




OATAO is an open access repository that collects the work of Toulouse researchers and makes it freely available over the web where possible

This is an author's version published in: <http://oatao.univ-toulouse.fr/27322>

Auffray, Victoria . *Nutrition de l'abeille domestique productrice de miel (Apis mellifera) et de sa colonie : revue de la littérature.*
Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse – ENVT, 2020, 119 p.

Any correspondence concerning this service should be sent to the repository administrator: tech-oatao@listes-diff.inp-toulouse.fr

NUTRITION DE L'ABEILLE DOMESTIQUE PRODUCTRICE DE MIEL (APIS MELLIFERA) ET DE SA COLONIE : REVUE DE LA LITTERATURE

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

AUFFRAY Victoria
Née le 09/10/1995 à PARIS (75)

Directeur de thèse : M. Philippe JACQUIET

JURY

PRESIDENT :
M. Alexis VALENTIN

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSESEURS :
M. Philippe JACQUIET
M. Emmanuel LIENARD

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE
Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

**Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation
ÉCOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE DE TOULOUSE**

Directeur : Professeur Pierre SANS

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

- M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
- M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Pharmacologie - Thérapeutique*
- Mme **CHASTANT-MAILLARD Sylvie**, *Pathologie de la Reproduction*
- Mme **CLAUW Martine**, *Pharmacie-Toxicologie*
- M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, Statistiques, Modélisation*
- M. **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie Pathologique*
- M. **ENJALBERT Francis**, *Alimentation*
- Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie*
- M. **PETIT Claude**, (Emérite) - *Pharmacie et Toxicologie*
- M. **SHELCHER François**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*

PROFESSEURS 1° CLASSE

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et Industrie des aliments*
- Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, Anatomie pathologique*
- M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et Industrie des aliments d'Origine animale*
- Mme **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie Vétérinaire*
- M. **DUCOS Alain**, *Zootecnie*
- M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **GUERIN Jean-Luc**, *Aviculture et pathologie aviaire*
- Mme **HAGEN-PICARD, Nicole**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
- M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et Thérapeutique*
- M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- Mme **TRUMEL Catherine**, *Biologie Médicale Animale et Comparée*

PROFESSEURS 2° CLASSE

- Mme **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
- Mme **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
- M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
- Mme **LACROUX Caroline**, *Anatomie Pathologique, animaux d'élevage*
- Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*
- M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des Ruminants*
- Mme **MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation*
- M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, Imagerie médicale*
- Mme **PAUL Mathilde**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles et porcins*
- M. **RABOISSON Didier**, *Médecine de population et Économie de la santé animale*

PROFESSEURS CERTIFIÉS DE L'ENSEIGNEMENT AGRICOLE

- Mme **MICHAUD Françoise**, *Professeur d'Anglais*
- M. **SEVERAC Benoît**, *Professeur d'Anglais*

MAÎTRES DE CONFÉRENCES HORS CLASSE

- M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*

- Mme **CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
 M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
 M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et Mathématiques*
 M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
 Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*
 M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et Infectiologie*

MAITRES DE CONFERENCES (classe normale)

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
 Mme **BENNIS-BRET Lydie**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
 Mme **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
 Mme **BOUHSIRA Emilie**, *Parasitologie, maladies parasitaires*
 M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
 M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
 Mme **DANIELS Hélène**, *Immunologie- Bactériologie-Pathologie infectieuse*
 Mme **DAVID Laure**, *Hygiène et Industrie des aliments*
 Mme **DEVIERS Alexandra**, *Anatomie-Imagerie*
 M. **DIDIMO IMAZAKI Pedro**, *Hygiène et Industrie des aliments*
 M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie vétérinaire et comparée*
 Mme **FERRAN Aude**, *Physiologie*
 Mme **GRANAT Fanny**, *Biologie médicale animale*
 Mme **JOURDAN Géraldine**, *Anesthésie - Analgésie*
 Mme **LALLEMAND Elodie**, *Chirurgie des Equidés*
 Mme **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
 M. **LE LOC'H Guillaume**, *Médecine zoologique et santé de la faune sauvage*
 M. **LHERMIE Guillaume**, *Economie de la santé animale*
 M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
 Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie Chirurgicale*
 Mme **MILA Hanna**, *Elevage des carnivores domestiques*
 M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction*
 Mme **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
 M. **VERGNE Timothée**, *Santé publique vétérinaire – Maladies animales règlementées*
 Mme **WASET-SZKUTA Agnès**, *Production et pathologie porcine*

CHARGES D'ENSEIGNEMENT CONTRACTUELS

- M. **BOLON Pierrick**, *Production et pathologie aviaire*
 M. **LEYNAUD Vincent**, *Médecine interne*
 Mme **ROBIN Marie-Claire**, *Ophthalmologie*
 Mme **TOUSSAIN Marion**, *Pathologie des équidés*

ENSEIGNANT DE PREMIERE ANNEE COMMUNE AUX ETUDES VETERINAIRES

- Mme **GAUCHARD Cécile**, *Biologie-écologie-santé*

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS

- Mme **BLONDEL Margaux**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
 M. **CARTIAUX Benjamin**, *Anatomie-Imagerie médicale*
 M. **COMBARROS-GARCIA Daniel**, *Dermatologie vétérinaire*
 M. **GAIDE Nicolas**, *Histologie, Anatomie Pathologique*
 M. **JOUSSERAND Nicolas**, *Médecine interne des animaux de compagnie*
 M. **LESUEUR Jérémy**, *Gestion de la santé des ruminants – Médecine collective de précision*
 M. **TOUITOU Florian**, *Alimentation animale*

REMERCIEMENTS

A Monsieur le Professeur Alexis VALENTIN,

Professeur des Universités, Praticien Hospitalier

Faculté des Sciences Pharmaceutiques et Service de Parasitologie Mycologie du CHU de Toulouse,

Qui nous a fait l'honneur d'accepter la présidence de ce jury.

Hommages respectueux.

A Monsieur le Professeur Philippe JACQUIET,

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Zoologie appliquée, Parasitologie et Maladies Parasitaires,

Qui m'a fait confiance en acceptant la direction de cette thèse, et m'a guidée lors de l'élaboration de cette thèse.

Qu'il trouve ici l'expression de mes sincères remerciements.

A Monsieur le Docteur Emmanuel LIENARD,

Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Zoologie appliquée, Parasitologie et Maladies Parasitaires,

Qui nous a fait l'honneur de participer à notre jury de thèse.

Qu'il trouve ici l'expression de notre profond respect.

A Madame le Docteur Caroline PARRY,

Qui m'a répondu dès que je l'ai sollicitée, m'a emmenée sur le terrain, et m'a beaucoup aidée au cours de la réalisation de ce travail.

Qu'elle trouve ici l'expression de ma sincère reconnaissance.

A tous les membres de ma famille, qui m'ont donné les moyens d'arriver jusqu'ici, m'ont soutenue, et ont cru en moi bien plus que je n'ai cru en moi-même.

A mes amis.

Aux amoureux des abeilles.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	8
PARTIE 1 : PHYSIOLOGIE ET NUTRITION DE L'ABEILLE ET DE LA COLONIE	10
I. PHYSIOLOGIE GENERALE DE L'ABEILLE ET DE LA COLONIE ET CONSEQUENCES SUR L'ALIMENTATION.....	10
A. Biologie de la colonie	10
1. Cycle de vie	10
2. Deux grandes étapes dans le cycle	11
B. Organisation de la colonie.....	12
1. Structure de la ruche	12
2. La société est divisée en trois castes	15
<i>a. Cycles de développement des individus</i>	<i>15</i>
<i>b. Des différences entre les castes</i>	<i>16</i>
3. Une spécialisation des tâches au sein de la colonie.....	17
<i>a. Le polyéthisme de caste</i>	<i>17</i>
<i>b. Le polyéthisme d'âge chez l'ouvrière</i>	<i>18</i>
<i>c. La régulation des tâches</i>	<i>19</i>
<i>d. La colonie est un super-organisme</i>	<i>19</i>
C. Conséquences sur l'alimentation	20
II. ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE DIGESTIVE DE L'ABEILLE DOMESTIQUE	21
A. Anatomie générale	21
1. Généralités	21
2. Système respiratoire.....	22
3. Système nerveux	22
4. Système circulatoire	23
B. Structures anatomiques spécialisées dans la nutrition	23
1. Les ailes	23
2. Les pattes et le corps.....	24
3. Les organes des sens.....	25
4. Des réserves individuelles	26
C. Le système digestif de l'abeille.....	27

1.	L'appareil buccal broyeur-lécheur.....	27
2.	Le tube digestif et le transit des aliments.....	28
3.	Le système glandulaire.....	30
4.	Les enzymes digestives de l'abeille.....	31
5.	Rôle et importance de la flore microbienne de l'abeille.....	32
III.	LES RESSOURCES ET LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DE L'ABEILLE.....	33
A.	Des plantes attractives.....	33
B.	Comportement alimentaire.....	35
1.	Le butinage.....	35
2.	Mécanismes de communication entre butineuses.....	36
C.	Le pollen.....	38
1.	Origine et composition.....	38
2.	De la ressource à l'élaboration du pain de pollen.....	38
3.	Elaboration de la gelée royale.....	40
D.	Le nectar et le miellat.....	41
1.	Origine et composition.....	41
2.	Cas particulier du miellat.....	41
3.	De la ressource à l'élaboration du miel.....	42
E.	La colonie est dépendante des floraisons.....	43

PARTIE 2 : BESOINS EN NUTRIMENTS ET CONSEQUENCES D'UNE NUTRITION INADAPTEE..... 45

I.	BESOIN ET IMPORTANCE DES NUTRIMENTS DANS LES GRANDES FONCTIONS.....	45
A.	Généralités sur les nutriments.....	45
1.	Protéines et acides aminés.....	45
2.	Lipides.....	46
3.	Glucides.....	47
4.	Micronutriments et eau.....	48
B.	Besoins en pollen et ses nutriments.....	49
1.	Les besoins en pollen.....	49
a.	<i>Des besoins variables selon le stade biologique.....</i>	<i>49</i>
b.	<i>Une demande variable de la colonie.....</i>	<i>51</i>
2.	Les acides aminés et protéines contenus dans le pollen.....	52

3.	Qualité et diversité du pollen.....	54
4.	Les lipides contenus dans le pollen	55
5.	Les micronutriments contenus dans le pollen	56
	a. <i>Vitamines</i>	57
	b. <i>Minéraux et oligo-éléments</i>	60
	c. <i>Eau</i>	60
6.	Importance du pollen dans les grandes fonctions (Tableau 3).....	61
C.	Besoins en miel, nectar et leurs nutriments	62
1.	Sucres et assimilation	62
2.	Besoins en sucres	63
	a. <i>Des besoins variables selon le stade biologique</i>	63
	b. <i>Quantification des besoins</i>	63
3.	Importance dans les grandes fonctions (Tableau 4)	64
	a. <i>Energie musculaire et fonctions vitales</i>	64
	b. <i>Réserves corporelles</i>	65
	c. <i>Immunité et détoxification</i>	65
	d. <i>Productions glandulaires</i>	65
	e. <i>Cuticule et protection des organes</i>	65
D.	Bilan sur la nutrition de l'abeille	67
II.	CONSEQUENCES D'UNE NUTRITION INADAPTEE.....	68
A.	Le stress alimentaire chez l'abeille.....	68
B.	Conséquences sur les individus.....	68
1.	Conséquences sur leur développement et longévité	68
2.	Conséquences sur leur comportement	69
	a. <i>Butinage et récoltes</i>	69
	b. <i>Soins au couvain</i>	70
	c. <i>Agressivité</i>	71
3.	Conséquences sur leurs grandes fonctions.....	71
	a. <i>Reproduction</i>	71
	b. <i>Immunité</i>	72
C.	Conséquences sur la colonie.....	72

PARTIE 3 : NOURRIR LES ABEILLES DOMESTIQUES PRODUCTRICES DE MIEL

.....	74
I. GESTION ALIMENTAIRE DES RUCHES	74
A. Intérêts d'une stratégie d'alimentation des ruches	74
B. Méthodes pour nourrir la colonie	75
1. La transhumance	75
2. Les bosquets, haies, bandes fleuries.....	76
3. La Complémentation directe à la ruche	77
II. COMPLEMENTATION GLUCIDIQUE	78
A. Complémentation sucrée	78
B. Miel	78
C. Sirop	79
1. Nourrir les abeilles au sirop	79
2. Sirop de betterave ou de canne à sucre	80
3. Sirop à base d'amidon	81
4. Sirop faits maison	81
5. Choix du sirop.....	82
6. Mise en œuvre.....	83
7. Distribuer le sirop.....	84
D. Adultération du miel	85
E. Candi	86
1. Nourrir les abeilles au candi.....	86
2. Spécialités	87
F. Sucre sec et autres types de sucres	87
III. COMPLEMENTATION PROTEIQUE.....	88
A. Supplémentation protéique	88
B. Pollen	89
C. Pain d'abeilles	90
D. Substituts de pollen	90
1. Origine des protéines.....	90
2. Un enjeu actuel.....	91
E. Mise en œuvre	92
F. Distribution	92

IV. COMPLEMENTER EN MICRONUTRIMENTS	93
CONCLUSION	95
BIBLIOGRAPHIE	97

TABLE DES FIGURES

Figure 1 : Organisation de la colonie	13
Figure 2 Organisation générale d'un cadre (GDS Ardèche)	14
Figure 3 : Cadre central de la ruche contenant du couvain au centre, et des réserves de miel en haut	14
Figure 4 : Les trois castes de la colonie d'abeilles (Nicholson, 1886).....	17
Figure 5 : Les trois échelles de la nutrition de la colonie d'abeilles. A dépendance des adultes envers le stock de la colonie. B Qualité des soins aux larves. C Régulation du nombre de larves. D Cannibalisme. E Impact de la nutrition des larves sur la génération d'adultes à venir F Impact des adultes sur la nutrition de la colonie. (Brodschneider, Crailsheim, 2011)	20
Figure 6 : Morphologie de la première patte de l'abeille ouvrière (Snodgrass, 1956)25	
Figure 7 : Morphologie de la troisième patte de l'abeille ouvrière (Snodgrass, 1956)25	
Figure 8 : La tête et les pièces buccales de l'abeille ouvrière (Snodgrass, 1956)	28
Figure 9 : Anatomie du système digestif de l'abeille ouvrière (Snodgrass, 1956).....	30
Figure 10: Adaptation de la morphologie de la fleur de sauge permettant de déposer le pollen sur le dos de l'abeille. (Reith et al., 2007)	34
Figure 11 : Tournesol vu A) par l'homme, B) par l'abeille butineuse (Moyers et al., 2017)	35
Figure 12 : Schémas des danses de l'abeille (Wolff, 1954)	37
Figure 13 : Butineuses rapportant du pollen à la ruche sous forme de pelotes accrochées à leur troisième paire de pattes	39
Figure 14 : Pollen stocké dans la ruche sous forme de pain d'abeilles	39
Figure 15 : Utilisation des aliments et des nutriments par l'abeille domestique d'après (Bocquet, 1994)	67

TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Liste des acides aminés essentiels et non essentiels de l'abeille domestique (de Groot, 1953).....	52
Tableau 2 : Vitamines du pollen et leurs rôles dans la colonie	59
Tableau 3 : Rôle du pollen dans les grandes fonctions de l'organisme de l'abeille et de la colonie	61
Tableau 4 : Rôle des glucides dans les grandes fonctions de l'abeille et de la colonie	66
Tableau 5 : Composition et comparaison de quelques sirops du commerce.....	83

TABLE DES ANNEXES

Annexe 1 : Morphologie externe de l'abeille domestique	116
Annexe 2 : Anatomie interne de l'abeille ouvrière (Agnès Fayet, 2016)	117
Annexe 3 : Formule chimique du glucose, fructose, formant le saccharose (sucrose), et à l'origine d'autres glucides.	118
Annexe 4 : Valeur nutritionnelle de pollens de différentes espèces végétales (Somerville, 2005a)	119

L'homme et l'abeille ont un lointain historique commun. Les premières évidences de récolte et d'utilisation du miel par l'homme datent du Néolithique, vers 8000 av J-C (Kritsky, 2017).

Depuis, la pratique de l'apiculture a énormément évolué. Aujourd'hui, une véritable filière apicole s'est organisée en France. Elle est constituée de nombreux acteurs. Parmi eux, on trouve les apiculteurs -les producteurs, les syndicats, les coopératives, les structures à vocation sanitaire (comme les GDS : Groupements de défense sanitaire), les entreprises agroalimentaires et les distributeurs. Une interprofession, organisation visant à regrouper les acteurs de la filière, est en cours de création (UNAF, 2015).

En France, le nombre d'apiculteurs est en constante hausse. D'après les derniers chiffres de 2015, on compte environ 70000 apiculteurs sur le territoire français, possédant entre 1 250 000 et 1 300 000 ruches. Parmi eux, on trouve divers profils : des petits producteurs (moins de 10 ruches), des apiculteurs pluriactifs (30 - 150 ruches) ainsi que des professionnels (plus de 150 ruches)(ADA France, 2015).

La production de miel annuelle française est d'environ 17 000 tonnes, ce qui est loin de satisfaire la demande des français. Celle-ci nécessite l'importation de 28 000 tonnes de miel par an pour satisfaire les consommateurs.

La filière apicole a cependant connu un grand bouleversement au sortir de la Seconde Guerre Mondiale, consécutivement à la mécanisation. L'agriculture intensive fait son apparition entre les années 1960 et 1990. L'objectif est l'autonomie alimentaire en France. De petites parcelles agricoles sont regroupées, et les haies arrachées : c'est le remembrement. Le paysage est alors constitué de très grandes parcelles. Par ailleurs, la culture de certaines espèces végétales se prête plus facilement à des conditions pédoclimatiques particulières. Elles peuvent donc être très représentées dans certaines régions agricoles et sont ainsi à l'origine de paysages peu diversifiés (maïs dans les Landes, colza dans l'est de la France, céréales dans le nord...)

Avec la disparition des haies et des bocages, l'habitat ainsi que les ressources alimentaires des abeilles changent. Elles sont moins diversifiées et de ce fait disponibles sur des périodes temporelles plus courtes.

En parallèle de ces importantes modifications, le syndrome d'effondrement des colonies fait son apparition dans les années 2000 et fragilise encore plus l'apiculture (Dainat et al., 2012). Une hausse de mortalité des ruches est constatée chez les apiculteurs. On observe alors que des ruches contenant des réserves et du couvain sont désertées par les adultes (Williams et al., 2010). De nombreuses causes sont alors suspectées, comme l'absence de ressources et le changement de l'habitat (Klein et al., 2007 ; Richards, 2001), le parasitisme, les maladies infectieuses, les prédateurs, les produits phytosanitaires (Kevan, 1975 ; Johansen et al., 1983 ; Haskell, McEwen, 1998) et d'autres encore... (Neumann, Carreck, 2010). Le consensus actuel est celui d'une étiologie multifactorielle (Kearns et al., 1998 ; Ghazoul, 2005).

Cette mortalité, associée à des ressources alimentaires ayant changé, permet de mettre en évidence la nécessité d'une gestion la plus technique possible des colonies de l'apiculteur. Celle-ci passe notamment par une gestion alimentaire de la ruche, afin de garantir qu'elle aura suffisamment de nutriments pour survivre et produire du miel pendant la saison.

Cette étude bibliographique se focalisera sur les abeilles domestiques (*Apis mellifera*) élevées dans des ruches Dadant de format standard. Elle détaillera dans un premier temps la physiologie et les besoins nutritifs de l'abeille, puis le rôle et l'importance des nutriments dans les grandes fonctions de leur organisme, et enfin les différentes façons et outils disponibles pour nourrir et compléter les colonies productrices de miel.

I. Physiologie générale de l'abeille et de la colonie et conséquences sur l'alimentation

Les abeilles domestiquées pour la production de miel vivent en communautés appelées colonies. Une colonie désigne l'ensemble formé par toutes les abeilles vivant dans une ruche, leur abri.

A. Biologie de la colonie

1. Cycle de vie

La vie de la colonie passe par différentes étapes qui reviennent au fil des ans de façon cyclique.

A la fin de l'hiver, les abeilles nettoient les alvéoles afin de préparer la ruche pour la saison. Au printemps, lorsque les températures et la durée d'ensoleillement journalière augmentent, la ponte de la reine se déclenche. Elle se met à pondre un œuf par cellule (Winston, 1991).

Au fur et à mesure que le couvain (les futures abeilles) se développe et que de nouvelles abeilles ouvrières naissent, les abeilles d'hiver meurent pour laisser place aux individus d'été. Le rythme de ponte augmente, et les abeilles sont de plus en plus nombreuses, permettant d'atteindre un nombre maximal d'individus en juillet. La reine peut alors pondre de 1500 à 2000 œufs par jour. Les ouvrières passent par divers stades et fonctions, puis finissent leur vie à butiner pour la colonie. Elles sont donc chargées de récolter le pollen ainsi que le nectar, qui seront consommés et stockés dans la ruche, dans le but de nourrir le couvain, les ouvrières, les mâles et la reine.

C'est également au printemps qu'émergent des mâles et parfois de nouvelles cellules royales abritant de futures reines. En effet, au bout de deux ou trois ans de vie, la performance de ponte d'une reine diminue, et sa spermathèque se vide. Les abeilles

de la colonie élaborent donc des cellules royales et élèvent d'autres reines pour la remplacer.

Par la suite, l'ancienne reine essaime, c'est-à-dire qu'elle quitte la ruche avec un petit nombre d'abeilles pour former une nouvelle colonie.

Grâce aux cellules royales entretenues par les nourrisseuses, plusieurs nouvelles reines naissent alors. Elles s'entre-tueront jusqu'à ce qu'il n'en reste qu'une. La survivante effectue par la suite son vol d'accouplement avec les mâles de la colonie, et constitue sa spermathèque. Elle y entrepose la semence des mâles lui permettant de féconder les œufs pondus tout au long de sa vie (Snodgrass, 1956).

En milieu d'été, à partir du mois d'août, la ponte de la reine est ralentie, car la chaleur est forte et les ressources de nourriture sont moins abondantes dans l'environnement. Les mâles restants dans la ruche sont ensuite éjectés par les ouvrières pour préserver les ressources.

Le nombre d'individus de la ruche diminue progressivement. Un dernier pic de ponte en septembre et octobre permet de laisser ensuite place aux abeilles d'hiver. C'est à ce moment que se forme la grappe d'abeilles permettant de conserver une température satisfaisante au sein de la ruche pendant l'hiver (Winston, 1991).

Lorsqu'il n'y a plus aucune ressource alimentaire dans l'environnement, les individus de la ruche commencent à consommer les réserves amassées au cours de l'été. Elles ne sortent de la ruche qu'occasionnellement, lorsque le temps le permet, pour effectuer un vol de propreté.

2. Deux grandes étapes dans le cycle

Les grandes différences entre l'été et l'hiver concernent donc le nombre d'individus, leur morphologie, physiologie et activités.

Lors de la période estivale, ce sont des ouvrières d'été qui sont présentes en grande quantité dans la ruche. En pleine saison de miellée, on peut alors compter jusqu'à 60 000 individus. Leur durée de vie est d'environ 40 jours. Elles se distinguent des abeilles d'hiver, à la durée de vie bien plus longue (d'environ 6 mois), mais beaucoup

moins nombreuses : jusqu'à 20 000 individus (Smith et al., 2017). Leur système digestif est différent, et leurs réserves bien plus importantes : leur corps contient bien plus de lipides et de protéines leur assurant une longue durée de vie pendant la période moins favorable.

Une combinaison de facteurs environnementaux et génétiques serait à l'origine de leur différenciation en abeille d'été ou d'hiver.

On peut donc distinguer deux grandes périodes dans ce cycle. L'été correspondant à la période d'activité de la colonie, pendant laquelle les individus sont plus nombreux. L'hiver présentant la phase de dormance de la colonie : elle doit survivre jusqu'à l'arrivée de conditions climatiques plus favorables au printemps suivant.

De cette biologie découle une première particularité de l'alimentation des abeilles. Lors de la belle saison, quand les ressources sont disponibles, elles doivent être récoltées en grande quantité et stockées au sein de la ruche afin de nourrir la colonie l'hiver, lorsque l'environnement est pauvre et le climat défavorable.

B. Organisation de la colonie

1. Structure de la ruche

Le corps de la ruche constitue l'abri de la colonie, ainsi que le centre de gestion des ressources et du couvain : on l'appelle aussi le nid.

Sa structure est toujours organisée de la même façon par les abeilles, son étanchéité est assurée par la propolis. Cette substance résineuse et isolante est déposée entre les interstices de la ruche, après avoir été synthétisée par les abeilles à base de résine récoltée sur les bourgeons de certains arbres (Cardinault et al., 2012).

Dans la ruche, des cadres parallèles soutiennent les rayons. Sur les deux faces, on trouve les alvéoles ou cellules, de forme hexagonale, construites à base de cire produite par les abeilles (Jean-Prost, Médori, 1987). Cette forme hexagonale optimise non seulement l'espace de stockage, tout en limitant la quantité de cire à produire,

mais permet également la solidité de cette formation. C'est dans ces alvéoles que sont conservés le miel, le pollen, ou les œufs pondus par la reine.

Dans les cadres du milieu de la ruche et au centre même de ces cadres, se trouve le couvain. Celui-ci désigne l'ensemble des œufs, larves et nymphes de la colonie, soignés par les nourrisseuses, et destinés à devenir de nouveaux individus de la ruche une fois leur croissance achevée. (Figure 1).

Autour et au-dessus de ce couvain, du pollen est stocké. Sur la partie la plus haute du cadre, on trouve également une bande horizontale contenant une petite quantité de miel. (Figures 2 et 3).

Le couvain est souvent décrit comme ayant la forme et la taille d'un ballon de rugby. En s'éloignant du milieu de la ruche, la surface de couvain sur le cadre diminue progressivement au profit du stockage de ressources : les cadres les plus externes sont en général dédiés au miel et au pollen.

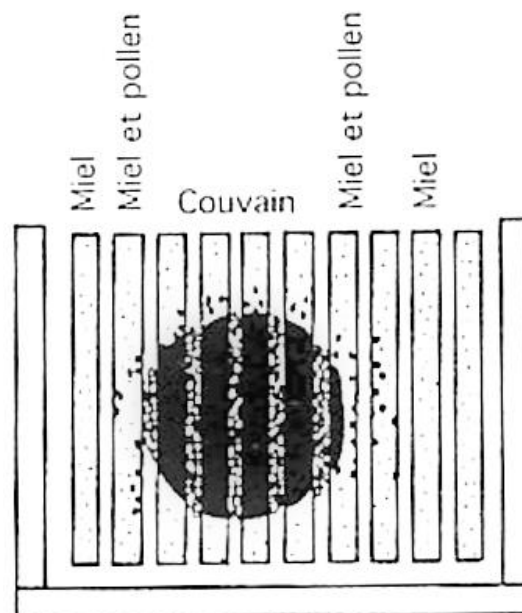


Figure 1 : Organisation de la colonie

Cette organisation du couvain en trois dimensions prend son sens hiver comme été. Elle permet, conjointement à l'isolation à la propolis, de limiter les échanges thermiques pour conserver une température idéale de 34°C à proximité du couvain.

Elle protège également les abeilles et la reine pendant l'été et hiver (Stabentheiner et al., 2010 ; Winston, 1991).

La ruche est donc toujours construite de la même façon, optimisant le stockage de ressources, ainsi que la régulation thermique du nid. C'est sur le corps de la ruche que s'ajoutent les hausses, permettant le stockage du miel qui sera récolté par l'apiculteur.

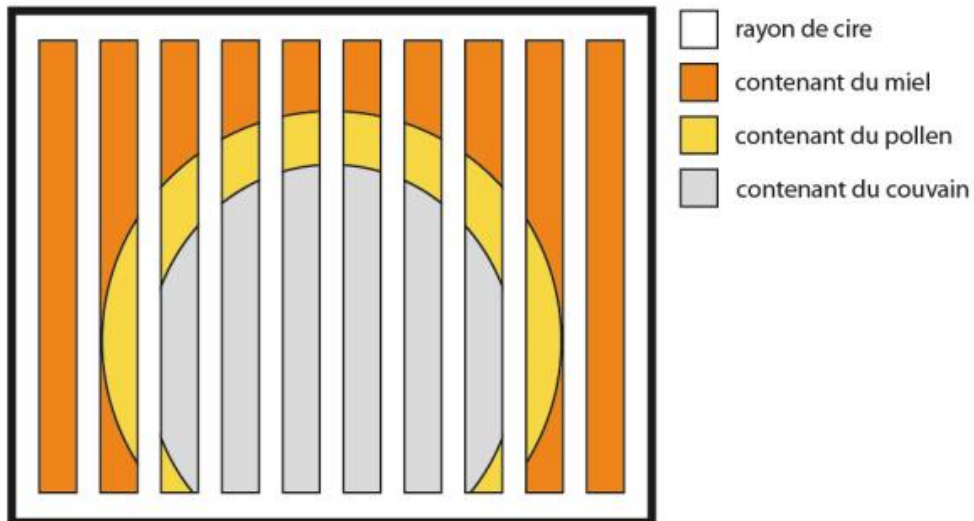


Figure 2 Organisation générale d'un cadre (GDS Ardèche)



Figure 3 : Cadre central de la ruche contenant du couvain au centre, et des réserves de miel en haut

2. La société est divisée en trois castes

La colonie comprend plusieurs castes d'individus, dont le rôle est prédéfini. Une caste désigne, chez les insectes, un groupe d'individus morphologiquement identiques qui possèdent des comportements spécialisés (Lacordaire, 1834).

Ce sont les soins qui leur sont apportés lorsqu'ils sont en cours de développement qui permettent de distinguer ces trois castes.

Au sein d'une ruche on trouvera donc une unique reine, des mâles, ainsi que des abeilles ouvrières. On peut donc parler d'une véritable société chez les abeilles : chacune a un rôle préfini.

a. Cycles de développement des individus

La reine pond un œuf par cellule. Au bout de trois jours, cet œuf éclot pour laisser place à une larve. C'est au stade larvaire que les premières différenciations apparaissent :

- La future reine reste en stade larvaire pendant 8 jours, puis passe en stade nymphal pendant 4 jours avant d'émerger le 16ème jour.
- Le futur mâle reste en stade larvaire pendant 10 jours, puis passe en stade nymphal pendant 11 jours avant d'émerger le 24ème jour.
- La future ouvrière reste en stade larvaire pendant 10 jours, puis passe en stade nymphal pendant 8 jours avant d'émerger le 21ème jour (Winston, 1991).

Les nourrices alimentent les larves de l'éclosion jusqu'à la nymphose, au moyen des sécrétions issues de leurs glandes hypopharyngiennes. Elles émettent différentes phéromones permettant aux ouvrières d'identifier leur caste et de les alimenter en conséquence. Pendant les trois premiers jours de leur vie, les larves sont nourries sans exception à la gelée royale. Puis, seulement la future reine est alimentée à la gelée royale, jusqu'à sa mort. Les larves d'ouvrières et de faux bourdons reçoivent un mélange de miel et de pollen en proportions variables : la gelée larvaire. Lorsque le stade nymphal est atteint, la cellule est operculée et la nymphe n'est plus alimentée jusqu'à son émergence (Basile et al., 2008 ; Winston, 1991).

b. Des différences entre les castes

Les trois castes se distinguent par leur anatomie et leur physiologie (Johnson, 2010). (Figure 4).

