



ACCÈS OUVERT

ÉDITÉ PAR

Daniel Paredes,
 Université d'Estrémadure, Espagne

RÉVISÉ PAR

Jelena Savić,
 Université de Belgrade, Serbie
 Baskaran N,
 Institut indien de technologie de
 transformation des aliments, Inde

* CORRESPONDANCE

Sandra M. Rehan
 ✉ sandra.rehan@gmail.com

REÇU 02 avril 2024

ACCEPTÉ 07 mai 2024

PUBLIÉ 26 juin 2024

CITATION

Stephen KW, Chau KD et Rehan SM (2024) Fondements alimentaires des pollinisateurs : profilage nutritionnel des plantes pour la santé des abeilles.

Devant. Soutenir. Système alimentaire. 8:1411410. est ce que je: 10.3389/fsufs.2024.1411410

DROIT D'AUTEUR

© 2024 Stephen, Chau et Rehan. Il s'agit d'un article en libre accès distribué selon les termes du [Licence d'attribution Creative Commons \(CC BY\)](#). L'utilisation, la distribution ou la reproduction sur d'autres forums sont autorisées, à condition que le(s) auteur(s) original(s) et le(s) titulaires des droits d'auteur soient crédités et que la publication originale dans cette revue soit citée, conformément à la pratique académique acceptée. Aucune utilisation, distribution ou reproduction non conforme aux présentes conditions n'est autorisée.

Fondements alimentaires des pollinisateurs : profilage nutritionnel des plantes pour la santé des abeilles

Khara W. Stephen, Katherine D. Chau et Sandra M. Rehan*

Département de biologie, Université York, Toronto, ON, Canada

Les activités humaines, notamment l'expansion urbaine, les pratiques agricoles intensives et l'application de pesticides, ont considérablement remodelé les habitats des abeilles. Comprendre le contenu nutritionnel du pollen, principale source de protéines et de lipides des abeilles, est important pour maintenir leur alimentation et leur santé. Dans cette étude, nous avons entrepris de déterminer la composition nutritionnelle du pollen de diverses familles et genres de plantes. Nos objectifs étaient d'analyser les niveaux d'acides gras non estérifiés (AGNE), d'acides aminés (AA), les ratios protéines/lipides (P:L) et les ratios oméga-6:3 de 57 espèces de pollen originaires d'Amérique du Nord. Ces données suggèrent un compromis potentiel entre la teneur en NEFA et en AA du pollen, suggérant qu'un régime alimentaire floral diversifié pourrait bénéficier davantage aux abeilles qu'une seule source de pollen. Les profils AA ont montré une diversité considérable, toutes les espèces de pollen fournissant les acides aminés essentiels (AEA) nécessaires à la santé des abeilles, à l'exception de la méthionine qui en manquait. *Rhus glabra* pollen. La famille végétale des Asteraceae était particulièrement abondante dans les EAA. Les ratios P:L variaient considérablement, soulignant encore davantage le besoin des abeilles d'accéder à un large éventail de profils nutritionnels. Il n'y avait aucune différence nutritionnelle globale entre le pollen des espèces végétales indigènes et introduites. Cette étude met en évidence l'importance d'un large éventail de ressources florales pour répondre aux besoins nutritionnels complets des abeilles, contribuant ainsi au soutien des populations de pollinisateurs et du système écologique dans son ensemble.

MOTS CLÉS

écologie nutritionnelle, nutrition pollinique, acides aminés, acides gras, régime des pollinisateurs, santé des abeilles

Introduction

Les relations mutualistes entre les pollinisateurs et la flore ont évolué à travers des processus écologiques complexes, les abeilles étant un excellent exemple de pollinisateurs qui dépendent directement de la flore sur laquelle ils se nourrissent pour répondre à leurs besoins alimentaires. Ces interactions plantes-insectes herbivores ont été observées chez divers insectes, comme les mouches des fruits, les papillons, et surtout les abeilles, qui ont fait l'objet de nombreuses études en écologie nutritionnelle (Filipiak, 2018). Par exemple, le régime alimentaire des larves de papillons monarques (*Danaus plexippus*) dépendent des espèces d'asclépiades consommées tout au long de leur cycle de vie, influençant la dispersion des traits et l'énergie de vol chez les adultes (Pocius et coll., 2022). L'asclépiade est également importante dans l'alimentation du papillon monarque, car elle renforce sa résistance à un parasite protozoaire (*Ophryocystis elektroscirrha*), soulignant l'importance de ces interactions plantes-insectes (Tan et coll., 2018). La diversité des ressources florales joue un rôle déterminant dans la fourniture aux abeilles et autres pollinisateurs des nutriments nécessaires, notamment des protéines et des lipides, indispensables à leur développement, à leur fonction immunitaire et à leur santé globale (Blüthgen et Klein, 2011 ; Vaudo et coll., 2015). Les pollinisateurs présentent souvent diverses préférences et adaptations pour certains traits floraux, tels que le parfum, la forme, la couleur, le nectar et la production de pollen des fleurs, qui ont co-évolué avec les plantes qu'ils pollinisent (Janz et Nylin, 2008 ; Johnson, 2010). Cette interdépendance a conduit à

formation de réseaux complexes plantes-pollinisateurs, dans lesquels certaines espèces d'abeilles ont évolué pour se nourrir préférentiellement d'espèces végétales spécifiques, améliorant ainsi l'efficacité de la pollinisation et le succès de reproduction des plantes (Mitchell et coll., 2009 ; Gómez-Martínez et al., 2022). Cette interdépendance entre les pollinisateurs et la flore dont ils se nourrissent met en évidence les processus co-évolutifs complexes qui ont façonné les spécialisations alimentaires observées chez ces espèces.

Les changements induits par l'homme, tels que l'urbanisation, l'intensification de l'agriculture et l'utilisation de pesticides, ont radicalement modifié les habitats des abeilles. Ces changements ont conduit à une raréfaction de la diversité et de la disponibilité des ressources polliniques, essentielles à la santé et à la prolifération des populations d'abeilles (Potts et coll., 2010 ; Goulson et coll., 2015). Le déclin des populations de pollinisateurs et les modifications de leur répartition géographique perturbent les services de pollinisation, affectant les communautés végétales et le rendement agricole. De plus, on sait désormais que les modifications climatiques induites par l'activité humaine affectent la composition nutritionnelle du pollen. La teneur en protéines, lipides et acides aminés (AA) du pollen étant influencée par la hausse des températures et l'évolution du CO₂ niveau (Ziska et coll., 2016 ; Ruedenauer et coll., 2020), les pollinisateurs comme les abeilles sont confrontés à de nouveaux défis nutritionnels. Leur capacité à trouver les nutriments nécessaires à leur croissance, à leur développement et à leur immunité est mise à l'épreuve, ce qui aggrave les facteurs de stress imposés par la dégradation de l'habitat.

Comprendre les détails de la nutrition du pollen est essentiel dans ce contexte. Cela va bien au-delà de la simple mesure des niveaux de protéines ; il explore l'écologie nutritionnelle plus large pour lutter contre le déclin des populations de pollinisateurs et leurs rôles importants dans les écosystèmes (Filipiak, 2018). Avec plus de 20 000 espèces d'abeilles décrites dans le monde fournissant des services de pollinisation à diverses flores et cultures, elles sont importantes pour la sécurité alimentaire mondiale et la santé des écosystèmes (Winfree et coll., 2011 ; Potts et coll., 2016). Les comportements de recherche de nourriture des abeilles sont façonnés par leurs besoins nutritionnels, révélant des préférences pour certains macronutriments. Par exemple, les bourdons (*Bombespp.*) ont été observés pour sélectionner des plantes comme *Solanum tridynamum*, *Solanum elaeagnifolium*, et *Exacum affine*, qui offrent des récompenses en pollen dissimulées dans des anthères poricides accessibles uniquement par pollinisation par le buzz, démontrant l'adaptation des abeilles pour répondre à leurs besoins nutritionnels complexes (Russell et coll., 2016 ; Ruedenauer et al., 2021). De plus, les espèces d'abeilles généralistes telles que l'abeille domestique (*Apis mellifera*), se nourrissent souvent d'un large éventail d'espèces végétales, notamment de fleurs robustes et de forme irrégulière comme les mufliers ou les penstemon, pour répondre à leurs divers besoins nutritionnels (Dafni et Kevan, 1997 ; Vaudo et coll., 2015). Cette compréhension va au-delà des classifications botaniques simplistes, suggérant l'importance d'examiner les relations entre les abeilles et les diverses espèces végétales qui les soutiennent.

Il est important de maintenir un large éventail de sources de pollen, car cela permet aux espèces d'abeilles généralistes de se nourrir de plusieurs espèces de plantes pour répondre à leurs besoins nutritionnels. La plupart des abeilles sont des généralistes et peuvent visiter diverses espèces de plantes, notamment des fleurs anciennes pollinisées par les abeilles, comme les magnolias et les nénuphars (Bernhardt et Thien, 1987 ; Vaudo et coll., 2024). Par exemple, Klein et al. (2015) a mis en lumière des abeilles nord-américaines clés telles que *Bombe impatiente*, *Anthophore urbaine*, et *Andréna Vicina*, notant leurs visites fréquentes à des cultures spécifiques comme la luzerne, la pomme et la carotte. Cette diversité des options d'alimentation démontre l'importance de ces espèces dans les écosystèmes naturels et cultivés. Cela soutient des populations d'abeilles saines et facilite les efforts réussis de restauration des plantes en garantissant des services de pollinisation adéquats (Winfree et coll., 2011 ; Potts et coll., 2016). Le nectar fournit aux abeilles des glucides riches en énergie, tandis que le pollen est la principale source de protéines, de lipides, d'AA libres et d'autres micronutriments essentiels à leurs fonctions cognitives, à leur développement et à leur immunité (Nicolson, 2011). Les profils nutritionnels varient considérablement selon les espèces végétales et même au sein d'une même famille ou d'un même genre, ce qui a des implications

pour les abeilles spécialistes et généralistes (Williams, 2003). La nutrition des abeilles diffère également selon les espèces, influençant la sélectivité de la recherche de nourriture pour répondre à des besoins alimentaires spécifiques (Léonhardt et coll., 2011). Les abeilles mellifères, par exemple, ajustent leurs préférences alimentaires en fonction des besoins nutritionnels de leur colonie, recherchant des plantes présentant des profils de pollen lipidiques et protéiques appropriés (Barraud et al., 2022). Il a également été observé que les abeilles domestiques préfèrent les plantes à faible teneur en lipides pour éviter d'altérer leurs fonctions sensorielles (Bennett et coll., 2022). En revanche, l'abeille maçon solitaire, *Osmie cornue*, favorise les espèces végétales ayant une teneur plus élevée en protéines de pollen et une teneur plus faible en lipides (Sedivy et coll., 2011). Le bourdon généraliste *Bombus terrestris* connu pour sa large gamme d'alimentation, couvrant plus de 400 genres de plantes appartenant à plus de 80 familles (Goulson et coll., 2008). Bien que ces résultats soient importants, il existe une lacune notable dans la recherche sur la nutrition des abeilles, en particulier en ce qui concerne les abeilles solitaires, qui représentent environ 85 % des espèces d'abeilles sauvages identifiées pollinisant une partie importante des cultures en Amérique du Nord et dans le monde (Reilly et coll., 2020 ; Khalifa et coll., 2021). Cela souligne la nécessité d'une étude plus approfondie des profils nutritionnels de divers genres et familles de plantes afin d'enrichir nos connaissances sur la nutrition des abeilles sauvages et de soutenir leur conservation (Crone et coll., 2022 ; Ghosh et coll., 2023).

Les acides gras jouent un rôle essentiel dans la production d'énergie, l'intégrité cellulaire et la régulation physiologique des abeilles (Kaplan et coll., 2016). Les abeilles doivent obtenir des acides gras essentiels non estérifiés (AGNE), comme les oméga-3 (acide linoléique) et les oméga-6 (acide linoléique), par le biais de leur alimentation puisqu'elles ne peuvent pas les synthétiser (Jeannerod et al., 2022). Ces acides gras sont essentiels à la croissance, à la santé globale, au développement des abeilles et fournissent une réserve d'énergie pendant les périodes de faible nectar et de pollen (Arien et coll., 2018). De plus, ils sont essentiels aux fonctions reproductives et immunitaires (Arien et coll., 2020). Le ratio idéal d'oméga-6:3 pour les abeilles mellifères est d'environ 1 ou moins ; des niveaux plus élevés d'oméga-6 sont liés à des troubles de l'apprentissage et à des problèmes physiologiques (Arien et coll., 2015 ; Bennett et coll., 2022). Les carences en ces acides gras ont un impact négatif sur le développement des abeilles, leur réponse immunitaire et leur durée de vie, et peuvent réduire leur résistance aux facteurs de stress environnementaux, notamment aux maladies (Vaudo et coll., 2016a). Les abeilles peuvent synthétiser certains acides gras à partir des composants du pollen et du nectar (Hsu et coll., 2021). La disponibilité et la qualité de ces sources alimentaires sont importantes, car elles affectent la synthèse et l'utilisation des acides gras, qui à leur tour influencent la santé et les fonctions physiologiques des abeilles (Arien et coll., 2020). Cependant, la compréhension du métabolisme des acides gras chez les abeilles n'est pas aussi complète que chez les mammifères, ce qui laisse entrevoir un domaine d'étude plus approfondi pour améliorer nos connaissances sur l'impact des graisses alimentaires sur le métabolisme et la santé des abeilles.

