VETAGRO SUP

CAMPUS VETERINAIRE DE LYON

Année 2020 - Thèse n°008

DEVELOPPEMENT D'UN TEST DIAGNOSTIQUE NON-INVASIF UTILISANT UNE CAMERA THERMIQUE POUR DETECTER LA VITALITE DES ESSAIMS D'ABEILLES EN HIVER

THESE

Présentée à l'UNIVERSITE CLAUDE-BERNARD - LYON I
(Médecine - Pharmacie)
et soutenue publiquement le 30 juin 2020
pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

par

HUGONET Baptiste

Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification
CC BY-NC-ND

VETAGRO SUP

CAMPUS VETERINAIRE DE LYON

Année 2020 - Thèse n°008

DEVELOPPEMENT D'UN TEST DIAGNOSTIQUE NON-INVASIF UTILISANT UNE CAMERA THERMIQUE POUR DETECTER LA VITALITE DES ESSAIMS D'ABEILLES EN HIVER

THESE

Présentée à l'UNIVERSITE CLAUDE-BERNARD - LYON I
(Médecine - Pharmacie)
et soutenue publiquement le 30 juin 2020
pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

par

HUGONET Baptiste

Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification
CC BY-NC-ND

Liste des enseignants du campus vétérinaire de Lyon (01/09/2019)

ABITBOL	Marie	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
ALVES-DE-OLIVEIRA	Laurent	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
ARCANGIOLI	Marie-Anne	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
AYRAL	Florence	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BECKER	Claire	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BELLUCO	Sara	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
BENAMOU-SMITH	Agnès	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
BENOIT	Etienne	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BERNY	Philippe	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BONNET-GARIN	Jeanne-Marie	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BOULOCHER	Caroline	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
BOURDOISEAU	Gilles	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
BOURGOIN	Gilles	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BRUYERE	Pierre	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
BUFF	Samuel	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
BURONFOSSE	Thierry	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
CACHON	Thibaut	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
CADORÉ	Jean-Luc	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
CALLAIT-CARDINAL	Marie-Pierre	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
CAROZZO	Claude	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
CHABANNE	Luc	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
CHALVET-MONFRAY	Karine	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
DE BOYER DES ROCHES	Alice	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
DELIGNETTE-MULLER	Marie-Laure	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
DJELOUADJI	Zorée	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
ESCRIOU	Catherine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
FRIKHA	Mohamed-Ridha	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GALIA	Wessam	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GILOT-FROMONT	Emmanuelle	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
GONTHIER	Alain	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GRANCHER	Denis	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
GREZEL	Delphine	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
HUGONNARD	Marine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
JANKOWIAK	Bernard	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
JOSSON-SCHRAMME	Anne	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
JUNOT	Stéphane	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
KODJO	Angeli	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
KRAFFT	Emilie	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
LAABERKI	Maria-Halima	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LAMBERT	Véronique	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LE GRAND	Dominique	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
LEBLOND	Agnès	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
LEDOUX	Dorothée	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LEFEBVRE	Sébastien	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LEFRANC-POHL	Anne-Cécile	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LEGROS	Vincent	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LEPAGE	Olivier	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
LOUZIER	Vanessa	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
MARCHAL	Thierry	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
MOISSONNIER	Pierre	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
MOUNIER	Luc	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
PEPIN	Michel	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
PIN	Didier	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
PONCE	Frédérique	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
PORTIER	Karine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
POUZOT-NEVORET	Céline	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
PROUILLAC	Caroline	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
REMY	Denise	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
RENE MARTELLET	Magalie	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
ROGER	Thierry	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
SABATIER	Philippe	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
SAWAYA	Serge	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
SCHRAMME	Michael	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
SERGENTET	Delphine	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
THIEBAULT	Jean-Jacques	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
THOMAS-CANCIAN	Aurélie	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
TORTEREAU	Antonin	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
VIGUIER	Eric	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
VIRIEUX-WATRELOT	Dorothée	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
ZENNER	Lionel	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur

A Monsieur François MION,

Professeur de l'Université Claude Bernard Lyon 1,

Pour avoir accepté la présidence de ce jury de thèse,

Sincères remerciements.

A Madame Véronique LAMBERT,

Docteur de VetAgro Sup, Campus vétérinaire de Lyon,

Pour avoir encadré ce projet avec implication,

Pour avoir été bienveillante, disponible et enthousiaste,

Toute ma gratitude et mes sincères remerciements.

A Monsieur Jean-Jacques THIEBAULT,

Docteur de VetAgro Sup, Campus vétérinaire de Lyon,

Pour avoir accepté d'être membre de ce jury de thèse,

Sincères remerciements.

Table des matières

Table des annexes ..... - 13 -
Table des figures ..... - 15 -
Table des tableaux ..... - 19 -
Liste des abréviations et sigles ..... - 21 -
Introduction ..... - 23 -
Chapitre 1 : étude bibliographique ..... - 25 -
I- L'abeille domestique, une espèce d'intérêt agricole et environnemental à l'avenir incertain ..... - 27 -
A- La biologie des abeilles ..... - 27 -
1- *Apis mellifera*, sa classification phylogénétique dans l'arbre du vivant ..... - 27 -
2- Anatomie et physiologie générale ..... - 28 -
3- Organisation sociétale de la colonie ..... - 36 -
4- Structure de la ruche et structuration par la colonie ..... - 38 -
5- Alimentation et produits de la ruche ..... - 43 -
6- Reproduction ..... - 45 -
7- La colonie au fil des saisons et les grandes étapes de l'année apicole ..... - 47 -
B- Rôle et importance des abeilles dans les écosystèmes ..... - 49 -
1- La pollinisation ..... - 49 -
2- La valeur économique des insectes pollinisateurs et du service de pollinisation. - 49 -
C- Les menaces portant sur les abeilles et leurs conséquences ..... - 51 -
1- Menaces biologiques principales en France métropolitaine ..... - 51 -
2- Menaces physico-chimiques ..... - 57 -
3- Les périodes critiques annuelles ..... - 58 -
D- La préservation des colonies d'abeilles ..... - 60 -
1- La réglementation ..... - 60 -
2- La politique apicole française et européenne ..... - 62 -
3- Les bonnes pratiques apicoles ..... - 62 -
5- Le soutien alimentaire des colonies ..... - 64 -
6- La sélection et le remaniement des colonies ..... - 64 -
7- L'agriculture, maillon indispensable pour la protection des abeilles ..... - 65 -
II- La thermodynamique des ruches et le potentiel des mesures thermiques ..... - 67 -
A- Notions et définitions de physique et de microclimat ..... - 67 -
1- Température et transferts d'énergie ..... - 67 -
2- Comportement thermique d'un système ..... - 68 -
3- Le rayonnement thermique ..... - 70 -

4- Notion d'humidité, lien température-humidité ..... - 73 -
5- Notion de pression partielle ..... - 73 -
B- La ruche, un microclimat ..... - 75 -
1- Les sources d'énergie thermique de la ruche ..... - 75 -
2- Les pertes thermiques ..... - 77 -
3- L'isolation thermique, de l'intérieur à l'extérieur ..... - 78 -
4- La circulation d'air au sein de la ruche : les vents du microclimat ..... - 81 -
5- La régulation fine de la température ..... - 84 -
6- La rupture de l'équilibre thermique ..... - 92 -
7- L'humidité au sein de la ruche ..... - 93 -
8- Influence des conditions hivernales sur l'élevage de couvain ..... - 93 -
C- Mesurer les paramètres du microclimat de la ruche ..... - 94 -
1- La mesure de température *in situ* ..... - 94 -
2- La mesure indirecte de la température utilisant les infrarouges ..... - 95 -
D- Applications potentielles des mesures par imagerie thermique dans la gestion sanitaire apicole ..... - 98 -
1- Diagnostiquer les défauts d'isolation d'une ruche ..... - 98 -
2- Détecter la vitalité des colonies ..... - 98 -
3- Estimer la taille de la colonie ..... - 99 -
4- Détecter les nids de frelons asiatiques ..... - 101 -
Chapitre 2 : étude expérimentale ..... - 103 -
A- Objectifs expérimentaux ..... - 105 -
B- Matériel ..... - 106 -
1- Acquisition des données thermiques ..... - 106 -
2- Expérimentations en laboratoire ..... - 106 -
3- Expérimentations de terrain ..... - 107 -
C- Méthodes ..... - 110 -
1- Description des méthodes générales ..... - 110 -
2- Etude du fonctionnement et des biais de la caméra thermique ..... - 114 -
3- Recherche de la méthode estimant au mieux la température interne d'une ruche à partir de la température de son enveloppe externe ..... - 116 -
4- Développement d'un test diagnostique non-invasif pour détecter la vitalité des colonies d'abeilles en hiver ..... - 121 -
D- Résultats ..... - 122 -
1- Etalonnage et étude des biais de la caméra thermique ..... - 122 -
2- Méthode estimant au mieux la température interne d'une ruche à partir de la température de son enveloppe externe ..... - 128 -

3- Développement d'un test diagnostique non-invasif pour détecter la vitalité des colonies d'abeilles en hiver ..... - 143 -
E- Discussion ..... - 153 -
1- La caméra thermique ..... - 153 -
2- Conditions d'utilisation de la caméra thermique ..... - 154 -
3- Simulation d'une grappe d'abeilles en chambre froide ..... - 155 -
4- Inertie thermique des ruches et variation de la température de surface ..... - 156 -
5- Comparaison des différents points de mesure des températures de surface ..... - 158 -
6- Exploitation des thermogrammes ..... - 159 -
7- Le suivi hivernal des colonies d'abeilles ..... - 160 -
8- Le test diagnostique ..... - 162 -
F- Conclusion de l'étude expérimentale ..... - 164 -
Conclusion ..... - 167 -
Bibliographie ..... - 169 -
Annexes ..... - 177 -

Table des annexes

Annexe 1 : Descriptif des ruches incluses dans le protocole expérimental de terrain (page - 121 -). ..... - 177 -

Annexe 2 : Moyennes des températures relevées par sonde thermique (n>95, en °C) et intervalle de confiance associés selon la configuration utilisée et l'emplacement étudié (Figure 32 à Figure 37 pages - 118 - et - 119 -). ..... - 179 -

Annexe 3 : Températures maximales (en °C) relevées sur les objets visés en fonction de la configuration de ruche (Figure 32 à Figure 37 pages - 118 - et - 119 -) et température corrigée, température de référence et température extérieure associées. Légende : AV= paroi avant, AR = paroi arrière, PD= paroi droite, P = paroi gauche, TT= toit tôle, NCC= nourrisseur couvre-cadre, CA= candi. ..... - 180 -

Annexe 4 : Comparaison des principales caméras adaptées aux critères de l'étude en mai 2018. Visualisation MSX™ de FLIR : fonction permettant de visualiser le contour des objets en superposition avec l'image thermique ce qui facilite le repérage spatial... - 182 -

Table des figures

Figure 1 : Photographie légendée d'une abeille ouvrière (Apis mellifera). Source : B. Hugonet. - 28 -

Figure 2 : Anatomie interne de l'abeille ouvrière (Fayet, 2016). - 30 -

Figure 3 : De gauche à droite : photographie d'un œuf, d'une larve et d'une nymphe (après retrait de l'opercule). Diamètre d'une alvéole : environ 5mm. Source : B. Hugonet. - 33 -

Figure 4 : De gauche à droite : ouvrière, faux-bourdon et reine. Barre d'échelle : 4mm. Source : B. Hugonet. - 36 -

Figure 5 : Photographie d'une abeille battant le rappel. La glande de Nasanov (flèche) est exposée à l'air par une flexion du dernier segment. Source : B. Hugonet. - 37 -

Figure 6 : Photographie d'un nid naturel d'Apis mellifera. Source : B. Hugonet. - 38 -

Figure 7 : Photographie légendée d'une ruche Dadant 10 cadres en bois. Source : B. Hugonet. - 39 -

Figure 8 : Photographie d'un plateau entièrement grillagé. L'entrée se trouve à droite, sur toute la largeur (absence de surélévation du bois). Source : B. Hugonet. - 39 -

Figure 9 : Photographie d'un corps de ruche Dadant 10 cadres, garni de 4 cadres. On distingue les crémaillères sur lesquelles reposent les têtes de cadre. Source : B. Hugonet. - 40 -

Figure 10 : Photographies d'un couvre-cadre nourrisseur mis en place pour le nourrissement (à gauche) ou retourné pour l'hiver (à droite). Source : B. Hugonet. - 41 -

Figure 11 : Entrée de la ruche avec réducteur d'entrée métallique mis en place. Source : B. Hugonet. - 41 -

Figure 12 : Photographie d'un cadre filé, gaufré ou bâti, respectivement de droite à gauche. Source : B. Hugonet. - 42 -

Figure 13 : Photographie légendée d'un cadre de hausse. Rouge : couvain. Vert : réserves de pollen. Orange : réserves de miel. Source : B. Hugonet. - 42 -

Figure 14 : Photographie d'un essaim d'abeilles cueilli sur une branche de pin. Source : B. Hugonet. - 47 -

Figure 15 : Photographie d'une fondatrice vue au microscope optique (à gauche), au sein d'une cellule de couvain (au centre) et sur une abeille ouvrière (à droite). Diamètre d'une alvéole : 5mm. Source : B. Hugonet. - 52 -

Figure 16 : Cycle de Varroa destructor (Laboratoire Destaing, 2020). - 53 -

Figure 17 : Les transferts thermiques associés à une paroi de ruche. Source : B. Hugonet. - 69 -

Figure 18 : Le rayonnement infrarouge total détecté par une caméra thermique (JHL Mesure, 2020). - 72 -

Figure 19 : Partition isolante recouverte d'un isolant thermique à bulles d'air aluminisé. Source : B. Hugonet. - 79 -

Figure 20 : Réaction d'un thermorécepteur de l'abeille au refroidissement par un courant d'air (Heran, 1968). Air ambiant à 26°C. Flèche : début et fin du courant d'air à 23°C. ..... - 84 -

Figure 21 : Thermogramme illustrant la topographie thermique tégumentaire d'une abeille. Source : B. Hugonet. ..... - 85 -

Figure 22 : Structuration thermique d'une colonie d'abeilles lorsque la grappe hivernale est formée (à gauche) ou lorsque les températures sont chaudes (à droite) (Heinrich, 1980) ..... - 89 -

Figure 23 : Isothermes de 1°C au sein de la grappe hivernale pour une colonie de 5300 abeilles, selon quatre températures ambiantes (Heinrich, 1980). ..... - 91 -

Figure 24 : Photographie aérienne du lot n°1 et numérotation des ruches. La flèche blanche indique le nord. Les numéros sont placés à la droite des ruches. Source : H. Jeannet. ..... - 108 -

Figure 25 : Photographie aérienne du lot n°2 et numérotation des ruches. La flèche blanche indique le nord. Les numéros sont placés en avant de l'entrée de la ruche. Source : H. Jeannet. ..... - 109 -

Figure 26 : Photographie du lot n°3 et numération des ruches. Source : B. Hugonet ..... - 109 -

Figure 27 : Schématisation du placement de la caméra thermique par rapport à la ruche pour réaliser la vue oblique gauche (VOG), la vue oblique droite(VOD) et la vue de face (VF) Source : F. Hugonet. ..... - 110 -

Figure 28 : Exemples de thermogrammes obtenus avec la vue oblique gauche (à gauche), la vue de face (au centre) et la vue oblique droite (à droite).Source : B. Hugonet. ..... - 111 -

Figure 29 : Thermogramme obtenu en vue oblique gauche avec la palette « arc-en-ciel ». Deux boîtes de mesure ont été tracées avec le logiciel FLIR® Tools. Source : B. Hugonet. ..... - 111 -

Figure 30 : Photographie du montage réalisé (à gauche) et exemple d'un thermogramme obtenu en mode palette « blanc-chaud » avec mesure « spot central » (à droite). Source : B.Hugonet. ..... - 115 -

Figure 31 : Photographie des ruches expérimentales mises en place en chambre froide (ruchen°1 à droite, ruche n°2 à gauche). Source : B. Hugonet. ..... - 116 -

Figure 32 : Configurations n°1-1 (à droite) et n°1-2 (à gauche). Légende : voir page -117-. Source : B.Hugonet. ..... - 118 -

Figure 33 : Configurations n°2-1 (à droite) et n°2-2 (à gauche). Légende : voir page -117-. Source : B.Hugonet. ..... - 118 -

Figure 34 : Configurations n°3-1 (à droite) et n°3-2 (à gauche). Légende : voir page -117-. Source : B.Hugonet. ..... - 118 -

Figure 35 : Configurations n°4-1 (à droite) et n°4-2 (à gauche). Légende : voir page -117-. Source : B.Hugonet. ..... - 119 -

Figure 36 : Configurations n°5-1 (à droite) et n°5-2 (à gauche). Légende : voir page -117-. Source : B.Hugonet. ..... - 119 -

Figure 37 : Configurations n°6-1 (à droite) et n°6-2 (à gauche). Légende : voir page -117-. Source : B.Hugonet. ..... - 119 -

Figure 38 : Thermogramme d'une face latérale gauche de ruche. Seule la palette de couleur diffère entre les deux images (palette arc-en-ciel à gauche et blanc-chaud à droite). Source : B. Hugonet. ..... - 122 -

Figure 39 : Thermogrammes de la même face arrière d'une ruche, pris en vue oblique gauche (gauche) et vue de face (droite) (ε=0.95, palette arc-en-ciel). Source : B. Hugonet. ..... - 122 -

Figure 40 : Nuage de points représentant la différence entre la température mesurée par la caméra thermique ($T°_{cam}$) et la température de l'eau ($T°_{ref}$) en fonction de la distance entre la caméra et le bécher. Température ambiante : 24°C. ..... - 124 -

Figure 41 : Nuage de point représentant la température du fluide en fonction de la température mesurée par la caméra thermique et modèle linéaire associé, à une température ambiante de 3°C. ..... - 124 -

Figure 42 : Diagramme des quantiles observés des résidus en fonction des quantiles de la loi normale pour l'étalonnage de la caméra thermique sur l'intervalle [-13°C ; 15°C] à une température ambiante de 3°C. ..... - 125 -

Figure 43 : Thermogrammes d'une paroi arrière de ruche obtenus selon trois incidences (ε=0.95, palette arc-en-ciel). De gauche à droite: vue oblique gauche, vue de face, vue oblique droite. Source : B. Hugonet. ..... - 126 -

Figure 44 : Evolution de la température aux 10 points de mesure en fonction du temps. Le chiffre 1 se réfère à la ruche n°1-1 et le chiffre 2 à la ruche n°1-2 (Figure 32). ..... - 128 -

Figure 45: Evolution de la température aux 10 points de mesure en fonction du temps. Le chiffre 1 se réfère à la ruche n°2-1 et le chiffre 2 à la ruche n°2-2 (Figure 33). ..... - 129 -

Figure 46 : Thermogrammes d' une paroi de la ruche n°1 (avec poignée creusée, à gauche) et d'une paroi de la ruche n°2 (sans poignée, à droite). ε = 0,95 , palette blanc-chaud. Source : B. Hugonet. ..... - 131 -

Figure 47 : Thermogrammes d'un nourrisseur couvre-cadre (à gauche, couloir d'accès au sirop visible en bas de l'image) et de l'ensemble des deux ruches (à droite, les toits-tôle étaient en place). ε = 0,95 , palette blanc-chaud. Source : B. Hugonet. ..... - 131 -

Figure 48 : Thermogramme utilisé pour le dénombrement de pixels présenté dans le Tableau XI. Palette « blanc-chaud ». Température ambiante de 7°C. Source : B. Hugonet. ..... - 133 -

Figure 49 : Différence entre les températures corrigées obtenues sur les parois gauches et droites des ruches en fonction du jour de l'hiver. Position : fait référence à la latéralisation des cadres au sein de la ruche. StatutJour : ruches témoins notées « vide », colonies vivantes notées « vivante ». ..... - 134 -

Figure 50 : Différence entre les températures corrigées obtenues sur les parois gauches et droites des ruches en fonction de la position des cadres. La légende des positions fait référence à la latéralisation des cadres. ..... - 135 -

Figure 51 : Evolution de la température mesurée sur la face avant des ruches au cours de la nuit. Vide : ruche vide témoin. Vivante/Inconnu : ruche dont le statut de la colonie était vivante/inconnu. Hausses : pile de hausses témoin. ..... - 136 -

Figure 52 : Evolution de la température mesurée sur la face arrière des ruches en fonction du nombre d'heure après le coucher du soleil (H0 : 18h30). Vide : ruche vide

témoin. Vivante/Inconnu : ruche dont le statut de la colonie était vivante/inconnu. Hausses : pile de hausses témoin. - 137 -

Figure 53 : Evolution de la température corrigée obtenue sur la face avant des ruches en fonction du nombre d'heure après le coucher du soleil (H0 : 18h30). Vide : ruche vide témoin. Vivante/Inconnu : ruche dont le statut de la colonie était vivante/inconnu. Hausses : pile de hausses témoin. - 138 -

Figure 54 : Evolution de la température corrigée obtenue sur la face arrière des ruches en fonction du nombre d'heure après le coucher du soleil (H0 : 18h30). Vide : ruche vide témoin. Vivante/Inconnu : ruche dont le statut de la colonie était vivante/inconnu. Hausses : pile de hausses témoin. - 139 -

Figure 55 : Evolution de la différence calculée entre les températures relevées sur les faces avant et arrière (T°Avant-T°Arrière) des ruches en fonction du nombre d'heures après le coucher du soleil (H0 : 18h30). Vivante/Inconnu: ruche dont le statut de la colonie était vivante/inconnu. Hausses : pile de hausses témoin. - 140 -

Figure 56 : Différence calculée entre les températures maximales relevées sur la face avant et celle mesurée sur la face arrière (T°Avant-T°Arrière) en fonction du nombre d'heure après le coucher du soleil (H0 : 18h), selon la présence de poignées ou non. Dadant10 : ruche standard. Chalet10 : ruche Dadant chalet. 2Hausses : corps Dadant formé de 2 hausses. - 141 -

Figure 57 : Evolution de la différence entre la température maximale des ruches et la température extérieure en fonction du temps au cours de l'hiver 2018-2019 pour les lots n°1 et n°2 (n=38). - 144 -

Figure 58 : Evolution de la différence entre la température maximale des ruches et la température extérieure en fonction du temps au cours de l'hiver 2018-2019 pour le lot n°3 (n=27). - 144 -

Figure 59 : Valeur absolue de la différence entre la température mesurée sur la face avant et la température mesurée sur la face arrière en fonction du temps au cours de l'hiver 2018-2019 pour les lots n°1 et n°2. - 146 -

Figure 60 : Valeur absolue de la différence entre la température mesurée sur la face avant et la température mesurée sur la face arrière en fonction du temps au cours de l'hiver 2018-2019 pour le lot n°3. - 146 -

Figure 61 : Diagrammes en boîte représentant la différence entre la température mesurée sur la face avant des ruches (T° avant ruche) et la température mesurée sur la face avant du témoin (T° avant témoin) en fonction du statut de la colonie (morte ou vivante) au 21/01/2019 pour le lot n°3 (n=26). - 149 -

Figure 62 : Courbe ROC associée au test diagnostique au 21/01/2019 pour le lot n°3 (n=26, 12 colonies mortes). Les points ont été remplacés par la valeur seuil utilisée pour calculer la sensibilité et la spécificité du test. - 150 -

Figure 63 : Courbe ROC associée au test diagnostique au 07/03/2019 pour le lot n°3 (n=26, 12 colonies mortes). Les points ont été remplacés par la valeur seuil utilisée pour calculer la sensibilité et la spécificité du test. - 150 -

Figure 64 : Démarche à suivre pour réaliser le test diagnostique. Source : B. Hugonet. - 165 -

Figure 65 : Proposition d'une démarche diagnostique pour déterminer avec certitude si une colonie d'abeilles est vivante ou morte au cours de l'hivernage. Source : B. Hugonet. - 166 -

Table des tableaux

Tableau I : Classification phylogénétique simplifiée d'Apis mellifera (De Vienne, 2016; Lecointre and Le Guyader, 2016a, 2016b; Vidal-Naquet, 2015). *** : arguments de phylogénie moléculaire uniquement. ..... - 27 -

Tableau II : Stades de développement du couvain selon la caste (Bonnaffé et al., 2005 ; Philippe, 1994). Le couvain est operculé à partir du stade nymphal. Légende : I = Imago. - 46 -

Tableau III : Capacité et conductivité thermiques de quelques matériaux (Bruneau, 2009 ; Bolero, 2017 ; Nguyen et al., 2012). ..... - 69 -

Tableau IV : Valeurs d'émissivité selon le matériau, la longueur d'onde et la température considérée (OPTRIS, 2019 ; METRA INSTRUMENTS SA, 2020). ..... - 71 -

Tableau V : Volume de la grappe et diamètre associé en fonction du nombre d'abeilles, d'après Severson et Erikson Jr (1990). ..... - 90 -

Tableau VI : Conditions de réalisation des étalonnages. ..... - 115 -

Tableau VII : Différences entre les températures mesurées et la température attendue (en °C) en fonction de la valeur d'émissivité choisie et des paramètres du corps de ruche, pour une température des corps attendue à 6,2°C. ..... - 123 -

Tableau VIII : Droites d'étalonnages obtenues selon la température ambiante ; taille de l'échantillon (n), intervalle de validité et coefficient de détermination (R^2) associés à la droite. ..... - 125 -

Tableau IX : Résultats des tests de comparaison de deux moyennes sur série appariées selon la prise de vue utilisée. VOG : vue oblique gauche. VOD : vue oblique droite. VF : vue de face. * : différence significative. ..... - 126 -

Tableau X : Comparaison de la différence entre la moyenne des températures corrigées (configuration 2-1 exclue) obtenues selon chaque face et degré de signification p associé. Tous les effectifs étaient de onze (n=11). ..... - 132 -

Tableau XI : Résultats du dénombrement des pixels chauds du thermogramme de la Figure 48 en fonction du seuil de blanc fixé ..... - 133 -

Tableau XII : Relevés de météorologie réalisés à chaque session de mesures. ..... - 134 -

Tableau XIII : Comparaison des températures mesurées en fonction de la zone visée. AV/AR/TT/EN : températures relevées respectivement sur la face avant, la face arrière, le toit et à l'entrée de la ruche. * : différence significative (p<0,05). ..... - 135 -

Tableau XIV : Comparaison des moyennes des températures mesurées sur les faces avant avec celles mesurées sur les faces arrière en fonction de l'heure de la nuit, degré de signification p et intervalle de confiance associés. Tous les effectifs étaient de 39 (n=39). H0+x : x heures après le coucher du soleil, avec H0 = 18h. ..... - 140 -

Tableau XV : Relevés météorologiques réalisés à chaque session de mesures. ..... - 143 -

Tableau XVI : Moyenne de la différence en valeur absolue des températures mesurées sur la face avant et celles mesurées sur la face arrière en fonction du jour et du statut de la colonie, et résultat de la comparaison entre les deux moyennes avec degré de signification p associé. ..... - 147 -

Tableau XVII : Moyenne de la différence en valeur absolue entre les températures mesurées sur la face avant et celles mesurées sur la face arrière en fonction du jour et de la similarité des peintures entre les deux faces, et résultat de la comparaison entre les deux moyennes avec degré de signification p associé. ..... - 147 -

Tableau XVIII : Méthode de classification des résultats du test et méthode de calcul des caractéristiques du tests. ..... - 149 -

Tableau XIX : Sensibilité et spécificité en fonction de la date et du seuil fixé (lot n°3, n=26, 12 colonies mortes). Seuls les meilleurs résultats, selon les critères souhaités, sont présentés dans le tableau. ..... - 151 -

Tableau XX : Effectifs des échantillons utilisés pour les études de terrain et risque x associé de n'observer aucune mortalité durant l'hiver. Risque calculé pour une prévalence des mortalités hivernales de 15,2%. ..... - 160 -

Liste des abréviations et sigles

ADA : Association pour le Développement de l'Apiculture

AR : face arrière de la ruche

AV : face avant de la ruche

c_n : capacité thermique massique du matériau n

h_n : coefficient de convection thermique du matériau n

HR : humidité relative

$IC_{95\ \%}$: intervalle de confiance bilatéral au seuil de confiance 95 %

ITSAP : Institut Technique et Scientifique de l'Abeille et de la Pollinisation

max(a, b) : maximum entre les valeurs a et b

n : effectif d'un échantillon

OIE : organisation mondiale de la santé animale

p : degré de signification p d'un test statistique (p-value)

PD : paroi droite de la ruche

PG : paroi gauche de la ruche

R_n : résistance thermique du matériau n

T° : température

T°X : température mesurée sur la face X de la ruche

$T°X_{corr}$: température mesurée sur la face X de la ruche puis corrigée

VF : vue de face

VOD : vue oblique droite

VOG : vue oblique gauche

ε : émissivité

λ_n : conductivité thermique du matériau n

ρ : réflectivité

τ : transmissivité

Introduction

Le déclin des précieux insectes pollinisateurs est aujourd'hui un fait indéniable. La menace portée à l'encontre d'*Apis mellifera* L. 1758, l'abeille mellifère élevée par les apiculteurs français, est multifactorielle. Leur exposition aux pesticides, l'appauvrissement des ressources environnementales, l'infestation par *Varroa destructor* ou encore l'introduction du frelon asiatique en France ne sont que quelques-unes des menaces existantes.

Alors que des livres d'apicultures ont pu indiquer par le passé que le taux de mortalité des colonies au cours de l'hiver était acceptable s'il ne dépassait pas 10 %, ce taux a été deux à trois fois supérieur au cours des dix dernières années en France. L'hiver est en effet la période principale où sont observées les mortalités. C'est aussi la période ou l'apiculteur, ne pouvant ouvrir ses ruches lorsque les températures sont faibles, dispose de peu d'informations sur l'état de santé de la colonie qui hiverne au cœur de la ruche. Il ne pourra établir le bilan définitif que lorsque la météo le lui permettra, en fin d'hiver ou au début du printemps. Il est alors difficile à l'apiculteur et au vétérinaire d'attribuer une date et de trouver la cause de la mort alors qu'elle est constatée avec un délai de plusieurs semaines.

Pour détecter les mortalités durant l'hiver, l'apiculteur observe l'activité sur les planches d'envol les jours de beau temps ou écoute attentivement les bruits émanant de la ruche, mais la fiabilité de ces méthodes n'est pas caractérisée. L'apiculteur certifie parfois l'état de la colonie en soulevant le toit lors d'un apport en provisions, mais cette intervention stressante perturbe la physiologie de la colonie. L'utilisation de ces méthodes d'investigation dépend fortement des conditions météorologiques et ne permet ni un suivi à long terme, ni d'émettre un pronostic.

L'imagerie thermique prospère et l'utilisation des caméras thermiques semble prometteuse en apiculture. Il semblerait que leur utilisation permette de déterminer si la colonie est vivante et de dénombrer le nombre de cadres occupés par la colonie au sein de la ruche. Toutefois, leur usage pour le suivi des ruches au cours de l'hiver a été peu étudié, les résultats préliminaires sont encourageants mais doivent être améliorés.