- La reine, est l'unique représentante de sa caste et peut vivre 3 à 5 ans. Elle possède un abdomen allongé et très développé, un thorax volumineux et une langue de petite taille. Ses glandes mandibulaires sont très développées et permettent l'élaboration des phéromones royales. Les glandes tergaux et la glande de Dufour lui sont propres. Leur importance n'a pas encore été élucidée, mais elles interviendraient pour renforcer l'activité des glandes mandibulaires. La reine possède également un appareil reproducteur avec des ovaires, des oviductes et une spermathèque lui permettant d'emmagasiner la semence des mâles pour pondre tout au long de sa vie. C'est un mouvement réflexe qui permet d'ouvrir le canal de la spermathèque, fécondant l'œuf en déposant une petite quantité de semence dessus. Sa poche à venin est développée, elle peut utiliser plusieurs fois son appareil vulnérant pour piquer sans perdre son dard, contrairement aux ouvrières (Snodgrass, 1956).
- Les mâles également appelés faux-bourçons, sont issus d'œufs non fécondés. Ils sont plus grands que l'ouvrière, avec un corps plus épais et trapu. Ils ne possèdent pas de dard. Leur langue et leurs pièces buccales sont peu développées (Snodgrass, 1956). Le rôle du mâle dans la ruche est dédié à la reproduction. Lors de l'accouplement avec la reine, les organes reproducteurs sont dévaginés de la cavité abdominale entraînant la mort. Leur durée de vie est courte : entre 30 et 40 jours. Ils sont seulement présents dans la ruche au printemps, et la quittent en fin de saison. Ils peuvent parfois changer de colonie.
- Les ouvrières sont issues d'œufs fécondés. Elles sont de plus petite taille, et leur durée de vie varie entre 40 jours et 6 mois selon la saison. Leurs pièces buccales et langue sont très développées et elles possèdent des glandes hyopharyngiennes qui permettent de nourrir le couvain (Snodgrass, 1956). Elles ont également des glandes labiales et mandibulaires, intervenant dans le

signalement des dangers à la ruche. La glande de Nasanov permet la synthèse d'une hormone de cohésion lors de l'essaimage. Leurs glandes cirières sont dédiées à la construction d'alvéoles au sein de la ruche. Concernant leur système reproducteur, leurs ovaires sont fonctionnels, mais leur activité est inhibée par les phéromones de la reine.

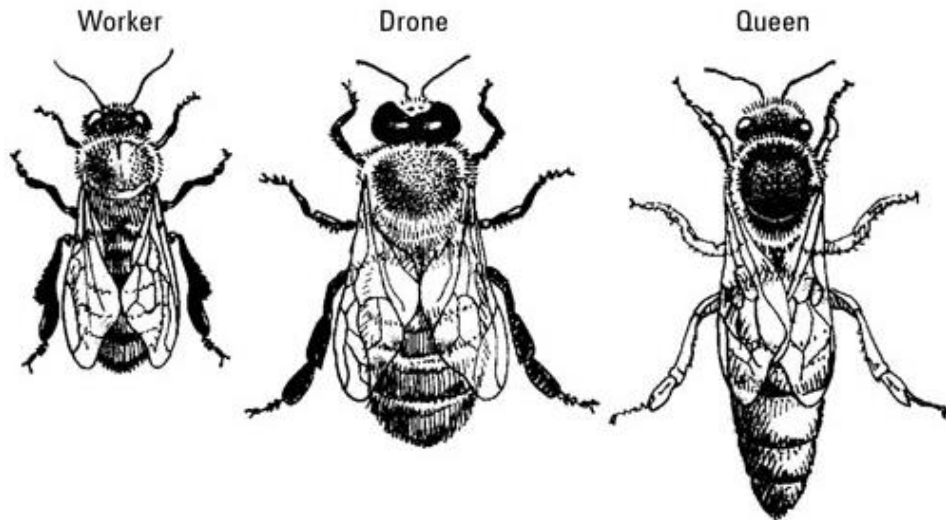


Figure 4 : Les trois castes de la colonie d'abeilles (Nicholson, 1886)

3. Une spécialisation des tâches au sein de la colonie

a. Le polyéthisme de caste

La ruche pouvant abriter et élever un grand nombre d'individus, une répartition des tâches est nécessaire afin de maintenir l'homéostasie de la colonie.

La reine et les faux bourdons sont les seuls capables d'engendrer de nouveaux individus. Ce sont les piliers de la reproduction de la ruche.

Les ouvrières quant à elles sont responsables des autres tâches nécessaires au fonctionnement de la ruche. On appelle cette répartition du travail selon la caste du polyéthisme de caste (Winston, 1991).

b. Le polyéthisme d'âge chez l'ouvrière

Chez les abeilles ouvrières, il existe également une spécialisation du comportement en fonction de l'âge appelée le polyéthisme d'âge : les tâches qui leur incombent ne sont pas les mêmes. Le temps que chacune consacre à sa tâche reste cependant variable d'un individu à l'autre (Winston, 1991).

Après avoir émergé de sa cellule, l'ouvrière commence à travailler au sein de la ruche en tant que nettoyeuse. Elle prépare les cellules avant la ponte d'un œuf ou le stockage de réserves (miel, pollen...). Elle débarrasse également la ruche des autres déchets comme les mues, la cire...

Entre 4 et 12 jours de vie, après le développement de ses glandes hypopharyngiennes et mandibulaires, l'ouvrière devient nourrice : elle prodigue les soins au couvain et le nourrit de gelée royale et de gelée larvaire. Elle est également responsable des soins à la reine. Après avoir inspecté la cellule contenant une larve, elle peut distinguer la caste et l'âge de la larve en fonction des phéromones émises par celle-ci, et la nourrir en conséquence (Ribbands, 2016 ; Seeley, 1982).

Les abeilles de 12 à 21 jours sont qualifiées d'abeilles d'âge intermédiaire. Elles occupent des tâches variées au sein du nid. Elles sont par exemple responsables de la construction des alvéoles, de la fabrication du miel et du pain de pollen, du gardiennage de la ruche et de sa ventilation (Seeley, 1982 ; Johnson, 2010).

Lorsqu'elle est plus âgée, vers l'âge de trois semaines, l'ouvrière devient butineuse : des changements physiques et physiologiques interviennent afin d'optimiser l'activité de butinage. (Winston, 1991). Elle effectue d'abord des vols d'orientation, lui permettant de se repérer dans l'environnement proche de la colonie, puis récolte les matières premières nécessaires à la colonie (nectar, pollen, eau, résine pour la propolis).

Une des tâches majeures des ouvrières est donc de nourrir toute la colonie (Johnson, 2010). Cela passe par les soins au couvain et à la reine, le butinage, la transformation des matières premières et leur stockage.

c. La régulation des tâches

Chez l'abeille, la vitellogénine est une protéine qui intervient directement dans le contrôle de la vie sociale. Ses actions sont nombreuses. Elle influe notamment sur la physiologie, le comportement, l'espérance de vie ainsi que sur le système immunitaire des abeilles. Elle peut prolonger la durée de vie des abeilles en piégeant les radicaux libres, donc en diminuant le stress oxydatif.

La vitellogénine détermine le rôle d'une abeille au sein de la colonie. En effet, chez les jeunes abeilles, elle inhibe l'hormone juvénile. Ainsi les plus jeunes restent à la ruche pour prendre soin du couvain et de la reine. Puis, lorsqu'elle diminue, elle provoque une augmentation d'hormone juvénile dans l'hémolymphe, provoquant ainsi un changement de physiologie et de comportement des abeilles. Celles-ci quittent alors la ruche pour la défendre ou butiner.

Le type de butinage est aussi influencé par la quantité de protéine. Chez les jeunes abeilles dont la teneur corporelle en vitellogénine est forte, la collecte de pollen arrive tardivement. Une teneur plus faible oriente vers un butinage plus précoce focalisé sur le nectar (Nelson et al., 2007).

d. La colonie est un super-organisme

L'existence de trois castes divisant le travail, le chevauchement de plusieurs générations d'adultes ainsi que les soins prodigués au couvain par les adultes, sont trois caractéristiques qui permettent de qualifier une colonie d'abeilles d'eusociale (Lacordaire, 1834). L'organisation de la vie au sein d'une ruche est donc très structurée et chaque tâche est attribuée.

La complémentarité de toutes les tâches effectuées montre qu'une colonie d'abeilles peut être assimilée à un super-organisme. En effet, il est composé de très nombreux individus hautement spécialisés, inaptes à vivre seuls mais dont la coopération permet de faire vivre toute la colonie.

Tous les individus d'une ruche dédient leur vie à son fonctionnement : la survie de la colonie a plus d'importance que chaque vie individuelle.

C. Conséquences sur l'alimentation

La nature de super-organisme d'une colonie d'abeilles et sa biologie permettent donc de définir trois niveaux de nutrition d'une ruche. (Figure 5).

- Le premier est celui des larves, alimentées par les nourrices.
- Le second niveau est celui des adultes : les abeilles ouvrières, mâles et la reine.
- Le dernier niveau est celui de la colonie dans sa globalité.

Les larves et les adultes dépendent des réserves de la colonie pour être alimentés. Un stock insuffisant ou de mauvaise qualité peut conduire à une nutrition inadaptée des adultes : leurs performances de récolte et de soins au couvain seront alors moins bonnes. La prochaine génération d'adultes sera alors également impactée par l'alimentation inadéquate du couvain : leur nombre et leurs capacités d'ouvrières et de butinage seront amoindris. En conséquence, le stock de la colonie sera de plus en plus insuffisant (Brodschneider, Crailsheim, 2011).

Ces trois niveaux dépendent donc les uns des autres : un déséquilibre de l'un peut bouleverser tout l'équilibre alimentaire de la colonie, et empêcher son développement et sa survie (Snodgrass, 1956).

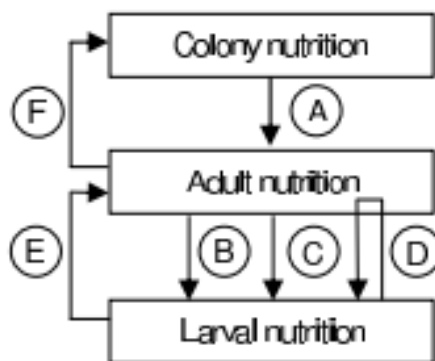


Figure 5 : Les trois échelles de la nutrition de la colonie d'abeilles. A dépendance des adultes envers le stock de la colonie. B Qualité des soins aux larves. C Régulation du nombre de larves. D Cannibalisme. E Impact de la nutrition des larves sur la génération d'adultes à venir F Impact des adultes sur la nutrition de la colonie. (Brodschneider, Crailsheim, 2011)

II. Anatomie et physiologie digestive de l'abeille domestique

Les abeilles ouvrières, dont le rôle est de subvenir aux besoins alimentaires de la colonie, ont une morphologie et une physiologie adaptées.

A. Anatomie générale

1. Généralités

L'abeille, insecte Hyménoptère, est caractérisée par un corps séparé en trois parties appelées tagmes : la tête ou prosome ; le thorax –ou mésosome, portant trois paires de pattes ; et l'abdomen -ou métasome, coloré d'une alternance de bandes claires et foncées allant du jaune au brun. A l'extrémité de l'abdomen se trouve l'appareil vulnérant : le dard (Snodgrass, 1956) (Annexe 1).

Ses organes internes, majoritairement situés dans l'abdomen, sont protégés par un exosquelette, appelé cuticule. La cuticule est formée de trois couche. L'épicuticule est la couche la plus externe, elle imperméabilise la carapace grâce à une couche de lipoprotéines et de cire. L'exocuticule, la couche intermédiaire, est composée de protéines et de mélanine. Enfin, l'endocuticule, qui est la couche la plus interne, est composée de protéines et de chitine, molécule lui conférant résistance et souplesse (Chapman, 1998).

Le thorax est lui-même séparé en trois régions anatomiques : le prothorax, portant la première paire de pattes ; le mésothorax, portant la deuxième paire de pattes et la première paire d'ailes ; et le métathorax, portant la troisième paire de pattes et la deuxième paire d'ailes. Le thorax est protégé par des plaques de cuticule appelées sclérites, qui sont ventrale, dorsale et latérales.

L'abdomen de l'ouvrière est divisé en six segments. Chaque segment est formé de deux demi-anneaux de cuticule appelés tergites sur son dos, et sternites sur sa face ventrale.

2. Système respiratoire

La respiration de l'abeille se fait par un système de longues structures tubulaires appelées trachées (Annexe 2). Constituées d'un épithélium interne et d'un intima externe rigidifié par des anneaux appelés ténidies, elles sont très fines, permettant les échanges gazeux. Sur son thorax et son abdomen, sont disposés 10 paires de stigmates (3 paires au niveau du thorax, et 7 au niveau de l'abdomen). Ces orifices de la cuticule débouchent chacun sur une chambre appelée atrium, dans lequel des poils permettent la filtration de l'air. Une valve actionnée par les muscles respiratoires permet l'entrée de l'air dans les plus grosses trachées qui se ramifient de plus en plus finement permettant l'apport d'oxygène au niveau cellulaire. Certaines trachées débouchent également sur des sacs aériens appelés sacs trachéaux, souples et suivant les mouvements lors des flux d'air, et jouant ainsi le rôle de soufflets.

Lorsque l'abeille est au repos, seuls les stigmates thoraciques interviennent dans la respiration.

Bien que les muscles respiratoires reproduisent des mouvements inspiratoires et expiratoires, le dioxyde de carbone n'est pas éliminé lors de l'expiration, mais par le système circulatoire de l'abeille, dans l'hémolymphe (Snodgrass, 1956 ; Dade, 1994).

3. Système nerveux

Le système nerveux est constitué d'un système nerveux stomatogastrique (innervant les organes internes, mais encore peu renseigné à l'heure actuelle), et d'un système nerveux central (Snodgrass, 1956).

Ce dernier est composé du cerveau, et de la chaîne nerveuse ventrale. (Annexe 2). Il permet toutes les interactions de l'abeille avec son environnement : analyse, interprétation et actions en conséquence.

Dans le cerveau, le protocérébron est la partie gérant les organes de la vision, d'où partent les nerfs optique et ocellaire. Du deutocérébron partent les nerfs antennaires, et le tritocérébron est responsable de l'innervation des pièces buccales et des glandes endocrines.

La chaîne ganglionnaire est formée du ganglion sous-œsophagien, et de sept autres ganglions d'où part le réseau innervant les organes abdominaux.

Avec son système nerveux central, l'abeille est donc capable d'intégrer toutes les informations sensorielles envoyées par son environnement, pour s'orienter et trouver des ressources alimentaires.

4. Système circulatoire

Le système circulatoire de l'abeille est un système ouvert. En effet, il n'y a pas de sang ni de réseau de vaisseaux sanguins. C'est l'hémolymphe qui est mise en mouvement dans le corps de l'abeille et dans laquelle baignent directement ses organes. Elle est responsable de l'apport des nutriments à ceux-ci (Snodgrass, 1956).

La cavité est appelée hémocœle, et est séparée en trois parties appelées sinus : les sinus péricardique (ou dorsal), ventral (ou périneural) et latéral (ou périviscéral). Ce sont deux diaphragmes qui séparent les sinus, et qui, conjointement aux muscles abdominaux, mettent l'hémolymphe en mouvement (Annexe 2).

Une structure tubulaire dorsale appelée cœur par analogie, se contracte pour attirer l'hémolymphe du sinus péricardique vers le thorax. Le cœur se prolonge par l'aorte, qui pompe dans la même direction jusque dans la tête de l'abeille. L'hémolymphe circule ensuite dans tout le corps pour être pompée à nouveau.

B. Structures anatomiques spécialisées dans la nutrition

1. Les ailes

Les ailes de l'abeille sont au nombre de 4, articulées sur le thorax, et repliées en arrière au repos. La première paire est plus grande que la seconde, mais toutes les deux sont synchrones, car elles sont reliées par une structure anatomique appelée hamuli. Les ailes peuvent effectuer jusqu'à 200 mouvements par seconde, de haut en bas, et sont mises en mouvement par les muscles longitudinaux et transversaux de l'abeille. Les muscles mobilisent la première paire d'ailes, qui entraîne la seconde.

Une abeille peut ainsi voler environ à 25 km/h, voire jusqu'à 30km/h selon la charge transportée.

Les ailes ont diverses fonctions. Elles permettent le vol afin d'accéder aux ressources alimentaires et elles interviennent dans le mécanisme de thermorégulation : chez les abeilles ventileuses, leurs mouvements participent à la régulation de la température au sein de la ruche (Dade, 1994 ; Snodgrass, 1956).

2. Les pattes et le corps

Les pattes et le thorax de l'abeille sont adaptés à la récolte de pollen et à son stockage : ils sont recouverts de poils sur lesquels s'accrochent les grains de pollen ou les pelotes de pollen préparées par la butineuse (Snodgrass, 1956 ; Winston, 1991).

Les trois paires de pattes sont toutes équipées de poils permettant de nettoyer le corps de l'abeille ou de ramasser le pollen, associés à certaines structures anatomiques particulières.

- La première paire de pattes, la plus petite, est dotée d'une encoche circulaire pouvant être refermée par un clapet appelé vélum. Cette encoche est dédiée au nettoyage des antennes : une fois insérées dans l'encoche, le vélum est fermé permettant de débarrasser l'antenne des poussières (Goodman, 2003). (Figure 6).
- La deuxième paire n'est pas équipée d'outil particulier, mais permet de récolter le pollen et de le transférer sur la troisième paire de pattes.
- La troisième paire est quant à elle adaptée au transport de pollen, et éventuellement de propolis. Sur ses tibias, des poils plus rigides sont présents : cette zone est appelée corbeille à pollen. (Figure 7).

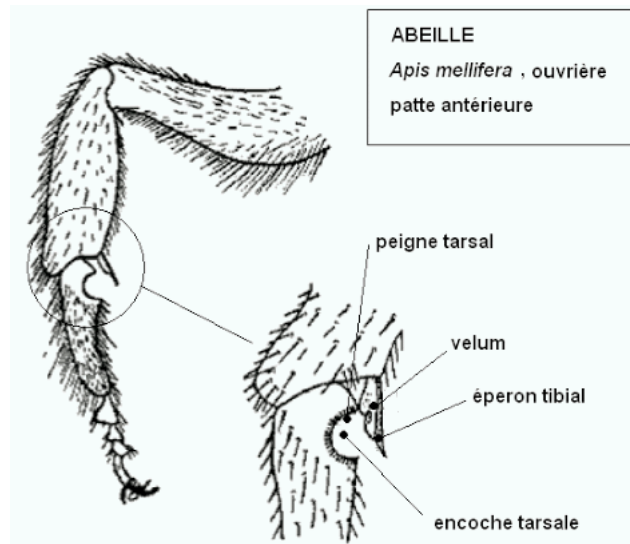


Figure 6 : Morphologie de la première patte de l'abeille ouvrière (Snodgrass, 1956)

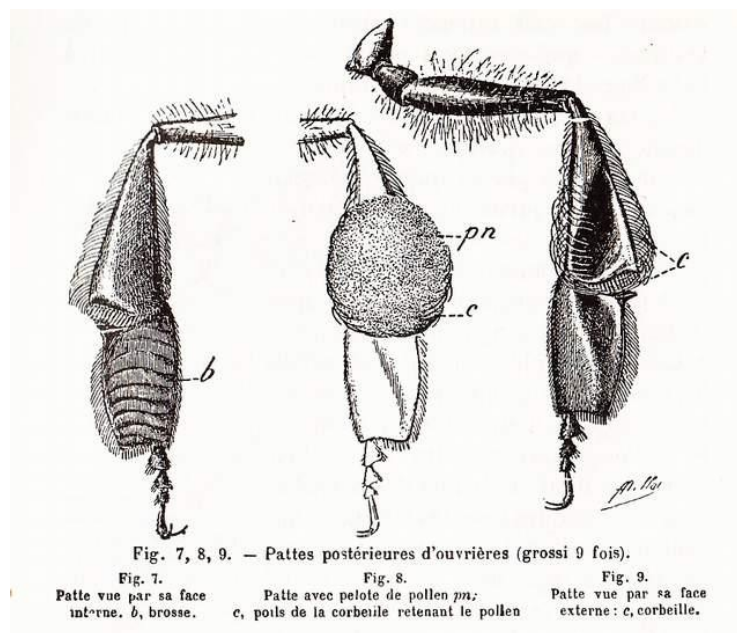


Figure 7 : Morphologie de la troisième patte de l'abeille ouvrière (Snodgrass, 1956)

3. Les organes des sens

Les organes des sens des butineuses sont indispensables pour trouver une source alimentaire, mais également pour communiquer et coopérer au sein de la ruche. Ils permettent à l'abeille d'avoir une idée la plus précise possible de son environnement.

Les antennes sont au nombre de deux, et leurs rôles sont très divers (Dobrin, Fahrbach, 2012 ; Lucano et al., 2006 ; Snodgrass, 1956). Le scape, à la base est sensible aux variations de pression. Le pédicelle, portion intermédiaire, contient l'organe de Johnston, indiquant la vitesse en vol, et jouant un rôle dans la perception de la danse de l'abeille. Le flagelle, qui est mobile et à l'extrémité de l'antenne, permet le toucher, le goût, et l'odorat.

Trois ocelles indiquent l'intensité lumineuse, et sont appelés yeux simples. Deux yeux à facettes constitués d'ommatidies (unités optiques) permettent au cerveau de l'abeille de retranscrire une vision de l'environnement à 360° grâce aux informations fournies par chaque ommatidie (Hecht, Wolf, 1929 ; Snodgrass, 1956).

A grande vitesse, les butineuses sont incapables de distinguer les couleurs. Cependant, en ralentissant, elles peuvent percevoir une certaine gamme de couleurs, depuis les ultraviolets jusqu'à l'orange, mais sont incapables de percevoir le rouge (Hempel de Ibarra et al., 2014). Grâce aux travaux de Karl Von Frisch, on sait que les abeilles font la différence entre les formes découpées, et les formes pleines, et pourront distinguer les pétales d'une fleur.

4. Des réserves individuelles

En plus de stocker des aliments dans les alvéoles, les abeilles possèdent également des structures anatomiques appelées corps gras, leur permettant de disposer rapidement d'énergie si nécessaire pendant les périodes hivernales ou de disette. Ils sont particulièrement développés chez l'abeille d'hiver (United States Department of Agriculture, 2000). Ces réserves individuelles sont disposées dans les parties dorsales et ventrales de l'abdomen, au niveau du 5^{ème} tergite. Les corps gras sont composés de plusieurs types cellulaires. Les oenocytes sont les cellules de stockage des lipides, et pourraient être également un site de synthèse de lipides (acides gras et triacylglycérides) (Hahn, Denlinger, 2011 ; Arrese, Soulages, 2010). Les trophocytes sont le deuxième type cellulaire dans les corps gras de l'abeille. Ce sont des sites de stockage de lipides, protéines et glucides (sous forme de glycogène) (Paes-de-Oliveira et al., 2008). C'est dans ces corps gras que se déroule la majorité des synthèses protéiques. Ces protéines peuvent être ensuite stockées sur place, ou envoyées dans

l'hémolymphe de l'abeille (Chapman, 1998). C'est aussi le lieu de synthèse et de stockage de la vitellogénine. Les corps gras des abeilles d'hiver étant très développés, ils contiennent beaucoup de vitellogénine, expliquant leur durée de vie bien supérieure à celle des abeilles d'été (Nelson et al., 2007).

C. Le système digestif de l'abeille

La digestion correspond à la transformation mécanique et chimique des aliments en nutriments assimilables ou non par l'organisme.

1. L'appareil buccal broyeur-lécheur

L'appareil buccal broyeur-lécheur de l'abeille domestique lui sert à sucer des éléments liquides, mais aussi à broyer, pétrir des éléments solides, alimentaires ou non.

Il permet de récolter et d'aspirer tous les liquides indispensables pour la colonie : eau, miel et nectar. Bien sûr, l'abeille se nourrit avec, en ingérant du pollen ou du nectar. Cet appareil intervient dans la trophallaxie : c'est-à-dire le transfert d'aliment de la bouche de l'abeille directement dans celle des plus jeunes ou de la reine. Il joue également un rôle dans les travaux non alimentaires de la ruche : pour malaxer la cire pour construire les cellules, et pour nettoyer la ruche.

L'appareil buccal est constitué de différents éléments lui permettant ces diverses tâches (Shi et al., 2017 ; Snodgrass, 1956) (Figure 8) :

- Le labre, représente la lèvre supérieure, tandis que les mandibules sont inférieures. Elles servent à récolter et malaxer la cire et la propolis pour les travaux de construction, à nettoyer, ou à récolter le pain de pollen stocké dans les alvéoles.
- Le complexe maxillo-labial appelé proboscis, ou encore trompe, est rétractable. Il mesure environ 6mm de long chez l'abeille ouvrière, en position totalement étendue. Lorsque l'abeille n'utilise pas son proboscis, il est en position totalement rétractée. Il lui permet d'accéder au nectar au fond de la fleur et d'aspirer tous les liquides. Sa longueur détermine le type de fleurs butiné.

Le proboscis est constitué :

- Des mâchoires ou maxilles articulées
- Du labium, comprenant notamment les palpes labiaux, et la langue ou glosse. Celle-ci, poilue fait remonter par capillarité le nectar et sert également à la récolte de pollen

L'appareil buccal comporte également des chémorécepteurs appelés sensilles, ce sont des récepteurs du goût.

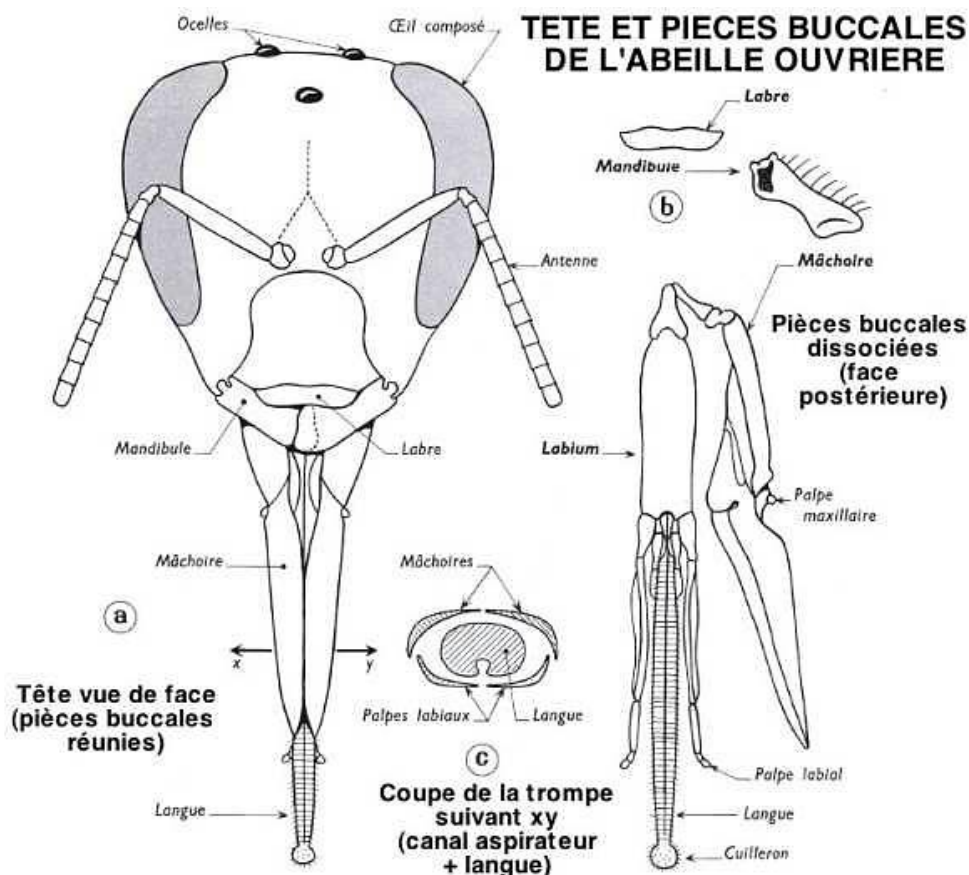


Figure 8 : La tête et les pièces buccales de l'abeille ouvrière (Snodgrass, 1956)

2. Le tube digestif et le transit des aliments

Après avoir été récoltés ou prélevés par l'appareil buccal de l'abeille, les aliments ou l'eau transitent le long de l'œsophage, une structure tubulaire, jusqu'à atteindre le jabot (Snodgrass, 1956). (Figure 9).

Le jabot est un sac dans la cavité abdominale pouvant se distendre et contenir entre 40 et 70 μ L de miel, de nectar ou d'eau récoltés pour la ruche. Après la collecte, les aliments sont ensuite régurgités au nid. En effet, la digestion n'a pas lieu sur le lieu de la récolte, et ne démarre qu'une fois les intestins atteints (Crailsheim, 1988).

Les aliments ingérés passent ensuite dans le proventricule, à la sortie du jabot. Il joue le rôle d'une valve et laisse passer une petite quantité de liquide et le pollen, mais empêche les liquides stockés de quitter le jabot (Peng, Marston, 1986). Ce processus est dynamique et régulé par les facteurs métaboliques de l'abeille (Blatt, Roces, 2002). Le pollen est digéré pendant douze heures avant de transiter dans la portion suivante (Chauvin, 1962).

Puis, le pollen stagne trois heures dans l'intestin formé du ventricule (appelé intestin moyen) et de l'intestin grêle (Chauvin, 1962). De nombreuses enzymes sont retrouvées, notamment des enzymes protéolytiques, ou intervenant dans le métabolisme des sucres. Les nutriments tels que les acides aminés, les sucres simples, les sels minéraux, les acides gras, les vitamines et l'eau sont alors absorbés à la fin de l'intestin moyen et transférés dans l'hémolymphe via la membrane intestinale. Ils circulent ensuite dans l'hémolymphe, pour être transportés vers les organes puis utilisés ou alors stockés. Les déchets non assimilables, comme l'enveloppe des grains de pollen, poursuivent leur transit.

Dans l'intestin grêle, s'abouchent les tubes de Malpighi, responsables de l'excrétion des déchets azotés sous forme d'acide urique ainsi que de l'osmorégulation de l'insecte.

Enfin, le rectum stocke les déchets indigestes, et peut se dilater pendant l'hiver jusqu'à ce que l'abeille puisse effectuer un vol de propreté. C'est aussi le siège d'une fermentation pouvant être à l'origine de diarrhées.

ABEILLE
Apis mellifera
Appareil digestif
basé sur Snodgrass, 1956

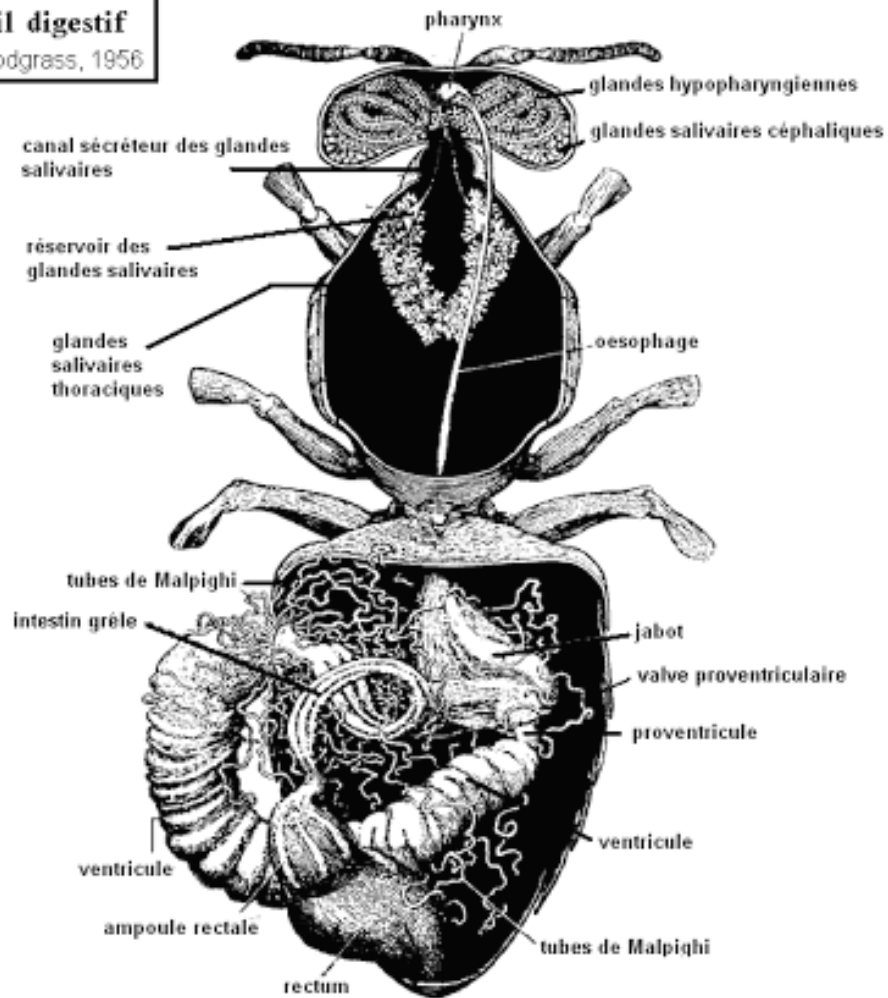


Figure 9 : Anatomie du système digestif de l'abeille ouvrière (Snodgrass, 1956)

3. Le système glandulaire

Le système glandulaire de l'abeille contient plusieurs types de glandes débouchant dans la cavité buccale, qui se développent plus ou moins selon son stade de vie. Les autres glandes n'intervenant pas dans la fonction d'alimentation ne seront pas décrites ici.

