

РЕПРОДУКТИВНА ЗДАТНІСТЬ БДЖОЛИНИХ МАТОК ТА ПРОДУКТИВНІСТЬ БДЖІЛ ЗА ПІДГОДІВЛІ МАГНІЮ ЦИТРАТОМ

*Р. Л. Андрошулік¹, аспірант,
І. І. Ковальчук² д-р вет. наук, с. н. с.*

¹Інститут біології тварин НААН
вул. В. Стуса, 38, м. Львів, 79034, Україна

²Львівський національний університет ветеринарної медицини
та біотехнологій імені С.З. Гжицького
вул. Пекарська, 50, м. Львів, 79010, Україна
irenakovalchuk@ukr.net

Дослідження проведені на двох групах бджолосімей-аналогів, по три сім'ї у кожній групі. Бджоли контрольної (I) групи отримували підгодівлю з 60 % цукрового сиропу (ЦС) в кількості 2 л /сім'ю/ тиждень. Бджоли II (дослідної) групи з 2 л ЦС отримували 4 мкг/мл Mg у вигляді цитрату, отриманого методом нанотехнології від ТОВ «Наноматеріали і нанотехнології», м. Київ. Показники інтенсивності яйцекладки бджолиних маток визначали методом підрахунку кількості печатного розплоду. Досліджували зразки тканин організму бджіл та меду, у яких визначали вміст окремих важких металів (Fe, Cu, Zn) на атомно-абсорбційному спектрофотометрі СФ-115 ПК, а також якісні показники меду. За обліковий період досліджень, бджолиними матками контрольної (I) і (II) дослідної групи відкладено, відповідно, 47783 і 49721 яєць. Відзначено міжгрупові різниці яйцекладки бджолиних маток за підгодівлі бджолосімей чистим цукровим сиропом та з додаванням до нього Mg цитрату. Кількість відкладених яєць за добу у дослідній групі за дослідний період була вищою на 1,4 %, порівняно з контролем. Результати дослідження вказують на доцільність застосування Mg цитрату для стимулювання життєдіяльності бджолиних сімей та підвищення репродуктивної здатності бджолиних маток у період інтенсивного відкладання ними яєць. Дослідженнями встановлено зміни у співвідношенні мікроелементів у тканинах організму бджіл з підвищенням вмісту Fe, Cu і зниженням концентрації Zn. Підгодівля бджіл цитратом Mg зумовлювала підвищення фізико-хімічних показників меду, про що свідчить вірогідне зростання діастазного числа та вмісту проліну у меді бджіл дослідної групи. Органолептичні показники меду за підгодівлі бджіл Mg цитратом суттєво не змінювалися у дослідній групі, порівняно з контрольною, і відповідали чинним нормам ДСТУ 4497: 2005. Зроблено висновок, що підгодівля бджіл з додаванням до цукрового сиропу Mg цитрату нанотехнологічного стимулює інтенсивність відкладання яєць бджолиними матками, мінеральний обмін в їх організмі та оптимізує вміст мікроелементів і показники якості у продукції.

Ключові слова: РЕПРОДУКТИВНА ЗДАТНІСТЬ, БДЖОЛИ, ЦИТРАТ Mg, НАНОТЕХНОЛОГІЇ, ПРОДУКТИВНІСТЬ, ЯЙЦЕКЛАДКА.

REPRODUCTIVE ABILITY OF BEE QUEENS AND PRODUCTIVITY OF BEES FEEDING MAGNESIUM CITRATES

R. L. Androshulik¹, I. I. Kovalchuk²

¹Institute of Animal Biology of NAAS,
38, V. Stusa str., Lviv, 79034, Ukraine

²Stepan Gzhytskyi National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies,
50, Pekarska str., Lviv, 79010, Ukraine
irenakovalchuk@ukr.net