L'objectif de ce projet de recherche appliquée a été d'étudier la méthode la plus appropriée pour discriminer, durant la période d'hivernage, une ruche comprenant une colonie vivante d'une ruche dont la colonie a dépéri, et ce à l'aide d'une caméra thermique d'entrée de gamme.

Le premier axe de ce travail présente l'abeille domestique, sa biologie, son importance au sein des écosystèmes, les menaces qui pèsent sur sa survie et les méthodes actuelles mises en œuvre pour la préserver. Ensuite, les éléments de compréhension de la thermodynamique particulière de la ruche, de son microclimat, ainsi que les mesures thermiques qui peuvent être réalisées sur une ruche et leur application pratique en apiculture sont exposés. La seconde partie de ce manuscrit est consacrée à la partie expérimentale de mon travail de thèse. Les expérimentations menées sur des colonies d'abeilles dans le département du Rhône dans le but de développer un test diagnostique non-invasif permettant de répondre à la question « la colonie est-elle vivante ? » y sont présentées.

Chapitre 1 : étude bibliographique

I- L'abeille domestique, une espèce d'intérêt agricole et environnemental à l'avenir incertain

A- La biologie des abeilles

1- *Apis mellifera*, sa classification phylogénétique dans l'arbre du vivant

Le plus vieux fossile d'abeille est daté de 100 millions d'années, celui de la plante à fleurs est daté de 112 millions d'années : les **20 000 espèces d'abeilles** actuelles regroupées en sept familles sont le fruit d'une longue **coévolution avec les angiospermes** (Decourtye, 2018). Mille de ces espèces sont retrouvées en France. Seule **une petite dizaine** représente les abeilles **domestiques**. Leur classification actuelle définit 28 sous espèces d'*Apis mellifera*. La classification phylogénétique présentée ci-après (Tableau I) est simplifiée.

*Tableau I : Classification phylogénétique simplifiée d'*Apis mellifera *(De Vienne, 2016; Lecointre and Le Guyader, 2016a, 2016b; Vidal-Naquet, 2015). *** : arguments de phylogénie moléculaire uniquement.*

Clade	**Critères de classification**
Règne des Métazoaires	Gamètes formés par méiose (diversité génétique)
Ecdysozoaires	Croissance cuticulaire par mues successives sous l'influence d'hormones
Panarthropodes	Exosquelette, appendices pairs et non jointifs Cœur abdominal et dorsal
Phylum des Euarthropodes	Métamères (segments corporels) assemblés en tagmes Paire d'yeux formés d'ommatidies (« œil à facette »)
Sous-phylum des Hexapodes	3 segments thoraciques et 3 paires de pattes Maximum 11 segments abdominaux, sans appendices Echanges gazeux directs / Excrétion assurée par les tubes de Malpighi
Classe des Insectes	Mandibules, maxilles et labium forment les pièces buccales Une paire d'antennes / Ovipositeur chez la femelle
Sous-classe des Ptérygotes	Deux paires d'ailes, musculature alaire à la base de l'aile
Néoptères	Repli des ailes horizontalement vers l'arrière, le long du corps
Cohorte des Holométaboles ou Endoptérygotes	Métamorphose complète (larve très différente de l'adulte) Développement interne des ailes avant évagination
Ordre des hyménoptères	Ailes postérieures plus petites, reliées aux antérieures par des hamuli Peigne tibial (1ère paire de pattes) utilisé pour brosser les antennes Mâles haploïdes et femelles diploïdes
Sous-ordre des Apocrites	Pétiole entre les premiers segments abdominaux (« taille de guêpe »)
Infra-ordre des Aculéates	Modification de l'ovipositeur en organe vulnérant (dard), selon la caste
Superfamille des Apoïdes	Pollen et nectar composent l'alimentation des larves
Antophila	**Regroupe les « Abeilles » à proprement parler**
Famille des Apidés	Panier de récolte sur la troisième paire de pattes
Tribu des Apini	Nids vivaces, bâtis sur des cires. Stockage de miel et de pollen.
Genre Apis	***
Espèce *Apis mellifera* L'abeille mellifère ou européenne	Eusocialité / Cycle haplodiploïde Reine et faux-bourdons fertiles, ouvrières stériles

2- Anatomie et physiologie générale

Cette partie est issue de la synthèse de différents ouvrages apicoles (Adam, 2010 ; Boucher, 2016 ; Clément et al., 2015 ; Bonnaffé et al., 2005 ; Jung-Hoffmann et al., 1968 ; Vidal-Naquet, 2015), auxquels des informations complémentaires ont été apportées ponctuellement et signalées par la citation de la source.

a- Anatomie externe et morphologie des imagos

i- Structuration générale du corps

Le corps des Arthropodes est métamérisé : il est formé d'une **succession de segments corporels, appelés métamères**, à l'organisation originelle identique excepté aux extrémités antérieures et postérieures. Les métamères sont modifiés au cours de la croissance et peuvent perdre leurs caractères initiaux. Ils se regroupent et **s'organisent fonctionnellement** en structures nommées **tagmes**.

L'**imago**, ou stade imaginal, est l'i**nsecte sous sa forme adulte** (Figure 1). Chez *Apis mellifera*, l'imago est le seul à sortir de la ruche. On l'appelle aussi insecte parfait. Le corps d'un imago se compose de trois tagmes : la tête, le thorax et l'abdomen.

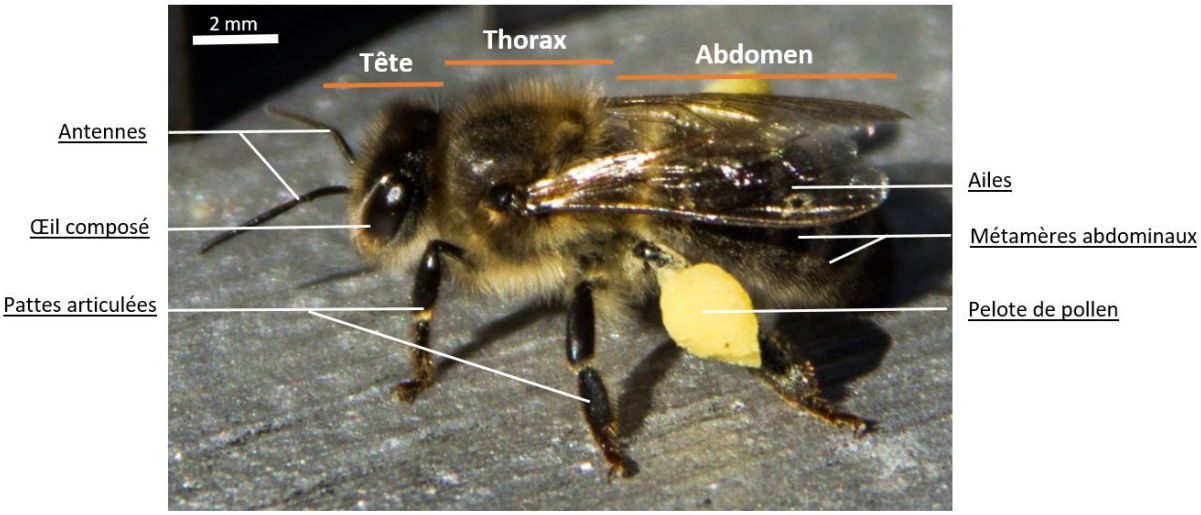

*Figure 1 : Photographie légendée d'une abeille ouvrière (*Apis mellifera*). Source : B. Hugonet.*

L'abeille ne possède pas de squelette interne. Le corps est recouvert d'un tégument formé de plusieurs couches. La **cuticule** est la **couche la plus externe et la plus épaisse du tégument** : elle forme le squelette externe de l'imago, appelé **exosquelette**. Il sert de point d'ancrage aux muscles, apporte une protection mécanique et protège de la déshydratation.

Le corps d'une **ouvrière** mesure environ **12-13 mm de long pour 4 mm de large** et pèse 100 mg. La reine est beaucoup plus longue et lourde (18-20 mm pour 250 mg). Un mâle est long de 15 mm pour 5 mm de largeur et pèse 230 mg (Bonnaffé et al., 2005).

ii- La tête

La tête est large. Elle porte les principaux **organes des sens** : deux yeux composés, trois ocelles, deux antennes frontales et de nombreux poils sensoriels. Les antennes sont longues et comportent 11 articles (12 chez le mâle) portant chacun des milliers d'organes sensibles.

L'**appareil buccal** est de type **broyeur-lécheur**. Il se compose latéralement des deux mandibules : leur rôle est préhensif, masticateur, malaxeur (cire, pollen, propolis) et défensif. En arrière, les maxilles et palpes labiaux entourent la glosse (ou langue) et forment le proboscis (ou trompe) avec lequel l'abeille aspire les liquides.

iii- Le thorax

Le thorax est formé de **trois métamères** portant chacun une paire de **pattes**, chacune articulée de cinq segments. A leur extrémité, deux griffes et un coussinet permettent respectivement l'accrochage ou l'adhésion aux surfaces. Une corbeille et une brosse à pollen sont présentes sur la 3ème paire de pattes des ouvrières uniquement : ils permettent de récolter et stocker le pollen ou la propolis.

Les 2èmes et 3èmes segments thoraciques portent chacun une paire d'**ailes membraneuses** nervurées sub-triangulaires, **repliées le long du corps au repos**. Les ailes postérieures, significativement plus petites, sont entraînées par les ailes antérieures auxquelles elles sont reliées par une rangée de crochets appelés hamuli, d'où le nom Hyménoptère signifiant « **ailes mariées** » (Lecointre and Le Guyader, 2016a, 2016b). Les deux paires d'ailes **agissent** ainsi fonctionnellement **comme une seule**.

Les trois métamères sont perforés de part et d'autre par un **orifice respiratoire nommé stigmate**. Le thorax est recouvert de nombreux poils qui améliorent son isolation thermique et participent à la récolte du pollen.

iv- L'abdomen

L'abdomen se compose de **sept segments** visibles (Figure 1). Le tergite forme la partie supérieure du métamère et le sternite la partie inférieure. Ces éléments sont sclérifiés (endurcis) et reliés entre eux par une membrane souple. Chaque segment est perforé de part et d'autre à mi-hauteur par un **stigmate** qui ouvre sur l'appareil respiratoire.

Le **premier métamère** unit l'abdomen au thorax par le **rétrécissement appelé pétiole** qui forme la « **taille de guêpe** ». Ventralement à l'abdomen, quatre paires de surfaces polies appelées miroirs sont le lieu de dépôt de la cire sous forme d'écailles par les huit glandes cirières. L'appareil vulnérant, composé entre autres d'un aiguillon venimeux rétractile, peut jaillir de son fourreau à hauteur du 7ème segment ventral.

b- Anatomie interne des imagos

L'anatomie interne des abeilles se compose de cinq grands systèmes (Figure 2).

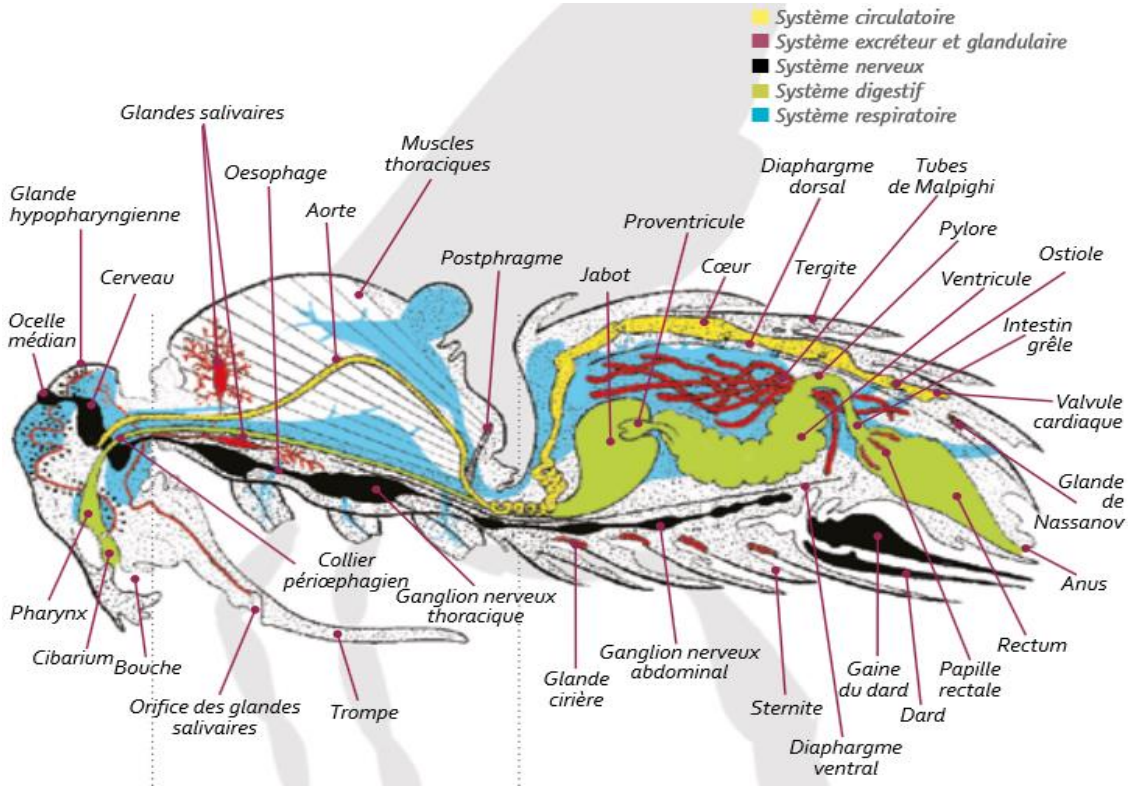

Figure 2 : Anatomie interne de l'abeille ouvrière (Fayet, 2016).

i- Le système circulatoire

Le thorax ne contient pas le **cœur** : celui-ci est **abdominal en position dorsale**. Le **système circulatoire** des abeilles est **ouvert**. Le cœur propulse l'hémolymphe, un liquide incolore et incoagulable, dans l'aorte. L'aorte débouche dans la tête, sans système vasculaire. **L'hémolymphe circule alors dans des lacunes** d'avant en arrière du corps, en baignant les organes. Des diaphragmes brassent l'hémolymphe qui retourne vers le cœur.

Nutriments et oxygène diffusent à travers le corps *via* l'hémolymphe. Les déchets sont drainés puis traités dans l'abdomen par les tubes de Malpighi, au rôle proche de celui des reins.

ii- Le système respiratoire

L'air entre par les stigmates thoraciques et abdominaux latéraux, aux nombres de vingt (une paire par métamère). Ils débouchent sur un **système de trachées, trachéoles et sacs aériens**. Cette organisation permet des **échanges gazeux directs** entre les organes et l'air extérieur grâce à un réseau dense. L'abdomen comporte deux larges sacs aériens qui sont de réelles pompes à air (Allen, 1968). D'autres sacs moins volumineux sont présents dans la tête et le thorax. La présence des sacs aériens diminue la densité de l'abeille ce qui est **favorable au vol**.

iii- Le système nerveux

La tête contient un cerveau formé de **trois ganglions céphaliques**, éléments principaux du système nerveux central. Le thorax est traversé ventralement par la **chaîne ganglionnaire** ventrale (1er et 2ème ganglion), prolongeant le système nerveux central **vers l'arrière**. Elle se poursuit dans l'abdomen du 3ème au 7ème et dernier ganglion. Le système nerveux périphérique relie les ganglions aux organes (par exemple par les nerfs antennaires, les nerfs alaires…).

iv- Le système digestif

La bouche et l'hypopharynx se situent en arrière des pièces buccales et sont associés à de nombreuses glandes sécrétrices. Parmi elles, les **glandes hypopharyngiennes** permettent la **synthèse de la gelée royale**. Les **glandes salivaires** sécrètent, selon les conditions, une solution aqueuse pour dissoudre le sucre ou une sécrétion lipidique pour travailler la cire.

En arrière des pièces buccales se situe le pharynx. Il se poursuit par l'œsophage qui débouche dans le **jabot**, situé dans l'abdomen crânial. Le jabot est une **cavité dans laquelle sont emmagasinés jusqu'à 40 µL de nectar ou d'eau**, qui pourront être régurgités pour le stockage au sein de la ruche ou la trophallaxie (définition page -37-). Il débouche sur le proventricule, lequel débouche dans l'intestin moyen.

L'intestin moyen (ou ventricule) est l'estomac de l'abeille, les sucs digestifs y sont excrétés. Le microbiote (bactéries, champignons) y est développé. L'intestin moyen a un **rôle de digestion et d'absorption**, les nutriments y sont transférés dans l'hémolymphe. Le tube digestif se poursuit par le pylore où débouchent les **tubes de Malpighi** qui y **déversent les déchets métaboliques**, comme l'acide urique ou le potassium.

L'intestin postérieur est divisé en duodénum, au rôle digestif, et **rectum**. Le rectum est **extensible et capable de stocker les déchets plusieurs mois en hiver** avant que l'abeille ne les éliminent lors d'un vol appelé vol de propreté. **Les abeilles ne défèquent pas dans la ruche** en l'absence de maladies.

v- Les corps adipeux

Les **réserves énergétiques** sont situées dans les **corps adipeux abdominaux**. Ceux-ci sont impliqués dans le métabolisme des protéines, des lipides et des sucres et jouent un **rôle analogue au foie des mammifères**. Les corps adipeux sont **très développés chez les abeilles d'hiver** : ils assurent la synthèse protéique et la redistribution d'énergie durant l'hivernage.

vi- La musculature

Le **thorax** est le siège d'une musculature puissante permettant la **mise en mouvement des ailes et des pattes**, mais également la **production d'énergie thermique**.

Les deux paires d'ailes agissent fonctionnellement comme une seule et peuvent battre plus de 200 fois par seconde (Le Conte, 2004 ; Bonnaffé et al., 2005). Pour atteindre une telle fréquence de mouvements, **la contraction des muscles fournissant la puissance nécessaire au vol est asynchrone des influx nerveux** : la fréquence des contractions musculaires est supérieure à celle des impulsions nerveuses (jusqu'à 40 fois plus chez certains insectes).

Ces muscles asynchrones présentent une **cytologie différente** des muscles des vertébrés. L'efficacité des mitochondries est améliorée par un apport direct en oxygène depuis les

trachées, ce qui permet un **fonctionnement aérobie intense**. Une élévation de la température corporelle avant le vol augmente la vitesse de synthèse d'énergie cellulaire sous forme d'ATP (adénosine triphosphate). Cet échauffement est assuré par un frissonnement des muscles et est nécessaire avant l'envol de l'abeille (Sherwood et al., 2016).

Les **muscles thoraciques** dorso-longitudinaux et dorso-ventraux sont **antagonistes, asynchrones et indirects** : ils actionnent les ailes en déformant le thorax et fournissent la puissance à l'insecte pour le vol. Le contrôle de la trajectoire est assuré par des muscles qui s'insèrent à la base de l'aile sur un élément appelé pivot de l'aile. Ces muscles sont dits directs et synchrones (Le Conte, 2004).

Les autres muscles ont une structure plus proche des mammifères, mais leur disposition diffère du fait de la présence d'un squelette externe : ils s'insèrent ainsi sur des invaginations tégumentaires. Les muscles étant internes, leur taille ne peut croître avec leur utilisation.

vii- L'appareil reproducteur

L'appareil reproducteur femelle est **développé chez la reine**, tandis qu'il est **atrophié chez les ouvrières**. Un réservoir appelé **spermathèque stocke le sperme** après l'accouplement. Les œufs pondus seront fécondés lors de leur passage dans le vagin par une petite quantité de sperme libérée depuis la spermathèque. Le dépôt de l'œuf se fait grâce à l'**ovipositeur** situé ventralement entre le 8ème et 9ème segments abdominaux.

Chez le **mâle**, une paire de **testicules internes** produit les spermatozoïdes. Un endo-phallus évaginable permet l'accouplement. **Après accouplement, les organes génitaux externes** du mâle **sont arrachés** ce qui entraine la mort du faux-bourdon.

viii- L'appareil vulnérant

Il est composé de l'**aiguillon barbelé** (dard), de muscles et de glandes vénénipares qui synthétisent le venin. Ces structures dérivent de l'ovipositeur chez les ouvrières. L'appareil est **arraché lors de la piqûre et la mort de l'abeille est alors inévitable**, exception faite pour la reine qui possède une aiguillon lisse lui conférant la capacité de piquer plusieurs fois. Les mâles ne possèdent pas d'appareil vulnérant.

Points essentiels * :
Les abeilles d'hiver assurent leur réchauffement grâce aux contractions de leurs muscles asynchrones thoraciques. L'énergie est puisée en partie dans leurs corps adipeux abdominaux très développés. Les échanges gazeux directs permettent un métabolisme intense. La dilatation de l'ampoule rectale permet l'attente de conditions favorables pour réaliser un vol de propreté et permet ainsi d'améliorer l'hygiène hivernale de la ruche.

*** Seuls les points essentiels à cette étude seront repris dans les encadrés rouges**

c- Anatomie des immatures

Les **œufs sont blancs**, allongés sur 1,5 mm pour 0,3 mm de diamètre et adhèrent **au fond de l'alvéole** par l'extrémité la plus effilée (Figure 3).

La larve est blanche, annelée, sans pattes ni yeux (Figure 3). Elle se courbe sur elle-même en grandissant puis s'étend le long de l'alvéole (Jung-Hoffmann et al., 1968). Leur croissance par **cinq mues cuticulaires successives** est sous le contrôle d'hormones, les ecdystéroïdes. La larve **commence à filer son cocon** avant la nymphose et libère des phéromones qui provoquent l'**operculation de la cellule par les ouvrières** avec une plaque poreuse faite majoritairement de cire.

La nymphe est le stade intermédiaire entre larve et adulte (Figure 3). **La métamorphose est complète**, les stades larvaires sont franchement différents de l'adulte. **Lorsque la nymphose se termine, l'imago** s'active, ronge l'opercule puis **émerge** de l'alvéole.

Figure 3 : De gauche à droite : photographie d'un œuf, d'une larve et d'une nymphe (après retrait de l'opercule). Diamètre d'une alvéole : environ 5mm. Source : B. Hugonet.

L'ensemble des immatures de la colonie est appelé couvain. Le couvain est protégé, alimenté et soigné par les imagos.

d- Sens et organes sensoriels de l'imago

i- La vue

Les **trois ocelles frontaux** perçoivent la direction, l'intensité et les longueurs d'ondes de la lumière, sans former d'image nette. Très sensibles aux modifications de clarté, elles permettent un **calcul d'assombrissement** à venir. Ainsi, les ouvrières butinant à distance de la ruche seront les premières à ne pas ressortir lorsque la nuit s'approche (Neese, 1968).

Les **yeux composés** des ouvrières comportent **4 000 à 5 000 ommatidies** de forme hexagonale. On parle d'œil « à facettes ». Les faux-bourdons peuvent avoir jusqu'à 8 000 ommatidies. Les abeilles perçoivent 300 images par seconde. Cette résolution temporelle est très élevée et **facilite la détection des mouvements**. En revanche, la résolution spatiale est plus faible ce qui limite grandement la distinction des détails (Clément et al., 2015). Le champ de vision est très large, proche des 360° (Neese, 1968).

La perception des couleurs diffère de celles des Hommes. Le **spectre perçu** par les abeilles comprend les longueurs d'onde situées entre 300 et 600nm environ, soit des couleurs allant **de l'ultraviolet à l'orange** (Peitsch et al., 1992).

ii- L'odorat

L'odorat est permis par des sensilles présentes sur les **huit articles terminaux des antennes**. Les odeurs permettent notamment l'orientation à l'extérieur de la ruche le long des chemins menant aux lieux de butinage en comparant les informations olfactives provenant des deux antennes (Chauvin, 1968a).

L'abeille émet une **odeur corporelle**. Elle permet aux gardiennes de vérifier l'**identité** des abeilles qui entrent dans la ruche en les touchant avec leurs antennes. L'odorat des faux-bourdons détecte une reine vierge à une distance de 60 mètres (Péricard, 2019).

iii- Le goût

Le goût est **buccal, antennaire** (8 articles terminaux) **et tarsal** (sur chacune des pattes). L'abeille distingue le sucré, l'amer, l'acide et le salé ; le goût est **plus obtus avec l'âge** (Chauvin, 1968a). Les butineuses reconnaissent les types de sucre présents dans une substance et savent en apprécier la concentration. Elles peuvent ainsi **sélectionner les plantes butinées** selon la qualité du nectar.

iv- L'ouïe

L'abeille est très sensible aux vibrations. Les **pattes antérieures** présentent une fine membrane interne sensible aux vibrations du support (Philippe, 1994). Les **antennes** présentent des insertions musculaires à leur base (appelées scape) et des pédicelles reliés à l'organe dit de Johnston. Ils permettent la **détection des sons et des mouvements** (Lecointre, Le Guyader, 2016b), mais également la mesure de la vitesse de vol (Vidal-Naquet, 2015).

Des basses fréquences (20Hz) sont perçues lors des frétillements de la danse des abeilles. Des fréquences jusqu'à 2 000Hz émises pas un magnétophone font réagir les abeilles (Clément et al., 2015).

v- Le toucher

Le toucher est perçu par des récepteurs sensilles mécano-réceptrices **réparties sur l'ensemble du corps** mais également à hauteur des antennes. L'**exploration physique** de l'environnement se fait **par tâtonnement avec les antennes**, qui intègrent en parallèle goûts, odeurs et sons. Ce sens permet à l'abeille la préhension buccale, la récole de pollen, la reconnaissance de la taille des alvéoles, le nettoyage des congénères…

vi- Au-delà des cinq sens

La **pesanteur** est perçue par des récepteurs principalement situés à hauteur de l'articulation du cou, de l'articulation thoraco-abdominale et de l'articulation coxale. Elle joue un rôle dans la construction des rayons (8 à 13° d'inclinaison) et l'**orientation dans la ruche**. La danse frétillante est l'action la plus impactée par la pesanteur chez l'abeille (Markl, 1968). L'orientation des larves dans l'alvéole est également dirigée par la pesanteur.

Des **cristaux paramagnétiques** seraient présents dans le corps des abeilles et interviendraient dans la **détection du champ magnétique terrestre** selon Gould *et al.* (Philippe, 1994).

Selon Lacher (Deyme, Begue-Deyme, 1977), les abeilles peuvent discriminer différentes doses de gaz carbonique : 1 et 3 %, 7 et 10 %, 10 et 15 %, 35 et 50 %. Ce sont **les antennes** qui

perçoivent la teneur en CO2 de l'air. Il a été montré plus récemment qu'elles distinguent en réalité des variations inférieures à 1 % (Clément et al., 2015).

La **perception de l'humidité** se réalise à hauteur des huit segments distaux des **antennes**. L'abeille détecte une variation de 5% d'humidité au repos et de 10 % en vol. Elle détecte par exemple une surface d'eau en volant au-dessus (Büdel, 1968).

Les ouvrières sont **sensibles à la température *via* leurs antennes**, à hauteur des cinq articles terminaux notamment (Esch, 1968 ; Bonnaffé et al., 2005). Ils portent des sensilles qui perçoivent des variations de température de 0,25 à 0,5°C (selon les auteurs). Associée à la perception des variations d'humidité de 5 %, une **régulation fine des conditions climatiques internes à la ruche** est possible (Esch, 1968 ; Leroy, 2018). L'amputation des antennes ne supprime pas la thermoréception mais la perturbe : d'autres thermorécepteurs corporels existent (Heran, 1968).

Les variations de température, d'humidité relative et de teneur en CO2 sont finement perçues par les abeilles au sein de la ruche.

e- Notions d'immunité

A l'échelle individuelle, chaque abeille possède une **immunité innée et non spécifique**. (Evans et al., 2006). Il n'existe **pas d'immunité acquise** chez *Apis mellifera*.

A l'échelle du groupe, une immunité de la colonie peut être définie. Cette **immunité sociale** implique (Kievits, 2010 ; Vidal-Naquet, 2015) :

- une organisation de la ruche et du travail.
- le **comportement hygiénique**. Il mène à détecter le couvain malade, ouvrir l'opercule, évacuer le corps et nettoyer la cellule (Spivak, Downey, 1998).
- les comportements d'**allo-nettoyage** ou d'**auto-nettoyage**. Ce comportement vise à évacuer les corps étrangers et les parasites de la cuticule des abeilles.
- le **comportement nécrophorique**. Il s'agit de l'évacuation des cadavres transportables en dehors de la ruche.
- la **propolisation**. Un cadavre non évacuable (une souris par exemple) est recouvert de propolis, ce qui évite sa putréfaction au sein de la ruche (Bonnaffé et al., 2005 ; Péricard, 2019).
- l'attaque des abeilles et animaux étrangers à la colonie, par **piqûre**.

3- Organisation sociétale de la colonie

a- Une espèce eusociale

L'eusocialité est définie selon la classification phylogénétique du vivant (Lecointre, Le Guyader, 2016a ; 2016b) comme le fait que **plusieurs générations s'occupent simultanément de la descendance** du nid, laquelle est produite par **une seule reine**, les autres individus demeurants stériles ou sexuellement inactifs. L'ensemble des individus forment une **colonie**. Une colonie d'*Apis mellifera* peut compter de **20 000 à 80 000 individus** adultes durant la belle saison (Clément et al., 2015).

Chez les espèces eusociales, **le cycle est haplodiploïde** : les femelles sont diploïdes (chromosomes présents par paire, 2n=32) tandis que les mâles sont haploïdes (chromosomes en un seul exemplaire, n=16).

b- Les trois castes d'une colonie d'abeilles

La **reine** est la **mère de l'ensemble des individus** de la colonie (Figure 4). Sa ponte assure le renouvellement de la population. Les **phéromones** qu'elle produit jouent un **rôle social et physiologique** essentiels au fonctionnement de la colonie. Elle est continuellement entourée de six à 10 ouvrières selon Allen (Vidal-Naquet, 2015), dont le rôle principal est de la nourrir par trophallaxie (définition page -37-).

Ces **ouvrières** sont des **femelles non reproductrices** (Figure 4). Elles accomplissent toutes les **tâches domestiques**. Leur rôle évolue au cours de leur vie. Dans la ruche, elles sont couveuses, nourrices, nettoyeuses, maçonnes, magasinières, ventileuses, cirières, gardiennes… **selon leur âge et les besoins** du moment (Bonnaffé et al., 2005). Vient alors le premier envol, appelé vol d'orientation : il leur permettra de savoir revenir à l'emplacement exact de la planche d'envol. Elles recherchent ensuite un lieu de butinage et l'exploitent (Vidal-Naquet, 2015).