Le rapport protéines-lipides (P:L) dans le pollen est une mesure utilisée pour évaluer la qualité nutritionnelle du pollen et comprendre les préférences alimentaires des espèces d'abeilles (Crone et Grozinger, 2021). Les abeilles sont connues pour moduler leur consommation de pollen pour atteindre un rapport P:L optimal pour leurs besoins alimentaires (Vaudo et coll., 2020). Les espèces de pollen appartiennent à un spectre P:L diversifié, allant généralement de 0,5 à 6,0, la majorité de la flore pollinisée par les abeilles présentant un rapport P:L de 1 à 4 (Vaudo et coll., 2020 ; Barraud et al., 2022). Les abeilles domestiques montrent une préférence pour le pollen avec un rapport P:L d'environ 2 à 3, qui offre un mélange équilibré de protéines et de lipides (Vaudo et coll., 2020). En revanche, les bourdons, comme *Bombus terrestris* et *Bombe impatiente*, régulent activement leur consommation de pollen pour atteindre des ratios P:L plus élevés : 14:1 pour *Bombus terrestris* et 12:1 pour *Bombe impatiente* (Vaudo et coll., 2016a,b). Les facteurs de stress environnementaux, y compris l'exposition aux insecticides, peuvent être plus nocifs pour les abeilles lorsqu'ils sont associés à des ratios P:L alimentaires plus élevés, ce qui suggère que le ratio P:L influence également la résilience des abeilles à de tels facteurs de stress (Crone et Grozinger, 2021).

La valeur nutritionnelle des protéines du pollen est souvent caractérisée par sa teneur en acides aminés essentiels (EAA) (Taha et coll., 2019). De Groot (1953) identifié 10 EAA nécessaires aux abeilles domestiques : arginine, histidine, lysine,

phénylalanine, tryptophane, méthionine, thréonine, leucine, isoleucine et valine - une liste corroborée par des études récentes quantifiant les besoins de ces EAA en évaluant la croissance et la teneur en protéines chez les abeilles soumises à des régimes avec différents niveaux d'AA (Jeannerod et al., 2022). À la lumière de recherches antérieures montrant que la valeur nutritionnelle du pollen ne dépend pas uniquement de sa teneur en protéines, mais également de la présence d'acides gras essentiels et d'un profil équilibré d'AA, il est important d'intégrer ces paramètres dans les évaluations nutritionnelles (Arien et coll., 2015, 2018). Les carences en EAA altèrent la synthèse des protéines et la condition physique des abeilles (Mariotti, 2017). Les abeilles montrent une préférence pour le pollen riche en EAA, en particulier l'isoleucine, la leucine et la valine, essentielles à leur santé (Cook et coll., 2003). Semaines et coll. (2018) a en outre souligné l'importance de la méthionine, en constatant que les abeilles ne peuvent pas nourrir leur couvain avec du pollen déficient en méthionine et évitent généralement le pollen ou le nectar de ces plantes. Ce comportement d'évitement souligne le rôle essentiel de la méthionine dans la nutrition des abeilles. De plus, la lysine est utilisée pour produire de l'oxyde nitrique, un neurotransmetteur qui améliore la mémoire chez les abeilles, tandis que la leucine influence la régulation des protéines et a un impact sur l'expression des gènes, indiquant le rôle que jouent les EAA dans la santé et le développement des abeilles (Gage et coll., 2020). Ainsi, une composition équilibrée en EAA du pollen est essentielle au développement des abeilles et à la santé du couvain.

Cette étude vise trois objectifs pour décrire le profil nutritionnel de plusieurs espèces de pollen de différentes familles et genres : (1) documenter la teneur en NEFA, AA, P:L et oméga-6:3 dans 57 espèces de pollen nord-américaines ; (2) identifier les signaux phylogénétiques de la famille et du genre de plantes contenant des NEFA et des AA ; et (3) évaluer la valeur nutritionnelle globale des espèces de pollen en tant que sources de nourriture importantes pour les abeilles sauvages. Cette étude ouvre la voie à de futures expérimentations sur la manière dont diverses ressources florales répondent aux besoins nutritionnels des abeilles. En examinant ces composants nutritionnels, nous visons à éclairer les plantations florales et les futures stratégies de conservation écologique et d'agriculture durable, dans le but de soutenir des populations d'abeilles saines et des réseaux de pollinisateurs robustes.

Matériels et méthodes

Collecte de pollens

Nous avons analysé un total de 57 échantillons de pollen, dont 20 anciens échantillons provenant de Chau et Rehan (2024) et 37 espèces nouvellement acquises, couvrant collectivement 47 genres et 27 familles. Les anciens échantillons comprenaient *Taraxacum officinale* et *Plantago lancéolé*, qui ont été spécifiquement réanalysés grâce à l'acquisition de nouveaux échantillons de pollen. Les échantillons provenaient de plantes sauvages de la région du Grand Toronto (Canada), avec des échantillons supplémentaires obtenus commercialement aux États-Unis, en Australie et en Chine (Tableau supplémentaire S1). Les espèces végétales ciblées ont été choisies en fonction de leur importance écologique pour les abeilles sauvages du nord-est et de leur prévalence. La méthode de collecte a été adaptée à chaque espèce de pollen afin d'optimiser l'extraction du pollen en fonction de leurs structures florales distinctes et de leurs caractéristiques polliniques. Le pollen a été collecté manuellement au printemps et à l'été 2022 et 2023, soit à partir de fleurs fraîches, puis transporté au laboratoire dans des sacs en plastique scellés, soit à partir de fleurs collectées qui avaient séché en laboratoire. Le processus d'extraction impliquait soit de brosser le pollen des fleurs, soit de le tapoter sur du papier blanc propre pour collecter le pollen, qui était ensuite tamisé pour éliminer les impuretés (45 µm, Hogentogler & Co, Columbia), pesé en grammes et conservé congelé à -80.°C jusqu'à une analyse plus approfondie.

Analyses polliniques

Des échantillons de pollen ont été envoyés à la clinique Mayo à Rochester, Minnesota pour déterminer la teneur en NEFA et en AA. Le processus préparatoire de chaque échantillon de pollen impliquait l'amalgame du pollen avec une solution saline tamponnée au phosphate, suivi d'une homogénéisation par sonication et d'un mélange via vortex pour préparer les échantillons pour les mesures NEFA et AA. La quantification de 12 NEFA a été réalisée à l'aide d'un triple quadripôle Thermo Quantum Ultra interfacé avec le système de chromatographie liquide Acquity de Waters, mesurée par rapport au protocole établi décrit par Persson et coll. (2010). Par la suite, une aliquote de 10 mg de pollen a été traitée avec un mélange d'étalons internes isotopiques avant le processus d'extraction. Après l'extraction, les échantillons ont été séchés et reconstitués avec un tampon en cours de préparation pour l'analyse par chromatographie liquide-spectrométrie de masse (LC/MS) par ionisation par électrospray négatif.

Pour chaque espèce de pollen analysée, nous avons quantifié le total des acides gras libres présents, évalué la composition des NEFA et déterminé les ratios des NEFA impératifs, notamment les oméga-3 (acide linoléique) et oméga-6 (acide linoléique), mesurés en nmols/ mg de pollen. La quantification de l'AA a été réalisée par LC/MS, conformément à la méthode décrite par Lanza et coll. (2010). En bref, pour chaque 2 mg de solution de pollen, des étalons internes isotopiques ont été introduits avant l'élimination des protéines à l'aide de méthanol réfrigéré. Ensuite, le liquide clair a été traité avec du carbamate de 6-aminoquinolyl-N-hydroxysuccinimidyle comme spécifié par le protocole MassTrakTM de Waters. Suite à l'ajout d'étalons internes, une courbe d'étalonnage de 10 points a été préparée en utilisant la même méthode de dérivation. Ces étalons dérivés et échantillons de pollen ont été analysés sur un spectromètre de masse triple quadripôle Thermo Quantum Ultra, associé à un système de chromatographie liquide Waters Acquity où une technique de surveillance sélective des ions (SRM) a facilité la collecte de données. Les concentrations calculées de 42 analytes par échantillon ont été comparées à leurs étalons d'étalonnage avec des résultats exprimés en nmols/mg de pollen.

De plus, nous avons estimé la teneur totale en AA, identifiés comme EAA pour les abeilles (arginine, histidine, isoleucine, leucine, lysine, méthionine, phénylalanine, thréonine, tryptophane et valine ; de Groot, 1953), et a décrit le profil AA pour chaque espèce de pollen. Le pourcentage de chaque EAA, par rapport aux besoins d'un régime alimentaire pour les abeilles mellifères (de Groot, 1953), a également été déterminé et représenté au moyen d'une carte thermique pour les 10 principales espèces de pollen qui correspondent le plus aux exigences de l'EAA des abeilles domestiques. L'évaluation nutritionnelle comprenait le calcul du rapport P:L pour chaque espèce de pollen, qui a été calculé en divisant la teneur totale en AA et en métabolites en nmols/mg de pollen par la teneur totale en NEFA pour chaque espèce de pollen. Nous avons également analysé les ratios d'acides gras oméga-6:3 en utilisant la teneur totale en acide linoléique divisée par la teneur totale en acide linoléique pour chaque espèce de pollen, car il a été constaté que le ratio oméga-6:3 obtenu à partir de l'alimentation avait un impact sur la fonction cognitive des abeilles (Arien et coll., 2015, 2018 ; Bennett et coll., 2022).

Analyses statistiques

Les variations des quantités totales de NEFA, AA, EAA et d'acides aminés non essentiels (NEAA) parmi diverses espèces de pollen ont été visualisées à l'aide d'une échelle multidimensionnelle non métrique (NMDS) basée sur les indices de dissimilarité de Bray - Curtis (Chau et Rehan, 2024). Les données ont été transformées en utilisant l'option « total » dans

la *dedcoller* fonction du package végétalien dans R (Oksanen et coll., 2017), en normalisant les données en quantités totales relatives pour chaque espèce de pollen. Une enquête plus approfondie a permis de déterminer si le contenu nutritionnel (AA total, EAA, NEAA, NEFA, rapport P:L et rapport oméga-6:3) présentait une variation significative entre les familles comptant deux espèces ou plus (Asteraceae, Brassicaceae, Theaceae, Cornaceae, Rosaceae), Oleaceae, Fabaceae, Pinaceae, Salicaceae, Anacardiaceae et Adoxaceae). Pour cela, nous avons appliqué le test de Bartlett et le test de Shapiro-Wilks, en utilisant le *bartlett.test* et *Shapiro.test* fonctions en base R pour examiner respectivement l'homogénéité des variances et la normalité de la distribution. Même si les variances étaient homogènes d'une famille à l'autre, les données ne suivaient pas une distribution normale. Par conséquent, le test de Kruskal-Wallis a été utilisé, en utilisant le *Kruskal.test* fonction en base R, pour évaluer si le contenu nutritionnel diffère selon la famille. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées dans la version R 4.3.1 (Équipe de base R, 2022).

Pour déterminer la relation évolutive entre les NEFA totaux et divers profils AA, nous avons effectué des analyses phylogénétiques des moindres carrés généralisés (PGLS) en utilisant la méthode des moindres carrés généralisés phylogénétiques (PGLS). *nlmepaquet* dans R (Pinheiro et Bates, 2000 ; Pinheiro et coll., 2023). Cette analyse a pris en compte les relations entre (1) NEFA total par rapport à AA total, (2) NEFA total par rapport à EAA total, (3) NEFA total par rapport à NEAA total et (4) oméga total par rapport à EAA total, tous calculés par espèces de pollen. L'arbre phylogénétique (Figure 1) utilisé pour cette analyse a été construit à l'aide de séquences de grandes sous-unités (rbcL) de ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase provenant de chloroplastes provenant de NCBI Genbank pour chaque espèce (numéros d'accension NCBI dans Tableau supplémentaire S1). Pour trois espèces végétales qui n'étaient pas identifiées taxonomiquement au niveau de l'espèce (*Trifolium* sp., *Prunus* sp., et *Ros* sp.), nous l'avons remplacé par des séquences rbcL de *Trifolium repens* (QG644078.1), *Prunus sérotine* (NC_036133.1), et *Rose de Virginie* (MG247335.1) respectivement, qui sont distribués en Amérique du Nord pour construire l'arbre phylogénétique. Un arbre phylogénétique a été construit en utilisant le logiciel ultrarapide IQ-TREE (version 1.6.12) qui a utilisé 1 000 répétitions bootstrap pour développer un arbre de vraisemblance maximale (Nguyen et coll., 2015 ; Hoang et coll., 2018). Pour aligner l'arbre avec les relations établies entre les angiospermes, nous avons utilisé Mesquite version 3.70 (Maddison et Maddison, 2021) pour réviser les branches pour garantir le respect de la phylogénie des angiospermes décrite par Li et coll. (2021).