- Les glandes salivaires (céphaliques à l'arrière de la tête et thoraciques dans le thorax) contiennent des enzymes permettant une prédigestion des aliments.

Elles interviennent aussi lors de la déshydratation du miel, ou pour lubrifier et malaxer la cire.

- Les glandes hypopharyngiennes, au sommet de la tête, sont très développées chez la nourrice, et sécrètent des lipides, des protéines et des vitamines destinées à nourrir les larves. Elles sont responsables de la sécrétion d'amylase, mais aussi d'invertase, principale enzyme responsable de la transformation du nectar en miel dans le ventricule (Knecht, Kaatz, 1990).
- Les glandes mandibulaires, localisées à proximité des mandibules, ont de multiples rôles. Situées de chaque côté de la tête et proches des mandibules, leur fonction et taille sont différentes selon la caste et l'âge de l'individu. Chez la reine, elles sont très développées et permettent la synthèse des phéromones royales assurant sa reproduction et la cohésion au sein de la ruche. Celles des mâles sont de très petite taille et participent au processus de reproduction (Winston, 1991).

Cependant, c'est chez l'ouvrière que les glandes mandibulaires jouent un rôle très important dans la nutrition. De taille intermédiaires, elles sécrètent un acide gras, l'acide 10-hydroxy-2-décénoïque (10HDA), lipide principal de l'alimentation des larves. Il entre dans la composition de la gelée royale (Yang et al., 2017). Chez les ouvrières plus âgées, elles permettent la défense de la ruche en synthétisant des phéromones d'alarme.

4. Les enzymes digestives de l'abeille

Les enzymes sont des protéines indispensables à la digestion des abeilles. Leur activité chimique permet d'obtenir les nutriments nécessaires au fonctionnement de l'organisme à partir des aliments ingérés. Les principales enzymes digestives de l'abeilles sont des protéases, glucosidases et diastases (Wang, Li-Byarlay, 2015).

Les protéases les plus représentées sont la trypsine, la chymotrypsine et l'élastase. Elles sont responsables de la protéolyse, c'est-à-dire de la rupture des liaisons peptidiques dans les protéines (Szolderits, Crailsheim, 1993).

Les diastases (dont l'invertase), la glucosidase et la glucose oxydase permettent l'hydrolyse des liaisons glucidiques, permettant d'obtenir des sucres simples (Pontoh, Low, 2002).

5. Rôle et importance de la flore microbienne de l'abeille

La flore bactérienne des abeilles fait l'objet de nombreuses études sur sa composition et son rôle.

Elle peut varier selon l'âge, la caste, ou bien la saison. En effet, la reine et les faux bourdons ont une flore légèrement différente de celle des ouvrières. Par ailleurs, les ouvrières plus jeunes possèdent une flore bien plus conséquente que celle des plus âgées (Hroncova et al., 2015).

Selon les études génomiques, la flore digestive des abeilles est très majoritairement composée de 9 espèces bactériennes (Kwong, Moran, 2016 ; Engel et al., 2012).

95 à 99% de la flore est représentée par les 5 espèces suivantes :

- Deux bactéries GRAM-négatives *Snodgrassella alvi* et *Gilliamella apicola*
- Trois bactéries GRAM-positives, deux du genre *Lactobacillus* et une actinobactérie

Les autres, moins prévalentes, sont :

- *Frischella perrara*
- *Bartonella apis*
- *Parasaccharibacter apium*
- Une bactérie du genre *Gluconobacter* appelée Alpha 2.1

Cette flore est indispensable au maintien d'une colonie en bonne santé : c'est grâce à elle que les nourrices ensemencent le tube digestif des larves qu'elles élèvent et nourrissent : celle-ci se maintient alors au fil des générations dans la colonie (Schwarz et al., 2016). La flore permet aussi d'ensemencer le nectar et le pollen, assurant un stockage de ceux-ci dans la ruche dans de bonnes conditions.

Une déviation du microbiote est cependant possible. Elle est appelée dysbiose et est une maladie de la colonie qui, corrélée à d'autres facteurs, peut entraîner beaucoup de perte (Maes et al., 2016).

D'après plusieurs études, ce microbiote aurait un rôle non négligeable dans la digestion et l'assimilation des nutriments dans le tube digestif des abeilles. Une étude génomique a montré que *Gilliamella apicola* aide à dégrader le pollen, ou certains sucres non assimilables (Zheng et al., 2016).

Ces bactéries permettraient aussi de stimuler le système immunitaire des abeilles, et de les protéger contre des parasites, notamment *Lotmaria passim*, *Serratia marcescens* et *Nosema apis* (Schwarz et al., 2015 ; Emery et al., 2017 ; Kwong et al., 2017).

III. Les ressources et le comportement alimentaire de l'abeille

A. Des plantes attractives

Les ressources alimentaires de l'abeille, le pollen et le nectar, sont majoritairement contenues dans les fleurs, qui sont les organes de la reproduction des plantes angiospermes (Erlar, Moritz, 2016).

Pour leur reproduction sexuée, ces plantes ont besoin d'être fécondées : c'est la pollinisation (Kleiman, 2001). Les organes reproducteurs d'une plante sont portés par la fleur. Le pollen, gamétophyte mâle (producteur de gamètes) porté par les étamines, doit rencontrer le pistil pour féconder le gamétophyte femelle et former la future graine. Cette rencontre entre les deux gamètes peut être assurée de diverses façons. La plupart du temps, chez les Angiospermes, cette reproduction est permise par les insectes : elle est appelée « entomophile ».

Des mécanismes d'attractivité ont donc été développés par ces végétaux, afin d'attirer les insectes et favoriser ainsi la reproduction. On peut parler de co-évolution. Les abeilles, attirées par certaines caractéristiques de la fleur, prélèvent son nectar ou son pollen, et en se déplaçant de fleur en fleur déposent le pollen sur l'organe femelle d'une autre fleur, assurant ainsi la pollinisation.

Un premier moyen d'attirer les abeilles pour les végétaux est le stimulus visuel. En effet, l'abeille discernant les formes découpées, elle est attirée par les pétales de la fleur. La couleur est également importante : sur le spectre chromatique l'abeille perçoit une gamme entre l'ultraviolet et l'orangé, mais une fleur rouge ne sera pas distinguée. Sur les pétales, sont aussi présents des pigments particuliers, organisés en ligne ou en cercle orientant l'abeille au fond du tube floral où se trouve le nectar, assurant une dépose de pollen sur les poils de son corps. C'est par exemple le cas pour le tournesol (Moyers et al., 2017). Certains motifs ne sont d'ailleurs pas visibles par l'œil humain mais détectables par celui de l'abeille car dans le domaine des ultraviolets (Hempel de Ibarra et al., 2014). (Figure 11).

Chez le marronnier, les fleurs blanches sont parées de taches jaunes visibles par les abeilles, qui se colorent en rouge lorsqu'elles ont été fécondées. Les abeilles ne voyant pas le rouge, elles ne se dirigent pas vers ces fleurs et favorisent les fleurs non pollinisées (Willmer et al., 2009).

D'autres plantes ont également développé des structures anatomiques optimisant la pollinisation : on peut citer le thym ou la sauge, deux espèces dont les fleurs présentent une symétrie bilatérale, et dont les étamines basculent en déposant du pollen sur le dos de l'abeille lorsque celle-ci prélève du nectar (Reith et al., 2007). (Figure 10).



Figure 10: Adaptation de la morphologie de la fleur de sauge permettant de déposer le pollen sur le dos de l'abeille. (Reith et al., 2007)

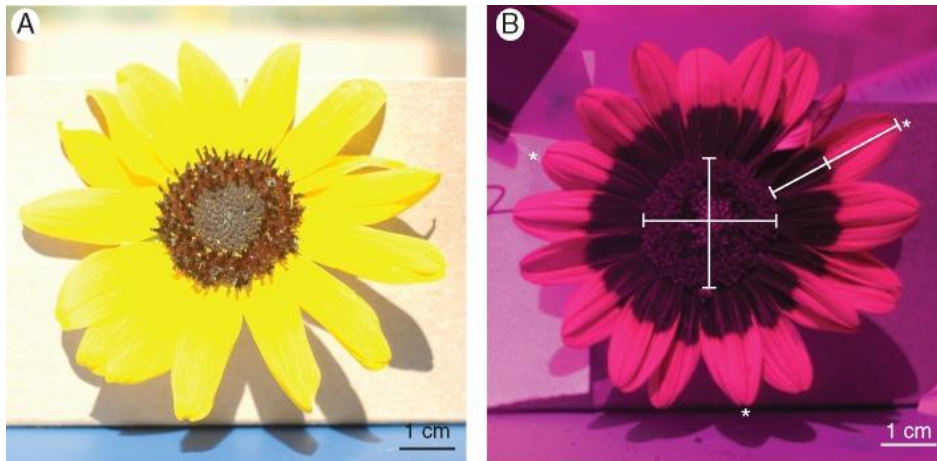


Figure 11 : Tournesol vu A) par l'homme, B) par l'abeille butineuse (Moyers et al., 2017)

Des stimuli olfactifs attirent les abeilles : certaines espèces d'orchidées imitent les phéromones sexuelles attirant des mâles, et d'autres présentent une odeur irrésistible attirant les butineuses (Hambäck, 2016).

B. Comportement alimentaire

Afin d'être stockées puis consommées pendant l'hiver, les ressources alimentaires de la colonie doivent d'abord être récoltées par les butineuses. En plus d'avoir une morphologie et une physiologie adaptées, leur comportement est spécifique à la récolte du pollen et du nectar des fleurs.

1. Le butinage

Lors de sa première sortie, la butineuse ne s'éloigne pas trop de sa ruche : elle effectue un vol d'orientation. Ce vol lui permet de mémoriser l'environnement direct de la ruche afin de s'aventurer plus loin par la suite à la recherche de ressources alimentaires.

La butineuse peut effectuer de dix à quinze voyages entre la ruche et une source de nourriture, et voler sur une distance de cinquante-neuf kilomètres en moyenne par jour (Neukirch, 2004 ; Brodschneider et al., 2009). Avant de partir, elle ingurgite

approximativement trente microgrammes de miel dont elle remplit son jabot, lui assurant l'énergie nécessaire pour son voyage (Winston, 1991).

Une fois qu'elle a été attirée par une ressource de nourriture, elle se pose dessus et prélève à l'aide de la langue du nectar, ou bien du pollen.

Elle rentre ensuite à la colonie pour ramener son butin à d'autres abeilles qui le stockent. Il subit alors diverses transformations physico-chimiques afin de garantir une conservation et une digestibilité optimales (Pain, Maugenet, 1966 ; Ruiz-Argueso, Rodriguez-Navarro, 1975).

La butineuse, signale ensuite éventuellement aux autres abeilles l'emplacement de l'aliment.

2. Mécanismes de communication entre butineuses

Il existe plusieurs mécanismes de communication entre les butineuses. Ce sont des danses qui leur permettent de moduler le nombre d'ouvrières se rendant sur une ressource, mais aussi de s'orienter vers l'aliment.

De nombreux types de danses existent, et leurs finalités sont différentes (Frisch, Dalcq, 2017). (Figure 12).

La danse en rond est effectuée par l'éclaireuse lorsqu'elle a détecté une source de nourriture à une distance inférieure à vingt-cinq mètres de la ruche. Elle entre dans la ruche, et régurgite une partie du nectar ingéré. Elle décrit ensuite un mouvement en cercle, puis, revenue au point d'origine, effectue de nouveau un cercle dans le sens inverse. Les autres abeilles perçoivent en même temps des informations tactiles et olfactives par le biais de leurs antennes, renseignant sur la nature de la source avec le nectar régurgité et le pollen porté par l'éclaireuse.

Lorsque la source est située à une distance d'au minimum cent mètres, l'éclaireuse effectue une autre danse appelée la danse en huit ou danse frétilante. Elle se déplace d'abord selon un parcours rectiligne en faisant frétiler son abdomen ; puis décrit un cercle dans un sens, repasse sur le trajet rectiligne et effectue un autre cercle dans le sens inverse, formant un huit. L'angle entre la verticale du rayon dans la ruche et le

trajet rectiligne de son huit représente l'angle entre le soleil et la source de nourriture. Cela permet d'indiquer aux suiveuses quelle direction prendre. Pour renseigner sur la distance, elle fait varier les vibrations de son abdomen : plus elles sont rapides, plus la source est proche, et inversement.

Pour une source entre vingt-cinq et cent mètres, il existe de nombreuses danses intermédiaires.

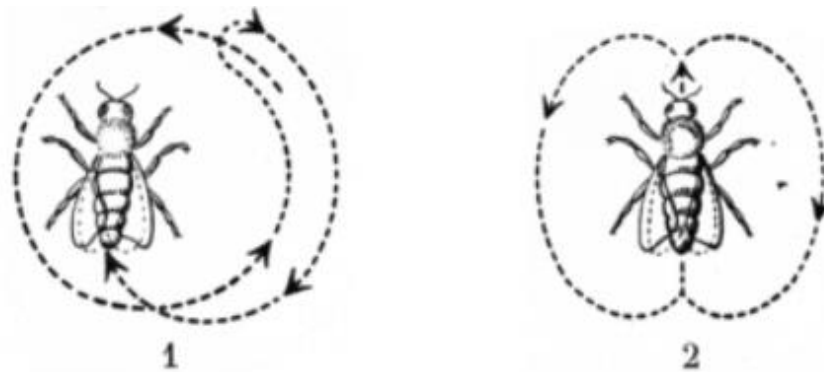


Fig. 1. — Schéma de la danse en rond (d'après von Frisch).

Fig. 2. — Tracé de la danse en huit. C'est sur la droite qui unit les deux courbes que l'on observe les frétillements de l'abdomen caractéristiques de cette danse (d'après von Frisch).

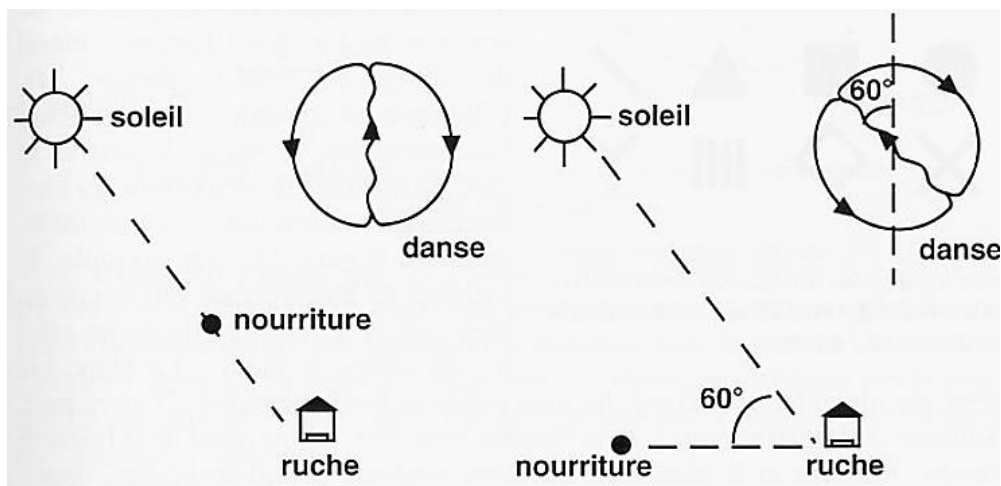


Figure 12 : Schémas des danses de l'abeille (Wolff, 1954)

La danse tremblée sert à moduler le nombre d'individus se rendant sur une ressource alimentaire pour la récolter. La danse de l'essaim est utilisée pendant la période de

l'essaimage afin d'identifier les ressources et les emplacements stratégiques pour le prochain nid. La danse bourdonnante est utilisée avant l'essaimage pour recruter des abeilles pour l'essaim.

Par l'intermédiaire de cette danse et de leurs communications chimiques, les abeilles sont capables d'indiquer clairement l'emplacement et la nature d'une ressource alimentaire aux autres individus de la ruche, permettant une coopération pour l'exploiter.

C. Le pollen

1. Origine et composition

Le grain de pollen des plantes à fleurs est constitué de deux enveloppes, d'un cytoplasme et de deux noyaux : l'un génératif, donne le gamète, et l'autre végétatif (Meyer et al., 2004 ; Jæger, 1935).

L'enveloppe externe est appelée l'exine : elle comporte une ornementation en reliefs, avec un motif de pores et de sillons propre à chaque espèce végétale. L'enveloppe interne est appelée l'intine. La taille du grain de pollen peut aller de sept micromètres pour le plus petit (myosotis) à cent-cinquante micromètres pour le plus gros (courge).

Les différents pollens ont une composition globalement similaire en éléments nutritifs, mais leurs proportions sont variables selon l'espèce végétale.

Le pollen est constitué d'environ 30 % d'eau, 18 à 30 % de protéines (formés d'une grande diversité d'acides aminés), jusqu'à 3% de sels minéraux, environ 5% de fibres, des vitamines et enfin de 1 à 20% de lipides (Winston, 1991). Il peut également contenir des glucides (environ 15%) : des sucres, des bactéries ou des levures provenant du jabot de l'abeille butineuses lors de la récolte.

2. De la ressource à l'élaboration du pain de pollen

L'abeille domestique est une butineuse généraliste : elle récolte le pollen de très nombreuses espèces végétales. Pendant la récolte du pollen, les butineuses

régurgitent une petite quantité de nectar de leur jabot afin d'hydrater et de compacter le pollen, pour former des pelotes stockées sur les corbeilles à pollen de leur troisième paire de pattes. (Figure 13). En rentrant à la ruche, ce pollen est déposé, tassé, puis recouvert d'une petite couche de miel, sans operculation de l'alvéole.



Figure 13 : Butineuses rapportant du pollen à la ruche sous forme de pelotes accrochées à leur troisième paire de pattes

Pour conserver ce pollen dans la ruche, un processus de fermentation se met en place et dure une quinzaine de jours. Le pH du pollen baisse, empêchant le développement de micro-organismes pathogènes. Les abeilles fabriquent ainsi le pain de pollen appelé également pain d'abeille. (Figure 14).



Figure 14 : Pollen stocké dans la ruche sous forme de pain d'abeilles

C'est en fait lors de l'hydratation du pollen par la butineuse que celui-ci estensemencé de levure et de ferments lactiques : des bactéries du genre *Pseudomonas*,

Lactobacillus et *Streptococcus* ; ainsi que des levures du genre *Saccharomyces* (Pain, Maugenet, 1966).

Pseudomonas et *Streptococcus* commencent à se développer en consommant l'oxygène disponible. Puis, ils disparaissent lorsque l'oxygène est épuisé. Dans cet environnement anaérobie, *Lactobacillus* se développe en transformant les glucides de la pellicule de miel en acide lactique, engendrant une diminution du pH du pollen. Enfin, les levures se développent à leur tour, car l'environnement est de nouveau aérobie sans la couche de miel. Cela finalise la formation du pain de pollen, qui est laissé à l'air libre sans subir d'altération.

Les abeilles ont tendance à préférer les pollens frais, contenant des substances attractives (Huang et al., 2014). Elles consomment néanmoins une quantité équivalente de pollen frais et de pain d'abeilles (Ellis, Jr, 2009).

3. Elaboration de la gelée royale

La gelée royale est un aliment complet très riche. Elle est synthétisée par les glandes mandibulaires et hypopharyngiennes des abeilles ouvrières pour nourrir la reine et les larves (Knecht, Kaatz, 1990). Pendant les 3 premiers jours de leur vie, lorsqu'elles reçoivent de la gelée royale, le poids des larves est multiplié par 1800 (Yeung, Argüelles, 2019).

Elle est constituée de 50 à 60% d'eau, de 18% de protéines et d'acides aminés libres, 15% de glucides, 3 à 6% de lipides, de très nombreuses vitamines, notamment du groupe B, ainsi que des minéraux et oligoéléments (Yeung, Argüelles, 2019 ; Nagai, Inoue, 2004).

Les protéines représentent la plus grosse part de la gelée royale. Certaines protéines appelées « Major Royal Jelly Proteins » ou MRJP ont été identifiées, et jouent un rôle majeur dans l'alimentation de la reine car elles sont très riches en acides aminés essentiels (Tamura et al., 2009 ; Schmitzová et al., 1998).

D. Le nectar et le miellat

1. Origine et composition

Le nectar est un liquide sucré produit par une plante dite nectarifère, à partir de sa sève. Il est contenu dans les nectaires et produit par les cellules nectarifères. La sécrétion nectarifère commence généralement pendant la période de floraison (Nicolson et al., 2007).

La plupart du temps, le nectar butiné par les abeilles est issu de nectaires floraux, c'est-à-dire qu'ils sont contenus dans le tube floral et non à l'extérieur de la fleur (nectaires extra-floraux).

Le nectar peut contenir beaucoup d'eau, mais cette proportion peut être variable selon certains facteurs de l'environnement. Sa teneur en eau lui confère une viscosité variable (Nicolson et al., 2007). En matière sèche, il est composé à 90% de sucres, puis d'acides aminés et protéines, de lipides, d'ions, de composés odorants volatiles, d'antioxydants, et parfois même de certains composés toxiques comme des alcaloïdes (Baker, 1977).

Les sucres qui le composent en majorité sont au nombre de trois : le saccharose, le fructose et le glucose, tous issus du saccharose contenu dans la sève élaborée. Des traces d'autres sucres peuvent être retrouvées (Bentley, Baker, 1983). La composition en sucres est similaire dans le nectar de différentes espèces, mais leurs proportions varient.

2. Cas particulier du miellat

Les abeilles trouvent également une source de sucres dans une substance appelée miellat. Le miellat est issu d'insectes se nourrissant de la sève élaborée riche en sucres de certains végétaux, comme les pucerons, cochenilles... Le produit de leur digestion est appelé miellat.

Son contenu dépend de l'espèce végétale, mais également de l'insecte (Völkl et al., 1999). Sa composition est plus proche de la sève, et il contient des sucres plus complexes comme des disaccharides ou des trisaccharides.

Seuls certains miellats conviennent aux abeilles. Les principaux végétaux permettant la formation de miellat et leur récolte par les abeilles sont le pin, le sapin, l'épicéa, le tilleul.

Il est récolté par les abeilles sur les feuilles des plantes et peut servir à la synthèse de miel ou de gelée royale.

3. De la ressource à l'élaboration du miel

Une fois dans le jabot de l'abeille, le nectar subit diverses transformations afin que cette source de glucides soit stockée sous forme de miel. Lors de cette maturation, il est déshydraté et les sucres complexes sont transformés en sucres simples.

Le saccharose est hydrolysé en glucose et fructose sous l'action d'une enzyme appelée invertase, synthétisée par les glandes hypopharyngiennes des ouvrières. En même temps, l'eau contenue dans le nectar est éliminée activement par le comportement des ouvrières, atteignant 40 à 50% d'eau. Elles en prennent une petite quantité dans leur appareil buccal et l'évalent en fine couche dans la ruche. Puis le reste de l'évaporation a lieu avec l'environnement de la ruche, permettant d'atteindre 15 à 20% d'eau (Reinhardt, 1939 ; Ruiz-Argueso, Rodriguez-Navarro, 1975).

La maturation du miel dépend de nombreux paramètres, comme les ratios de sucres du nectar d'origine, les conditions de température et l'hygrométrie (Nicolson, Human, 2008 ; Park, 1925 ; 1928).

Une fois suffisamment déshydraté et mûr, il est operculé d'une fine couche de cire. Le miel obtenu contient donc plus de 80% de sucres, représentés en majorité par deux monosaccharides : le glucose et le fructose. Le fructose est généralement représenté en plus grande quantité. En effet, le glucose est moins soluble, ce qui tend à faire cristalliser le miel.

La faible teneur en eau et la concentration en sucre du miel lui confèrent les propriétés suivantes :

- Il se conserve sans s'altérer car il est pauvre en eau.
- Il est très nutritif pour les abeilles car il est très concentré en sucres.
- Sa digestibilité est importante : les sucres simples qu'il contient ne nécessitent pas d'être hydrolysés par les enzymes des abeilles contrairement au saccharose du nectar.

E. La colonie est dépendante des floraisons

La colonie étant dépendante des fleurs disponibles, qu'elles soient cultivées ou sauvages, il est indispensable que les floraisons dans l'environnement direct du rucher s'étalent sur la plus longue période de temps, mais également que les trous de miellée soient évités. Ceux-ci correspondent à des périodes charnières entre deux floraisons, pendant lesquelles peu de ressources sont disponibles dans l'environnement ce qui incite les abeilles à consommer leurs réserves.

La vie et le stock de la colonie sont donc intrinsèquement liés au paysage. En effet, les abeilles sont dépendantes des ressources de leur environnement proche.

La disponibilité de ces ressources dépend dans un premier temps du paysage et donc de l'environnement du rucher. Si celui-ci est varié et contient de nombreuses espèces végétales sauvages, cela garantit un apport plus varié et étalé dans le temps, car les floraisons se succèdent. Si les paysages sont de grandes cultures agricoles, les ressources sont moins variées et les floraisons très regroupées dans le temps, alors les abeilles ont moins de ressources.

Le second facteur est le climat. Il peut avoir des conséquences importantes sur les réserves de la colonie (Blaschon et al., 1999 ; Szabo, 1980). Une météo pluvieuse pendant certaines floraisons, comme celle de l'acacia peut empêcher la récolte. Celles-ci ne sortent pas par temps de pluie, et les fleurs tomberont précocement. Un climat trop sec l'été raccourcit la floraison de certaines plantes, ou bien diminue leur sécrétion de nectar.

Un autre facteur important, est cette fois ci dépendant de la colonie. Lors de la période de floraison, le nombre de butineuses devra être suffisant pour la récolte.

Il est donc indispensable pour l'apiculteur de connaître l'environnement et les espèces végétales entourant son rucher, ainsi qu'un calendrier approximatif de leur floraison. Il peut ainsi anticiper les trous de miellée, et agir en conséquence pour éviter que les abeilles ne meurent de faim ou consomment toutes leurs réserves.

I. Besoin et importance des nutriments dans les grandes fonctions

A. Généralités sur les nutriments

La nutrition représente l'apport alimentaire fait à l'organisme pour répondre à ses besoins et synthétiser la matière organique, la composante des tissus et cellules.

Les nutriments sont les éléments extraits de l'alimentation, intervenant dans les réactions chimiques à l'intérieur d'un être vivant. Ils permettent d'entretenir le métabolisme et donc d'assurer les grandes fonctions de l'organisme, comme respirer, se déplacer, se reproduire, produire de la chaleur...

Ces derniers sont généralement classés en deux catégories, les macronutriments (glucides, protides, lipides) et les micronutriments (vitamines et minéraux). Leur digestion permet de transformer les macromolécules telles que les sucres complexes, les protéines, et les graisses en molécules plus petites. Elles deviennent alors respectivement des sucres simples, des acides aminés et des acides gras, assimilables par l'organisme : il peut les utiliser directement.

1. Protéines et acides aminés

Les protéines sont indispensables au fonctionnement de l'organisme. Ces composés sont formés d'acides aminés. Ces derniers sont reliés selon des combinaisons déterminées par l'ADN des cellules. Les liaisons qui les rassemblent sont appelées liaisons peptidiques. Une suite de moins de cinquante acides aminés est appelée un peptide, au-delà de cinquante, une protéine. Ces répétitions d'acides aminés déterminent la fonction et la forme en trois dimensions de la protéine (Alberts et al., 2005).

Il existe vingt acides aminés. Certains sont dits essentiels, car ils ne peuvent être synthétisés par l'organisme et doivent impérativement être apportés par l'alimentation. Les autres sont dits non essentiels.

Les acides aminés ont une importance capitale en biochimie, puisqu'ils sont impliqués dans le métabolisme, la physiologie et la structure des cellules. La plupart du temps ingérés sous formes de protéines, des mécanismes permettent de défaire les liaisons peptidiques afin qu'ils soient réorganisés pour permettre la synthèse de nouvelles protéines. Cette synthèse protéique est réalisée à partir d'un code porté par l'ADN, définissant une succession d'acides aminés.

Ils interviennent également dans la synthèse d'hormones et dans diverses voies métaboliques (Alberts et al., 2005).

2. Lipides

Les lipides sont des molécules biologiques insolubles dans l'eau. Ils ont principalement un rôle énergétique. Ils sont indispensables au fonctionnement des membranes cellulaires et limitent les différents compartiments cellulaires par leur nature hydrophobe. Ils participent aussi aux processus de stockage (Alberts et al., 2005).

Ils servent à la synthèse des cires végétales, animales - comme la cire d'abeille, ou cuticulaires chez les animaux à cuticule. Ils permettent la synthèse de phéromones et de messages de défense (Howard, Blomquist, 2005).

Les acides gras sont les unités de la plupart des lipides. Ce sont des molécules formées d'une chaîne d'atomes de carbone reliés à des atomes d'hydrogène. Par exemple, l'acide palmitique contient seize atomes de carbone, l'acide arachidonique en contient vingt. Lorsqu'ils sont sous leur forme libre, leur oxydation permet de faire fonctionner la respiration cellulaire, et donc la production d'énergie sous forme d'adénosine triphosphate (ATP) (Alberts et al., 2005).

Les lipides simples sont composés d'un ou de plusieurs acides gras estérifiés avec un alcool. On trouve trois types de lipides simples selon l'alcool impliqué.

- Les glycérides, avec un glycérol. Ils sont une forme majeure de stockage d'énergie.
- Les stérides, avec un cholestérol. C'est une forme de stockage et de transport du cholestérol.
- Les cérides, avec un alcool de haut poids moléculaire. Ils sont à l'origine des cires biologiques.

Les lipides complexes, ou hétérolipides, contiennent un ou deux acides gras, une base de sphingosine ou de glycérol, avec un groupement phosphate, sulfate ou glucidique. Ils sont les constituants majeurs des membranes cellulaires et peuvent intervenir dans la transmission d'influx nerveux ou de signaux cellulaires.

Il existe également les lipides isopréniques, dont la base n'est pas un acide gras mais l'isoprène. Ils servent notamment à la synthèse des vitamines liposolubles. Ils sont aussi les constituants de base des stérols, notamment le cholestérol. Celui-ci entre également dans la composition des membranes cellulaires (Lefebvre, 2017).

3. Glucides

Les glucides, également appelés sucres, sont la principale source d'énergie des êtres vivants. L'unité qui les forme est appelé un ose, ou monosaccharide. On trouve parmi eux le glucose, le fructose, le galactose (Annexe 3) (Alberts et al., 2005).

Les osides, ou polysaccharides sont des polymérisations d'oses, reliés entre eux par des liaisons dites osidiques. On peut trouver par exemple le fructose (aussi appelé sucrose), qui est un disaccharide formé d'une molécule de glucose et d'une molécule de fructose ; ou encore le raffinose, trisaccharide formé d'une molécule de galactose, d'un glucose, et d'un fructose. Seuls les monosaccharides et disaccharides ont un pouvoir sucrant.

Parmi les polyosides, on trouve des polymérisations de moins de dix oses appelées oligoholosides, ou de plus de dix oses appelées polyholosides. Ces polymérisations peuvent contenir une unique molécule répétée : un homopolyoside, comme l'amidon, le glycogène, la cellulose, constitués de chaînes de glucose plus ou moins ramifiées. Il existe aussi des hétéropolyosides constitués de plusieurs oses différents.

Les glucides interviennent dans de nombreuses voies du métabolisme énergétique. La plus importante est la respiration cellulaire. Les glucides sont hydrolysés par des mécanismes enzymatiques, afin d'obtenir du glucose ou du fructose, matières premières permettant d'obtenir de l'énergie utilisable par les cellules : l'ATP (Alberts et al., 2005).

4. Micronutriments et eau

Les micronutriments sont nécessaires à l'organisme en toute petite quantité voire en traces, par opposition aux macronutriments. Parmi eux, on trouve les vitamines, les sels minéraux, et les oligo-éléments (Haydak, 1970).

