vier Strommasten, die für die Bienen über Löcher, Risse und Spalten erreichbar waren, ferner 30% Hohlräume in Nisthilfen.

Die Honigbienenvölker nisteten in 56 Bäumen, wovon 47 einheimische (42 Laub- und 5 Nadelgehölze) und 9 nicht einheimische Baumarten (Neophyten) waren. Am häufigsten besiedelt wurden Eschen und Buchen (je 14%), Eichen (11%) und Linden (7%), alles langlebige Laubbaumarten, vergleichbar mit Beobachtungen in Frankreich und Deutschland (Albouy & Cordillot 2023). Der Stammdurchmesser der 52 vermessenen Bienenbäume mass in Brusthöhe zwischen 32 cm (Buche) und 256 cm (alte Linde), im Mittel 73 cm (darüber lagen zwei Linden mit 100 und 256 cm, drei Platanen mit 90 cm, sechs Birnbäume mit 76 cm, sechs Eichen mit 74 cm). In den Bäumen war das Flugloch meist spaltförmig oder rund mit  $7 \pm 2$  cm Durchmesser und etwa  $32 \pm 17$  cm<sup>2</sup> Öffnungsfläche (als Vergleich ergibt eine Spechthöhle mit  $D=5$  cm eine Fläche von rund 20 cm<sup>2</sup>), im Gegensatz zu den vielfach spalt- und

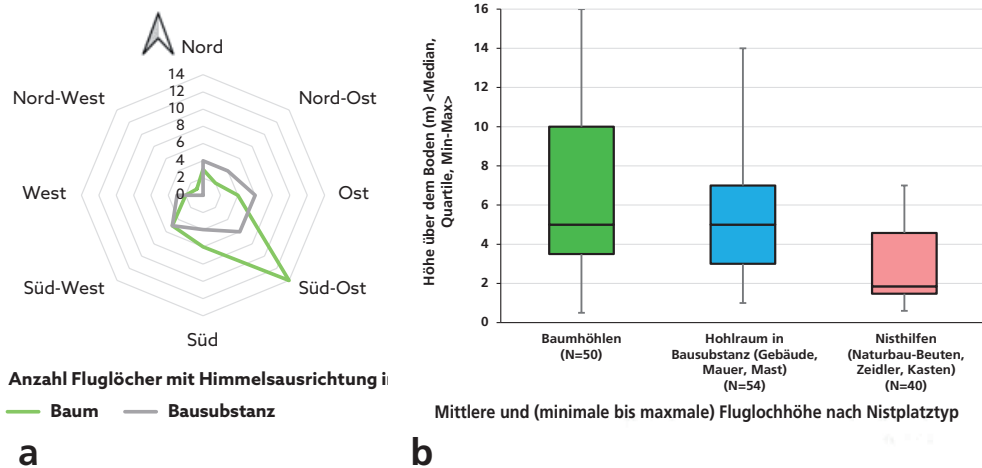


Abb. 4. Himmelsrichtung der Fluglöcher und ihre Höhe über dem Boden: a) Ausrichtungshäufigkeiten (Anzahl) der Fluglöcher in Bienenbäumen und Bauten. b) Höhe der Fluglöcher über dem Boden (Boxplots in Metern) bei Bienenbäumen, Bauten und Nisthilfen.

ritzenförmigen in Gebäuden mit feineren Öffnungsflächen von  $21 \pm 13 \text{ cm}^2$ . In Baumhöhlen befand sich das Flugloch im Schnitt auf 5 m Höhe über dem Boden (N=50, 50% zwischen 3.5 und 10 m, Minimum 0.5 m, Maximum 16 m; zudem eine Felshöhle auf 14 m) und zeigte am häufigsten in Richtung Süd-Ost (sonnenexponiert), in Bauwerken im Schnitt auf 5 m (N=54, 50% zwischen 3 und 7 m, Minimum 1 m, Maximum 14 m) in Richtung Ost-Süd-West. Die Fluglöcher der geschaffenen Nisthilfen (2 Zeidlerhöhlen und 38 künstliche Behausungen) befanden sich im Schnitt auf 1.9 m über dem Boden (N=40, 50% zwischen 1.5 und 4.6m, Minimum 0.6 m, Maximum 7 m), also meistens tiefer als in Bienenbäumen und Bauten (Abb. 4).

### Besiedlungsaktivität der freilebenden Honigbienenvölker

Im Pilotprojekt gingen meist nur eine oder wenige Beobachtungen pro Zeitfenster ein, manchmal keine, sodass unterschiedlich grosse Lücken ohne Meldungen entstanden. Nistplätze mit lebenden Völkern mit einer einzigen Beobachtung in einem Zeitfenster und ohne mindestens eine weitere im darauffolgenden wurden weggelassen, ebenso solche, wo für mehr als die Hälfte der Zeitfenster in Folge keine Beobachtung vorlag. Dadurch reduziert sich die Datengrundlage auf 106 brauchbare Standorte. Alle Statusbeobachtungen der jeweiligen Zeitfenster wurden den saisonalen periods bzw. Tertialen zugeordnet. So konnte die Besiedlungsabfolge mit dem eingangs definierten Status eines Volkes in der beobachteten Nisthöhle nachvollzogen werden (Abb. 5).