The research was conducted on two groups of bees families-analogs, three families in each group. Bees of the control (I) group were fed with 60% of sugar syrup (s.s) in the amount of 2 l / family / week. Bees of the II (experimental) group with 2 l of s.s. received 4 mcg/ml of Mg in the form of citrate obtained by the nanotechnology method from LLC Nanomaterials and Nanotechnologies, Kyiv. Indicators of bee queens egg laying intensity was determined by the method of counting the amount of number of sealed brood. Samples of bee body tissues and honey were investigated, in which the content of individual heavy metals (Fe, Cu, Zn) was determined on an atomic absorption spectrophotometer SF-115 PC, as well as the qualitative indicators of honey. According to the results of the researches during the entire research period bee queens of the control (1st), 2nd research groups oviposited 47783 and 49721 eggs, respectively. Probable inter group differences of egg laying were marked at feeding bee families pure sugar syrup and with adding to it citrates Mg. Amount of oviposited eggs in the 2nd research groups during the research period was higher accordingly by 1,4 % in comparison to the control group. Research results specify on expediency of application of citrates of Mg for stimulation of vital functions of bee colony and increasing the reproductive ability of queen bees during their intensive egg laying

Researches have shown changes in the correlation of trace elements in body tissues of bees with an increase in the content of Fe, Cu and a decrease in the concentration Zn. Feeding of bees with Mg citrates caused an increase parameters of honey, as evidenced by the probable increase in diastasis number and proline content in honey of bees of the experimental groups. Organoleptic characteristics of honey when feeding bees with Mg citrates did not change significantly in the experimental groups compared with the control and met the current standards of DSTU 4497: 2005. It is concluded that feeding bees with the addition to sugar syrup Mg nanotechnological citrates stimulates the intensity of egg laying by queen bees, mineral exchange in their organism and optimizes the content of trace elements and quality indicators in products.

Keywords: REPRODUCTIVE ABILITY, BEES, MAGNESIUM CITRATE, NANOTECHNOLOGIES, PRODUCTIVITY, EGG LAYER, HONEY,

Сучасні наукові дослідження у галузі бджільництва спрямовані на інтенсивний пошук нових способів і засобів коригування репродуктивної функції бджолиних маток. На продуктивні якості бджолиної сім'ї впливають дві ознаки: сила сім'ї та якість її особин. На силу сім'ї, тобто на чисельність особин, що її складають, впливає ряд інших спадкових якостей, серед яких важливе значення має плодючість бджолиної матки, а саме кількість відкладених яєць у різні періоди року. Відомо, що яйцекладка бджолиних маток залежить від багатьох чинників, серед яких за природного способу отримання бджолиних маток можна виокремити: породу бджіл, вік, якість і кількість маточного молочка, яким їх годують бджоли годувальниці, кормову базу, технологію ведення бджільництва, погодні умови. Інтенсивність яйцекладки бджолиних маток залежить від наявності в повноцінних білково-ліпідних та вуглеводних кормів, що отримують від медоносних рослин у вигляді пилку та нектару. Повноцінним джерелом протеїну, незамінних амінокислот, ензимів і ліпідів, що позитивно

впливають на фізіолого-біохімічні процеси в організмі медоносних бджіл та забезпечують яйцекладку маток є пилок рослин. Низька якість та недостатність кормової бази і несприятливі погодні умови у весняний період негативно впливають на інтенсивність яйцекладки бджолиними матками (Al-Lawati & Bienefeld, 2009; Dvylyuk & Kovalchuk, 2016; Amiri et al., 2017).

Встановлено, що робочі бджоли регулюють інтенсивність роботи матки. За сприятливих умов вони посилюють вирошування розплоду, а за невідповідних – змушують матку зменшити або припинити відкладання яєць. Відзначено, що, завдяки інтенсивності та кількості спожитого маточного молочка, бджолина матка здатна генерувати різну кількість яєць. Експериментально доведено, що кількість бджіл у сім'ях під впливом тих чи інших факторів змінюється, шляхом посилення чи ослаблення догляду, а також і підгодівлі бджоломатки (Koeniger, 2000; Kovalchuk et al., 2017; Kisil, 2018).

Відомо, що мінеральні елементи впливають як на загальні процеси метаболізму цілого організму бджолиних маток, так і на усі відділи репродуктивної системи. Додавання макро- і мікроелементів у формі цитратів їх наночастинок має ряд переваг: такі органічні сполуки мають високу біологічну дію, вони краще засвоюються організмом і активно використовуються в процесах обміну речовин. Слід зазначити надзвичайно важливий широкий спектр біологічних ефектів при використанні цитратів таких елементів як аргентум, купрум, цинк, магній, кобальт, германій, селен тощо.