Ils ont de très nombreux rôles mais entrent dans la constitution des cellules ou des tissus, et dans de nombreuses voies métaboliques. En effet, ils peuvent être cofacteurs de réactions enzymatiques, ou intervenir dans des voies hormonales.

Les vitamines sont séparées en deux groupes : les vitamines hydrosolubles (B et C), non stockables et excrétées, et les vitamines liposolubles (A D E K), stockables dans les matières grasses. Elles existent sous diverses formes, jouent en général un rôle de coenzyme dans les réactions enzymatiques de l'organisme, et peuvent intervenir dans des voies hormonales.

On distingue les minéraux et les oligo-éléments par la quantité nécessaire à l'organisme : les oligo-éléments sont nécessaires en quantité infime, moins que les minéraux. Ainsi, on compte parmi les minéraux le calcium, le phosphore, le potassium, le chlore, le magnésium, le sodium. Les oligo-éléments sont par exemple l'iode, le cuivre, le zinc, le sélénium, le manganèse...

L'eau n'est pas considérée comme un nutriment, mais est indispensable à la vie. Elle intervient dans la thermorégulation, dans de nombreuses réactions chimiques, dans le transport des nutriments, oxygène, hormones, mais aussi dans le système d'excrétion. Elle entre dans la composition de tous les tissus vivants.

B. Besoins en pollen et ses nutriments

1. Les besoins en pollen

a. Des besoins variables selon le stade biologique

Par sa composition, le pollen est un élément indispensable de l'alimentation des abeilles. Cependant, il n'a pas la même importance selon le stade biologique de l'individu, sa caste, ou bien selon l'état de la colonie (Paoli et al., 2014).

Les larves reçoivent une alimentation à base de gelée royale puis de gelée larvaire mélangée à du pollen répondant à leurs besoins en protéines. Elles consomment du pollen au cours de leur quatrième et cinquième jours de vie, juste avant l'operculation (Cremonz et al., 1998). On considère que moins de cinq pour cent de l'alimentation des larves est issue du pollen de la colonie. Le reste du stock est utilisé pour les abeilles adultes (Babendreier et al., 2004).

Parmi les ouvrières, ce sont en fait les nourrices qui consomment ou transforment la majeure partie du pollen de la colonie.

Les abeilles âgées de un à trois jours sont d'abord alimentées par des abeilles plus âgées de sept à quatorze jours (Crailsheim, 1990). Pendant les dix premiers jours après leur émergence, les jeunes ouvrières consomment une grande quantité de pollen pour assurer leur développement (Standifer, 1980). En effet, on note une augmentation du taux protéique de l'hémolymphe juste après l'émergence (Cremonz et al., 1998). On remarque également que le taux de leucine, l'acide aminé majoritaire des protéines de l'hémolymphe, est maximal pendant cette période. Il constitue un bon reflet de la consommation alimentaire des abeilles, car c'est un acide aminé essentiel.

Cette consommation majeure de pollen permet aux abeilles de constituer leurs réserves de protéines, permettant leur survie pendant l'hiver (Maurizio, Hodges, 1950). La protéine principale de stockage est la vitellogénine, c'est le précurseur des autres protéines (Amdam et al., 2003). Cela constitue une source d'acides aminés pour l'abeille (Martins et al., 2010).

Le pollen consommé permet également le développement des glandes hypopharyngiennes, permettant de nourrir le couvain et la reine (Crailsheim, 1990 ; Maurizio, Hodges, 1950 ; Omar et al., 2017).

Près de soixante milligrammes de pollen sont nécessaires au développement complet d'une ouvrière pendant ses dix premiers jours de vie (Pain, Maugenet, 1966 ; Szolderits, Crailsheim, 1993 ; Hagedorn, Moeller, 1967). Les besoins protéinés de l'ouvrière sont donc très importants, et baissent de vingt pour cent par rapport aux besoins initiaux, après quinze jours de vie (Crailsheim, 1988).

Lorsque la nourrice prend de l'âge et change de rôle dans la colonie, entre dix et quatorze jours d'âge, ses productions glandulaires de gelée royale et larvaire s'arrêtent progressivement, et ses réserves de graisses diminuent. Elle perd du poids par les biais d'une diminution de moitié de ses réserves lipidiques, et perd également sa capacité à digérer les protéines (Toth et al., 2005 ; Wilson-Rich et al., 2008). Elle ne se nourrit donc plus de pollen une fois butineuse (Crailsheim, 1990 ; 1988). Les glandes hypopharyngiennes sécrètent alors des invertases (Szolderits, Crailsheim, 1993).

Contrairement aux jeunes abeilles, les abeilles adultes et complètement développées ne nécessitent qu'un apport basique en acides aminés pour répondre aux fonctions somatiques de base, comme la production d'enzymes, de cire. Leurs besoins en acides aminés diminuent avec l'âge (Millward et al., 1997 ; van de Rest et al., 2013).

Pour la reine et les mâles, la reproduction c'est-à-dire la ponte et la production de semence, demandent une quantité importante de pollen (Fanson et al., 2012 ; Grandison et al., 2009 ; Maklakov et al., 2008 ; Szolderits, Crailsheim, 1993).

En plus de la gelée royale, très riche en nutriments, la reine consomme une petite quantité de pollen. Les mâles, après l'émergence, sont nourris avec du pollen en grande quantité par les ouvrières jusqu'à l'âge de quatre jours (Free, 1957 ; Chauvin, 1962 ; Szolderits, Crailsheim, 1993). Cette consommation massive intervient plus tôt que chez les ouvrières et leur permet d'attendre la maturité nécessaire à la

reproduction. Leur physiologie change ensuite : leurs besoins en pollen diminuent à la faveur des glucides.

b. Une demande variable de la colonie

Une colonie consomme vingt à quarante kilogrammes de pollen par an, selon sa force, les conditions climatiques, l'environnement, et de nombreux autres paramètres (Crailsheim et al., 1992).

A certains moments de son cycle biologique, la colonie peut avoir besoin d'une grande quantité de pollen pour assurer son fonctionnement. Une insuffisance de pollen stocké est l'un des facteurs limitants du développement d'une colonie (Somerville, 2005a ; de Groot, 1953).

Lorsque la ruche élève activement le couvain, elle demande une grande quantité de pollen. Celui-ci sert non seulement pour alimenter les larves, mais surtout pour permettre la croissance des glandes hypopharyngiennes des nourrices qui prennent soin du couvain et de la reine en les nourrissant.

Pendant l'hiver, un minimum de pollen doit également être stocké dans la ruche afin de permettre d'élever un peu de couvain pendant cette période (Keller et al., 2015).

Par ailleurs, en période de forte miellée, les ouvrières doivent construire les alvéoles et produire de la cire en grande quantité. La synthèse de cire par les glandes cirières nécessite beaucoup de protéines (Somerville, 2005a).

En fonction des espèces végétales, la teneur en protéines du pollen est très variable (Bell et al., 1983 ; Roulston, Cane, 2000 ; Keller, Jemielity, 2006). Si la demande en pollen augmente, la colonie régule cette demande en augmentant la quantité de pollen collecté sans pour autant favoriser un pollen contenant plus de protéines (Pernal, Currie, 2000 ; Roulston, Cane, 2000).

2. Les acides aminés et protéines contenus dans le pollen

Les protéines sont la composante majeure du pollen. Elles représentent la source principale d'acides aminés dans l'alimentation de l'abeille. Dans le nectar, une toute petite quantité d'acides aminés libres peut cependant être retrouvée.

Des protéines comportant des acides aminés spécifiques sont nécessaires pour un développement optimal des abeilles.

Comme chez tous les organismes hétérotrophes, les acides aminés sont indispensables au métabolisme. L'organisme des abeilles est capable de synthétiser une partie des acides aminés, mais une autre partie doit impérativement provenir de l'alimentation : ce sont les acides aminés essentiels.

Sur les vingt acides aminés existants, l'abeille est capable d'en synthétiser dix à partir de leurs composants. L'abeille a donc besoin de l'apport de dix acides aminés essentiels dans son alimentation.

C'est en 1953 qu'a été décrite pour la première fois la liste des acides aminés essentiels et le pourcentage nécessaire pour l'abeille dans son alimentation (de Groot, 1953). (Tableau 1).

Acides aminés non essentiels pour l'abeille	Acides aminés essentiels pour l'abeille	Pourcentage nécessaire pas rapport aux protéines totales ingérées
Tyrosine	Leucine	4,5
Cystéine	Valine	4
Sérine	Isoleucine	4
Glutamate	Arginine	3
Alanine	Thréonine	3
Glycine	Lysine	3
Proline	Phénylalanine	2,5
Asparagine	Méthionine	1,5
Aspartate	Histidine	1,5
Glutamine	Tryptophane	1

Tableau 1 : Liste des acides aminés essentiels et non essentiels de l'abeille domestique (de Groot, 1953)

Les acides aminés essentiels de l'abeille sont l'arginine, la phénylalanine, l'histidine, l'isoleucine, la leucine, la lysine, la méthionine, le tryptophane, la thréonine et la valine. La leucine, l'isoleucine et la valine doivent être présents dans les plus grandes quantités, le tryptophane, la méthionine, et l'histidine dans les plus faibles quantités, et la thréonine, phénylalanine, arginine, and lysine sont intermédiaires (Crailsheim, 1990).

La tyrosine, cystéine, sérine, asparagine, glutamine, alanine, glycine, le glutamate, l'aspartate et la proline ne sont pas essentiels et peuvent être synthétisés par l'abeille. La proline, glycine et sérine ne sont pas indispensables à la croissance, mais peuvent la stimuler si celle-ci est insuffisante (de Groot, 1953).

L'hémolymphe de l'abeille contient une grande quantité d'acides aminés libres. Ceux-ci sont issus des protéines ingérées qui ont été découpées par des protéases lors de la digestion. Des transporteurs spécifiques permettent le passage du tube digestif vers l'hémolymphe. La proline représente environ cinquante pour cent de ces acides aminés libres de l'hémolymphe. Celle-ci est prépondérante chez le mâle, puis la reine, et en plus faible quantité chez l'ouvrière. Elle jouerait un rôle majeur dans l'immunité de l'abeille. Par ailleurs, la proline peut également être utilisée comme source d'énergie alternative aux glucides (Teulier et al., 2016 ; Micheu et al., 2000).

La quantité de protéines dans le corps des abeilles serait un bon indicateur de leur longévité. En effet, des abeilles avec des taux corporels en protéines plus importants vivent plus longtemps (Somerville, 2005a).

Par ailleurs, les protéines et acides aminés de l'alimentation étant indispensables à la synthèse des protéines de l'immunité, ils sont donc indispensables au fonctionnement du système immunitaire (Wilson-Rich et al., 2008). Cependant si nombre d'études mettent en avant l'importance du régime pollinique pour le système immunitaire, peu s'intéressent particulièrement aux protéines (Alaux et al., 2011 ; Corby-Harris et al., 2014 ; Wang, Li-Byarlay, 2015).

On peut cependant citer l'importance majeure d'une protéine polyvalente, la vitellogénine, impliquée dans les fonctions immunitaires de l'abeille (Amdam et al.,

2003 ; 2005 ; Seehuus et al., 2006). Cette protéine intervient dans la survie des abeilles, mais également dans l'organisation sociale de la colonie.

Ce raisonnement peut s'appliquer au développement des glandes hypopharyngiennes. Peu de publications indiquent que leur développement est principalement consécutif aux protéines contenues dans le pollen (Crailsheim, Stolberg, 1989).

3. Qualité et diversité du pollen

La composition du pollen en nutriments est différente pour chaque espèce végétale (Somerville, 2005b). Certains pollens sont par conséquent considérés comme plus ou moins nutritifs (Annexe 4).

Un critère de qualité du pollen est par exemple le pourcentage de protéines qu'il contient. Le pollen de tournesol contient généralement moins de 20 % de protéines quand le pollen de colza, considéré comme très nutritif en contient jusqu'à 30% (Nicolson, Human, 2013).

La composition en acides aminés peut aussi être utilisée comme un facteur de qualité (N. STANDIFER et al., 1980 ; Cook et al., 2003). Il est possible que certaines espèces végétales ne contiennent pas un ou plusieurs acides aminés essentiels. Un régime alimentaire riche en cette plante peut entraîner une carence importante à long terme, c'est notamment le cas pour l'eucalyptus, pauvre en isoleucine (Mendoza et al., 2014). De même, une alimentation exclusive à base de pollen de pissenlit pauvre en tryptophane, arginine et phénylalanine empêche l'élevage du couvain dans des conditions expérimentales (de Groot, 1953).

Par ailleurs, il a été montré que les abeilles consomment plus généralement des mélanges de pollen (Schmidt, 1984). Il semble donc important de disposer d'une variété d'espèces dans l'environnement de la ruche pour éviter les carences et répondre aux besoins de l'abeille. (Alonso et al., 2013). Cependant, un régime monofloral d'un pollen de très bonne qualité pourrait s'avérer préférable à un mélange de pollen de mauvaise qualité, notamment pour l'élevage du couvain (Campana, Moeller, 1977 ; Di Pascale et al., 2013 ; Pasquale et al., 2016 ; Singh, Singh, 1996).

4. Les lipides contenus dans le pollen

Les lipides font partie des nutriments indispensables dans le régime alimentaire de l'abeille (Haydak, 1970). Effectivement, des colonies nourries avec deux, quatre, six ou huit pour cent de lipides élèvent beaucoup plus de couvain jusqu'à l'operculation que des colonies nourries avec un substitut sans lipides (Manning, 2015).

Composés structuraux des membranes cellulaires, mais aussi source d'énergie, ils jouent également un rôle très important dans le développement des réserves des abeilles d'hiver (Crailsheim, 1988).

Dans des conditions normales, les besoins en lipides de la colonie et de ses abeilles sont remplis par leur consommation de pollen. Les pollens dont la teneur en lipides est élevée semblent plus attirer les abeilles que les autres (Singh et al, 1999). C'est la fraction soluble dans l'acétone des lipides qui est responsable de cette attirance, et qui stimule leur prise alimentaire.

La métabolisation des lipides a principalement lieu pendant l'élevage du couvain. En effet, c'est une source d'énergie importante et aussi un précurseur pour de nombreuses synthèses biologiques nécessaires à la croissance (Brodschneider, Crailsheim, 2011).

Dans l'hémolymphe, la majorité des lipides est associée à une lipoprotéine appelée lipophorine permettant leur transport depuis les intestins jusqu'aux corps gras où ils sont stockés sous forme de triacylglycérol. Elle permet leur acheminement aux sites de synthèse des muscles des ailes (United States Department of Agriculture, 2000).

Dans les tissus de l'abeille, les stérols sont les lipides les plus fréquents. Le stérol dominant dans le pollen, ainsi que dans les tissus de l'ouvrière et de la reine est le 24-méthylène cholestérol. C'est un précurseur hormonal. Le cholestérol et le 24-méthylène cholestérol favorisent l'élevage du couvain (Somerville, 2005a).

Les insectes nécessitent, en plus de stérols, des acides gras. Les pollens présentent en général un profil caractéristique et spécifique d'acides gras selon leur espèce. Les acides gras principaux dans le pollen sont les acides linoléique, linolénique, myristique et dodécanoïque (Manning, 2015).

L'acide oléique et l'acide palmitique sont les plus représentés dans les corps gras de l'abeille. Ils constituent soixante pour cent des lipides chez les ouvrières, quarante pour cent chez les larves et cinquante-huit pour cent chez les nymphes, et sont aussi majoritaires chez les mâles. Par ailleurs, dans la semence mâle, ce sont les acides palmitique et stéarique qui sont les lipides majoritaires (Manning, 2015).

Les lipides peuvent également avoir une action antimicrobienne. En effet, certains acides gras comme les acides décanoïque, dodécanoïque, linoléique diminuent la sensibilité du couvain aux bactéries *Melissococcus plutonius* et *Paenibacillus larvae larvae*, responsables respectivement de la loque européenne et américaine. Les acides palmitique, stéarique et oléique ne possèdent pas cette activité (Feldlaufer et al., 1993 ; Manning, 2015 ; Somerville, 2005a).

Les lipides recouvrent le corps des abeilles au niveau de la cuticule, plus précisément de la couche externe, l'épicuticule. Celle-ci contient des lipoprotéines ainsi que des cires, dont les lipides intègrent la composition.

Ces lipides cuticulaires permettraient, en plus de protéger les structures internes de l'abeille de la dessiccation, de permettre la reconnaissance entre abeilles d'un même nid (Breed, Julian, 1992). Des caractéristiques semblables ont été mises en évidence dans les lipides recouvrant les œufs. Cela pourrait intervenir dans la différenciation de l'œuf entre ouvrière et reine par la nourrice, ainsi qu'à protéger l'œuf (Martin, Jones, 2004 ; Abou-Shaara et al., 2013 ; Oldroyd et al., 2002).

Enfin, certains lipides permettent la lubrification des aliments par l'appareil masticateur des abeilles ouvrières.

5. Les micronutriments contenus dans le pollen

Les abeilles ont besoin d'un apport de vitamines et de minéraux pour que leur organisme fonctionne correctement et pour maintenir un bon niveau de nutrition de la colonie (Haydak, 1970 ; Dolezal et al., 2019). En effet, ceux-ci interviennent dans de nombreuses fonctions vitales.

a. Vitamines

Le rôle exact des vitamines dans la croissance et le développement d'une colonie et de ses abeilles est encore méconnu à l'heure actuelle. Cependant, elles semblent tout de même essentielles aux abeilles. En effet, une alimentation sans vitamines conduit à une incapacité d'élever du couvain jusqu'au stade adulte (Haydak, Dietz, 1972).

C'est le pollen qui est la source principale de vitamines dans l'alimentation de la colonie (Tableau 2). Les vitamines hydrosolubles sont, contrairement aux vitamines liposolubles, majoritairement représentées dans le pollen (Roulston, Cane, 2000). Généralement, le pollen contient les vitamines du groupe B (Pasquale et al., 2016).

Parmi les vitamines liposolubles, on trouve uniquement la vitamine E dans le pollen. Elles ne sont pas considérées essentielles pour l'abeille (Herbert, Shimanuki, 1978b). Cependant, une étude ajoutant ces vitamines aux régimes d'abeilles aurait permis d'améliorer la quantité de couvain élevé par ces dernières (Brodschneider, Crailsheim, 2011).

Quand les ouvrières produisent de la gelée royale pour nourrir les larves et la reine, elles ont besoin d'une grande quantité de vitamines. En effet, l'alimentation du couvain, dont la gelée royale, est très riche en vitamines (United States Department of Agriculture, 2000). L'absence de certaines vitamines, ou la présence d'autres peut modifier la production, ainsi que la composition de l'alimentation du couvain (Standifer, 1980).

Sept des vitamines du groupe B (thiamine, riboflavine, pyridoxine, acide pantothénique, niacine, acide folique et biotine) sont vitales pour la majorité des insectes (Hermani, 2012). Ces vitamines semblent également indispensables pour l'élevage du couvain (Herbert, Shimanuki, 1978a ; Standifer, 1980 ; Haydak, Dietz, 1972 ; United States Department of Agriculture, 2000 ; Haydak, 1970).

Une étude met en avant l'importance de la pyridoxine (vitamine B6) dans l'élevage. L'acide pantothénique, ou vitamine B5 interviendrait dans la différenciation entre l'ouvrière et la reine (Anderson, Dietz, 1976).

La vitamine C (ou acide ascorbique) semble elle aussi essentielle pour le couvain. Cependant, celle-ci varie en quantité dans le pollen selon les saisons. Ainsi elle pourrait être synthétisée directement par les abeilles, ou bien par les micro-organismes symbiotiques de leur tube digestif (United States Department of Agriculture, 2000).

Tant que les stocks de pollen d'une colonie sont suffisants, ou que du pollen frais est disponible dans l'environnement, les besoins en vitamines d'une colonie d'abeilles sont considérés comme couverts. Cependant, beaucoup de vitamines sont peu stables et se détériorent dans le pollen stocké au cours du temps. Cela peut réduire la valeur nutritionnelle du pollen stocké depuis plus d'un an (Somerville, 2005a).

Groupe	Vitamine	Intérêt
B	Grande importance dans les premières phases d'élevage et pour la différenciation de la reine	
	B1 Thiamine	Métabolisme des glucides
	B2 Riboflavine	Respiration cellulaire, détoxification, développement, enveloppe les nerfs
	B3 Nicotinamide	Métabolisme des hydrates de carbonés, lipides et protéines
	B4 Choline	Métabolisme des lipides
	B5 Acide pantothénique	Libération de l'énergie des lipides, protéines, glucides
	B6 Pyridoxine	Métabolisme des protéines
	B7 Inositol	Métabolisme des lipides
	B8 Biotine	Métabolisme des glucides et des lipides
	B9 Acide folique	Division et multiplication cellulaire
	B12 Cobalamine	Régénération des tissus
C	Acide ascorbique	Transport de l'oxygène, antioxydant, assimilation des acides aminés, développement des larves
E	Tocophérol	Antioxydant, rôle éventuel dans la reproduction

Tableau 2 : Vitamines du pollen et leurs rôles dans la colonie

b. Minéraux et oligo-éléments

Les minéraux et oligo-éléments nécessaires à l'abeille sont le chlore, le calcium, le potassium, l'iode, le cobalt le phosphore, le cuivre, le fer, le magnésium, le nickel, le manganèse et le zinc (Somerville, 2005a). Cependant, les besoins n'ont pas encore été explorés ni définis et les données manquent. Ils interviennent dans de nombreuses réactions enzymatiques.

Ils sont retrouvés dans le pollen en quantité faible, et représentent 2,5 à 6,5% du poids sec de celui-ci. Le miellat est aussi un aliment qui est riche en minéraux (Standifer, 1980).

c. Eau

L'eau est indispensable à la survie de tout être vivant (Nicolson, 2009). Elle intervient dans de nombreuses réactions biologiques de l'organisme.

Chez l'abeille, elle est notamment nécessaire en grande quantité pour l'élevage du couvain. En effet, la gelée larvaire peut contenir jusqu'à soixante-six pour cent d'eau. Elle permet en outre de diluer le miel trop épais ou visqueux (Standifer, 1980).

Elle sert à maintenir l'humidité relative aux alentours de soixante-dix pour cent pour permettre le développement du couvain, très sensible à la déshydratation (Herbert, Shimanuki, 1978a). Lors d'une période d'élevage intensif du couvain, par exemple au printemps, les besoins en eau sont très importants.

L'eau est essentielle pour réguler la température de la colonie par le mécanisme de ventilation. L'eau qui condense dans la ruche pendant l'hiver est ainsi consommée par les abeilles.

L'eau est collectée par des butineuses spécialisées, ou bien extraite du nectar ramassé. La quantité collectée est corrélée avec la température et l'humidité, ainsi qu'avec la force de la colonie et la quantité de couvain à élever (Standifer, 1980).

6. Importance du pollen dans les grandes fonctions (Tableau 3)

Parce qu'il contient de nombreux nutriments indispensables à la survie de l'abeille, le pollen a une importance capitale dans le fonctionnement de son organisme. Il constitue la source principale d'acides aminés, lipides et micronutriments, dont les rôles sont récapitulés dans le tableau suivant :

Constituant du pollen	Importance dans les grandes fonctions de l'abeille
Acides aminés et protéines	<p>Expression génétique Système immunitaire</p> <p>Synthèses biologiques Synthèse de cire Sécrétions nourricières</p> <p>Croissance Réserves corporelles Longévité Antioxydant</p> <p>Reproduction</p>
Lipides	<p>Membranes cellulaires Lubrification Exosquelette</p> <p>Hormonal Synthèses biologiques</p> <p>Réserves corporelles Source d'énergie</p> <p>Reproduction Elevage du couvain</p> <p>Antimicrobien</p>
Vitamines	<p>Différenciation de caste Elevage du couvain Métabolisme lipidique, glucidique, protéique Antioxydant</p>
Micronutriments	Réactions enzymatiques

Tableau 3 : Rôle du pollen dans les grandes fonctions de l'organisme de l'abeille et de la colonie

C. Besoins en miel, nectar et leurs nutriments

1. Sucres et assimilation

Le miel et le nectar sont la source principale de glucides chez l'abeille domestique. Les sucres peuvent être consommés et assimilés directement par l'abeille, mais aussi être stockés après avoir été réassemblés dans les corps gras pour être utilisés plus tard (Standifer, 1980).

Lorsque les butineuses récoltent le nectar, il est amené à la ruche pour y être entreposé sous forme de miel, elles ne l'utilisent généralement pas directement. En effet, il n'est pas suffisamment concentré en sucres. Il est important de signaler que la disponibilité en nectar de l'environnement stimule la colonie en majorant l'élevage du couvain et la collecte de pollen (Somerville, 2014).

Pour être assimilés, les sucres doivent être clivés par des enzymes, afin d'obtenir du glucose ou du fructose permettant l'obtention d'énergie cellulaire. Cette transformation commence dans le tube digestif. Le transport jusqu'à l'hémolymphe se fait ensuite par diffusion passive, il n'y a pas de transporteur particulier (Kunert, Crailsheim, 1988).

Certains sucres peuvent être facilement assimilés et utilisés par l'organisme de l'abeille, d'autres non, et sont qualifiés de « sucres toxiques ».

Les sucres retrouvés dans le miel sont assimilés par l'abeille. Les plus digestes sont les plus fréquents : le glucose, le fructose, le saccharose, et le maltose (disaccharide composé de deux molécules de glucose) dans une moindre mesure (Chauvin, 1962).

L'abeille est également capable d'assimiler le tréhalose (deux molécules de glucose) et le mélézitose (molécule composée de deux glucose et d'un fructose, fréquemment retrouvée dans le miellat).

Certaines sources ne sont cependant pas assimilables, car les abeilles ne possèdent pas les enzymes nécessaires. C'est notamment le cas du rhamnose, xylose, arabinose, galactose, mannose, lactose, et raffinose (Standifer, 1980). Ces sucres n'auraient aucune valeur énergétique et seraient mêmes toxiques pour l'abeille dès une faible concentration (Somerville, 2005a ; Frisch, 2014). En effet, la dégradation de

ces sucres ne serait pas suffisante et l'excès apporté provoquerait une accumulation de sucres et de métabolites toxiques dans certains organes (Barker, 1977). Ils s'accumulent dans l'ampoule rectale de l'abeille et peuvent également provoquer des dysenteries. Des essais ont même montré que ces sucres réduisent la durée de vie d'abeilles élevées en cage. Le nectar et le miel peuvent néanmoins contenir une infime quantité de ces sucres sans que cela soit néfaste pour l'abeille (Somerville, 2005a).

Certains miellats contenant entre autre du raffinose et des gommages comme l'arabinose peuvent donc être des sources de sucres toxiques et non assimilables.

2. Besoins en sucres

a. Des besoins variables selon le stade biologique

A l'instar des besoins en pollen, les besoins en sucres sont variables selon le développement et l'âge de l'abeille. Comme vu précédemment, les jeunes abeilles se nourrissent préférentiellement de pollen jusqu'à l'âge de dix à quatorze jours.

Quand elles deviennent des butineuses à la fin de leur vie, une modification physiologique s'opère et leurs glandes hypopharyngiennes changent de fonction. Elles synthétisent alors une invertase, enzyme indispensable à la digestion des sucres. En effet, l'invertase des glandes salivaires n'atteint son maximum d'activité que vers l'âge d'un mois environ contrairement à l'invertase intestinale opérationnelle dès l'émergence de la jeune abeille (Simpson, 1960).

Les sucres deviennent alors la source essentielle de nourriture et d'énergie des abeilles (Paoli et al., 2014). Ils sont utilisés pour effectuer les diverses tâches de la colonie, et fournissent l'énergie nécessaire à la recherche de nourriture pour les butineuses. Les protéines ne leurs sont plus essentielles (Standifer, 1980).

b. Quantification des besoins

Dans la littérature, les données concernant les besoins d'une colonie sont variables. Cependant, une colonie d'abeille nécessite environ soixante à quatre-vingt kilogrammes de miel par an dans les pays tempérés (Winston, 1991 ; Seeley, 1982 ;

Moritz, Southwick, 2012). Entre le début de l'automne et la fin de l'hiver, dix-neuf à vingt-cinq kilogrammes de miel sont consommés avant les nouvelles floraisons et récoltes du printemps (Johansson, Johansson, 1977).

L'abeille adulte, elle, nécessite un minimum de quatre milligrammes de sucre par jour pour sa survie. Par contre, onze milligrammes de sucre par jour serait la quantité idéale pour qu'elle puisse effectuer ses tâches au sein de la colonie (Barker, Lehner, 1974).

3. Importance dans les grandes fonctions (Tableau 4)

Les glucides de l'alimentation des abeilles sont principalement utilisés pour les dépenses énergétiques, afin d'effectuer les tâches nécessaires à la vie de la colonie (Paoli et al., 2014).

a. Energie musculaire et fonctions vitales

Dans le règne animal, le vol des insectes représente l'activité physiologique la plus intense et demandeuse en énergie (Dudley, 2002).

Les fonctions motrices comme le butinage, la collecte et le stockage de miel et de pollen, le nettoyage ainsi que les activités de construction (dont la production de cire), nécessitent beaucoup d'énergie fournie par les glucides (Standifer, 1980). L'abeille en nécessite également pour le fonctionnement de ses organes.

La thermorégulation est aussi une activité très coûteuse en énergie. En effet le couvain doit être maintenu à une température de 34 degrés. C'est notamment la thermogénèse la plus gourmande, puisqu'en hiver les abeilles doivent pouvoir réchauffer la ruche (Standifer, 1980).

En été, lorsque la température est trop élevée, les abeilles ajoutent des gouttelettes d'eau à proximité du couvain, qui s'évaporent et abaissent ainsi la température au sein de la ruche.

b. Réserves corporelles

Les glucides peuvent être stockés dans le corps de l'abeille pour être mobilisés plus tard. Les jeunes abeilles possèdent peu de réserves, elles se localisent dans le thorax et les muscles. Les quantités augmentent peu à peu chez la nourrice et chez le mâle. Chez l'abeille d'hiver, les glucides se trouvent majoritairement stockés dans les corps gras sous forme de glycogène, un polymère de glucose. Ils sont ainsi mobilisables rapidement par le métabolisme (Chauvin, 1962). Lorsque l'abeille devient butineuse, la quantité de glycogène dans ses corps gras augmente énormément, lui permettant de disposer d'une ressource majeure d'énergie pour les muscles impliqués dans le vol.

c. Immunité et détoxification

Certains composants du miel contiennent des substances profitables au système immunitaire de l'abeille. C'est par exemple le cas de l'acide p-coumarique, qui augmente l'expression des gènes de l'immunité et de la détoxification (Mao et al., 2013).

d. Productions glandulaires

Les glucides sont indispensables pour les productions glandulaires des abeilles. En effet, la gelée royale ainsi que la gelée larvaire comportent une part de sucres essentielle au développement et à la croissance des larves et de la reine.

e. Cuticule et protection des organes

Les glucides, sous la forme de chitine, sont un constituant de l'exosquelette des abeilles. La chitine est une polymérisation de N-acétylglucosamine, un ose semblable au glucose (Chapman, 1998). Cette molécule est présente dans l'endocuticule, et confère à la cuticule sa souplesse et sa plasticité.

Glucides du miel	Importance dans les grandes fonctions de l'organisme de l'abeille
	Exosquelette (chitine)
	Productions de gelées larvaire et royale
	Immunité et détoxification
	Fonctionnement des organes internes
	Réserves corporelles
	Energie musculaire <ul style="list-style-type: none"> - Activité de vol - Stockage - Construction - Production de cire - Thermorégulation

Tableau 4 : Rôle des glucides dans les grandes fonctions de l'abeille et de la colonie

D. Bilan sur la nutrition de l'abeille

La nutrition de l'abeille et de sa colonie peut donc être résumée grâce au schéma suivant. (Figure 15).

