

# Le pollen et le développement des colonies chez l'abeille mellifère 2<sup>ème</sup> partie <sup>1</sup>

Irene Keller, Peter Fluri et Anton Imdorf  
Station de recherche Agroscope Liebefeld-Posieux ALP, Centre de recherches apicoles,  
Liebefeld, CH-3003 Berne

*La consommation de pollen d'excellente qualité induit le développement de glandes hypopharyngiennes des jeunes ouvrières. Etant donné que les sécrétions de ces glandes sont riches en protéines et sont une composante importante de la nourriture des larves, une relation directe entre l'approvisionnement en pollen et l'élevage du couvain est probable. En conséquence, la disponibilité de pollen est certainement un paramètre central influençant le développement des colonies d'abeilles mellifères.*

Les différents facteurs réglant le développement et la productivité des colonies d'abeilles mellifères (*Apis mellifera*) présentent un intérêt particulier, tant du point de vue scientifique qu'économique. Si l'on comprend les relations causales entre diverses quantités, il devrait être possible de manipuler un paramètre donné, p.ex. le rendement en miel ou l'intensité du nourrissage en pollen, ce dernier pouvant être significatif du fait que les abeilles mellifères sont d'importantes pollinisatrices de certaines cultures.

Les estimations des quantités de pollen récoltées par une colonie sont généralement obtenues au moyen de pièges à pollen. Nous discuterons des limites de cette méthode (section A) et donnerons un aperçu de la récolte annuelle approximative des colonies d'abeilles mellifères dans diverses régions géographiques (section B). Ces données permettront d'obtenir une estimation brute des besoins de pollen d'une colonie et aideront à identifier les périodes potentielles de pénurie. Des essais sont nécessaires pour déterminer les relations causales entre l'approvisionnement en pollen et divers paramètres démographiques (section C).

L'impact de la consommation de pollen sur le développement physiologique des abeilles mellifères a été présenté de façon plus détaillée dans la première partie de cette revue. Cette publication a également fourni un aperçu de la bibliographie relative à la composition botanique et chimique du pollen récolté par les abeilles.

## A. Estimation de la récolte de pollen

Les échantillons de pollen sont généralement récoltés au moyen de pièges à pollen qui fournissent également des estimations quantitatives de la récolte de pollen d'une colonie. Il existe une grande variété de types de pièges, mais tous consistent en une sorte de grille enlevant les pelotes de pollen des butineuses entrant dans la ruche. Le pollen est récolté sur un plateau et peut être facilement retiré par le chercheur. La grille est installée soit au-devant de l'entrée de la ruche ou horizontalement au-dessous de l'entrée du nid de couvain (type de piège O.A.C.)<sup>50,57</sup>.

Le pourcentage de pollen effectivement tombé dans un piège peut varier, mais il sera toujours bien inférieur à 100 %. D'importantes observations par Imdorf<sup>21</sup> ont démontré que l'efficacité d'un piège d'une colonie peut varier entre 3 et 25 % au cours d'une période de végétation. De plus grandes variations encore (15 – 43 %) ont été observées entre différentes colonies, avec le même type de piège<sup>19</sup>. De telles variations peuvent provenir de petites différences dans le matériel utilisé pour la

---

<sup>1</sup> En mémoire de Hans Wille, responsable de la section apicole de la Station fédérale de recherches en économie laitière à Liebefeld-Berne de 1957 à 1987. Le sujet de cette revue a été un point important de son travail.

Auteur correspondant: Anton Imdorf

fabrication des pièges individuels. En outre, la taille moyenne des ouvrières peut varier d'une colonie à l'autre ou un autre spectre de types de pollen peut être récolté. La composition des espèces de pollen récolté semble avoir une importance particulière. En effet, Levin & Loper<sup>29</sup> ont trouvé que l'efficacité moyenne de leurs pièges augmentait de 33 % à 60 % lorsqu'on les changeait de place où il y avait d'autres fleurs et les butineuses récoltaient des pelotes de pollen significativement plus importantes.

Il ressort clairement de la discussion ci-dessus que des estimations précises de la quantité effective de pollen récolté par une colonie sont pratiquement impossibles. La situation est en outre rendue compliquée car les colonies peuvent changer de comportement à cause du piégeage continu, par exemple en augmentant leur effort d'approvisionnement<sup>29, 58</sup>. On ne sait pas dans quelle mesure les colonies sont perturbées par l'utilisation permanente de pièges à pollen. Quelques études mentionnent une réduction de la surface de couvain comme conséquence du piégeage de pollen<sup>41, 49, 58</sup>, alors que dans d'autres il n'est pas fait mention d'un tel effet<sup>29, 41</sup>. Le rendement en miel d'une colonie peut être influencé négativement par le piégeage de pollen<sup>16, 41</sup>, probablement parce que la récolte de pollen est intensifiée aux dépens de l'apport en nectar.

Certains auteurs ont essayé d'empêcher les effets négatifs potentiels du piégeage continu de pollen en rendant le pollen recueilli aux colonies<sup>19</sup> ou en évitant l'échantillonnage continu dans la même ruche<sup>12, 55, 63</sup>. Imdorf<sup>21</sup> a en outre décrit une méthode d'extrapolation des résultats des échantillons récoltés par semaine sur une période entière de végétation, en tenant compte des conditions climatiques des jours de récolte.

En conclusion, les pièges à pollen sont des instruments utiles pour étudier les divers aspects du comportement des abeilles et l'écologie. Il est cependant important de garder en mémoire que l'estimation précise des quantités de pollen récolté par une colonie est quasiment impossible au vu des problèmes évoqués ci-dessus. Des comparaisons entre les sites peuvent être particulièrement difficiles à établir, car les différentes recherches semblent varier quant à certains détails méthodologiques.

## **B. Quantité de pollen récolté par les colonies d'abeilles**

### **Quantité totale annuelle de pollen récolté par diverses colonies**

Les estimations disponibles concernant la quantité de pollen récolté annuellement par colonie varie entre 5,6 kg et 222 kg (Tableau 1). Cette valeur maximale a été observée dans un site en Californie et calculée en tenant compte d'une efficacité du piège de 25 %. Malheureusement, aucune estimation de l'efficacité du piège n'a été fournie par la publication originale, comme cela a aussi été le cas pour la 2<sup>e</sup> étude californienne. En dépit de cet élément incertain, les colonies californiennes semblent avoir récolté des quantités de pollen considérablement plus importantes que les européennes (tableau 1). Ainsi le rendement effectif de pollen (colonne tramée de gauche) observé par Todd & Bishop<sup>55</sup> est comparable aux valeurs obtenues à Erlangen et Berne-Liebefeld (colonne tramée de droite)<sup>19, 63</sup>. Dans l'étude d'Eckert<sup>12</sup>, même plus de 50 kg de pollen ont été récoltés. Parmi d'autres facteurs, la période de végétation plus longue en Californie, comparé à l'Europe septentrionale et centrale, peut être liée à une meilleure disponibilité du pollen sur une plus longue période<sup>19</sup>. De l'autre côté du spectre, on trouve les quantités très peu élevées de pollen de 5,6 à 6 kg récolté dans des colonies au sud de l'Angleterre<sup>54</sup>. L'auteur mentionne les conditions climatiques plutôt médiocres de 1946 comme possible cause de ce résultat. Néanmoins beaucoup d'autres paramètres, tels que l'abondance de sources de pollen ou les besoins nutritionnels de la colonie peuvent influencer le comportement nourricier des abeilles. Comme indiqué plus haut, des contradictions peuvent aussi résulter de différences dans les conditions expérimentales entre les études.