Ensuite, chaque espèce de pollen a été classée comme « indigène » ou « introduite » en Amérique du Nord, afin de déterminer si le contenu nutritionnel présente une différence significative en fonction de l'endémicité. Les données sur la répartition des plantes proviennent de la base de données USDA PLANTS (USDA et NRCS, 2024). Endémicité pour trois plantes de Chau et Rehan (2024) proviennent de la littérature : *Taraxacum officinale* (Stewart-Wade et coll., 2002), *Viorne opulus* (Cesoniën et al., 2010), et *Rubus idaeus* (Fernald, 1919). Lorsque le pollen a été identifié uniquement au niveau du genre, nous avons utilisé des données spécifiques à l'espèce correspondant aux mêmes taxons que ceux utilisés pour la récupération des séquences rbcL, notamment *Trifolium repens*, *Rose de Virginie*, et *Prunus sérotine*. Étant donné que le test de Shapiro-Wilks a indiqué que les données suivaient une distribution non normale pour l'EAA total, la NEAA, l'AA, la NEFA, le rapport P:L et le rapport oméga-6:3 en ce qui concerne l'endémicité, nous avons appliqué le test de Mann-Whitney- Test de Wilcoxon utilisant le *wilcox.test* fonctionner dans la base R pour évaluer s'il y avait une différence statistiquement significative dans le contenu nutritionnel entre les espèces de pollen indigènes et introduites.

Nous avons élargi notre analyse des ratios P:L à travers les familles de pollens en incorporant les ratios P:L obtenus à partir de Vaudo et coll. (2024)

données supplémentaires qui ont élargi notre ensemble de données de 57 à 167 espèces. Pour faire correspondre les unités du rapport P:L de l'étude de Vaudo et coll. (2024) qui est en µg/mg, nous avons converti nos valeurs totales de protéines et de lipides totaux de nmols/mg en µg/mg en multipliant nos valeurs de protéines et de lipides par le poids moléculaire de chaque molécule de protéine et de lipide respective, puis en convertissant les unités en µg /mg. Le poids moléculaire a été obtenu en g/mol pour chaque NEFA, AA et métabolite en recherchant chaque molécule sur PubChem (Kim et coll., 2023). Nous avons ensuite analysé les ratios P: L élargis uniquement pour les familles comptant au moins deux espèces en testant d'abord la distribution normale entre les moyennes du rapport P: L à l'aide d'un test de Shapiro - Wilk. Les données n'étaient pas normalement distribuées. Par conséquent, nous avons utilisé le test de Kruskal-Wallis pour tester les différences dans les moyennes du rapport P:L entre les familles. Les deux échantillons Welch-test (le *t.test* fonction dans la base R) a été utilisée pour déterminer la différence entre les protéines totales moyennes, les oméga, P:L et les lipides totaux chez les espèces indigènes et introduites.

Enfin, identifier quelles espèces de pollen avaient des compositions EAA idéales par rapport aux exigences EAA des abeilles domestiques (de Groot, 1953), la distance euclidienne a été utilisée comme mesure de l'alignement nutritionnel avec le profil alimentaire optimal des abeilles. En utilisant les fonctions de base R, nous avons calculé les distances euclidiennes moyennes pour chaque famille de pollen afin de déterminer les 10 espèces de pollen les plus adaptées au régime alimentaire des abeilles sauvages, en fonction des exigences EAA des abeilles domestiques. Plus précisément, nous avons utilisé le *appliquer* fonction pour calculer la racine carrée de la somme des carrés des différences entre les ratios AA de chaque espèce et le profil optimal, interprétant les scores inférieurs comme indiquant une correspondance plus adaptée aux préférences nutritionnelles des abeilles mellifères.

Résultats

Teneur en NEFA et AA selon les espèces de pollen

Parmi les 57 espèces de pollen étudiées, toutes contenaient une gamme de 7 à 10 NEFA (Tableau supplémentaire S2). Notamment, *Rhus glabra* pollen présentait la concentration la plus faible de NEFA à 1,55 nmols/mg, tandis que *Impatiens capensis* avait le plus élevé à 49,67 nmols/mg. Certains acides gras n'ont été détectés qu'en petites quantités et parmi quelques espèces étudiées. Par exemple, l'acide docosahexaénoïque a été trouvé exclusivement dans *Cichorium intybus* et *Impatiens capensis*. L'acide arachidonique a été identifié dans *Coréopsis lancéolé*, *Cornus sericea*, *Daucus carota*, *Leucanthème vulgare*, *Pinus resinosa*, *Plantago lanceolata*, *Ranunculus acris*, *Rudbeckia hirta*, et *Viorne prunifolium*. L'acide élaïdique n'a été détecté que dans *Rubus idaeus*. De plus, l'acide eicosapentaénoïque n'a été détecté que dans six espèces de pollen : *Ambrosia acanthicarpa*, *Leucanthemum vulgare*, *Plantago lanceolata*, *Ranunculus acris*, *Rosa rugosa*, et *Viorne prunifolium*. Cinq NEFA ont été universellement trouvés dans toutes les espèces examinées, y compris les acides gras essentiels linoléiques et linoléiques, ainsi que les acides oléique, palmitique et palmitoléique. Parmi ceux-ci, les acides linoléique, palmitique et linoléique ont été identifiés comme les trois NEFA les plus répandus dans la majorité des espèces de pollen. La concentration d'acide linoléique NEFA varie, avec une plage comprise entre 0,19 nmols/mg dans *Actinidia arguta* à 17,26 nmols/mg dans *Quercus rubra*. De même, pour l'acide linoléique, la plage s'étendait de 0,23 nmols/mg en *Rhus glabra* à 34,72 nmols/mg dans *Brassica napus*.

La composition du pollen de chaque espèce comprenait 26 à 34 AA et métabolites, avec des concentrations totales de protéines allant de 8,63 nmols/mg dans *Acer rubrum* à 416,08 nmols/mg dans *Population*

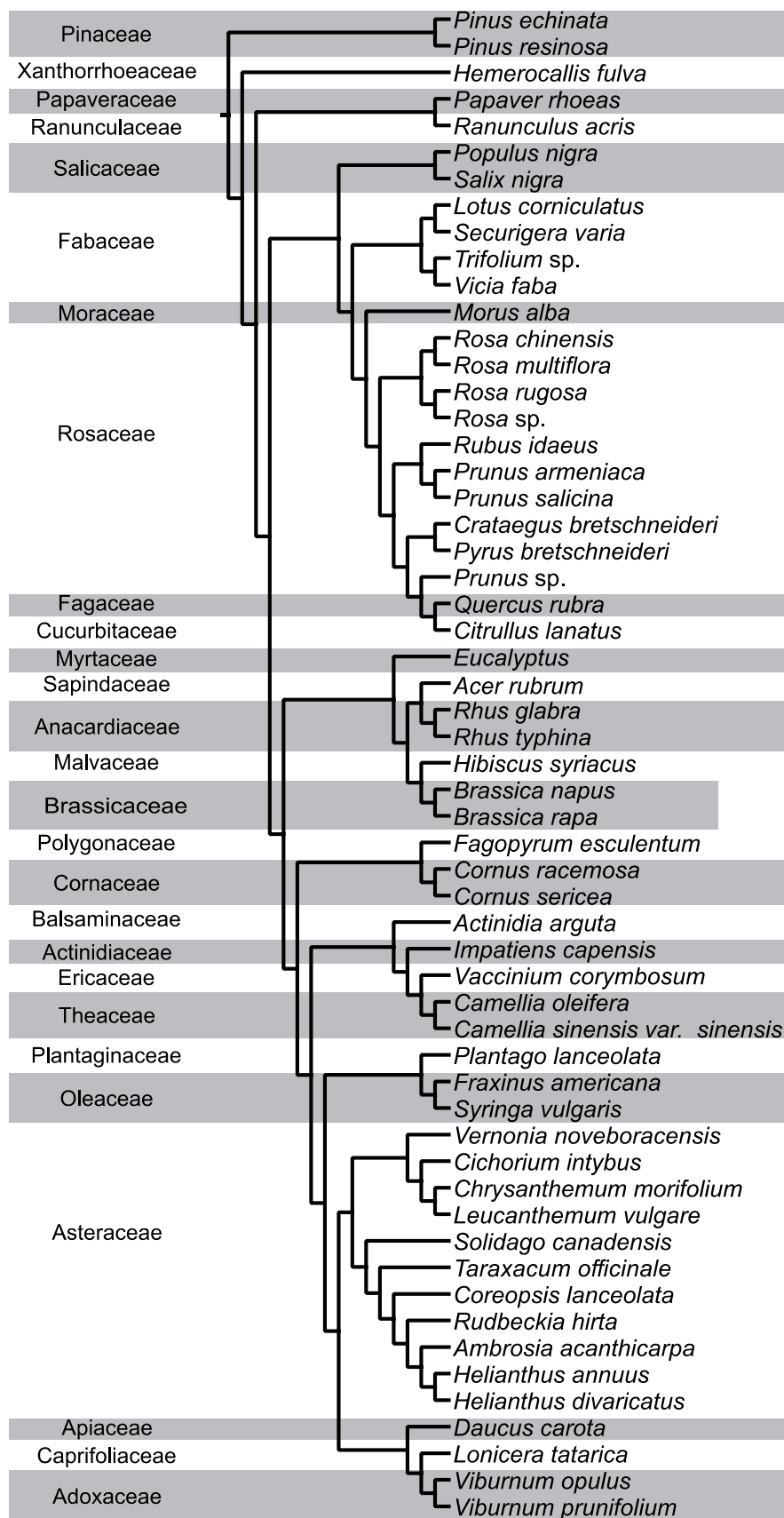


FIGURE 1
 Arbre phylogénétique des espèces de pollen regroupées par leurs familles végétales issues de cette étude et de Chau et Rehan (2024). Au total, 57 espèces de pollen provenant de 45 genres et 27 familles sont analysées pour leur teneur en lipides et en protéines dans cette étude.

nigra (Tableau supplémentaire S3). Presque tous les genres de pollen contenaient les 10 EAA. Les niveaux d'EAA variaient considérablement, les niveaux les plus bas étant détectés dans *Prunus salicina* (1,01 nmols/mg) et les niveaux les plus élevés en *Quercus rubra* (59,08 nmols/mg). L'histidine était l'EAA le plus abondant, représentant 34,98 % de la teneur totale en AA de toutes les espèces de pollen, suivie par l'arginine à 21,74 %, et la moins répandue étant la méthionine à 0,978 %. Parmi les 17 espèces ayant enregistré une concentration totale en EAA de 20 % ou plus, sept espèces ont été classées dans la famille des Astéracées (*Coréopsis lancéolé*, *Leucanthème vulgare*, *Rudbeckia hirta*, *Ambrosie acanthicarpa*, *Chrysanthème morifolium*, *Helianthus divaricatus*, et *Cichorium intybus*).

La teneur en NEAA du pollen variait avec la quantité la plus faible détectée dans *Acer rubrum* avec 6,70 nmols/mg et le plus élevé en *Populus nigra* avec 358,39 nmols/mg (Tableau supplémentaire S3). Les espèces de pollen dont les concentrations totales de NEAA dépassent 200 nmols/mg comprenaient une de la famille des Asteraceae (*Vernonia noveboracensis*), un de la famille des Salicacées (*Populus nigra*), et un de la famille des Fabacées (*Lotus corniculé*). Aucune des espèces de pollen analysées ne contenait de niveaux détectables d'ansérine, de carnosine, de cystathionine ou d'hydroxylysines des NEAA. Le NEAA le plus répandu était la proline, représentant 56,23 % du total, suivi de l'asparagine à 15,26 %, les NEAA les moins courants étant la cystéine à 0,00015 % et l'hydroxylysine 1 à 0,00016 %.

Les ratios P:L variaient considérablement, atteignant des niveaux aussi bas que 0,11 po. *Acer rubrum* et jusqu'à 32,85 pour *Prunus* sp., ce qui donne un rapport P:L moyen de 6,71 parmi les différentes espèces de pollen (df = 56, p valeur = 0,47 ; Tableau supplémentaire S4). Analyse étendue intégrant les données de Vaudo et coll. (2024) corrobore la forte variabilité des rapports P:L entre les espèces de pollen (Tableau supplémentaire S4 ; Figure 2). Dans l'ensemble de données combiné comprenant 110 espèces supplémentaires, les ratios P:L présentaient une plage considérable, la valeur la plus basse étant de 0,44 en *Prunus salicina* (Vaudo et coll., 2024) et le plus élevé était de 32,85 en *Prunus* sp. (cette étude), ce qui entraîne un ratio P:L moyen légèrement inférieur de 6,20 (df = 144, p valeur = 0,48 ; Figure supplémentaire S2).