Enfin, les **faux bourdons** sont les **mâles** de la colonie (Figure 4). Ils **naissent au printemps** et ne sont jamais plus de quelques milliers. Aucun ne survit après l'automne. Quelques rôles leur sont attribués : à la ruche, ils participent à production d'énergie thermique et à la répartition du nectar. En dehors, ils se rassemblent en nombre sur les lieux d'accouplement et quelques-uns d'entre eux s'accoupleront avec une jeune reine. **L'accouplement leur est fatal** (Bonnaffé et al., 2005).

Figure 4 : De gauche à droite : ouvrière, faux-bourdon et reine. Barre d'échelle : 4mm. Source : B. Hugonet.

c- La communication et les échanges au sein de la colonie

i- Les contacts entre individus

Les contacts entre individus ***via* les antennes** assurent une **transmission d'informations notamment olfactives**. Par exemple, l'odeur permet de retrouver un lieu de butinage ou de contrôler l'identité d'une butineuse.

La trophallaxie est l'échange de nourriture, qui est régurgitée par le donneur dans sa cavité buccale et directement aspirée par le receveur. C'est le **mode d'alimentation de la reine** tout au long de sa vie et celui des imagos durant les deux ou trois jours suivant l'émergence (Bonnaffé et al., 2005).

ii- La communication phéromonale

Des phéromones s'échangent au cours de la trophallaxie mais également par diffusion dans l'air. Tous les individus y compris le couvain émettent des phéromones. Il existe deux types de phéromones (Bonnaffé et al., 2005 ; Clément et al., 2015).

Les premières sont les **phéromones incitatrices** : phéromone de rappel, d'alarme, de butineuses, d'agrégation, de marquage de piste, d'attraction sexuelle… Elles engendrent une **modification comportementale de l'individu réceptif**. Par exemples lorsqu'une abeille bat le rappel (Figure 5), elle expose sa glande phéromonale dorsale de Nasanov. Ceci attire les autres abeilles par émission de phéromones et les incite à rentrer.

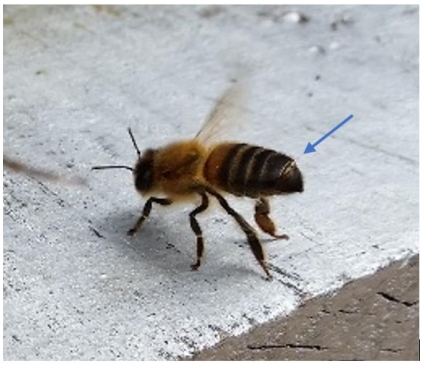

Figure 5 : Photographie d'une abeille battant le rappel. La glande de Nasanov (flèche) est exposée à l'air par une flexion du dernier segment. Source : B. Hugonet.

Les autres **phéromones** sont **dites modificatrices** : phéromones royales, phéromones de couvain, phéromones de butineuses… Elles **impactent la physiologie de l'organisme receveur**. Par exemple le couvain émet des phéromones qui ralentissent le développement comportemental des nourrices : leur activité de butinage démarrera plus tard, ce qui assure un nombre suffisant de nourrices pour l'élevage des immatures.

Une ouvrière ne peut survivre plus de six jours seule (Jean-Prost et al., 2005). La colonie peut être considérée comme une entité unique non dissociable, appelée « super-organisme ». La survie des uns dépend des autres et la répartition des tâches est hautement organisée. Le terme de grappe fait référence à la colonie recroquevillée au sein de la ruche en hiver.

iii- La communication corporelle

La célèbre « **danse des abeilles** » désigne une **série de mouvements indiquant un lieu** de butinage, une source de nectar, de pollen, d'eau ou de propolis. Elle peut aussi indiquer un nouveau gîte selon Lindauer (1955). Von Frish (1950) a démontré que la **direction** donnée par la danse est indiquée par rapport au soleil, plus exactement selon le plan de vibration de la lumière polarisée. La **distance** est indiquée par la fréquence de frétillement de leur corps et est inversement proportionnelle à cette fréquence (Philippe, 1994). Si la distance est inférieure à 80m, la danse est réalisée en rond ; sinon elle est réalisée en huit (Clément et al., 2015).

4- Structure de la ruche et structuration par la colonie

a- La constitution d'un nid naturel

Les abeilles **nichent idéalement dans** un nid d'une quarantaine de litres dont l'entrée est située à au moins trois mètres de hauteur (Clément et al., 2015). **Une cavité** d'un tronc d'arbre, une faille dans la roche, une cheminée ou une anfractuosité dans une construction humaine peuvent servir de nid (Figure 6). A défaut, les abeilles peuvent s'installer à l'air libre sur une branche d'arbre.

La colonie est vivace. Elle bâtit des **structures de cire appelées rayons** sur lesquelles elle élève le couvain et stocke pollen et miel (Lecointre, Le Guyader, 2016a ; 2016b). Un rayon est constitué de **milliers de cellules à la forme alvéolaire**. L'ouverture des cellules est légèrement **inclinée vers le haut** (de 8 à 13°). Naturellement, les rayons sont espacés de 38 mm d'axe en axe (Clément et al., 2015 ; Bonnaffé et al., 2005).

*Figure 6 : Photographie d'un nid naturel d'*Apis mellifera*. Source : B. Hugonet.*

b- Les éléments d'une ruche apicole

Les ruches les plus utilisées actuellement sont des **ruches à cadres mobiles**. Le modèle de ruche « **Dadant 10 cadres** » sera le seul présenté ici (Figure 7) : il s'agit du **modèle le plus répandu en France** et utilisé dans l'étude expérimentale. Il ne représente toutefois que l'un des nombreux modèles existants. Ce modèle peut être fabriqué **en bois ou en plastique**.

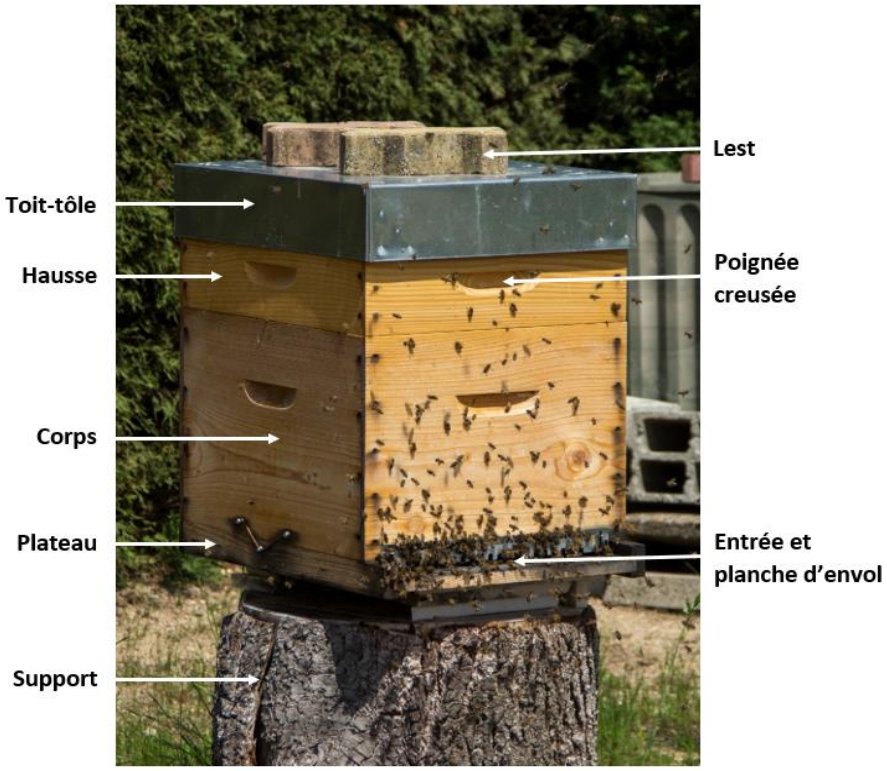

Figure 7 : Photographie légendée d'une ruche Dadant 10 cadres en bois. Source : B. Hugonet.

Ces ruches se composent de bas en haut :

- d'un **fond ou plateau rectangulaire**, pouvant être plein, partiellement grillagé ou entièrement grillagé (Figure 8). Il présente une orientation avant-arrière : **l'avant constituera l'entrée de la ruche** et est repéré par l'absence de bordure surélevée. Lorsqu'il est grillagé, un **tiroir** en métal ou en bois peut éventuellement être placé **en dessous afin d'obturer l'aération au gré des saisons**.

Figure 8 : Photographie d'un plateau entièrement grillagé. L'entrée se trouve à droite, sur toute la largeur (absence de surélévation du bois). Source : B. Hugonet.

- un **corps de ruche** légèrement moins long que le plateau est **fixé par-dessus**. Il est constitué de quatre parois de 24 mm d'épaisseur environ, sans plancher ni toit. Ses dimensions sont de 500 mm de longueur, 430 mm de largeur et 320 mm de hauteur environ. **Des poignées peuvent être creusées dans les parois** ou fixées sur celles-ci. La portion de plateau dépassant du corps formera la planche d'envol, en avant de l'entrée de la ruche. Le corps est **généralement peint** pour le protéger de la pluie : peinture aluminium, peinture végétale ou huile de lin sont les produits couvrants les plus utilisés.

- une ou des **hausses** peuvent être positionnées **au-dessus du corps** de ruche. Il s'agit d'une pièce similaire au corps principal, à l'exception de sa hauteur qui est réduite de moitié environ (170 mm de hauteur). Les hausses **permettent d'agrandir l'espace** disponible pour la colonie **en fonction de ses besoins**, elles procurent de l'espace pour le stockage de la production lors de la miellée.

- les **cadres** : ils sont composés de deux montants et deux traverses. Ils servent de support aux constructions de la colonie. On en retrouve 10 dans un corps et neuf dans une hausse. Ils sont **placés en parallèle, dans le sens de la longueur de la ruche**. Les têtes de cadres reposent sur une crémaillère afin d'assurer un **espacement constant** (Figure 9). Des fils de fer tendus relient les montants entre eux (filage horizontal) ou les traverses entre elles (filage vertical ou oblique). Les cadres de hausses sont identiques aux cadres de corps, à l'exception des montants dont la taille est environ de moitié.

Figure 9 : Photographie d'un corps de ruche Dadant 10 cadres, garni de 4 cadres. On distingue les crémaillères sur lesquelles reposent les têtes de cadre. Source : B. Hugonet.

- un **couvre-cadre surmonte le corps, ou la hausse** le cas échéant. Habituellement en bois, il forme une planche de quelques millimètres d'épaisseur. Etant **mobile**, le couvre-cadre **permet un accès au corps de ruche lors des visites**. Il isole également le haut de la ruche. Il est souvent percé en son centre d'un disque de quelques centimètres de diamètre, utile au nourrissage, qui peut être est obstrué si besoin.

- un **toit** recouvre l'ensemble. Il est **fréquemment fait d'une tôle**, qui surmonte parfois une couche de bois. Il s'emboîte sur le couvre-cadre et le corps (ou la hausse) : c'est un toit **flottant**. Il protège la ruche de la pluie. **S'il est plat, un caillou posé par-dessus** le lestera afin d'éviter son envol lors d'intempéries. Un deuxième modèle fréquemment rencontré est le **toit dit « chalet »**, composé de bois surmonté d'une tôle formant un **toit à deux pans**.

- le **plateau nourrisseur** ou **nourrisseur couvre-cadre** : placé entre le corps et le couvre-cadre, il **permet de mettre du sirop à disposition des abeilles** dans la ruche, à l'abri des autres animaux. L'accès au sirop se fait ainsi par l'intérieur de la ruche uniquement ce qui évite le pillage. **En hiver**, le plateau nourrisseur est **retourné pour former une cavité d'air statique** où le candi (sucre cristallisé utilisé pour complémenter l'alimentation des colonies) est placé (Figure 10).

Figure 10 : Photographies d'un couvre-cadre nourrisseur mis en place pour le nourrissement (à gauche) ou retourné pour l'hiver (à droite). Source : B. Hugonet.

L'avant de la ruche est défini par la présence de l'entrée, c'est-à-dire l'espace vide entre le plateau et le corps de ruche, qui s'étend sur presque toute la largeur. Un **réducteur d'entrée**, fabriqué avec une plaque métallique percée ou une barrette de bois échancrée, peut être placé à l'entrée pour en réduire la taille (Figure 11).

Figure 11 : Entrée de la ruche avec réducteur d'entrée métallique mis en place. Source : B. Hugonet.

La **latéralisation droite et gauche** est **définie lorsque l'on se situe face à l'entrée**.

La ruche est placée sur un support afin de l'isoler de l'humidité du sol (parpaings, barre parallèles, support dédié…). Elle doit être **isolée des branches** qui peuvent perturber la colonie en cas de vent (Bonnaffé et al., 2005 ; Péricard, 2019). Les **ruches d'un même rucher** ne devraient pas être placées en ligne droite afin d'éviter la dérive des abeilles, c'est-à-dire un retour des abeilles dans une mauvaise ruche. Une **disposition en forme de U ou de S** est recommandée, en prenant garde à ce que les axes des entrées ne se croisent pas. La disposition en carré est également possible : quatre ruches sont placées sur un même support, chaque entrée ayant une orientation différente.

c- L'organisation de la ruche par la colonie

La description de l'organisation faite ci-dessous (Clément et al., 2015 ; Bonnaffé et al., 2005) est générale même si de légères variations s'observent d'une ruche à l'autre.

Sur les cadres filés sont disposées par l'apiculteur des **feuilles de cire d'abeille dites gaufrées**. Le gaufrage donne une structure alvéolaire à la feuille, **sur laquelle les ouvrières se basent** pour construire les rayons : on dit qu'**elles étirent la cire**, ceci de bas en haut. Le rayon est symétrique par rapport à la feuille. En l'absence de feuille de cire gaufrée, les abeilles bâtissent les rayons à l'image du nid naturel (Figure 6 page - 38 -).

La cire produite par les glandes cirières des abeilles est blanche : elle **fonce avec l'âge** au fur et à mesure de l'utilisation des cellules (Figure 12).

Figure 12 : Photographie d'un cadre filé, gaufré ou bâti, respectivement de droite à gauche. Source : B. Hugonet.

Sur un cadre, **trois types de cellules** peuvent être distinguées. Les plus petites sont les **cellules à couvain** d'ouvrières ou les cellules de stockage de miel ou de pollen (Figure 13). La **cellule de miel** est operculée lorsqu'il est mature (moins de 18 % d'humidité), cet opercule est en légère dépression, clair et finement translucide. Il ne doit pas être confondu avec du couvain, dont l'opercule est bombé, brun et opaque. Les plus grandes cellules logent le couvain mâle, ou du miel parfois. Le dernier type de cellule, de taille imposante et formant une excroissance orientée verticalement, sont les **cellules royales** : elles contiennent le couvain des reines.

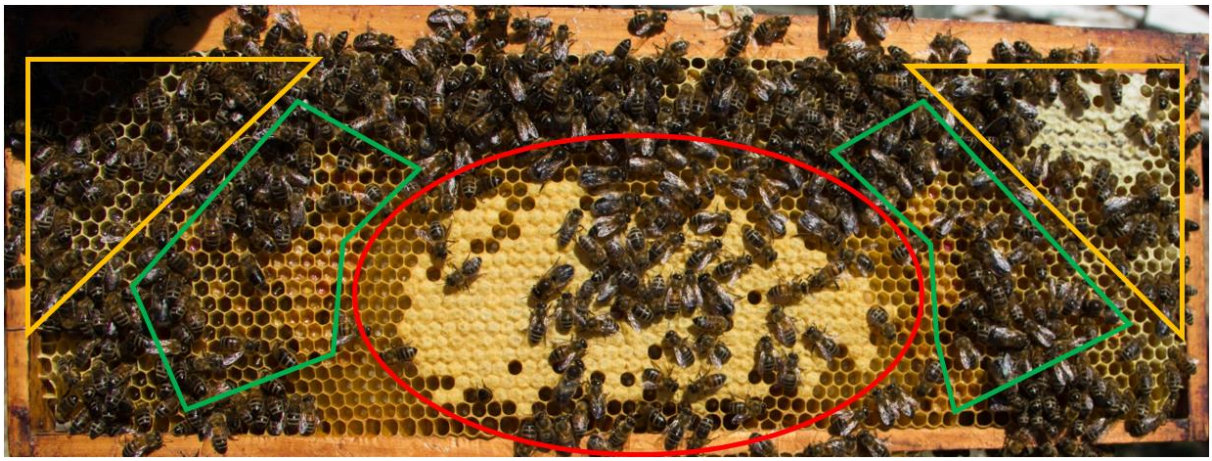

Figure 13 : Photographie légendée d'un cadre de hausse. Rouge : couvain. Vert : réserves de pollen. Orange : réserves de miel. Source : B. Hugonet.

Les rayons sont organisés selon un modèle général où l**e couvain forme une ellipse horizontale excentrée vers le bas** (Figure 13). **Autour** de l'ellipse **sont stockés le pollen et le miel**. Le rayon est parfois entièrement recouvert de couvain. En l'absence d'anomalie, le couvain est continu sur un rayon : il n'y a pas d'alvéoles vides intercalées et sa répartition n'est pas scindée en plusieurs zones.

Le nid à couvain occupe les cadres du centre de la ruche et s'étend de façon centrifuge vers les cadres latéraux. Le couvain de mâles se situe généralement en périphérie du nid à couvain. **De part et d'autre** du nid se situent les cadres de **réserves** : le pollen sur les faces les plus proches du couvain, puis le miel.

L'organisation et la composition des alvéoles est structurée à l'échelle de l'ensemble des cadres mais également à l'échelle de chaque cadre.
En trois dimensions, l'intégralité du couvain forme un ellipsoïde au centre de la ruche.
A sa périphérie est stocké le pollen. A la périphérie du pollen est stocké le miel.

5- Alimentation et produits de la ruche

a- L'eau

L'eau est essentielle, notamment pour **préparer la nourriture aqueuse** des larves et **refroidir** le couvain (Ribbands, 1953). Elle provient de sources diverses comme les mares, le nectar ou l'urine. Aucun stockage n'est réalisé. Une colonie consommera environ **100L d'eau sur une année** mais ce besoin est très variable (Bonnaffé et al., 2005).

b- Le pollen et le pain d'abeille

Le pollen est issu des anthères des étamines floraux (organe « mâle » de la fleur). Il doit provenir, pour les abeilles domestiques, d'une **variété de fleurs afin d'éviter toute carence**. Une diminution de la qualité du pollen diminue les défenses naturelles de l'abeille et la longévité des ouvrières (Decourtye, 2018).

Le pollen est composé de 7 à 30 % de **protéines**, de **lipides** (1 à 20 %), de **minéraux** et de **vitamines**. Lorsqu'il est abondant, le pollen est **enduit de salive et tassé** au fond de l'alvéole, formant le « **pain d'abeille** » après lactofermentation (Péricard, 2019). Une abeille peut ramener 15 mg de pollen par voyage en moyenne. Une colonie en consomme entre **30 et 50kg par an** (Bonnaffé et al., 2005).

Les larves de plus de trois jours sont nourries de pollen et de nectar. Ces aliments remplacent les proies utilisées par d'autres insectes (Lecointre, Le Guyader, 2016b ; 2016a). Les jeunes adultes en consomment également.

c- Le nectar, le miel et le miellat

Le nectar est un suc, récolté dans les fleurs possédant un nectaire, l'organe producteur. C'est une substance riche en **sucres** (4 à 60 %) et en **eau** (40 à 60 %) qui représente l'apport glucidique principal et parfois l'apport unique en eau. Une partie est consommée en vol et le reste stocké dans le jabot pour être rapporté à la ruche où il est principalement consommé par les adultes, l'apport en glucides étant essentiel pour le vol (Bonnaffé et al., 2005).

Dans la ruche, des **échanges buccaux entre ouvrières** s'opèrent, puis le nectar est déposé dans les alvéoles de stockage. La **ventilation** permet son **asséchement** jusqu'à que sa teneur en eau soit inférieure à 18 %. L'alvéole est alors operculée et **le produit fini est dénommé miel** (Decourtye, 2018). Les **plantes** fournissant du nectar sont ainsi **dites mellifères** car à l'origine de la production de miel. La récolte de nectar est indépendante de celle du pollen et une plante peut fournir l'un, l'autre ou les deux.

Le **miellat** provient des **déjections d'insectes hémiptères parasites des arbres** (pucerons, cochenilles). Après succion de la sève élaborée et digestion par ces insectes, l'eau et le sucre en excès sont rejetés puis récoltés par d'autres insectes, dont **les abeilles** mellifères. Elles **le transforment alors en miel de miellat** en le déshydratant. Le miel de sapin est un exemple de miel de miellat : il n'est pas produit à partir de fleurs mais à partir du miellat produit par des pucerons. Le miellat est une source de glucides pour l'abeille, bien que parfois indigeste (Bonnaffé et al., 2005).

Les **périodes de forte production** de miel et miellat sont appelées **miellées**.

d- La gelée royale

La gelée royale est une substance **produite par les glandes hypopharyngiennes** (ou glandes nourricières). Ces glandes **ne se retrouvent que chez les ouvrières** et sont surtout développées chez les nourrices. La consommation de pollen est nécessaire pour son élaboration. Elle est riche en lipides, protéines et vitamines (Adam, 2010).

La gelée royale est l'**unique alimentation de la reine**. Le couvain et les jeunes adultes en consomment également.

e- La propolis

La propolis provient directement des **bourgeons** de certaines plantes (sur lesquelles elle forme une couche protectrice) ou est fabriquée à partir de **résine de conifères** et de **salive**. Elle contient de la cire dans une proportion pouvant atteindre 40 % (Péricard, 2019). Elle est souple et collante lors des chaleurs estivales mais dure et cassante en hiver.

C'est une substance **utilisée pour colmater les anfractuosités** et boucher les orifices afin d'assurer l'isolation thermique de la ruche. Une paroi propolisée (c'est-à-dire recouverte de propolis) empêche la vapeur d'eau de la traverser du fait des **propriétés hydrophobes** de la propolis (Büdel, 1968). Toute source de courant d'air sera comblée par la propolis. Elle permet aussi de réduire la taille de l'entrée de la ruche.

Ses propriétés **anti-infectieuses,** antibiotiques, antifongiques et antiseptiques sont reconnues depuis l'antiquité et elle **permet d'embaumer les cadavres non évacuables** pour éviter leur putréfaction (une souris ou un frelon par exemple) (Bonnaffé et al., 2005 ; Péricard, 2019).

Elle peut être récoltée à des fins médicinales pour les médecines alternatives. Une colonie en produit **100 à 300g par an**. Il s'agit d'une substance stable dans le temps, mais elle peut accumuler les contaminants environnementaux comme des pesticides lors de sa production (Péricard, 2019).

f- La cire

La cire est produite par les huit **glandes cirières situées face ventrale de l'abdomen** des ouvrières. Les **plaquettes produites** sont manipulées par les pattes de l'ouvrières puis **malaxées par les mandibules** (Adam, 2010). Les glandes cirières atteignent leur capacité maximale chez l'ouvrière entre cinq et 20 jours d'âge (Clément et al., 2015).

Elle permet la construction des rayons qui forment le nid.

En hiver, la colonie survit en consommant les réserves constituées au préalable.
La consommation de miel apporte l'énergie nécessaire à la thermogénèse.
La propolis permet une isolation thermique de la ruche par obstruction des interstices.

6- Reproduction

a- La reproduction au sens propre et l'ontogénèse

i- Accouplement, fécondation et déterminisme de caste

Dans les trois semaines suivant sa naissance, la reine effectue des vols à l'extérieur de la ruche, appelés **vols nuptiaux**, durant lesquels elle **s'accouple** avec plusieurs mâles. La spermathèque permet de **stocker le sperme** de ces six à 20 faux-bourdons, et ceci **pour plusieurs années** : la reine ne s'accouplera plus. La ponte débute quelques jours après l'accouplement et peut perdurer, avec des interruptions, pendant quatre à cinq ans. Pas moins de **2 000 à 3 000 œufs peuvent être pondus par jour** (Bonnaffé et al., 2005).

Les gamètes sont formés lors de la **méiose** par double division cellulaire, ce qui génère une **diversité génétique** (Lecointre, Le Guyader, 2016a). Les **ovules non fécondés** pondus par la reine (lorsqu'elle ne libère pas de sperme) **se développent en faux-bourdons** ; les **ovules fécondés** appelés œufs **se développent en femelle**.

Schématiquement, **si la larve issue d'un œuf fécondé** est nourrie avec de la gelée royale les premiers jours seulement de son développement puis avec du pollen par la suite, elle se développe en ouvrière. Si elle **consomme de la gelée royale durant tout son développement** avec une nourriture plus riche en sucre et une teneur en eau plus faible, **elle devient reine** (Decourtye, 2018).

C'est le **facteur génétique** (fécondation ou parthénogénèse) qui détermine le **sexe** et le **facteur épigénétique**, étroitement lié à l'alimentation ici, qui détermine la **caste** chez l'abeille (Baudon, 2019). Les mécanismes épigénétiques, en plus d'agir au moment du développement larvaire, peuvent provoquer des modifications phénotypiques chez les adultes.

Lorsque le **stock de spermatozoïdes** de la spermathèque est **épuisé**, les ovules ne sont plus fécondés et restent haploïdes. La **colonie** est alors **dite bourdonneuse** : la ponte ne donne lieu qu'à des faux-bourdons. Il en est de même si la reine vient à mourir prématurément. Toutefois, si des œufs fécondés et âgés de moins de trois jours sont présents, les ouvrières peuvent **élever de nouvelles reines** car le déterminisme de caste par facteur trophique est encore applicable. Ce phénomène s'appelle le **remérage** (Riondet, 2018).

ii- De l'œuf à l'imago

Le **nid à couvain** représente l'ensemble des **alvéoles contenant des abeilles immatures** à tous stades de développement. Après la ponte, l'œuf incube trois jours puis éclot. La larve qui en émerge se développe cinq à sept jours, puis l'alvéole est operculée en réponse à des modifications phéromonales. Sous l'opercule, un cocon est filé autour de la pupe. Le stade pupal est un stade quiescent où l'organise ne s'alimente plus et se réorganise. La nymphose transforme la larve en adulte après plusieurs mues en huit à 14 jours. L'adulte ronge l'opercule pour sortir de la cellule. La cuticule sèche et brunit en 24h et les organes reproducteurs se développent encore quelques jours pour les castes concernées, aboutissant à l'imago.

Le **développement** de l'œuf jusqu'à l'imago se déroule à une **vitesse variable selon la caste** (Tableau II). La durée peut légèrement varier selon la température extérieure (Philippe, 1994).

Tableau II : Stades de développement du couvain selon la caste (Bonnaffé et al., 2005 ; Philippe, 1994). Le couvain est operculé à partir du stade nymphal. Légende : I = Imago.

<table>
<tr><th>Jours</th><th>1</th><th>2</th><th>3</th><th>4</th><th>5</th><th>6</th><th>7</th><th>8</th><th>9</th><th>10</th><th>11</th><th>12</th><th>13</th><th>14</th><th>15</th><th>16</th><th>17</th><th>18</th><th>19</th><th>20</th><th>21</th><th>22</th><th>23</th><th>24</th><th>>24</th></tr>
<tr><td>Reine</td><td colspan="3">Œuf</td><td colspan="5">Larve</td><td colspan="8">Nymphe</td><td colspan="9">Imago</td></tr>
<tr><td>Ouvrière</td><td colspan="3">Œuf</td><td colspan="6">Larve</td><td colspan="9">Nymphe</td><td colspan="6">Imago</td></tr>
<tr><td>Mâle</td><td colspan="3">Œuf</td><td colspan="6">Larve</td><td colspan="17">Nymphe</td><td>I</td></tr>
</table>

Les ouvrières vivront de 28 à 180 jours selon le mois de naissance. La **longévité** est réduite lorsque la ruche est en pleine activité (printemps-été) et est **maximale pour les abeilles naissant juste avant l'hiver** (novembre). La longévité des faux-bourdons varie de 15 à 60 jours et celle de la **reine** de **deux à cinq ans**. Les individus quittent généralement la colonie pour mourir à distance (Philippe, 1994).

La reine, après accouplements, peut pondre durant plusieurs années. La ponte est saisonnière. La longévité des ouvrières est accrue en hiver, ce qui compense en partie la diminution du nombre de naissances. Aucun mâle n'est présent dans la colonie en hiver.

b- L'essaimage, reproduction du « super-organisme »

Johannes Mehring décrivait le couvain comme l'utérus collectif de la colonie (Kievits, 2019b), considéré par d'autres comme la nurserie de la cité des abeilles. Seulement, la dissémination de l'espèce n'est pas assurée par la ponte de la reine, mais par **la division du groupe** : cette division **s'appelle l'essaimage**. Il a lieu au printemps ou en été (pic en mai et juin), généralement dans les ruches dont la reine est âgée de deux ans ou plus (Chauvin, Simpson, 1968 ; Clément et al., 2015 ; Bonnaffé et al., 2005).

Avant l'essaimage, la reine pond dans des cellules royales construites par les ouvrières. Ces dernières nourrissent les larves naissantes de gelée royale en grande quantité et de futures reines sont attendues. Le départ a lieu lorsque les cellules royales sont operculées ; **la reine est accompagnée d'au moins la moitié de la colonie** (mâles et ouvrières de tout âge, gorgés de miel). Ils forment l'essaim primaire (Figure 14). **Des ouvrières éclaireuses trouveront un nouvel habitat propice à l'installation**. La survie des essaims dépend beaucoup du climat et du nombre d'individus (Bonnaffé et al., 2005 ; Clément et al., 2015).

Figure 14 : Photographie d'un essaim d'abeilles cueilli sur une branche de pin. Source : B. Hugonet.

Dans la ruche, la première reine éclose tue les autres au sein même de leur cellule royale. Si l'éclosion est simultanée, un combat à mort a lieu entre les prétendantes. Il arrive parfois qu'une vieille reine soit remplacée par une nouvelle reine en l'absence d'essaimage. Le phénomène est appelé supersédure. La supersédure est par contre courante lors de l'introduction artificielle d'une reine, si elle n'est pas acceptée (Riondet, 2018).

7- La colonie au fil des saisons et les grandes étapes de l'année apicole

En France, **les abeilles sont actives de début mars à fin octobre** avec des variations selon les climats régionaux. Les grandes étapes de la saison apicole peuvent être décrites comme ci-dessous (Riondet, 2018).

Au printemps, la ponte est intense et la population croît pour atteindre un maximum en juillet (Bonnaffé et al., 2005). Aux mois de mars et avril les premières grandes floraisons débutent, l'apiculteur réalise la **visite de printemps** (première visite post-hivernage) et fait le bilan sur l'état de ses colonies. Il les accompagne pour assurer au mieux leur développement. C'est également le début de la **création des essaims artificiels** et de l'**élevage artificiel des reines**. Des hausses peuvent déjà être installées selon l'emplacement et l'abondance des floraisons.

De **fin avril à mi-juin**, les **premières miellées** de printemps s'observent, suivies des premières récoltes. Il s'agit de la **pleine période d'essaimages** (naturels et artificiels). La population de la ruche atteint bientôt le maximum annuel. La lutte biotechnique contre le varroa débute.