Les comparaisons entre plusieurs colonies situées sur un site sont moins problématiques, car elles sont généralement effectuées par les mêmes chercheurs utilisant le même type de piège et des processus expérimentaux identiques. Les résultats de telles analyses sont tout à fait contradictoires. Dans certaines études le rendement de pollen différait considérablement entre les

Tableau 1: Quantité annuelle en kg de pollen récolté par des colonies d'*Apis mellifera* dans divers sites. Des pièges à pollen ont été installés de façon continue durant la période spécifiée, excepté dans l'étude de Wille<sup>63</sup>, dont les résultats des échantillons hebdomadaires ont été extrapolés comme le décrit Imdorf<sup>21</sup>. Colonie = nom de la colonie étudiée utilisé dans les publications originales ; rendement = quantité de pollen récolté dans les pièges (en kg); Eff. = efficacité du piège évaluée en calculant le total (une efficacité de 25 % a été évaluée si aucune estimation n'était pas fournie par la publication originale = valeurs en italique); Total = estimation de la quantité totale de pollen récolté par une colonie (en kg)

Etude	Site	Année	Période de piégeage	Colonie	Rendement	Eff.	Total
Todd & Bishop <sup>55</sup>	Orange, CA, USA	1938-39	Fév. – Jan.	plusieurs <sup>a</sup>	15.54	25%	62.16
	Black Star Canyon, CA, USA	1938	Fév. – Déc.	plusieurs <sup>a</sup>	13.64	25%	54.56
	Davis, CA, USA	1938-39	Juin - Juin	plusieurs <sup>a</sup>	17.98	25%	71.94
Eckert <sup>12</sup>	CA, USA (aucun détail connu)	1940	Fév. - Oct	plusieurs <sup>a</sup>	55.45	25%	221.79
		1941	Mar s- oct	plusieurs <sup>a</sup>	50.65	25%	202.62
Synge <sup>54</sup>	Rothamsted, UK	1946	Fév. - ?	E4	1.48	25%	5.92
		1946	Fév. - ?	K5	1.39	25%	5.56
Louveaux <sup>30</sup>	Bures-sur-Yvette, F	1950-55	Mars - Sept.	moyenne <sup>b</sup>	2.3 - 3.3	10%	23 - 33
Hirschfelder <sup>19</sup>	Erlangen, D	1949	Avr. - Sept.	1	2.33	15%	15.56
		1949	Avr. - Sept.	6	8.92	31%	28.77
		1950	Avr. - Sept.	1	2.58	15%	17.17
		1950	Avr. - Sept.	6	7.39	31%	23.86
		1950	Avr. - Sept.	14	9.11	34%	27.61
		1950	Avr. - Sept.	55	9.19	43%	21.37
Wille et al. <sup>63</sup>	Bern-Liebefeld, CH	1980	Avr. - Sept.	7		14%	23.59
		1980	Avr. - Sept.	9		14%	20.31
		1980	Avr. - Sept.	10		14%	13.94
		1981	Avr. - Okt	7		14%	9.97
		1981	Avr. - Okt	9		14%	26.98
		1981	Avr. - Okt	10		14%	15.01

a Le piège à pollen a été installé consécutivement dans diverses colonies. b Valeurs moyennes de plusieurs colonies.

colonies<sup>19, 30, 63</sup>, alors que dans d'autres il frappait par ses similitudes<sup>34, 37, 39, 54</sup>. Il est intéressant de noter que trois des études rapportant des rendements de pollen comparables étaient basées sur des colonies de force semblable au début de la période d'observation<sup>37, 39, 54</sup>. Wille et al.<sup>63</sup>, par ailleurs, a utilisé des colonies présentant de légères différences de dimensions, alors que Maurizio<sup>34</sup> et Hirschfelder<sup>19</sup> n'ont fourni aucune indication sur ce paramètre. La corrélation potentielle entre la dimension de la colonie et l'intensité de la récolte de pollen sera discutée de façon plus détaillée dans la section C de cet article.

## Fluctuations saisonnières du rendement du pollen

Dans la plupart des sites, la récolte de pollen des colonies d'abeilles est sujette à des fluctuations considérables au cours de l'année. Un ou deux pics distincts sont fréquemment observés probablement dus à la floraison d'une espèce de plante localement abondante. Todd & Bishop<sup>55</sup> ont étudié le rendement pollinique dans trois sites californiens durant une année entière. A Orange, dans la plaine californienne sud, la récolte de pollen n'a pas cessé complètement durant l'hiver, mais a continué à basse intensité. Un large pic de récolte a été observé entre mai et sept.tembre. Dans les montagnes californiennes du sud (Black Star Canyon) et dans la vallée de Sacramento (Davis), la récolte de pollen a cessé entre novembre et janvier. A Black Star Canyon, la quantité de pollen récolté a présenté un pic prononcé en juin et juillet. A Davis, en revanche, la distribution du rendement de pollen était plutôt bimodale avec un maximum en mars et avril et un second pic beaucoup moins important entre juillet et sept.tembre. Une distribution bimodale similaire a été observée par Eckert<sup>12</sup> dans un site californien non spécifié.

A cause des conditions climatiques plus froides de l'Europe sept.tentrionale et centrale, la période de nourrissage est réduite par rapport à la Californie. Hirschfelder<sup>19</sup> a recensé les quantités de pollen récoltées par une colonie à Erlangen (Allemagne) entre avril et sept.tembre durant deux années consécutives. En 1949, le rendement du pollen a augmenté rapidement au cours du mois d'avril; il a atteint un pic en juillet et a presque cessé vers la fin du mois d'août et en sept.tembre. En 1950, le temps était très défavorable en avril, ce qui a eu pour résultat une très faible disponibilité de pollen durant cette période. La quantité de pollen a augmenté et est restée élevée entre mai et la mi-sept.tembre avec un pic prononcé en juin. Des observations menées à Liebefeld-Berne (Suisse) en 1980 et 1981 dans trois colonies ont aussi révélé des différences annuelles importantes dans les quantités récoltées à une période donnée au cours de la saison<sup>63</sup>. Au cours de la première année d'étude, un maximum a été observé en mai et au début de juillet et un second pic entre la mi-juillet et la mi-sept.tembre. Un tel scénario avec un déficit de rendement de pollen fin juin et début juillet semble être tout à fait habituel dans la plaine suisse, bien qu'il ne soit pas toujours également prononcé<sup>34, 63</sup>. Ce scénario ne s'est par exemple pas produit en 1981, probablement grâce à des conditions climatiques particulières, provoquant un meilleur échelonnement des sources de pollen<sup>63</sup>. Dans une région agricole d'Allemagne, une pénurie semblable de pollen à la mi-été a provoqué une augmentation des distances moyennes de récolte des abeilles mellifères<sup>53</sup>.

Dans la région subalpine suisse, la période de végétation est toujours beaucoup plus courte que dans les plaines européennes. A Davos (Suisse), par exemple, la plus grande quantité de pollen a été récoltée entre la mi-avril et la mi-juillet. Durant le reste de l'été et au début de l'automne, le rendement du pollen était très bas<sup>34</sup>.