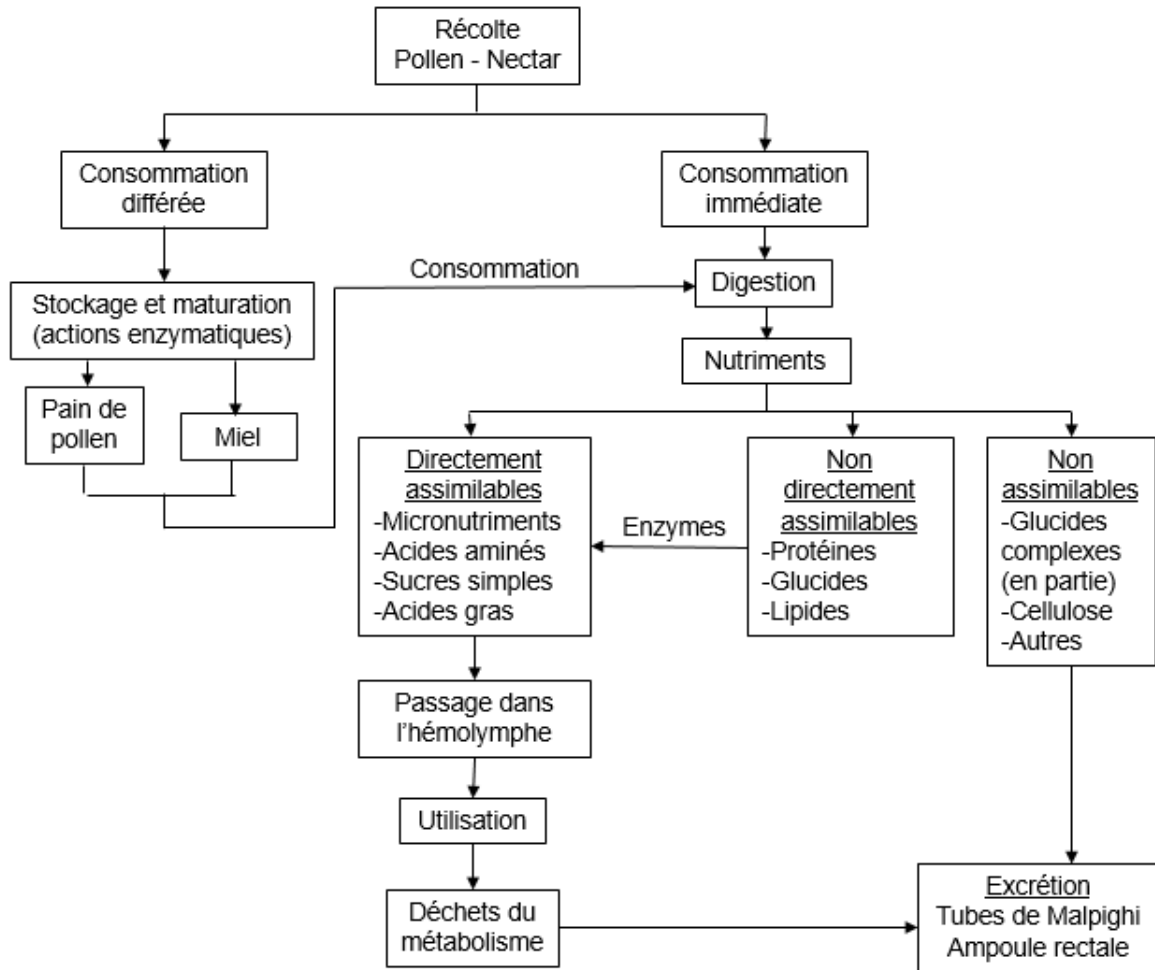


Figure 15 : Utilisation des aliments et des nutriments par l'abeille domestique d'après (Bocquet, 1994)

II. Conséquences d'une nutrition inadaptée

A. Le stress alimentaire chez l'abeille

Parce que leur environnement change depuis la mécanisation et le remembrement des paysages agricoles, les abeilles sont soumises à un stress alimentaire dans le temps et dans l'espace. Ce stress risque par ailleurs de s'accroître en raison des modifications climatiques attendues (Le Conte, Navajas, 2008).

Ce stress peut se manifester de deux façons : par une absence d'alimentation en quantité suffisante (sous-nutrition), ou bien par une alimentation de qualité insuffisante (malnutrition). Cela peut ainsi avoir un impact direct sur la santé des abeilles domestiques (Alaux et al., 2010 ; Dolezal et al., 2019).

Une nutrition inadaptée pendant un laps de temps trop important peut induire des carences affectant la santé mais également la productivité d'une colonie. En physiologie, une carence désigne l'apport insuffisant d'une ou de plusieurs substances nécessaires au fonctionnement de l'organisme. Des carences en macronutriments comme en micronutriments sont possibles. Les conséquences des carences peuvent être majeures, et entraîner d'importantes modifications physiologiques et comportementales (Wang, Li-Byarlay, 2015).

B. Conséquences sur les individus

1. Conséquences sur leur développement et longévité

Dans les colonies manquant de pollen, les abeilles naissantes sont de plus petite taille que la normale, et ont des taux protéiques corporels plus faibles. Leur abdomen est réduit, et nettement plus court que les ailes (Schmickl, Crailsheim, 2001 ; Zheng et al., 2014). Leurs glandes hypopharyngiennes sont moins développées que la normale (Pernal, Currie, 2000). Les sécrétions qui en résultent sont, en conséquence, de moins bonne qualité, et inadéquates pour nourrir correctement le couvain et la reine. Leurs développement et capacités futures ne sont pas optimaux (Standifer, 1980).

Ce manque de protéines est responsable d'une durée de vie plus courte des ouvrières (Eischen et al., 1983). En effet, un taux bas de vitellogénine a été associé à une malnutrition chez l'abeille. Il pourrait expliquer la durée de vie plus courte, la faible résistance au stress oxydatif, et le changement de répartition du travail dans la colonie. Cela indique par ailleurs que la vitellogénine pourrait être un bon indicateur du statut nutritionnel d'une colonie (Dolezal et al., 2012). Les abeilles expérimentant une carence auront également des réserves individuelles réduites, et donc moins d'énergie disponible pour effectuer les travaux de la ruche. En cas de nécessité, cela induira une lyse des lipides (lipolyse) (Terre, 1900).

2. Conséquences sur leur comportement

a. Butinage et récoltes

Un couvain élevé dans une ruche en stress alimentaire engendre des abeilles adultes avec des déficiences comportementales (Scofield, Mattila, 2015).

Dans un premier temps, un manque alimentaire chez les larves fait émerger des adultes dont les capacités de butinage ne sont pas bonnes (Scofield, Mattila, 2015). Leur exécution de la danse des abeilles n'est pas optimale. Leur mémoire peut en outre être affectée par un régime alimentaire non adapté.

Chez l'abeille, le comportement de butinage est indispensable, et demande à la fois des capacités cognitives, ainsi qu'une grande quantité d'énergie pour le métabolisme (Klein et al., 2017).

D'une part, un stress alimentaire peut engendrer une insuffisance en énergie, limitant l'activité de butinage, ainsi que la quantité de récoltes. Cependant, le processus décisionnel peut également être influencé par le manque alimentaire (Pankiw, Jr, 2000). En effet, les abeilles favoriseraient la recherche en fonction de leurs propres besoins, et s'orienteraient vers la collecte de nectar plutôt que de pollen.

Pour les butineuses, c'est la récolte de pollen qui demande le plus d'énergie. Collecter du pollen demande jusqu'à dix pour cent d'énergie supplémentaire par rapport au

nectar ou à l'eau, selon des études de température du thorax (Stabentheiner et al., 2010 ; Bordier et al., 2018).

Les voyages de butinage de pollen sont allongés, et nécessitent jusqu'à trente pour cent de temps supplémentaire. Cette augmentation peut être due au fait qu'elle demande plus d'énergie et un plus grand temps de repos (Wolf et al., 2014), ou bien par une baisse des capacités cognitives, pouvant affecter la navigation (Jaumann et al., 2013).

b. Soins au couvain

Les nourrices manquant de nectar et donc d'énergie, réduisent leur comportement hygiénique (Somerville, 2005a). En effet, elles consacrent moins de temps au nettoyage et à la propreté de la ruche, mais également aux soins du couvain.

En raison du manque de nourriture pour les adultes, les productions glandulaires de nourrices se trouvent réduites et de moindre qualité pour nourrir les larves.

Ce manque affecte plus sévèrement des larves plus jeunes (deux jours) que les plus âgées (quatre jours) (He et al., 2016). Les conséquences observables sont une forte mortalité des larves de deux jours après un jeûne de plus de deux heures dû au manque de soins, mais aussi suite au manque de pollen, part importante de leur alimentation. Les larves qui survivent sont sous alimentées (Blaschon et al., 1999).

Dans d'extrême conditions, lorsque le manque de pollen et de protéines est majeur, les nourrices peuvent réduire le nombre de larves à nourrir en cannibalisant les jeunes larves et les œufs (Schmickl, Crailsheim, 2001). Ils peuvent ainsi être utilisées pour nourrir des larves plus âgées ou bien pour nourrir les ouvrières elles-mêmes. Les premières larves sacrifiées sont les futurs mâles.

Les soins au couvain peuvent être arrêtés et les larves totalement abandonnées (Kunert, Crailsheim, 1988 ; Hrassnigg, Crailsheim, 2005 ; Imdorf et al., 1998).

c. Agressivité

Les abeilles affamées peuvent présenter un comportement plus agressif, et une plus grande impulsivité. Les individus défendent bien plus leur ruche en cas de manque de nectar (Somerville, 2005a). L'harmonie de la colonie peut ainsi être mise en danger en cas de grande famine (Mayack, Naug, 2015).

3. Conséquences sur leurs grandes fonctions

a. Reproduction

La reproduction est l'un des piliers du fonctionnement de la ruche, puisqu'elle permet le renouvellement de ses individus et ainsi le bon fonctionnement de son organisation.

Un manque d'élevage du couvain peut conduire à la négligence des larves de mâles, et à l'éjection des mâles adultes. Si le pollen manque, les larves de mâles ainsi que les mâles sont nourris moins fréquemment. Cela reporte alors leur maturité sexuelle (Somerville, 2005a), et la reproduction de la colonie n'est pas optimale.

Une famine intense reproduite artificiellement sur les larves de mâles affecte le poids à l'émergence et la taille des ailes en les diminuant, particulièrement chez les larves de six jours. Le développement des ailes et leur symétrie sont cependant normaux. Cela pourrait être expliqué par le fait que leur développement intervient relativement tard, lors du stade nymphal (Szentgyörgyi et al., 2016). Concernant le volume de semence, la quantité d'éjaculat est réduite, mais la qualité reste stable (Schlüns et al., 2003 ; Czekońska et al., 2015).

Une reine de qualité nécessite une bonne spermathèque dont dépend la présence de mâles. Le développement de ses ovaires peut être affecté par une malnutrition (Hoover et al., 2005 ; Wang et al., 2014). Un manque de nourriture est à l'origine d'une chute voire d'un arrêt de la ponte, mettant en danger le renouvellement des individus de la colonie.

b. Immunité

La malnutrition engendre une diminution de l'expression de plusieurs enzymes de l'immunité. C'est par exemple le cas de la glucose oxydase, un marqueur de l'immunité de la colonie. Cette enzyme présente dans l'alimentation des abeilles permet de limiter les contaminations par les pathogènes (Alaux et al., 2010). L'expression des gènes d'immunité individuelle de l'hyménoptécine, un peptide anti-microbien ; ainsi que du lysozyme, qui hydrolyse certaines molécules composant la paroi bactérienne peut également être diminuée (Casteels et al., 1993 ; Gillespie et al., 1997).

Une nutrition inadaptée altère donc le système immunitaire des abeilles et favorise les infections.

Elles peuvent être infectées par une multitude de pathogènes. Les études récentes montrent qu'une malnutrition exacerbe l'impact négatif d'une infection sur une colonie, qu'elle soit virale, bactérienne ou parasitaire. A l'inverse, les organismes pathogènes peuvent eux aussi affecter la nutrition des abeilles. Il existe donc une influence réciproque entre pathogènes et malnutrition (Dolezal, Toth, 2018).

Certains organismes infectieux sont à l'origine de malnutrition car ils affectent la digestion en elle-même, ou modifient le comportement de nutrition. La Nosémose peut être citée comme exemple. *Nosema apis* est une bactérie infectant le tube digestif de l'abeille causant des troubles digestifs, modifiant son microbiote, et spoliant l'abeille de ses nutriments (glucides). Une infection par la Nosémose peut aussi induire une immunosuppression chez ses hôtes. Cela favorise les co-infections avec d'autres pathogènes (Castelli et al., 2020).

C. Conséquences sur la colonie

Parce que la génération adulte actuelle et le couvain subissent la malnutrition, les répercussions sont majeures sur la population et les générations suivantes. Une nutrition inadaptée met en péril la survie de la colonie, ou la fragilise.

Une malnutrition induit tout d'abord une consommation des réserves de la colonie qui ne sont pas remplacées, en premier lieu le pollen. Les abeilles adultes vivent par la

suite des réserves emmagasinées dans leurs corps gras, limitées et insuffisantes (Somerville, 2005a).

La division du travail se trouve affectée. En effet, les adultes en déficit énergétique s'orientent vers une recherche de nectar, négligeant le butinage du pollen indispensable au développement de la colonie. Cela peut même encourager de très jeunes abeilles à partir à la recherche de pollen précocement. Un déficit en pollen dans la colonie peut alors se mettre en place (Dolezal et al., 2019).

Par ailleurs, la population décline. La longévité amoindrie des adultes couplée à une quantité de couvain diminuée par la mortalité et le cannibalisme engendre une forte baisse de la population de la ruche (Keller, Jemielity, 2006 ; Mattila, Otis, 2006). La reine ne pond que peu, voire plus du tout, n'assurant pas le renouvellement des ouvrières (Standifer, 1980).

La colonie, affaiblie, est donc plus sensible à tout pathogène. De plus une pénurie de nourriture favorisant la fréquence des trophallaxies entre individus, les organismes infectieux se transmettent plus facilement (Feigenbaum, Naug, 2010). Le déclin d'une colonie est encore plus rapide si elle est infectée et malade.

I. Gestion alimentaire des ruches

A. Intérêts d'une stratégie d'alimentation des ruches

Les conséquences d'une malnutrition ou sous-nutrition sont majeures sur la santé des abeilles. Or, une colonie en bonne santé est performante dans la saison. Elle est forte et capable de produire plus de miel.

Il est dans l'intérêt de l'apiculteur de prêter une grande attention à l'alimentation de ses ruches. L'importance et la qualité du stock d'une colonie à l'automne distinguent une colonie mourant de faim en hiver d'une colonie prête à redémarrer au printemps.

Si l'apiculteur est capable de gérer les conditions de nutrition de sa ruche, cela peut faire la différence entre une récolte de miel moyenne ou excellente. Plus la population est nombreuse, plus le stockage de miel est important si les ressources sont suffisantes dans l'environnement (Somerville, 2005a).

Les avantages d'une stratégie de management alimentaire des ruches sont les suivants (United States Department of Agriculture, 2000) :

- Pallier au manque de ressources de l'environnement et aux carences :
 - Subvenir à un manque de pollen
 - Subvenir à un déficit de nectar
 - Soutenir la colonie en période de climat défavorable

- Améliorer les performances d'une colonie :
 - Assurer un développement optimal de la ruche. C'est-à-dire faire en sorte que la ruche ait suffisamment d'individus dans les périodes charnières quand l'environnement est riche en nectar et en pollen
 - Obtenir des colonies fortes pour l'automne et les préparer à l'hivernage
 - Engendrer des colonies suffisamment populeuses pour les diviser et produire de nouveaux essaims

- Remettre en forme une colonie affaiblie par une infection ou des pertes d'individus

B. Méthodes pour nourrir la colonie

1. La transhumance

La transhumance correspond au déplacement d'un rucher sur un autre site. Les premières traces de cette pratique remontent à l'Égypte ancienne, 2500 ans avant notre ère (Kuény, 1950). Les ruches peuvent être déplacées dans des zones montagneuses, dans des régions spécifiques produisant des oranges, de l'acacia, ou près de champs de tournesol ou de colza par exemple. Les apiculteurs s'adaptent ainsi au calendrier des agriculteurs et aux paysages. Cela permet de fournir des ressources aux abeilles, mais assure aussi la pollinisation des champs. Le tournesol, par exemple, nécessite d'être pollinisé afin d'assurer un bon rendement de la culture.

En effet, les mutations des paysages agricoles depuis la seconde moitié du XXe siècle sont responsables d'environnements moins riches pour les abeilles. Les espèces florales ne sont plus aussi nombreuses, et les floraisons ne se succèdent pas forcément dans le temps dans l'environnement immédiat du rucher. Les trous de miellée sont donc de plus en plus marqués.

Les intérêts de transhumer pour un apiculteur sont nombreux, notamment :

- Prévenir les trous de miellée et anticiper un manque de nourriture des abeilles pour leur permettre de stocker des ressources
- Augmenter le nombre de récoltes potentielles, donc la productivité
- Diversifier les miels et permettre l'élaboration de miels dits monofloraux, comme le miel de tournesol, d'oranger, de sapin, de lavande

Cependant, la pratique de la transhumance reste controversée, car peut être dangereuse pour les abeilles. Le transport sur de longues distances les fatigue et les affaiblit, au risque de perdre la colonie. Le stress les désoriente et demande plusieurs jours d'adaptation au nouvel environnement pour en exploiter les ressources.

Outre la nécessité de prévenir les services sanitaires du département d'accueil (DDCSPP), c'est une pratique qui comporte également un réel risque sanitaire. En effet, les ruches peuvent être infectées par des agents pathogènes (virus, bactéries, parasites) et répandre la maladie dans leur zone d'accueil indemne, soumettant les ruches locales à cette nouvelle pression infectieuse. A l'inverse, elles peuvent aussi s'infecter dans leur nouvel environnement.

2. Les bosquets, haies, bandes fleuries

La réimplantation de haies, de bosquets, de bandes fleuries sont des solutions permettant d'apporter une source alimentaire aux abeilles, car ce sont des réservoirs de biodiversité végétale. Des collectivités territoriales, associations et fédérations de chasse financent des programmes de réimplantation de haies, ou des semis de bandes fleuries, afin de diversifier à nouveau le paysage.

Le principe de la bande fleurie consiste à semer ou laisser se développer un mélange de plantes nectarifères ou pollinifères attirant les abeilles dans un environnement proche du rucher. Ces plantes peuvent être annuelles, bisannuelles ou vivaces. Une bande monoflorale est également envisageable, mais constituera un réservoir d'alimentation sur une période plus courte qu'une bande polyflorale dont les floraisons se succèdent.

Les recherches montrent que les bandes fleuries représentent une offre en fleurs intéressante durant la période critique de faible miellée, principalement entre mai et juillet. Pour les espèces cibles définies d'abeilles domestiques et d'abeilles sauvages, ces bandes sont attractives (Ramseier et al., 2016). Elles le sont aussi pour des auxiliaires importants de l'agriculture, comme les syrphes et les bourdons.

Cela nécessite cependant de travailler la terre, et de se fournir en semences mellifères.

Les plantes favorites des abeilles, que l'on trouve en général dans les mélanges mellifères sont la phacélie, la bourrache officinale et le mélilot (Decourtye et al., 2007).

3. La Complémentation directe à la ruche

Le nourrissage consiste à apporter les nutriments nécessaires à une colonie quand son environnement ne lui prodigue pas les ressources alimentaires adéquates (United States Department of Agriculture, 2000).

De nombreux supports alimentaires pouvant être amenés directement à la ruche existent. Ils sont intéressants pour nourrir les abeilles lors de climat défavorable, quand elles ne peuvent pas récolter, car ils peuvent être déposés soit directement dans la ruche, soit à proximité immédiate. Les compléments peuvent être protéiques, ou glucidiques.

L'activité d'élevage de couvain, les réserves de la colonie ainsi que les ressources disponibles dans la nature déterminent si une ruche nécessite un apport de nutriments par l'apiculteur. Ces données seront également indispensables pour choisir le type de supplément à amener à la ruche.

Des apports peuvent être faits par exemple dans les conditions suivantes :

- Au début du printemps, avant que le pollen ou le nectar ne soient disponibles ou quand le temps n'est pas idéal. Cela permet à la colonie de survivre et d'élever du couvain avant que les récoltes puissent se faire (Standifer, 1980).
- En fin de saison, pour avoir des ruches fortes et en bonne santé pour l'hivernage.
- Lors d'une miellée d'une espèce végétale dont le pollen est de qualité ou de quantité insuffisantes pour les abeilles, ou, si la colonie montre des signes de déclin. La population risque de diminuer rapidement sans apport approprié, et la récolte ne sera pas maximale. Par ailleurs, il lui faut du temps pour se remettre et les miellées suivantes ne seront pas maximales non plus. En effet, connaître le profil d'acides aminés et avoir une idée du pourcentage protéique du pollen actuellement collecté permet à l'apiculteur de prendre les décisions les plus appropriées pour maintenir un niveau élevé de nutrition de ses ruches.

II. Complémentation glucidique

A. Complémentation sucrée

Dès qu'une colonie manque de miel, elle doit être nourrie. En effet, sans miel, les travaux de la ruche ne peuvent être assurés et les butineuses n'ont que peu d'énergie disponible pour collecter de la nourriture. La colonie peut très vite mourir de faim. Le nourrissage glucidique peut également être un levier technique pour optimiser les performances de la colonie (Somerville, 2005a).

Le nourrissage avec des sucres a deux principaux intérêts :

- Prévenir une disette et donc préserver la colonie pendant l'hiver
- Stimuler la ponte pour augmenter le nombre d'individus avant une miellée, et augmenter la collecte de pollen

De très nombreux produits de complémentation en glucides sont disponibles sur le marché. Ces produits existent sous différentes présentations dont les indications sont différentes. Pour apporter des glucides et donc de l'énergie aux abeilles, il existe deux possibilités. La première est l'apport de miel, la seconde l'apport de sucre.

Le sucre peut être apporté à l'abeille principalement sous forme de sirop, sous forme d'une pâte appelée candi, ou de façon plus anecdotique sous forme cristallisée comme le sucre de table.

B. Miel

Les abeilles peuvent recevoir un apport de sucre sous forme de miel. C'est la source idéale pour elles, puisqu'il est plus digeste, contient des minéraux, vitamines et quelques acides aminés. Ses effets indésirables potentiels ainsi que son coût rendent le nourrissage au miel peu intéressant pour l'apiculteur :

Un miel d'origine inconnue ne doit jamais être utilisé pour nourrir une colonie. Il peut être vecteur de nombreuses maladies, comme les loques Européenne et Américaine, la Nosérose, l'Ascosphérose (maladie fongique). Ces maladies peuvent être fatales

pour la colonie ou avoir de sérieux impacts sur sa production (Somerville, 2005a ; 2014). Le miel a tendance à cristalliser s'il est trop vieux, fermente et se dégrade. En effet, il doit être dilué avec de l'eau, ce qui peut altérer sa conservation.

Nourrir les abeilles avec du miel rend une colonie plus agressive et défensive, favorise les comportements de pillage et met ainsi en danger d'autres ruches à proximité.

Le miel n'a aucun effet stimulateur de l'élevage du couvain, et limite même son expansion. En outre, les abeilles sont plus attirées par d'autres moyens de nourrissage comme les sirops que par le miel. Les sirops leur procurent une durée de vie plus longue, ce qui peut être intéressant en hiver.

Le miel contient par ailleurs des substances indigestes ou toxiques, si par exemple il provient de miellat, ou encore s'il est trop vieux. Lorsqu'un miel vieillit ou est exposé à la chaleur, la concentration d'hydroxyméthylfurfural (HMF), une molécule naturellement présente, augmente. Il est toxique pour les abeilles à partir de la valeur seuil de trente parties par million, et provoque des diarrhées par l'accumulation de matériel indigeste dans l'ampoule rectale (Bailey, 1966 ; Somerville, 2005a ; 2014).

C. Sirop

1. Nourrir les abeilles au sirop

Le sirop est un liquide composé de sucre solubilisé dans de l'eau. Il peut être acheté ou bien fabriqué par l'apiculteur. Dans le commerce, de nombreuses spécialités sont disponibles. Il contient généralement des proportions variables de saccharose, fructose et glucose, ainsi que d'autres sucres. Globalement, la composition d'un sirop du commerce est de vingt-cinq pour cent d'eau et de soixante-quinze pour cent de matière sèche c'est-à-dire de glucides.

Le sirop stimule l'élevage du couvain : il prend plus de place dans la ruche, et l'élevage de mâles est augmenté. Par ailleurs, si le sirop est disponible en grande quantité, il permet également d'augmenter le nombre de butineuses de pollen. Quand le nourrissage au sirop s'arrête, le nombre de butineuses de pollen diminue de nouveau.

Ces propriétés indiquent qu'en cas de besoin de supplémentation en sucre, le sirop peut être envisagé en première intention (Somerville, 2005a).

Les sirops du commerce ont moins tendance à cristalliser, et limitent le comportement de pillage des abeilles. Par ailleurs, leur composition est très proche de celle du miel. En effet ils sont très concentrés en sucre, facilement assimilables, demandent peu d'énergie pour la transformation et le stockage. Ils sont stables et purs, et peuvent être enrichis en vitamines et en acides aminés.

L'inconvénient principal du sirop est que celui-ci peut attirer les fourmis. Elles entrent dans les ruches attirées par le sucre. Les infestations peuvent être telles qu'il est parfois nécessaire de déplacer les ruches. Il faut donc éviter de renverser du sirop lors de son utilisation.

Il existe deux types de sirops commerciaux, différenciés par l'origine des sucres les composant. On trouve des sirops issus de sucre de betterave et de canne à sucre, ou bien des sirops fabriqués à base d'amidon de céréales.

2. Sirop de betterave ou de canne à sucre

Le sucre de betterave, contient en majorité du saccharose dont l'hydrolyse à l'aide d'enzymes produit du glucose et du fructose. Ces données sont également applicables au sucre issu de la canne à sucre. La réaction enzymatique effectuée permet de les qualifier de sirops invertis par analogie à l'invertase de l'abeille qui hydrolyse le saccharose.

Une fois le saccharose mis en solution, le sirop obtenu après adjonction d'enzymes contient environ un tiers de glucose, de fructose et de saccharose. Le fructose permet par ailleurs de limiter la cristallisation du produit.

La composition de ces sirops est simple, et se rapproche de celle du miel. Ils sont donc digestes et facilement assimilables par l'abeille. Ils contiennent très peu de sucres complexes indigestes voire des quantités infimes.

Le glucose et le fructose sont directement assimilables, le saccharose restant est hydrolysé par l'abeille à l'aide de ses invertases. D'après les études, les abeilles seraient plus attirées par du sirop issu de saccharose de betterave, que du sirop provenant d'amidon. Le sirop de saccharose permettrait aussi d'élever plus de couvain comparé au second (Sammataro, Weiss, 2013).

3. Sirop à base d'amidon

Les sirops peuvent également être fabriqués à base de glucides plus complexes comme l'amidon. L'amidon provient de nombreuses céréales (généralement de blé, de maïs ou de pomme de terre), mais le plus fréquent est l'amidon de maïs. Ces sirops sont appelés en anglais « High Fructose Corn Sirups » ou HFCS ou encore « isoglucose » en France (Hurst, Lloyd, 1983).

Pour fabriquer le sirop, l'amidon est hydrolysé dans une solution contenant des enzymes. Ce procédé enzymatique peut être stoppé à n'importe quel moment. La solution est ensuite mélangée à du sirop de maïs pur contenant du glucose et/ou du fructose. On obtient un produit final à haute teneur en glucose et en fructose, ainsi qu'une fraction de sucres complexes. Ces sirops ne cristallisent pas non plus.

Ils sont très proches du miel en terme de composition (Somerville, 2014). Leur teneur en saccharose est généralement réduite voire nulle, et leur teneur en maltose, moins facile à hydrolyser pour l'abeille, assez élevée. Les sucres complexes qu'ils contiennent (maltose, maltodextrose...) sont mal assimilés par l'abeille et remplissent rapidement l'ampoule rectale, augmentant le besoin de vol de propreté.

Le coût des sirops d'isoglucose est inférieur à celui des sirops de saccharose d'environ 30%. Bien que tolérés par les abeilles, le développement de celles-ci reste cependant meilleur avec un sirop de saccharose (Barker, 1977).

4. Sirop faits maison

Le sirop peut aussi être fabriqué par l'apiculteur. Il est réalisé à base de sucre de table, c'est-à-dire du saccharose dissout dans de l'eau chauffée. Le mélange obtenu contient

alors uniquement du saccharose. Il est préférable d'utiliser des sucres très raffinés car plus purs. Des sucres semi-raffinés peuvent être toxiques pour les abeilles (Bailey, 1966 ; Barker, 1977).

Ces sirops sont cependant longs à préparer et l'absence de fructose favorise leur cristallisation. La dissolution avec de l'eau et le pH assez élevé les rend également plus sensibles à la fermentation. Par ailleurs les concentrations en hydroxyméthylfurfural dans les sirops fabriqués maison sont généralement plus hautes (Frizzera et al., 2020).

Il est possible d'hydrolyser une petite partie du saccharose pour obtenir une partie de glucose et de fructose par voie acide (citron ou autres substances acidifiantes), ou enzymatique (utilisation d'invertine). Mais cela nécessitera une température constante de 37°C pendant un long moment. L'acidité engendrée peut cependant être délétère pour les abeilles (Frizzera et al., 2020).

5. Choix du sirop

De très nombreuses spécialités de sirops sont disponibles en France. Les compositions sont similaires quand l'origine des sucres est la même. Voici la composition de quelques sirops du commerce comparés aux compositions moyennes d'un sirop fait maison, et du miel. (Tableau 5).

Le choix se fait donc surtout en fonction des proportions de sucres assimilables (saccharose, glucose, fructose) et de sucres moins assimilables (maltose, sucres complexes). Cette composition se répercute sur le coût.

Origine des sucres	Betterave			Amidon				Betterave	Nectar
	Apiinvert®	Apistar® Api-miam® Bee-suc®	Melliflora®	Butiforce®	Apidor®	Fructoplus®	Royal sirop®		
Spécialité	Apiinvert®	Apistar® Api-miam® Bee-suc®	Melliflora®	Butiforce®	Apidor®	Fructoplus®	Royal sirop®	Fait maison 5/2,5	Miel
Eau (%)	25	27	29	25	25	25	25	33	17
Sucres=MS (%)	75	73	71	75	75	75	75	67	83
Saccharose (%MS)	28	34	15	0	0	0	0	93	2,9
Glucose (%MS)	31	33	26	9	22	35	22,5	5,6	44,5
Fructose (%MS)	39	33	55	35	15	25	15,5	0	49,5
Maltose (%MS)	0	0	3	35	42	20,5	45,5	0	3,1
Autres sucres complexes (%MS)	2	0	1	21	21	19,5	16,5	1,4	0

Tableau 5 : Composition et comparaison de quelques sirops du commerce

6. Mise en œuvre

Il existe plusieurs méthodes pour alimenter des colonies avec du sirop. Elles peuvent être nourries directement à l'intérieur de la ruche, ou bien à proximité dans l'environnement. Pour distribuer le sirop aux abeilles, il doit être tiède et la température extérieure supérieure à dix degrés, sinon, elles ne le consomment pas.

Pour nourrir directement dans la ruche, l'apiculteur peut se procurer un cadre nourrisseur. Réutilisable, celui-ci se place directement dans la ruche à la place d'un ou deux cadres de corps, et peut contenir entre deux et trois litres de sirop. Il présente l'avantage d'avoir le sirop dans la ruche à une température plus élevée que s'il était à l'extérieur. Ouvert en haut, les abeilles risquent cependant de se noyer. Ces cadres nourrisseurs sont généralement utilisés pour l'élevage des reines.

Des nourrisseurs d'entrée de ruche peuvent aussi être utilisés. Ce sont des contenants d'un à deux litres renversés et dont l'extrémité est placée dans la ruche par l'entrée de celle-ci ou par son toit. Grâce à cette méthode, la quantité consommée peut être surveillée de près. Cependant, le sirop est plus froid car il est à l'extérieur.

Il peut également être placé dans un nourrisseur rectangulaire pouvant contenir jusqu'à 5 litres, au-dessus des cadres. Le désavantage principal est que les abeilles se noient très vite. Il existe aussi de petits nourrisseurs en plastiques fermés par un

couvercle présentant un tout petit orifice, à disposer dans une hausse vide. La contenance est généralement plus petite.

Enfin, du sirop peut être mis à disposition dans un contenant à l'extérieur. La noyade est alors un problème majeur et des dispositifs flottants doivent y être ajoutés. En outre, les précipitations peuvent altérer le sirop, et celui-ci est plus accessible à d'autres animaux comme les fourmis. Plusieurs colonies peuvent être nourries avec un même dispositif, mais cela peut engendrer des disparités entre elles : les plus fortes prendront plus de sirop.