De **mi-juin à mi-juillet** les essaimages se raréfient et la période d'élevage artificiel des reines s'achève. La **récolte d'été** fait suite aux miellées. Il est alors l'heure de **traiter contre varroa**.

Après juillet, la ponte ralentit jusqu'à s'arrêter en novembre. Il est toutefois admis que l'élevage de couvain peut perdurer tout l'hiver en milieu tempéré, dans une proportion très limitée (Nürnberger et al., 2018). Le volume de la ruche est réduit au fur et à mesure que sa population décroît. Avec pour référence une reine de trois ans, la ponte perdure 10 jours de plus si la reine a deux ans, 17 jours s'y elle n'en a qu'un (Heran, 1968). A cette période, **les reines sont renouvelées artificiellement**, les traitements contre varroa réalisés et les essaims préparés à l'hivernage. Il est nécessaire de nourrir en cas de disette (Bonnaffé et al., 2005 ; Riondet, 2018).

Un nid ou un **site d'hivernation** est nécessaire durant l'hiver pour survivre**. Les abeilles s'y cloisonneront sans sortir**, ou presque. Le poids des ruches est surveillé et des apports éventuels de candi sont réalisés. **La ponte reprendra en janvier ou février**, même si un minuscule nid à couvain persiste parfois tout l'hiver si les températures restent douces (Decourtye, 2018 ; Riondet, 2018).

L'activité des abeilles est très contrastée au fil des saisons. Elle bat son plein à la fin du printemps et se limite aux besoins vitaux durant l'hivernage.

B- Rôle et importance des abeilles dans les écosystèmes

1- La pollinisation

La pollinisation est une **étape de la reproduction sexuée des plantes à fleurs**. Elle permet le rapprochement des gamètes. Les animaux pollinisent 85 % des espèces végétales essentielles pour nourrir l'humanité : cela représente 70 % des cultures alimentaires et 35 % de notre alimentation (Decourtye, 2018).

Lorsque la pollinisation est **dépendante des insectes**, la plante est dite **entomophile**. Quatre-vingts pour cent des animaux pollinisateurs sont des insectes et 80 % de ces insectes sont des abeilles agricoles (dites domestiques). Ainsi **64 % de la pollinisation due aux animaux est réalisée en partie par l'abeille domestique**. Une telle efficacité des abeilles peut être expliquée par plusieurs facteurs (Decourtye, 2018 ; Péricard, 2019) :

- leur forte pilosité engendre une capture involontaire du pollen sur leur corps
- elles se nourrissent en grande majorité de produits d'origine florale (nectar, pollen)
- le pollen est viable quelques heures à quelques jours, or elles visitent un grand nombre de fleurs dans un délai court (une journée)
- elles sont fidèles à une espèce florale au cours d'une sortie
- les colonies sont populeuses

L'efficacité des abeilles sauvages pour polliniser est supérieure à celle des abeilles domestiques, mais leur nombre est inférieur. Avec une telle efficacité, y a-t-il concurrence ou complémentarité entre l'abeille mellifère et les autres insectes pollinisateurs ?

Une récente étude menée à Paris a mis en évidence que le **taux de visite d'une fleur par un pollinisateur sauvage** et l'activité des polinisateurs solitaires est **inversement proportionnel à la densité de ruches aux alentours**. L'impact diffère selon l'espèce de pollinisateur étudié. Ils recommandent ainsi de limiter l'introduction de ruches en milieu urbain avant d'avoir évalué l'impact d'une telle démarche (Ropars et al., 2019).

Les bourdons (*Bombus spp.*) pollinisent les arbres fruitiers à floraison précoce dès les températures de 10°C. Ils butinent également des espèces florales non visitées par les abeilles. **Bourdons et abeilles domestiques semblent être complémentaires** en accroissant la période de pollinisation et le nombre d'espèces végétales pollinisées (Péricard, 2019).

2- La valeur économique des insectes pollinisateurs et du service de pollinisation

Cette valeur économique se subdivise en six valeurs distinctes (Decourtye, 2018). Elles ne peuvent pas toutes être chiffrées en termes monétaires.

La première dichotomie définit la valeur d'usage et la valeur de non-usage. Cet usage peut être marchand ou non marchand. L'usage non marchand a trait à la valeur spirituelle, aux loisirs et à l'esthétique.

La **valeur de non-usage** comprend :

- la **valeur de leg** : possibilité offerte **aux générations futures** de pouvoir utiliser les abeilles.

- la **valeur d'existence** : existence des **pollinisateurs** eux-mêmes mais également existence des **plantes qui en dépendent**.

La **valeur d'usage** se divise en :

- usage **direct (marchand)** : la valeur monétaire de la contribution des insectes pollinisateurs sur le secteur agricole est estimée entre 177 et 232 milliards de dollars américains dans le monde dont **deux milliards en France**. Les abeilles domestiques participent à la production de **denrées alimentaires** de façon directe (miel) et indirecte (*via* la pollinisation), la production de **biocarburants**, de **médicaments** et de **bois**.

- usage **indirect (non marchand)** : il implique la **diversité** et la **pérennité** des cultures, la production de la faune et de la flore sauvage.

- **valeur d'option (non marchand)** : valeur donnée pour préserver une option de choix d'utilisation des abeilles dans notre futur proche.

La valeur attribuée aux abeilles est bien plus que monétaire. La stabilité de nombreux écosystèmes et agrosystèmes en dépend, pour la génération actuelle et les générations à venir.

C- Les menaces portant sur les abeilles et leurs conséquences

1- Menaces biologiques principales en France métropolitaine

a- Les prédateurs

Vespa vetulina nigrithorax, aussi appelé frelon à pattes jaunes ou frelon asiatique, est un prédateur d'actualité en tant qu'**espèce exotique envahissante** se répandant en Europe depuis 2004. Il **chasse les abeilles** à l'entrée des ruches ce qui entraîne l'arrêt du butinage et de la récolte de pollen. La pénurie entraîne la mort des larves et l'**affaiblissement de la colonie**. Les méthodes de lutte actuelles sont insuffisantes (Boucher, 2016 ; Kennedy et al., 2018). Le piégeage des fondatrices ne s'est pas avéré bénéfique si la pression est faible (Calais, Danthony, 2019).

Le frelon européen, les oiseaux insectivores mais aussi certains lézards, guêpes et araignées sont autant de prédateurs des abeilles (Clément et al., 2015 ; Bonnaffé et al., 2005).

b- Les virus

Dix-huit virus ont été identifiés chez *Apis spp.*, **17 atteignent l'abeille domestique** (Baker, Schroeder, 2008 ; Boucher, 2016 ; Bonnaffé et al., 2005 ; Vidal-Naquet, 2015). Le virus filamenteux (FV pour Filamentous Virus) se distingue par son génome formé d'un ADN double brin ; il est considéré commun mais non pathogène.

Les autres virus ont un génome composé d'ARN simple brin positif. Parmi eux, quatre virus **atteignent le couvain** :

- Le **virus du couvain sacciforme** (SBV, Sacbrood Virus) : premier virus clairement identifié chez l'abeille, il entraîne la **mort des larves** qui prennent alors la forme de sac.
- Le **virus de la cellule royale noire** (BQCV, Black Queen Cell Virus) peut entrainer la **mort de la nymphe royale** contenue dans la cellule atteinte ; associé à *Nosema apis*, des ouvrières pourraient être atteintes.
- Le **virus des ailes déformées** (DWV, Deformed Wing Virus) engendre **une déformation du corps et des ailes** durant le stade nymphal. Les déformations sont visibles chez l'abeille naissante et peuvent entraîner sa perte.
- Le **virus du Cachemire** (KBV, Kachmir Bee Virus) est responsable de **mortalités très rapides** chez la nymphe et l'adulte, sans symptôme préalable identifié.

Des **symptômes paralytiques** suivis d'une incidence des mortalités augmentée sont communs à **quatre virus** : ABPV (Acute Bee Paralysis Virus) et son homologue israélien IAPV (Israël Acute Paralysis Virus), SBPV (Slow Bee Paralysis Virus) et CBP (Chronic Bee Paralysis Virus).

Enfin, trois virus ont une symptomatologie méconnue : les virus X et Y de l'abeille (BVX et BVY, Bee Virus X and Y) et le virus des ailes nuageuses (CWV, Cloudy Wing Virus).

Il est important de noter que ces virus participent aux **affaiblissements des colonies** notamment dans le cadre d'**associations, avec *N. apis* et *M. mellificae* mais** également et **surtout avec *Varroa destructor*** pour cinq de ces 10 virus pathogènes : ABPV, BQCV, DWV, KBV et SBPV (Boucher, 2016 ; Olivier, Ribière, 2006). Par exemple la transmission du DWV par le varroa aux futures abeilles d'hiver les rend plus sensibles au stress du froid et incapables d'effectuer correctement leurs vols de propreté (Milbrath, 2018).

c- Acariens et insectes parasites

Parasite : « Organisme animal ou végétal qui **se nourrit strictement aux dépens d'un organisme hôte** d'une espèce différente, de façon permanente ou pendant une phase de son cycle vital » (Larousse, 2019).

i- Varroa destructor

Agent de la varroase, c'est **l'une des plus grandes menaces** des abeilles mellifères actuelles. Ce parasite est originaire d'Asie où il parasite *Apis cerana* et s'est **répandu mondialement** au 20ème siècle *via* les échanges internationaux. Son arrivée en France daterait de 1982. Etant donné l'importance de ce parasite en apiculture, quelques notions de biologie, pathogénie et prise en charge de cette acariose vont être développées (Boucher, 2016; Vidal-Naquet, 2015).

Seules les **adultes femelles**, appelées **fondatrices**, sont observées sur les abeilles (Figure 15).

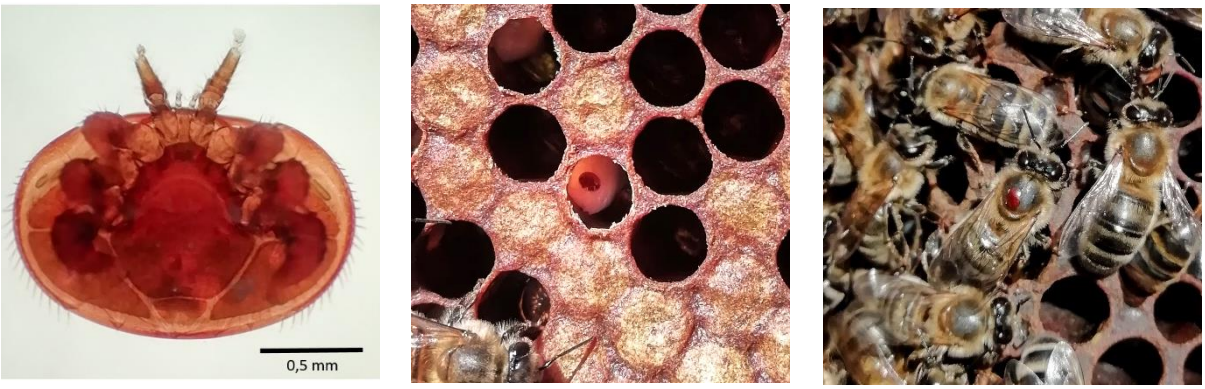

Figure 15 : Photographie d'une fondatrice vue au microscope optique (à gauche), au sein d'une cellule de couvain (au centre) et sur une abeille ouvrière (à droite). Diamètre d'une alvéole : 5mm. Source : B. Hugonet.

Elles **se nourrissent des corps gras** des ouvrières et faux-bourdons (Kievits, 2019c). Après avoir émergé du couvain sur les jeunes abeilles, elles **infestent des abeilles nourricières pour ensuite infester une larve avant l'operculation** de l'alvéole (Figure 16, page suivante). Les larves de faux-bourdons sont plus atteintes car leur température est plus proche de celle recherchée par le varroa (Le Conte, Arnold, 1988). Une fondatrice peut effectuer **deux à trois cycles successifs**, mais n'est fécondée qu'une seule fois. **La population de Varroa s'agrandit lorsque le couvain se développe**. La croissance est **exponentielle** et atteint un pic en fin d'été ou début d'autonome.

La pathogénie est multifactorielle et s'explique notamment par la **spoliation** et par la **transmission de virus**. Cliniquement, on observe une baisse de population et de dynamisme de la colonie, avec une miellée diminuée. **La colonie peut s'effondrer** : des abeilles gisent sur le plancher alors que des réserves de pollen et de miel sont présentes.

Il faudrait qu'il y ait **moins de 50 varroas dans la colonie lors de l'hivernage pour espérer une survie hivernale optimale** et une infestation raisonnable la saison suivante. Le seuil de 1 000 à 2 000 varroas durant la saison apicole ne doit pas être dépassé, au risque de voir se développer un « bee parasitic mitesyndrom ». Ce syndrome affecte le couvain à tous stades. C'est une des rares maladies tuant l'abeille lors de son émergence (Milbrath, 2018).

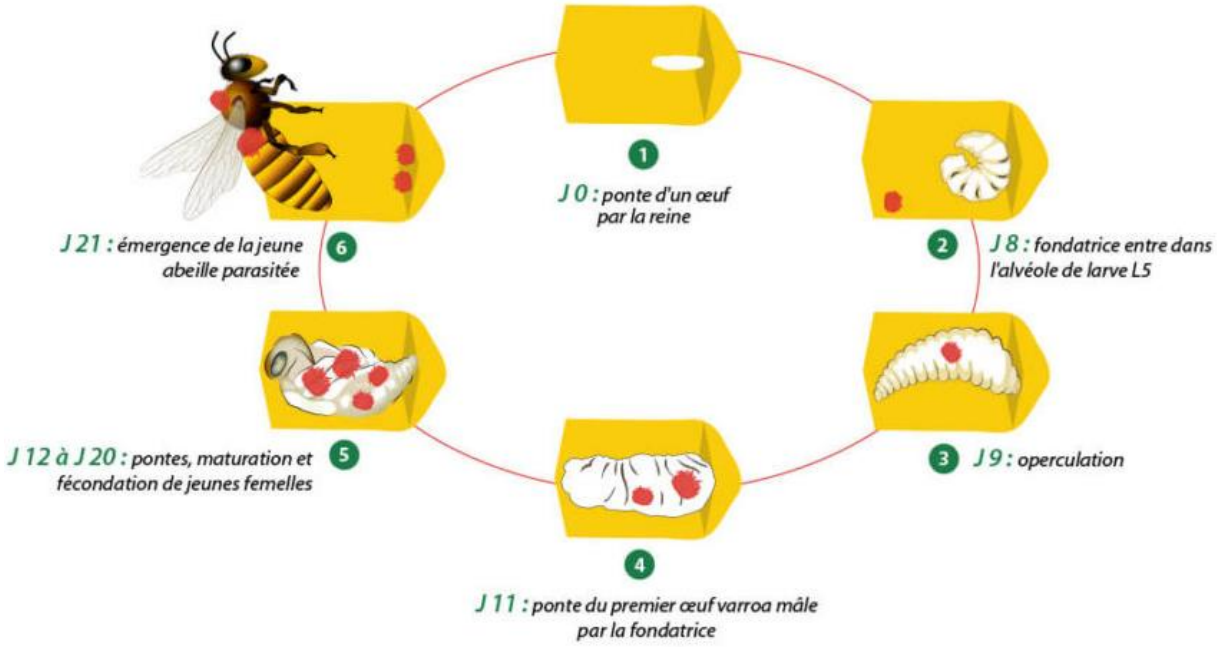

Figure 16 : Cycle de Varroa destructor *(Laboratoire Destaing, 2020).*

En zone endémique, toutes les ruches doivent appartenir au **plan de gestion** qui vise à contrôler l'infestation ; **l'éradication étant impossible**. Il comprend des **bonnes pratiques** apicoles, une **quantification de l'infestation** pour chaque rucher (chute naturelle du varroa, chute après traitement acaricide, comptage par prélèvement d'adultes), l'**application de substances actives** (bien choisies et au bon moment), l'utilisation de **méthodes biotechnologiques** (piégeage dans le couvain mâle operculé, encagement de la reine, plancher anti-varroa, constitution d'essaims artificiels, retrait de cadres de couvain operculé voir retrait total du couvain).

Le principe de la cascade (directive n°2001/82/CE du 6 novembre 2001) **s'applique en apiculture** : c'est un système légal strictement hiérarchisé qui **priorise le choix des médicaments** en médecine vétérinaire et permet de s'écarter de l'utilisation stricte des médicaments enregistrés en France. Le label agriculture biologique impose un cahier des charges pouvant restreindre l'utilisation des substances actives. Des recherches sur la sélection de colonies tolérantes au varroa (à l'instar d'*Apis cerana* avec *Varroa jacobsoni*) ou sur la lutte biologique (bactéries, champignons) sont en cours.

ii- *Acarapis woodi*, l'acariose des trachées

Parfois appelée acarapidose, cette infestation est due à un **acarien parasite interne vivant dans les trachées** (notamment prothoraciques) des abeilles adultes des trois castes (Boucher, 2016 ; Vidal-Naquet, 2015). Il **se nourrit d'hémolymphe** ponctionnée à travers la paroi trachéale. Sa reproduction est intra-trachéale. Les acariens, les œufs, les déchets et les cadavres **obstruent les trachées réduisant l'oxygénation tissulaire** et notamment les muscles alaires et le système nerveux, ce qui affaiblit ou **tue l'abeille par asphyxie et hypothermie** (incapacité à élever sa température thoracique). Les signes cliniques apparaissent généralement **à la sortie de l'hiver** lorsque les cycles ont été nombreux sur les mêmes abeilles. Des abeilles rampantes, paralysées ou mortes peuvent être retrouvées, avec des ailes asymétriques dites en K (dissociées). La population se réduit.

iii- *Le genre Tropilaelaps* et l'acariose du couvain

Acariens non présents en Europe, *Tropilaelaps clareae* et *Tropilaelaps merdesae* infestent *Apis mellifera* (Boucher, 2016 ; Vidal-Naquet, 2015). Les **adultes parasitent le couvain operculé en se nourrissant de l'hémolymphe** des formes immatures et en s'y reproduisant. Le **cycle** est **proche de celui du Varroa** mais est plus court et **plus fertile**, la population s'accroit donc plus rapidement. Les adultes ne peuvent se nourrir sur les abeilles adultes, et retournent rapidement dans les alvéoles de couvain avant leur operculation.

La mortalité des larves d'abeilles peut être importante et l'affaiblissement de la colonie rapide. La **prévention en Europe** passe par le **contrôle des importations**, la déclaration obligatoire et l'observation dans des **ruchers sentinelles**.

d- Les protozoaires

Seule de cette catégorie, l'**amibe *Malpighamoeba mellificae*** infeste les adultes (Boucher, 2016 ; Vidal-Naquet, 2015). La contamination se fait par ingestion d'aliments ou d'eau souillés par les déjections contenant la forme kystique (cycle oro-fécal). L'amibe **détruit l'épithélium malpighien ce qui perturbe la fonction d'excrétion et l'abeille s'intoxique**. Les signes cliniques sont printaniers : des abeilles présentent un abdomen distendu et sont incapables de voler. Elles défèquent alors dans la ruche ce qui entretien le cycle parasitaire obligatoire.

e- Les bactéries

i- *Paenibacillus larvae*, agent de la loque américaine

Il s'agit d'une **bactérie gram négatif sporulée affectant le couvain operculé** (Boucher, 2016 ; Clément et al., 2015 ; Vidal-Naquet, 2015). La **spore** est la forme contagieuse et infectante, elle se dissémine par tous les produits de ruches, le matériel et les abeilles. Sa **grande résistance** aux procédés de désinfection classiques et sa longévité (trois à dix ans) rendent l'éradication difficile.

L'affection n'atteint que les formes larvaires des trois castes. La larve meurt et laisse place au dépôt contenant des millions de spores. Les signes cliniques sont caractérisés par une **baisse de population**, une **odeur nauséabonde** caractéristique à l'ouverture de la ruche lorsque l'affection est importante, un **couvain clairsemé** dit en mosaïque avec des opercules en dépressions (concaves) et percés. Le retrait de l'opercule révèle une **larve brune** et foncée de consistance visqueuse et filante, extériorisable avec une allumette sous la forme d'une **masse élastique**.

En France, **toute suspicion doit être déclarée**. Après confirmation du diagnostic par analyses en laboratoire, **les colonies sont détruites** et le matériel stérilisé. Le **traitement** antibiotique est **interdit** aussi bien en préventif qu'en curatif. La prévention passe par la formation des apiculteurs à la détection de l'affection, la sélection de colonies au comportement hygiénique développé et les bonnes pratiques sanitaires d'élevage (quarantaine, matériel lavé et désinfecté, gestion des transferts entre ruches…).

ii- *Melissococcus plutonius*, agent de la loque européenne

Bactérie anaérobie gram négatif, elle atteint surtout le **couvain non operculé** contrairement à la loque américaine (Boucher, 2016 ; Clément et al., 2015 ; Vidal-Naquet, 2015). Elle est souvent associée à d'autres espèces bactériennes qui se développent secondairement. Sa répartition est mondiale excepté en Nouvelle-Zélande.

La **contamination intestinale** concerne majoritairement les larves d'un à deux jours qui meurent dès quatre à cinq jours d'âge (avant l'operculation dans la majorité des cas). Elles jaunissent puis brunissent et deviennent flasque et fragiles mais non filantes. La colonie est affaiblie et peut s'effondrer. La maladie est **saisonnière**, plus facilement repérable au **printemps et début d'été** lorsque l'étendue du couvain est maximale.

f- Les champignons

i- La nosémose

Les espèces ***Nosema ceranae et Nosema apis*** **sont des microsporidies**, champignons parasites intracellulaires obligatoires, qui atteignent l'épithélium des adultes des trois castes (Boucher, 2016 ; Clément et al., 2015 ; Vidal-Naquet, 2015). Les deux affections sont différentes : on parle alors de nosémose de type-A pour *N.apis* et nosémose de type C pour *N.ceranae*. Leur répartition est maintenant mondiale et un passage de *A.mellifera* à *A.cerana* s'est effectué pour *N.apis* et inversement pour *N.ceranae*. La **spore** est la forme de **résistance**, de dissémination et d'infestation.

La **nosémose de type A** est jugée opportuniste et est saisonnière : **la prévalence augmente en hiver** pour atteindre un pic au début du printemps. Les conséquences de l'affection sont d'abord digestives avec des **diarrhées** pâles à brunes **qui souillent la planche d'envol et la face avant de la ruche mais aussi les cadres**. La reine peu devenir hypofertile menant à une ruche bourdonneuse ou une à supersédure. L'**affaiblissement de la colonie** en hiver et début de printemps avec une baisse de productivité est observé.

La **nosémose de type C** est considérée comme **émergente** et remplaçant la type A. En pays tempéré, le pic de prévalence s'observe au printemps et début d'été. La co-infection avec *N.apis* est fréquente. On observe la **mort de butineuses**, un déséquilibre entre nourrices et butineuses, une **décroissance de l'étendue du couvain et de la population**. La ruche peut être retrouvée vide.

ii- Ascosphaera apis

Appelée « chalkbrood disease » ou **mycose du couvain plâtré** (ou dur ou calcifié), elle est la seule mycose atteignant le couvain en France. Elle affaiblit les colonies mais l'effondrement est rare (Boucher, 2016 ; Vidal-Naquet, 2015). Longtemps européenne, sa répartition est aujourd'hui mondiale. Elle n'est pas réglementée en France.

La maladie ne se développe que dans des **conditions stressantes : co-infection, déficit protéique, froid et humidité**… Après ingestion par une **larve** de moins de cinq jours, la spore germine dans la lumière intestinale puis le mycélium envahit les tissus de proche en proche. La larve meurt dans l'opercule : elle est **jaune pâle, éventuellement recouverte d'un mycélium duveteux** créant un feutrage blanc. Elle est retrouvée dans les alvéoles.

g- Les pilleurs

i- *Aethina tumida*, le petit coléoptère de la ruche (Boucher, 2016)

Arrivé en Europe par l'**Italie** en 2014, il fait l'objet d'une grande surveillance. Le contrôle de la propagation de l'infestation en Italie se fait par la surveillance de ruchers sentinelles qui ont permis de détecter quatre **nouveaux foyers** en septembre 2018 (Laurent et al., 2018). L'**importation** d'abeilles depuis les pays tiers est **réglementée** et des examens par un laboratoire d'analyse vétérinaire agréé sont nécessaires (Dusquene et al., 2018).

Son alimentation est **omnivore**. Elle se métamorphose en dehors de la ruche, dans de la terre. **L'adulte peut parcourir 10km** et résiste neuf jours sans boire ni manger. Il **consomme tous les produits de la ruche** (miel, pain d'abeille et œufs) et la souille.

En France, la **déclaration**, la destruction et la désinsectisation du rucher sont **obligatoires**. Il faut traiter l'environnement car des nymphes peuvent s'y trouver dans un rayon de 20 mètres.

ii- Les fausses teignes

Galleria mellonella (la grande fausse teigne) et *Achroia grisella* (la petite fausse teigne) sont des **insectes lépidoptères dont les larves détruisent les cadres de cires** (de Vienne, 2016). La larve creuse des galeries dans les cadres en mangeant la cire, le pollen, le miel, le bois des cadres et des résidus de cocons d'abeilles. Elle tapisse de soie protectrice ses galeries.

Une colonie forte s'en débarrasse aisément : la présence de fausse-teigne est associée à un climat chaud et une ruche affaiblie (Boucher, 2016 ; Bonnaffé et al., 2005).

iii- Autres pilleurs potentiels

L'ours brun et le blaireau européen sont des pilleurs potentiels pouvant renverser les ruches. D'autres mammifères comme la martre et les **rongeurs**, mais aussi des **insectes** comme la cétoine (un coléoptère) et le sphynx (un lépidoptère) **peuvent s'introduire dans la ruche** pour consommer le miel en détruisant les cadres. Les **pics** (pic vert et autres) **s'attaquent à la paroi** de la ruche et créent un orifice pour consommer les réserves.

La prévention passe par la **réduction des entrées en automne** et la visite régulière des ruchers.

h- Les ressources

Certains pollens et nectars peuvent s'avérer **naturellement toxiques**. Le tilleul argenté et les renoncules par exemples produisent un pollen entraînant un syndrome appelé « mal de mai ». Le nectar du vératre, de la digitale et de la daphné sont toxiques (Bonnaffé et al., 2005). Ces **intoxications** se déclarent **généralement lorsque ce sont uniquement ces plantes qui sont butinées** par la colonie (Boucher, 2016).

Une **espèce d'abeille** donnée est **d'autant plus fragile qu'elle est spécifique d'une fleur** ou de quelques fleurs. Sa survie est alors directement liée à la présence de cette fleur. Les lieux de grandes cultures offrent une floraison intense mais de courte durée : la flore sauvage est ensuite insuffisante pour subvenir aux besoins des colonies ce qui entraîne une **disette**.

Les abeilles sauvages préfèreront les espaces semi-naturels où la flore est diversifiée (Decourtye, 2018). La disette peut également survenir **lors d'intempéries prolongées ou d'une météo défavorable** pour la floraison.

Durant l'hiver, lorsque **les abeilles vivent au dépend de leurs réserves**, la famine peut entraîner la mort d'une colonie si les réserves pré-hivernales étaient insuffisantes pour subvenir à ses besoins. Cette pénurie a pour cause une récolte faible ou une spoliation par l'apiculteur trop importante et non compensée. Les abeilles sont retrouvées enfoncées dans les cellules ou jonchant le plancher (Milbrath, 2018).

Une **dysenterie hivernale** peut également survenir **lorsque les réserves sont composées de certains miels de miellat** perturbant la digestion. On retrouve alors des traces de diarrhée à l'intérieur de la ruche, sur la planche d'envol ou la paroi avant (Boucher, 2016).

Varroa destructor, Nosema spp. et les virus qui leur sont associés représentent les principales menaces biologiques hivernales. La qualité et la quantité des ressources alimentaires disponibles au cours de l'hiver sont également d'importance cruciale.

2- Menaces physico-chimiques

a- Les pesticides agricoles

Avec le varroa, ils sont **les premiers suspects face aux pertes de colonies actuelles**. Quarante-cinq pour cent des apiculteurs disent subir des pertes ou affaiblissements de colonies à cause d'intoxication aux pesticides agricoles. Parmi eux, seulement 25 % réalisent des analyses de laboratoires : bien que les pesticides soient souvent retrouvés, le lien de causalité ne peut être prouvé que lorsque les doses dépassent le seuil de toxicité. **Les analyses révèlent souvent des traces de pesticides ne suffisant pas à discriminer une cause unique** (Decourtye, 2018).

Les **symptômes** sont variés et s'échelonnent de la **mort rapide** (toxicité aiguë) d'abeilles ou de la colonie entière à un dépérissement (toxicité chronique) dû à la **désorientation des butineuses**, à la **perturbation du métabolisme** des ouvrières ou des larves (Bonnaffé et al., 2005). Les enquêtes menées mettent fréquemment en évidence une affection multifactorielle qui n'incrimine pas directement le pesticide, surtout lorsque l'intoxication est chronique. Les intoxications aiguës mènent le plus souvent à l'incrimination d'un pesticide (Boucher, 2016).

b- Les ondes électromagnétiques

Une **exposition aiguë** (1 minute) à un champ électromagnétique de fréquence extrêmement basse comme ceux générés par les **lignes à très haute tension impacte de façon significative le comportement des abeilles domestiques**. L'apprentissage olfactif, la prise alimentaire et le taux de succès des vols de butinage sont diminués (Shepherd et al., 2018).

Le danger ne se limite pas aux lignes haute tension. Des objets du quotidien comme les téléphones mobiles utilisant des fréquences radio émettent des ondes électromagnétiques réduisant significativement le taux d'éclosion des cellules royales (Odemer, Odemer, 2019).

c- Les perturbations climatiques

Les modifications climatiques impactent la colonie selon trois modalités (Bruneau, 2018).

Tout d'abord, il existe un **impact direct** sur la colonie : la **hausse des températures** oblige les ouvrières à dépenser de l'**énergie pour maintenir la température de la ruche stable**. Le besoin en eau est accru et les périodes de sécheresse peuvent devenir critiques.

Ensuite, la **variation de température et d'humidité** impactent également la production de nectar et donc l'alimentation de la colonie. Les changements climatiques **modifient les floraisons** qui ont tendance à être plus précoces. D'une part cela expose plus fortement les bourgeons floraux aux gelées tardives qui peuvent les détruire et ainsi empêcher une floraison convenable. D'autre part, du fait de la coévolution, le développement d'abeilles sauvages est synchrone d'une floraison et un décalage de cette dernière peut perturber leur développement.

Enfin, **la période de couvain est plus longue** lorsque les températures s'élèvent, ce qui **permet au varroa de se multiplier** y compris durant l'hiver. L'expansion d'*Aethina tumida* et de *Vespa vetulina* est également favorisée par le réchauffement climatique.