Für die Berechnung der Überlebensraten nach den Methoden Kohl et al. und Albouy lagen Datensätze von 499 periods und 472 Tertialen mit Status-Beobachtungen zugrunde. Für den Vergleich zwischen «founder» und «established colony» mit «periods», wurden 27 Tertiale «ohne Beobachtungen» mit dem mutmasslichen Status «Volk erloschen» angenommen, was die Differenz erklärt. Das Muster der jährlich registrierten

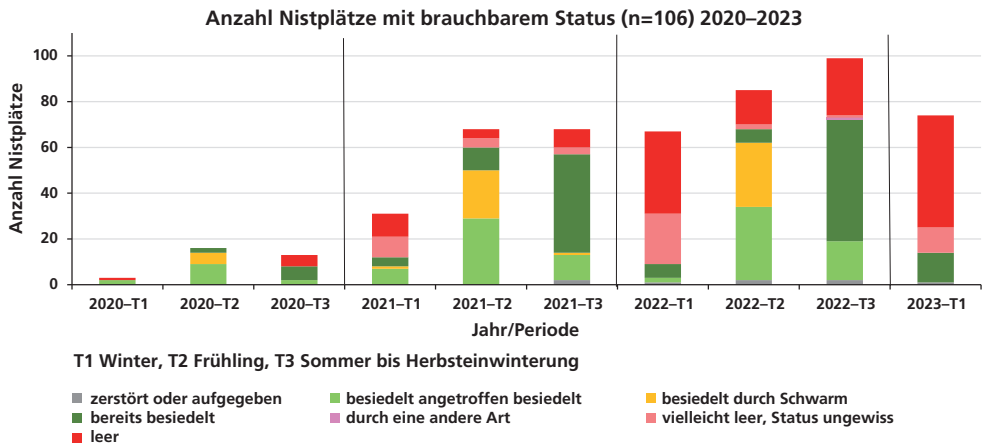


Abb. 5. Verteilung der Beobachtungen im Swiss BeeMapping 2020 – April 2023. Status der freilebenden Honigbienenvölker in 106 Nistplätzen verschiedenen Typs nach den Beobachtungen pro Dritteljahr (T: Terial). T1: Überwinterung (November–März), T2: Fortpflanzung (April–Juni), T3: Einwinterung (Juli–Oktober).

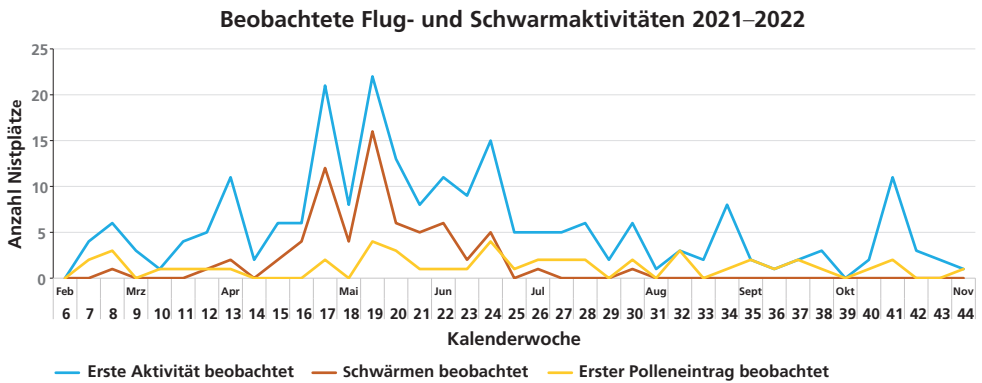


Abb. 6. Zeitpunkt der Flug- und Schwarmaktivitäten am Nistplatz 2020–2022: Anzahl Nistplätze pro Kalenderwoche mit Flugaktivität, Schwärmen und Polleneintrag.

Flugaktivitäten samt Schwarmaktivitäten zeigen am besten die Beobachtungen 2021–2022 mit gut aufgestellten Beobachtungspersonen (Abb. 6).

### Überlebensraten der freilebenden Honigbienenvölker

Ab 2020 bis Ende der Auswinterung 2023 lieferten die beobachteten Besiedlungen von 106 Nistplätzen brauchbare Daten zur Abschätzung der Überlebensraten der freilebenden Völker. In den drei Beobachtungsjahren verendeten vor dem Sommer 4 von 52 Schwärmen, was eine effektive Schwarmsterblichkeit von 7,7% ergibt. Diese wird mit der ermittelten Frühjahrsüberlebensrate verrechnet, um eine realistischere Rate zu berücksichtigen.