Підгодівля бджолиних сімей розчином цукру та додаванням мікроелементів позитивно впливає на розвиток бджолиних сімей – силу, кількість вигодуваного розплоду та живої маси бджолиних маток. Позитивний вплив спостерігався не лише під час підгодівлі, але й у подальші періоди розвитку сімей (Tanaka & Hartfelder, 2004; Roman et al., 2011; Selayman et al., 2016; Kovalchuk et al., 2021). Біологічно активні речовини і сполуки органічного та мінерального походження в періоди активного відкладання яєць корегують репродуктивну здатність бджолиних маток.

Серед усіх макро- та мікроелементів Магній займає четверте місце за вмістом в організмі (після Калію, Азоту і Кальцію) і друге місце за вмістом в клітині (після Калію). Магній є одним із важливих біоелементів, служить активатором багатьох ферментативних процесів (регулює реакції фосфорного обміну, гліколізу, багато етапів синтезу білків, жирних кислот і ліпідів, синтез і розпад нуклеїнових кислот); потрібний для нормального функціонування нервової і м'язової тканин.

Над дослідженнями впливу мінеральних елементів, що володіють властивостями стимулювати репродуктивну функцію бджолиних маток, дослідники працюють давно. Проте особливості цих досліджень у літературі висвітлені недостатньо. Тому, пошук нових біологічно активних сполук, здатних стимулюючи впливати на інтенсивність яйцекладки, ріст і розвиток медоносних бджіл, а також їх продуктивність є актуальним.

Мета роботи – вивчити вплив магнію цитрату, внесеного у компоненти підгодівлі бджіл на інтенсивність яйцекладки бджолиних маток у весняний період та продуктивність бджолої сім'ї.

Матеріали і методи. Дослідження проведені на медоносних бджолах карпатської породи в Інституті біології тварин НААН, що сформовані для досліду з сімей лабораторної пасіки-віварію у літньо-осіннього періоду. Дослідження були проведені на двох групах бджолосімей, аналогів за масою бджіл, силою сім'ї, віком матки, по три сім'ї у кожній групі. Бджоли першої (контрольної) групи отримували у літньо-осінній період підгодівлю з 60 % цукрового сиропу в кількості 2 л /сім'ю/ тиждень. Друга група бджіл (Д1) – додатково з 2 л цукрового сиропу отримувала 4 мкг/мл Mg у вигляді нанотехнологічного цитрату. Для визначення стану сімей після зимівлі було оцінено зимостійкість, порівнюючи дані головних весняних ревізій (лютий-березень-квітень). Було враховано: кількість загиблих сімей; масу «підмору», кількість витраченого корму під час зимівлі, з розрахунку на 1 бджолину сім'ю

(кг); силу сім'ї після зимівлі за кількістю вуличок; кількість печатного розплоду на день весняної ревізії. Оцінку збереженості бджолиних сімей після зимівлі здійснювали на основі їх наявності та сили на період проведення ревізії. Для визначення інтенсивності розвитку, стану бджолиних сімей, оцінки відтворної здатності маток було проведено підрахунок кількості печатного розплоду у гніздах сімей за допомогою рамки-сітки, середньодобове відкладання яєць маткою. Підрахунок проводили безпосереднім накладанням рамки-сітки на стільники зі зрілим запечатаним розплодом з інтервалом у 12 діб, оскільки бджолиний розплід знаходиться в запечатаному стані впродовж 12 діб. Підраховувавши суму запечатаних комірок всіх квадратів за один промір та поділивши цю кількість на 12, отримували показник інтенсивності середньодобової яйцекладки бджолиних маток.

Для дослідження продукції бджіл, у червні місяці відбирали поліфлорний мед з вуликів контрольної та дослідної груп бджолиних сімей. У зразках меду визначали вміст окремих мінеральних елементів на атомно-абсорбційному спектрофотометрі СФ-115 ПК з комп'ютерною програмою, а також якісні показники меду, зокрема вміст проліну, діастазну активність, масову частку води та рН.