Les menaces physico-chimiques engendrent rarement des mortalités durant l'hivernage mais elles perturbent la bonne préparation de la colonie à celui-ci.

3- Les périodes critiques annuelles

En France, les 2 000 apiculteurs pluriactifs ont en moyenne 90 ruches et les 2 250 **apiculteurs professionnels** ont **en moyenne 374 ruches** (ADA France, 2018).

Les **pertes** de colonies sont **principalement observées durant l'hivernage**, soit d'octobre à mars. La famine par défaut de provision ou par intrusion d'un rongeur, les maladies, un froid marqué et long, l'absence de reine ou des provisions de mauvaise qualité (miellats indigestes par exemple) sont autant de causes de mortalité hivernales (Bonnaffé et al., 2005).

La **cinétique de la mortalité** au cours de l'hiver est **mal connue** et le décompte de certitude des colonies mortes se fait au printemps lorsque les ruches sont réouvertes. **Les colonies fortes disparaissent fréquemment en premier** car le couvain abondant toute la saison chaude a favorisé la reproduction du varroa. Les affections virales se font ressentir dès que la grappe se forme. Elles **laissent de grande quantité de miel, signe de mort précoce** durant l'hiver. Contrairement à la famine où les abeilles meurent dans la ruche, **les maladies laissent souvent une ruche vide** car les abeilles quittent spontanément la ruche pour mourir (Milbrath, 2018). Les **mortalités sont parfois massives en fin d'hiver** (mars) malgré des réserves encore conséquentes (Riondet, 2018). L'**hypothèse** est un **affaiblissement général des colonies par une diminution de la longévité des abeilles** d'hiver qui meurent prématurément, avant la relève de printemps (effet néfaste des pesticides, varroa et autres maladies, mauvaise préparation à l'hivernage…).

En France, de **15,2 à 29,2 % de pertes hivernales** ont été observées de 2008 à 2015 (Decourtye, 2018), **bien au-delà des celles observées en 1953** par Nesterovodskii. Elles étaient alors de 0,3 % pour une reine âgée un an, 2,9 % pour une reine de deux ans et 10 % pour une reine de trois ans (Heran, 1968).

L'enquête nationale menée par la plateforme ESA (Epidémio-surveillance Santé Animale) durant l'hiver **2017-2018** a révélé un **taux moyen de mortalité estimé à 29,4 %**, avec un intervalle de confiance à 95 % de [28,3-30,5]. Parmi les sondés, 22,6% des apiculteurs amateurs possédant entre 10 et 49 colonies ont perdu la moitié ou plus de leurs colonies mises en hivernage. Ce taux est de 18,5 % pour les apiculteurs ayant mis plus de 50 colonies en hivernage. Si le taux plus faible rencontré chez les apiculteurs professionnels et semi-professionnels peut être mis en relation avec la technicité de l'apiculteur, il doit être pondéré par le fait que le taux est rapidement plus élevé lorsque l'apiculteur possède peu de colonies (Calavas et al., 2018). A titre de comparaison, les pertes relevées **aux Etats-Unis** durant l'hiver 2018-2019 varient de **11,8 % à 65,5 % selon l'état considéré**. La moyenne des pertes d'avril 2018 à avril 2019 a été de 40,7 % (BIP, 2019).

Il arrive que des colonies meurent en dehors de l'hivernage, par exemple lors d'une intoxication aiguë aux pesticides. L'apiculteur pouvant intervenir facilement durant ces périodes du fait des températures élevées, la préservation des colonies face aux famines, infections et infestations est plus aisée.

Le taux moyen de mortalités hivernales en France peut atteindre 30%. La cinétique des mortalités est mal connue et les causes sont rarement objectivées avec certitude.

D- La préservation des colonies d'abeilles

1- La réglementation

La protection des insectes mise en place par l'état repose sur trois axes : protéger le site d'habitat, protéger le site d'alimentation et protéger contre l'intoxication par les pesticides.

a- La protection sanitaire du territoire

i- Gestion du cheptel apicole

Tout apiculteur doit **déclarer l'ensemble de ses ruches** et indiquer leur emplacement. Cette déclaration permet d'**évaluer le cheptel, de planifier la gestion sanitaire** et d'**obtenir des aides européennes** dans le cadre du Plan apicole européen

Les **échanges** au sein de l'Union Européenne sont **réglementés**. Il est par exemple interdit d'introduire des abeilles en provenance de la région italienne de Calabre infestée depuis 2014 par *Aethina tumida*. Depuis un pays tiers, seules les reines et leurs accompagnatrices peuvent être importées. Ces mesures visent à **protéger le territoire de l'introduction d'un agent pathogène** (Ministère de l'agriculture et de l'alimentation, 2018).

ii- Les maladies catégorisées et réglementées

Les **maladies jugées d'importance nationale** sont classées en **dangers sanitaires** par la législation française en trois catégories selon les préjudices sur la santé publique, la production nationale ou la salubrité environnementale qu'ils peuvent engendrer.

Aethina tumida (le petit coléoptère des ruches), ***Tropilaelaps clareae*** (l'acariose du couvain), ***Paenibacillus larvae*** (la loque américaine) et ***Nosema apis*** (la nosémose) sont classés en danger sanitaire de **1ère catégorie**. Ils requièrent des mesures de prévention, de surveillance ou de lutte définies et imposées par l'État, dans un but d'intérêt général (Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, 2013).

Vespa vetulina (le frelon asiatique) et ***Varroa destructor*** (la varroase) sont classés en danger sanitaire de **2ème catégorie**. Des programmes collectifs, volontaires ou rendus obligatoires, sont définis pour pouvoir efficacement conduire des mesures de prévention, de surveillance ou de lutte (Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, 2013).

A l'échelle internationale, six maladies, infections et infestations des abeilles sont à **notification obligatoire** en 2020 auprès de l'OIE (Organisation mondiale de la santé animale) dès lors qu'elles sont présentes sur le territoire. Il s'agit d'***Acarapis woodi*** (l'acariose des trachées), ***Melissococcus plutonius*** (la loque européenne), ***Paenibacillus larvae*** (la loque américaine), ***Tropilaelaps spp.*** (l'acariose du couvain), ***Varroa spp.*** (la varroase) et ***Aethina tumida*** (le petit coléoptère des ruches) (OIE, 2020).

b- Le dossier des pesticides

i- Réglementation des tests d'innocuité

Avant sa mise sur le marché, tout pesticide est étudié selon un dossier réglementaire. Les tests officiels comprennent un **calcul de la dose à laquelle 50 % des individus exposés meurent** (dose létale 50), de laquelle découlent les doses acceptables. Une évaluation en **conditions semi-naturelles** et une évaluation en **conditions naturelles** sont réalisées (Règlement (CE) n°1107/2009). Cependant, **aucun essai n'est effectué sur les associations** entre pesticides ou l'interaction entre pesticides et agents infectieux par exemple (Decourtye, 2018), qui peuvent engendrer une effet dénommé effet synergique.

L'EFSA (Autorité Européenne de Sécurité des Aliments) publie en 2013 une synthèse scientifique décrivant les lacunes dans l'évaluation des pesticides et un **guide d'évaluation pour assurer des résultats solides et crédibles**. Ce guide n'est **actuellement pas appliqué** dans sa totalité mais des règlements, moins sévères, ont été publiés à sa suite en incluant la toxicité chronique et la toxicité larvaire (Kievits, 2019a).

L'innocuité des produits commercialisés actuellement n'est donc pas garantie, bien que le risque soit minimisé. Une mise à jour des procédures officielles pour une meilleure évaluation des risques liés notamment à l'association des produits est souhaitable.

ii- Réglementation des conditions d'utilisation

En France, l'arrêté du 28 novembre 2003 relatif aux conditions d'utilisation des insecticides et acaricides à usage agricole en vue de protéger les abeilles et autres insectes pollinisateurs stipule que « les **traitements réalisés au moyen d'insecticides et d'acaricides sont interdits durant toute la période de floraison, et pendant la période de production d'exsudats**, quels que soient les produits et l'appareil applicateur utilisés, sur tous les peuplements forestiers et toutes les cultures visités par ces insectes ». Cependant **des dérogations existent** pour utiliser ces produits « en dehors de la présence d'abeilles » (Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, 2004).

Un **avis de l'ANSES** (agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail) du 31 mars 2014 estime que « **seule la luminosité peut être proposée comme condition indicatrice de l'absence d'activité de butinage** des abeilles domestiques ». Elle conseille donc une application de ces produits en condition dérogatoire « après l'heure de coucher du soleil telle que définie par l'éphéméride et dans les trois heures suivantes » afin de protéger l'abeille domestique. Les autres abeilles ayant un rythme biologique différent, cette mesure ne saurait toutes les protéger. Cet avis **n'a à l'heure actuelle pas été suivi** (Mortureux, 2014).

La **prise en compte des interactions** entre produits phytosanitaires est **aujourd'hui une réalité** et l'arrêté du 7 avril 2010 relatif à l'utilisation des mélanges extemporanés de produits visés à l'article L. 253-1 du code rural impose l'application des pyréthrinoïdes (insecticide et acaricide) avant l'application de fongicides. Leur synergie est en effet néfaste, le fongicide inhibant le mécanisme de détoxification des pyréthrinoïdes par les abeilles (Decourtye, 2018 ; Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation et al., 2010).

Ces **mesures** sont toutefois **jugées insuffisantes par la communauté scientifique**.

2- La politique apicole française et européenne

Il y a environ **57 000 apiculteurs en France**. Selon la classification ADA, un apiculteur pluriactif possède entre 50 et 149 colonies et un apiculteur professionnel possède plus de 150 colonies. Seulement **2 à 3 % des apiculteurs sont professionnels** et 5 % sont pluriactifs. Mille sept cents apiculteurs se partagent 50 % du cheptel. Les actifs sont donc à 92 % des apiculteurs dits amateurs (ADA France, 2018 ; Decourtye, 2018).

Miel, service de pollinisation, produits transformés (bougies, hydromel…), pollen, cire, produits d'élevage (essaim artificiel, reine), gelée royale, propolis et venin représentent l'activité des apiculteurs dans l'ordre décroissant d'importance. **Soixante-quinze pour cent du chiffre d'affaire est issu de la production de mie**l (Decourtye, 2018). Le Programme apicole européen fournit une aide à la transhumance et une aide au maintien et au développement du cheptel.

Le paysage apicole français est fracturé au niveau syndical et organisationnel, les acteurs peinent à s'entendre sur une organisation commune (Decourtye, 2018). Le **comité apicole**, constitué de la majorité des acteurs, **gère le programme apicole européen** venant en aide à la filière. Il met en place des **groupes de travail** qui réfléchissent aux différentes questions impactant la filière.

3- Les bonnes pratiques apicoles

Les bonnes pratiques apicoles sont des **pratiques de référence** qui favorisent la préservation de la **santé des colonies** (et celles de l'apiculteur) et contribuent à améliorer la **sécurité sanitaire** et la **traçabilité** des produits de la ruche ou d'élevage. Elles concernent la conduite des ruchers, l'élevage, la santé des colonies, les prophylaxies sanitaire et médicale, l'hygiène (en production de miel, pollen et gelée royale), la traçabilité et les démarches administratives (ITSAP, 2018).

Par exemple **pour limiter les pertes hivernales**, l'apiculteur n'hiverne que des **colonies saines** aux **provisions suffisantes et de bonne qualité**, organisées convenablement (retrait des hausses, partition, placement des cadres…). La colonie doit être protégée des rongeurs et autres prédateurs et **l'infestation en varroa doit être contrôlée** (Bonnaffé et al., 2005 ; Péricard, 2019). Les **ruches** doivent aussi être en bon état et **correctement isolées** (se référer à la page - 78 -).

4- Evaluer la santé d'une colonie

a- Les indicateurs externes

La préservation des colonies passe également par un bon examen des ruches afin de détecter précocement toute anomalie et pouvoir intervenir rapidement.

La première étape est l'**examen de l'entrée de la ruche**. On peut observer les vols d'orientation des jeunes abeilles, l'activité des ventileuses, les rentrées en pollen mais aussi les **déjections** sur le plateau, les **cadavres** jetés en avant de la ruche…

Cet ensemble d'indicateurs permet d'évaluer l'activité et de dépister des maladies. **En hiver**, l'apiculteur veillera à ce que l'entrée ne soit pas obstruée par la neige. Durant cette saison, il n'est pas alarmant de retrouver quelques abeilles mortes à l'entrée : les abeilles mourantes

sortent d'elles-mêmes. **Lors d'un redoux, il est possible d'observer quelques abeilles effectuer leur vol de propreté**, mais les signes de vie sont discrets (Bonnaffé et al., 2005 ; Milbrath, 2018 ; Riondet, 2018). On peut alors **écouter à l'oreille à l'entrée** de la ruche ou écouter au stéthoscope à travers une paroi pour **espérer entendre le vrombissement de la grappe**. Un tout petit coup sur le plateau crée une vibration qui accentuera le vrombissement. D'après l'expérience d'apiculteurs, un bourdonnement sourd et prolongé indiquerait une colonie forte. Court et aigu, elle serait plus petite (Péricard, 2019).

Des **déjections anormales** brunes en quantité importantes, retrouvées sur la planche d'envol ou la face avant de la ruche, peuvent être signe d'une **dysenterie** due à une **nosémose** ou une consommation de miel de **miellat indigeste** par exemple (Boucher, 2016 ; Vidal-Naquet, 2015).

La **pesée** ou la demi-pesée (pesée arrière) permet de **s'assurer que la quantité de réserves est suffisante** avant l'hivernage. Ensuite, **la diminution du poids de la ruche est suivie** et **l'apiculteur nourrit en conséquence**, la perte physiologique étant de 1kg par mois en pesée arrière (Riondet, 2018). Il existe des balances connectées placées en permanence sous la ruche qui télécommuniquent à intervalles réguliers le poids de la ruche. Généralement la température, la pression atmosphérique, l'hygrométrie et la position GPS sont également relevées. Outre la perte de poids hivernale, elles permettent de suivre un **gain de poids lors d'une miellée ou une perte de poids soudaine lors d'un essaimage** (ITSAP, 2020).

L'**examen du tiroir du plancher** (s'il est aéré) et des déchets qui s'y accumulent apporte des **informations intéressantes**. Par exemple, l'observation de poussière de cire d'opercule indique une **consommation** en miel, des pelotes de pollen tombées indiquent une **récolte** en cours et la **chute de varroa phorétique** apporte un élément pour quantifier l'infestation. En hiver, il renseigne sur le **positionnement de la colonie**, sa taille approximative et l'importance de la consommation en miel (Péricard, 2019).

b- L'examen du cœur de la ruche

L'examen complet d'une colonie lors de l'ouverture de la ruche comprend un **examen cadre par cadre** en contrôlant la **population**, les **réserves** (miel et pollen), la quantité et l'état du **couvain** (œufs, larve, couvain operculé), l'**équilibre** entre les différents types d'abeilles et leur état de santé. Une visite approfondie doit être réalisée **au minimum à la sortie de l'hiver et à l'automne** (ITSAP, 2018). Elle doit être **aussi brève que possible** et n'être réalisée que par nécessité. Une visite approfondie ne devrait être exécutée que **par beau temps, sans vent**, **lorsque la température dépasse les 15°C** (Riondet, 2018). **En hiver**, il n'est pas possible d'ouvrir la ruche ou ceci doit être effectué **très rapidement** pour **déposer le sucre candi** et évaluer sa consommation ou **traiter à l'acide oxalique contre *Varroa spp***. L'apiculteur doit attendre patiemment le printemps à venir pour connaître le bilan de l'état de ses colonies.

Si une colonie est repérée morte à l'ouverture, la ruche est immédiatement retirée et désinfectée à la flamme du chalumeau après inspection (ITSAP, 2018 ; Riondet, 2018).

5- Le soutien alimentaire des colonies

La **transhumance** consiste à déplacer les ruches d'une région à l'autre, au fil des floraisons. Elle **permet d'éviter les disettes** après la floraison des grandes cultures et de placer les colonies dans un contexte favorable sur une période augmentée (Decourtye, 2018).

Lors d'une famine, ou par volonté de stimuler la colonie, le **nourrissage au sirop** est fréquemment réalisé. Il existe de nombreux formats de nourrisseur, le plus classique étant le nourrisseur couvre-cadre. Les sirops issus de recettes ménagères ou industrielles sont composés de 33 à 80 % de **sucres** (glucose, fructose, maltose, saccharose…), **acidifiés**, et peuvent être **protéinés ou vitaminés**. Leur composition reste toutefois différente du miel et ne peuvent le remplacer. **Au printemps**, un apport régulier d'un demi-litre de sirop léger chaud (33 % à 50 % de sucre, 40°C) est supposé **stimuler la ponte** de la reine en simulant une miellée. Un sirop à 50 % de sucre permettra de **nourrir la colonie en cas de famine** tout comme un **sirop concentré** (60 à 80 % de sucre), ce dernier pouvant également être **stocké**. Il ne faut pas nourrir lorsque les hausses à miel sont installées, de crainte de polluer la récolte en mélangeant miel et sirop (ITSAP, 2018 ; Riondet, 2018 ; Clément et al., 2015).

En hiver, la consommation d'une colonie **est d'environ 70g de miel par jour** soit environ 2kg par mois (Riondet, 2018). **Le sucre candi est préférentiellement utilisé car le sirop cristallise** lorsqu'il est refroidi et nécessite un travail d'évaporation. Le candi est un sucre cristallisé parfois protéiné, qui est consommable directement par les abeilles (sans transformation). Il permet d'assurer la suffisance alimentaire durant l'hiver (ITSAP, 2018).

6- La sélection et le remaniement des colonies

La préservation du cheptel est également dépendante de la force des colonies conservées et des souches sélectionnées. L'apiculteur peut par exemple **fusionner deux colonies** (réunion de ruches) **aux populations insuffisantes** pour augmenter la probabilité qu'ils survivent à l'hiver. Il peut également réaliser un **essaimage artificiel** (division de ruche) **afin d'augmenter la taille de son cheptel** et tenter de prévenir un essaimage naturel avec envol de l'essaim dans la nature (Riondet, 2018).

Une autre voie de mutation des colonies réside dans la **sélection**. Avec l'avènement de la génomique, les potentiels de sélection sont infinis et pourraient conduire à une amélioration de la capacité des colonies à survivre. La **compréhension des régions génomiques** qui contrôlent le caractère de production de la gelée royale pourrait mener à la sélection de souches dédiées à cette production (Rizwan et al., 2020). Plus généralement, un **index Mellifera des reines** a été créé afin que les sélectionneurs **anticipent les meilleurs croisements** et que les conservateurs contrôlent la pureté de leurs souches (Collectif Index Mellifera, 2020). L'index Mellifera regroupe **neuf index phénotypiques** d'intérêt, les origines génétiques et les croisements réalisés. La base de données retrace ainsi la généalogie d'environ 19 000 reines réparties en 1 035 élevages et 34 pays. Elle est aujourd'hui gratuitement accessible aux apiculteurs (Van Dyck, 2020).

Cette sélection génétique **peut contribuer à améliorer la protection sanitaire** des colonies. Par exemple, l'apiculteur peut sélectionner des colonies au **comportement hygiénique** élevé afin de prévenir l'émergence de maladies et ainsi préserver ses colonies. Ce caractère présente une **héritabilité** élevée et l'on peut faire se reproduire des souches d'abeilles hygiéniques par accouplement naturel (Spivak, Downey, 1998). De façon similaire, des **souches de reines VSH** (Varroa Sensitive Hygiene) ont été sélectionnées pour leur faculté accrue de **détection des cellules de couvain infestées par le varroa**. Ceci permet la réduction de l'infestation au sein de la colonie en rompant le cycle parasitaire (Danka et al., 2011).

7- L'agriculture, maillon indispensable pour la protection des abeilles

Depuis le début du 20ème siècle, le cultivateur n'est plus l'apiculteur. Pourtant, ces activités sont indissociables (Decourtye, 2018). Les abeilles « généralistes » dominent les grandes cultures mais **un paysage agricole complexe tels que les bocages augmentent la diversité des espèces florales et des abeilles**. Les abeilles solitaires préfèrent les espaces semi-naturels à la flore variée.

Le rôle essentiel des abeilles dans la pollinisation expliqué en page - 49 - et **le déficit en pollinisateurs obligent les agriculteurs à « louer » les services des abeilles aux apiculteurs** pour les cultures entomophiles de fruits (kiwis, pommes…) et de semences (tournesol, colza…). Le **risque** d'une telle insertion des abeilles au cœur des cultures est l'effondrement des colonies **lors des traitements phytosanitaires** des cultures. L'apiculteur doit-il alors être le lanceur d'alerte et lutter contre les pesticides ou être l'entrepreneur et fournir un service de pollinisation ?

L'agriculture peut participer à la protection des abeilles en travaillant, par exemple, sur les axes suivants **: limiter les intrants**, suivre les **bonnes pratiques phytosanitaires** (pulvériser la nuit notamment), favoriser les **cultures associées** et les **intercultures mellifères** (par exemple les légumineuses qui sont butinées abondamment par différentes espèces d'abeilles et qui apportent un intérêt pour la qualité du sol et de l'eau), **diversifier les bords de champs** (haies, bandes enherbées) …

Pour limiter la mortalité de ses colonies, l'apiculteur se doit de respecter les bonnes pratiques apicoles, de nourrir ses colonies et de les sélectionner.
Un examen attentif des ruches est indispensable mais il est limité au cours de l'hiver.
La réglementation, la politique apicole et l'agriculture sont autant d'éléments pouvant aider l'apiculteur à conserver l'intégrité de son cheptel.

II- La thermodynamique des ruches et le potentiel des mesures thermiques

A- Notions et définitions de physique et de microclimat

1- Température et transferts d'énergie

La **température** est le **reflet de l'agitation des molécules** d'un corps : elle est proportionnelle à l'énergie cinétique moyenne des molécules d'un système (Boqueho, 2010). Elle se note couramment en degré Celsius (°C) mais **l'unité du système international est le kelvin (K)**. La conversion des degrés Celsius en kelvin s'effectue en soustrayant 273,15. Si la température est de zéro kelvin, alors les molécules sont immobiles. Ainsi, $\mathbf{T_{°C} = T_K - 273{,}15}$.

Lorsqu'un corps est réchauffé, sa variation d'énergie cinétique microscopique (et donc sa variation de température) en une seconde est appelée puissance thermique. Elle se note P et s'exprime en Joules par seconde ou Watt ($J.s^{-1}$ = W). Elle illustre un flux d'énergie, de l'environnement vers le corps. Le gain total d'énergie cinétique microscopique sur un laps de temps t donné est appelé **transfert thermique**, il se note Q et s'exprime en Joules (J). A noter que Q = P x t.

La chaleur représente l'énergie thermique apportée à un objet tandis que la température représente l'énergie thermique possédée par cet objet. Le transfert d'énergie sous forme de chaleur entre deux corps fait varier la température de chacun. Une chaleur positive fait augmenter la température, une chaleur négative la fait diminuer (Boqueho, 2010). Le transfert **s'effectue du corps le plus chaud vers le corps le plus froid**. La température du premier diminue et celle du second augmente, **jusqu'à égalisation des températures**.

Ce transfert d'énergie peut se réaliser selon trois mécanismes (Ricklefsand, Miller, 2005):

-la conduction : c'est un **échange** microscopique par transfert de l'énergie cinétique d'agitation moléculaire, de proche en proche. Les deux systèmes doivent être **en contact**. La grandeur définissant l'importance du transfert est la conductivité thermique (définit page suivante).

-la convection : l'échange d'énergie met en jeux le **mouvement d'un fluide** (gaz ou liquide). Entre le fluide et le solide, le transfert d'énergie se fait par conduction, mais cela engendre un mouvement du fluide appelé mouvement de convection. En effet, la densité du fluide réchauffé diminue ce qui initie un mouvement vertical de bas en haut du fait de la poussée d'Archimède. Il y a mouvement de matière et d'énergie. La convection est dite forcée lorsque la circulation du fluide est indépendante de sa température, par exemple lorsqu'un corps est plongé dans un cours d'eau ou lorsque la ruche est en plein vent.

-le rayonnement : c'est un transfert d'énergie **sans contact ni mouvement**, l'énergie est dite **électromagnétique**, elle se transmet à travers le vide ou un milieu transparent. Un corps émet un photon qui est absorbé par un autre corps, engendrant une augmentation de sa température. Le rayonnement est **proportionnel à la température** (en kelvin) du corps à la puissance quatre. Ce rayonnement thermique contient en partie des infrarouges. Une partie de son spectre peut être visible (par l'œil humain) si le corps est très chaud.

2- Comportement thermique d'un système

a- Caractéristiques des matériaux

On peut définir pour un matériau plusieurs grandeurs physiques (Boqueho, 2010) :

-la **capacité thermique massique** du matériau n notée c_n : elle correspond à la quantité d'énergie nécessaire pour faire augmenter d'un Kelvin la température d'un kilogramme de ce matériau d'un degré. Elle s'exprime en joules par kelvin par kilogramme ($J.K^{-1}.kg^{-1}$). Ainsi **plus c_n est élevée, plus un matériau est capable d'accumuler de l'énergie thermique** avant de voir sa température augmenter et inversement : **on parle de tampon thermique**. Il s'oppose à l'élévation de température à ses alentours en accumulant l'énergie thermique. Inversement, lorsque la température ambiante diminue, il libère peu à peu de l'énergie thermique ce qui ralentit la chute de température à sa proximité.

-la conductivité thermique du matériau n notée λ_n : elle correspond à la quantité d'énergie transférée sur un mètre de longueur à travers une surface d'un mètre carré de ce matériau en une seconde, lorsque la différence de température entre les deux extrémités est d'un kelvin. Elle s'exprime en $W.m^{-1}.K^{-1}$. **Plus λ_n est élevée, plus le matériau conduit bien la chaleur.** Inversement, plus λ_n est faible plus le matériau est isolant. Elle représente l'importance du transfert par conduction à travers le corps.

-de la conductivité thermique λ_n découle la notion de **résistance thermique** du matériau R_n. On note $R_n = e/ \lambda_n$, avec e l'épaisseur du matériau. R s'exprime en $m^2.K.W^{-1}$. **Plus λ_n est faible et plus e est élevée, plus le matériau est isolant.** Il « s'oppose » au passage de l'énergie thermique.

-le **coefficient de convection thermique** h_n : il permet la **quantification du transfert thermique entre une surface et un fluide** n, par convection au sein du fluide. Il s'exprime en $W.m^{-2}.K^{-1}$ et dépend de la nature du fluide.

Dans le Tableau III page suivante sont indiquées les valeurs de c_n et λ_n pour des matériaux d'intérêt en apiculture et des matériaux de référence. On remarque que **l'air est un très bon isolant** thermique, mais la valeur indiquée n'est valable que **lorsqu'il est statique** c'est-à-dire en l'absence de mouvements convectifs.

Tableau III : Capacité et conductivité thermiques de quelques matériaux *(Bruneau, 2009 ; Bolero, 2017 ; Nguyen et al., 2012).*

Matériau	**Capacité thermique massique c_n exprimée en $J.K^{-1}.kg^{-1}$ à 25°C**	**Conductivité thermique λ_n exprimée en $W{\cdot}m^{-1}{\cdot}K^{-1}$ à 25°C**
Acier	470	50
Air statique	1256	0,026
Béton	880	0,92
Bois	2390-2700 (selon essence et densité)	0,13-0,29 (selon essence et densité)
Eau	4138	0,61
Laine de verre	670	0,030 à 0,040 (selon densité)
Miel	2424	0,32
Polypropylène	2343	0,22
Polystyrène	1450	0,036 à 0,058 (selon densité)
Verre	830	0,80 à 1,3 (selon teneur en silice)

Un bilan des notions abordées est présenté ci-dessous (Figure 17).

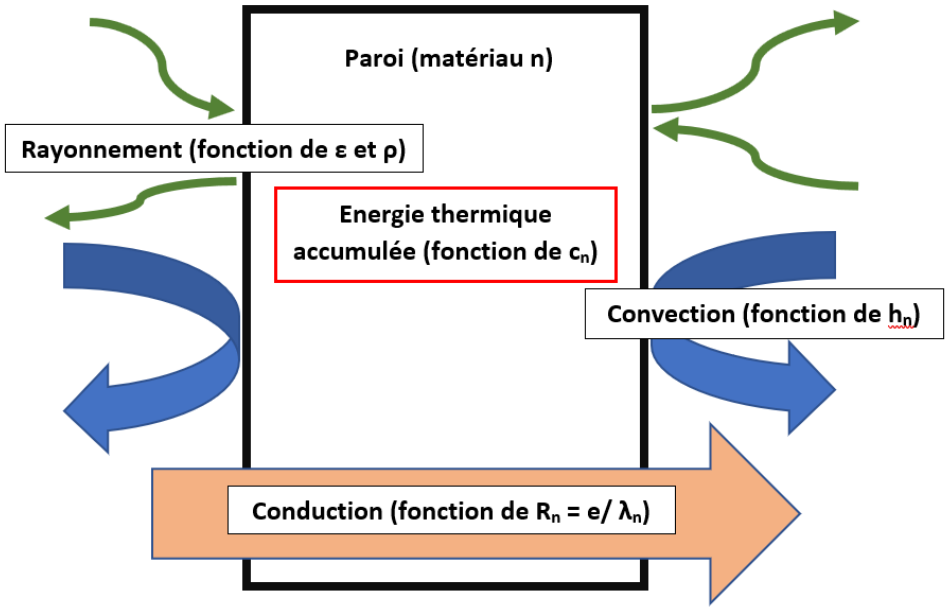

Figure 17 : Les transferts thermiques associés à une paroi de ruche. Source : B. Hugonet.

b- Régimes thermiques d'un système

Les grandeurs physiques qui caractérisent un système varient au cours du temps. L'évolution de la température au cours du temps est caractérisée par un régime thermique.

On définit classiquement trois régimes thermiques :

-régime permanent stationnaire : la **température** est **constante** au cours du temps.

-régime permanent non stationnaire : le système est stable mais la **température** n'est pas constante au cours du temps. Elle **varie périodiquement** au cours du temps (par exemple de façon sinusoïdale).

-régime transitoire : le système **n'a pas atteint un état stable**, la température varie de façon non périodique. **Sa durée dépend de l'inertie thermique** du système : il s'agit de la tendance du système à conserver la même température alors que les paramètres extérieurs ont varié. L'inertie thermique dépend de la conductivité thermique des matériaux et de la différence entre la température du système et la température extérieure. La durée du régime transitoire, qui représente le temps mis pour atteindre le nouvel équilibre, est appelée **temps caractéristique**.

3- Le rayonnement thermique

a- Rayonnement du corps noir

Définition d'un **corps noir** (Larousse, 2019) : « Système, maintenu à température constante, qui absorbe intégralement tout le rayonnement qu'il reçoit. » Il s'agit d'une **idéalisation** utilisée en thermodynamique pour décrire le rayonnement électromagnétique de la matière dû aux seuls effets thermiques.