## Changements saisonniers de la quantité de pollen stocké

La quantité de pollen disponible pour la consommation à n'importe quel moment est déterminée non seulement par l'intensité de la récolte de pollen, mais aussi par les réserves de pollen d'une colonie. Jeffree & Allen<sup>26</sup>, dans une étude approfondie de colonies écossaises, ont trouvé que la quantité de pollen stocké était très basse entre sept.tembre et avril, atteignant env. 75 g. Bien que peu élevées, ces réserves de pollen peuvent être importantes pour la survie des colonies hivernantes. Farrar<sup>13</sup> a trouvé une corrélation positive entre l'importance des réserves de pollen et la dimension de la colonie au printemps exprimée en pourcentage de la diminution de la population. En Ecosse, les réserves moyennes de pollen ont atteint un maximum d'env. 650 g entre juin et août, indiquant un excédent de pollen par rapport à la consommation durant cette période<sup>26</sup>.

Néanmoins, même à des conditions optimales de butinage, on n'observe aucune augmentation illimitée des réserves de pollen. En fait, la dimension des réserves de pollen semble servir de stimulus de régulation du comportement nourricier. Dans des colonies expérimentales, l'intensité du butinage du pollen peut être diminuée par l'addition des réserves de pollen et augmentée par le retrait de celles-ci. Lorsque des réserves étaient ajoutées, les colonies utilisaient ce pollen supplémentaire jusqu'à ce que la quantité des réserves de pollen atteigne le niveau pré-expérimental<sup>14</sup>.

## **C. Influence de l'approvisionnement en pollen sur le développement des colonies**

Si les apiculteurs souhaitent diriger le développement de leurs colonies en vue d'optimiser certains paramètres, par exemple, le rendement en miel, il est fondamental qu'ils comprennent quels facteurs régulent les quantités qui les intéressent. Etant donné l'importance du pollen pour l'élevage du couvain<sup>17, 18</sup> et le développement physiologique des ouvrières<sup>32</sup>, il est clair que prendre l'approvisionnement en pollen en considération constitue un paramètre essentiel influençant le développement des colonies d'abeilles mellifères. Le début de cette section sera une revue des études portant sur divers paramètres démographiques variant en fonction de l'approvisionnement en pollen. Dans la seconde partie, nous discuterons des essais qui ont essayé d'établir les véritables relations causales entre différentes variables.

### **Corrélations entre l'approvisionnement en pollen et divers paramètres démographiques**

Nous résumerons les résultats d'essais étudiant les corrélations entre l'approvisionnement en pollen et le nombre d'abeilles après l'hivernage, la quantité de couvain, la longévité des abeilles et, finalement, la dimension de la colonie.

Au cours de l'hiver, les colonies d'abeilles mellifères peuvent utiliser leurs réserves de miel et de pollen pour élever de petites quantités de couvain<sup>25</sup>. Même dans les colonies sans élevage, les insectes hivernant consommeront et digéreront de petites quantités de pollen<sup>5</sup>. Ces observations indiquent que la dimension d'une colonie peut, au printemps, être influencée jusqu'à un certain point par la disponibilité de pollen pour les insectes hivernant. En effet, Farrar<sup>13</sup> a trouvé que la force de la population printanière exprimée en pourcentage de celle de l'automne était corrélée positivement avec la quantité de pollen en réserve. Les colonies disposant de grandes réserves croissaient également plus rapidement au printemps et produisaient plus de miel au cours de la première période de nectar. Toutefois, on ne peut généraliser ces conclusions, faute de recherches supplémentaires.

Le pollen est consommé à grande échelle par les abeilles nourricières<sup>6</sup>, qui nourrissent les larves avec des sécrétions glandulaires riches en protéines<sup>18</sup>. Sur cette base, il est tout à fait clair qu'il existe une relation entre la production de couvain et l'approvisionnement en pollen. En fait, toutes les études sauf une ont trouvé une corrélation positive significative entre ces deux variables (Tableau 2). McLellan<sup>37</sup> a trouvé que la surface de couvain n'avait pas de corrélation avec la quantité de pollen récolté ou disponible dans les réserves le même jour. L'auteur prétend que de grandes colonies peuvent récolter relativement peu de pollen parce que des déséquilibres nutritifs étaient réduits par la consommation de composants diététiques différents plus importants. Il est cependant aussi possible que les corrélations non significatives résultent de l'estimation de deux quantités en un seul jour. Selon la relation causale entre les deux paramètres, elles ne vont pas changer de façon synchronisée. Si, par exemple, le nombre d'œufs pondus par la reine change par rapport à la quantité de pollen introduit dans la ruche, la surface de couvain souffrira d'un décalage relatif aux changements dans l'apports de pollen. Dans la plupart des autres études mentionnées dans le tableau 2, les estimations ont été basées sur des périodes plus longues<sup>1, 3, 10, 56, 62</sup>, qui atténuent les effets des fluctuations journalières due à de l'intensité du butinage.

Tableau 2: Corrélations entre la fourniture de pollen et la production de couvain chez *Apis mellifera*. La signification des coefficients de corrélation est donnée comme indiqué dans les publications originales, excepté pour les valeurs marquées d'un \*, qui ont été calculées selon le Statistical Tables Calculator (<http://faculty.vassar.edu/lowry/tabs.html>). Voir les notes de bas de page pour les détails méthodologiques des différents travaux. N = taille de l'échantillon; Coeff. corr. = Coefficient de corrélation; n.s. = non significatif.

Travail	Epoque	N	Coeff. corr.	Signification	Note
Cale <sup>3</sup>	Fin de printemps et été	?	0.660	hautement significatif	a
Cale <sup>3</sup>	Fin de printemps et été	?	0.580	hautement significatif	a
Cale <sup>3</sup>	Fin de printemps et été	?	0.810	hautement significatif	a
Todd & Reed <sup>56</sup>	20 jours	170	0.598	P < 0.0001*	b
Al-Tikrity et al. <sup>1</sup>	1 - 12 mai	6	0.925	P < 0.05	c
Al-Tikrity et al. <sup>1</sup>	17 juin - 4 juillet	6	0.851	P < 0.05	c
Al-Tikrity et al. <sup>1</sup>	18 - 26 juillet	9	0.952	P < 0.05	c
Al-Tikrity et al. <sup>1</sup>	25 mai - 5 juin	9	0.984	P < 0.05	c
Al-Tikrity et al. <sup>1</sup>	23 juin - 10 juillet	6	0.974	P < 0.05	c
Al-Tikrity et al. <sup>1</sup>	23 juin - 11 juillet	6	0.931	P < 0.05	c
McLellan <sup>37</sup>	6 jours individuels	16	1 value / day	all n.s.	d
McLellan <sup>37</sup>	6 jours individuels	16	1 value / day	all n.s.	e
Wille et al. <sup>62</sup>	Période de végétation entière	102	0.580	P < 0.001	f
Dustmann & von der Ohe <sup>10</sup>	mars - juin	13	0.889	P < 0.0001*	g

#### Notes de bas de page

<sup>a</sup> Fourniture de pollen = rendement des pièges à pollen; couvain = nombre d'œufs pondus; les trois lignes donnent les résultats obtenus dans trois sites différents; aucun détail méthodologique indiqué dans la publication originale

<sup>b</sup> Fourniture de pollen = rendement des pièges à pollen; couvain = surface de couvain à la fin de l'étude; mesures dans 170 colonies sur un site en deux ans.

<sup>c</sup> Fourniture de pollen = rendement des pièges à pollen; couvain = la moyenne de couvain non operculé basée sur des estimations au début et à la fin de l'étude; chaque ligne donne le coefficient de corrélation pour un site particulier estimé sur la base de N colonies.