*Ergebnisse mit der Abschätzungsmethode nach Kohl et al. (2022):*

Demzufolge muss die überschätzte Frühjahrsüberlebensrate («apparent spring survival») von 85,3 % (aus 133 von 156 periods mit Beobachtungen) mit der Schwarmüber-

lebensrate von 78,4 % multipliziert werden, was eine effektive Rate («actual spring survival») von 66,8 % ergibt.

Die jährliche Überlebensrate der beobachteten Kolonien aus dem Produkt der Sommer- (71,6 % aus 121 von 169 periods), Winter- (20,1 % aus 35 von 174 periods) und der effektiven Frühjahrsüberlebensrate (66,8 %) ergibt ein  $s=0,096$  bzw. 9,6 %. Folglich müsste jede Kolonie durchschnittlich  $D=9,4$  Schwärme pro Jahr produzieren, um den Bestand zu halten. Das übersteigt bei Weitem die erwartete Schwarmrate von 2 Schwärmen pro Kolonie und Jahr. Dementsprechend zeigt die Nettoreproduktionsrate der beobachteten freilebenden Honigbienenvölker mit  $R_0=0,288$ , dass der Bestand sich selber nicht zu erhalten vermag.

Hinsichtlich des Status der Völker, die noch nicht überwintert («founder colony») verglichen mit jenen, die schon mal überwintert hatten («established colony»), überlebten die «etablierten Kolonien» (67 von 88 periods bzw. 76,1 %) eher den Winter als die «Gründerkolonien» (142 von 282 periods bzw. 50,4 %). Nach der angepassten Formel von Kohl et al. mit den Statusnachweisen der Gründer- und etablierten Kolonien liegt die durchschnittliche Lebensdauer der beobachteten Bienenvölkerstämme bei über einem Jahr ( $L=16,6$  Monate oder 1,4 Jahre aufgrund von 6 Altersklassen mit Dauerbesetzung des Nistplatzes).

#### *Ergebnisse mit der Abschätzungsmethode nach Albouy (2024):*

Die Frühjahrsüberlebensrate von 87,1 % (142 der 163 Tertiale) wird durch Verluste und Neubesetzungen um 7,7 % überschätzt (s. oben), weshalb diese Schwarmsterblichkeitsrate für die effektive Frühjahrsüberlebensrate abgezogen wird. Somit überlebten 79,4 % das Frühjahr, 75,6 % (133 von 176 Terialen) den Sommer, 26,3 % (35 von 133 Terialen) den Winter, was eine jährliche Überlebensrate von 15,8 % gibt. So beträgt die Anzahl benötigter Schwärme für die Erhaltung des Bestands  $E=6,1$  (aus  $1/(0,794 \times 0,756 \times 0,263 \times 0,871) - 1/0,871 = 6,119$ ). Eine solche Schwarmrate kann in der Natur nicht erreicht werden. Auf der Basis der Tertiale zeigt die Berechnung der Nettoreproduktionsrate nach Kohl et al. mit  $R_0=0,398$  ebenfalls, dass der Bestand sich nicht selber erhalten kann.

Die mittlere Lebensdauer eines Stammes über die Studienzeit von 310 Terialen für 164 Stämme ( $310/164=1,89$  Tertiale à 4 Monate), in denen die Völker in Dauerbesiedlung lebend beobachtet worden sind, liegt unter einem Jahr ( $L=7,5$  Monate oder 0,6 Jahr). Von den beobachteten 164 Stämmen lebte die überwiegende Mehrheit (85,4 % oder 140) 1 oder 2 Tertiale lang, d. h. weniger als ein Jahr. Nur 24 Stämme (14,6 %) überlebten wenigstens einen Winter und lebten mindestens 3 Tertiale (1 Jahr) lang. Vier Stämme erreichten fünf Dauerbesetzungen (1,7 Jahr), ein einziger sechs (2 Jahre).

## DISKUSSION

### **Gibt es auf der Alpennordseite freilebende Honigbienenvölker?**

Die Daten belegen zum ersten Mal das Vorkommen von freilebenden Honigbienen in der Schweiz. Sie verschaffen eine konkrete Vorstellung über die besiedelten Nistplätze ausserhalb der Imkerei und erlauben eine grobe demografische Abschätzung. Sie sind

aber nicht mit der Verbreitung der Wildpopulationen der Dunklen Biene oder von Mischlingen gleichzusetzen. Denn gesucht sind selbstgenügende Bestände, die ohne jährliche Zuflüge von Imkerschwärmen längerfristig, wenn auch fluktuierend, bestehen können (Cordillot 2022). Bei uns sind die Nistplätze meistens in Siedlungsgebieten entdeckt worden, was vermutlich weniger mit dem Nistplatzangebot, sondern mehr mit der Aufenthaltshäufigkeit der Beobachtenden und der zunehmenden Dichte von «Urban beekeeping» zu tun hat. Das deutet auch darauf hin, dass hinsichtlich günstiger Lebensraumstrukturen der ländliche Raum und der Wald noch sehr zu wünschen übrig lassen (Lachat et al. 2010). Auch wenn die systematischen Suchaktionen von Nistplätzen nicht flächendeckend waren, weil sie sehr aufwendig und zeitintensiv sind, ergeben die vorliegenden Fundmeldungen durch die Bevölkerung, Forstleute und Baumpfleger trotzdem eine verwertbare Stichprobe (Moro et al. 2021).