D'autres moyens existent pour nourrir les ruches mais sont moins fréquents (Somerville, 2005a ; Huang, 2010).

7. Distribuer le sirop

Pour que le sirop ait l'effet désiré par l'apiculteur, l'objectif doit être clairement identifié.

Au printemps, lorsque les colonies redémarrent, l'apiculteur peut effectuer un nourrissage dit « de stimulation ». En mimant l'effet du nectar, cela encourage les abeilles à élever du couvain et à collecter du pollen. Un mois après, la ponte de la reine sera relancée (Huang, 2010).

En général, l'on considère qu'un apport d'un à deux litres de sirop par ruche, une à deux fois par semaine pendant deux à trois semaines, aura un bon effet stimulant. Le but étant de simuler la présence de nectar en grande quantité dans l'environnement, le sirop utilisé devra être dilué afin d'être qualifié de « léger ». C'est-à-dire qu'il contiendra environ cinquante pour cent d'eau et cinquante pour cent de sucre pour se rapprocher de la composition du nectar. Des quantités supérieures peuvent être utilisées pour la production d'essaims ou de reines, mais le risque d'adultération du miel est très élevé (Guler et al., 2014).

Ce type de nourrissage peut également être utilisé pendant la belle saison si une miellée est précédée d'une période sans floraison de plus d'un mois.

Le nourrissage au sirop peut préparer les colonies à affronter l'hiver à la fin des miellées. L'apport de sirop en période automnale permet d'obtenir des ruches plus peuplées un mois après, par stimulation de la ponte de la reine (Bocquet, 1994).

Si l'apiculteur souhaite augmenter sa population d'abeilles avant l'hiver, il peut profiter d'une période de douceur avant le froid automnal en apportant un sirop léger qui aura pour effet de stimuler la ponte de la reine, et d'obtenir des colonies plus fortes un mois plus tard. Si le souhait est d'avoir plus de réserves pour l'hiver, il est possible d'apporter un sirop dit « lourd » contenant soixante à soixante-dix pour cent de sucre. L'idéal est de quantifier la prise de sirop pour déterminer les quantités à apporter. Celles-ci sont en général entre cinq et dix litres en tout par ruche. Si le sirop est consommé en moins de trois jours, un à deux autres litres peuvent être apportés. S'il n'est pas entièrement consommé dans les cinq jours, il n'est pas nécessaire d'en donner de nouveau.

D. Adultération du miel

La complémentation des ruches doit respecter certaines précautions. En effet, l'apport de sirop à un moment inadéquat peut constituer une fraude appelée adultération. L'adultération du miel est une pratique consistant en l'ajout d'un produit de moindre valeur, c'est-à-dire du sucre, au miel des abeilles. Elle peut être intentionnelle ou non.

Cela peut se produire si les abeilles sont nourries au sirop pendant une période de miellée, ou trop tard avant une miellée, lorsque des hausses sont disposées sur le corps de la ruche. Le sirop est alors stocké et retrouvé dans les hausses avec le miel.

Les laboratoires sont capables de détecter cette fraude au moyen de plusieurs méthodes basées sur les méthodes de préparation des sirops (présence d'enzymes, origine botanique des sucres...).

L'adultération est un problème majeur en apiculture. Il est donc important de nourrir au sirop au bon moment : en début ou en fin de saison. Donner du sirop lors des miellées ou en présence de hausses est une pratique à proscrire (Cordella et al., 2005 ; Guler et al., 2014).

E. Candi

1. Nourrir les abeilles au candi

Le candi est une pâte de sucre préparée à chaud ou à froid permettant d'apporter du sucre aux abeilles. Il se trouve dans le commerce ou est fabriqué par l'apiculteur.

Le candi dit « à froid » est une pâte fabriquée en mélangeant du sucre glace avec du miel. Il est plutôt utilisé pour le transport de reines ou de ruchettes et est peu utilisé pour nourrir les ruches.

Le candi « à chaud » est une pâte de sucre très finement broyé, cuite entre 116 et 119°C, à laquelle est ajoutée du sirop de glucose. Cela lui permet de garder sa consistance et de ne pas durcir. Du miel peut lui être ajouté dans le même but et pour apporter des minéraux. Une adjonction de pollen ou de protéines pourra ajouter un effet stimulateur d'élevage de couvain. Dans le commerce, le candi simple est généralement composé de quatre-vingt-dix pour cent de matière sèche. Il contient un peu plus de quatre-vingt pour cent de saccharose issu de la betterave sucrière, le reste est du sirop de glucose. Il est donc facilement assimilable par les abeilles, car ne contient pas ou très peu de sucres complexes.

Consommé plus lentement par les abeilles, le candi n'a pas d'effet stimulant comme le nectar, et n'engendre pas de comportement de pillage. Il présente l'avantage d'être consommé par temps froid, en dessous de 10°C quand le sirop ne l'est plus (Somerville, 2005a ; Bocquet, 1994).

C'est donc un aliment adapté en cas de disette hivernale. Les ruches ne pouvant pas être ouvertes l'hiver pour évaluer les stocks, c'est une pesée qui peut indiquer si les réserves sont basses et si un apport de candi est indiqué.

Utile pour une consommation immédiate, il est très rarement stocké et limite le risque d'adultération du miel. Il faut cependant retirer l'excédent au printemps.

Le candi est généralement placé dans un nourrisseur rectangulaire au-dessus du corps de la ruche, ou directement sur les cadres, après incision du plastique le contenant. Il est donc à proximité de la grappe d'abeilles en hiver. L'humidité au sein

de la ruche permet sa dissolution, et aide les abeilles à le dégrader. En général, une ruche peut consommer un kilogramme de candi par mois (Somerville, 2005a).

2. Spécialités

Dans le commerce, le candi se trouve sous forme de pâtes de deux à cinq kilogrammes prêtes à l'emploi, ou bien d'une poudre à chauffer avec de l'eau, et éventuellement du miel. Il peut contenir du miel, du pollen, ou des protéines végétales sous forme de levure de bière ou farine de soja.

Les spécialités sont très nombreuses et diverses, car souvent confectionnées par les magasins d'apiculture. Les candi les plus classiques contiennent en moyenne quatre-vingt-dix pour cent de matière sèche, c'est-à-dire de sucres. Quatre-vingt-trois à quatre-vingt-cinq pour cent de cette proportion sont représentés par le saccharose, le reste est en général du sirop de glucose et de fructose. Du maltose peut être trouvé, de même que des sucres plus complexes.

Il est possible pour les apiculteurs de le fabriquer car de nombreuses recettes existent. Cependant, c'est une méthode longue et fastidieuse, n'engendrant pas toujours de bons résultats. En effet, la texture doit être homogène et bien spécifique pour ne pas couler à l'intérieur de la ruche. De plus, la conservation n'est pas toujours facile à mettre en œuvre.

Les spécialités à acheter peuvent être directement utilisables, ou alors à préparer par l'apiculteur. Il peut ainsi choisir de n'y ajouter que de l'eau, ou du miel, ou encore de la levure de bière et des vitamines.

F. Sucre sec et autres types de sucres

Il est possible de fournir aux abeilles du sucre de table cristallisé ou du sucre glace, qui contiennent seulement du saccharose. (Johansson and Johansson, 1977) Le sucre est dissout grâce à la salive des abeilles et ensuite très dilué. Cela implique donc que la ruche ait de l'eau à disposition en grande quantité, et que les abeilles puissent sortir

en collecter. Par ailleurs, elles peuvent évacuer une partie de ce sucre à l'extérieur de la ruche, et le gaspiller (Liao et al., 2020).

Cette technique peut être utilisée en hiver en urgence, si les abeilles ont peu de miel stocké dans la ruche. Pour déterminer les besoins, la ruche doit être soulevée. Cependant, les études sont peu nombreuses, et la pratique est peu documentée.

L'apport doit être fait selon l'utilisation de la colonie. Un kilogramme peut être apporté et complété en cas de besoin. Le sucre est disposé dans le nourrisseur au-dessus des cadres.

Les sucres reliquats des chaînes de production des usines de confiserie ou biscuiterie ne doivent pas être donnés aux abeilles. En plus de contenir des sucres complexes, ils peuvent également contenir des molécules toxiques pour les abeilles.

III. Complémentation protéique

A. Supplémentation protéique

Les parties précédentes ont déjà souligné l'importance du pollen ainsi que des protéines dans le développement des ruches. Ainsi, il est possible d'apporter à ses ruches une complémentation en protéines si nécessaire.

L'apport de protéines pour une ruche est nécessaire dans le cas où l'apiculteur souhaite maintenir ou augmenter l'élevage du couvain quand la quantité de pollen dans l'environnement du rucher est limitée ou insuffisante. Cela peut aussi arriver pendant une miellée. Si le rucher comporte beaucoup de colonies, il y a aussi plus de risque que le pollen manque.

Bien que ces aliments ne remplacent pas le pollen complètement, ils peuvent être utilisés par les apiculteurs pour améliorer le statut nutritionnel des ruches ou pour les soutenir si besoin. Cependant, pour l'instant, peu de spécialités et d'études sont disponibles concernant les apports protéinés à la ruche.

Il existe deux grands types d'apport protéique pour les abeilles :

- Les suppléments polliniques : correspondant au pollen ou au pain d'abeille
- Les substituts polliniques : qui sont des aliments protéinés pouvant contenir du pollen ou non

Les substituts polliniques contenant une portion de pollen sont généralement préférés par les abeilles et plus appétants. Ces produits doivent présenter plusieurs caractéristiques pour être acceptés. Ils doivent être suffisamment digestes, équilibrés (notamment en acides aminés) et doivent être rapidement consommés par les abeilles. Ils doivent contenir suffisamment de protéines, lipides et minéraux pour répondre aux besoins de la colonie, et ces nutriments doivent être de bonne qualité (Huang, 2010).

B. Pollen

Si les abeilles n'ont pas accès à du pollen dans leur environnement pour satisfaire à leurs besoins nutritionnels, il est possible de leur en fournir. Le pollen frais est l'aliment idéal pour apporter des protéines, en plus des vitamines et lipides qu'il contient. Par ailleurs, c'est le plus appétant (Somerville, 2005a).

Il est possible de collecter du pollen quand il est très abondant, au moyen de trappes à pollen, et de le distribuer plus tard au besoin. Il doit être conservé correctement pour éviter qu'il ne se dégrade trop rapidement. Il peut être congelé ou séché, et se conserver jusqu'à deux ans. Cependant, ces manipulations détériorent la qualité nutritionnelle du pollen. En effet, les vitamines se dégradent rapidement, de même que les lipides et les protéines. Seuls les minéraux et les sucres restent stables.

Le pollen ne doit être récolté que si la colonie est forte avec suffisamment de butineuses pour compenser la perte de leur récolte, mais aussi si le pollen est abondant dans l'environnement.

Il est possible d'acheter du pollen dans le commerce, mais alors le risque principal est d'introduire des maladies et des parasites dans son rucher. En effet, le pollen peut transmettre notamment la loque américaine. L'origine du pollen ainsi que sa qualité sanitaire doivent donc être parfaitement connues avant qu'il ne soit distribué. Sinon, il doit être préalablement stérilisé (Huang, 2010).

C. Pain d'abeilles

Il est tout à fait possible de compléter les abeilles en pain d'abeilles. Celui-ci est très nutritif, très digeste, et se conserve mieux que le pollen frais. Il se récolte sur des ruches très fortes en cas d'abondance de pollen. Les abeilles collectent et stockent de très grandes quantités de pollen, monopolisant l'espace au détriment du couvain. Cela peut également se produire en cas de ruche sans reine ou quand la ponte de la reine est mauvaise. L'apiculteur peut retirer un ou plusieurs cadres de la ruche contenant du pain d'abeilles et le stocker pour le distribuer plus tard.

Comme pour le pollen frais, un cadre de pain d'abeilles d'origine et de statut sanitaire inconnus ne doit pas être distribué à une ruche, sous peine d'infecter la ruche. Par ailleurs, le stockage des cadres doit être fait avec précaution. En effet, s'il n'est pas correctement fait, un papillon appelé fausse teigne de cire, *Galleria mellonella*, risque de se développer sur les cadres, les remplissant de filaments et les rendant inutilisables (Somerville, 2005a). Ainsi, les cadres doivent donc être stockés dans une pièce fraîche, voire au congélateur.

Du pain d'abeille peut aussi être fabriqué à partir de pollen frais. Le processus implique notamment l'adjonction de ferments, de miel, et d'eau à une température spécifique pendant deux à trois jours. Cela permet de reproduire le processus de fabrication des abeilles. Ce procédé compliqué est rarement appliqué dans la pratique, et nécessite du matériel spécifique (Somerville, 2005a).

D. Substituts de pollen

Les substituts de pollen peuvent être délivrés aux abeilles sous deux formes : sous forme d'une pâte de texture similaire à celle du candi appelée pâte protéinée ; ou sous forme d'une poudre, donnée telle quelle ou mélangée à du sirop pour former une pâte.

1. Origine des protéines

Les protéines sont des protéines végétales issues de la farine de soja, ou bien de la levure de bière.

Plusieurs sources de protéines végétales ont été testées, les farines de tournesol, sorgho et triticale sont pauvres en protéines et peu attractives (Somerville, 2005a).

Les levures de bière attirent beaucoup les abeilles, et sont très riches en protéines. D'autre part, elles fournissent des vitamines du groupe B.

La farine de soja est très utilisée. En effet, elle est très attractive pour les abeilles, peu coûteuse, et contient une bonne quantité de protéines. Cependant, elle est pauvre en vitamines B. Ainsi, on voit souvent des spécialités mélangeant farine de soja et levure de bière complétant l'apport en vitamine B.

Ces substituts peuvent être achetés dans le commerce, fabriqués par les magasins d'apiculture ou directement par les apiculteurs. Dans ce cas encore, les recettes sont très nombreuses. L'ajout de sirop ou de miel est cependant nécessaire pour donner les protéines sous forme d'une pâte.

2. Un enjeu actuel

Les pâtes protéinées et poudres protéinées sont déjà très utilisés aux États-Unis, se développent en Espagne, mais sont encore peu développés en France. Très peu d'études ont pour l'instant été réalisées. Leur influence sur la physiologie et la nutrition des abeilles est méconnue mais représente un véritable enjeu. En effet, c'est un nouveau levier pour gérer le niveau de nutrition des colonies.

Les substituts contenant un taux protéique minimal de trente à trente-cinq pour cent pourraient également améliorer l'élevage de couvain, les réserves corporelles des individus et leur réponse au stress oxydatif (Eldin et al., 2018).

Il semblerait cependant que les substituts ne contenant pas de pollen limitent le développement des glandes hypopharyngiennes des ouvrières, ayant pour conséquence des soins au couvain de moindre qualité. Un minimum de quinze pour cent de pollen serait requis (Al-Ghamdi et al., 2011).

E. Mise en œuvre

Pour nourrir les abeilles en substituts ou suppléments de pollen, l'aliment complémentaire peut être placé directement dans la ruche, dans le nourrisseur au-dessus du corps si l'aliment est en poudre, ou directement sur le haut des cadres s'il s'agit d'une pâte. Si le temps le permet, l'apport peut être fait à l'extérieur.

Les suppléments donnés directement dans la ruche sont en général plus facilement acceptés par les abeilles. Il est important de noter que du placement de l'aliment dans la ruche, dépendra la vitesse de prise des abeilles. En effet, plus l'aliment sera proche du couvain, plus il sera consommé rapidement.

Si la colonie collecte encore du pollen de mauvaise qualité, le placement sera donc important pour leur faire consommer l'aliment.

F. Distribution

Une ruche productrice ayant moins d'un cadre de réserves polliniques est considérée en insuffisance quantitative de pollen. Si ce pollen a moins de 4 à 5 couleurs différentes, alors, il y a insuffisance qualitative. L'observation des ruches et de leurs réserves est donc une étape importante avant de procéder à la complémentation.

La quantité à fournir est surtout déterminée par la force de la ruche, la quantité de couvain et la présence de pollen et de nectar dans l'environnement de la colonie. Elle dépend aussi de la population visée par l'apiculteur, de l'appétence et de l'efficacité de l'aliment.

Ces compléments peuvent être distribués dans diverses circonstances et objectifs :

- Ils peuvent être apportés aux abeilles lorsqu'elles sortent peu de la ruche pour récolter et que l'environnement ne fournit pas de pollen, par exemple juste avant l'hiver. La ruche continue à élever du couvain et maintient un nombre nécessaire d'individus. Les abeilles d'hiver seront alors pourvues de réserves suffisantes pour la saison.

- Des protéines peuvent être apportés lorsqu'une colonie est faible, par exemple à la fin de l'hiver. Du couvain sera alors élevé, augmentant la population et ainsi il y aura suffisamment de butineuses pour nourrir la colonie au moment des premières floraisons.
- Les protéines seraient aussi bénéfiques juste avant des miellées importantes, avec du pollen en faible quantité. En effet, même si le miel est très abondant, la quantité de protéines sera insuffisante pour nourrir toute la colonie, impliquant une réduction du couvain et donc un affaiblissement. Cependant, la distribution devra être faite à un moment très précis, en raison de la courte durée des floraisons.
- Si le pollen est de qualité médiocre, et que très peu d'autres espèces de pollen sont disponibles dans l'environnement, cela induit un risque majeur de carences : il est possible de compléter.

IV. Complémenter en micronutriments

Il existe des aliments complémentaires pour les abeilles domestiques pouvant être incorporés aux candis et pâtes protéinées. Cependant, leur utilisation en France reste marginale.

Beaucoup de spécialités incorporent des vitamines, et de la levure de bière. Des algues, de la propolis, et des extraits végétaux comme le romarin, la sauge, le pamplemousse, la grenade et la cannelles sont parfois ajoutés (Standifer, 1980).

Il semblerait que certains polysaccharides extraits des algues aient des propriétés de contrôle et de prévention de la Nosébose (Roussel et al., 2015). Certaines huiles essentielles provenant de plantes de la même famille que le laurier ont également été étudiées dans ce but et montreraient des résultats intéressants, avec des propriétés anti-infectieuses et anti-fongiques (Bravo et al., 2017).

La propolis serait aussi intéressante en raison de son action anti-oxydante et anti-microbienne (Antúnez et al., 2008 ; Viuda-Martos et al., 2008 ; Cardinault et al., 2012).

L'effet de la complémentation en vitamine C a été étudié, cette fois-ci dans le cadre de la lutte contre le varroa, et constitue une bonne piste pour limiter le stress oxydatif des abeilles infectées (Farjan et al., 2014).

Concernant la complémentation en probiotiques et prébiotiques, les études sont plus nombreuses, mais parfois contradictoires. Certaines relatent des colonies plus fortes, avec plus de couvain et de récoltes (Pătruică, Huțu, 2013). Leurs effets sur des colonies infectées par la nosérose a été testé, montrant parfois un effet positif sur les abeilles infectées. D'autres études montrent au contraire un effet délétère (Ptaszyńska et al., 2016 ; Baffoni et al., 2015).

Les connaissances étant peu développées à l'heure actuelle, d'autres essais sont nécessaires afin de déterminer si une complémentation en micronutriments est intéressante pour renforcer les colonies, et dans le cas positif, de quelle façon procéder pour l'apiculteur.

Conclusion

Depuis quelques dizaines d'années, les mutations des paysages limitent les ressources alimentaires des abeilles domestiques ; et ce changement prend une part intégrante dans l'apparition du syndrome d'effondrement des colonies.

L'alimentation est un des piliers de la santé des ruches, et engendre par la même occasion une bonne productivité de miel. Ainsi, une nutrition inadaptée peut être à l'origine d'une grande faiblesse des colonies, favoriser l'apparition des maladies, et conduire à la mortalité de la ruche.

Il devient donc nécessaire pour l'apiculteur producteur de miel de gérer cet aspect dans ses ruchers. Cela commence par une connaissance des espèces végétales de proximité, de leurs qualités nutritives ainsi que de leurs dates de floraison.

La gestion alimentaire passe aussi par une inspection régulière des ruches et de leurs réserves, reflet de leur statut nutritionnel. Lorsque la survie de la colonie est menacée par des réserves insuffisantes, il est parfois nécessaire de compléter les abeilles pour leur apporter les nutriments manquants. Un apport peut aussi être envisagé pour améliorer les performances.

Les spécialités disponibles sont très nombreuses sur le marché. Une connaissance des procédés de fabrication et une analyse de la composition peut aider l'apiculteur dans son choix pour les apports de sucres.

L'enjeu actuel concerne l'intérêt des substituts protéiques, ou l'apport de micronutriments ; encore très peu étudiés. Ils pourraient constituer un levier d'amélioration de la nutrition et de la santé des colonies dans les années à venir.

AGREMENT SCIENTIFIQUE

En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire

Je soussigné, Philippe JACQUIET, Enseignant-chercheur, de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse d'AUFFRAY Victoria intitulée « **Nutrition de l'abeille domestique productrice de miel (*Apis mellifera*) et de sa colonie : revue de la littérature** » et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.


Fait à Toulouse, le 01/12/2020
Enseignant-chercheur de l'Ecole Nationale
Vétérinaire de Toulouse
Professeur Philippe JACQUIET



Vu :
Le Directeur de l'Ecole Nationale
Vétérinaire de Toulouse
M. Pierre SANS




Vu :
Le Président du jury
Professeur Alexis VALENTIN



Vu et autorisation de l'impression :
Le Président de l'Université Paul Sabatier
M. Jean-Marc BROTO

Le Président de l'Université Paul Sabatier,
par délégation
La Vice-Présidente de la CI-VU
Christiane SARRY




Mme AUFFRAY Victoria
a été admis(e) sur concours en : 2015
a obtenu son diplôme d'études fondamentales vétérinaires le: 09/07/2019
a validé son année d'approfondissement le: 03/07/2020
n'a plus aucun stage, ni enseignement optionnel à valider.

Bibliographie

ABOU-SHAARA, Hossam, SINGL, Arif et AL-GHAMDI, Ahmad, 2013. Comparison between cuticular lipids on body parts of two honey bee subspecies. In : *Environmental and Experimental Biology*. 31 décembre 2013. Vol. 11, p. 185–188.

ADA FRANCE, 2015. ADA FRANCE - Fédération nationale - Apiculture. In : [en ligne]. 2015. [Consulté le 18 août 2020]. Disponible à l'adresse : <https://www.adafrance.org/dvpt-apicole/organisation-filiere-apicole.php>.

ALAUX, Cédric, DANTEC, Christelle, PARRINELLO, Hughes et LE CONTE, Yves, 2011. Nutrigenomics in honey bees: digital gene expression analysis of pollen's nutritive effects on healthy and varroa-parasitized bees. In : *BMC Genomics*. 10 octobre 2011. Vol. 12, n° 1, p. 496. DOI 10.1186/1471-2164-12-496.

ALAUX, Cédric, DUCLOZ, François, CRAUSER, Didier et LE CONTE, Yves, 2010. Diet effects on honeybee immunocompetence. In : *Biology Letters*. 23 août 2010. Vol. 6, n° 4, p. 562-565. DOI 10.1098/rsbl.2009.0986.

ALBERTS, Bruce, BRAY, Dennis et HOPKIN, Karen, 2005. *L'essentiel de la biologie cellulaire*. S.l. : Flammarion médecine-sciences. ISBN 978-2-257-15123-0.

AL-GHAMDI, Ahmad AlKazim, AL-KHAIBARI, Abeer M. et OMAR, Mohamed O., 2011. Consumption rate of some proteinic diets affecting hypopharyngeal glands development in honeybee workers. In : *Saudi Journal of Biological Sciences*. 1 janvier 2011. Vol. 18, n° 1, p. 73-77. DOI 10.1016/j.sjbs.2010.10.001.

ALONSO, Conchita, NAVARRO-FERNÁNDEZ, Carmen M., ARCEO-GÓMEZ, Gerardo, MEINDL, George A., PARRA-TABLA, Víctor et ASHMAN, Tia-Lynn, 2013. Among-species differences in pollen quality and quantity limitation: implications for endemics in biodiverse hotspots. In : *Annals of Botany*. novembre 2013. Vol. 112, n° 7, p. 1461-1469. DOI 10.1093/aob/mct213.

AMDAM, Gro V., NORBERG, Kari, HAGEN, Arne et OMHOLT, Stig W., 2003. Social exploitation of vitellogenin. In : *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 18 février 2003. Vol. 100, n° 4, p. 1799-1802. DOI 10.1073/pnas.0333979100.

AMDAM, G.V., NORBERG, Kari, OMHOLT, S.W., KRYGER, Per, LOURENÇO, Anete, BITONDI, Marcia et SIMOES, Zila, 2005. Higher vitellogenin concentrations in honey bee workers may be an adaptation to life in temperate climates. In : *Insectes Sociaux*. 1 novembre 2005. Vol. 52, p. 316-319. DOI 10.1007/s00040-005-0812-2.

ANDERSON, Leroy M. et DIETZ, A., 1976. PYRIDOXINE REQUIREMENT OF THE HONEY BEE (*APIS MELLIFERA*) FOR BROOD REARING. In : *Apidologie*. 1976. Vol. 7, n° 1, p. 67-84. DOI 10.1051/apido:19760105.

ANTÚNEZ, Karina, HARRIET, Jorge, GENDE, Liesel, MAGGI, Matías, EGUARAS, Martin et ZUNINO, Pablo, 2008. Efficacy of natural propolis extract in the control of

American Foulbrood. In : *Veterinary Microbiology*. 15 octobre 2008. Vol. 131, n° 3-4, p. 324-331. DOI 10.1016/j.vetmic.2008.04.011.

ARRESE, Estela L. et SOULAGES, Jose L., 2010. Insect fat body: energy, metabolism, and regulation. In : *Annual review of entomology*. 2010. Vol. 55, p. 207-225. DOI 10.1146/annurev-ento-112408-085356.

BABENDREIER, Dirk, KALBERER, Nicole, ROMEIS, Jörg, FLURI, Peter et BIGLER, Franz, 2004. Pollen consumption in honey bee larvae: a step forward in the risk assessment of transgenic plants. In : *Apidologie*. 2004. Vol. 35, n° 3, p. 293-300. DOI 10.1051/apido:2004016.

BAFFONI, Loredana, GAGGIÀ, F, ALBERONI, Daniele, CABBRI, Riccardo, NANETTI, Antonio, BIAVATI, B et DI GIOIA, Diana, 2015. Effect of dietary supplementation of Bifidobacterium and Lactobacillus strains in Apis mellifera L. against Nosema ceranae. In : *Beneficial microbes*. 13 novembre 2015. Vol. 7, p. 1-8. DOI 10.3920/BM2015.0085.

BAILEY, L., 1966. The effect of acid-hydrolysed sucrose on honeybees. In : *Journal of Apicultural Research*. 1966. Vol. 5, n° 3, p. 127-136.

BAKER, Herbert, 1977. Non-sugar chemical constituents of nectar. In : *Apidologie*. 1977. Vol. 8, n° 4, p. 349-356.

BARKER, R. J., 1977. Considerations in selecting sugars for feeding to honeybees. In : *American Bee Journal (USA)* [en ligne]. 1977. [Consulté le 9 octobre 2020]. Disponible à l'adresse : <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US7723631>.

BARKER, Roy J. et LEHNER, Yolanda, 1974. Influence of diet on sugars found by thin-layer chromatography in thoraces of honey bees, Apis mellifera L. In : *Journal of Experimental Zoology*. 1974. Vol. 188, n° 2, p. 157-164. DOI 10.1002/jez.1401880204.

BASILE, Rebecca, PIRK, Christian W. W. et TAUTZ, Jürgen, 2008. Trophallactic activities in the honeybee brood nest – Heaters get supplied with high performance fuel. In : *Zoology*. 2008. Vol. 111, n° 6, p. 433-441.

BELL, Roma R., THORNBUR, Elizabeth J., SEET, Jenny L. L., GROVES, Maria T., HO, Nerissa P. et BELL, David T., 1983. Composition and Protein Quality of Honeybee-Collected Pollen of Eucalyptus marginata and Eucalyptus calophylla. In : *The Journal of Nutrition*. 1 décembre 1983. Vol. 113, n° 12, p. 2479-2484. DOI 10.1093/jn/113.12.2479.

BENTLEY, B. et BAKER, I., 1983. *The biology of nectaries*. New York : Columbia University Press.

BLASCHON, B., GUTTENBERGER, H., HRASSNIGG, N. et CRAILSHEIM, K., 1999. Impact of bad weather on the development of the broodnest and pollen stores in a honeybee colony (Hymenoptera: Apidae). In : [en ligne]. 1999.

[Consulté le 19 septembre 2020]. Disponible à l'adresse : <https://pubag.nal.usda.gov/catalog/1951476>.

BLATT, Jasmina et ROCES, Flavio, 2002. The control of the proventriculus in the honeybee (*Apis mellifera carnica* L.) I. A dynamic process influenced by food quality and quantity? In : *Journal of Insect Physiology*. juin 2002. Vol. 48, n° 6, p. 643-654. DOI 10.1016/s0022-1910(02)00090-2.

BOCQUET, Michel, 1994. *Le nourrissage*. S.I. : OPIDA.

BORDIER, Célia, KLEIN, Simon, LE CONTE, Yves, BARRON, Andrew B. et ALAUX, Cédric, 2018. Stress decreases pollen foraging performance in honeybees. In : *The Journal of Experimental Biology*. 15 février 2018. Vol. 221, n° 4, p. jeb171470. DOI 10.1242/jeb.171470.

BRAVO, J., CARBONELL, V., SEPÚLVEDA, B., DELPORTE, C., VALDOVINOS, C.E., MARTÍN-HERNÁNDEZ, R. et HIGES, M., 2017. Antifungal activity of the essential oil obtained from *Cryptocarya alba* against infection in honey bees by *Nosema ceranae*. In : *Journal of Invertebrate Pathology*. octobre 2017. Vol. 149, p. 141-147. DOI 10.1016/j.jip.2017.08.012.

BREED, Michael D. et JULIAN, Glennis E., 1992. Do simple rules apply in honey-bee nestmate discrimination? In : *Nature*. juin 1992. Vol. 357, n° 6380, p. 685-686. DOI 10.1038/357685a0.

BRODSCHNEIDER, R. et CRAILSHEIM, K., 2011. Nutrition and health in honey bees. In : *Apidologie*. 2011. DOI 10.1051/apido/2010012.

BRODSCHNEIDER, Robert, RIESSBERGER-GALLÉ, Ulrike et CRAILSHEIM, Karl, 2009. Flight performance of artificially reared honeybees (*Apis mellifera*). In : *Apidologie*. 2009. Vol. 40, n° 4. DOI 10.1051/apido/2009006.

CAMPANA, Barbara J. et MOELLER, F. E., 1977. Honey Bees: Preference for and Nutritive Value of Pollen from Five Plant Sources. In : *Journal of Economic Entomology*. 1 février 1977. Vol. 70, n° 1, p. 39-41. DOI 10.1093/jee/70.1.39.

CARDINAULT, N., CAYEUX, M. -O. et PERCIE DU SERT, P., 2012. La propolis : origine, composition et propriétés. In : *Phytothérapie*. octobre 2012. Vol. 10, n° 5, p. 298-304. DOI 10.1007/s10298-012-0733-y.

CASTEELS, P., AMPE, C., JACOBS, F. et TEMPST, P., 1993. Functional and chemical characterization of Hymenoptaecin, an antibacterial polypeptide that is infection-inducible in the honeybee (*Apis mellifera*). In : *The Journal of Biological Chemistry*. 5 avril 1993. Vol. 268, n° 10, p. 7044-7054.

CASTELLI, L., BRANCHICCELA, B., GARRIDO, M., INVERNIZZI, C., PORRINI, M., ROMERO, H., SANTOS, E., ZUNINO, P. et ANTÚNEZ, K., 2020. Impact of Nutritional Stress on Honeybee Gut Microbiota, Immunity, and *Nosema ceranae* Infection. In : *Microbial Ecology*. novembre 2020. Vol. 80, n° 4, p. 908-919. DOI 10.1007/s00248-020-01538-1.

CHAPMAN, Reginald Frederick, 1998. *The Insects: Structure and Function*. S.I. : Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-57890-5.

CHAUVIN, R., 1962. [Nutrition of the bee]. In : *Annales De La Nutrition Et De L'alimentation*. 1962. Vol. 16(5), p. Rapp A41-A63.