<sup>d</sup> Fourniture de pollen = rendement des pièges à pollen; couvain = surface de couvain estimée; un coefficient de corrélation est estimé pour chaque jour d'étude basé sur 16 colonies dans quatre sites.

<sup>e</sup> Fourniture de pollen = surface des réserves de pollen; couvain = surface de couvain estimée; un coefficient de corrélation est estimé pour chaque jour d'étude basé sur 16 colonies dans quatre sites.

<sup>f</sup> Fourniture de pollen = rendement des pièges à pollen; couvain = somme des estimations de trois semaines de la surface de couvain ; mesures dans 102 colonies sur huit sites en cinq ans.

<sup>g</sup> Fourniture de pollen = nombre de courses de butineuses; couvain = estimation de la surface de couvain non operculé; coefficient de corrélation calculé sur la base des moyens de quatre colonies à 13 moments.

Sur les six sites étudiés par Al-Tikrity et al.<sup>1</sup>, la consommation de pollen était en corrélation positive avec la surface de couvain non operculé dans une colonie. Il y avait cependant, entre les sites, de grandes différences de quantités de pollen récolté par les colonies ayant une surface de couvain donnée (voir fig. 1 chez Al-Tikrity et al.<sup>1</sup>). De telles différences locales estompent les corrélations entre l'approvisionnement en pollen et la quantité de couvain si les données de plusieurs sites sont additionnées. Ceci peut être une autre explication possible pour les corrélations non significatives obtenues par McLellan<sup>37</sup>. Wille et al.<sup>62</sup> ont combiné les données de la récolte de pollen et de l'élevage du couvain au cours de la saison dans huit sites suisses durant cinq années (fig. 1A). Ils ont aussi trouvé d'importantes différences entre la quantité de pollen récolté par les colonies avec un certain nombre de cellules de couvain, mais il y avait toujours une corrélation positive significative entre les deux variables dans toutes les données.

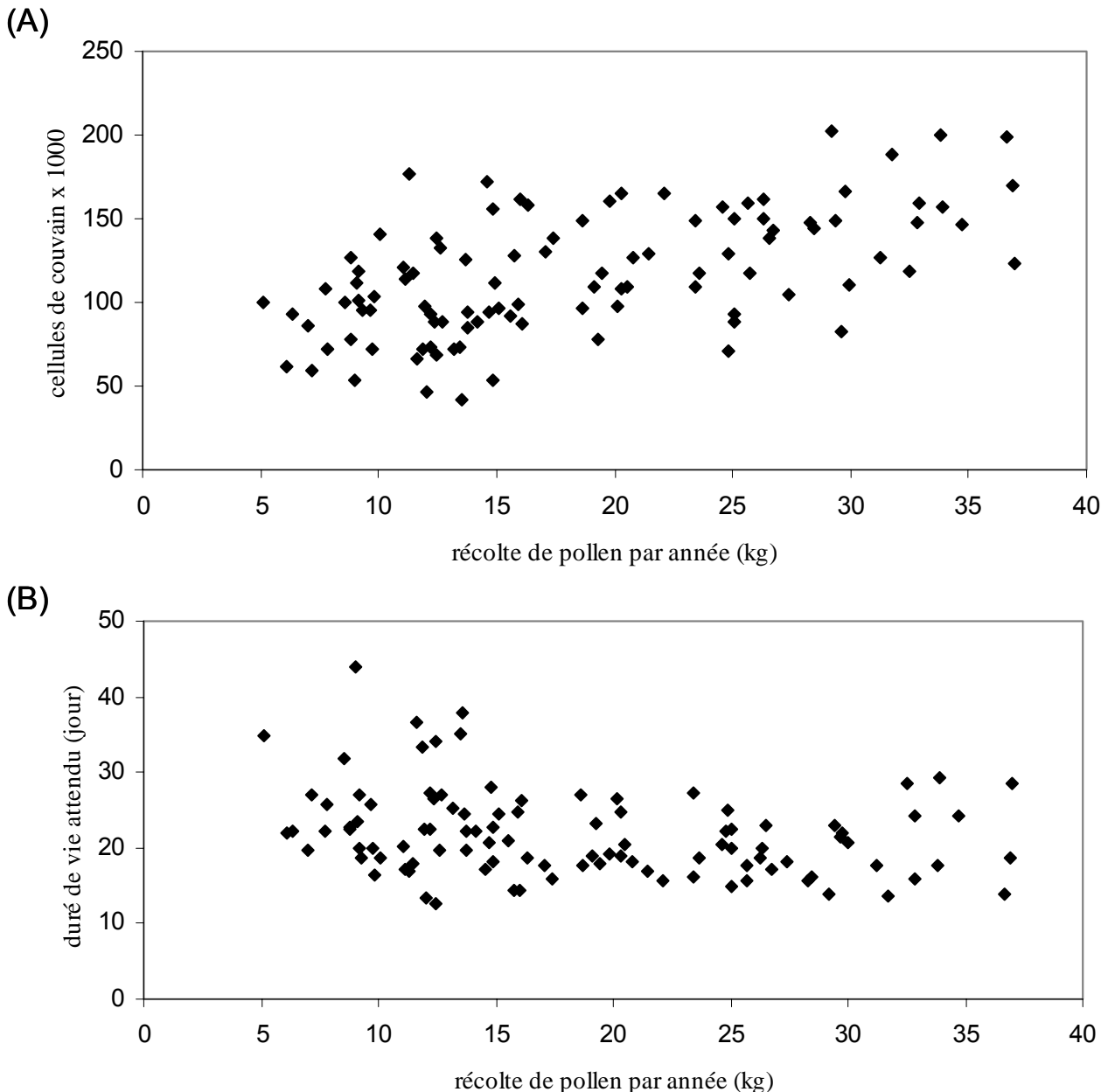


FIG. 1: Prise de pollen annuelle par ruche et nombre de cellules de couvain (A) ou espérance de vie (B) de 102 colonies d'*Apis mellifera* en Suisse. Données de Wille et al.<sup>62</sup>.

Peu de données sont disponibles quant à l'association potentielle entre la récolte de pollen et la longévité moyenne des ouvrières. Dans une étude suisse couvrant 102 colonies volant librement, une corrélation négative significative a été trouvée entre la récolte annuelle de pollen et l'espérance de vie moyenne des ouvrières (fig. 1B; coefficient de corrélation Spearman = -0.283;  $p = 0.004$ )<sup>62</sup>. Cette corrélation disparaissait cependant si l'on prenait en considération la consommation de pollen par abeille ( $p = 0.145$ )<sup>62</sup>.

Peu d'études ont été consacrées à l'association entre l'approvisionnement en pollen et la force des colonies (p.ex. la force de la population d'ouvrières). Il est évident que des modifications au niveau du nombre d'ouvrières ne peut se produire de manière instantanée à cause des pontes d'œufs et des étapes larvaires précédant la naissance d'abeilles mellifères adultes. Selon les relations causales effectives, la dimension des populations peut de ce fait réagir avec un certain retard à des modifications d'autres variables. En fait, McLellan<sup>37</sup> n'a pas trouvé de corrélations significatives entre le nombre d'abeilles et la quantité de pollen tombé dans les pièges durant aucun de ses six jours d'essai. De même, Wille<sup>60</sup> mentionne que les deux quantités ne changent pas synchroniquement au cours de la saison. Il est néanmoins certain qu'il n'est pas possible de généraliser en raison du manque de données.