Unsere Studie über die Populationsdynamik freilebender Honigbienen auf der Alpennordseite folgt auf diejenigen von Albouy 2020 in der Region Nouvelle-Aquitaine im Südwesten Frankreichs, Browne et al. 2021 in Irland, Rutschmann et al. 2022 im Nordwesten Spaniens, Kohl et al. 2022 in Wäldern Süddeutschlands sowie Lang et al. 2022 mit einer demografischen Synthese in Deutschland, Frankreich, Luxemburg.

### **Unterschiede der Überlebensraten zwischen Bienenbäumen und Bauten**

Warum freilebende Bienenvölker mehrheitlich in Bauwerken und hauptsächlich im Siedlungsgebiet gefunden wurden, kann noch weitere Gründe haben. Nämlich, dass bewirtschaftete Wälder in Verbindung mit dem Verlust alter Laubwaldbestände eine sehr geringe Dichte von Bäumen mit ausreichend grossen Höhlen u. a. für Honigbienen bieten (www.waldwissen.net). Möglicherweise hat die Honigbiene gelernt, wegen des Rückgangs anderer geeigneter Lebensräume die zunehmende Zahl von Bauten mit beständigerem Nistplatzangebot auszunutzen. Ein Vergleich der Überlebensraten der Kolonien in Baumhöhlen, Bauten und Naturbau-Beuten ist angebracht, da Baumhöhlen besser wärmeisoliert sind als Höhlen in mineralischen Substraten (Schiffer 2020). Entgegen der Erwartung waren die Überlebensraten in den verschiedenen Nistplatztypen tief und unterschieden sich kaum: in Bäumen 10,8 % (n=28), in Bauwerken 11,9 % (n=47) und 10,8 % in Nisthilfen (n=31, mehrheitlich «Baumsimulationen»). Entsprechend kurz war die Besetzungsdauer: In den Baumhöhlen verweilten die Völker 9,2 Monate, etwas länger als die 7,0 Monate in Bauwerken und Nisthilfen. Anders in Frankreich, wo die Überlebensraten im Frühjahr und Sommer in Bauwerken höher als in anderen Nistplatztypen ausfielen, dafür im Herbst und Winter in Bäumen etwas höher waren (Albouy 2024). Der Anteil von acht zerstörten Nistplätzen war mit 7,5 % relativ bescheiden. Hochgerechnet müssten alle Nistplätze nach 40 Jahren ( $106/8 \times 9 = 119$  Tertianen) ersetzt worden sein, damit das heutige Nistangebot erhalten bleibt.

### **Mögliche Belastungen der freilebenden Völker**

Die mittlere Besiedlungsdauer als Ausdruck der Lebensdauer der Stämme von freilebenden Bienenvölkern in der Schweiz war mit 1,4 Jahren nach der Methode Kohl bzw. 0,6 Jahren nach der Methode Albouy vergleichbar mit derjenigen in Deutschland mit 0,6 Jahren (Kohl et al. 2022) und 1 Jahr in Frankreich, wo ein einziger Stamm nachweislich 6 Winter überlebte (Albouy 2024). Das lässt eine gesundheitliche Belastung

(u. a. durch Varroa) (von Büren et al. 2019) und/oder Futterprobleme vermuten (Rutschmann et al. 2023), was künftig zu verifizieren wäre. Dies verstärkt die Annahme, dass es sich mehrheitlich um aus der Imkerei abgegangene Schwärme handelt, wie in unseren Nachbarländern. Die festgestellten jährlichen Überlebensraten von 9,6% (Methode Kohl et al.) bzw. 15,8% (Methode Albouy) sind vergleichbar mit denen in Deutschland (10,6%), weniger mit Frankreich (31,8%), wo die Schwarmrate von 2,6 den Schwellenwert zur Selbsterhaltung knapp verfehlt hat. In der Schweiz mag ein weiterer Grund für die tiefen Überlebensraten der während der Ruhe- und Aufbauphase der Bienenvölker recht belastende extreme Witterungsverlauf gewesen sein: Nach einem milden Winter verzeichnete das Jahr 2020 viel Wärme und Trockenheit bis im Herbst, worauf ein milder Winter mit viel Niederschlag bis in den Frühling 2021 folgte. Dann war der Sommer einer der nässesten seit Mitte des 19. Jahrhunderts, mit anhaltendem Regen. Anschliessend war der Winter 2021/22 bis zur Auswinterung mild und regional sehr sonnig, worauf ein extrem milder und niederschlagsarmer Frühling 2022 folgte. Drei Hitzeperioden prägten ungewöhnlich früh den Sommer mit anhaltendem Regemangel und Sonnenschein, gefolgt von einer überdurchschnittlichen herbstlichen Wärme. Im Winter 2022/23 gab es Schneefälle unterbrochen durch eine sehr milde Periode (lokal 17 bis knapp 21 °C) um die Jahreswende. Nach einer markanten Abkühlung präsentierte sich die Auswinterungszeit frühlingshaft mild, regional sehr sonnig und ausgesprochen niederschlagsarm (Klimabulletin der MeteoSchweiz).