Pour un corps noir, le **rayonnement thermique émis** dans toutes les directions suit la loi de Stefan-Boltzmann stipulant que $\mathbf{P = \sigma S T^4}$ avec P la puissance du rayonnement émis (en W), σ la constante de Stefan-Boltzmann (en $W.m^{-2}.K^{-4}$), S la surface du corps (en m^2), T la température de la ruche (en K).

Un corps réel n'absorbe pas toutes les radiations qu'il reçoit. Une partie du rayonnement semblant provenir du corps a en fait été réfléchie ou transmise par le corps.

b- L'émissivité ε

L'émissivité est le rapport entre le rayonnement thermique qui est émis par un corps réel et le rayonnement thermique émis par le corps noir dans les mêmes conditions. On la note ε. Elle est sans unité.

$$\varepsilon = \frac{\textbf{Rayonnement thermique émit par le corps réel}}{\textbf{Rayonnement thermique émit par le corps noir}}, \text{ avec } 0 < \varepsilon < 1$$

Elle dépend de la nature du matériau, de sa température, de sa surface, de la longueur d'onde considérée et de l'angle de visée (Lévesque, 2014). La puissance du rayonnement réel qui est émis par le corps s'écrit $\mathbf{P = \varepsilon * \sigma S T^4}$ et est strictement inférieure à la puissance du rayonnement émis par le corps noir.

A même température, deux matériaux présentant une émissivité infrarouge différente auront une température mesurée par caméra thermique différente. En effet, la quantité de rayons infrarouges (en provenance de chaque matériau) reçue par la caméra thermique ne sera pas la même et donc *in fine* la température calculée sera différente.

Les valeurs d'émissivité des principaux matériaux d'intérêt en apiculture ont été répertoriées ci-dessous (Tableau IV).

Tableau IV : Valeurs d'émissivité selon le matériau, la longueur d'onde et la température considérée (OPTRIS, 2019 ; METRA INSTRUMENTS SA, 2020).

Matériau	Emissivité
Acier galvanisé neuf/ancien	0,23/0,88 (20°C, 8-14 µm)
Béton en pavage	0,974 (5°C, 6,5-20 µm)
Bois	0,962 (19°C, 6,5-20 µm)
Eau	0,95-0,98 (0°C-100°C, spectre total)
Ethanol	0,84 (20°C, 2-16 µm)
Huile de lubrification en couche épaisse	0,82 (20°C, spectre total)
Peinture aluminium sur surface émoussée	0,4 (20°C, spectre total)
Peinture non métallique	0,9-0,95 (20°C, spectre total)

c- La réflectivité ρ

La notion de réflexion intervient dans le domaine spectral des infrarouges d'une façon analogue au visible. La réflectivité est le rapport entre le rayonnement thermique incident et le rayonnement thermique réfléchi par le corps réel. On la note ρ. Elle est sans unité.

$$\rho = \frac{\textbf{Rayonnement thermique incident}}{\textbf{Rayonnement thermique réfléchi}}, \text{ avec } 0 < \rho < 1$$

Elle **caractérise la capacité d'un corps à réfléchir un rayonnement**. Certains métaux se comportent vis-à-vis des infrarouges comme les miroirs avec la lumière : la réflexivité est proche de un et la réflexion est quasi-complète. Le verre d'une vitre qui laisse pourtant passer la lumière reflète les infrarouges tel un miroir (FLIR Systems AB, 2012).

Le **reflet** d'une source intense d'infrarouges sur l'objet visé **peut augmenter artificiellement la température de l'objet indiquée par la caméra thermique**. Par exemple la réflexion du soleil sur la ruche est un biais considérable tant l'énergie réfléchie est importante.

Dans le **domaine du visible**, la notion d'albédo est utilisée. L'**albédo**, dit albédo de Bond, est le pouvoir réfléchissant d'une surface. Par analogie à la réflectivité, sa valeur (comprise entre 0 et 1) est obtenue en calculant le rapport entre rayonnement visible incident et rayonnement visible réfléchi.

d- La transmissivité τ

La transmissivité est le rapport entre le rayonnement thermique incident et le rayonnement thermique transmis à travers le corps. On la note τ. Elle est sans unité.

$$\tau = \frac{\textbf{Rayonnement thermique incident}}{\textbf{Rayonnement thermique transmis}}, \text{ avec } 0 < \tau < 1$$

Elle **caractérise la capacité d'un corps à être traversé par un rayonnement**. Dans le domaine du visible, une vitre présente une transmissivité proche de un, et un mur en béton de zéro. Dans le **domaine infrarouge**, la transmissivité des matériaux est **négligeable** et proche de zéro pour la plupart des matériaux. Elle est cependant élevée pour un film plastique fin. Seules l'émissivité et la réflexivité seront considérées par la suite.

e- Synthèse

Le **rayonnement infrarouge total perçu par un capteur détectant les infrarouges**, comme celui d'une caméra thermique, est la somme du rayonnement émis, du rayonnement réfléchi et du rayonnement transmis (Figure 18).

$$\tau + \rho + \varepsilon = 1$$

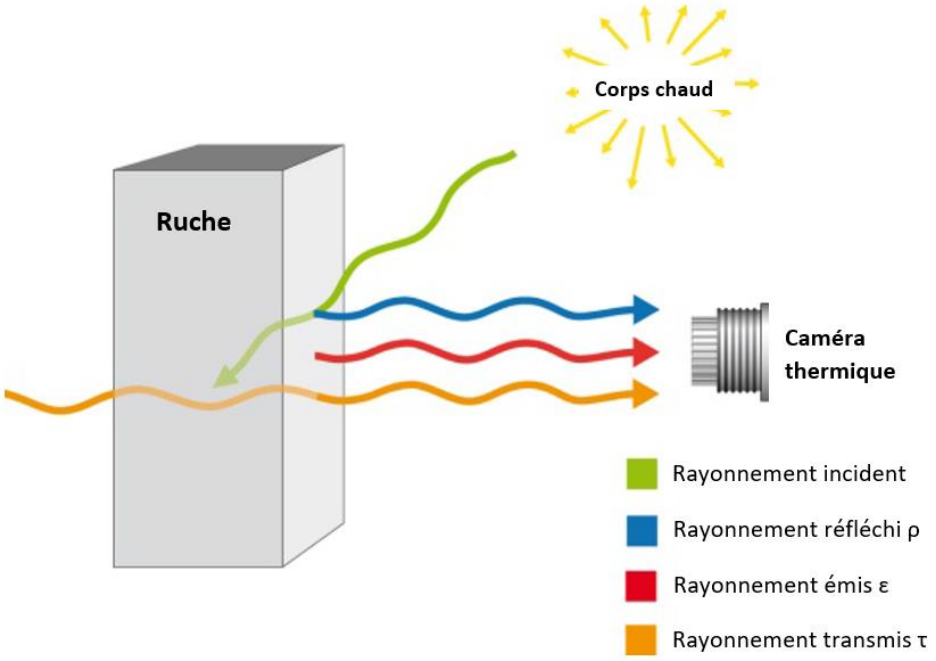

Figure 18 : Le rayonnement infrarouge total détecté par une caméra thermique (JHL Mesure, 2020).

En négligeant τ, on obtient ρ + ε =1.

Plus ε est élevée (ou ρ faible), plus les rayonnements perçus par une caméra thermique proviennent du corps lui-même, et plus la mesure de ce rayonnement pour en déduire la température du corps est fiable.

Pour une température ambiante de -2°C, une plaque d'aluminium à 23°C ($\varepsilon < 0,2$) indique une température de 0,2°C sur une caméra thermique. Recouverte d'une fine couche de gel échographique à 23°C ($\varepsilon > 0,9$), la température relevée est de 16,1°C. Dans le premier cas, la réflectivité détermine le rayonnement perçu (ρ élevé, ε faible) : celui-ci reste faible car l'environnement est froid, il y a peu de rayons incidents. La température relevée est légèrement supérieure à la température ambiante car la plaque émet quelques rayons. Lorsque du gel est appliqué, son émissivité élevée augmente le rayonnement émis et ainsi la valeur de la température mesurée par la caméra. Le gel étant appliqué en fine couche, la température relevée reste inférieure à la température réelle de la plaque (Bernard et al., 2013).

4- Notion d'humidité, lien température-humidité

L'**humidité relative** est le rapport de la quantité de vapeur d'eau contenue dans l'air sur la quantité de vapeur d'eau maximale que peut contenir l'air à cette température (Météo-France, 2019). Elle s'exprime en pourcentage. Lorsqu'elle atteint **100 %, l'air est saturé** en vapeur d'eau et de la **condensation** apparaît : des gouttelettes d'eau se forment sur les surfaces. Le seuil de saturation est dépendant de la température.

Un air chaud peut contenir plus d'eau sous forme de vapeur qu'un air froid. A 30 °C, l'air peut contenir jusqu'à 30 g/m3 d'eau sous forme de vapeur, soit 10 fois plus qu'à -5°C (Météo-France, 2019). Ainsi, la **condensation** au sein d'une ruche apparaît à distance des abeilles, dans les **zones où l'air humide refroidit**.

Par définition, l'humidité absolue représente la quantité de vapeur d'eau contenue dans l'air. Elle s'exprime en gramme d'eau par mètre cube d'air ($g.m^{-3}$). En l'absence de condensation, cette quantité est invariante, elle n'est pas soumise aux variations de la température.

5- Notion de pression partielle

La pression (P) est l'intensité de la force (F) s'exerçant uniformément et perpendiculairement sur une surface, rapporté à l'aire de cette surface (S) (Larousse, 2019).

$$P = F/S \text{ en } N.m^{-2} \text{ (Newton par mètre carré)}$$

Un gaz exerce une force sur les surfaces et une pression le caractérise. S'il est composé d'un mélange de gaz, chaque gaz (i) est caractérisé par une **pression partielle** : c'est la pression (P_i) qu'il exercerait s'il occupait seul le volume entier occupé par le mélange, à la même température. Selon la loi de Dalton, la pression au sein d'un **mélange de gaz** parfaits est égale à la somme des pressions partielles de ses constituants. Soit x_i la fraction molaire du gaz i dans le mélange ($x_i = n_i/n_{tot}$, n en moles).

$$P_i = x_i * P_{tot} \text{ en } N.m^{-2}$$

et $\mathbf{P_{tot} = P_{i1} + P_{i2} + \ldots + P_{in}}$ pour un mélange de n gaz

L'air atmosphérique sec est un mélange de gaz avec 78,09 % de diazote (N_2), 20,95 % de dioxygène (O_2), 0,93 % d'argon (Ar), 0,035 % de dioxyde de carbone (CO_2) et des traces d'autres gaz. Ces proportions varient fortement dans une ruche : par exemple l'eau gazeuse vient s'ajouter aux gaz cités dans un air humide. Dans une enceinte fermée, **les molécules de gaz diffusent des zones où la pression partielle est la plus élevée vers les zones où elle est la plus faible**, jusqu'à que l'ensemble soit homogène. Dans ces conditions, les gaz ne forment pas de strates.

Ces notions essentielles de thermodynamiques ayant été exposées, intéressons-nous au fonctionnement thermodynamique de la ruche.

B- La ruche, un microclimat

La ruche peut être définie comme un **microclimat**, c'est-à-dire une **masse d'air autonome** dans un état individuel déterminé, s'opposant au macroclimat extérieur. Au sein même de la ruche, le couvain, les cadres de stockage, les angles de la ruche et l'espace proche du trou d'envol peuvent définir eux-mêmes des microclimats, interagissant entre eux selon une micro-météorologie. La ruche reste un **système thermodynamique** ouvert et les **influences extérieures** (météo, intervention de l'apiculteur) et surtout la **régulation par la colonie** influencent le microclimat de la ruche (Büdel, 1968).

En météorologie, les quatre paramètres observés sont la température, l'humidité, le vent et la pression. Comment évoluent ces paramètres dans la ruche ? Comment sont-ils régulés ?

1- Les sources d'énergie thermique de la ruche

a- Le soleil, source externe d'énergie

L'**irradiation globale** horizontale, soit l'énergie lumineuse réelle reçue du soleil à la surface de la terre en tenant compte des phénomènes météorologiques, varie de 1 000 à 1 700 kWh/m^2/an soit **114 à 194 W/m^2** du nord de la France au pourtour Méditerranéen (SOLARGIS, 2019). A titre de comparaison, il est conseillé un chauffage de 100 W/m^2 pour une maison mal isolée.

Seulement, cette source est externe à la ruche et suit un **cycle circadien et annuel** : le rayonnement est nul la nuit et varie du simple au vingtuple le jour selon la saison. Le rayonnement solaire est une **source cruciale d'énergie en hiver**, mais également une **contrainte en été**. Il **influence la ponte** de la reine qui pond préférentiellement au nord de la ruche en été et au sud en hiver (Lensky, 1964). Il influence **également la position de la grappe** hivernale qui se rapproche fréquemment du côté le plus chaud de la ruche ou du soleil levant (Riondet, 2018).

L'emplacement de la ruche joue un rôle important car **l'albédo du sol impactera directement l'insolation de la ruche**. Un sol à l'albédo et à la réflexivité élevées réfléchit les rayonnements (visible et thermiques) et augmente la quantité de rayons incidents à la ruche. **Une parcelle de pelouse ombragée**, à l'albédo variant de 0,15 à 0,3, apporte la meilleure **protection contre l'insolation estivale** (Lensky, 1964). Au contraire **un sol en béton favorise la surchauffe** de la ruche car, avec un albédo de 0,5, il réfléchit grandement les rayons solaires en direction de la ruche. La neige présente un albédo de 0,85 ce qui est très élevé. En hiver, elle réfléchit fortement les rayons solaires vers la ruche ce qui lui est bénéfique, bien qu'insuffisant. Inversement, la neige accumulée sur le toit d'une ruche empêchera son réchauffement par le rayonnement solaire (mais cet impact est atténué par son rôle isolant).

De plus, l'**emplacement de la ruche** joue également sur la **persistance d'une source d'énergie thermique externe au coucher du soleil** : un mur en béton aura par exemple accumulé de l'énergie thermique la journée qu'il restituera la nuit en partie à la ruche par rayonnement. Cet effet est d'autant plus important si la capacité thermique du matériau est élevée car la quantité d'énergie à restituer sera grande.

Cependant, **le soleil n'est pas la source principale d'énergie thermique**, bien qu'il puisse élever la température de la paroi de 30°C au-dessus de la température extérieure lors d'une belle journée d'été (Büdel, 1968). La source essentielle se situe au sein même de la ruche.

b- Les occupants de la ruche, sources internes d'énergie

En plaçant un lot d'abeilles dans un calorimètre adiabatique type Berthelot il est observé, outre l'élévation initiale de la température due à l'introduction des corps chauds, que **la température de l'air se maintient en oscillant faiblement avec une parfaite immobilité des abeilles**. Dans un second temps, lorsque la température commence à chuter, les abeilles s'agitent et la température varie brusquement par saccades. Cependant, la production d'énergie thermique perd en efficacité car la température n'est pas maintenue : l'agitation est simplement le reflet d'une perturbation des abeilles (Roth, 1965).

Les abeilles peuvent ainsi réchauffer l'air du calorimètre tout en restant immobile. **Le siège principal de la thermogénèse est le thorax**, dont la température peut s'élever de 10 à 15°C au-delà de la température abdominale (Esch, 1960 ; Kievits, 2019b). Cette élévation de température est assurée par les **micro-vibrations des muscles asynchrones thoraciques** qui puisent leur énergie dans les réserves des corps adipeux abdominaux ou dans le sucre du miel digéré (Bonnaffé et al., 2005 ; Ribbands, 1953). Chez l'Homme, lorsqu'un muscle travaille et selon le type de fibres constituant le muscle, de 75 à 80 % de l'énergie du travail sont dissipés sous forme d'énergie thermique. Lors de frissons, ce sont 95 % du travail qui sont transformés en énergie thermique (Lacour, 2011).

Les muscles asynchrones thoraciques ont donc un rôle double : moteur lors des phases de vol (ou de ventilation) et métabolique à des fins de thermogénèse. L'activité électrique est similaire dans les deux situations. Une énergie thermique équivalente à **une demie calorie est dissipée chaque minute** sans qu'aucun mouvement ne soit visible de l'extérieur (Esch, 1968). En effet la **contraction** des groupes musculaires antagonistes lors de la thermogénèse est **tétanique**. Elle ne permet pas le mouvement des ailes, contrairement aux phases de vol qui nécessitent des contractions alternées et rythmiques selon Esch *et al* (Kievits, 2019b). L'énergie thermique dissipée est largement multipliée lors des phases de vol effectif.

La contraction des muscles du vol n'est effective qu'après 48 heures suivant l'éclosion (Kievits, 2019b ; Stabentheiner et al., 2010). **La production est fluctuante à l'échelle individuelle**, entrecoupée de phases de repos, mais **ces fluctuations sont inapparentes à l'échelle de la colonie** car un relais s'effectue entre les membres de la colonie. L'**effet de groupe** commence à s'observer **à partir de 20 individus**, il permet une remarquable économie de matière énergétique (Roth, 1965). Cinquante à 100 individus sont nécessaires pour que la grappe se maintienne à 20°C (Simpson, 1968). Pour une grappe hivernale, un thermogramme (image obtenue avec une caméra thermique) révèle aisément la **disparité entre les températures thoraciques** des différents individus avec des pics dépassant de 3 à 5°C la température avoisinante, ce qui témoigne d'une **gestion collective de la température** (Stabentheiner et al., 2003).

Dans une moindre mesure, les réactions exothermiques du métabolisme cellulaire (réactions d'oxydo-réduction, catabolisme, synthèses, désaminations) et les réactions au niveau des organes à métabolisme actif (système nerveux, cœur…) participent à la thermogénèse.

L'insolation de la ruche participe à son réchauffement, mais les abeilles sont la source principale de l'énergie thermique, produite par la contraction des muscles thoraciques de chaque abeille. La thermogénèse est régulée à l'échelle de la colonie.

2- Les pertes thermiques

a- L'influence des conditions météorologiques

Outre l'ensoleillement du jour, le **vent** joue un rôle important sur les échanges thermiques en créant une **convection forcée**, ce qui diminue la température apparente au contact des parois de la ruche. En son absence, une couche d'air quasi-immobile (légers mouvements convectifs) se réchauffe ou se refroidit au contact de la ruche et joue un rôle isolant. S'il y a un courant d'air, **le taux d'échange thermique à la surface entre air et ruche augmente**. De l'air à -7°C et mobile à 32km/h donnera le même ressenti que de l'air statique à -23°C (Ricklefsand, Miller, 2005). Il aura également un impact fort sur le microclimat de la ruche s'il l'approche en direction du trou de vol, mais en règle générale le comportement des abeilles a un impact plus fort sur le microclimat du trou de vol que le vent. En effet la température au trou de vol est parfois supérieure à la température extérieure en cas de forte activité de butinage ou de ventilation, et ceci même de nuit (Büdel, 1968).

Après des **précipitations pluvieuses**, l'eau des surfaces va s'évaporer ce qui engendre un **refroidissement de ces surfaces** : la ruche transfère son énergie thermique à l'eau par conduction. L'air chaud peut contenir plus d'eau que l'air froid : 4,2 % à 30°C et 2,3 % à 20°C (Ricklefsand, Miller, 2005). Le phénomène d'**évaporation** est donc d'autant plus important que l'air est chaud. Lorsque l'air refroidit (par exemple la nuit), il peut saturer en humidité et l'eau qu'il contient est alors relarguée sous forme de précipitations après formation de nuages ou sous forme de condensation sur les surfaces. L'eau froide déposée refroidira d'autant plus la surface car sa capacité thermique est élevée.

La **neige** présente une conductivité thermique de 0,11 $W.m^{-1}.K^{-1}$, elle est inférieure à celle du bois : la neige exerce un très **bon rôle isolant sur le toit de la ruche** en hiver. Attention toutefois à son imperméabilité lorsqu'elle se transforme en glace : il sera nécessaire de dégager le trou de vol en l'absence de pare-neige (Bonnaffé et al., 2005).

b- Le rayonnement

Les abeilles et les cadres émettent un rayonnement absorbé par la paroi qui émet elle-même un rayonnement vers l'intérieur et vers l'extérieur. Les **pertes thermiques de la grappe hivernale** s'effectuent à hauteur de **30 % par le rayonnement** (Büdel, 1968). La ruche ne peut pas être considérée comme un corps homogène, mais le rayonnement émis par l'enveloppe externe de la ruche (toit, plancher, parois) est proportionnel, selon la loi de Stefan-Boltzmann corrigée, à la surface, la température à la puissance quatrième et à l'émissivité des matériaux ($P=\sigma S T^4 \varepsilon$).

Ainsi, si la température de la paroi augmente de 263,15K (-10°C) à 293,15K (20°C) soit d'un facteur 1,114, la **puissance du rayonnement thermique** est multipliée par 1,54 (en supposant l'émissivité constante). De même cette puissance **pourra varier entre le toit en tôle, le plancher en plastique ou la paroi en bois** car même pour une température identique l'**émissivité ε variera** entre ces éléments. On comprend donc qu'un bon isolant doit présenter une faible émissivité afin de réduire les pertes thermiques par rayonnement.

Le climat et les intempéries conditionnent l'intensité des pertes thermiques par conduction et convection. Pour une ruche donnée, les pertes thermiques par rayonnement ne dépendent que de la température de la paroi.

3- L'isolation thermique, de l'intérieur à l'extérieur

a- L'isolation individuelle

Le rapport entre la surface d'une abeille et son volume est thermiquement défavorable et le volume disponible pour des réserves d'énergie interne ne peut permettre de compenser individuellement ce déséquilibre. L'énergie thermique produite est rapidement dissipée et les variations de température cuticulaire sont rapides (Esch, 1968).

A l'échelle individuelle, une **forte densité de poils plumeux est présente à la surface du thorax**, siège de la thermogénèse. Ils améliorent les **propriétés isolantes** de la cuticule. Des abeilles mutantes nues doivent produire plus d'énergie thermique pour maintenir leur température centrale stable, c'est-à-dire que leur puissance thermique doit être supérieure (Southwick, 1985b). L'abeille noire (*Apis mellifera mellifera*) présente un hivernage facilité entre autres par une forte pilosité et un corps grand et large, ce qui réduit les pertes thermiques (Breyton, Margueritte, 2019).

b- L'isolation de groupe

La forme sphéroïde de la grappe permet une surface d'échange thermique minimale pour un volume de grappe fixe. Pour une sphère de rayon r, on note sa surface $S = 2\pi r^2$ et son volume $V = \frac{4}{3}\pi r^3$. On obtient $\frac{S}{V} = \frac{3}{2r}$. Si le nombre d'abeilles augmente, le rayon r de la grappe augmente et $\frac{S}{V}$ diminue. **Une grappe au nombre d'abeilles plus important possède un rapport entre surface et volume plus favorable.** Son centre est mieux isolé car l'épaisseur augmente donc la résistance thermique augmente.

Si les abeilles se compriment les unes contre les autres, la surface de contact et d'échanges thermiques avec l'air diminuent ainsi que les mouvements d'air entre abeilles, mais l'épaisseur de la grappe et ainsi sa résistance thermique diminuent également. Le rapport $\frac{S}{V}$ n'est donc pas le seul paramètre à prendre un compte, un équilibre est trouvé selon la température ambiante (Simpson, 1968). Inversement, **si la température ambiante dépasse 15°C**, les abeilles se dispersent, **la grappe disparaît**. Elles vont même jusqu'à sortir de la ruche lorsque la température est trop élevée (Heldmaier, Southwick, 1987).

L'isolation de groupe s'effectue également **autour du couvain** : la densité d'abeilles est fonction de la température extérieure. Ce **rideau d'abeilles crée une strate isolante** qui s'oppose aux transferts thermiques conductifs et convectifs : il conserve l'énergie thermique des cadres pleins qui possèdent une forte inertie thermique. Autour des cadres « vides » (œufs, jeunes larves), la présence d'un rideau d'abeilles de part et d'autre du cadre **piège l'air dans les alvéoles** (Kievits, 2019b). L'air piégé devient statique et très bon isolant.

L'obturation des ruelles entre les cadres module également les mouvements convectifs de l'air. L'afflux d'abeilles sur le haut des cadres lors du retrait du couvre-cadre pour limiter les fuites thermiques permet de repérer facilement les cadres garnis de couvain (Kievits, 2019b).

c- L'isolation de la ruche

i- Isolation par les cadres

Soixante pour cent des pertes peuvent s'effectuer à travers les cadres (ou rayons) en période de fort gradient thermique (Büdel, 1968).

Les **cadres de miel latéraux** jouent un double **rôle de tampon thermique et d'isolant** (λ_{miel} = 0,324 $W.m^{-1}.K^{-1}$ et c_{miel}=2424 $J.kg^{-1}.K^{-1}$). Le miel conduit deux fois moins la chaleur que l'eau et reste un isolant médiocre mais sa capacité thermique est élevée ce qui lui confère une inertie thermique : il peut accumuler de l'énergie thermique en journée et la restituer la nuit (Nguyen and Balasubramaniam, 2011).

L'air situé entre les cadres ou dans les alvéoles joue également un rôle isolant : **lorsqu'il est statique** λ_{air} = 0,026 $W.m^{-1}.K^{-1}$, ce qui le rend **10 fois plus isolant que le miel** et meilleur isolant que la laine de verre. Cependant, puisque l'air n'est pas toujours emprisonné et qu'il peut circuler, cette isolation est amoindrie par les mouvements d'air. Ces propriétés sont de plus modifiées lorsque l'air est humide.

Les **partitions** parfois utilisées pour resserrer la colonie au centre de la ruche en hiver peuvent être composées de bois, de liège, ou de polystyrène expansé par exemple ($\lambda_{polystyrène}$ variant de 0,036 à 0,058 $W.m^{-1}.K^{-1}$). Elles ont la forme d'un cadre et viennent s'insérer à la place de l'un d'eux : ce sont de bons **isolants latéraux, mais ils ne protègent que deux des six faces** exposées (Bruneau, 2009). Les partitions sont parfois **recouvertes d'aluminium** (Figure 19) qui a un fort pouvoir **réfléchissant des rayons infrarouges** (supérieur à 90 % entre 200 nm et 5 µm) et diminue ainsi les pertes thermiques par rayonnement.

Figure 19 : Partition isolante recouverte d'un isolant thermique à bulles d'air aluminisé. Source : B. Hugonet.

L'orientation des rayons selon le trou de vol influence les déperditions d'énergie thermique : elles sont de 21 % plus élevées s'ils sont orientés perpendiculairement à celui-ci par rapport à une orientation parallèle. Les transferts thermiques convectifs sont en effets favorisés. Pourtant, les colonies les construisent perpendiculairement au trou de vol dans les gîtes naturels, ce qui a été reproduit dans les ruches (Büdel, 1968). Ainsi, cette orientation ne peut pas être attribuée à des raisons d'isolation thermique.

ii- Isolation par les parois de la ruche

Les parois du corps de ruche sont essentielles dans l'isolation, l'influence des conditions extérieures s'opère essentiellement par leur biais. **Des parois bien isolées diminuent le taux de mortalité hivernal** (Büdel, 1968). Une ruche bien isolée consomme moins de ressources selon Villumstade (Simpson, 1968). Cependant, **une sur-isolation peut s'avérer néfaste en été** lorsque la ruche s'échauffe au soleil.

Les parois des ruches Dadant, d'épaisseur standard 24 mm, sont fabriquées essentiellement en bois, un bon isolant thermique naturel (λ_{bois} variant de 0,13 à 0,29 $W.m^{-1}.K^{-1}$ selon l'essence d'arbre utilisée). A noter que $\boldsymbol{c_{bois}}$ **=2500 $J.kg^{-1}.K^{-1}$** : en comparaison, c_{eau} =4138 $J.kg^{-1}.K^{-1}$ et $c_{béton}$ =880 $J.kg^{-1}.K^{-1}$. Le bois peut donc stocker trois fois plus d'énergie que le béton avant de s'échauffer et inversement : il **s'échauffe lentement et se refroidit lentement, comme le miel**.

Certaines ruches sont construites en polystyrène et apparemment mieux isolées ($\lambda_{polystyrène}$ variant de 0,13 à 0,29 $W.m^{-1}.K^{-1}$ selon sa densité). Toutefois $c_{polystyrène}$ =1450 $J.kg^{-1}.K^{-1}$, le polystyrène se refroidit et s'échauffe plus vite que le bois.

Les **poignées creusées dans les parois** créent des points de **fuite thermique car l'épaisseur en bois est réduite** : l'isolation d'une paroi constituée d'un matériau homogène est directement proportionnelle à son épaisseur ($R_n = e/ \lambda_n$, page - 68 -).

iii- Isolation par le toit

Un toit clair protège de l'insolation estivale, par augmentation de la réflexion des rayons solaires (albédo élevée).

La tôle est un très mauvais isolant (λ_{acier}=50 $W.m^{-1}.K^{-1}$), **l'isolation sera assurée** par le nourrisseur couvre-cadre ou le couvre-cadre, généralement en bois. Le nourrisseur crée **une couche d'air statique entre la ruche et le toit** qui joue un rôle isolant. L'air chaud atteignant le nourrisseur se refroidit et l'humidité relative augmente jusqu'à saturation. La condensation pourra ainsi s'y accumuler, épargnant le cœur de la ruche (Bruneau, 2009).

Certains toits sont en **bois tôlé**, assurant isolation et résistance aux intempéries. Du **polystyrène** peut être ajouté au-dessus du couvre-cadre pour renforcer l'isolation, tout comme un **papier bulle revêtu d'aluminium** qui allie isolation par l'air enfermé (ce qui réduit la conduction) et isolation par la réflexion des rayonnements thermiques (équivalent à 8 cm de laine de verre).

En hiver, la couche de neige déposée sur le toit de la ruche est un très bon isolant thermique (se référer à la page - 77 -).

iv- Isolation par le plancher

Le plancher peut être plein, partiellement aéré ou **entièrement aéré**. Dans ce dernier cas un **tiroir** en bois ou en métal peut être inséré **pour obturer l'aération afin d'éviter que l'air froid ne s'engouffre** dans la ruche en hiver. Si le tiroir est plein, il forme une planche de bois dont l'isolation est proche de celle des parois.

Cependant, **l'aération permet une évacuation de l'humidité** et évite la condensation à l'origine de moisissures des cadres de rive et du plancher. Il est conseillé d'**incliner les ruches vers l'avant** pour que les gouttelettes formées par condensation sur le plancher s'évacuent hors de la ruche. Cela évite également la pénétration de l'eau de pluie (Bonnaffé et al., 2005).