En conclusion, l'approvisionnement en pollen semble être associé au moins à la surface du couvain. C'est de toutes façons la paire de variables la plus intensément étudiée, alors que peu de données étaient disponibles sur d'autres paramètres démographiques. Il est important de garder en mémoire que les recherches susmentionnées sont toutes corrélatives, c'est-à-dire qu'elles n'ont été menées que si deux facteurs varient ensemble et ne permettent pas de conclusion sur les relations causales entre elles<sup>38</sup>. Si l'on trouve une corrélation positive entre l'approvisionnement en pollen et le nombre de cellules de couvain, par exemple, il est possible que la quantité de couvain régule l'intensité du butinage de pollen. Il est aussi possible que la quantité de pollen récolté par les nourrices détermine le nombre de larves que la colonie va élever. Une troisième possibilité serait que les deux facteurs varient parallèlement parce qu'ils dépendent tous deux d'une troisième variable cachée<sup>51</sup>. L'intensité de la récolte de pollen et l'élevage de couvain, par exemple, peuvent tous deux être déterminés par la longueur du jour. Il est indispensable de pratiquer des essais pour établir de véritables relations causales<sup>38</sup>. Les études susmentionnées indiquent clairement que de tels essais seraient valables s'ils confirmaient l'existence d'associations entre l'approvisionnement en pollen et au moins quelques paramètres démographiques.

## **Evidence expérimentale des relations causales entre l'approvisionnement en pollen et les paramètres démographiques**

Les mécanismes de contrôle des colonies d'abeilles mellifères semblent être très complexes. En effet, la quantité de pollen récolté par une colonie peut être influencée potentiellement par dix autres variables ou plus (c'est-à-dire force de la population d'ouvrières, nombre de larves, végétation environnante, conditions climatiques, etc.). Vu cette complexité, la revue suivante n'est pas du tout exhaustive et laisse d'importants aspects de côté, tels que la base génétique du comportement à l'élevage<sup>20, 42</sup>.

### **Impact du nombre de larves sur les réserves de pollen et la récolte de pollen.**

Eckert et al.<sup>11</sup> ont manipulé la quantité de couvain dans des colonies initialement similaires quant aux réserves de pollen et de miel et à la force de la population adulte. Une semaine après la manipulation, les réserves de pollen avaient diminué de façon significative dans les colonies avec beaucoup de couvain par rapport à celles à couvain réduit, indiquant une demande augmentée en pollen dans les premières. Lors d'un autre essai, un cadre avec principalement du couvain non operculé était échangé avec un cadre de couvain operculé dans une paire de colonies<sup>9</sup>. Le nombre de nourrices avait été réduit de façon significative dans les colonies ayant un couvain peu stimulant, c'est-à-dire plus de couvain operculé qui ne nécessitait pas de nourrissage.

Le nombre de larves dans la colonie est probablement fixé directement par les nourrices, ce qui indique des signaux indirects, c'est-à-dire que les interactions trophallactiques entre les nourrices

et les butineuses semblent moins importantes. Comme mentionné ci-dessus, le nombre de butineuses a été augmenté de façon significative dans les colonies dont les surfaces de couvain avaient été agrandies artificiellement<sup>9</sup>. Lorsque les chercheurs ont inséré un écran éloignant les butineuses du nid de couvain mais continuant de permettre les interactions trophallactiques avec les nourrices, la différence significative entre le traitement de couvain élevé ou non a disparu. Parmi d'autres facteurs, on a trouvé que les phéromones produits par les larves fournissaient un stimulus direct touchant le comportement de l'approvisionnement en pollen. L'addition expérimentale de plaques de verre traitées avec des phéromones a provoqué une augmentation du nombre de butineuses de pollen similaire à l'addition de couvain<sup>43</sup>. Lors de ces deux traitements, le nombre de butineuses était significativement plus élevé que dans les colonies dont toutes les larves avaient été enlevées. Dans un second essai, Pankiw et al.<sup>43</sup> ont utilisé des colonies soit avec 1000 larves plus quatre plaques de verre traitées avec des extraits de phéromones soit avec le même nombre de larves et quatre plaques de verre de contrôle. Le nombre de butineuses était significativement plus élevé dans les colonies avec des suppléments de phéromones que dans celles ne contenant que du couvain.

### **Impact de la récolte de pollen sur le nombre de larves.**

Comme nous l'avons vu plus haut, la quantité de couvain présent dans une colonie semble avoir une influence directe sur l'intensité de l'approvisionnement en pollen. Plusieurs études ont essayé de confirmer l'existence d'une relation causale de direction opposée en manipulant la prise de pollen des colonies d'abeilles mellifères plutôt que la quantité de couvain. Fewell & Winston<sup>14</sup> ont comparé la quantité de couvain élevé par des colonies qui étaient initialement similaires quant à leur nombre d'adultes, de la capacité des réserves de miel, de couvain operculé ou non et de peignes vides, mais ayant été manipulées afin de contenir soit de grandes ou de petites réserves de pollen. La production de couvain a augmenté de façon significative lorsque les réserves de pollen ont été augmentées. Il est intéressant de constater que les différences de réserves de pollen suite à une manipulation n'ont pas duré. Au bout de 16 jours, les réserves de pollen étaient revenues au niveau pré-expérimental dans les deux traitements. Si les colonies étaient empêchées d'être approvisionnées en les plaçant sous une tente grillagée, elles réduisaient et finalement arrêtaient l'élevage de couvain<sup>24</sup>. En conséquence, le nombre d'ouvrières était significativement inférieur dans ces colonies à celui où l'approvisionnement était libre. Ces résultats indiquent clairement que les abeilles mellifères répondent à la disponibilité de pollen en ajustant la production de couvain. En cas de pénurie de pollen, cela peut se produire soit par une diminution du nombre d'œufs pondus par la reine, soit par une réduction de la quantité de pollen utilisé par larve ou par la destruction d'une partie du couvain. Une évidence anecdotique a été démontrée par une colonie où moins de larves ont survécu avant l'operculation durant les périodes de pénurie artificielle de pollen, probablement parce qu'elles ont été cannibalisées par les ouvrières adultes<sup>44</sup>. Des observations similaires ont été faites par Imdorf et al.<sup>24</sup>.

### **Impact de la dimension de la population d'ouvrières, des réserves de pollen et des espaces de stockage vides sur la récolte de pollen.**

La présence de couvain n'est probablement pas le seul facteur influençant la quantité de pollen récolté par une colonie d'abeilles mellifères. Eckert et al.<sup>11</sup> a manipulé la dimension de la population d'ouvrières en maintenant une proportion constante entre le nombre d'adultes et celui de larves. Ils ont trouvé que la proportion de butineuses était significativement plus élevée dans les petites colonies que dans les grandes. Ils ont constaté en outre une augmentation significative de la surface de couvain des petites colonies jusqu'à ce qu'elles aient atteint un niveau semblable à celui des grandes colonies. Eckert et al.<sup>11</sup> supposaient que cela pouvait être la meilleure stratégie pour les petites colonies d'augmenter leur population afin de s'assurer un hivernage réussi et en conséquence le pollen devait avoir une valeur élevée pour eux.

Nous avons déjà vu qu'une augmentation expérimentale de la surface de couvain cause une réduction des réserves de pollen<sup>11</sup>. Dans une telle situation, on pourrait attendre des abeilles qu'elle essaient de restaurer les réserves en intensifiant l'approvisionnement en pollen. Les insectes des colonies possédant de grandes réserves de pollen pourraient, par ailleurs, réduire leurs activités

d'approvisionnement. En fait, on a trouvé une relation négative entre les réserves de pollen et l'effort d'approvisionnement dans les colonies où le volume des réserves avait été manipulé<sup>9, 14</sup>. Dreller et al.<sup>9</sup> ont essayé de changer les réserves de pollen dans une partie de la ruche accessible uniquement par les butineuses et pas par les nourrices. De cette manière, ils ont pu démontrer que la capacité des réserves de pollen était fixée directement par les butineuses.