### **Zur Schwarmzeit im Frühling**

Die saisonalen Zeitfenster der Feldbeobachtungen stützen sich sowohl auf die Pionierstudien von T. Seeley (1978 und 2017) als auch auf diejenigen von V. Albouy (2017 bis 2023). Wie Albouy betrachten wir die «Gründerkolonien» von Seeley anders, da sie nicht als Tochterkolonien zu bezeichnen sind. Denn deren Königin kann bereits begattet und bis zu fünf Jahre alt sein («prime swarm») oder das Volk gerade mit einer neuen Königin («afterswarm») entstanden sein (Bonhoff 2018). Demnach sind auch Seeley's mehrere Jahre alten «etablierten Kolonien» nach dem Schwärmen immer wieder neu entstanden. Daher ist es sinnvoll, mit Stämmen statt mit nestgebundenen Völkern zu rechnen, wie hier mit der Methode Albouy. Dass also «etablierte», erfolgreich überwinterte Völker (76,1%) länger überlebten als «Gründerkolonien», die noch nicht überwintert hatten (50,4%), weist auf die Kurzlebigkeit der ausgeflogenen Mutterkolonien hin. Das haben schon Seeley (1978, 2017) und Kohl et al. (2022) festgestellt, während Albouy (2024) keinen deutlichen Unterschied fand und dies als Ausdruck eines jungen, sich ständig erneuernden Bestands deutet.

Um die kritische Zeit des Schwärmens abzudecken, müssten die Völker nach dem Auswintern bis in die Schwarmzeit (mancherorts bis im Juni) regelmässig beobachtet werden, was viele Beobachtungspersonen geleistet haben. Optimal wären wöchentliche Beobachtungen, wie die Erfahrung von Albouy (2024) in Frankreich zeigt, minimal ein- bis zweimal im April, Mai und Juni bei jeder überwinterten Kolonie. Sicherer wäre eine Korrektur der Überlebensraten mit genetischen Kontrollen wie in Kohl et al. 2022. Dazu müssten bei einer überwinterten Kolonie jeweils eine Probe von 1–12 Bienen vor und nach dem Schwärmen sowie beim Einwintern für den Vergleich mit Bienen beim Auswintern gesammelt werden. Während des Pilotprojekts sind Hunderte von



Abb. 7. Wilde Biene beim Einflug in das Flugloch in einem hohlen Birnbaum. (Foto Bruno Bucher)

Bienen gesammelt worden, die für weitere Analysen im Naturhistorischen Museum der Burgergemeinde Bern hinterlegt sind. Schlecht zugängliche bzw. einsehbare Nisthöhlen verlangen spezielle Aufwendungen (Klettern und/oder Überwachungstechniken wie Infrarotbilder usw.). Dies, weil lebende Bienenvölker nicht allein aufgrund der Anwesenheit von Honigbienen am Flugloch bestätigt werden können, da es sich auch um Räuberinnen oder Kundschafterinnen handeln kann. Erforderlich sind Beobachtungen von Polleneintrag durch die Sammelbienen und bei Anwesenheit von Wächterinnen auch das Feststellen von direkter und regelmässiger Ein- und Ausflugs-

aktivität – was nicht immer eindeutig auszumachen ist, selbst mit einem Fernglas.

### Nach Wildpopulationen weitersuchen!

Vorliegende Ergebnisse stimmen mit denjenigen von Kohl et al. 2022, Lang et al. 2022 sowie Albouy 2024 insofern überein, als freilebende Völker weit verbreitet sind und ihre Bestände sich kaum durch eigene Fortpflanzung erhalten vermögen. Das zeigen die Netto-Reproduktionsraten und die Anzahl benötigter Schwärme basierend auf beiden Berechnungsweisen. Somit schwärmen schätzungsweise zwischen 60 % (Methode Albouy) und 71 % (Methode Kohl et al.) des erfassten Bestands jährlich ein ( $1-R_0$ ), am wahrscheinlichsten aus bewirtschafteten Bienenvölkern. Demzufolge wäre ein Antreffen der ursprünglichen einheimischen Biene in freier Wildbahn heute sehr unwahrscheinlich (Abb. 7 und Abb. 8).