Une réduction du trou de vol peut être réalisée en hiver. On observe fréquemment l'effet d'un **microclimat plus froid à proximité du trou de vol** que dans le reste de la ruche (Büdel, 1968).

v- Isolation par la peinture

La peinture à l'**aluminium** engendre des **températures internes plus élevées**, ce qui est favorable en hiver mais réduit la récolte en miel l'été. Le badigeonnage de la ruche à la **chaux** en été est **efficace contre la surchauffe** car son pouvoir réfléchissant est élevé (Lensky, 1964).

vi- Isolation par le positionnement

Le positionnement de la ruche sous un arbre à feuilles caduques lui permet de profiter de l'**ombre en été** sans la priver de l'énergie solaire en hiver. Le placement des ruches **les unes contre les autres en hiver** réduit les pertes d'énergie thermique latérale et les deux grappes peuvent se positionner sur les parois mitoyennes (Büdel, 1968). Les ruches peuvent également être groupées par quatre, en carré.

L'isolation de groupe pallie le manque d'isolation individuelle. L'isolation de la ruche est contrôlée par l'apiculteur. Elle est dépendante des éléments utilisés, de leur disposition, des matériaux qui les composent et de l'emplacement de la ruche.

4- La circulation d'air au sein de la ruche : les vents du microclimat

a- Structuration volumique, points d'aération et mouvements d'air

Un **corps de ruche Dadant 10** cadres représente un volume de 54L, ce qui **dépasse grandement le volume des gîtes naturels** occupés par les colonies. Une fois remplis de 10 cadres bâtis, eux-mêmes remplis de couvains et de réserves, le volume d'air est réduit de moitié environ. A cela s'ajoutent les abeilles recouvrant les cadres. Le volume d'air résiduel approche alors les 10L. **Ce volume est scindé** en 11 espaces verticaux, un espace au sol et un dernier au plafond : l'espace réduit laisse peu de place aux mouvement convectifs et **l'effet cheminée est très peu présent** (Büdel, 1968).

La ruche Dadant présente une à **deux entrées d'air** principales : **l'entrée de la ruche** (appelée trou de vol) et **l'aération éventuelle du plancher**. L'orientation de la ruche par rapport aux vents dominants, le climat local ou la taille de la colonie modifient l'aération (Bonnaffé et al., 2005). Selon Lindauer (1955), fabriquer une ruche aérée est une erreur. Une seule entrée d'air matérialisée par le trou de vol devrait être présente. Un trou de vol au-dessus du couvain ne semble pas engendrer de déperditions d'énergie thermique, la continuité thermique existant entre les deux étant due aux allers-retours des abeilles plus qu'à un effet cheminé. La dimension du trou de vol n'est pas préoccupante s'il s'agit du seul orifice (Büdel, 1968).

Ces ruches (Dadant 10 cadres) ne présentent **pas d'aération au niveau du toit**. Les toits chalets possèdent un trou d'aération mais son utilité est fonction des éléments placés entre le corps et le toit, selon leur perméabilité à l'air. Une association couvre-cadre, nourrisseur couvre-cadre et isolant ne laissent que peu de place pour le passage d'air.

b- Les gaz de la respiration

L'équation bilan de la respiration s'écrit : **$C_6H_{12}O_6$ (Glucide) + $6O_2$ -> $6CO_2$ + $6H_2O$ + Énergie**.

Un groupe de 100 abeilles peut consommer 2,24 mL/abeille/h d'O_2 à 20°C (Roth, 1965). Rapporté à une colonie de 30 000 individus, cela représenterait 1,12L d'O_2 par minute. L'effet du groupe diminue cependant grandement la consommation. Toutefois, cela va créer des différences de pression partielle entre les **zones de forte consommation** comme le **nid à couvain**, où la teneur en O_2 s'abaisse, et les zones de stockage ou inhabitées.

Expérimentalement (Southwick, Moritz, 1987), la teneur en O_2 dans un groupe de 2 000 abeilles oscille entre 18,7 % et 19,4 %. Au contraire, la teneur en CO_2 va s'élever lorsque la teneur en O_2 diminue, elles oscillent en opposition de phase. La teneur en CO_2 varie entre 1,6 % et 2,1 % dans cette même expérience. D'autres études plus anciennes rapportent des teneurs en CO_2 variant de 0,2 % à 0,7 % en été et de 1,18 % à 3 % dans la grappe hivernale. En condition de confinement expérimental (colonie fermée hermétiquement), la teneur s'élève jusqu'à 9,4 %. A partir de 40 % de CO2, les abeilles sont immobiles (effet anesthésique) (Deyme, Begue-Deyme, 1977).

Les taux de CO_2 mesurés sont dans tous les cas bien supérieurs aux 0,035 % atmosphériques. A titre de comparaison, l'air expiré par un Homme contient environ 16 % d'O_2 et 4,5 % de CO_2.

Selon l'équation, **la respiration conduit également à la production de vapeur d'eau** qui contribue à augmenter l'humidité relative de l'air ambiant. Un renouvellement de l'air va être nécessaire.

c- La ventilation

La ruche représente un espace presque clos dans lequel s'applique la loi de Dalton sur l'égalité des pressions partielles : les gaz s'homogénéisent par diffusion et ne forment pas de strates. En l'absence de ventilation, l'eau et le dioxyde de carbone diffusent selon des zones, des pressions partielles élevées vers les plus faibles, sans réel mouvement d'air. Tous **les individus de la ruche homogénéisent les gaz et la température par leurs mouvements** (Büdel, 1968).

Les ouvrières, notamment les butineuses, **assurent la circulation d'air en ventilant** grâce à leurs battements d'ailes. Elles se placent par centaines au-dessus et sur les côtés des cadres sur lesquels elles s'agrippent solidement et battent des ailes selon un angle et un plan de vibration qui diffèrent de ceux en vol (Chauvin, 1968b). L'air propulsé tourbillonne vers l'arrière des ouvrières et circule autour des cadres du toit vers le plancher puis remonte au centre vers le toit. La ventilation **permet de réguler la température, l'humidité, la pression partielle en dioxyde de carbone et en dioxygène**. La ventilation **peut atteindre 48 à 60L à la minute** (Chauvin, 1968b ; Heldmaier, Southwick, 1987). Les mouvements d'air ne sont pas de réels flux mais s'apparentent à des turbulences (Büdel, 1968).

Des ventileuses placées à proximité du trou de vol, orientées tête vers l'intérieur de la ruche, peuvent diriger le flux d'air vers l'extérieur de la ruche : l'air « expiré » est alors chaud, riche en CO_2 et vapeur d'eau et appauvri en O_2. Lorsqu'elles cessent leur activité, de l'air frais, riche en O_2 et pauvre en CO_2 entre dans la ruche : l'air « inspiré » renouvelle celui de la ruche. Cette deuxième phase est plus rapide. Un cycle renouvelle 147 mL d'air en moyenne. Près de trois cycles par minute sont observés en moyenne en journée, soit 425 mL/mn environ. Cela confirme l'idée qu'à l'échelle du groupe la consommation en dioxygène par abeille diminue.

On en observe sept fois moins la nuit (Southwick, Moritz, 1987). **Contrairement aux vertébrés, l'expulsion d'air semble ici active et l'influx passif**. Les échanges sont plus turbulents si la différence de température entre l'extérieur et l'intérieur est grande (Büdel, 1968).

Un **défaut de ventilation** notamment en hiver engendre une **humidité excessive** et des **moisissures** peuvent se développer sur les cadres à distance de la grappe, là où l'air se refroidit et la vapeur d'eau se condense. L'isolation ne doit pas compromettre l'évacuation de l'air humide.

A noter que la ventilation a aussi un rôle dans la communication au sein de la colonie, elle permet de disperser les phéromones libérées par la glande de Nasanov. Ce phénomène est observé par exemple lorsque la ruche subit un petit choc (l'essaim vrombit) ou lorsque les abeilles battent le rappel (description page - 37 -), auquel cas l'abdomen est orienté obliquement vers le haut (Chauvin, 1968b).

La colonie influence les mouvements d'air au sein de la ruche par la ventilation. Cela permet d'évacuer l'excès d'humidité et de CO_2 et le renouvellement en O_2. La ventilation est aussi l'un des mécanismes de thermorégulation de la colonie.

5- La régulation fine de la température

a- La thermoréception

Les ouvrières sont sensibles à la température notamment *via* leurs antennes, mais d'autres récepteurs corporels existent.

Le **fonctionnement des récepteurs** semble être celui d'un **thermostat simple**. Lorsque le seuil inférieur de température est atteint, la fréquence de l'influx nerveux augmente et la thermogénèse se déclenche jusqu'à une température corporelle supérieure à la température moyenne. La thermogénèse s'arrête et le refroidissement du corps s'effectue suivant la loi de Newton (Esch, 1968). On parle de **« chaleur pulsée » : la température thoracique varie en dents de scie**, et ceci sans qu'aucune activité ne soit visible (Chauvin, 1968c).

Plus précisément, l'excitation des thermorécepteurs purs est phasique-tonique. La fréquence des impulsions nerveuses est premièrement stationnaire puis augmente fortement lorsque la température varie. Elle diminue ensuite et reste à un état stationnaire différent de l'état de pré-stimulation si la température reste constante. On observe un influx supplémentaire par seconde pour une diminution de 0,25°C (Figure 20).

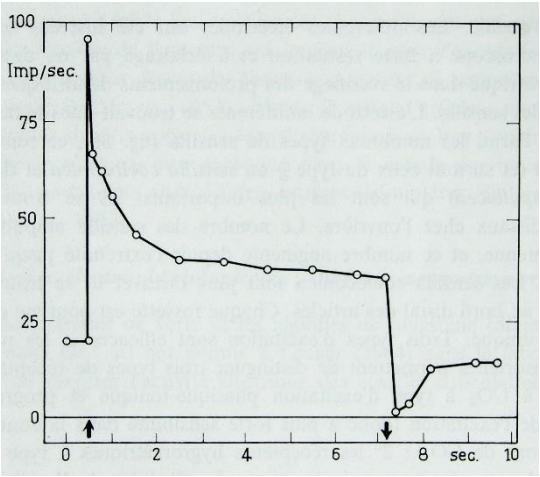

Figure 20 : Réaction d'un thermorécepteur de l'abeille au refroidissement par un courant d'air (Heran, 1968). Air ambiant à 26°C. Flèche : début et fin du courant d'air à 23°C.

A 41-45°C l'activité stationnaire est nulle : il n'y a plus d'influx nerveux. Des récepteurs mixtes (température-humidité par exemple) sont aussi impliqués et leur fonctionnement est plus complexe (Heran, 1968).

L'attirance pour les températures élevées, appelée **thermotaxie**, semble être **présente chez les jeunes ouvrières** (moins de sept jours de vie) et s'amoindrir avec l'âge. Cette variation va de pair avec le passage du rôle de nourrice aux futurs rôles attitrés qui n'ont plus de lien direct avec la source chaude, soit le nid à couvain (Heran, 1968). Les nourrices qui assurent le rôle de chauffeuses du couvain perçoivent sa température en touchant la surface des opercules avec leurs antennes (Kievits, 2019b).

b- Topographie thermique corporelle

La température corporelle varie selon la région du corps étudiée : on parle de topographie thermique corporelle. Une chute de température des organes profonds jusqu'à la surface corporelle a été mise en évidence par Claude Bernard chez les mammifères. L'organisme peut être schématisé en deux parties : un **noyau central dont la température est finement régulée** (siège de l'homéothermie) et une **enveloppe périphérique à la température variable**. **L'abdomen et le thorax sont thermiquement indépendants** y compris durant les phases de vol (Roberts, Harrison, 1999).

Le thermogramme d'une abeille posée sur une vitre (Figure 21) illustre la topographie thermique tégumentaire : un **gradient thermique** s'observe du thorax (Sp2 : 39,5°C) à la patte (Sp1 : 18,4°C), en passant par l'abdomen (Sp4 : 22,4°C). Il s'agit ici de températures superficielles, qui illustrent la disparité des températures selon les régions corporelles d'un même organisme.

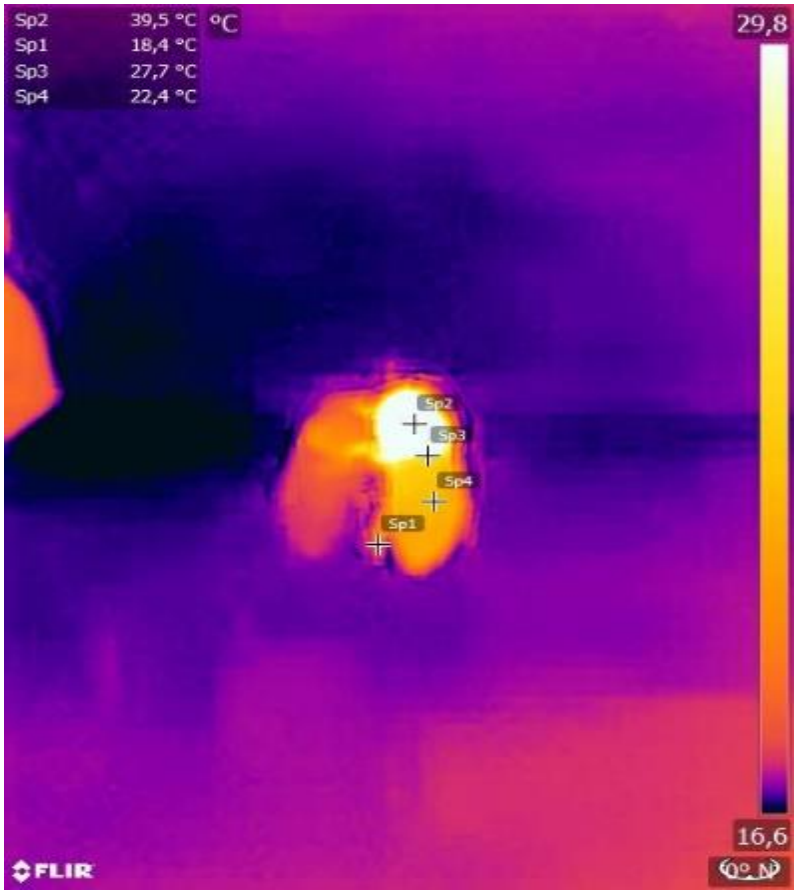

Figure 21 : Thermogramme illustrant la topographie thermique tégumentaire d'une abeille. Source : B. Hugonet.

c- Le thermopréférendum

Le thermopréférendum est la **température préférentielle recherchée par l'animal**. S'il peut se déplacer en divers lieux aux températures variées, il se placera préférentiellement dans celui dont la température est la plus proche de son thermopréférendum.

L'abeille détient presque tous les mécanismes de thermorégulation retrouvés dans l'ordre des insectes. Durant les 48 premières heures de vie, le jeune adulte est ectotherme (Stabentheiner et al., 2010). **Dès deux jours d'âge**, l'abeille adulte est **endotherme** : elle est capable de générer sa propre énergie thermique. Sa petite taille et son rapport surface-volume défavorable ne lui permet pas de maintenir sa température constante en tant qu'individu isolé, **la régulation est collective** (Kievits, 2019b).

La colonie possède un comportement à **tendance homéotherme en période diurne** : la température corporelle centrale est relativement stable en dépit des variations de la température extérieure. Cependant, son **comportement nocturne** est celui d'un **poïkilotherme** : la température corporelle centrale varie avec celle du milieu extérieur. Les importantes variations de température interne que ces insectes présentent en font des hétérothermes, défini par Himmer et Weinlande comme suit : animaux dont la température présente des oscillations considérables mais qui possèdent un pouvoir thermorégulateur pouvant fixer au corps une température particulière suivant le milieu ou le besoin (Esch, 1968).

En journée, la thermogénèse diminue lorsque la température se rapproche du thermopréférendum. Il est très variable selon l'état physiologique de la colonie (grappe hivernale, élevage de couvain, abeille isolée ou en groupe …) et semble influencé par la température de l'air plutôt que par celle du substrat (Lavie, Roth, 1952). Un thermopréférendum de 32,8°C en hiver et de 35°C en été est proposé (Esch, 1968) mais son interprétation dépend étroitement des conditions d'expérimentation et du statut physiologique. Il semble valable chez les jeunes ouvrières mais est beaucoup plus fluctuant chez les abeilles âgées que sont les butineuses (Heran, 1968). La consommation en sucre à l'échelle du groupe augmente si la température diminue sur l'intervalle allant de 40 à 15°C ce qui témoigne d'un stress pour la colonie (Chauvin, 1968c).

La nuit, l'intensité du métabolisme est 10 fois moins importante. Son intensité augmente lorsque la température ambiante diminue (Roth, 1965). Le métabolisme est ainsi fortement réduit tout en assurant une température corporelle et une température du couvain minimale.

Si la **température corporelle** de l'abeille s'abaisse **en-dessous de 10°C** ou s'élève au-dessus de 45°C, elle entre en **torpeur** respectivement hypothermique et hyperthermique : il s'agit des températures corporelles limites critiques pour la survie de l'abeille (Heran, 1968).

d- L'homéothermie individuelle

Lors du butinage, la température thoracique est de 10°C supérieure à la température extérieure lorsque celle-ci se situe entre 17 et 25°C (Esch, 1968). La différence décroît ensuite avec l'élévation de la température ambiante. Les températures sont égales pour un vol à 47°C environ. Toutefois, la température corporelle de l'abeille ne varie pas au cours du vol. Il y a donc une régulation thermique individuelle **pour éviter l'hyperthermie** due à la production importante de chaleur par les muscles du vol. Entre 21 et 33°C, l'homéothermie est assurée par une **variation de la production de chaleur métabolique**. De 33 à 45°C, la **perte de chaleur par évaporation d'eau** est tout aussi importante que la diminution du métabolisme pour éviter l'hyperthermie. Elle se réalise **par le flux aérien trachéal, par régurgitation et par pertes trans-cuticulaires**. La température maximale de vol est de 49°C selon Coelho (Roberts, Harrison, 1999).

Dans des conditions froides, le maintien de la température est assuré par les **contractions musculaires** comme expliqué précédemment (page - 76 -). Avant deux jours d'âge, la production de chaleur par les muscles du vol n'est pas efficace. **Les jeunes** imagos ectothermes sont **réchauffés par la colonie**. Ils visitent les cellules du nid à couvain pour les nettoyer, se réchauffer et accélérer le développement des muscles du vol afin de devenir endotherme (Stabentheiner et al., 2010).

e- Le couvain et la régulation locale de température

La température du **couvain** d'ouvrières est **maintenue autour de 35°C en son centre** tandis qu'elle est comprise entre 30 et 34°C à sa périphérie et dans le couvain mâle ; en l'absence de couvain, la température d'un cadre recouvert d'ouvrière est d'environ 25°C (Le Conte, Arnold, 1988 ; Decourtye, 2018 ; Heldmaier, Southwick, 1987 ; Bonnaffé et al., 2005).

Le couvain peut survivre expérimentalement deux jours à 30-31°C ou à 37-38°C, températures qui semblent être les limites vitales (Heran, 1968). L'organogénèse a lieu lors du stade nymphal, lorsque le couvain est operculé. S'il est maintenu longtemps en dehors de ses limites de température (à moins de 32°C), des malformations des ailes, des pattes et de l'abdomen sont observées ainsi que des défauts d'apprentissage selon Stabentheiner (Kievits, 2019b). S'il reste une heure à 20°C, 10 % des nymphes seront mal orientées dans la cellule ce qui rendra leur émergence impossible et entraînera leur mort.

La **finesse de la régulation thermique** à hauteur du couvain est **fonction de son stade de développement** : les variations sont très faibles à hauteur des œufs (0,5°C), et atteignent 3 à 4°C à hauteur du couvain operculé. L'agitation thermique aux alentours du couvain augmente avec son âge (Büdel, 1968). La température du couvain est régulé plus finement que la température ambiante (Stabentheiner et al., 2010).

Durant l'hivernage, c'est lors de la reprise de la ponte que l'isolation de la ruche est la plus importante, pendant le mois de janvier en France notamment dans le sud (Riondet, 2018). L'élévation de température est assurée par la thermogénèse thoracique de chaque abeille. Toute la zone occupée par le couvain doit être réchauffée, et ce **jusqu'à que les températures extérieures soient clémentes**, généralement en avril (Bruneau, 2009). Le recouvrement du cadre par les abeilles assure un réchauffement et une isolation du couvain en réduisant les déperditions d'énergie thermique. Des **abeilles chauffeuses** ayant plus de deux jours d'âge

(qui font partie du groupe des nourrices) mais également des faux-bourdons assurent la thermogénèse : ils **pressent leur thorax contre les opercules** ce qui optimise le transfert énergétique et crée un point chaud qui irradie vers les cellules voisines (Stabentheiner et al., 2010). Une abeille peut rester en place jusqu'à 30 minutes selon Tautz *et al* (Kievits, 2019b). Le couvain dissipe lui-même de la chaleur, son métabolisme au dernier stade larvaire étant égal à celui d'une abeille adulte au repos (Esch, 1968 ; Simpson, 1968) : c'est alors lui qui réchauffe les abeilles non chauffeuses. Les butineuses de retour à la ruche assurent un léger chauffage également car leur température thoracique s'est élevée lors du vol : elle doit être de 30°C minimum pour pouvoir voler (Kievits, 2019b).

En été, l'abaissement de la température (appelée aussi **thermolyse**) repose d'abord sur la **dispersion des nourrices** : la densité d'abeille couvant le couvain s'amoindrie selon Kronenberg et Heller (Kievits, 2019b). C'est ensuite l'**évaporation d'eau ou de nectar** grâce aux turbulences d'air formé sous l'action des centaines de ventileuses qui assure le relai. Le nectar est étalé par des « coups de langues » qui optimisent l'évaporation (Heran, 1968). L'évaporation de ces liquides dispersés est endothermique : elle consomme 2430 J/g pour de l'eau pure à 30°C (Ricklefsand, Miller, 2005). Ventilation et évaporation abaissent la température du couvain (Bonnaffé et al., 2005 ; Kievits, 2019b ; Ribbands, 1953). **L'eau est d'une importance cruciale** notamment lors de températures élevées : un bon approvisionnement permet d'assurer la thermorégulation et l'alimentation des larves, ce qui favorise la ponte de la reine. Une ruche plus exposée à de hautes températures fournira une récolte en miel diminuée (Lensky, 1964).

L'espace situé entre la colonie et les parois de la ruche peut présenter une température supérieure à la température extérieure. En effet **aucun contrôle ne s'effectue en marge de la ruche, sur les cadres inutilisés** (Bonnaffé et al., 2005).

f- La grappe hivernale

i- Se regrouper pour survivre

Lorsque la grappe se forme, la **seule vocation** de la thermogénèse est d'**assurer une température compatible avec la survie** des abeilles : elle doit rester au-dessus du seuil de coma de 8°C (Simpson, 1961). La température de la grappe se situe généralement autour de 20°C, rarement vers 15°C, mais la température thoracique individuelle varie de neuf à 36°C environ (Esch, 1968 ; Bonnaffé et al., 2005 ; Stabentheiner et al., 2003).

La capacité de thermogénèse est plus faible en hiver à cause d'un rationnement de la nourriture et donc un déficit quantitatif d'énergie. La production énergétique est de 0,11 calorie par abeille et par minute en moyenne en hiver, bien en-deçà des 0,26 en été (Roth, 1965). **La grappe**, par sa thermodynamique particulière, **compense en partie ce déficit** de production par une meilleure isolation : plongée dans un air à 13°C, une abeille isolée devra produire 0,65 calories par minute (cal/mn) pour maintenir sa température contre 0,26 cal/mn si les abeilles sont groupées par 100 (Roth, 1965).

La consommation d'oxygène augmente lorsque la taille de la grappe diminue selon la relation « Consommation en oxygène = 22,69 *x* Masse de l'essaim $^{-0,479}$ » (Southwick, 1985a).

De même, **la consommation en miel par abeille augmente lorsque la taille de la grappe diminue**, notamment en dessous de 18 000 abeilles (Chauvin, 1968c ; Free, Racey, 1968). Il semble nécessaire de n'hiverner que des colonies de bonne taille en regroupant celles dont la population est insuffisante.

La **proportion d'abeilles ayant une production active de température** est d'environ **15 % dans le corps central** de la grappe et diminue de façon centrifuge. La température thoracique des abeilles peut passer de 30,4 ± 3,22°C dans le corps central de la grappe à 12,1 ± 1,92°C à sa surface (Stabentheiner et al., 2003), pour une température ambiante de 5,5°C à trois centimètres de la grappe.

La structure de la grappe se schématise en un noyau interne où les abeilles se meuvent et une **couche externe d'abeilles étroitement serrées** et orientées radialement, tête vers le centre (Figure 22). La couche externe joue un **rôle essentiel dans l'isolation** de la grappe (Heinrich, 1980). Une couche intermédiaire existe lorsque les températures sont clémentes, les abeilles y sont statiques et orientées tangentiellement (Büdel, 1968 ; Simpson, 1968).

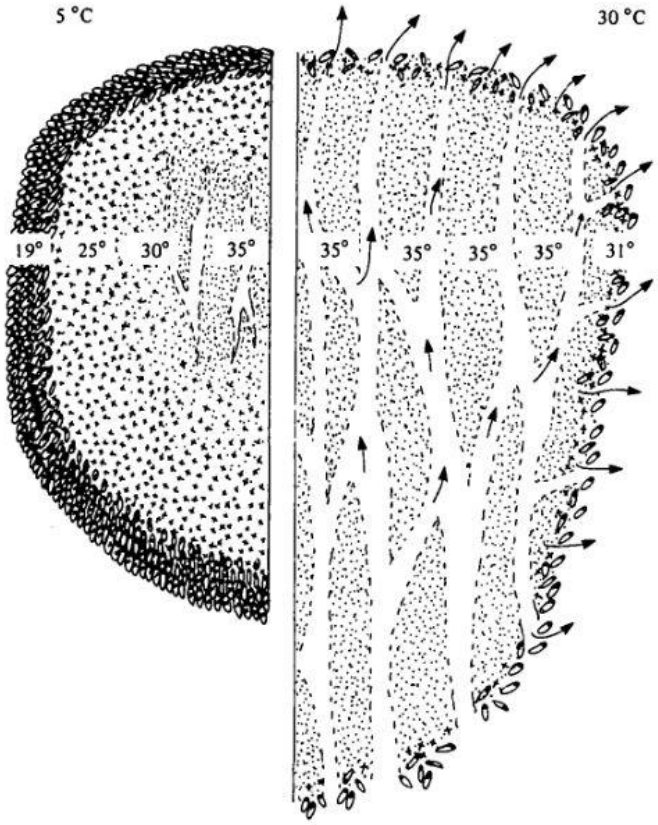

Figure 22 : Structuration thermique de la colonie d'abeilles lorsque la grappe hivernale est formée (à gauche) ou lorsque les températures sont chaudes (à droite) (Heinrich, 1980).

ii- La dynamique de la grappe

Hallund en 1956 a dénombré les abeilles selon leur emplacement après euthanasie de la colonie en ruche au mois de janvier: 4 345 se situaient sur les rayons (71 %), 1 149 dans les cellules (19 %), 300 aux bords des cadres et 250 au-dessus des cadres (Heran, 1968). La grappe a tendance à se regrouper sur des rayons vides car la conductivité de l'air emprisonné est plus basse que celle du miel (λ_{miel} = 0,324 et $\lambda_{air\ statique}$ = 0,026). En effet le miel étant mauvais isolant le rayon joue alors un rôle similaire à une ailette de refroidissement (Simpson, 1968). La grappe se situe à proximité du trou de vol en début d'hiver et sa **position est influencée par la paroi la plus chaude**, par exemple elle pourra se placer contre une paroi mitoyenne à une autre ruche habitée (Büdel, 1968).

Une lente **rotation** s'effectue **entre les abeilles de la périphérie et du centre** pour assurer la survie de chacune. La rotation associée aux déplacements actifs assure le réchauffement des abeilles étant passées sous le seuil d'engourdissement de 13°C. **Après passage au centre** de la grappe, **l'abeille doit consommer du miel ou sirop** afin de pouvoir générer de l'énergie thermique : elle perce l'opercule de l'alvéole remplie de miel et le trou s'agrandit au besoin pour accéder aux réserves. Elle peut stocker jusqu'à 40 mg de miel dans son estomac (Esch, 1968). Les abeilles jeunes et âgées sont mélangées sans placement préférentiel. Les abeilles du noyau ont un rectum plus rempli et un estomac plutôt vide en comparaison des abeilles présentes en périphérie (Heran, 1968).

Un **phénomène de contraction de la grappe** s'observe **en réponse à une diminution de la température** persistante (Tableau V), le volume peut ainsi diminuer de 55 % et la surface de 40 % lorsque la température extérieure passe de quatre à -23°C (Severson, Erickson Jr, 1990).

Tableau V : Volume de la grappe et diamètre associé en fonction du nombre d'abeilles, d'après Severson et Erikson Jr (1990).

Nombre d'abeilles	Volume de la grappe à 4°C (cm^3)	Diamètre de la grappe à 4°C (cm)	Volume de la grappe à -8°C (cm^3)	Diamètre de la grappe à -8°C (cm)
18 000	12 800	29,02	7 162	39,92
40 000	29 859	38,5	16 452	31,54
65 000	49 492	45,56	25 592	36,56

Ce phénomène **diminue la surface de déperdition et réduit les mouvements d'air** entre individus, mais un équilibre doit être trouvé entre réduction de la surface d' échange et conservation d'une strate isolante (composée d'abeilles) assez épaisse afin que la résistance thermique ne chute pas (Simpson, 1968).

Si la température extérieure diminue, la température du centre de la grappe augmente ce qui assure une température minimale en périphérie. Si la température extérieure chute de zéro à -12°C, la température centrale de la grappe augmente de 25°C à 33°C (Büdel, 1968). Selon Oliver (2016), l'efficacité est la plus élevée (c'est-à-dire le moins d'énergie dépensée et le moins d'aliment consommé pour se maintenir à même température) lorsque la température extérieure se situe entre cinq et 10°C. Au-delà de 10°C, l'efficacité chute : la mécanique de la grappe change radicalement (Kress, 2017).

Expérimentalement, **une secousse de la ruche va perturber la température centrale de la grappe** : un bref ébranlement à distance de la ruche l'augmentera de 2°C et le retour à l'état initial nécessitera deux heures. Des vibrations à distance prolongées l'augmenteront de 5°C et le rétablissement nécessitera une demi-journée. Enfin, une vraie secousse de la ruche peut augmenter la température de 10°C et le retour à l'état initial peut nécessiter deux jours. La température s'élève également en dehors de la grappe. Une vibration représente donc un **stress pour la colonie** (Büdel, 1968). Si la perturbation est régulière, les abeilles peuvent s'habituer.

iii- Le microclimat en présence de la grappe

En dehors de la grappe, le climat de la ruche suit les lois de la physique et est impacté directement par le climat extérieur (Figure 23). **La température interne, à distance de la grappe, est parfois inférieure à la température extérieure** après plusieurs jours de gelées si la température du jour augmente rapidement (Büdel, 1968).