Цифрові дані опрацьовані статистично з використанням комп'ютерної програми Microsoft EXCEL з визначенням середніх величин M , їхніх відхилень $\pm m$ і ступеня вірогідності міжгрупових різниць з використанням коефіцієнта Стьюдента (p).

Результати й обговорення. Повноцінність раціону бджіл забезпечується як нектаром, так і квітковим пилом рослин, особливо поліфлорного складу, що є якісно багатшим за якісною оцінкою. Він містить значно більше вітамінів, макро- та мікроелементів та є повноцінним джерелом протеїну, незамінних амінокислот, ензимів і ліпідів, що позитивно впливають на фізіолого-біохімічні процеси в організмі медоносних бджіл та яйцекладку маток (Taran, 2009; 2012).

За результатами дослідження репродуктивної здатності бджолиних маток встановлено відмінності інтенсивності середньодобової яйцекладки бджолиних маток дослідних груп порівняно до рівня її у маток бджолосімей контрольної групи (табл. 1).

Таблиця 1

Інтенсивність яйцекладки бджолиних маток, кількість яєць/добу ($M \pm m$, $n=3$)

Дата проміру/12-добові етапи дослід.		Контрольна	Дослідна	% до контролю
Підготовчий період (I-етап)				
I етап	Середнє на бджоломатку за добу, шт.	1 174,5±49,07	1 100,2±42,87	93,6
	Кількість яєць всього за 12 діб, шт.	14 097,5±589,19	13 202,2±514,7	
Дослідні періоди				
II етап	Середнє на бджоломатку за добу, шт.	1 336,5±5,63	1 355,8±50,40	101,4
	Кількість яєць всього за 12 діб, шт.	16 039,6±67,55	16 269,3±604,49	
	% до I етапу	113,8	123,2	
III етап	Середнє на бджоло матку за добу, шт.	1 470,5±52,45	1 687,5±144,49	104,0
	Кількість яєць всього за 12 діб, шт.	17 646,5±629,60	20 250,0±1733,62	
	% до II етапу	110,0	121,4	
Всього відкладено яєць за обліковий період, шт		47 783,7	49 721,5	

Аналіз результатів підрахунку зрілого печатного розплоду за підгодівлі Mg цитратом, вказує на зростання відкладання бджоломаткою яєць за добу у II дослідній групі – на 1,4 %, порівняно до контрольної групи. Середня кількість відкладених яєць бджолиними матками впродовж II періоду дослідження коливалася від 16269 (II група) проти 16039 яєць у контрольній групі. Що стосується загальної кількості яєць за весь період дослідження, то варто зазначити, що в дослідній групі кількість яєць зростала порівняно як до контролю, так і до підготовчого періоду. Очевидно, вищий рівень яйцекладки маток дослідної групи може підтримуватися як збільшенням вмісту біологічно активних компонентів у маточному

молочку бджіл-годувальниць від стимулюючого впливу Mg цитрату на обмін речовин у їх організмі, так і збереженням високої активності репродуктивної системи маток. Відомо, що існує прямий взаємозв'язок між силою бджолоїної сім'ї та величиною медозбору. Сильні сім'ї збирають більше меду на одиницю живої маси бджіл, оскільки пропорційно менше особин таких сімей займається вирощуванням розплоду.

Потреба бджіл у макро- і мікроелементах забезпечується їхнім надходженням з пилом рослин, водою і нектаром. Додавання до корму бджіл сполук окремих мікроелементів, як метаболічних стимуляторів органічного та неорганічного походження, внесених у різних дозах, впливає на корекцію фізіолого-біохімічних процесів і підвищує продуктивність медоносних бджіл (Toth & Robinson, 2005).

За результатами дослідження встановлено, що мінеральні елементи не в однаковій кількості акумулюються в тканинах організму бджіл і продукції. Вміст Fe зростає, але не вірогідно, у тканинах бджіл дослідної групи, на тлі зниження рівня Zn. Однак, концентрація Cu у тканинах бджіл дослідної групи статистично вірогідно перевищувала її рівень у контрольній групі, на відміну від тенденції збільшення у зразках продукції (рис. 1).