Nous avons observé un large spectre de teneur totale en oméga parmi les espèces de pollen analysées. La teneur totale en oméga variait de 0,42 nmols/mg dans *Rhus glabra* à 37,67 nmols/mg dans *Brassica napus*, en moyenne 9,9 nmols/mg. Sept des espèces analysées présentaient des ratios oméga-6:3 supérieurs à 20 %, notamment : *Acer rubrum* 27,35 nmols/mg, *Brassica napus* 37,67 nmols/mg, *Impatiens capensis* 22,25 nmols/mg, *Plantago lancéolé* 24,16 nmols/mg, *Quercus rubra* 34,05 nmols/mg, *Taraxacum officinale* 29,75 nmols/mg, et *Trifolium* sp. 25,00 nmols/mg.

Contenu nutritionnel par famille de plantes

L'examen de la teneur totale en NEFA a révélé que les espèces de pollen n'étaient pas clairement séparées en groupes distincts basés sur la famille (Figure 3A). Le regroupement de la teneur totale en AA n'était évident que pour les Rosacées (Figure 3B). Cependant, le regroupement de la teneur totale en EAA a révélé que les familles des Asteraceae, Brassicaceae et Fabaceae formaient des groupes distincts (Figure 3C). Un regroupement notable a été observé au sein de la famille des Brassicaceae lors de l'analyse du contenu total en NEAA.

(Figure 3D). Le PGLS a révélé une corrélation négative significative entre les NEFA totaux et les AA totaux (t -valeur = -9,18, df = 57, p < 0,0001 ; Figure 4A), ce qui suggère que le total des AA diminue à mesure que le total des NEFA augmente.

De plus, l'EAA a présenté une corrélation inverse notable avec la NEFA (t -valeur = -4,25, df = 57, p < 0,0001), ce qui suggère une augmentation simultanée de la teneur en EAA avec une diminution de la teneur en NEFA (Figure 4B). La relation entre NEFA et NEAA était également corrélée négativement (t -valeur = -7,52, df = 57, p < 0,0001), soulignant qu'une augmentation du NEAA correspond à une réduction du NEFA (Figure 4C). Une analyse plus approfondie a révélé une corrélation négative significative entre les acides gras oméga totaux et les EAA (t -valeur = -2,92, df = 57, p valeur = 0,0051), montrant qu'une élévation de l'EAA est potentiellement liée à une diminution des acides gras oméga au sein des espèces étudiées (Figure 4D).

Principales espèces de pollen idéales pour la nutrition des abeilles

La majorité des espèces de pollen présentaient une prédominance de l'un des deux AA : l'histidine ou l'arginine (Figure 5 ; Tableau supplémentaire S5). Nos résultats ont indiqué que *Renoncule acris* présentait l'alignement le plus similaire avec les besoins alimentaires des abeilles mellifères, atteignant le score de similarité moyen euclidien le plus bas de 12,66. Cela a été suivi de près par *Actinidia arguta* (13.36), *Lotus corniculé* (13.56), *Cornus sericea* (14.54), *Rosa multiflora* (14.78), *Rubus idaeus* (15.12), *Rose de Virginie* (15h50), *Hibiscus de Syrie* (17.04), *Rhus typhina* (18.29), et *Viorne opulus* (18.63) comprenant les 10 espèces végétales les plus adaptées aux besoins nutritionnels des abeilles mellifères.

Contenu nutritionnel par endémicité végétale

Sur les 57 espèces végétales focales, 30 (53 %) sont introduites et 27 (47 %) sont originaires de l'est de l'Amérique du Nord (Tableau supplémentaire S6). La teneur moyenne en lipides n'était pas significativement différente entre les espèces de pollen introduites (16,02 µg/mg) et indigènes (12,02 µg/mg) (t = 1,10, df = 25,5, p valeur = 0,28). Pour la teneur en protéines, les espèces indigènes présentent une moyenne non significativement plus élevée de 134,05 µg/mg par rapport aux 116,17 µg/mg des espèces introduites (t = -0,82, df = 30,15, p valeur = 0,42). Le rapport P:L moyen n'était pas significativement différent entre les espèces de pollen indigènes et introduites, avec un rapport P:L moyen de 0,57 chez les espèces indigènes contre 0,56 chez les espèces introduites (t = -0,30, df = 34,1, p valeur = 0,76). De plus, les espèces indigènes ont une teneur totale moyenne en oméga de 6,81 nmols/mg, ce qui est inférieur à celui des espèces introduites (8,79 nmols/mg), mais non significativement différent (t = 1,03, df = 31,2, p valeur = 0,31). Dans l'ensemble, le contenu nutritionnel ne différait pas statistiquement selon les espèces de pollen en fonction de l'endémicité.

Discussion

Ici, nous avons profilé le contenu nutritionnel de 57 espèces de pollen afin d'examiner leur valeur pour la santé des abeilles et leur conservation à long terme.

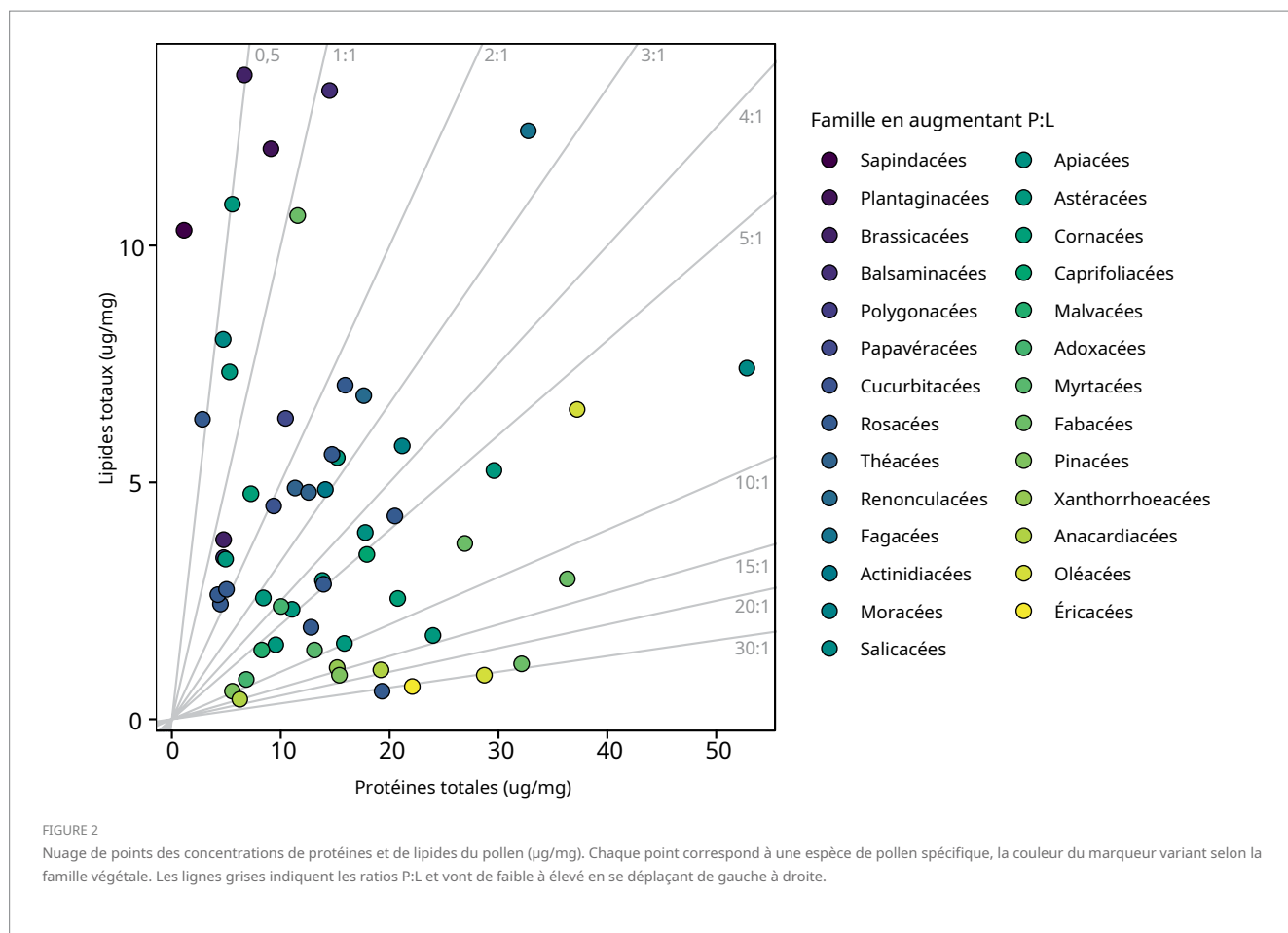
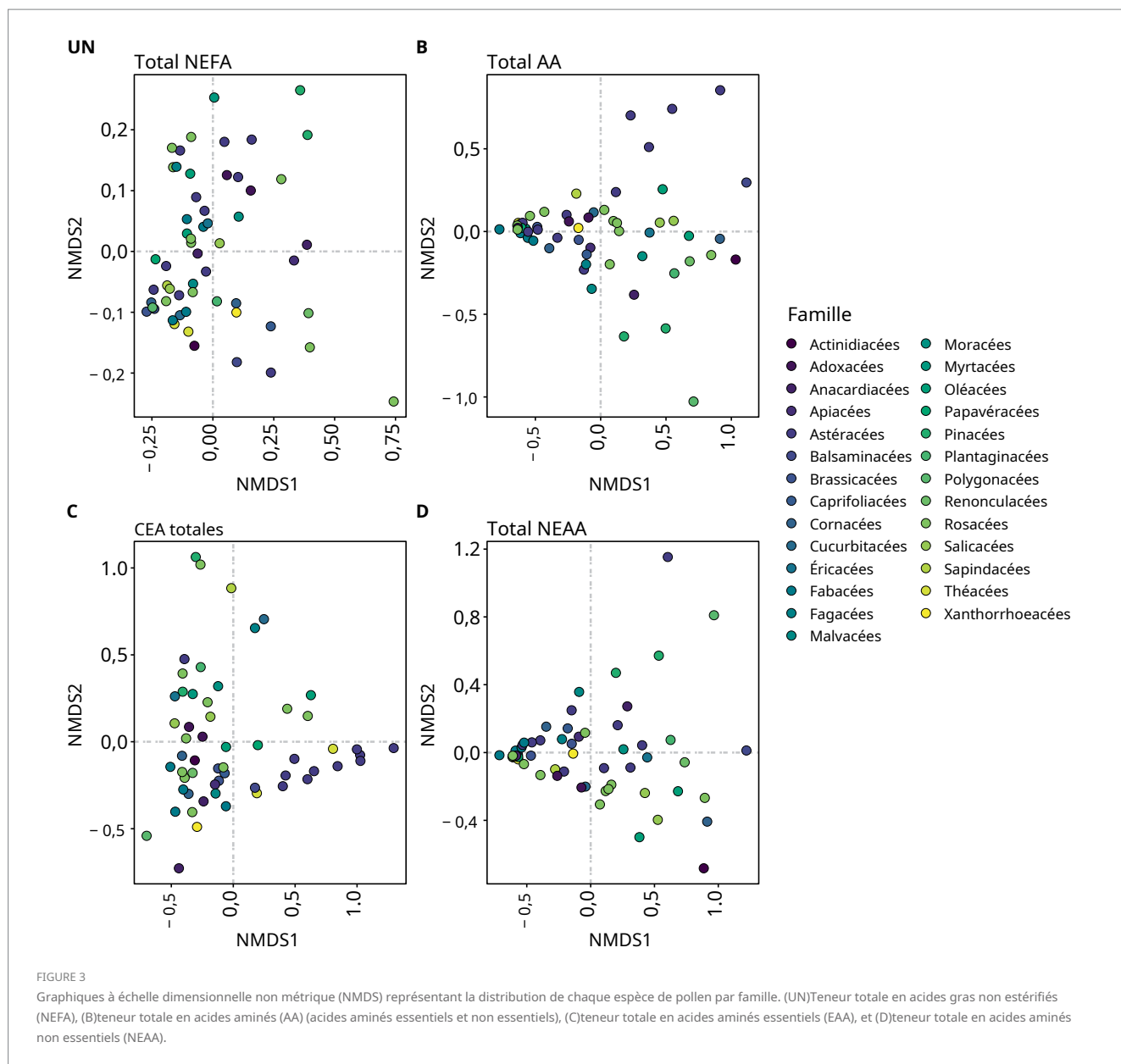