Finalement, on a aussi trouvé que l'effort d'approvisionnement était réglé par la quantité d'espace de stockage vide dans la colonie<sup>9</sup>. En effet, le nombre de butineuses augmentait significativement si un peigne vide était placé dans le nid de couvain. Des informations plus détaillées sur la régulation du couvain et des réserves de pollen sont contenues dans une revue par Schmickl et Crailsheim<sup>45</sup>.

## **Impact des suppléments de pollen sur le développement des colonies**

Comme mentionné plus haut, plusieurs études expérimentales ont démontré une relation causale entre l'approvisionnement en pollen et la production de couvain. Il est concevable d'exploiter cette relation afin de manipuler le développement de la colonie en lui fournissant des suppléments de nourriture. Des efforts considérables pour la recherche dans ce sens ont été entrepris, étant donné les perspectives économiques potentielles que cela représente. En dépit de ceci, il n'a pas été possible jusqu'ici de développer de substituts qui puissent remplacer entièrement le pollen naturel<sup>7, 52</sup>. Généralement, on donne aux abeilles des suppléments de pollen ou une diète artificielle riche en protéines en complément à la consommation de pollen de la colonie. Nous ne critiquerons pas ici les avantages ou désavantages de diverses diètes artificielles, ces aspects ayant été traités en détail par Johansson & Johansson<sup>27</sup>. Nous ne parlerons pas non plus de l'influence de divers types de pollen ou de diètes artificielles sur le développement physiologique et la longévité des ouvrières, sujets ayant été traité à fond par Maurizio<sup>31, 33, 35, 36</sup>. Nous nous concentrerons plutôt sur les travaux qui ont eu pour sujet l'impact des suppléments de nourriture sur des paramètres en relation directe avec la dimension de la colonie et sa productivité, soit la quantité de couvain, le nombre d'ouvrières et le rendement en miel.

Les résultats indiqués dans le tableau 3 montrent que les suppléments de nourriture ne donnent pas toujours le résultat escompté. Si des suppléments de pollen étaient donnés au printemps (quatre premières études), la quantité de couvain était généralement plus élevée que dans les colonies sans supplément. Un effet similaire a été observé dans une seule étude alors que des

suppléments étaient donnés à d'autres moments de l'année<sup>61</sup>. Dans ce cas, les auteurs expliquent que la nourriture artificielle a été donnée durant une période de pénurie de pollen. On peut comprendre que les abeilles puissent bénéficier de suppléments de nourriture lorsque l'approvisionnement en pollen naturel est à un niveau critique, comme c'est parfois le cas au printemps<sup>59</sup> ou, dans certaines régions, aussi en juin<sup>34, 61</sup>. Cependant tout effet bénéfique des suppléments de pollen sur le développement des colonies semble plutôt éphémère, car aucune augmentation significative de la population d'ouvrières n'a été enregistré dans ces études (tableau 3). Cook & Wilkinson<sup>4</sup> sont d'avis que l'administration de suppléments n'influence pas tant le nombre d'ouvrières que la structure de la longévité des colonies. Il formule l'hypothèse selon laquelle les colonies nourries contiennent un plus haut pourcentage de jeunes adultes que celles qui n'ont pas reçu de supplément. Finalement, la mise à disposition de suppléments de pollen a fait augmenter significativement le rendement en miel dans deux études sur trois<sup>8, 40</sup>. Cet aspect peut être d'un intérêt particulier du point de vue de l'économie, mais il exige des recherches plus approfondies. Il serait important entre autres d'étudier si le rapport financier produit par un rendement supérieur en miel excède le coût des suppléments de nourriture.

Plus de poids devrait être accordé, dans de futures recherches, au choix de contrôles appropriés afin que les résultats positifs puissent effectivement être attribués à l'impact des suppléments de pollen. Dans plusieurs expériences indiquées dans le Tableau 3<sup>8, 15, 22, 23</sup>, le groupe traité recevait un supplément de pollen mélangé à du sucre, alors que le groupe de contrôle ne recevait rien du tout. Dans un tel cas, les différences entre le groupe traité et le groupe de contrôle peuvent être

Tableau 3: Impact des suppléments de nourriture sur la quantité de couvain, la quantité d'ouvrières et le rendement en miel. Le supplément de pollen a été donné au printemps (quatre premières études), été (deux études suivantes) ou toute l'année (dernière étude)

<b>Etude</b>	<b>Supplément</b>	<b>Contrôle</b>	<b>Couvain</b>	<b>Population d'ouvrières</b>	<b>Rendement en miel</b>
Cook & Wilkinson <sup>4</sup>	pollen	Non nourri	Nourri > contrôles	nourri ≈ contrôle	—
Imdorf et al. <sup>23</sup>	pollen + solution de sucre	Non nourri	nourri > contrôle <sup>a</sup>	nourri ≈ contrôle	—
Goodwin et al. <sup>15</sup>	64% sucrose, 12% lactalbumine, 24% levure	Non nourri	—	—	nourri ≈ contrôle
Nabors <sup>40</sup>	Bee Pol + solution de sucre	Solution de sucre	nourri > contrôle	—	nourri > contrôle
Wille & Schäfer <sup>61</sup>	substitut de pollen + solution de sucre	Solution de sucre	nourri > contrôle <sup>b</sup>	—	—
	substitut de pollen + solution de sucre	Solution de sucre	nourri ≈ contrôle <sup>c</sup>	—	—
Imdorf et al. <sup>22</sup>	pollen + solution de sucre	Non nourri	nourri ≈ contrôle <sup>d</sup>	nourri ≈ contrôle	—
	Protivy 50 + solution de sucre + 4% pollen	Non nourri	nourri ≈ contrôle <sup>d</sup>	nourri ≈ contrôle	—
Doull <sup>8</sup>	Supplément de pollen commercial + sucre	Non nourri	nourri ≈ contrôle	—	nourri > contrôle

<sup>a</sup> différentes quantités de couvain en avril seulement

<sup>b</sup> nourriture supplémentaire de fin mai à début juillet pendant la période de pénurie de pollen

<sup>c</sup> nourriture supplémentaire en juillet

<sup>d</sup> toutes les colonies nourries de pollen et quelques-unes de Protivy infestées par du couvain calcifié

dues au supplément de pollen et/ou au sucre ajouté<sup>38</sup>. En fait, Doull<sup>8</sup> souligne que la nourriture supplémentaire peut avoir été ingérée principalement par les ouvrières les plus âgées, attirées par leur haute teneur en sucre. Il suppose que cela peut augmenter la longévité moyenne des nourrices et la production de miel qui a été observée.