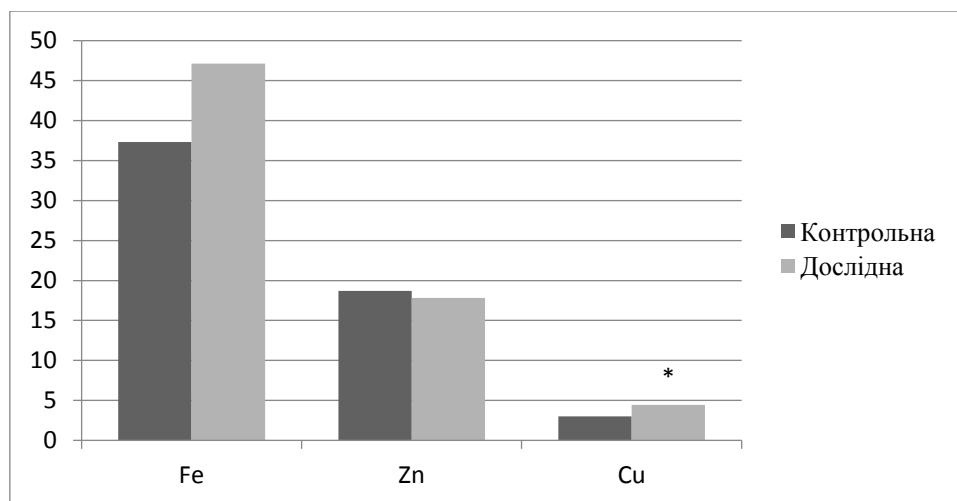


Рис. 1. Вміст мінеральних елементів в тканинах організму бджіл, мг/кг ($M \pm m$, $n=3$)

Аналіз літературних джерел свідчить, що надходження мінеральних елементів в організм бджіл з природних і штучних кормів (нектар, мед, пилок, цукровий сироп) суттєво впливає на вміст мікроелементів як у тканинах, так і продукції бджіл. Дослідження зразків меду з різних регіонів щодо вмісту мінеральних елементів вказують на суттєві відмінності їх концентрації (Toth et al., 2005). За результатами дослідження концентрація Феруму, Цинку та Купруму у меді бджіл дослідної групи знижувалася за дії магнію цитрату нанотехнологічного, що відзначали й інші дослідники (Wegener et al., 2010; Yakubchak & Konovalova, 2014). Одержані результати свідчать про вплив дози застосованого Mg цитрату на вміст мікроелементів у меді бджіл (рис. 2).

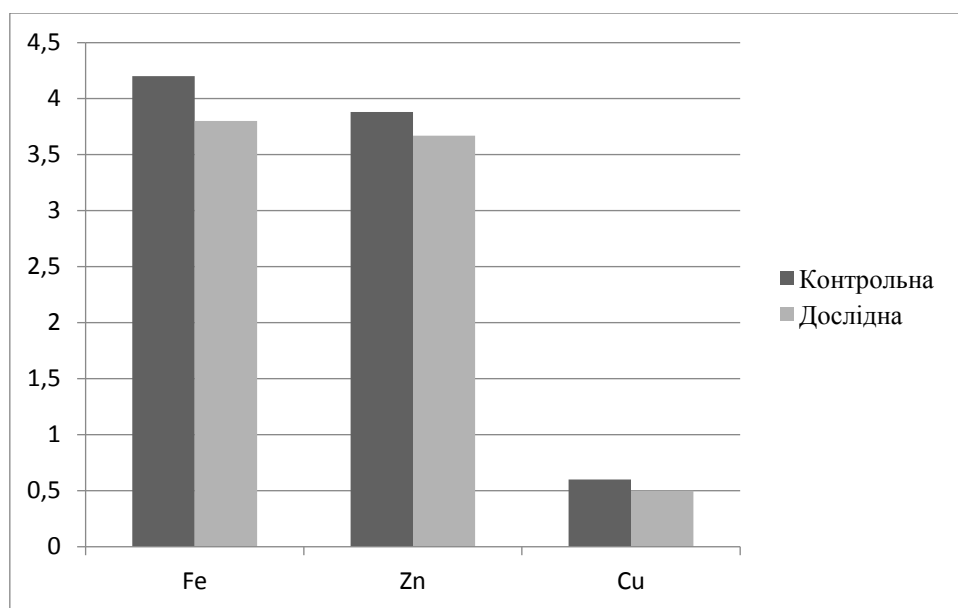


Рис. 2. Вміст мінеральних елементів в меді за умов згодовування Mg цитрату, ($M \pm m$, $n=3$)