FIGURE 2 Nuage de points des concentrations de protéines et de lipides du pollen (µg/mg). Chaque point correspond à une espèce de pollen spécifique, la couleur du marqueur variant selon la famille végétale. Les lignes grises indiquent les ratios P:L et vont de faible à élevé en se déplaçant de gauche à droite.

initiatives de restauration. Il y avait une présence constante de cinq NEFA spécifiques dans toutes les espèces de pollen : acides linoléique (oméga-6), linoléique (oméga-3), oléique, palmitique et palmitoléique. Notamment, les acides linoléique et linoléique, connus pour leur rôle dans la fonction immunitaire des abeilles et dans leur soutien au développement (Manning, 2001), étaient présents et très abondants dans la majorité des espèces de pollen, l'acide palmitique étant également communément abondant dans toutes les espèces. Une analyse plus approfondie a révélé une variabilité significative de la teneur en AA parmi ces espèces, tous les échantillons de pollen contenant de l'EAA. Cependant, la présence d'arginine et d'histidine était notamment prédominante. Nos résultats mettent également en évidence une grande diversité dans les rapports P:L, révélateurs de la vaste gamme de teneurs P:L parmi les différentes espèces de pollen, un trait observé même au sein d'un même genre. Cela souligne la complexité du paysage nutritionnel dans lequel les abeilles évoluent et la diversité des plantes nécessaires pour répondre aux besoins alimentaires des pollinisateurs. Nous notons également qu'il n'y avait pas de différences nutritionnelles significatives entre les profils nutritionnels du pollen des espèces végétales indigènes et introduites. Cela suggère que les abeilles sauvages, en particulier les butineuses généralistes, ont la capacité de satisfaire leurs besoins nutritionnels à partir d'un large éventail de sources végétales, quelle que soit l'origine de la plante. Nos résultats indiquent que plusieurs genres et familles de plantes fournissent au pollen des profils nutritionnels qui correspondent aux besoins alimentaires des abeilles mellifères et potentiellement des abeilles sauvages, bien que des recherches expérimentales soient indispensables. Cela démontre l'importance de la diversité des paysages floraux pour répondre aux besoins alimentaires des abeilles sauvages, ce qui est impératif pour maintenir l'équilibre écologique et soutenir les efforts de conservation.

Rôle des acides gras sur la nutrition des abeilles

Les acides gras non estérifiés répondent aux besoins alimentaires complexes des pollinisateurs. Les espèces de pollen sont généralement composées de 7 à 10 NEFA différents. *Rhus glabra* présentait la plus faible concentration de NEFA, contrastant avec les niveaux les plus élevés trouvés dans *Impatiens capensis*. Il est intéressant de noter que des acides gras spécifiques tels que l'acide docosahexaénoïque, l'acide eicosapentaénoïque et l'acide arachidonique étaient exclusifs à quelques espèces. L'acide docosahexaénoïque et l'acide eicosapentaénoïque sont des acides gras oméga-3 qui sont des composants importants dans l'alimentation de nombreux animaux, y compris les abeilles (Arien et coll., 2015). Bien que ces acides gras soient rares dans le pollen, leur présence améliore considérablement son profil nutritionnel et peut conduire à une amélioration des capacités cognitives et de la santé globale des espèces de pollinisateurs, les marquant comme des composants clés de la nutrition des abeilles (Arien et coll., 2015). La présence occasionnelle de ces acides gras oméga-3 dans certains types de pollen introduit une diversité dans le contenu nutritionnel disponible pour répondre aux besoins alimentaires de diverses espèces pollinisatrices. Les acides linoléique, palmitique et linoléique étaient prédominants dans la majorité des espèces analysées. Les oméga-3 (acide linoléique) renforcent la réponse immunitaire et soutiennent le développement du système nerveux des abeilles, tous deux essentiels à une recherche de nourriture et à une navigation efficaces (Manning, 2001). Les acides gras oméga-6, en particulier l'acide linoléique, ont été directement associés à l'influence des processus physiologiques clés chez les abeilles, notamment la croissance, la reproduction et le développement larvaire, contribuant ainsi à la santé et à la résilience de la colonie (Arien et coll., 2020). Il a été constaté qu'une augmentation des taux de lipides alimentaires

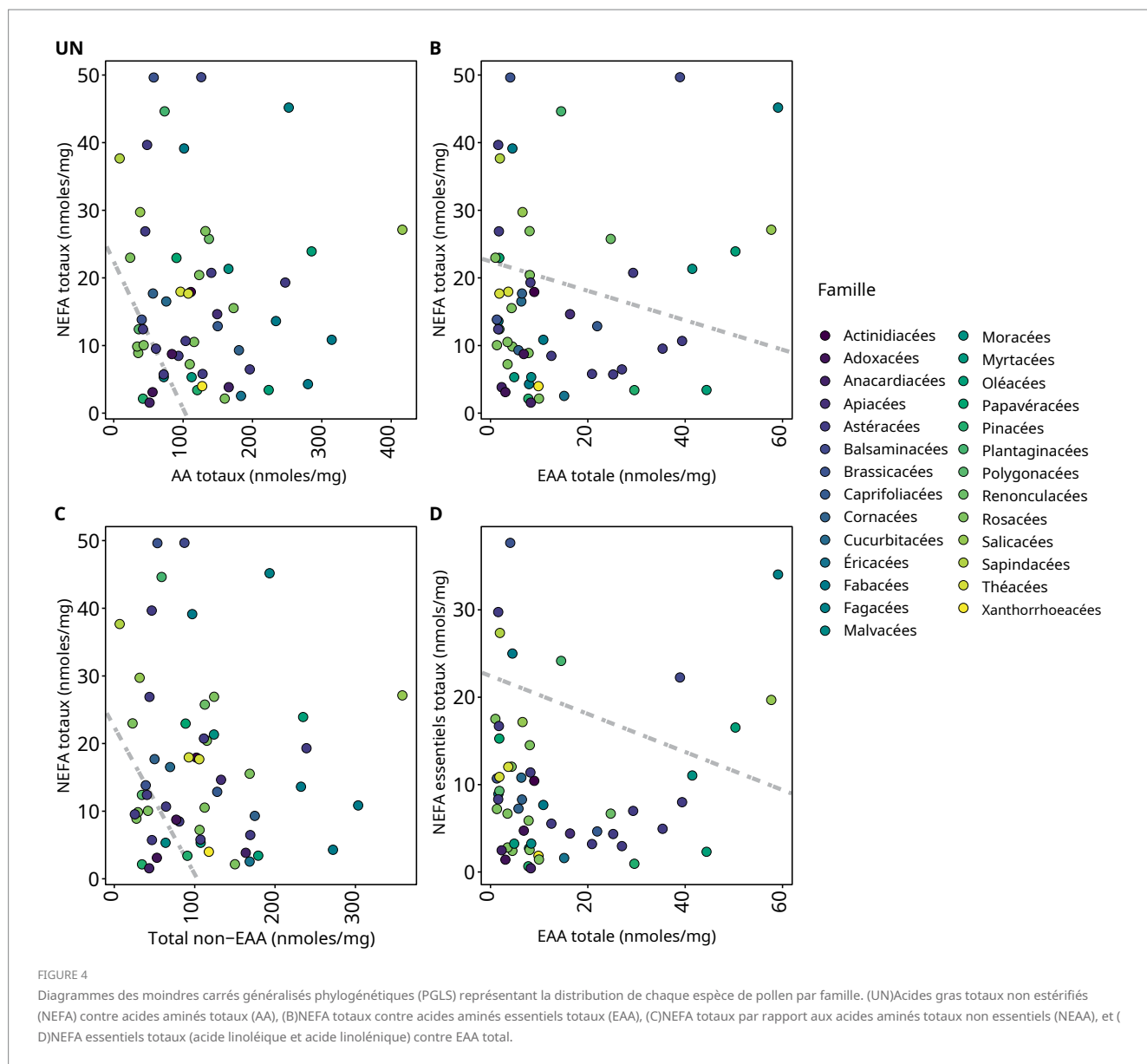


sont positivement corrélés au développement du couvain, tandis que les déséquilibres dans les ratios oméga-6:3 sont liés à une diminution de la survie des adultes et à un élevage altéré du couvain (Arien et coll., 2020). La teneur en NEFA n'a pas montré une répartition uniforme entre les espèces de pollen par famille de plantes, à l'exception de certains regroupements au sein des Rosaceae basés sur la teneur totale en AA. Lors de l'évaluation du contenu de l'EAA, nos résultats et ceux de Chau et Rehan (2024) indiquent que les espèces de pollen au sein des Asteraceae sont regroupées de manière unique, les distinguant des autres familles. De même, des groupes distincts ont également été observés dans les familles des Brassicacées et des Fabacées. Nous avons trouvé des corrélations négatives significatives entre les niveaux totaux de NEFA et d'AA, suggérant qu'une augmentation des NEFA correspond à une diminution des concentrations d'AA, une tendance cohérente pour les teneurs en EAA et en NEAA. En outre, une relation inverse significative a été détectée entre les acides gras oméga totaux et l'EAA, indiquant qu'une augmentation de l'EAA peut être associée à une diminution de la teneur en acides gras oméga au sein de ces espèces de pollen. La contribution de divers acides gras à l'immunité des abeilles

La défense immunitaire est bien documentée, l'acide stéarique présent dans la cire d'abeille et le pollen étant connu pour renforcer la fonction immunitaire des abeilles (Alaux et al., 2010), et des acides gras oméga-3 tels que l'acide linoléique essentiel à la réponse immunitaire et au développement du système nerveux des abeilles (Manning, 2001). L'acide myristique active les enzymes des réponses immunitaires, bien que son impact direct sur l'immunité nécessite des recherches plus approfondies (Brodschneider et Crailsheim, 2010). De plus, l'acide oléique est reconnu pour ses propriétés anti-inflammatoires et antimicrobiennes et peut favoriser la santé des abeilles tout en servant de conservateur naturel pour la ruche (Vaudo et coll., 2016a).

Rôle des acides aminés sur la nutrition des abeilles

Les 10 EAA étaient présents dans toutes les espèces de pollen examinées, à la seule exception du sumac lisse (*Rhus glabra*) qui manquait de méthionine. La méthionine joue un rôle essentiel dans le développement de



les larves d'abeilles mellifères, en particulier pendant la pupaison et l'éclosion, et est un important donneur de l-méthyle qui influence la différenciation des castes dans les colonies d'abeilles, affectant le développement des larves femelles en abeilles ouvrières (de Groot, 1953; Chen et coll., 2021). Quoi qu'il en soit, la méthionine était généralement l'EAA le moins abondant détecté parmi toutes les espèces de pollen. Chêne rouge (*Quercus rubra*) affichait le profil EAA le plus diversifié et le plus abondant. Parmi le sous-ensemble d'espèces de pollen dont la concentration en EAA dépasse 20 % du profil total en AA, celles de la famille des Astéracées se démarquent. Plus précisément, sept espèces de cette famille, dont les tiques à feuilles lancéolées (*Coréopsis lancéolè*) et la chicorée (*Cichorium intybus*), ont démontré les niveaux d'EAA les plus élevés, dépassant 20 % de la teneur totale en AA. Ceci est cohérent avec des recherches antérieures mettant en avant la famille des Astéracées comme une source particulièrement riche d'EAA pour les abeilles (Vaudo et coll., 2015). La diversité des espèces d'Asteraceae, dont beaucoup sont pollinisées par les abeilles, contribue probablement à l'importance de cette famille en tant que ressource nutritionnelle précieuse pour les communautés d'abeilles sauvages. L'histidine était particulièrement répandue, constituant près de 35 % du profil AA total dans tous les échantillons de pollen, suivie par l'arginine, indiquant l'importance

de ces AA dans la nutrition des abeilles. Néanmoins, la méthionine a été systématiquement trouvée en quantités inférieures par rapport aux autres EAA examinés.

Même si notre étude a révélé que *Renoncule acris*Le pollen correspond le plus aux besoins EAA des abeilles mellifères, mais aucune espèce de pollen ne correspond parfaitement aux besoins nutritionnels EAA des abeilles mellifères. Au contraire, plusieurs espèces de pollen présentaient des quantités d'EAA propices aux besoins en EAA des abeilles domestiques. Cela suggère que plutôt que de rechercher une source optimale de pollen, une approche diversifiée intégrant une variété de plantes est plus bénéfique pour la santé des abeilles. Les recherches futures devraient profiler globalement le contenu nutritionnel de diverses plantes, en tenant compte de leur disponibilité au fil des saisons et des préférences alimentaires des abeilles dans différents environnements. Il est également important de comprendre comment les variations alimentaires affectent la résilience des abeilles face à des défis tels que les maladies et le changement climatique, ce qui sera essentiel dans l'élaboration de stratégies de soutien aux populations d'abeilles, essentielles à la fois aux écosystèmes naturels et à l'agriculture à l'échelle mondiale.