COOK, Samantha M., AWMACK, Caroline S., MURRAY, Darren A. et WILLIAMS, Ingrid H., 2003. Are honey bees' foraging preferences affected by pollen amino acid composition? In : *Ecological Entomology*. 2003. Vol. 28, n° 5, p. 622-627. DOI 10.1046/j.1365-2311.2003.00548.x.

CORBY-HARRIS, Vanessa, MAES, Patrick et ANDERSON, Kirk E., 2014. The Bacterial Communities Associated with Honey Bee (*Apis mellifera*) Foragers. In : *PLOS ONE*. 16 avril 2014. Vol. 9, n° 4, p. e95056. DOI 10.1371/journal.pone.0095056.

CORDELLA, Christophe, MILITÃO, Julio S. L. T., CLÉMENT, Marie-Claude, DRAJNUDEL, Patrick et CABROL-BASS, Daniel, 2005. Detection and quantification of honey adulteration via direct incorporation of sugar syrups or bee-feeding: preliminary study using high-performance anion exchange chromatography with pulsed amperometric detection (HPAEC-PAD) and chemometrics. In : *Analytica Chimica Acta*. 28 février 2005. Vol. 531, n° 2, p. 239-248. DOI 10.1016/j.aca.2004.10.018.

CRAILSHEIM, K., 1990. The protein balance of the honey bee worker. In : *Apidologie*. 1990. Vol. 21, n° 5, p. 417-429.

CRAILSHEIM, K., SCHNEIDER, L. H. W., HRASSNIGG, N., BÜHLMANN, G., BROSCHE, U., GMEINBAUER, R. et SCHÖFFMANN, B., 1992. Pollen consumption and utilization in worker honeybees (*Apis mellifera carnica*): Dependence on individual age and function. In : *Journal of Insect Physiology*. 1 juin 1992. Vol. 38, n° 6, p. 409-419. DOI 10.1016/0022-1910(92)90117-V.

CRAILSHEIM, Karl, 1988. Regulation of food passage in the intestine of the honeybee (*Apis mellifera* L.). In : *Journal of Insect Physiology*. 1 janvier 1988. Vol. 34, n° 2, p. 85-90. DOI 10.1016/0022-1910(88)90158-8.

CRAILSHEIM, Karl et STOLBERG, Elisabeth, 1989. Influence of diet, age and colony condition upon intestinal proteolytic activity and size of the hypopharyngeal glands in the honeybee (*Apis mellifera* L.). In : *Journal of Insect Physiology*. 1 janvier 1989. Vol. 35, n° 8, p. 595-602. DOI 10.1016/0022-1910(89)90121-2.

CREMONZ, TÂNia M., DE JONG, David et BITONDI, MÁRcia M. G., 1998. Quantification of Hemolymph Proteins as a Fast Method for Testing Protein Diets for Honey Bees (Hymenoptera: Apidae). In : *Journal of Economic Entomology*. 1 décembre 1998. Vol. 91, n° 6, p. 1284-1289. DOI 10.1093/jee/91.6.1284.

CZEKOŃSKA, Krystyna, CHUDA-MICKIEWICZ, Bożena et SAMBORSKI, Jerzy, 2015. Quality of honeybee drones reared in colonies with limited and unlimited access to pollen. In : *Apidologie*. 2015. Vol. 46, n° 1, p. 1-9. DOI 10.1007/s13592-014-0296-z.

DADE, Harry Arthur, 1994. *Anatomy and Dissection of the Honeybee*. S.I. : I.B.R.A. ISBN 978-0-86098-214-2.

DAINAT, Benjamin, VANENGELSDORP, Dennis et NEUMANN, Peter, 2012. Colony collapse disorder in Europe. In : *Environmental Microbiology Reports*. février 2012. Vol. 4, n° 1, p. 123-125. DOI 10.1111/j.1758-2229.2011.00312.x.

DE GROOT, Antonius Petrus de, 1953. Protein and amino acid requirements of the honeybee (*Apis mellifica* L.). In : . 1953.

DECOURTYE, Axel, LECOMPTE, Philippe, PIERRE, Jacqueline, CHAUZAT, Marie-Pierre et THIÉBEAU, Pascal, 2007. Introduction de jachères florales en zones de grandes cultures : comment mieux concilier agriculture, biodiversité et apiculture ? In : *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*. septembre 2007. Vol. 54, n° 54, p. 33-56.

DI PASCALE, garance, SALIGNON, Marion, LE CONTE, Y., BELZUNCES, L, DECOURTYE, A., KRETZSCHMAR, A., SUCHAIL, Séverine, BRUNET, J.L. et ALAUX, C., 2013. Influence of pollen nutrition on honey bee health: Do pollen quality and diversity matter? In : *PLoS ONE*. 2013. Vol. 8, n° 8, p. e72016. DOI 10.1371/journal.pone.0072016.

DOBRIN, Scott E. et FAHRBACH, Susan E., 2012. Visual associative learning in restrained honey bees with intact antennae. In : *PloS One*. 2012. Vol. 7, n° 6, p. e37666. DOI 10.1371/journal.pone.0037666.

DOLEZAL, Adam G., BRENT, Colin S., HÖLLDOBLER, Bert et AMDAM, Gro V., 2012. Worker division of labor and endocrine physiology are associated in the harvester ant, *Pogonomyrmex californicus*. In : *The Journal of Experimental Biology*. 1 février 2012. Vol. 215, n° Pt 3, p. 454-460. DOI 10.1242/jeb.060822.

DOLEZAL, Adam G., CARRILLO-TRIPP, Jimena, JUDD, Timothy M., ALLEN MILLER, W., BONNING, Bryony C. et TOTH, Amy L., 2019. Interacting stressors matter: diet quality and virus infection in honeybee health. In : *Royal Society Open Science*. février 2019. Vol. 6, n° 2, p. 181803. DOI 10.1098/rsos.181803.

DOLEZAL, Adam G. et TOTH, Amy L., 2018. Feedbacks between nutrition and disease in honey bee health. In : *Current Opinion in Insect Science*. 2018. Vol. 26, p. 114-119. DOI 10.1016/j.cois.2018.02.006.

DUDLEY, Robert, 2002. *The biomechanics of insect flight: form, function, evolution*. S.I. : Princeton University Press.

EISCHEN, Frank A., ROTHENBUHLER, Walter C. et KULINČEVIĆ, Jovan M., 1983. Brood Rearing Associated with a Range of Worker-Larva Ratios in the Honeybee. In : *Journal of Apicultural Research*. 1 janvier 1983. Vol. 22, n° 3, p. 163-168. DOI 10.1080/00218839.1983.11100582.

ELDIN, Noran, EBEID, A., SALLAM, A. et BASUNY, N., 2018. Effect of Pollen Supplements and Substitutes on Honey Bee Queen Ovaries and Worker

Hypopharyngeal Glands. In : *Journal of Plant Protection and Pathology*. 1 février 2018. Vol. 9, p. 83-91. DOI 10.21608/jppp.2018.41253.

ELLIS, Amanda M. et JR, G. W. Hayes, 2009. An evaluation of fresh versus fermented diets for honey bees (*Apis mellifera*). In : *Journal of Apicultural Research*. 1 janvier 2009. Vol. 48, n° 3, p. 215-216. DOI 10.3896/IBRA.1.48.3.11.

EMERY, Olivier, SCHMIDT, Konstantin et ENGEL, Philipp, 2017. Immune system stimulation by the gut symbiont *Frischella perrara* in the honey bee (*Apis mellifera*). In : *Molecular Ecology*. mai 2017. Vol. 26, n° 9, p. 2576-2590. DOI 10.1111/mec.14058.

ENGEL, Philipp, MARTINSON, Vincent G. et MORAN, Nancy A., 2012. Functional diversity within the simple gut microbiota of the honey bee. In : *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 3 juillet 2012. Vol. 109, n° 27, p. 11002-11007. DOI 10.1073/pnas.1202970109.

ERLER, Silvio et MORITZ, Robin F. A., 2016. Pharmacophagy and pharmacophory: mechanisms of self-medication and disease prevention in the honeybee colony (*Apis mellifera*). In : *Apidologie*. 1 mai 2016. Vol. 47, n° 3, p. 389-411. DOI 10.1007/s13592-015-0400-z.

FANSON, Benjamin G., FANSON, Kerry V. et TAYLOR, Phillip W., 2012. Cost of reproduction in the Queensland fruit fly: Y-model versus lethal protein hypothesis. In : *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 22 décembre 2012. Vol. 279, n° 1749, p. 4893-4900. DOI 10.1098/rspb.2012.2033.

FARJAN, Marek, ŁOPIEŃSKA-BIERNAT, Elżbieta, LIPIŃSKI, Zbigniew, DMITRYJUK, Małgorzata et ŻÓŁTOWSKA, Krystyna, 2014. Supplementing with vitamin C the diet of honeybees (*Apis mellifera carnica*) parasitized with *Varroa destructor*: effects on antioxidative status. In : *Parasitology*. mai 2014. Vol. 141, n° 6, p. 770-776. DOI 10.1017/S0031182013002126.

FEIGENBAUM, C. et NAUG, D., 2010. The influence of social hunger on food distribution and its implications for disease transmission in a honeybee colony. In : *Insectes Sociaux*. 1 mai 2010. Vol. 57, p. 217-222. DOI 10.1007/s00040-010-0073-6.

FELDLAUFER, M. F., KNOX, D. A., LUSBY, W. R. et SHIMANUKI, H., 1993. Antimicrobial activity of fatty acids against *Bacillus* larvae, the causative agent of American foulbrood disease. In : *Apidologie*. 1993. Vol. 24, n° 2, p. 95-99. DOI 10.1051/apido:19930202.

FREE, J. B., 1957. The transmission of food between Worker Honeybees. In : *The British Journal of Animal Behaviour*. 1 avril 1957. Vol. 5, n° 2, p. 41-47. DOI 10.1016/S0950-5601(57)80023-9.

FRISCH, Karl von, 2014. *Bees: Their Vision, Chemical Senses, and Language*. S.l. : Cornell University Press. ISBN 978-0-8014-7176-6.

FRISCH, Karl von et DALCQ, André, 2017. *Vie et moeurs des abeilles*. S.l. : Albin Michel. ISBN 978-2-226-23768-2.

FRIZZERA, Davide, FABBRO, Simone, ORTIS, Giacomo, ZANNI, Virginia, BORTOLOMEAZZI, Renzo, NAZZI, Francesco et ANNOSCIA, Desiderato, 2020. Possible side effects of sugar supplementary nutrition on honey bee health. In : *Apidologie*. 10 mars 2020. Vol. 51. DOI 10.1007/s13592-020-00745-6.

GHAZOUL, Jaboury, 2005. Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. In : *Trends in Ecology & Evolution*. 1 juillet 2005. Vol. 20, n° 7, p. 367-373. DOI 10.1016/j.tree.2005.04.026.

GILLESPIE, J. P., KANOST, M. R. et TRENCZEK, T., 1997. Biological mediators of insect immunity. In : *Annual Review of Entomology*. 1997. Vol. 42, p. 611-643. DOI 10.1146/annurev.ento.42.1.611.

GOODMAN, Lesley J., 2003. *Form and Function in the Honey Bee*. S.I. : International Bee Research Association. ISBN 978-0-86098-243-2.

GRANDISON, Richard C., PIPER, Matthew D.W. et PARTRIDGE, Linda, 2009. Amino acid imbalance explains extension of lifespan by dietary restriction in *Drosophila*. In : *Nature*. 24 décembre 2009. Vol. 462, n° 7276, p. 1061-1064. DOI 10.1038/nature08619.

GULER, Ahmet, KOCAOKUTGEN, Hasan, ÖNDER, Hasan, EKINCI, Deniz et BIYIK, Selim, 2014. Detection of adulterated honey produced by honeybee (*Apis mellifera* L.) colonies fed with different levels of commercial industrial sugar (C3 and C4 plants) syrups by the carbon isotope ratio analysis. In : *Food Chemistry*. 1 juillet 2014. Vol. 155, p. 155-160. DOI 10.1016/j.foodchem.2014.01.033.

HAGEDORN, H. et MOELLER, F. E., 1967. The Rate of Pollen Consumption by Newly Emerged Honeybees. In : . S.I. : s.n. 1967.

HAHN, Daniel A. et DENLINGER, David L., 2011. Energetics of insect diapause. In : *Annual Review of Entomology*. 2011. Vol. 56, p. 103-121. DOI 10.1146/annurev-ento-112408-085436.

HAMBÄCK, Peter A., 2016. Getting the smell of it--odour cues structure pollinator networks. In : *The Journal of Animal Ecology*. mars 2016. Vol. 85, n° 2, p. 315-317. DOI 10.1111/1365-2656.12454.

HASKELL, Peter T. et MCEWEN, Peter (éd.), 1998. *Ecotoxicology: Pesticides and beneficial organisms*. S.I. : Springer US. ISBN 978-0-412-81290-3.

HAYDAK, Mykola H., 1970. Honey Bee Nutrition. In : *Annual Review of Entomology*. 1970. Vol. 15, n° 1, p. 143-156. DOI 10.1146/annurev.en.15.010170.001043.

HAYDAK, Mykola H. et DIETZ, Alfred, 1972. Cholesterol, Pantothenic Acid, Pyridoxine and Thiamine Requirements of Honeybees for Brood Rearing. In : *Journal of Apicultural Research*. 1 janvier 1972. Vol. 11, n° 2, p. 105-109. DOI 10.1080/00218839.1972.11099707.

HE, Xu Jiang, ZHANG, Xue Chuan, JIANG, Wu Jun, BARRON, Andrew B., ZHANG, Jian Hui et ZENG, Zhi Jiang, 2016. Starving honey bee (*Apis mellifera*) larvae signal pheromonally to worker bees. In : *Scientific Reports*. 29 février 2016. Vol. 6, n° 1, p. 22359. DOI 10.1038/srep22359.

HECHT, Selig et WOLF, Ernst, 1929. The visual acuity of the honey bee. In : *The Journal of General Physiology*. 20 juillet 1929. Vol. 12, n° 6, p. 727-760.

HEMPEL DE IBARRA, N., VOROBYEV, M. et MENZEL, R., 2014. Mechanisms, functions and ecology of colour vision in the honeybee. In : *Journal of Comparative Physiology. A, Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. 2014. Vol. 200, n° 6, p. 411-433. DOI 10.1007/s00359-014-0915-1.

HERBERT, E. W. et SHIMANUKI, H., 1978a. Chemical composition and nutritive value of bee-stored pollen. In : *Apidologie*. 1978. Vol. 9, n° 1, p. 33-40.

HERBERT, E. W. et SHIMANUKI, H., 1978b. Mineral requirements for brood-rearing by honeybees fed a synthetic diet. In : . 1978. DOI 10.1080/00218839.1978.11099916.

HERMANI, Henry, 2012. *Social Insects V3*. S.l. : Elsevier. ISBN 978-0-323-14896-2.

HOOVER, Shelley E. R., HIGO, Heather A. et WINSTON, Mark L., 2005. Worker honey bee ovary development: seasonal variation and the influence of larval and adult nutrition. In : *Journal of Comparative Physiology B*. 15 octobre 2005. Vol. 176, n° 1, p. 55. DOI 10.1007/s00360-005-0032-0.

HOWARD, Ralph W. et BLOMQUIST, Gary J., 2005. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. In : *Annual Review of Entomology*. 2005. Vol. 50, p. 371-393. DOI 10.1146/annurev.ento.50.071803.130359.

HRASSNIGG, Norbert et CRAILSHEIM, Karl, 2005. Differences in drone and worker physiology in honeybees (*Apis mellifera*). In : <http://dx.doi.org/10.1051/apido:2005015>. 1 avril 2005. Vol. 36. DOI 10.1051/apido:2005015.

HRONCOVA, Zuzana, HAVLIK, Jaroslav, KILLER, Jiri, DOSKOCIL, Ivo, TYL, Jan, KAMLER, Martin, TITERA, Dalibor, HAKL, Josef, MRAZEK, Jakub, BUNESOVA, Vera et RADA, Vojtech, 2015. Variation in honey bee gut microbial diversity affected by ontogenetic stage, age and geographic location. In : *PloS One*. 2015. Vol. 10, n° 3, p. e0118707. DOI 10.1371/journal.pone.0118707.

HUANG, Shao Kang, CSAKI, Tamas, DOUBLET, Vincent, DUSSAUBAT, Claudia, EVANS, Jay D., GAJDA, Anna M., GREGORC, Alex, HAMILTON, Michele C., KAMLER, Martin, LECOCQ, Antoine, MUZ, Mustafa N., NEUMANN, Peter, ÖZKIRIM, Asli, SCHIESSER, Aygün, SOHR, Alex R., TANNER, Gina, TOZKAR, Cansu Özge, WILLIAMS, Geoffrey R., WU, Lyman, ZHENG, Huoqing et CHEN, Yan Ping, 2014. Evaluation of Cage Designs and Feeding Regimes for Honey Bee (Hymenoptera: Apidae) Laboratory Experiments. In : *Journal of Economic Entomology*. 1 février 2014. Vol. 107, n° 1, p. 54-62. DOI 10.1603/EC13213.

HUANG, Zachary, 2010. Honey Bee Nutrition. In : . 2010. p. 6.

HURST, Louis S. et LLOYD, Norman E., 1983. Process for producing glucose/fructose syrups from unrefined starch hydrolysates [en ligne]. US4376824A. 15 mars 1983. [Consulté le 12 octobre 2020]. Disponible à l'adresse : <https://patents.google.com/patent/US4376824A/en>. US06/258,183

IMDORF, Anton, RICKLI, Matthias, KILCHENMANN, Verena, BOGDANOV, Stefan et WILLE, Hans, 1998. Nitrogen and mineral constituents of honey bee worker brood during pollen shortage. In : *Apidologie*. 1998. Vol. 29, n° 4, p. 315-325. DOI 10.1051/apido:19980402.

JÆGER, Paul, 1935. Sort des gamètes et du noyau végétatif. Faculté germinative du pollen de *Knautia arvensis* Coult. In : *Bulletin de la Société Botanique de France*. janvier 1935. Vol. 82, n° 2, p. 182-185. DOI 10.1080/00378941.1935.10832971.

JAUMANN, Sarah, SCUDELARI, Robin et NAUG, Dhruva, 2013. Energetic cost of learning and memory can cause cognitive impairment in honeybees. In : *Biology Letters*. 23 août 2013. Vol. 9, n° 4, p. 20130149. DOI 10.1098/rsbl.2013.0149.

JEAN-PROST, Pierre et MÉDORI, Paul, 1987. *Apiculture: connaître l'abeille, conduire le rucher*. S.l. : Lavoisier. ISBN 978-2-85206-375-4.

JOHANSEN, Carl A., MAYER, Daniel F., EVES, Jack D. et KIOUS, Christopher W., 1983. Pesticides and Bees1. In : *Environmental Entomology*. 1 octobre 1983. Vol. 12, n° 5, p. 1513-1518. DOI 10.1093/ee/12.5.1513.

JOHANSSON, T. S. K. et JOHANSSON, M. P., 1977. Feeding Honeybees Pollen and Pollen Substitutes. In : *Bee World*. 1 janvier 1977. Vol. 58, n° 3, p. 105-118. DOI 10.1080/0005772X.1977.11097658.

JOHNSON, Brian R., 2010. Division of labor in honeybees: form, function, and proximate mechanisms. In : *Behavioral Ecology and Sociobiology*. janvier 2010. Vol. 64, n° 3, p. 305-316. DOI 10.1007/s00265-009-0874-7.

KEARNS, Carol A., INOUYE, David W. et WASER, Nickolas M., 1998. ENDANGERED MUTUALISMS: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. In : *Annual review of ecology and systematics*. 1 novembre 1998. DOI 10.1146/annurev.ecolsys.29.1.83.

KELLER, A., DANNER, N., GRIMMER, G., ANKENBRAND, M., VON DER OHE, K., VON DER OHE, W., ROST, S., HÄRTEL, S. et STEFFAN-DEWENTER, I., 2015. Evaluating multiplexed next-generation sequencing as a method in palynology for mixed pollen samples. In : *Plant Biology (Stuttgart, Germany)*. mars 2015. Vol. 17, n° 2, p. 558-566. DOI 10.1111/plb.12251.

KELLER, Laurent et JEMIELITY, Stephanie, 2006. Social insects as a model to study the molecular basis of ageing. In : *Experimental Gerontology*. 1 juin 2006. Vol. 41, n° 6, p. 553-556. DOI 10.1016/j.exger.2006.04.002.

KEVAN, Peter G., 1975. Forest application of the insecticide fenitrothion and its effect on wild bee pollinators (Hymenoptera: Apoidea) of lowbush blueberries (*Vaccinium*

SPP.) in Southern New Brunswick, Canada. In : *Biological Conservation*. 1 juin 1975. Vol. 7, n° 4, p. 301-309. DOI 10.1016/0006-3207(75)90045-2.

KLEIMAN, Chantal, 2001. *La reproduction des angiospermes*. S.l. : Belin. ISBN 978-2-7011-2849-8.

KLEIN, Alexandra-Maria, VAISSIÈRE, Bernard E, CANE, James H, STEFFAN-DEWENTER, Ingolf, CUNNINGHAM, Saul A, KREMEN, Claire et TSCHARNTKE, Teja, 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. In : *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 7 février 2007. Vol. 274, n° 1608, p. 303-313. DOI 10.1098/rspb.2006.3721.

KLEIN, Simon, CABIROL, Amélie, DEVAUD, Jean-Marc, BARRON, Andrew et LIHOREAU, Mathieu, 2017. Why Bees Are So Vulnerable to Environmental Stressors. In : *Trends in Ecology & Evolution*. 19 janvier 2017. Vol. 32. DOI 10.1016/j.tree.2016.12.009.

KNECHT, D. et KAATZ, H. H., 1990. Patterns of larval food production by hypopharyngeal glands in adult worker honey bees. In : *Apidologie*. 1990. Vol. 21, n° 5, p. 457-468. DOI 10.1051/apido:19900507.

KRITSKY, Gene, 2017. Beekeeping from Antiquity Through the Middle Ages. In : *Annual Review of Entomology*. 31 2017. Vol. 62, p. 249-264. DOI 10.1146/annurev-ento-031616-035115.

KUÉNY, G., 1950. Scènes Apicoles Dans L'ancienne Egypte. In : *Journal of Near Eastern Studies*. 1950. Vol. 9, n° 2, p. 84-93.

KUNERT, Karl et CRAILSHEIM, Karl, 1988. Seasonal Changes in Carbohydrate, Lipid and Protein Content in Emerging Worker Honeybees and their Mortality. In : *Journal of Apicultural Research*. 1 janvier 1988. Vol. 27, n° 1, p. 13-21. DOI 10.1080/00218839.1988.11100775.

KWONG, Waldan K., MANCENIDO, Amanda L. et MORAN, Nancy A., 2017. Immune system stimulation by the native gut microbiota of honey bees. In : *Royal Society Open Science*. février 2017. Vol. 4, n° 2, p. 170003. DOI 10.1098/rsos.170003.

KWONG, Waldan K. et MORAN, Nancy A., 2016. Gut microbial communities of social bees. In : *Nature Reviews. Microbiology*. 2016. Vol. 14, n° 6, p. 374-384. DOI 10.1038/nrmicro.2016.43.

LACORDAIRE, Théodore, 1834. *Introduction à l'entomologie: comprenant les principes généraux de l'anatomie et de la physiologie des insectes, des détails sur leurs mœurs et un résumé des principaux systèmes de classification proposés jusqu'à ce jour ces animaux*. S.l. : Roret.

LE CONTE, Y. et NAVAJAS, M., 2008. Climate change: impact on honey bee populations and diseases. In : *Revue Scientifique Et Technique (International Office of Epizootics)*. août 2008. Vol. 27, n° 2, p. 485-497, 499-510.

LEFEBVRE, Sebastien, 2017. *Les lipides en alimentation animale* [en ligne]. École thématique. France. [Consulté le 9 octobre 2020]. Disponible à l'adresse : <https://hal.archives-ouvertes.fr/cel-01570928>.

LIAO, Caiying, XU, Yuejun, SUN, Yu, LEHNERT, Matthew S., XIANG, Wuweikai, WU, Jianing et WU, Zhigang, 2020. Feeding behavior of honey bees on dry sugar. In : *Journal of Insect Physiology*. 1 juillet 2020. Vol. 124, p. 104059. DOI 10.1016/j.jinsphys.2020.104059.

LUCANO, M. J., CERNICCHIARO, G., WAJNBERG, E. et ESQUIVEL, D. M. S., 2006. Stingless bee antennae: a magnetic sensory organ? In : *Biometals: An International Journal on the Role of Metal Ions in Biology, Biochemistry, and Medicine*. juin 2006. Vol. 19, n° 3, p. 295-300. DOI 10.1007/s10534-005-0520-4.

MAES, Patrick W., RODRIGUES, Pedro A. P., OLIVER, Randy, MOTT, Brendon M. et ANDERSON, Kirk E., 2016. Diet-related gut bacterial dysbiosis correlates with impaired development, increased mortality and Nosema disease in the honeybee (*Apis mellifera*). In : *Molecular Ecology*. 2016. Vol. 25, n° 21, p. 5439-5450. DOI 10.1111/mec.13862.

MAKLAKOV, Alexei A., SIMPSON, Stephen J., ZAJITSCHKEK, Felix, HALL, Matthew D., DESSMANN, Josephine, CLISSOLD, Fiona, RAUBENHEIMER, David, BONDURIANSKY, Russell et BROOKS, Robert C., 2008. Sex-specific fitness effects of nutrient intake on reproduction and lifespan. In : *Current biology: CB*. 22 juillet 2008. Vol. 18, n° 14, p. 1062-1066. DOI 10.1016/j.cub.2008.06.059.

MANNING, Rob, 2015. Fatty acids in pollen: A review of their importance for honey bees. In : *Bee World*. 1 avril 2015. Vol. 82, p. 60-75. DOI 10.1080/0005772X.2001.11099504.

MAO, Wenfu, SCHULER, Mary A. et BERENBAUM, May R., 2013. Honey constituents up-regulate detoxification and immunity genes in the western honey bee *Apis mellifera*. In : *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 28 mai 2013. Vol. 110, n° 22, p. 8842-8846. DOI 10.1073/pnas.1303884110.

MARTIN, Stephen et JONES, Graeme, 2004. Conservation of Bio synthetic pheromone pathways in honeybees *Apis*. In : *Die Naturwissenschaften*. 1 juin 2004. Vol. 91, p. 232-6. DOI 10.1007/s00114-004-0517-9.

MARTINS, Juliana R., NUNES, Francis MF, CRISTINO, Alexandre S., SIMÕES, Zilá LP et BITONDI, Márcia MG, 2010. The four hexamerin genes in the honey bee: structure, molecular evolution and function deduced from expression patterns in queens, workers and drones. In : *BMC Molecular Biology*. 26 mars 2010. Vol. 11, n° 1, p. 23. DOI 10.1186/1471-2199-11-23.

MATTILA, Heather R. et OTIS, Gard W., 2006. The effects of pollen availability during larval development on the behaviour and physiology of spring-reared honey bee workers. In : *Apidologie*. 1 septembre 2006. Vol. 37, n° 5, p. 533-546. DOI 10.1051/apido:2006037.

- MAURIZIO, Anna et HODGES, F. E. D., 1950. The Influence of Pollen Feeding and Brood Rearing on the Length of Life and Physiological Condition of the Honeybee Preliminary Report. In : *Bee World*. 1 février 1950. Vol. 31, n° 2, p. 9-12. DOI 10.1080/0005772X.1950.11094617.
- MAYACK, Christopher et NAUG, Dhruva, 2015. Starving honeybees lose self-control. In : *Biology Letters*. janvier 2015. Vol. 11, n° 1, p. 20140820. DOI 10.1098/rsbl.2014.0820.
- MENDOZA, Yamandú, ANTÚNEZ, Karina, BRANCHICCELA, Belén, ANIDO, Matilde, SANTOS, Estela et INVERNIZZI, Ciro, 2014. Nosema ceranae and RNA viruses in European and Africanized honeybee colonies (*Apis mellifera*) in Uruguay. In : *Apidologie*. 2014. Vol. 45, n° 2, p. 224-234. DOI 10.1007/s13592-013-0241-6.
- MEYER, Sylvie, REEB, Catherine et BOSDEVEIX, Robin, 2004. *Botanique: biologie et physiologie végétales*. S.I. : Maloine. ISBN 978-2-224-02767-4.
- MICHEU, S, CRAILSHEIM, Karl et LEONHARD, B, 2000. Importance of proline & other amino acids during honeybee flight (*Apis mellifera carnica* POLLMANN). In : *Amino acids*. 1 février 2000. Vol. 18, p. 157-75. DOI 10.1007/s007260050014.
- MILLWARD, D. J., FEREDAY, A., GIBSON, N. et PACY, P. J., 1997. Aging, protein requirements, and protein turnover. In : *The American Journal of Clinical Nutrition*. octobre 1997. Vol. 66, n° 4, p. 774-786. DOI 10.1093/ajcn/66.4.774.
- MORITZ, Robin et SOUTHWICK, Edward E., 2012. *Bees as Superorganisms: An Evolutionary Reality*. S.I. : Springer Science & Business Media. ISBN 978-3-642-84666-3.
- MOYERS, Brook T., OWENS, Gregory L., BAUTE, Gregory J. et RIESEBERG, Loren H., 2017. The genetic architecture of UV floral patterning in sunflower. In : *Annals of Botany*. juillet 2017. Vol. 120, n° 1, p. 39-50. DOI 10.1093/aob/mcx038.
- N. STANDIFER, L., F. MCCAUGHEY, W., E. DIXON, S., GILLIAM, Martha et M. LOPER, G., 1980. Biochemistry and microbiology of pollen collected by honey bees (*Apis mellifera*). In : *Apidologie*. 1980. Vol. 11, n° 2, p. 163-171.
- NAGAI, Takeshi et INOUE, Reiji, 2004. Preparation and the functional properties of water extract and alkaline extract of royal jelly. In : *Food Chemistry*. 1 février 2004. Vol. 84, n° 2, p. 181-186. DOI 10.1016/S0308-8146(03)00198-5.
- NELSON, C. Mindy, IHLE, Kate E., FONDRK, M. Kim, PAGE, Robert E. et AMDAM, Gro V., 2007. The gene vitellogenin has multiple coordinating effects on social organization. In : *PLoS biology*. mars 2007. Vol. 5, n° 3, p. e62. DOI 10.1371/journal.pbio.0050062.
- NEUKIRCH, Angelika, 2004. Dependence of the life span of the honeybee (*Apis mellifica*) upon flight performance and energy consumption. In : *Journal of comparative physiology*. 2004. DOI 10.1007/BF00688714.

NEUMANN, Peter et CARRECK, Norman L, 2010. Honey bee colony losses. In : *Journal of Apicultural Research*. janvier 2010. Vol. 49, n° 1, p. 1-6. DOI 10.3896/IBRA.1.49.1.01.

NICHOLSON, George, 1886. *"The" Illustrated Dictionary of Gardening: Ero. to Lav.* 1886. S.l. : L. Upcott Gill.

NICOLSON, S. W., 2009. Water homeostasis in bees, with the emphasis on sociality. In : *Journal of Experimental Biology*. 1 février 2009. Vol. 212, n° 3, p. 429-434. DOI 10.1242/jeb.022343.

NICOLSON, Susan et HUMAN, Hannelie, 2013. Chemical composition of the 'low quality' pollen of sunflower (*Helianthus annuus*, Asteraceae). In : *Apidologie*. 2013. Vol. 44, n° 2, p. 144-152. DOI 10.1007/s13592-012-0166-5.

NICOLSON, Susan W et HUMAN, Hannelie, 2008. Bees get a head start on honey production. In : *Biology Letters*. 23 juin 2008. Vol. 4, n° 3, p. 299-301. DOI 10.1098/rsbl.2008.0034.

NICOLSON, Susan W., NEPI, Massimo et PACINI, Ettore, 2007. *Nectaries and Nectar*. S.l. : Springer Science & Business Media. ISBN 978-1-4020-5937-7.

OLDROYD, B., RATNIEKS, F. et WOSSLER, T., 2002. Egg-marking pheromones in honey-bees *Apis mellifera*. In : *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2002. DOI 10.1007/s00265-002-0480-4.