Die heute vorliegenden felddatengestützten Berechnungen der Überlebensraten freilebender Honigbienenvölker in Westeuropa legen die Hypothese nahe, dass Wildpopulationen der Art, wenn auch aus gemischten Unterarten bestehend, die der natürlichen Auslese standhalten, mit der Lupe zu suchen sind, weil am Aussterben oder verschollen (Cordillot 2024). Dann gäbe es nur noch Populationen von Bienenrassen aus Imkereien, deren jährlich abgegangene Schwärme in freier Wildbahn innert zweier Jahre erlöschen. Eine andere Hypothese wäre die Koexistenz von Unterpopulationen: grösstenteils kurzlebig aus Bienenstöcken stammend, während anderswo in Geländekammern und Schutzgebieten mit günstigen Voraussetzungen Teilpopulationen mit längerlebigen Stämmen durch natürliche Auslese sich lokal anpassen und für ihre Erhaltung nicht auf Schwärme aus Bienenstöcken angewiesen sind.

Die Suche nach sich selbst erhaltenden Honigbienenvölkern (Metapopulationen im Sinne von Hanski & Gilpin 1991) steht derzeit im Wettlauf mit der in unserer Landschaft abnehmenden Lebensraumqualität und den Bemühungen für einen naturnäheren Wald mit Altholzinseln und Mosaikstrukturen (Lachat et al. 2010, Lang 2022,



Abb. 8. Bei Temperaturen von 11 °C im April bilden die Bienen am Flugloch einen Vorhang über die Honigwabe. Die Bienen mit hellen Binden und gelborangen Bändern neben relativ dunklen Bienen zeigen ein bastardisiertes Volk. (Foto Francis Cordillot)

Rutschmann et al. 2023). Falls wild lebende Honigbienenvölker gefunden werden, kommt ihrem Schutz zur Wahrung ihrer Anpassungsfähigkeit in Ergänzung zu den bewirtschafteten Bienenvölkern eine besondere Bedeutung zu (Panziera et al. 2022). Denn durch die natürliche Auslese können sie sich an Krankheitserreger, Parasiten und an die heutigen Umweltbedingungen genetisch anpassen und die Art erhalten, im Gegensatz zu den bewirtschafteten Bienen, die wegen der Behandlungen namentlich gegen die Varroamilbe gehindert werden, eine Resistenz aufzubauen (Neumann & Blacquièrre 2016, Mondet et al. 2020).

Der Monitoringbescrieb ist auf der Internetseite <https://freethebees.ch/swiss-beemapping> und die Studienfortschritte im Bulletin der FTB (<https://freethebees.ch/ftb-bulletin/> Nr. 16, 17, 21, 22, 23, 24 und 25) einsehbar. Die Beobachtungsdaten sind beim Verein FreeTheBees, die Tierbelege im Naturhistorischen Museum Bern aufbewahrt.

### Dank

Grosser Dank gebührt dem Entomologen und Bienenforscher Vincent Albouy in Frankreich für den lehrreichen Austausch während der Datenauswertung, den fleissigen ehrenamtlichen Bienenfreund/-innen, darunter Richard Bolli für seine hilfreiche Arbeit als Feldkoordinator 2021–2022 und seine Hinweise zum Bericht. Ich danke dem IT-Supporter Matthias Gerisch, den verschiedenen Stiftungen und André Wermelinger vom Verein FreeTheBees für die wertvolle Unterstützung und nicht zuletzt dem Naturhistorischen Museum der Burgergemeinde Bern.

### Literatur

- Albouy V. 2020. Étude de la démographie des colonies d'abeilles mellifères (*Apis mellifera* Linné) vivant à l'état sauvage en Poitou-Charentes, Données 2017–2019. Cahiers de l'Opie Poitou-Charentes, Office Pour les Insectes et leur Environnement Poitou-Charentes, Annepont, 194 pp. [http://www.papillon-poitou-charentes.org/IMG/pdf/Cahiers\\_OPIE-PC\\_N-4.pdf](http://www.papillon-poitou-charentes.org/IMG/pdf/Cahiers_OPIE-PC_N-4.pdf)
- Albouy V. & Cordillot F. 2023. Dans quelles espèces d'arbres les abeilles mellifères sauvages nichent-elles en Europe occidentale? *Abeilles en Liberté* 18: 12–17, 19: 8–13. <https://www.abeillesenliberte.fr/parutions>
- Albouy V. 2024. Résultats du suivi 2017–2023 des colonies d'abeilles mellifères à l'état sauvage dans le nord de la Nouvelle Aquitaine - Secteur 1. *Annales de la Société des Sciences Naturelles de la Charente-Maritime* 11 (6): 697–728. <https://www.societesciences17.org/catalogue-des-annales-de-la-societe/>
- Amiet F. 1994. Rote Liste der gefährdeten Bienen der Schweiz. In: Duelli P. (Red.) 1994: Rote Listen der gefährdeten Tierarten der Schweiz. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (BUWAL/BAFU), Bern. Vollzug Umwelt 9008: 38–44.
- Bonhoff H. 2018. A matter of life and death. *American Bee Journal* 158 (4): 427–430. <https://bluetoad.com/publication/?m=5417&i=482109&p=74&ver=html5>
- Browne K. A., Hassett J., Geary M., Moore E., Henriques D., Soland-Reckeweg G., Ferrari R., Mac Loughlin E., O'Brien E., O'Driscoll S., Young P., Pinto M. A. & McCormack G. P. 2021. Investigation of free-living honey bee colonies in Ireland, *Journal of Apicultural Research* 60 (2): 229–240. <https://doi.org/10.1080/00218839.2020.1837530>
- Carr S.M. 2023. Multiple mitogenomes indicate things fall apart with out of africa or asia hypotheses for the phylogeographic evolution of Honey Bees (*Apis mellifera*). *Scientific Reports* 13: 9386. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-35937-4>
- Cordillot F. 2022. Honigbiene: ausgestorben oder nicht gefährdet? *Bulletin FreeTheBees* 23: 5–10. <https://freethebees.ch/freethebees-bulletin-nr-23/>
- Cordillot F. 2024. Wo sind die wilden Honigbienen geblieben? – Was derzeit bekannt ist. *Fauna Focus Honigbiene* 89, *Wildtier Schweiz*, 12 pp. [www.wildtier.ch/shop](http://www.wildtier.ch/shop)
- Delarze R., Gonseth Y., Eggenberg S. & Vust M. 2015. *Lebensräume der Schweiz – Ökologie, Gefährdung, Kennarten*. 3. Auflage. Verlag Ott, Bern, 456 pp.
- Gfeller T. 2019. Bienenexkursionsreise England-Wales, Juni 2019: Teil 2 – Eine Bienenhaltung wie in Zeiten vor Varroa. *Schweizerische Bienen-Zeitung* 11: 26–32. [https://austausch.bienen.ch/\\_bienenzeitung/magazine/2019/1119-SBZ-web.pdf](https://austausch.bienen.ch/_bienenzeitung/magazine/2019/1119-SBZ-web.pdf)
- Han F., Wallberg A. & Webster M. T. 2012. From where did the Western honeybee (*Apis mellifera*) originate? *Ecol. Evol.* 2: 1949–1957. <https://doi.org/10.1002/ece3.312>