La proline NEAA est apparue comme le métabolite le plus répandu parmi les espèces de pollen, constituant souvent plus de la moitié de la teneur totale en AA. La Proline sert de source d'énergie alternative pour les abeilles,

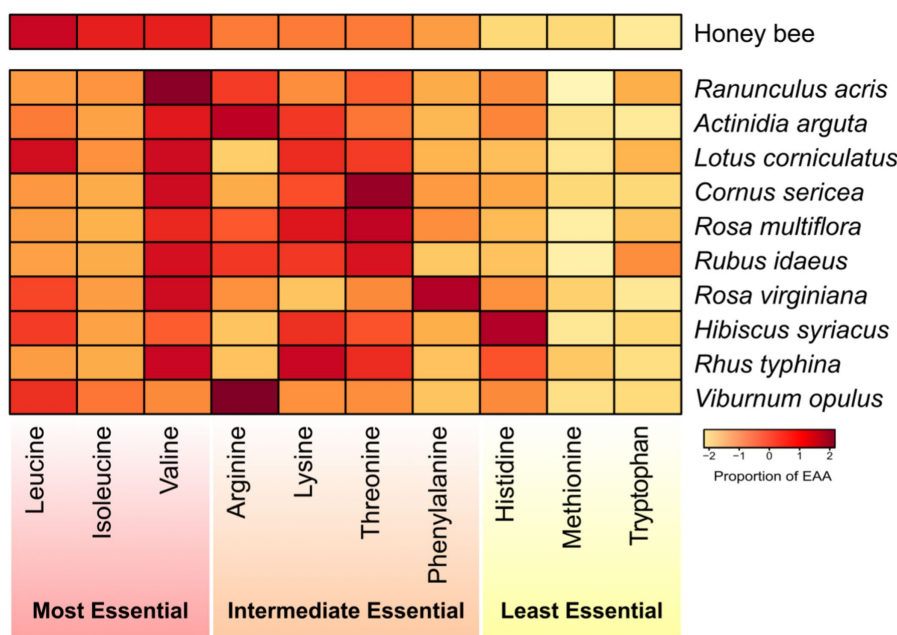


FIGURE 5
 Carte thermique représentant la composition en pourcentage de chaque acide aminé essentiel (EAA) au sein de différentes espèces de pollen. Chaque carré de couleur indique la proportion de chaque AA par rapport au total des EAA présents. La carte thermique affiche les besoins en pourcentage de chaque CEA pour les abeilles mellifères, tels que déterminés par [Groot \(1953\)](#). Les EAA sont classés par ordre décroissant de leur importance pour la nutrition des abeilles mellifères, et les espèces de pollen sont classées des plus bénéfiques aux moins bénéfiques pour les abeilles mellifères en fonction des distances euclidiennes.

surtout lors des activités de recherche de nourriture ([Jeannerod et al., 2022](#)). Sa présence dans les nectars floraux renforce l'attrait de ces plantes pour divers pollinisateurs et peut améliorer la qualité nutritionnelle du nectar ([Carter et coll., 2006](#)). Les régimes riches en proline ont été associés à des taux de développement plus rapides dans les couvains d'abeilles, ce qui suggère que la proline pourrait réduire le temps nécessaire aux abeilles pour atteindre la maturité ([Stec et coll., 2021](#)). De plus, la proline agit comme un puissant stimulant alimentaire, influençant les choix alimentaires des abeilles domestiques et contribuant aux fonctions de reproduction clés, telles que la ponte des œufs chez les reines ([Bouchebti et al., 2022](#)). La prévalence de la proline dans le pollen et le nectar met en évidence son rôle essentiel dans la santé des abeilles et dans l'écologie plus large de la pollinisation.

Interactions entre lipides et protéines

Cette étude révèle un équilibre complexe entre les NEFA et les AA au sein de la nutrition pollinique, mettant en évidence une tendance selon laquelle les types de pollen riches en NEFA ont généralement des niveaux inférieurs d'AA. En revanche, le pollen ayant une teneur plus élevée en EAA a tendance à avoir des concentrations d'acides gras oméga plus faibles. [Hendriksma et coll. \(2019\)](#) corroborent cette conclusion, en notant que même si une alimentation riche en lipides peut stimuler la production de couvain, un rapport oméga-6:3 élevé peut augmenter la mortalité et réduire l'élevage du couvain. Cela suggère que le pollen avec des niveaux élevés de NEFA, en particulier ceux avec un rapport oméga-6:3 asymétrique, peut naturellement ajuster les niveaux d'EAA pour maintenir un profil nutritionnel optimal pour la santé des abeilles. Cet exercice d'équilibre se reflète dans le comportement de recherche de nourriture des abeilles, où les abeilles semblent sélectionner préférentiellement du pollen ayant une composition lipidique optimisée, susceptible de soutenir les processus de reproduction ([Ruedenauer et coll., 2020](#)). En plus, [Arien et coll. \(2018\)](#) a souligné l'importance du ratio d'acides gras oméga-6:3 dans l'alimentation des abeilles, démontrant qu'un déséquilibre de ces lipides essentiels peut affecter non

juste la santé des abeilles, mais aussi leurs fonctions cognitives telles que l'apprentissage et la mémoire. Toutes les études mettent en évidence la diversité des profils nutritionnels des espèces de pollen, ce qui souligne la nécessité d'une alimentation florale variée. Une telle diversité est idéale pour améliorer la santé des abeilles et atténuer les effets de la surabondance de lipides, connue pour altérer l'acuité sensorielle et modifier de manière préjudiciable les habitudes d'alimentation ([Bennett et coll., 2022](#)).

Nous avons trouvé une large gamme de ratios P:L et oméga-6:3 parmi les différentes espèces de pollen. Intégration des données de [Vaudo et coll. \(2024\)](#) ont révélé de grandes différences dans le rapport P:L, même au sein du même genre. Par exemple, le P:L le plus élevé était en *Prunus salicina* ([Vaudo et coll., 2024](#)) et le plus bas était dans un autre *Prunus* sp. (cette étude). L'étude par [Vaudo et coll. \(2020\)](#) souligne que les ratios P:L du pollen peuvent orienter de manière significative les préférences florales des abeilles. Plus précisément, ils ont découvert que les bourdons (*Bombus impatiens*) se nourrissaient préférentiellement de pollen présentant des ratios P:L plus élevés, car ces profils de macronutriments correspondaient mieux à leurs besoins nutritionnels pour la croissance, le développement et la condition physique des colonies ([Vaudo et coll., 2016a](#)). Cela suggère que les abeilles peuvent se nourrir sélectivement du pollen qui optimise leur apport nutritionnel. La grande variation des ratios P:L et oméga-6:3 selon les espèces de pollen, même au sein d'un même genre végétal, illustre le paysage nutritionnel complexe dans lequel évoluent les abeilles. Cette diversité des profils nutritionnels du pollen permet probablement aux abeilles, en particulier aux espèces spécialisées, de se nourrir de manière sélective sur les ressources qui répondent le mieux à leurs besoins alimentaires uniques.

Espèces de pollen idéales

Les 10 principales espèces de pollen de cette étude ont démontré que les ratios d'EAA alignés sur les besoins alimentaires des abeilles domestiques varient considérablement dans leur teneur totale en lipides, ce qui indique qu'il est préférable de se concentrer exclusivement sur les EAA.

néglige d'autres facteurs nutritionnels importants. Cette perspective plus large est importante pour apprécier le paysage alimentaire complexe auquel les abeilles sont confrontées. Renforçant ces observations, Di Pasquale et coll. (2013) ont découvert que même si les régimes riches en EAA améliorent certains facteurs de développement chez les abeilles, un régime alimentaire équilibré avec des NEAA est essentiel pour la santé et la longévité globales de la colonie, d'autant plus que la dominance de l'EAA dans le pollen peut augmenter la sensibilité à des agents pathogènes comme le *Nosema ceranae* parasite. Ensemble, ces connaissances soulignent la complexité de la nutrition des abeilles, suggérant que de multiples composants alimentaires contribuent à leur santé et à la durabilité de leurs colonies.

Bien que les EAA soient essentiels pour soutenir la croissance des larves et soutenir les abeilles adultes (Vaudo et coll., 2016a,b), il faut également considérer le profil lipidique global. Nos résultats suggèrent qu'un régime pollinique optimal pour les abeilles équilibre les EAA avec un mélange de lipides, maintenant un rapport idéal oméga-6:3 proche de 4:1 (Arien et coll., 2020), et des ratios P:L favorables, qui varient de 1:1 à 2:1 pour les abeilles mellifères (Vaudo et coll., 2020). Dans cette étude, des espèces de pollen comme *Renoncule acris*, *Actinidia arguta*, *Rosesp.* et *Rubus idaeus* tous présentaient des ratios P:L d'environ 2,24 et sont identifiés comme particulièrement adaptés à la nutrition des abeilles sauvages. De la même manière, Chau et Rehan (2024) ont découvert que le pollen de *Rosesp.*, *Trifoliumsp.*, et *Rubus idaeus* étaient considérés comme idéaux pour les bourdons et les abeilles mellifères, avec des ratios P:L supérieurs à 2:1 et des compositions EAA similaires aux exigences EAA des abeilles mellifères.

Contenu nutritionnel entre les plantes indigènes et introduites

Nos résultats révèlent que le contenu nutritionnel du pollen des espèces végétales indigènes et introduites ne présente aucune différence significative, avec des niveaux moyens d'acides gras oméga légèrement plus élevés chez les espèces introduites. Les ratios P:L moyens se sont également révélés cohérents quel que soit le statut d'endémicité des plantes. Une analyse plus approfondie indique que la flore indigène et introduite fournit des lipides essentiels au développement des abeilles, avec peu de différence dans la teneur moyenne en lipides ou en protéines entre elles. Cette continuité dans la nutrition pollinique, quelle que soit l'endémicité, démontre le potentiel remarquable d'adaptabilité des pollinisateurs à des ressources nouvelles et en constante évolution dans leurs écosystèmes. Par exemple, des études ont montré que des niveaux modérés d'acides gras polyinsaturés (AGPI) oméga-3, tels que l'acide alpha-linolénique, peuvent améliorer la fonction immunitaire et la longévité des abeilles domestiques (Arien et coll., 2015). De plus, les AGPI oméga-6 comme l'acide linoléique sont essentiels au bon développement et à la croissance des abeilles (Vaudo et coll., 2016b). Par conséquent, les profils d'acides gras oméga légèrement élevés observés chez les espèces végétales introduites pourraient en fait élargir les options nutritionnelles disponibles pour les pollinisateurs indigènes, à condition que la composition lipidique globale reste équilibrée. La capacité des espèces d'abeilles comme la petite abeille charpentière (*Cératine calcarata*) pour s'adapter à des ressources alimentaires variées, comme se nourrir de trèfle (*Trifoliumsp.*) malgré son origine non indigène, met en évidence la résilience et la flexibilité des pollinisateurs indigènes face à des sources de nourriture alternatives (Kooyers et Olsen, 2012 ; Lawson et coll., 2020). Cependant, cela peut être dû à la nature polylectique de nombreuses abeilles indigènes, alors que les abeilles oligolectiques ont des ressources alimentaires plus limitées. Cette continuité dans la nutrition pollinique, quelle que soit l'endémicité, démontre la nécessité de caractériser plus largement les préférences alimentaires et les besoins alimentaires des abeilles sauvages afin de comprendre l'adaptabilité des pollinisateurs aux ressources nouvelles et indigènes de leurs écosystèmes.

Implications en matière de conservation et orientations futures

Le déclin mondial des populations d'abeilles est un problème alarmant, aggravé par une multitude de facteurs de stress tels que les maladies, le changement climatique, les parasites, la mauvaise alimentation, la destruction de l'habitat et l'utilisation de pesticides (Klein et coll., 2017 ; Cameron et Sadd, 2020). Espèces menacées, comme *Bombus affinis* et *Bombe Franklini* ainsi que diverses abeilles solitaires qui ont des dépendances végétales spécialisées, suggèrent la nécessité de mesures de conservation (Étrange et Tripodi, 2019 ; Graves et coll., 2020 ; Kline et Joshi, 2020). Une lacune importante dans notre compréhension réside dans les besoins alimentaires insuffisamment étudiés de la plupart des espèces d'abeilles et dans les profils nutritionnels de nombreuses espèces végétales pour la santé des abeilles (Kriesell et coll., 2017). Les stratégies de conservation efficaces doivent donner la priorité à la restauration de l'habitat et à la culture de diverses espèces végétales, répondant aux besoins alimentaires complexes des abeilles (Brown et Paxton, 2009). Plus précisément, nous recommandons les espèces de pollen de roses (*Rosesp.*), les trèfles (*Trifoliumsp.*), framboise rouge (*Rubus idaeus*), grande renoncule (*Renoncule acris*), et la vigne Tara (*Actinidia arguta*) à privilégier dans les projets de restauration de fleurs sauvages en fonction de leurs ratios P:L idéaux pour la nutrition des abeilles sauvages. Notre étude renforce ce besoin, en soulignant le rôle que jouent diverses sources de pollen et divers paysages floraux pour assurer le bien-être nutritionnel des pollinisateurs. Cette diversité est essentielle au maintien de l'équilibre écologique et au soutien de solides interactions plantes-pollinisateurs, qui sont fondamentales pour le bien-être des écosystèmes.