Як відомо, у меді знаходиться велика кількість ферментів, присутність яких свідчить про високу біологічну цінність. Основні ферменти, що містяться у меді – це глюкозооксидаза, інвертаза і діастаза. Слід зазначити, активність діастази має найбільш вагоме значення. За результатами дослідження значення проліну та діастазного числа у зразках меду дослідної групи було, відповідно у 1,1 ($p < 0,01$) та 1,3 ($p < 0,05$) раза вищим, ніж у контрольній групі (табл. 2).

Таблиця 2

Якісні та фізико-хімічні показники меду за умов згодовування Mg цитрату ($M \pm m$, $n=3$)

Показники якості	Групи медоносних бджіл		Вимоги ДСТУ 4497:2005
	Контрольна	Дослідна	
Пролін, мг/кг	324,77 \pm 0,84	366,46 \pm 3,46**	300,0
Діастазне число, од.Готе	10,84 \pm 0,53	14,34 \pm 0,01*	10,0-15,0
Масова частка води, %	18,13 \pm 0,35	19,04 \pm 0,83	18,5-21,0
pH	4,29 \pm 0,003	4,32 \pm 0,009*	3,5-4,5

Важливим показником якості меду є масова частка води в ньому. З підвищенням вмістом води бджолина продукція легше переходить у рідкий або кристалічний стан, а можливість його бродіння стає вищою. Згідно з дослідженнями масова частка води у відібраних зразках меду була відповідно вищою у дослідній групі, порівняно до контролю, проте не перевищувала гранично допустимої норми. Ці дані вказують на можливу регуляторну роль Mg цитрату у зв'язуванні води вуглеводами меду.

За органолептичними ознаками мед відповідав вимогам ДСТУ 4497:2005 (табл. 3). Не виявлено ознак бродіння меду, смак солодкий, ніжний, без сторонніх присмаків, відповідного відтінку кольору від світло-жовтого до жовтого, в'язкої консистенції і без механічних домішок.

Визначення органолептичних і фізико-хімічних показників у меді бджіл дослідної групи вказує на оптимізуючий вплив Mg цитрату на його біологічну цінність, якість та безпечність.

Органолептичні показники меду за умов згодовування цитрату магнію, мг/кг, (M±m, n=3)

Показники	Групи	Характеристики	ДСТУ 4497:2005
Колір	I	світло-жовтий	безколірний, білий, світло-жовтий, жовтий, темно-жовтий, темний з різними відтінками
	II	жовтий	
Смак	I	ніжний	солодкий, ніжний, приємний, терпкий, подразнює слизову оболонку ротової порожнини, без сторонніх запахів
	II	солодкий	
Консистенція	I	в'язка	рідка, в'язка, дуже в'язка, щільна
	II	щільна	
Кристалізація	I	дрібнозерниста	від дрібнозернистої до крупнозернистої
	II		
Ознаки бродіння (закисання)	I	відсутні	не дозволені
	II		
Механічні домішки	I	відсутні	не дозволені
	II		

Отже, підгодівля бджіл з додаванням до цукрового сиропу Mg цитрату стимулює мінеральний обмін в їхньому організмі й оптимізує вміст мікроелементів у продукції, що вказує на доцільність застосування добавок до цукрового сиропу у живленні бджіл.

В И С Н О В К И

Згодовування бджолиним сім'ям нанотехнологічного Mg цитрату впливало на репродуктивну функцію бджолиних маток - середньодобова і загальна кількість відкладених яєць бджолиних маток дослідної групи була вищою порівняно з контрольною групою. Встановлено міжгрупові різниці вмісту мікроелементів у тканинах організму бджіл з підвищенням вмісту Fe, Cu і зниженням концентрації Zn за підгодівлі Mg цитрату медоносним бджолам. Додавання Mg цитрату до цукрового сиропу у період літньо-осінньої підгодівлі бджіл оптимізувало фізико-хімічні показники меду з підвищенням вмісту проліну ($p < 0,01$) і діастазного числа ($p < 0,05$).