OMAR, Eslam, ABD-ELLA, Aly A., KHODAIRY, Mohammed M., MOOSBECKHOFER, Rudolf, CRAILSHEIM, Karl et BRODSCHNEIDER, Robert, 2017. Influence of different pollen diets on the development of hypopharyngeal glands and size of acid gland sacs in caged honey bees (*Apis mellifera*). In : *Apidologie*. 1 juillet 2017. Vol. 48, n° 4, p. 425-436. DOI 10.1007/s13592-016-0487-x.

PAES-DE-OLIVEIRA, Vagner T., POIANI, Silvana B., ANTONIALLI, William F. et DA CRUZ-LANDIM, Carminda, 2008. Morphometric changes on honeybee *Apis mellifera* L. workers fat body cells after juvenile hormone topic application at emergence. In : *Micron (Oxford, England: 1993)*. juin 2008. Vol. 39, n° 4, p. 426-430. DOI 10.1016/j.micron.2007.02.002.

PAIN, Janine et MAUGENET, J., 1966. Recherches biochimiques et physiologiques sur le pollen emmagasiné par les abeilles. In : *Annales de l'Abeille*. 1966. Vol. 9, n° 3, p. 209-236. DOI 10.1051/apido:19660302.

PANKIW, T. et JR, R.E., 2000. Pankiw T, Page RE. Response thresholds to sucrose predict foraging division of labor in honeybees. *Behav Ecol Sociobiol* 47: 265-267. In : *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1 mars 2000. Vol. 47, p. 265-267. DOI 10.1007/s002650050664.

PAOLI, Pier P., DONLEY, Dion, STABLER, Daniel, SASEENDRANATH, Anumodh, NICOLSON, Susan W., SIMPSON, Stephen J. et WRIGHT, Geraldine A., 2014. Nutritional balance of essential amino acids and carbohydrates of the adult worker

honeybee depends on age. In : *Amino Acids*. juin 2014. Vol. 46, n° 6, p. 1449-1458. DOI 10.1007/s00726-014-1706-2.

PARK, O. W., 1928. Further Studies on the Evaporation Of Nectar. In : *Journal of Economic Entomology*. 1 décembre 1928. Vol. 21, n° 6, p. 882-887. DOI 10.1093/jee/21.6.882.

PARK, Wallace, 1925. The Storing and Ripening of Honey by Honeybees. In : *Journal of Economic Entomology*. 1 avril 1925. Vol. 18, n° 2, p. 405-410. DOI 10.1093/jee/18.2.405.

PASQUALE, Garance Di, ALAUX, Cédric, CONTE, Yves Le, ODOUX, Jean-François, PIOZ, Maryline, VAISSIÈRE, Bernard E., BELZUNCES, Luc P. et DECOURTYE, Axel, 2016. Variations in the Availability of Pollen Resources Affect Honey Bee Health. In : *PLOS ONE*. 15 septembre 2016. Vol. 11, n° 9, p. e0162818. DOI 10.1371/journal.pone.0162818.

PĂTRUICĂ, S. et HUȚU, I., 2013. Economic benefits of using prebiotic and probiotic products as supplements in stimulation feeds administered to bee colonies. In : . 2013. DOI 10.3906/VET-1110-20.

PENG, Ying-Shin et MARSTON, Jerry M., 1986. Filtering mechanism of the honey bee proventriculus. In : *Physiological Entomology*. 1986. Vol. 11, n° 4, p. 433-439. DOI 10.1111/j.1365-3032.1986.tb00434.x.

PERNAL, Stephen F. et CURRIE, Robert W., 2000. Pollen quality of fresh and 1-year-old single pollen diets for worker honey bees (*Apis mellifera* L.). In : *Apidologie*. 1 mai 2000. Vol. 31, n° 3, p. 387-409. DOI 10.1051/apido:2000130.

PONTOH, J. et LOW, N. H., 2002. Purification and characterization of beta-glucosidase from honey bees (*Apis mellifera*). In : *Insect Biochemistry and Molecular Biology*. juin 2002. Vol. 32, n° 6, p. 679-690. DOI 10.1016/s0965-1748(01)00147-3.

PTASZYŃSKA, Aneta A., BORSUK, Grzegorz, ZDYBICKA-BARABAS, Agnieszka, CYTRYŃSKA, Małgorzata et MAŁEK, Wanda, 2016. Are commercial probiotics and prebiotics effective in the treatment and prevention of honeybee nosemosis C? In : *Parasitology Research*. janvier 2016. Vol. 115, n° 1, p. 397-406. DOI 10.1007/s00436-015-4761-z.

RAMSEIER, Hans, FÜGLISTALLER, Dominik, LÄDRACH, Christina et RAMSEIER, Christian, 2016. Les bandes fleuries favorisent les abeilles -domestiques et sauvages. In : . 2016. p. 8.

REINHARDT, Joseph F., 1939. Ventilating the Bee Colony to Facilitate the Honey Ripening Process. In : *Journal of Economic Entomology*. 1 octobre 1939. Vol. 32, n° 5, p. 654-660. DOI 10.1093/jee/32.5.654.

REITH, Martin, BAUMANN, Gisela, CLASSEN-BOCKHOFF, Regine et SPECK, Thomas, 2007. New Insights into the Functional Morphology of the Lever Mechanism

of *Salvia pratensis* (Lamiaceae). In : *Annals of Botany*. août 2007. Vol. 100, n° 2, p. 393-400. DOI 10.1093/aob/mcm031.

RIBBANDS, Ronald, 2016. *The Behaviour and Social Life of Honeybees*. S.I. : Northern Bee Books. ISBN 978-1-908904-87-4.

RICHARDS, A. J., 2001. Does Low Biodiversity Resulting from Modern Agricultural Practice Affect Crop Pollination and Yield? In : *Annals of Botany*. 1 août 2001. Vol. 88, n° 2, p. 165-172. DOI 10.1006/anbo.2001.1463.

ROULSTON, T. H. et CANE, J. H., 2000. Pollen nutritional content and digestibility for animals. In : *Plant Systematics and Evolution*. 1 mars 2000. Vol. 222, n° 1, p. 187-209. DOI 10.1007/BF00984102.

ROUSSEL, M., VILLAY, A., DELBAC, F., MICHAUD, P., LAROCHE, C., RORIZ, D., EL ALAOU, H. et DIOGON, M., 2015. Antimicrosporidian activity of sulphated polysaccharides from algae and their potential to control honeybee nosemosis. In : *Carbohydrate Polymers*. 20 novembre 2015. Vol. 133, p. 213-220. DOI 10.1016/j.carbpol.2015.07.022.

RUIZ-ARGUESO, T. et RODRIGUEZ-NAVARRO, A., 1975. Microbiology of Ripening Honey. In : *Applied Microbiology*. décembre 1975. Vol. 30, n° 6, p. 893-896.

SAMMATARO, Diana et WEISS, Milagra, 2013. Comparison of productivity of colonies of honey bees, *Apis mellifera*, supplemented with sucrose or high fructose corn syrup. In : *Journal of Insect Science*. 2013. Vol. 13, p. 19. DOI 10.1673/031.013.1901.

SCHLÜNS, Helge, SCHLÜNS, Ellen, VAN PRAAGH, Job et MORITZ, Robin, 2003. Sperm numbers in drone honeybees (*Apis mellifera*) depend on body size. In : *Apidologie*. 2003. Vol. 34, n° 6, p. 577-584. DOI 10.1051/apido:2003051.

SCHMICKL, Thomas et CRAILSHEIM, Karl, 2001. Cannibalism and early capping: Strategy of honeybee colonies in times of experimental pollen shortages. In : *Journal of comparative physiology. A, Sensory, neural, and behavioral physiology*. 1 octobre 2001. Vol. 187, p. 541-7. DOI 10.1007/s003590100226.

SCHMIDT, Justin O., 1984. Feeding Preferences of *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae): Individual versus Mixed Pollen Species. In : *Journal of the Kansas Entomological Society*. 1984. Vol. 57, n° 2, p. 323-327. JSTOR

SCHMITZOVÁ, J., KLAUDINY, J., ALBERT, S., SCHRÖDER, W., SCHRECKENGOST, W., HANES, J., JÚDOVÁ, J. et SIMÚTH, J., 1998. A family of major royal jelly proteins of the honeybee *Apis mellifera* L. In : *Cellular and molecular life sciences: CMLS*. septembre 1998. Vol. 54, n° 9, p. 1020-1030. DOI 10.1007/s000180050229.

SCHWARZ, Ryan S., HUANG, Qiang et EVANS, Jay D., 2015. Hologenome theory and the honey bee pathosphere. In : *Current Opinion in Insect Science*. août 2015. Vol. 10, p. 1-7. DOI 10.1016/j.cois.2015.04.006.

- SCHWARZ, Ryan S., MORAN, Nancy A. et EVANS, Jay D., 2016. Early gut colonizers shape parasite susceptibility and microbiota composition in honey bee workers. In : *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 16 2016. Vol. 113, n° 33, p. 9345-9350. DOI 10.1073/pnas.1606631113.
- SCOFIELD, Hailey N. et MATTILA, Heather R., 2015. Honey Bee Workers That Are Pollen Stressed as Larvae Become Poor Foragers and Waggle Dancers as Adults. In : *PLOS ONE*. 8 avril 2015. Vol. 10, n° 4, p. e0121731. DOI 10.1371/journal.pone.0121731.
- SEEHUUS, Siri-Christine, NORBERG, Kari, GIMSA, Ulrike, KREKLING, Trygve et AMDAM, Gro, 2006. Reproductive protein protects functionally sterile honey bee workers from oxidative stress. In : *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1 février 2006. Vol. 103, p. 962-7. DOI 10.1073/pnas.0502681103.
- SEELEY, Thomas D., 1982. Adaptive significance of the age polyethism schedule in honeybee colonies. In : *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1 décembre 1982. Vol. 11, n° 4, p. 287-293. DOI 10.1007/BF00299306.
- SHI, Guanya, WU, Jianing et YAN, Shaoze, 2017. Drag Reduction in a Natural High-Frequency Swinging Micro-Articulation: Mouthparts of the Honey Bee. In : *Journal of Insect Science (Online)*. 1 janvier 2017. Vol. 17, n° 2. DOI 10.1093/jisesa/iew122.
- SIMPSON, J., 1960. The functions of the salivary glands of *Apis mellifera*. In : *Journal of Insect Physiology*. 1 juin 1960. Vol. 4, n° 2, p. 107-121. DOI 10.1016/0022-1910(60)90073-1.
- SINGH, R. P. et SINGH, P. N., 1996. Amino acid and lipid spectra of larvae of honey bee (*Apis cerana* Fabr) feeding on mustard pollen. In : *Apidologie*. 1996. Vol. 27, n° 1, p. 21-28. DOI 10.1051/apido:19960103.
- SMITH, Michael L., KOENIG, Phoebe A. et PETERS, Jacob M., 2017. The cues of colony size: how honey bees sense that their colony is large enough to begin to invest in reproduction. In : *Journal of Experimental Biology*. 1 mai 2017. Vol. 220, n° 9, p. 1597-1605. DOI 10.1242/jeb.150342.
- SNODGRASS, Robert E., 1956. *Anatomy of the Honey Bee*. S.I. : Cornell University Press. ISBN 978-0-8014-9302-7.
- SOMERVILLE, Doug, 2005a. *Fat Bees Skinny Bees: A Manual on Honey Bee Nutrition for Beekeepers: a Report for the Rural Industries Research and Development Corporation*. S.I. : Rural Industries Research and Development Corporation. ISBN 978-1-74151-152-9.
- SOMERVILLE, Doug, 2005b. Lipid content of honey bee-collected pollen from south-east Australia. In : *Australian Journal of Experimental Agriculture - AUST J EXP AGR*. 1 janvier 2005. Vol. 45. DOI 10.1071/EA03190.
- SOMERVILLE, Dr Douglas, 2014. Feeding sugar to honey bees. In : . 2014. p. 7.

STABENTHEINER, Anton, KOVAC, Helmut et BRODSCHNEIDER, Robert, 2010. Honeybee colony thermoregulation--regulatory mechanisms and contribution of individuals in dependence on age, location and thermal stress. In : *PloS One*. 29 janvier 2010. Vol. 5, n° 1, p. e8967. DOI 10.1371/journal.pone.0008967.

STANDIFER, L. N., 1980. Honey Bee Nutrition and Supplemental Feeding. In : [en ligne]. 1980. [Consulté le 9 octobre 2020]. Disponible à l'adresse : <https://beesource.com/resources/usda/honey-bee-nutrition-and-supplemental-feeding/>.

SZABO, Tibor I., 1980. Effect of Weather Factors on Honeybee Flight Activity and Colony Weight Gain. In : *Journal of Apicultural Research*. 1 janvier 1980. Vol. 19, n° 3, p. 164-171. DOI 10.1080/00218839.1980.11100017.

SZENTGYÖRGYI, Hajnalka, CZEKOŃSKA, Krystyna et TOFILSKI, Adam, 2016. The Effects of Starvation of Honey Bee Larvae on Reproductive Quality and Wing Asymmetry of Honey Bee Drones. In : *Journal of Apicultural Science*. 1 août 2016. Vol. 61. DOI 10.1515/jas-2017-0018.

SZOLDERITS, Maria Julia et CRAILSHEIM, Karl, 1993. A comparison of pollen consumption and digestion in honeybee (*Apis mellifera carnica*) drones and workers. In : *Journal of Insect Physiology*. 1 octobre 1993. Vol. 39, n° 10, p. 877-881. DOI 10.1016/0022-1910(93)90120-G.

TAMURA, Shougo, AMANO, Shizuka, KONO, Toru, KONDOH, Jun, YAMAGUCHI, Kikuji, KOBAYASHI, Seiichi, AYABE, Tokiyoshi et MORIYAMA, Takanori, 2009. Molecular characteristics and physiological functions of major royal jelly protein 1 oligomer. In : *Proteomics*. décembre 2009. Vol. 9, n° 24, p. 5534-5543. DOI 10.1002/pmic.200900541.

TERRE, L., 1900. Contribution à l'étude de l'histolyse du corps adipeux chez l'Abeille. In : *Bulletin de la Société entomologique de France*. 1900. Vol. 5, n° 3, p. 62-66.

TEULIER, Loïc, WEBER, Jean-Michel, CREVIER, Julie et DARVEAU, Charles-A., 2016. Proline as a fuel for insect flight: Enhancing carbohydrate oxidation in hymenoptera. In : *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 13 juillet 2016. Vol. 283, p. 20160333. DOI 10.1098/rspb.2016.0333.

TOTH, Amy L., KANTAROVICH, Sara, MEISEL, Adam F. et ROBINSON, Gene E., 2005. Nutritional status influences socially regulated foraging ontogeny in honey bees. In : *The Journal of Experimental Biology*. décembre 2005. Vol. 208, n° Pt 24, p. 4641-4649. DOI 10.1242/jeb.01956.

UNAF, 2015. UNAF - Portrait de la filière. In : [en ligne]. 2015. [Consulté le 18 août 2020]. Disponible à l'adresse : <https://www.unaf-apiculture.info/qui-sommes-nous/portrait-de-la-filiere.html>.

UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE, 2000. Honey Bee Nutrition and Supplemental Feeding. In : *Handbook of agriculture* [en ligne]. 2000. n° 335.

Disponible à l'adresse : <https://beesource.com/resources/usda/honey-bee-nutrition-and-supplemental-feeding/>.

VAN DE REST, Ondine, VAN DER ZWALUW, Nikita L. et DE GROOT, Lisette C. P. G. M., 2013. Literature review on the role of dietary protein and amino acids in cognitive functioning and cognitive decline. In : *Amino Acids*. novembre 2013. Vol. 45, n° 5, p. 1035-1045. DOI 10.1007/s00726-013-1583-0.

VIUDA-MARTOS, M., RUIZ-NAVAJAS, Y., FERNÁNDEZ-LÓPEZ, J. et PÉREZ-ALVAREZ, J. A., 2008. Functional properties of honey, propolis, and royal jelly. In : *Journal of Food Science*. novembre 2008. Vol. 73, n° 9, p. R117-124. DOI 10.1111/j.1750-3841.2008.00966.x.

VÖLKL, Wolfgang, WOODRING, Joseph, FISCHER, Melanie, LORENZ, Matthias W. et HOFFMANN, Klaus H., 1999. Ant-aphid mutualisms: the impact of honeydew production and honeydew sugar composition on ant preferences. In : *Oecologia*. 1 mars 1999. Vol. 118, n° 4, p. 483-491. DOI 10.1007/s004420050751.

WANG, Huan, ZHANG, Shaowu, ZENG, Zhi-Jiang et YAN, Wei-Yu, 2014. Nutrition affects longevity and gene expression in honey bee (*Apis mellifera*) workers. In : *Apidologie*. 20 septembre 2014. Vol. 45, p. 618-625. DOI 10.1007/s13592-014-0276-3.

WANG, Ying et LI-BYARLAY, Hongmei, 2015. Chapter Two - Physiological and Molecular Mechanisms of Nutrition in Honey Bees. In : JURENKA, Russell (éd.), *Advances in Insect Physiology*. S.I. : Academic Press. p. 25-58.

WILLIAMS, Geoffrey R., TARPY, David R., VANENGELSDORP, Dennis, CHAUZAT, Marie-Pierre, COX-FOSTER, Diana L., DELAPLANE, Keith S., NEUMANN, Peter, PETTIS, Jeffery S., ROGERS, Richard E. L. et SHUTLER, Dave, 2010. Colony Collapse Disorder in context. In : *BioEssays: News and Reviews in Molecular, Cellular and Developmental Biology*. octobre 2010. Vol. 32, n° 10, p. 845-846. DOI 10.1002/bies.201000075.

WILLMER, Pat, STANLEY, Dara A., STEIJVEN, Karin, MATTHEWS, Iain M. et NUTTMAN, Clive V., 2009. Bidirectional flower color and shape changes allow a second opportunity for pollination. In : *Current biology: CB*. 9 juin 2009. Vol. 19, n° 11, p. 919-923. DOI 10.1016/j.cub.2009.03.070.

WILSON-RICH, Noah, DRES, Stephanie T. et STARKS, Philip T., 2008. The ontogeny of immunity: Development of innate immune strength in the honey bee (*Apis mellifera*). In : *Journal of Insect Physiology*. octobre 2008. Vol. 54, n° 10-11, p. 1392-1399. DOI 10.1016/j.jinsphys.2008.07.016.

WINSTON, Mark L., 1991. *The Biology of the Honey Bee*. S.I. : Harvard University Press. ISBN 978-0-674-07409-5.

WOLF, Stephan, MCMAHON, Dino P., LIM, Ka S., PULL, Christopher D., CLARK, Suzanne J., PAXTON, Robert J. et OSBORNE, Juliet L., 2014. So near and yet so far:

harmonic radar reveals reduced homing ability of Nosema infected honeybees. In : *PloS One*. 2014. Vol. 9, n° 8, p. e103989. DOI 10.1371/journal.pone.0103989.

WOLFF, Étienne, 1954. Le langage des abeilles. In : *Revue Philosophique de la France et de l'Étranger*. 1954. Vol. 144, p. 181-199.

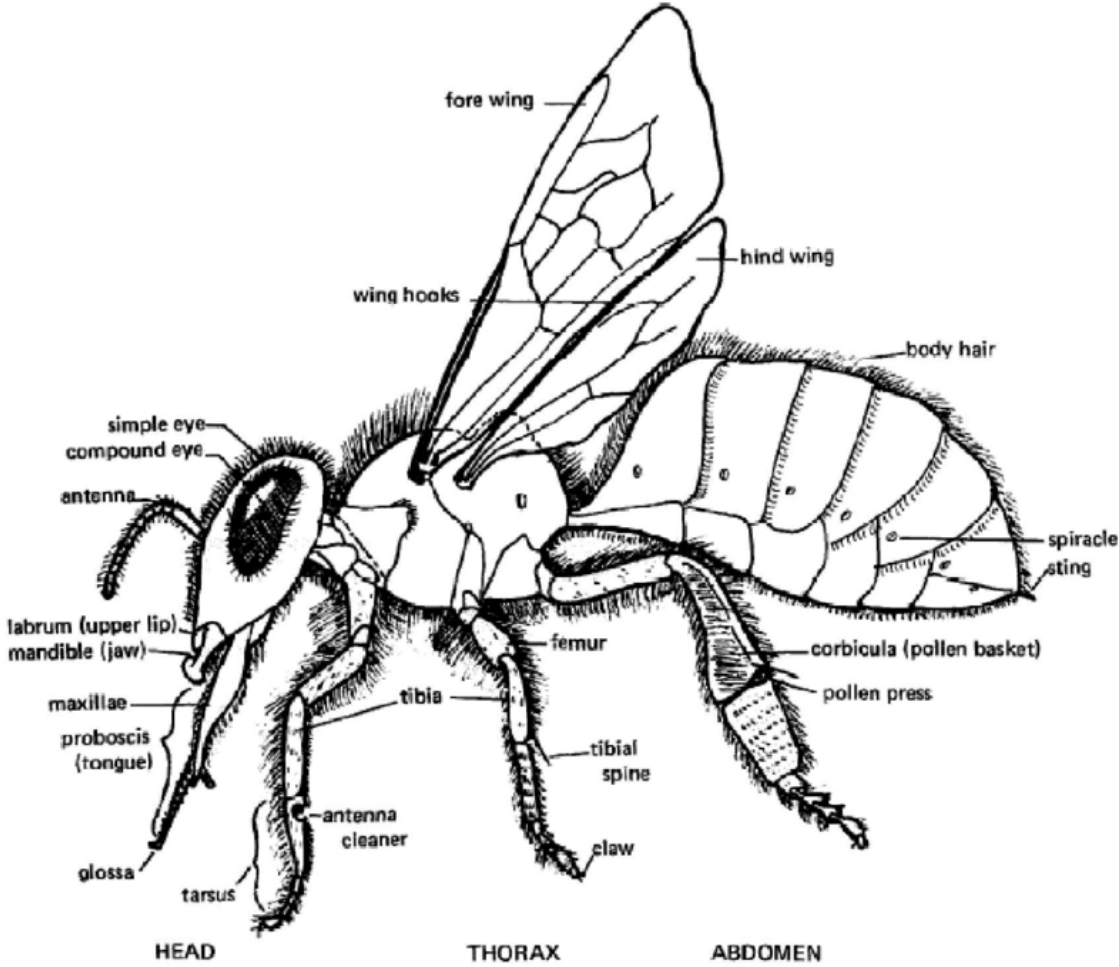
YANG, Xiao-Hui, YANG, Shi-Fa et WANG, Rui-Ming, 2017. Comparative proteomic analysis provides insight into 10-hydroxy-2-decenoic acid biosynthesis in honey bee workers. In : *Amino Acids*. 2017. Vol. 49, n° 7, p. 1177-1192. DOI 10.1007/s00726-017-2418-1.

YEUNG, Yiu To et ARGÜELLES, Sandro, 2019. Bee Products: Royal Jelly and Propolis. In : . S.I. : s.n. 2019.

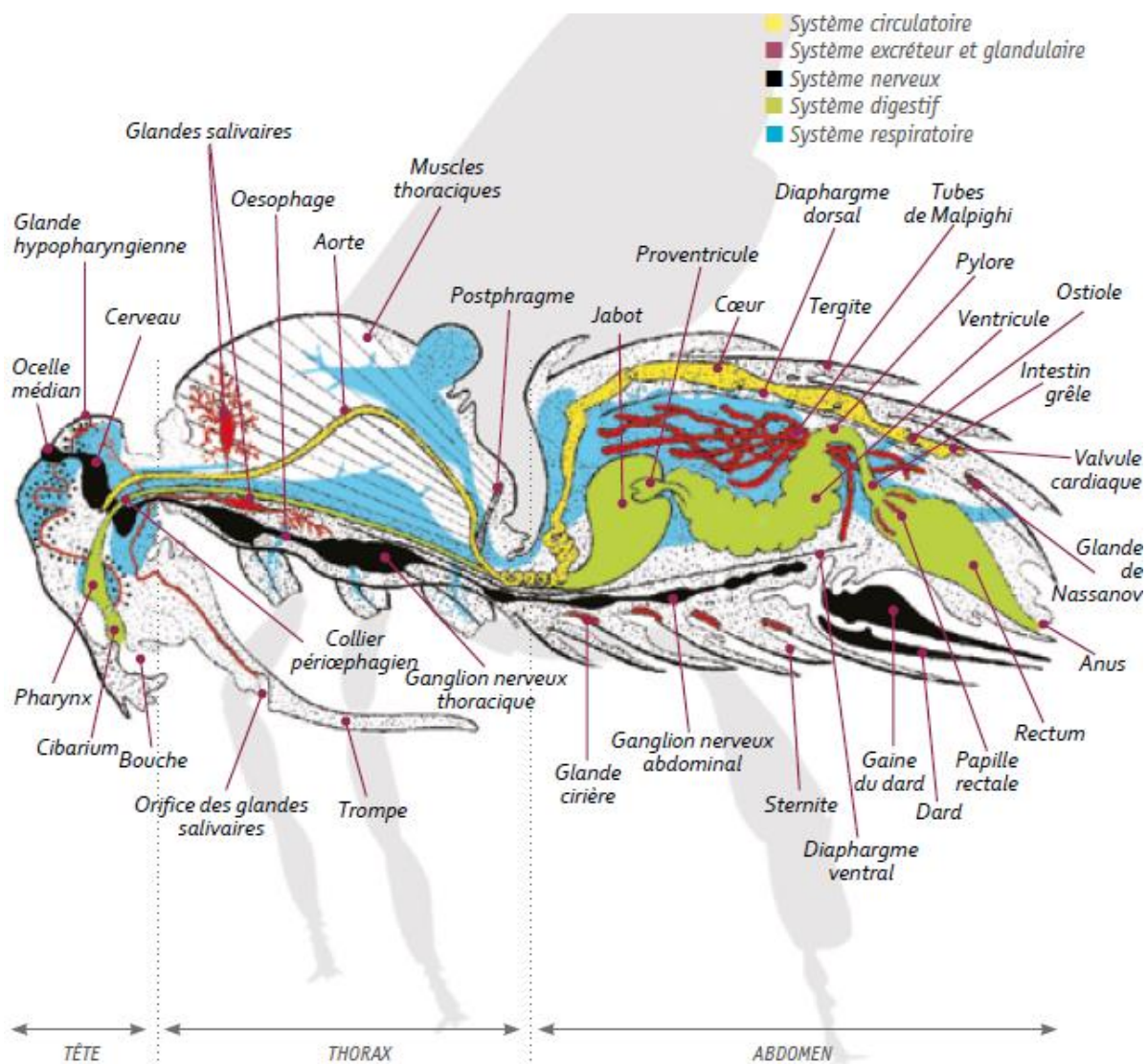
ZHENG, Benle, WU, Zaifu et XU, Baohua, 2014. The effects of dietary protein levels on the population growth, performance, and physiology of honey bee workers during early spring. In : *Journal of Insect Science*. 2014. Vol. 14, p. 191. DOI 10.1093/jisesa/ieu053.

ZHENG, Hao, NISHIDA, Alex, KWONG, Waldan K., KOCH, Hauke, ENGEL, Philipp, STEELE, Margaret I. et MORAN, Nancy A., 2016. Metabolism of Toxic Sugars by Strains of the Bee Gut Symbiont *Gilliamella apicola*. In : *mBio*. 01 2016. Vol. 7, n° 6. DOI 10.1128/mBio.01326-16.

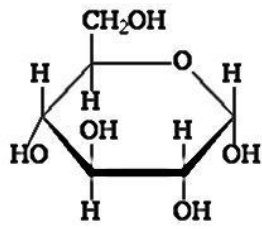
ANNEXES



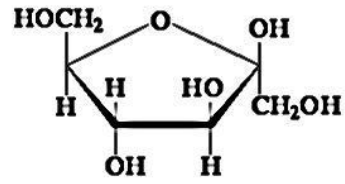
Annexe 1 : Morphologie externe de l'abeille domestique



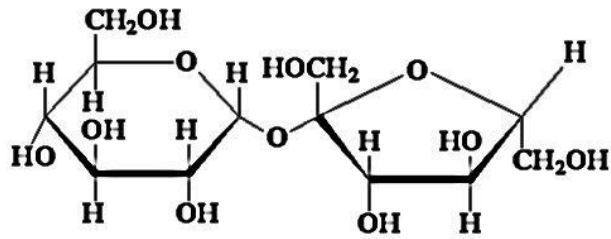
Annexe 2 : Anatomie interne de l'abeille ouvrière (Agnès Fayet, 2016)



glucose



fructose



sucrose

Annexe 3 : Formule chimique du glucose, fructose, formant le saccharose (sucrose), et à l'origine d'autres glucides.

Qualité du pollen	Espèce	Pourcentage de protéines
Médiocre	Sarasin	11
	Ciste*	12
	Epilobe*	12
	Tournesol	13
	Myrtille	14
	Maïs	15
	Bruyère	15
	Saule pleureur*	15
	Chardon penché	15
	Porcelle enracinée*	16
	Dent de lion du cap*	17
	Cirse commun	17
	Pois	17
	Chardon béni des parisiens	18
	Citronnier	19
	Châtaignier	20
	Lavande*	20
	Ronce	20
Genet	20	
Moyenne	Saule	22
	Luzerne*	22
	Sisymbre officinal	22
	Ail batard*	23
	Coquelicot	23
	Rapistre rugueux	23
	Chondrille à tige de jonc*	23
	Colza	24
	Mélilot	24
	Vesce	24
	Féverole	24
	Eucalyptus	24
	Bonne	Amandier
Trèfle blanc		25
Pommier		25
Poirier		26
Courge		26
Framboisier		26
Marronnier		27
Ajonc d'Europe		28
Phacélie		28
Noisetier		30
Excellente	Vipérine faux plantain	33
	Lupin	34
	Vipérine commune	35
	Asperge	37
	Tilleul	45
	Dodecatheon clevelandii	61
*Indique une déficience en un ou plusieurs acides aminés		

Annexe 4 : Valeur nutritionnelle de pollens de différentes espèces végétales (Somerville, 2005a)

NUTRITION DE L'ABEILLE DOMESTIQUE PRODUCTRICE DE MIEL (*Apis mellifera*) ET DE SA COLONIE : REVUE DE LA LITTÉRATURE

AUFFRAY Victoria

Mots-clefs : Abeille, colonie, nutrition, besoins alimentaires, complémentation, nourrissage, apiculture.

La nutrition des abeilles est un sujet important en apiculture depuis quelques dizaines d'années. Les mutations agricoles ont engendré une modification importante des paysages, et, en conséquence, ont changé les ressources alimentaires des abeilles. En parallèle, on observe l'émergence du syndrome d'effondrement des colonies, dont l'une des causes est la sous-nutrition ou la mal-nutrition. Les abeilles et leur colonie ont une physiologie et une organisation sociale particulières, dont l'équilibre peut être vite menacé. Les conséquences d'une alimentation de qualité ou de quantité insuffisantes peuvent être dramatiques. Pour l'apiculteur d'aujourd'hui, une gestion de la nutrition permet de garder ses colonies en bonne santé et représente un levier d'amélioration des performances en production de miel. Pour répondre à leurs besoins alimentaires, les abeilles peuvent être complémentées. Les produits disponibles sont nombreux. La mise en œuvre du nourrissage dépend de l'objectif souhaité, et de nombreux autres facteurs intrinsèques et extrinsèques à la colonie.

NUTRITION OF HONEY-PRODUCING DOMESTIC BEE (*Apis mellifera*) AND ITS COLONY : A LITERATURE REVIEW

AUFFRAY Victoria

Key-words : Honeybee, colony, nutrition, food requirements, supplementation, feeding, beekeeping.

Honeybee nutrition has been a significant topic in beekeeping for a few decades. Agricultural changes induced major modifications in landscapes, and consequently altered honeybees' food sources. In addition, the colony collapse disorder is noticeable : one of the causes is malnourishment or undernourishment. Bees and their colony have a specific physiology and social organisation, which balance can quickly be compromised. Consequences of a lack of food quantity or quality can be dramatic. For today's beekeeper, nutritional management enables to keep healthy colonies and can represent a way to improve results in honey production. To meet their dietary needs, bees can be supplemented and a big range of products is available. The implementation of feeding depends on the beekeeper's goal and many other factors, intrinsic ou extrinsic to the colony.