Déclaration de disponibilité des données

Les contributions originales présentées dans l'étude sont incluses dans l'article/[Matériel supplémentaire](#); de plus amples renseignements peuvent être adressés à l'auteur correspondant.

Contributions de l'auteur

KS : conservation des données, analyse formelle, enquête, méthodologie, visualisation, rédaction – version originale. KC : conservation des données, analyse formelle, enquête, méthodologie, validation, visualisation, rédaction – révision et édition. SR : Conceptualisation, Acquisition de financement, Administration de projet, Ressources, Supervision, Rédaction – révision et édition.

Financement

Le ou les auteurs déclarent qu'un soutien financier a été reçu pour la recherche, la paternité et/ou la publication de cet article. Le financement a été fourni par la Weston Family Foundation, une subvention à la découverte du CRSNG et des suppléments au SR.

Remerciements

Nous remercions Farida Samad-zada, Makaylee Crone, Phuong Nguyen, Anthony Ayers et Changseng Ma pour leur aide dans la collecte et les extractions d'échantillons de pollen.

Conflit d'intérêt

Les auteurs déclarent que la recherche a été menée en l'absence de toute relation commerciale ou financière pouvant être interprétée comme un potentiel conflit d'intérêts.

Note de l'éditeur

Toutes les réclamations exprimées dans cet article sont uniquement celles des auteurs et ne représentent pas nécessairement celles de leurs organisations affiliées, ni celles de l'éditeur, des éditeurs et des critiques. Tout produit pouvant être évalué dans cet article, ou toute réclamation pouvant être faite par son fabricant, n'est ni garanti ni approuvé par l'éditeur.

Références

- Aiaux, C., Ducloz, F., Crauser, D. et Le Conte, Y. (2010). Effets du régime alimentaire sur l'immuno-compétence des abeilles. *Biol. Lett.* 6, 562-565. est ce que je: 10.1098/rsbl.2009.0986
- Arien, Y., Dag, A. et Shafir, S. (2018). Le rapport oméga-6:3, supérieur au niveau absolu de lipides dans l'alimentation, affecte l'apprentissage associatif chez les abeilles mellifères. *Devant. Psycholique* 9h1001. est ce que je: 10.3389/fpsyg.2018.01001
- Arien, Y., Dag, A., Yona, S., Tietel, Z., Lapidot Cohen, T. et Shafir, S. (2020). Effet des lipides alimentaires et du rapport oméga-6:3 sur le développement du couvain d'abeilles mellifères, la survie des adultes et la composition corporelle. *J. Physiol des insectes* 124:104074. est ce que je: 10.1016/j.jinsphys.2020.104074
- Arien, Y., Dag, A., Zarchin, S., Masci, T. et Shafir, S. (2015). Une carence en oméga-3 nuit à l'apprentissage des abeilles. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 15761-15766. est ce que je: 10.1073/pnas.1517375112
- Barraud, A., Barascou, L., Lefebvre, V., Sene, D., Le Conte, Y., Aiaux, C., et al. (2022). Variations des besoins nutritionnels selon les espèces d'abeilles. *Devant. Soutenir. Système alimentaire*. 6:824750. est ce que je: 10.3389/fsufs.2022.824750
- Bennett, MM, Welchert, AC, Carroll, M., Shafir, S., Smith, BH et Corby-Harris, V. (2022). Des régimes alimentaires déséquilibrés en acides gras nuisent à la capacité de discrimination des ouvrières des abeilles mellifères face aux odeurs de couvain endommagées et saines. *J. Exp. Biol.* 225 : jeb244103. est ce que je: 10.1242/jeb.244103
- Bernhardt, P. et Thien, LB (1987). Auto-isolement et pollinisation par les insectes chez les angiospermes primitifs : nouvelles évaluations d'hypothèses plus anciennes. *Système d'usine. Évol.* 156, 159-176. est ce que je: 10.1007/BF00936071
- Blüthgen, N., et Klein, A.-M. (2011). Complémentarité fonctionnelle et spécialisation : Le rôle de la biodiversité dans les interactions plantes-pollinisateurs. *Application de base. Écol.* 12, 282-291. est ce que je: 10.1016/j.baee.2010.11.001
- Bouchebti, S., Wright, GA et Shafir, S. (2022). L'équilibre des macronutriments a des effets opposés sur la cognition et la survie des abeilles mellifères. *Fonction. Écol.* 36, 2558-2568. est ce que je: 10.1111/1365-2435.14143
- Brodtschneider, R. et Craisheim, K. (2010). Nutrition et santé des abeilles mellifères. *Apidologie* 41, 278-294. est ce que je: 10.1051/apido/2010012
- Brown, MJF et Paxton, RJ (2009). La conservation des abeilles : une perspective globale. *Apidologie* 40, 410-416. est ce que je: 10.1051/apido/2009019
- Cameron, SA et Sadd, BM (2020). Tendances mondiales en matière de santé des bourdons. *Ann. Révérend Entomol.* 65, 209-232. est ce que je: 10.1146/annurev-ento-011118-111847
- Carter, C., Shafir, S., Yehonatan, L., Palmer, RG et Thornburg, R. (2006). Un nouveau rôle pour la proline dans les nectars floraux des plantes. *Naturwissenschaften* 93, 72-79. est ce que je: 10.1007/s00114-005-0062-1
- Česonienė, L., Daubaras, R., Vencloviėnė, J. et Viškelis, P. (2010). Diversité biochimique et agrobiologie des *Viorne opulus* génotypes. *Eur. centrale. J. Biol.* 5, 864-871. est ce que je: 10.2478/s11535-010-0088-z
- Chau, KD et Rehan, SM (2024). Profil nutritionnel des espèces de pollen communes de l'est de l'Amérique du Nord avec des implications pour le régime alimentaire des abeilles et la santé des pollinisateurs. *Apidologie* 55:9. est ce que je: 10.1007/s13592-023-01054-4
- Chen, W., Wang, Y., Zhang, W., Liu, Z., Xu, B. et Wang, H. (2021). La méthionine, en tant que donneur de méthyle, régule la différenciation des castes chez l'abeille européenne (*Apis mellifera*). *Insecte Sci.* 28, 746-756. est ce que je: 10.1111/1744-7917.12788
- Cook, SM, Awmack, CS, Murray, DA et Williams, IH (2003). Les préférences alimentaires des abeilles domestiques sont-elles affectées par la composition en acides aminés du pollen ? *Écol. Entomol.* 28, 622-627. est ce que je: 10.1046/j.1365-2311.2003.00548.x
- Crone, MK, Biddinger, DJ et Grozinger, CM (2022). Écologie nutritionnelle des abeilles sauvages : stratégies intégratives pour évaluer les préférences alimentaires et les besoins nutritionnels. *Devant. Soutenir. Système alimentaire*. 6:847003. est ce que je: 10.3389/fsufs.2022.847003

Matériel supplémentaire

Le matériel supplémentaire pour cet article peut être consulté en ligne à l'adresse : <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fsufs.2024.1411410/full#supplementary-material>

FIGURE SUPPLÉMENTAIRE S1

Graphiques à échelle dimensionnelle non métrique (NMDS) représentant la distribution de chaque espèce de pollen par famille, y compris Vaudo et coll. (2024).

FIGURE SUPPLÉMENTAIRE S2

Nuage de points des concentrations de protéines et de lipides du pollen (µg/mg), y compris Vaudo et coll. (2024) données. Chaque point correspond à une espèce de pollen spécifique, la couleur du marqueur variant selon la famille végétale. Les lignes grises indiquent les ratios P:L et vont de faible à élevé en se déplaçant de gauche à droite.

Crone, MK et Grozinger, CM (2021). La teneur en protéines et en lipides du pollen influence la résilience aux insecticides chez les abeilles mellifères (*Apis mellifera*). *J. Exp. Biol.* 224 : jeb.242040. est ce que je: 10.1242/jeb.242040

Dafni, A. et Kevan, PG (1997). Taille et forme des fleurs : implications sur la pollinisation. *Israël. J. Plant Sci.* 45, 201-211. est ce que je: 10.1080/07929978.1997.10676684

de Groot, AP (1953). Besoins en acides aminés pour la croissance de l'abeille (*Apis mellifera* L.). *Expérience* 8, 192-194. est ce que je: 10.1007/BF02173740

Di Pasquale, G., Salignon, M., Le Conte, Y., Belzunces, LP, Decourtye, A., Kretzschmar, A., et al. (2013). Influence de la nutrition pollinique sur la santé des abeilles domestiques : la qualité et la diversité du pollen sont-elles importantes ? *PLoS One* 8:e72016. est ce que je: 10.1371/journal.pone.0072016

Fernald, ML (1919). *Rubus idaeus* et certaines de ses variations en Amérique du Nord. *Rhodora* 21, 89-98,

Filipiak, M. (2018). Une meilleure compréhension de l'écologie nutritionnelle des abeilles est nécessaire pour optimiser les stratégies de conservation des abeilles sauvages - l'application de la stœchiométrie écologique. *Insectes* 9h85. est ce que je: 10.3390/insects9030085

Gage, SL, Calle, S., Jacobson, N., Carroll, M. et DeGrandi-Hoffman, G. (2020). Le pollen modifie les niveaux d'acides aminés dans le cerveau de l'abeille domestique et cette relation change avec l'âge et le stress parasitaire. *Devant. Neurosci.* 14h231. est ce que je: 10.3389/fnins.2020.00231

Ghosh, S., Wang, Y. et Jung, C. (2023). Éditorial : Écologie nutritionnelle des abeilles sauvages et gérées. *Devant. Écol. Évol.* 11:1223769. est ce que je: 10.3389/fevo.2023.1223769

Gómez-Martínez, C., González-Estévez, MA, Cursach, J. et Lázaro, A. (2022). Richesse des pollinisateurs, réseaux de pollinisation et ajustement du régime alimentaire selon les gradients locaux et paysagers de diversité des ressources. *Écol. Appl.* 32 : e2634. est ce que je: 10.1002/eap.2634

Goulson, D., Lye, GC et Darvill, B. (2008). Déclin et conservation des bourdons. *Ann. Révérend Entomol.* 53, 191-208. est ce que je: 10.1146/annurev.ento.53.103106.093454

Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C. et Rotheray, EL (2015). Le déclin des abeilles est dû au stress combiné des parasites, des pesticides et du manque de fleurs. *Science* 347 : 1255957. est ce que je: 10.1126/science.1255957

Graves, TA, Janousek, WM, Gaulke, SM, Nicholas, AC, Keinath, DA, Bell, CM et al. (2020). Bourdon de l'Ouest : déclin dans la zone continentale des États-Unis et manque d'informations à l'échelle de l'aire de répartition. *Écosphère* 11 : e03141. est ce que je: 10.1002/ecs2.3141

Hendriksma, HP, Pachow, CD et Nieh, JC (2019). Effets de la supplémentation en acides aminés essentiels pour favoriser le développement des glandes d'abeilles domestiques et des muscles dans les cages et les colonies. *J. Physiol des insectes* 117:103906. est ce que je: 10.1016/j.jinsphys.2019.103906

Hoang, DT, Chernomor, O., von Haeseler, A., Minh, BQ et Vinh, LS (2018). UFBoot2 : amélioration de l'approximation du bootstrap ultra-rapide. *Mol. Biol. Évol.* 35, 518-522. est ce que je: 10.1093/molbev/msx281

Hsu, P.-S., Wu, T.-H., Huang, M.-Y., Wang, D.-Y. et Wu, M.-C. (2021). Valeur nutritive de 11 échantillons de pollen d'abeille provenant des principales sources florales de Taiwan. *Sécurité alimentaire*. 10h2229. est ce que je: 10.3390/foods10092229

Janz, N. et Nylin, S. (2008). "L'hypothèse d'oscillation de la gamme et de la spéciation des plantes hôtes" dans *Spécialisation, spéciation et rayonnement. La biologie évolutive des insectes herbivores*. Éd. K. Tilmon (Californie, États-Unis : University of California Press), 203-215.