Les résultats plutôt contradictoires des divers travaux peuvent indiquer la difficulté qu'il y a à manipuler un système aussi complexe de manière prévisible. Comme indiqué plus haut, il existe, par exemple, une évidence expérimentale convaincant de la relation causale entre l'approvisionnement en pollen et la production de couvain. Néanmoins il semble difficile de prévoir comment l'élevage du couvain peut être influencé à long terme par une augmentation artificielle de son nourrissage. Il peut être essentiel de fournir des suppléments de pollen au moment correct de l'année (voir ci-dessus). De telles mesures peuvent être vaines pour beaucoup de raisons plus futiles. En fait, il n'est absolument pas garanti qu'une diète artificielle soit ingérée par les abeilles, car elles peuvent ignorer une nourriture de haute qualité si celle-ci ne contient pas de substances phagostimulatoires<sup>18</sup>. L'acceptance de diètes artificielles peut être favorisée par l'addition d'un peu de pollen<sup>52</sup> ou d'extraits de pollen<sup>46</sup>. Si des mesures de nourrissage visent à influencer l'augmentation de la population, il peut être essentiel que le supplément de pollen soit ingéré par les nourrices responsables de l'élevage du couvain et pas seulement par les butineuses. Le placement exact de la source de nourriture dans la ruche peut déterminer son attractivité sur une certaine partie des ouvrières<sup>4</sup>. Bien que ces facteurs puissent réduire l'influence bénéfique de suppléments de pollen, il est en principe possible d'adapter la méthode de nourrissage de façon appropriée. D'autres réactions des colonies peuvent cependant être plus difficiles à influencer et rendre les mesures de nourrissage complètement inutiles. Par exemple, quelques colonies peuvent réagir à des suppléments de nourriture en réduisant leurs propres efforts d'approvisionnement.<sup>22, 23</sup> Goodwin et al.<sup>15</sup>, par ailleurs, n'ont pas trouvé de diminution de l'intensité d'approvisionnement associée à la fourniture de suppléments de pollen.

En conclusion, les mécanismes régulateurs des colonies d'abeilles mellifères sont si complexes qu'il est, actuellement, difficilement possible de prévoir comment un paramètre donné peut changer en réaction à une certaine manipulation. En conséquence, il est difficile de fournir des recommandations générales concernant les avantages économiques de la fourniture de suppléments de pollen et dans ce cas dans quelles situations particulières.

## Conclusions

Plusieurs travaux expérimentaux ont trouvé des relations causales entre différentes paires de variables relatives à l'approvisionnement en pollen et à la démographie des colonies. Cependant le mécanisme régulateur des colonies d'abeilles mellifères semble très complexe et une quantité donnée peut être régulée par plusieurs autres. En conséquence, il peut encore être impossible de prévoir le résultat d'une manipulation donnée telle qu'un supplément de nourriture.

Il faut également retenir que les intérêts des apiculteurs peuvent différer considérablement de ceux des insectes. Les apiculteurs souhaitent principalement optimiser la productivité de leurs colonies à long terme. Produire des quantités excessives de miel ne sera probablement pas une stratégie adaptable pour les abeilles qui sont plutôt intéressées à optimiser leurs conditions de reproduction<sup>47, 48</sup>. De tels résultats doivent être considérés comme réguliers pour une espèce telle que les abeilles mellifères dont le comportement a été influencé par un élevage sélectif.

## Remerciements

Cette revue de littérature a été financée par Agroscope Liebefeld-Posieux, et Mme M. Wille. Irene Keller remercie W. Nentwig pour la mise à disposition d'un bureau et S. Fink, T. Giger, G. Heckel, S. Neuenschwander et G. Soland-Reckeweg pour les discussions fructueuses.

## Bibliographie

1. AL-TIKRITY, W S; BENTON, A W; HILLMAN, R C; CLARKE, W W J (1972) The relationship between the amount of unsealed brood in honeybee colonies and their pollen collection. *Journal of Apicultural Research* 11: 9-12.
2. BÖTTCHER (1941) 1/3 Zentner Pollen geerntet ! - Mein neues Pollenerntegerät. *Leipziger Bienenzeitung* 56: 22-24.
3. CALE, G H J (1968) Pollen gathering relationship to honey collection and egg-laying in honey bees. *American Bee Journal* 108: 8-9.
4. COOK, V A; WILKINSON, P D (1986) Pollen feeding boosts brood in colonies. *British Bee Journal* 223-226.
5. CRAILSHEIM, K; HRASSNIGG, N; GMEINBAUER, R; SZOLDERITS, M J; SCHNEIDER, L H W; BROSCH, U (1993) Pollen utilization in non-breeding honeybees in winter. *Journal of Insect Physiology* 39: 369-373.
6. CRAILSHEIM, K; SCHNEIDER, L H W; HRASSNIGG, N; BÜHLMANN, G; BROSCH, U; GMEINBAUER, R; SCHÖFFMANN, B (1992) Pollen consumption and utilization in worker honeybees (*Apis mellifera carnica*): dependence on individual age and function. *Journal of Insect Physiology* 38: 409-419.
7. DOULL, K M (1975) Pollen supplements - I. Relationships between supplements, pollen and broodrearing. *American Bee Journal* 115: 14-15.
8. DOULL, K M (1980) Relationships between consumption of a pollen supplement, honey production and broodrearing in colonies of honeybees *Apis mellifera* L. I. *Apidologie* 11: 361-365.
9. DRELLER, C; PAGE, R E; FONDRK, M K (1999) Regulation of pollen foraging in honeybee colonies: effects of young brood, stored pollen, and empty space. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45: 227-233.
10. DUSTMANN, J H; OHE, W V D (1988) Einfluss von Kälteeinbrüchen auf die Frühjahresentwicklung von Bienenvölkern (*Apis mellifera* L.). *Apidologie* 19: 245-254.
11. ECKERT, C D; WINSTON, M L; YDENBERG, R C (1994) The relationship between population size, amount of brood, and individual foraging behaviour in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Oecologia* 97: 248-255.
12. ECKERT, J E (1942) The pollen required by a colony of honeybees. *Journal of Economic Entomology* 35: 309-311.
13. FARRAR, C L (1936) Influence of pollen reserves on the surviving populations of over-wintered colonies. *American Bee Journal* 76: 452-454.
14. FEWELL, J H; WINSTON, M L (1992) Colony state and regulation of pollen foraging in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30: 387-393.
15. GOODWIN, R M; TEN HOUTEN, A; PERRY, J H (1994) Effect of feeding pollen substitutes to honey bee colonies used for kiwifruit pollination and honey production. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* 22: 459-462.
16. GRANSIER, K (1984) Die Auswirkungen permanenten Pollenfallengebrauchs auf Bienenvölker der Rasse *Apis mellifera carnica*. *Apidologie* 15: 265-266.
17. HAYDAK, M H (1970) Honey bee nutrition. *Annual Review of Entomology* 15: 143-156.
18. HERBERT, E W J (1992) Honey bee nutrition. In Graham, J E. *Dadant & Sons Inc.*; Hamilton, Illinois; 197-233.
19. HIRSCHFELDER, H (1951) Quantitative Untersuchungen zum Polleneintragen der Bienenvölker. *Zeitschrift für Bienenforschung* 1: 67-77.
20. HUNT, G J; PAGE, R E; FONDRK, M K; DULLUM, C J (1995) Major quantitative trait loci affecting honey bee foraging behavior. *Genetics* 141: 1537-1545.
21. IMDORF, A (1983) Polleneintrag eines Bienenvolkes aufgrund des Rückbehaltes in der Pollenfalle - 1. Teil: Berechnungsgrundlagen. *Schweizerische Bienen-Zeitung* 106: 69-77.
22. IMDORF, A; BÜHLMANN, G; WILLE, H (1984) Pollen- oder Pollenersatzfütterung - eine Notwendigkeit ? *Schweizerische Bienen-Zeitung* 107: 296-308.