Перспективи досліджень. Доцільно провести дослідження впливу Mg цитрату нанотехнологічного на ліпідний обмін організму бджіл.

References

- Al-Lawati, H., & Bienefeld, K. (2009). Maternal age effects on embryo mortality and juvenile development of offspring in the honey bee (Hymenoptera: Apidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 102(5), 881-888. <https://doi.org/10.1603/008.102.0514>.
- Amiri, E., Strand, M.K., Rueppell, O., & Tarpy, D.R. (2017). Queen quality and the impact of honey bee diseases on queen health: Potential for interactions between two major threats to colony health. *Insects*, 8(2), 48. <https://doi.org/10.3390/insects8020048>.
- Dvylyuk I.I. & Kovalchuk I.I. (2016). Reproductive ability of queen bees under conditions of supplementation with Ag and Cu citrates. *Scientific and technical bulletin of the DNDKI of veterinary preparations and feed additives and the Institute of Animal Biology*. 17 (2): 30–36 [In Ukrainian].
- Kisil, D.O. (2018). The influence of the drug "Kobacin" on the productive indicators of bee colonies. *Veterinary Biotechnology*, 32(1): 352-357 [In Ukrainian].
- Koeniger, N. (2000). Reproductive isolation among species of the genus *Apis* *Apidologie*. 31:313–339.
- Kovalchuk, I.I., Dvylyuk, I.I., Romaniv, L.I. (2017). Reproductive capacity of bee queens after feeding with trace element citrates. *Beekeeping of Ukraine*, 2, 140-146 [In Ukrainian].

Kovalchuk, I.I., Kikish, I.B., Kaplunenko, V.G. (2021). Effects of trace element citrates on the reproductive performance of queen bees. Actual problems of natural sciences: modern scientific discussions: Collective monograph. Riga, Latvia: "Baltija Publishing", 87-110. <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-025-4-6> [In Ukrainian].

Roman, A., Madras-Majewska, B., Popiela, E., (2011) Comparative study of selected toxic elements in propolis and honey, *J. Apic. Sci.*, 55(2), 97-106.

Solayman., Asiful Islam., Sudip Paul, Yousuf Ali , Ibrahim Khalil Nadia Alam, Siew Hua Gan. (2016) Physicochemical Properties, Minerals, Trace Elements, and Heavy Metals in Honey of Different Origins: A Comprehensive Review. 15, 119-233. doi.org/10.1111/1541-4337.12182

Tanaka, E. & Hartfelder, K. (2004). The initial stages of oogenesis and their relation to differential fertility in the honey bee (*Apis mellifera*) castes, *Arthropod Struct. Dev.* 33, 431–442.

Taran, S.I. (2009). Dynamics of queen bee productivity. *Herald of Agrarian Science of the Black Sea Coast*, 3: 188-193 [In Ukrainian].

Taran, S.I. (2012). Comparative characteristics of egg production of bee queens of the Ukrainian breed in the conditions of the steppe zone. *Technology of production and processing of animal husbandry products*. 2012, (8): 15–20 [In Ukrainian].

Toth, A.L. & Robinson, G.E. (2005). Worker nutrition and division of labour in honeybees. *Anim. Behav.* 69, 427 – 435.

Toth, A., Kantarovich, L.S., Meisel, A.F., Robinson, G.E. (2005). Nutritional status influences socially regulated foraging ontogeny in honey bees. *Journal of Experimental Biology*, 208, 4641-4649; [doi: 10.1242/jeb.01956](https://doi.org/10.1242/jeb.01956)

Yakubchak. O.M. & Konovalova. A.V. (2014)/ Requirements for the safety and quality of honey. *Veterinary Medicine of Ukraine*, 12, 19-22 [In Ukrainian].

Wegener, J., Lorenz, M., Bienefeld, K. (2010). Differences between queen- and worker-laid male eggs of the honey bee (*Apis mellifera*) *Apidologie*, 41, 116-126.