- Hanski I. & Gilpin M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 3–16. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00548.x>
- Kohl P.L., Rutschmann B. & Steffan-Dewenter I. 2022. Population demography of feral honeybee colonies in central European forests. *Royal Society Open Science* 9: 220565. <https://doi.org/10.1098/rsos.220565> Data <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.6123561>
- Lachat T., Pauli D., Gonseth Y., Klaus G., Scheidegger C., Vittoz P. & Walter T. 2010. Wandel der Biodiversität in der Schweiz seit 1900 – Ist die Talsohle erreicht? Bristol-Stiftung, Zürich; Verlag Haupt, Bern, 435 pp. ISBN 978-3-258-07569-3
- Lang U.M. 2022. Wild lebende Honigbienen in unseren Wäldern. *Ökologie & Natur. Bienenzucht* 8: 376–379.
- Lang U.M., Albouy V. & Zewen C. 2022. Comparative monitoring of freelifving honey bee colonies in three Western European regions. *Natural Bee Husbandry* 23: 23–31. <https://www.naturalbee.buzz/article/>
- Meixner M.D., Kryger P. & Costa C. 2015. Effects of genotype, environment, and their interactions on honey bee health in Europe. *Curr. Opin. Insect Science* 10: 177–184. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.05.010>
- Mondet F., Beaufrepaire A., McAfee A., Locke B., Alaux C., Blanchard S., Danka B. & Le Conte Y. 2020. Honey bee survival mechanisms against the parasite *Varroa destructor*: a systematic review of phenotypic and genomic research efforts. *International Journal for Parasitology* 50(6–7): 433–447. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2020.03.005>
- Moro A., Beaufrepaire A., Dall’Olio R., Rogenstein S., Blacquièrè T., Dahle B., de Miranda J.R., Dietemann V., Locke B., Licón Luna R.M., Le Conte Y., Neumann P. 2021. Using Citizen Science to scout honey bee colonies that naturally survive *Varroa destructor* infestations. *Insects* 12: 536. <https://doi.org/10.3390/insects12060536>
- Müller A. & Praz C. 2024. Rote Liste der Bienen – Gefährdete Arten der Schweiz. Bundesamt für Umwelt (BAFU) und Informationszentrum für die Fauna der Schweiz (info fauna). Umwelt-Vollzug 2402, 78 pp. <https://www.bafu.admin.ch/rotelisten>
- Neumann P. & Carreck N.L. 2010. Honey bee colony losses. *Journal of Apicultural Research* 49(1) : 1–6. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.49.1.01>
- Neumann P. & Blacquièrè T. 2016. The Darwin cure for apiculture? Natural selection and managed honeybee health. *Evol. Appl.* 10(3): 226–230. <https://doi.org/10.1111/eva.12448>
- Nieto A., Roberts S.P.M., Kemp J., Rasmont P., Kuhlmann M., García Criado M., Biesmeijer J.C., Bogusch P., Dathe H.H., De la Rúa P., De Meulemeester T., Dehon M., Dewulf A., Ortiz-Sánchez F.J., Lhomme P., Pauly A., Potts S.G., Praz C., Quaranta M., Radchenko V.G., Scheuchl E., Smit J., Straka J., Terzo M., Tomozii B., Window J. & Michez D. 2014. European Red List of bees. Publications Office of the European Union, Luxembourg, 84 pp. <https://doi.org/10.2779/77003>
- Oldroyd B.P., Thexton E.G., Lawler S.H. & Crozier R.H. 1997. Population demography of Australian feral bees (*Apis mellifera*). *Oecologia* 111: 381–387. <https://doi.org/10.1007/s004420050249>
- Oleksa A., Gawroński R. & Tofilski A. 2013. Rural avenues as a refuge for feral honey bee population. *Journal of Insect Conservation* 17: 465–472. <https://doi.org/10.1007/s10841-012-9528-6>
- Panziera D., Requier F., Chantawannakul P., Pirk C.W.W. & Blacquièrè T. 2022. The diversity decline in wild and managed honey bee populations urges for an integrated conservation approach. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10: 767950. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.767950>
- Parejo M., Wragg D., Henriques D., Charrière J.-D. & Estonba A. 2020. Digging into the genomic past of Swiss honey bees by whole-genome sequencing museum specimen. *Genome Biology and Evolution* 12(12): 2535–2551. <https://doi.org/10.1093/gbe/evaa188>
- Parejo M., Dietemann V. & Praz C. 2021. Status freilebender Völker der Dunklen Honigbiene (*Apis mellifera mellifera*) in der Schweiz – Literatursynthese und Expertenempfehlungen. Hrsg. info fauna & Agroscope der Version 2 (30.10.2023) des Expertenberichts vom 30.11.2020 im Auftrag des Bundesamts für Umwelt (BAFU), Bern, 41 pp. und Anhang A (09.11.2023), 4 pp. [https://www.bafu.admin.ch/dam/bafu/de/dokumente/biodiversitaet/externe-studien-berichte/der-status-freilebender-voelker-der-dunklen-honigbiene-in-der-schweiz.pdf.download.pdf/Status-freilebender-Voelker\\_Dunkle\\_Honigbiene.pdf](https://www.bafu.admin.ch/dam/bafu/de/dokumente/biodiversitaet/externe-studien-berichte/der-status-freilebender-voelker-der-dunklen-honigbiene-in-der-schweiz.pdf.download.pdf/Status-freilebender-Voelker_Dunkle_Honigbiene.pdf)
- Requier F., Paillet Y., Laroche F., Rutschmann B., Zhang J., Lombardi F., Svoboda M. & Steffan-Dewenter I. 2020. Contribution of European forests to safeguard wild honeybee populations. *Conservation Letters* 13: e12693. <https://doi.org/10.1111/conl.12693>
- Rutschmann B., Kohl P.L., Machado A. & Steffan-Dewenter I. 2022. Semi-natural habitats promote winter survival of wild-living honeybees in an agricultural landscape. *Biological Conservation* 266: 109450. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109450>
- Rutschmann B., Kohl P. & Steffan-Dewenter I. 2023. Foraging distances, habitat preferences and seasonal colony performance of honeybees in Central European forest landscapes. *Journal of Applied Ecology* 60(6): 1056–1066. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14389>