Jeanerod, L., Carlier, A., Schatz, B., Daise, C., Richel, A., Agnan, Y., et al. (2022). Certaines plantes pollinisées par les abeilles fournissent à leurs pollinisateurs des ressources en acides aminés de pollen incomplètes sur le plan nutritionnel. *PLoS One* 17 : e0269992. est ce que je: 10.1371/journal.pone.0269992

Johnson, SD (2010). La niche de pollinisation et son rôle dans la diversification et le maintien de la flore d'Afrique australe. *Philos. Trans. Roy. Soc. B. Biol. Sci.* 365, 499-516. est ce que je: 10.1098/rstb.2009.0243

- Kaplan, M., Karaoglu, Ö., Eroglu, N. et Silici, S. (2016). Acides gras et composition immédiate du pain d'abeille. *Technologie alimentaire. Biotechnologie*, 54, 497-504. est ce que je: 10.17131/ftb.54.04.16.4635
- Khalifa, SAM, Elshafey, EH, Shetaia, AA, El-Wahed, AAA, Algethami, AF, Musharraf, SG et al. (2021). Aperçu de la pollinisation par les abeilles et de sa valeur économique pour la production végétale. *Insectes*12h688. est ce que je: 10.3390/insectes12080688
- Kim, S., Chen, J., Cheng, T., Gindulyte, A., He, J., He, S. et al. (2023). Mise à jour PubChem 2023. *Acides nucléiques*51, D1373-D1380. est ce que je: 10.1093/nar/gkac956
- Kleijn, D., Winfree, R., Bartomeus, I., Carvalheiro, LG, Henry, M., Isaacs, R. et al. (2015). La fourniture de services de pollinisation des cultures ne constitue pas un argument suffisant en faveur de la conservation des pollinisateurs sauvages. *Nat. Commun.*6:7414. est ce que je: 10.1038/ncomms8414
- Klein, S., Cabiroli, A., Devaud, J.-M., Barron, AB et Lihoreau, M. (2017). Pourquoi les abeilles sont si vulnérables aux facteurs de stress environnementaux. *Tendances Ecol. Évol.*32, 268-278. est ce que je: 10.1016/j.tree.2016.12.009
- Kline, O. et Joshi, NK (2020). Atténuer les effets de la perte d'habitat sur les abeilles solitaires dans les écosystèmes agricoles. *Agriculture*10h115. est ce que je: 10.3390/agriculture10040115
- Kooyers, NJ, et Olsen, KM (2012). Evolution rapide d'un cline de cyanogénèse adaptative chez le trèfle blanc introduit en Amérique du Nord (*Trifolium repens*L.). *Mol. Écol.*21, 2455-2468. est ce que je: 10.1111/j.1365-294X.2012.05486.x
- Kriesell, L., Hilpert, A. et Leonhardt, SD (2017). Différents mais identiques : les espèces de bourdons collectent du pollen de différentes sources végétales mais avec des profils d'acides aminés similaires. *Apidologie*48, 102-116. est ce que je: 10.1007/s13592-016-0454-6
- Lanza, IR, Zhang, S., Ward, LE, Karakelides, H., Raftery, D. et Nair, KS (2010). La métabolomique quantitative par 1H-RMN et LC-MS/MS confirme l'altération des voies métaboliques dans le diabète. *PLoS One* : e10538. est ce que je: 10.1371/journal.pone.0010538
- Lawson, SP, Kennedy, KB et Rehan, SM (2020). La composition du pollen a un impact significatif sur le développement et la survie de la petite abeille charpentière indigène, *Cératine calcarata*. *Écol. Entomol.*46, 232-239. est ce que je: 10.1111/een.12955
- Leonhardt, SD, Schmitt, T. et Blüthgen, N. (2011). La composition de la résine des arbres, le comportement de collecte et les filtres sélectifs façonnent les profils chimiques des abeilles tropicales (Apidae : Meliponini). *PLoS One* : e23445. est ce que je: 10.1371/journal.pone.0023445
- Li, H.-T., Luo, Y., Gan, L., Ma, P.-F., Gao, L.-M., Yang, J.-B., et al. (2021). Aperçus phylogénomiques des plantes sur les relations entre toutes les familles de plantes à fleurs. *BMC Biol.* 19h232. est ce que je: 10.1186/s12915-021-01166-2
- Maddison, WP et Maddison, DR (2021). Mesquite : un système modulaire pour l'analyse évolutive. Version 3.70.
- Manning, R. (2001). Acides gras dans le pollen : un aperçu de leur importance pour les abeilles domestiques. *Monde des abeilles*82, 60-75. est ce que je: 10.1080/0005772X.2001.11099504
- Mariotti, F. (2017). « Protéines végétales, protéines animales et qualité des protéines » dans *Régimes végétariens et à base de plantes pour la santé et la prévention des maladies*. Éd. F. Mariotti (Elsevier), 621-642.
- Mitchell, RJ, Irwin, RE, Flanagan, RJ et Karron, JD (2009). Écologie et évolution des interactions plantes-pollinisateurs. *Anne. Bot.*103, 1355-1363. est ce que je: 10.1093/aob/mcp122
- Nguyen, L.-T., Schmidt, HA, Von Haeseler, A. et Minh, BQ (2015). IQ-TREE : Un algorithme stochastique rapide et efficace pour estimer les phylogénies à vraisemblance maximale. *Mol. Biol. Évol.*32, 268-274. est ce que je: 10.1093/molbev/msu300
- Nicolson, SW (2011). Nourriture pour abeilles : la chimie et la valeur nutritionnelle du nectar, du pollen et des mélanges de deux. *Afr. Zool.*46, 197-204. est ce que je: 10.1080/15627020.2011.11407495
- Oksanen, FJ, Simpson, GL et Blanchet, FG (2017). Vegan : forfait écologie communautaire. Package R version 2.4-3.
- Persson, X.-MT, Blachnio-Zabielska, AU et Jensen, MD (2010). Mesure rapide de la concentration plasmatique en acides gras libres et de l'enrichissement isotopique par LC/MS. *J. Rés. lipidique*.51, 2761-2765. est ce que je: 10.1194/jlr.M008011
- Pinhoiro, JC et Bates, DM (2000). *Modèles à effets mixtes en S et S-PLUS*. New York : Springer.
- Pinhoiro, J. et Bates, équipe principale D.M.R. (2023). nlme : modèles à effets mixtes linéaires et non linéaires. Package R versions 3.1 à 162.
- Pocius, VM, Cibotti, S., Ray, S., Ankoma-Darko, O., McCartney, NB, Schilder, RJ et al. (2022). Impacts des espèces de plantes hôtes larvaires sur les traits de dispersion et l'énergie de vol libre des papillons adultes. *Commun. Biol.*5:469. est ce que je: 10.1038/s42003-022-03396-8
- Potts, SG, Biesmeijer, JC, Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O. et Kunin, WE (2010). Déclin mondial des pollinisateurs : tendances, impacts et facteurs déterminants. *Tendances Ecol. Évol.*25, 345-353. est ce que je: 10.1016/j.tree.2010.01.007
- Potts, SG, Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, HT, Aizen, MA, Biesmeijer, JC, Breeze, TD et al. (2016). Sauvegarder les pollinisateurs et leurs valeurs pour le bien-être humain. *Nature*540, 220-229. est ce que je: 10.1038/nature20588
- Équipe de base R (2022). R : langage et environnement pour le calcul statistique. Fondation R pour le calcul statistique, Vienne, Autriche.
- Reilly, JR, Artz, DR, Biddinger, D., Bobiwash, K., Boyle, NK, Brittain, C. et al. (2020). La production agricole aux États-Unis est souvent limitée par le manque de pollinisateurs. *Proc. R. Soc. B*287:20200922. est ce que je: 10.1098/rspb.2020.0922
- Ruedenaer, FA, Biewer, NW, Nebauer, CA, Scheiner, M., Spaethe, J. et Leonhardt, SD (2021). Les abeilles mellifères peuvent goûter les acides aminés et gras du pollen, mais pas les stéroïdes. *Devant. Écol. Évol.*9:684175. est ce que je: 10.3389/fevo.2021.684175
- Ruedenaer, FA, Raubenheimer, D., Kessner-Beierlein, D., Grund-Mueller, N., Noack, L., Spaethe, J. et al. (2020). Mieux vaut consommer peu de matières grasses : relier la perception des nutriments, la régulation et la forme physique. *Écol. Lett.*23, 545-554. est ce que je: 10.1111/ele.13454
- Russell, AL, Golden, RE, Leonard, AS et Papaj, DR (2016). Les abeilles apprennent leurs préférences pour les espèces végétales qui n'offrent que du pollen en récompense. *Comportement. Écol.*27, 731-740. est ce que je: 10.1093/beheco/av213
- Sedivy, C., Müller, A. et Dorn, S. (2011). Les abeilles généralistes du pollen étroitement apparentées diffèrent par leur capacité à se développer avec le même régime pollinique : preuve d'adaptations physiologiques pour digérer le pollen. *Fonction. Écol.*25, 718-725. est ce que je: 10.1111/j.1365-2435.2010.01828.x
- Stec, N., Saleem, A. et Darveau, Californie (2021). La proline comme métabolite étincelant du métabolisme oxydatif pendant le vol du bourdon. *Métabolites*11h511. est ce que je: 10.3390/metabo11080511
- Stewart-Wade, SM, Neumann, S., Collins, LL et Boland, GJ (2002). La biologie des mauvaises herbes canadiennes. 117. *Taraxacum officinale*GH Weber, ancien Wiggers. *Peut. J. Plant Sci.* 82, 825-853. est ce que je: 10.4141/P01-010
- Strange, JP et Tripodi, AD (2019). Caractériser le bourdon (*Bombe*) communautés aux États-Unis et évaluer une méthode de suivi de la conservation. *Écol. Évol.*9, 1061-1069. est ce que je: 10.1002/ece3.4783
- Taha, E.-KA, Al-Kahtani, S. et Taha, R. (2019). Teneur en protéines et composition en acides aminés des pollens d'abeilles provenant des principales sources florales d'Al-Ahsa, dans l'est de l'Arabie saoudite. *Saoudien J. Biol.* 26, 232-237. est ce que je: 10.1016/j.sjbs.2017.06.003
- Tan, W.-H., Tao, L., Hoang, KM, Hunter, MD et de Roode, JC (2018). Les effets de la défense induite par l'asclépiade sur la résistance aux parasites chez les papillons monarques, *Danaus plexippus*. *Chem. Écol.*44, 1040-1044. est ce que je: 10.1007/s10886-018-1007-4
- USDA et NRCS (2024). La base de données PLANTES (<http://plants.usda.gov>, 02/05/2024). Équipe nationale des données sur les plantes, Greensboro, Caroline du Nord, États-Unis.
- Vaudo, AD, Dyer, LA et Leonard, AS (2024). La nutrition du pollen structure les interactions entre les abeilles et les communautés végétales. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*121 : e2317228120. est ce que je: 10.1073/pnas.2317228120
- Vaudo, AD, Patch, HM, Mortensen, DA, Tooker, JF et Grozinger, CM (2016a). Rapports de macronutriments dans le bourdon en forme de pollen (*Bombe impatiens*) stratégies de recherche de nourriture et préférences florales. *Proc. Natl. Acad. Sci.*113, E4035-E4042. est ce que je: 10.1073/pnas.1606101113
- Vaudo, AD, Stabler, D., Patch, HM, Tooker, JF, Grozinger, CM et Wright, GA (2016b). Les bourdons régulent leur apport en macronutriments essentiels protéiques et lipidiques du pollen. *J. Exp. Biol.*219, 3962-3970. est ce que je: 10.1242/jeb.140772
- Vaudo, AD, Tooker, JF, Grozinger, CM et Patch, HM (2015). Nutrition des abeilles et restauration des ressources florales. *Curr. Avis. Insecte Sci.*10, 133-141. est ce que je: 10.1016/j.cois.2015.05.008
- Vaudo, AD, Tooker, JF, Patch, HM, Biddinger, DJ, Coccia, M., Crone, MK et al. (2020). Les ratios protéines de pollen/macronutriments lipidiques peuvent guider les schémas généraux de préférences florales des espèces d'abeilles. *Insectes*11h132. est ce que je: 10.3390/insectes11020132
- Weeks, ENI, Schmehl, DR, Baniszewski, J., Tomé, HVV, Cuda, JP, Ellis, JD et al. (2018). Innocuité de la méthionine, un nouveau biopesticide, pour les abeilles domestiques adultes et larvaires (*Apis mellifera*L.). *Écotoxical. Environ. Saf.*149, 211-216. est ce que je: 10.1016/j.ecoenv.2017.11.026
- Williams, Nouveau-Mexique (2003). Utilisation de nouvelles espèces de pollen par les abeilles solitaires spécialistes et généralistes (Hyménoptères : Megachilidae). *Écologie*134, 228-237. est ce que je: 10.1007/s00442-002-1104-4
- Winfree, R., Bartomeus, I. et Cariveau, DP (2011). Pollinisateurs indigènes dans les habitats anthropiques. *Ann. Rév. Écol. Évol. Système*.42, 1-22. est ce que je: 10.1146/annurevcolsys-102710-145042
- Ziska, LH, Pettis, JS, Edwards, J., Hancock, JE, Tomecek, MB, Clark, A. et al. (2016). Augmentation du CO atmosphérique : réduit la concentration en protéines d'une source de pollen floral essentielle aux abeilles nord-américaines. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*283 : 20160414. est ce que je: 10.1098/rspb.2016.0414