23. IMDORF, A; KILCHENMANN, V; MAQUELIN, C (1988) Welchen Einfluss hat die Pollenfütterung im Frühjahr auf die Volkentwicklung ? Schweizerische Bienen-Zeitung 111: 109-115.
24. IMDORF, A; RICKLI, M; KILCHENMANN, V; BOGDANOV, S; WILLE, H (1998) Nitrogen and mineral constituents of honey bee worker brood during pollen shortage. *Apidologie* 29: 315-325.
25. JEFFREE, E P (1956) Winter brood and pollen in honeybee colonies. *Insectes sociaux* 3: 417-422.
26. JEFFREE, E P; ALLEN, M D (1957) The annual cycle of pollen storage by honey bees. *Journal of Economic Entomology* 50: 211-212.
27. JOHANSSON, T S K; JOHANSSON, M P (1977) Feeding honeybees pollen and pollen substitutes. *Bee World* 58: 105-118.
28. KELLER, I; FLURI, P; IMDORF, A (2004) Pollen nutrition and colony development in honey bees - Part I. *Bee World*
29. LEVIN, M D; LOPER, G M (1984) Factors affecting pollen trap efficiency. *American Bee Journal* 124: 721-723.
30. LOUVEAUX, J (1958) Recherches sur la récolte du pollen par les abeilles (*Apis mellifica* L.). PhD thesis, University of Paris; 206 pp.
31. MAURIZIO, A (1950) The influence of pollen feeding and brood rearing on the length of life and physiological condition of the honeybee - Preliminary Report. *The Bee World* 31: 9-12.
32. MAURIZIO, A (1950) Untersuchungen über den Einfluss der Pollennahrung und Brutpflege auf die Lebensdauer und den physiologischen Zustand von Bienen. *Schweizerische Bienen-Zeitung* 73: 58-64.
33. MAURIZIO, A (1951) Prüfung von Pollenersatzmitteln. *Schweizerische Bienen-Zeitung* 74: 111-121.
34. MAURIZIO, A (1953) Weitere Untersuchungen an Pollenhöschchen. Beihefte zur Schweizerischen Bienen-Zeitung 2: 486-556.
35. MAURIZIO, A (1954) Pollenernährung und Lebensvorgänge bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). *Landwirtschaftliches Jahrbuch der Schweiz* 68: 115-193.
36. MAURIZIO, A (1958) Einfluss der Trocknungsmethode auf die biologische Wirksamkeit des Pollens für Bienen. *Zeitschrift für Bienenforschung* 4: 1-4.
37. MCLELLAN, A R (1978) Growth and decline of honeybee colonies and inter-relationships of adult bees, brood, honey and pollen. *Journal of Applied Ecology* 15: 155-161.
38. MILINSKI, M (1997) How to avoid seven deadly sins in the study of behavior. *Advances in the study of behavior* 26: 159-180.
39. NABORS, R A (1997) Trapping pollen collections of the honey bee, *Apis mellifera* L. to determine pollen flow periods. *American Bee Journal* 137: 215-216.
40. NABORS, R A (2000) The effects of spring feeding pollen substitute to colonies of *Apis mellifera*. *American Bee Journal* 140: 322-23.
41. NELSON, D L; MCKENNA, D; ZUMWALT, E (1987) The effect of continuous pollen trapping on sealed brood, honey production and gross income in Northern Alberta. *American Bee Journal* 127: 648-650.
42. PAGE, R E; WADDINGTON, K D; HUNT, G J; FONDRK, M K (1995) Genetic determinants of honey bee foraging behaviour. *Animal Behaviour* 50: 1617-1625.
43. PANKIW, T; PAGE, R E; FONDRK, M K (1998) Brood pheromone stimulates pollen foraging in honey bees (*Apis mellifera*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 44: 193-198.
44. SCHMICKL, T; CRAILSHEIM, K (2001) Cannibalism and early capping: strategy of honeybee colonies in times of experimental pollen shortage. *Journal of Comparative Physiology A* 187: 541-547.
45. SCHMICKL, T; CRAILSHEIM, K (2004) Inner nest homeostasis in a changing environment with special emphasis on honey bee brood nursing. *Apidologie* 35: 249-263.
46. SCHMIDT, J O (1985) Phagostimulants in pollen. *Journal of Apicultural Research* 24: 107-114.
47. SEELEY, T D (1978) Life history strategy of the honey bee, *Apis mellifera*. *Oecologia* 32: 109-118.
48. SEELEY, T D; VISSCHER, P K (1985) Survival of honeybees in cold climates: the critical timing of colony growth and reproduction. *Ecological Entomology* 10: 81-88.

49. SHAWER, M B (1987) Major pollen sources in Kafr-El-Sheikh, Egypt, and the effect of pollen supply on brood area and honey yield. *Journal of Apicultural Research* 26: 43-46.
50. SMITH, M V; ADIE, A (1963) A new design in pollen traps. *Canadian Bee Journal* 74: 4-5, 8.
51. SOKAL, R R; ROHLF, F J (1995) *Biometry*. W.H.Freeman and Company; New York, U.S.A.; 887 pp (3rd edition).
52. STANDIFER, L N; HAYDAK, M H; MILLS, J P; LEVIN, M D (1973) Influence of pollen in artificial diets on food consumption and brood production in honey bee colonies. *American Bee Journal* 113: 94-95.
53. STEFFAN-DEWENTER, I; KUHN, A (2002) Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal Society London Series B* 270: 569 - 575.
54. SYNGE, A D (1947) Pollen collection by honeybees (*Apis mellifera*). *Journal of Animal Ecology* 16: 122-138.
55. TODD, F E; BISHOP, R K (1940) Trapping honeybee-gathered pollen and factors affecting yields. *Journal of Economic Entomology* 33: 866-870.
56. TODD, F E; REED, C B (1970) Brood measurement as a valid index to the value of honey bees as pollinators. *Journal of Economic Entomology* 63: 148-149.
57. WALLER, G D (1980) A modification of the O.A.C. pollen trap. *American Bee Journal* 120: 119-121.
58. WEBSTER, T C; THORP, R W; BRIGGS, D; SKINNER, J; PARISIAN, T (1985) Effects of pollen traps on honey bee (Hymenoptera: Apidae) foraging and brood rearing during almond and prune pollination. *Environmental Entomology* 14: 683-686.
59. WILLE, H (1973) Fragen um die Pollenversorgung des Bienenvolkes. *Schweizerische Bienen-Zeitung* 96.
60. WILLE, H (1981) Ein- und Auswinterung / Gereimtes und Ungereimtes (I). *Nordwestdeutsche Imkerzeitung* 33: 186-190; 214-218.
61. WILLE, H; SCHÄFER, H (1971) Fütterungsversuche mit einem flüssigen Pollenersatzmittel. *Apiacta* 2: 54,62.
62. WILLE, H; IMDORF, A; BÜHLMANN, G; KILCHENMANN, V; WILLE, M (1985) Beziehung zwischen Polleneintrag, Brutaufzucht und mittlerer Lebenserwartung der Arbeiterinnen in Bienenvölkern (*Apis mellifica* L.). *Mitteilungen der schweizerischen entomologischen Gesellschaft* 58: 205-214.
63. WILLE, H; WILLE, M; KILCHENMANN, V; IMDORF, A; BÜHLMANN, G (1985) Pollenernte und Massenwechsel von drei *Apis mellifera*-Völkern auf demselben Bienenstand in zwei aufeinanderfolgenden Jahren. *Revue suisse de zoologie* 92: 897-914.