- Schiffer T. 2020. Evolution der Bienenhaltung – Artenschutz für Honigbienen. Bienen besser verstehen. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, 222 pp., ISBN 978-3-8186-0924-5.
- Seeley T. D. 1978. Life history strategy of the honey bee, *Apis mellifera*. *Oecologia* 32: 109–118. <https://doi.org/10.1007/BF00344695>
- Seeley T. D., Tarpy D. R., Griffin S. R., Carcione A. & Delaney D. A. 2015. A survivor population of wild colonies of European honeybees in the northeastern United States: investigating its genetic structure. *Apidologie* 46: 654–666. <https://doi.org/10.1007/s13592-015-0355-0>
- Seeley T. D. 2017. Life-history traits of wild honey bee colonies living in forests around Ithaca, NY, USA. *Apidologie* 48: 743–754. <https://doi.org/10.1007/s13592-017-0519-1>
- Seeley T. D. 2021. Das Leben wilder Bienen: Wie Honigbienen in der Natur überleben. E. Ulmer Verlag, Stuttgart, 352 pp.
- von Büren R. S., Oehen B., Kuhn N. J. & Erler S. 2019. High-resolution maps of Swiss apiaries and their applicability to study spatial distribution of bacterial honey bee brood diseases. *PeerJ* 7: e6393 <https://doi.org/10.7717/peerj.6393>
- Wallberg A., Han F., Wellhagen G., Dahle B., Kawata M., Haddad N., Luz Z., Simões P., Allsopp M. H., Kandemir I., De la Rúa P., Pirk C. W. & Webster M. T. 2014. A worldwide survey of genome sequence variation provides insight into the evolutionary history of the honeybee *Apis mellifera*. *Nature genetics*, 46(10): 1081–1088. <https://doi.org/10.1038/ng.3077>