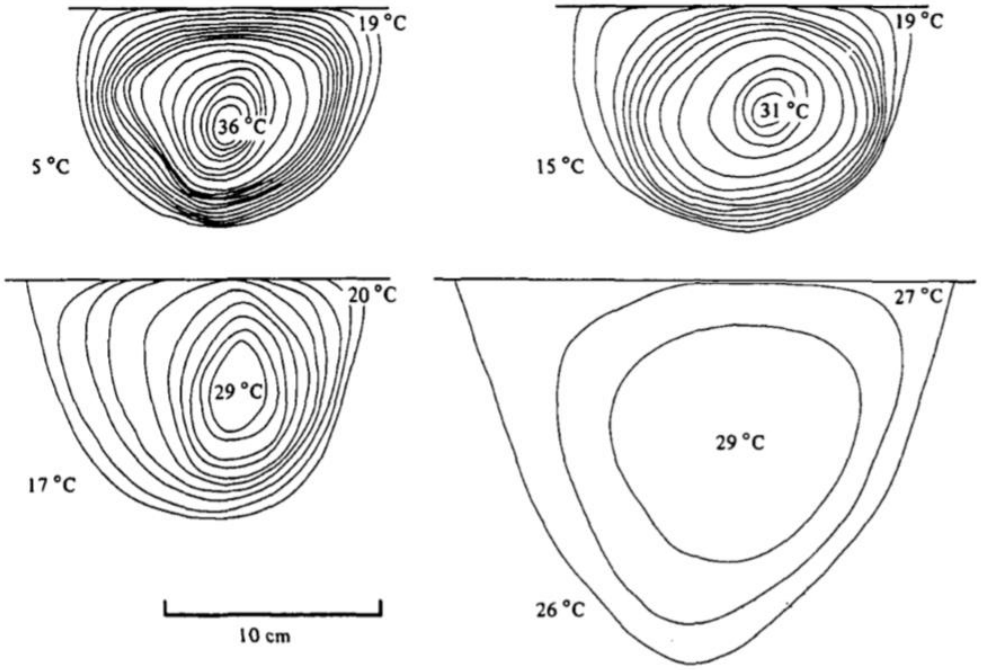

Figure 23 : Isothermes de 1°C au sein de la grappe hivernale pour une colonie de 5300 abeilles, selon quatre températures ambiantes (Heinrich, 1980).

Le thermopréférendum est fonction de l'état physiologique de la colonie : le rythme est circadien et annuel. La thermoréception est très fine et permet l'ajustement de la température au degré près à hauteur du couvain. En hiver, la thermorégulation de la grappe d'abeilles se limite à assurer la survie de chacun des individus.

6- La rupture de l'équilibre thermique

a- L'abaissement anormal de la température

Lorsque la lutte contre le froid est insuffisante, l'abeille entre en hypothermie. **De 12 à 9°C, elle s'engourdit.** Elle peut survivre plusieurs heures si elle est ensuite réchauffée (Free, Spencer-Booth, 1960). **Le seuil de coma est de 8°C** (Bonnaffé et al., 2005 ; Simpson, 1968 ; 1961). En dessous, **l'abeille se détache et tombe de la grappe**. Elle peut également chuter en cas de choc sur la ruche et que sa température l'engourdit (Simpson, 1968). Sa survie sur le plancher de la ruche est alors de moins de 50 heures en l'absence de réchauffement. Elle survivra à peine une heure en dessous de -2°C (Free, Spencer-Booth, 1960).

Lors d'un hiver froid peu ensoleillé une colonie peut être retrouvée morte, les abeilles enchâssées dans les alvéoles, alors que des réserves se situent à quelques centimètres d'elles. Le soleil ne chauffant jamais fortement la ruche par mauvais temps, le seuil d'engourdissement n'est pas dépassé et la grappe est incapable de se déplacer pour accéder aux réserves (Riondet, 2018).

Des **essais de chauffage** électrique placés au sein ou contre la ruche **ne se sont pas révélés fructueux**, l'air chaud se répartit mal et perturbe la thermorégulation de la colonie (Büdel, 1968).

b- L'élévation anormale de la température

Lorsque la lutte contre le chaud est insuffisante, la colonie entre en hyperthermie. Un écartement maximal entre les abeilles existe, il correspond à la densité d'ouvrières nécessaire pour réaliser les tâches (nourrir le couvain, bâtir les rayons, emmagasiner le miel). **La température est maintenue au maximum de 38°C** autant que possible (Simpson, 1968). **Ensuite, les abeilles quittent le nid** et se placent autour de l'entrée de la ruche, à l'extérieur. Un nombre suffisant de ventileuses restent à l'intérieur pour assurer l'évaporation d'eau ou de nectar étalés sur les rayons et leurs pièces buccales, afin d'assurer la thermolyse et le refroidissement du couvain (Heldmaier, Southwick, 1987 ; Simpson, 1968). On dit qu'elles « font la barbe », la colonie se dilate au maximum.

S'il leur est impossible de quitter la ruche, par exemple lorsque les abeilles sont enfermées pour le transport, la hausse de température peut mener à la **mort du couvain et des abeilles** ainsi qu'à l'**effondrement des cadres** par fusion de la cire (température de fusion proche de 63°C). Il est conseillé de mouiller les ruches lors d'un transport long (Bonnaffé et al., 2005).

L'élévation importante des températures est tout aussi dangereuse que leur diminution. La thermorégulation est intense aussi bien en été qu'en hiver.

7- L'humidité au sein de la ruche

La perception de l'humidité se réalise à hauteur des antennes et une variation de 5% d'humidité peut être détectée (description page - 34 -).

L'humidité au sein de la ruche est très variable selon les conditions physiologiques. L'eau provient des alvéoles de nectar non operculées, de la gelée nutritive des larves, de la respiration… La pression partielle de la vapeur d'eau dans la ruche est proche de celle à l'extérieur (légèrement supérieure) et est homogène en tous points. En revanche, **l'humidité relative** varie et c'est ce paramètre qui **est régulé**. L'humidité relative a un **lien direct avec la température** : pour une même humidité absolue, elle varie de 85 % à 50 % lorsque la température varie de 20 à 30°C. Le miel peut absorber l'humidité de l'air si l'humidité relative dépasse les 60 %. Le bois des cadres et des parois peut aussi jouer un rôle sur l'humidité, mais la vapeur d'eau ne traverse pas les parois propolisées (description page - 44 -).

L'humidité relative est de **40 % à 70 % à proximité du couvain** (Decourtye, 2018 ; Simpson, 1968). Les abeilles déposent une goutte d'eau au plafond des alvéoles de couvain afin d'assurer une humidité suffisante (Büdel, 1968). L'opercule du couvain reste perméable à l'humidité et aux gaz (Kievits, 2019b).

Si l'humidité relative atteint 100 %, de la condensation apparaît au contact des surfaces froides. Le **réchauffement de l'air au sein de la grappe** hivernale abaisse l'humidité relative ce qui la **protège de la condensation** (Simpson, 1968).

8- Influence des conditions hivernales sur l'élevage de couvain

En conditions expérimentales (Nürnberger et al., 2018), l'**apparition du couvain** durant l'hivernage est **déclenchée par l'augmentation de la température** ambiante (de zéro à 11°C durant 15 jours consécutifs). Lorsque le froid est constant, l'augmentation de la photopériode n'induit pas l'élevage de couvain. Lorsque température et photopériodes varient simultanément, l'interprétation des conséquences reste à approfondir. Toutefois la température semble être le facteur principal, modulé par la photopériode, mais l'élevage du couvain débute parfois sans qu'aucun de ces deux paramètres varie. L'**existence d'un rythme endogène,** notamment d'un cycle ovarien chez la reine est évoqué. L'humidité de la ruche et l'abondance des ressources en pollen semblent intervenir.

C- Mesurer les paramètres du microclimat de la ruche

1- La mesure de température *in situ*

a- Principe de la mesure in situ

Une **sonde thermique** est placée **directement sur le site**, par exemple sous le couvre-cadre. Il s'agit généralement de sondes disposant d'un capteur type platine (exemple : sonde PT100) dont la variation de résistance électrique est une fonction presque linéaire de la température sur un intervalle de température donné. Les **données sont acquises *via* un émetteur** associé à la sonde ou en s'y reliant par un fil.

Les mesures sont ponctuelles et peuvent être répétées à **intervalle régulier**.

Le capteur mesurant la température la plus élevée peut être considéré comme le plus proche de la grappe. Si la température se maintient à plus de 30°C et ne varie pas de plus de 1,5°C, il est considéré que la colonie élève du couvain (Nürnberger et al., 2018).

b- Avantages de la méthode *in situ*

Cette méthode permet d'acquérir des températures dont la **précision** est égale à celle de la sonde thermique. Les relevés peuvent être fréquents, **à la guise de l'opérateur** (par exemple toutes les minutes), et ne nécessitent pas sa présence permanente. Plusieurs sondes peuvent être placées afin d'obtenir un modèle thermique en trois dimensions.

c- Inconvénients de la méthode *in situ*

La mise en place des sondes nécessite une **intervention invasive** sur les ruches. Les sondes doivent être protégées car un recouvrement avec de la propolis par les ouvrières est attendu ce qui biaisera les mesures ou alors il faut insérer les sondes dans la cire.

Le **gradient de températures** pouvant être **très élevé** dans la grappe en hiver, une sonde déplacée de quelques centimètres pourra indiquer une température inférieure de 20°C, ce qui **nécessiterait en théorie un maillage très serré** en tous points de la ruche (Büdel, 1968).

Le fonctionnement des sondes sur **batterie** représente une contrainte matérielle non négligeable si celles-ci doivent être placées pour plusieurs mois. En effet il n'est pas convenable d'ouvrir la ruche en plein hiver pour en sortir les cadres.

L'installation de capteurs au sein des ruches présente un intérêt limité en apiculture : la méthode est invasive, incertaine et non réalisable à grande échelle.

2- La mesure indirecte de la température utilisant les infrarouges

a- Principe de la mesure

Les thermomètres sans contact convertissent la quantité de rayons infrarouges (d'une gamme spectrale donnée) émise par un point en température. Cette mesure est ponctuelle. L'optique va concentrer le rayonnement émis par la cible sur un détecteur infrarouge qui génère un signal électrique proportionnel. On parle de **thermomètre infrarouge** ou pyromètre. Une grande partie de ce rayonnement infrarouge provient du rayonnement thermique. La gamme spectrale utilisée comprend des ondes à la longueur d'onde de l'ordre de la dizaine de micromètres.

La **thermographie infrarouge** fonctionne sur un principe similaire. C'est une technique qui permet d'obtenir un thermogramme, soit une image thermique aux couleurs artificielles d'une scène observée dans le domaine de l'infrarouge moyen (1 à 20 µm). Elle nécessite l'utilisation d'un matériel approprié pour **détecter les rayons infrarouges en des milliers de points simultanément** : la caméra thermique. « Une **caméra thermique** enregistre l'intensité du rayonnement dans la partie infrarouge du spectre électromagnétique, et la convertit en image visible » (FLIR Systems AB, 2012).

Pour travailler sur une paroi de ruche, la thermographie s'avère beaucoup plus intéressante que la pyrométrie car un point chaud à la localisation incertaine est recherché. La thermographie permet de sonder l'ensemble de la surface en une seule prise.

b- Biais et corrections de la méthode

i- Biais connus chez les bovins

Des expériences menées sur la mesure de la température oculaire des bovins par caméra thermique ont révélées que cette température mesurée diminuait de 0,43 ± 0,13 °C en présence d'un **vent** à 7km/h et de de 0,78 ± 0,33 °C lorsque l'anémomètre indiquait 12km/h (Church et al., 2014). Au contraire, la température mesurée augmentait de 0,1°C lorsque la **température ambiante** augmentait de 1°C (Scherf et al., 2019) et de 0,56 ± 0,36 °C lorsque l'œil était exposé directement au **rayonnement solaire** (Church et al., 2014).

ii- Biais présents en apiculture

La **surface** de la paroi d'une ruche présente une **température différente de la température interne**. La mesure de température dépend de la source interne, de la résistance thermique de la paroi (conductivité et épaisseur) et de la température extérieure. Une zone de plus faible épaisseur ou un joint mal isolé conduira à une température ponctuelle en surface de la paroi plus élevée en hiver : la température relevée dépend du point de mesure. Il est recommandé d'avoir un différentiel de température entre l'extérieur et l'intérieur de 10°C ou plus pour observer correctement les fuites thermiques (FLIR Systems AB, 2012).

L'**ensoleillement** quotidien **élève la température de la paroi** rapidement après le lever du soleil (Shaw et al., 2011) et cet effet se maintient plusieurs heures après le coucher du soleil : la cinétique de refroidissement est fonction du matériau (capacité thermique), par exemple une brique ou du béton refroidiront plus rapidement que le bois. Les métaux refroidissent encore plus rapidement (FLIR Systems AB, 2012). Inversement la pluie (puis son évaporation) ou un vent froid vont abaisser la température de la paroi.

Tout corps chaud, notamment le soleil, **peut voir son rayonnement se réfléchir sur la paroi** des ruches et fausser la quantification du rayonnement thermique en provenance de la paroi (Shaw et al., 2011).

Enfin, la mesure du rayonnement thermique se limite à une **gamme de fréquence** définit par les capacités de l'appareil et ne couvre pas la totalité de la plage de fréquence du rayonnement. Elle **ne prend pas en compte l'ensemble du flux thermique émis par la source**.

iii- Les précautions minimisant le biais

En mesurant le rayonnement thermique total (P) émis par un corps noir de surface S et en utilisant la relation $P = \sigma S T^4$, nous obtenons $T = \sqrt[4]{P/\sigma S}$.

Pour un corps réel, nous mesurons grossièrement un rayonnement thermique tel que :

$$P_{mesuré} = P_{émis} + P_{réfléchi} + P_{transmis}$$

Comme vu précédemment (page - 72 -), **la transmissivité est nulle** pour une paroi de ruche, ainsi $P_{transmis} = 0$. En réalisant les mesures **de nuit, le rayonnement thermique en provenance du soleil est nul**. Le rayonnement en provenance de la lune, beaucoup plus faible, n'est pas pris en compte. **En l'absence de corps chaud à proximité** des ruches, le rayonnement thermique réfléchit devient négligeable si l'opérateur de place latéralement à la paroi et la vise avec un angle d'incidence supérieur à 25° (entre l'axe optique de la caméra et la droite normale à la surface visée) afin que son propre rayonnement thermique ne se réfléchisse pas en direction de la caméra (López Fernández et al., 2018). **Nous obtenons $P_{mesuré} = P_{émis}$.**

Seulement, ce rayonnement thermique de la paroi est émis à la suite de son réchauffement par la source interne (les abeilles) et la source externe (le soleil) d'énergie thermique. **En réalisant les mesures le matin, avant le lever du soleil,** le réchauffement mesuré est uniquement celui dû aux abeilles. L'énergie thermique acquise *via* le rayonnement solaire s'est dissipée durant la nuit.

Pour résumer (López Fernández et al., 2018 ; Shaw et al., 2011), les mesures par caméra thermique en extérieur doivent être effectuées le matin avant le lever du soleil, en l'absence de pluie et de vent.
Un angle d'acquisition d'au moins 20-25° doit être respecté à une distance fixe.
La température ambiante et l'humidité doivent être relevées avant l'acquisition.

c- Corrélation à la température interne

Une proposition de **calcul de la température interne** ($T°_{int}$), juste en arrière de la paroi, **en fonction de la température mesurée sur la surface externe de la paroi** ($T°_{paroi}$) et de la température extérieur ($T°_{ext}$) a été réalisée comme suit (López Fernández et al., 2018). Le matin, avant le lever du soleil, le transfert thermique se réalise de l'intérieur à l'extérieur à travers la paroi, de surface S et d'épaisseur e, par conduction (Q_{cond}). Il s'effectue ensuite par convection (Q_{conv}) et rayonnement (P) vers l'environnement. Le transfert convectif est égal à la somme du transfert convectif et du rayonnement thermique.

Nous obtenons le système suivant :

(1) $Q_{cond} = \lambda_n S(T°_{int} - T°_{paroi})/e$
(2) $Q_{conv} = h_{air} S(T°_{paroi} - T°_{ext})$
(3) $P = 4\varepsilon_{paroi}\sigma S T°_{paroi}^4$
(4) $Q_{cond} = P + Q_{conv}$

En résolvant le système nous obtenons la relation suivante (López Fernández et al., 2018) :

$$\mathbf{T°_{int} = T°_{paroi} + (h_{air}(T°_{paroi} - T°_{ext}) + 4\varepsilon_{paroi}\sigma T°_{paroi}^4) x\ e/\lambda_n}$$

Cette approche nécessite de calculer h_{air}, ε_{paroi} et λ_n au préalable.

d- Les avantages de l'approche indirecte

La prise en main présente **peu de difficultés et peu de réglages** sont nécessaires. La méthode est **rapide** car le temps d'exposition et de réponse sont courts.

La mesure de température par caméra thermique n'interagit pas avec l'objet visé, cette méthode est **non-invasive**.

Une **image globale** d'une face de la ruche est obtenue. Les relevés de températures sont possibles en tout point de l'image et les couleurs permettent d'orienter rapidement vers les zones chaudes ou froides. Cela évite la répétition de nombreuses mesures et prévient le manquement d'un point chaud.

Une fois la caméra thermique acquise, la méthode est **utilisable à volonté sans surcoût**.

e- Les limites *a priori* de la méthode

La **précision** de la caméra thermique est généralement inférieure à celles des sondes thermométriques et chaque mesure **nécessite une intervention de l'opérateur**.

L'enveloppe de la ruche **ne représente qu'indirectement les variations thermiques internes** et est soumise aux **biais du réchauffement solaire et de la réflexion des infrarouges** sur les matériaux, notamment ceux émanant du soleil, de l'opérateur ou d'un corps chaud proche. Cette méthode **nécessite d'intervenir le matin avant le lever du soleil, par temps calme**.

La précision du calcul de T_{int} est soumis à la précision des mesures de h_{air}, ε_{paroi} et λ_n ainsi qu'à la précision de la caméra thermique pour la mesure de $T°_{paroi}$, ce qui multiplie les incertitudes. De plus T_{int} peut rester faible bien que la grappe soit présente (Büdel, 1968).

La thermographie permet une évaluation globale du rucher sans intervention sur les ruches. Elle nécessite de respecter des conditions strictes et n'apporte qu'une évaluation indirecte de la température interne de la ruche.

D- Applications potentielles des mesures par imagerie thermique dans la gestion sanitaire apicole

1- Diagnostiquer les défauts d'isolation d'une ruche

a- Détection des ponts thermiques

Un pont thermique est un **point de l'enveloppe isolante de la ruche où la barrière isolante est discontinue**. Le transfert thermique est important en ce point. Pour une maison, les ponts thermiques peuvent représenter 40 % des déperditions (FLIR Systems AB, 2012). Vu de l'extérieur, la température à hauteur du pont thermique est la plus élevée lorsque l'environnement est froid et que l'intérieur est chauffé.

Le canthus médial de l'œil d'un bovin peut être considéré comme un pont thermique : l'enveloppe isolante représentée par la peau est discontinue en ce point. La caméra thermique FLIR® One ne s'est pas révélé assez efficace pour déterminer la température centrale d'un animal à partir de sa température au canthus médial de l'œil (Bleul et al., 2019).

En apiculture, la ruche ne s'échauffe pas au-delà de 38°C (Simpson, 1968) mais sa température est attendue plus élevée que celle de l'environnement hivernal ou que celle des ruches ayant succombées à l'hiver. **En analysant les parois et le toit par thermographie, il est possible de détecter** les zones les plus chaudes et donc **les ponts thermiques**.

b- Réagir en conséquence

Utiliser une caméra thermique afin de rechercher les ponts thermiques **permet d'isoler ses zones de déperditions** afin d'améliorer l'isolation globale de la ruche. Pour deux colonies de taille similaire dans deux ruches proches, la caméra thermique permet par exemple de comparer l'isolation mise en place sous le toit en comparant les températures de surface du toit-tôle.

2- Détecter la vitalité des colonies

a- Le suivi hivernal et l'intérêt d'une détection précoce des mortalités

Détecter la vitalité d'une colonie consiste en la réalisation d'un **test diagnostique qualitatif**, ayant pour réponse positive « la colonie est vivante » et pour réponse négative « la colonie est morte ». Une incertitude est associée à un test, qui ne permet que rarement un diagnostic de certitude. **En hiver, une activité sur la planche d'envol, le bruissement de la grappe à l'entrée de la ruche ou la consommation de candi peuvent jouer le rôle de tests**, mais ils **dépendent fortement de la météo et de l'heure de la visite**. Lorsque aucune abeille n'est visible sur la planche d'envol et qu'aucun bruit n'est audible, comment déterminer si la colonie est vivante sans risquer de la perturber en ouvrant la ruche ?

Un **dépistage non-invasif**, plus **indépendant des conditions extérieures** et plus **objectif** est **souhaitable**. Suivre les mortalités sur l'hiver permettrait d'en déterminer la cinétique (mortalité précoce ou tardive) et de rechercher des causalités extérieures comme une météo froide durant une longue période, une forte humidité, un mauvais temps empêchant les vols de propreté ou tout autre cause environnementale suspectée.

Détecter précocement les mortalités hivernales permettrait au vétérinaire un examen précoce et une amélioration de la démarche diagnostique (infestation, famine, dysenterie…), aidant l'apiculteur à réagir pour limiter la survenue de nouvelles mortalités. L'apiculteur pourra également préparer au mieux la saison à venir en connaissant l'état de son cheptel et ainsi sortir de l'incertitude hivernale.

b- Test diagnostique par méthode semi-quantitative

Une analyse des parois de la ruche par **attribution d'un score selon l'intensité de la chaleur émise par la ruche** a été proposé (Roy et al., 2018). Selon la taille de la tâche de couleur associée à des températures plus élevées visibles sur la paroi de la ruche grâce à la caméra thermique, un score de zéro à cinq est attribué. Le meilleur score des quatre faces est conservé. Il est comparé au statut de la colonie, contrôlé par ouverture de la ruche.

Ce protocole mène à une **sensibilité de 0,685 et une spécificité de 0,983** : 68,5 % des colonies considérées mortes par la mesure thermographique l'étaient réellement et 98,3 % des colonies considérées vivantes par la mesure thermographique ont été confirmées vivantes. Si le score le plus haut obtenu est de zéro, il n'y a que 8,9 % de chances que la colonie soit vivante tandis que si le score le plus haut est de cinq, il y a 99,8 % de chances que la colonie soit vivante.

Il semble ainsi **plus aisé d'affirmer qu'une colonie est vivante que morte**. Cette méthode diagnostique n'est pas assez sensible et l'investissement dans une caméra thermique (environ 800€ HT dans l'étude) ne semble pas justifié sur la base de ce seul résultat.

3- Estimer la taille de la colonie

a- Intérêt de l'approche

Evaluer la taille de la colonie par une méthode non-invasive serait d'un grand intérêt pour suivre les colonies notamment durant l'hiver, mais également à la belle saison.

En hiver, cela permettrait de **déterminer si une colonie est faible ou forte** et de nourrir en conséquence, mais aussi de **détecter un affaiblissement** d'une colonie lorsque sa population décroît anormalement vite, ou encore de **détecter la reprise de la ponte** lorsque la colonie grandit et s'échauffe.

En dehors de l'hivernage, l'apiculteur pourrait suivre la croissance démographique pour agrandir ou réduire le volume de la ruche en conséquence ce qui contribuerait à **prévenir l'essaimage** et à n'ouvrir la ruche que lorsque le moment est adéquat.

b- Estimation par calcul de la température interne

Une **modélisation en trois dimensions** à partir des images thermiques des parois a été proposée sur trois ruches aux populations représentatives (quantité faible, moyenne, et importante d'abeilles). L'expérience a été menée un matin avant le lever du soleil en novembre, avec une température ambiante de 10°C, en présence de couvain. La température face interne de la paroi a été estimée par un calcul à partir de la température relevée face externe (calcul détaillé page - 96 -). Le pourcentage de surface de paroi dont la température interne était supérieure à 12°C (après calcul) et déterminé. Il était de 2,01 % pour la colonie faible, 12,78 % pour la colonie standard et 81,58 % pour la colonie forte. La température de 12°C a été fixée comme seuil de calcul car la survie de la colonie semble menacée si elle ne peut maintenir sa température au-dessus (López Fernández et al., 2018).

Toutefois, le très faible échantillonnage, la **complexité de la méthode** (nombreux clichés pour une vue à 360°, calculs et modélisation 3D) et le coût de la méthode (résolution de la caméra thermique utilisée de 640*480 pixels, ordre de grandeur du prix de 10 000€ HT) ne la rendent pas encore accessible au monde apicole.

c- Estimation par dénombrement de pixels

Une autre approche avait préalablement été proposée (Shaw et al., 2011). Dans cette expérimentation menée sur 12 ruches, les faces avant et arrière de chaque ruche étaient étudiées et les informations relevées étaient comparées au nombre de cadres recouverts d'abeilles à l'intérieur de la ruche.

La première méthode utilisée comparait l'éclat thermique (minimal, maximal et moyen) de la face avec le nombre de cadres. Une correction de la mesure de l'éclat en fonction de celui de l'arrière-plan a également été proposée. Les résultats n'ont pas été assez probants selon les auteurs.

La deuxième méthode a obtenu de meilleurs résultats. La face de la ruche sur le **thermogramme** était déstructurée et **re-échantillonnée en noir et blanc** pour former une image de 100x100 pixels en noir et blanc. Le niveau de gris d'un pixel était fonction de la température initiale de la surface de la ruche en ce point. Les **pixels dont le niveau de gris dépassait un seuil**, calculé en fonction de la température extérieure, étaient **dénombrés**. La **relation entre le nombre de cadres occupés dans la ruche et le nombre de pixels** dénombrés a ensuite été étudiée. Elle s'est révélée être la meilleure **corrélation linéaire** de l'étude (**R^2 = 0,82**), ayant pour avantage de ne pas dépendre de l'éclat de l'arrière-plan.

Les auteurs précisent que cette relation dépend de la finesse des parois des ruches et de la gamme spectrale détectée par la caméra thermique notamment. Les seuils doivent donc être calculés selon les paramètres expérimentaux. La caméra utilisée possédait une résolution thermique de 324 × 256 pixels (ordre de grandeur du prix : plusieurs milliers d'euros). Comme dans l'étude présentée précédemment, les contraintes du coût et de la complexité de la méthode pour l'accès de la méthode aux professionnels apicoles sont présentes.

4- Détecter les nids de frelons asiatiques

La gestion sanitaire passe également par la gestion des dangers qui portent sur les colonies. Une récente étude menée en Italie (Lioy et al., 2020) a démontré que **les nids de *Vespa vetulina nigrithorax* pouvaient être détectés par caméra thermique** en août avant leur phase de reproduction qui débute en septembre. Les meilleurs résultats ont été obtenus le matin, avant le lever du soleil. Le **principal obstacle** à la détection fut le **feuillage des arbres** qui masquait les nids.

Bien qu'imparfait, ce mode opératoire pourrait contribuer à contrôler l'invasion du frelon asiatique.

La thermographie a montré son intérêt pour l'apiculture mais les études sont encore peu nombreuses. Elle permet une évaluation des conditions internes de la ruche.

Chapitre 2 : étude expérimentale

A- Objectifs expérimentaux

L'objectif de ce projet était d'étudier, durant la période d'hivernage, la méthode la plus appropriée pour discriminer, à l'aide d'une caméra thermique d'entrée de gamme, une ruche comprenant une colonie vivante d'une ruche dont la colonie est morte.

Les expérimentations menées ont visé dans un **premier temps** à étudier l'outil, son fonctionnement et ses biais. Les objectifs des expériences préliminaires ont été les suivants :

1. connaître les **biais de l'interprétation subjective** des thermogrammes.
2. déterminer la **valeur d'émissivité** la plus adaptée aux parois des ruches.
3. connaître l'**impact de la distance** sur les températures mesurées par la caméra thermique.
4. **étalonner** la caméra thermique.
5. connaître l'**impact de l'angle d'incidence** entre l'axe optique de la caméra thermique et la normale à l'objet sur les températures mesurées par la caméra.

Dans un **second temps**, les expérimentations ont visé à comprendre le comportement thermique d'une ruche et à rechercher les meilleurs points de mesure pour estimer la température interne des ruches. Les objectifs des expériences ont alors été les suivants :

6. connaître le **comportement thermique** d'une ruche **en ambiance froide**.
7. connaître l'**influence des matériaux et composants** de la ruche sur la mesure de température par caméra thermique.
8. déterminer les **meilleurs points de mesures à la surface** d'une ruche en ambiance froide pour estimer la température interne des ruches.
9. développer une **méthode d'analyse** des thermogrammes par traitement **informatique**.

Dans un **troisième temps**, à partir des températures maximales relevées à la surface des ruches à l'aide de la caméra thermique durant l'hiver, les objectifs ont été de :

10. étudier la **variation de température** mesurée à la surface des ruches **en fonction de leur vitalité**.
11. développer un **test diagnostique** aux caractéristiques intrinsèques optimisées utilisant la température maximale mesurée sur la paroi des ruches **pour déterminer le statut de la colonie** (vivante ou morte).

B- Matériel

1- Acquisition des données thermiques

La **caméra thermique** utilisée (FLIR® One Pro, port micro-USB, certifications MFi (version iOS), RoHS, CE/FCC, CEC-BC, EN61233) possédait un capteur thermique non refroidi de **160x120 pixels** de 12 µm, sensible à une gamme spectrale s'étendant de 8 à 14 µm. Sa mise au point est fixe de 15 cm à l'infini pour un champ de vision de 55°x43°. La **plage dynamique potentielle** de la scène s'étend de **-20°C à 400°C**, la sensibilité thermique est de 150 mK et la précision de **± 3°C ou ± 5 %**, applicable 60 secondes après le démarrage lorsque l'unité est entre 15°C et 35°C et la scène entre 5°C et 120°C.

Le **capteur thermique** est **couplé à un capteur visuel** de 1440x1080 pixels, à la mise au point fixe de 30 cm à l'infini. La fonction MSX™ permet de visualiser le contour des objets en superposition avec le thermogramme. La caméra thermique **ne possède pas d'écran**, elle se connecte via son port micro-USB sur un **mobile multifonction** (Samsung® Galaxy S5 SM-G900F pour l'étude) **sur lequel les images sont affichées** à l'aide de l'**application** gratuite **FLIR® One** (v2.2.5). L'application permet l'acquisition des thermogrammes selon **quatre valeurs d'émissivité** : mat (ε=0,95), semi-mat (ε=0,8), semi-brillant (ε=0,6) et brillant (ε=0,3). Le paramètre d'émissivité ε est le seul réglage disponible dans l'application FLIR® One qui influence la température mesurée. L'application peut représenter les thermogrammes selon **huit palettes de couleurs**. Les thermogrammes sont enregistrés au format JPG (.jpg).

L'autonomie de la caméra est d'une heure environ. Une **batterie externe** (FLIR® POWERBANK, 4000mAh, 5VDC/1,5A) a été utilisée pour recharger la caméra thermique au cours de son utilisation.

Les thermogrammes acquis ont été traités par ordinateur avec le **logiciel FLIR® Tools** (v6.4.18039.1003) et le logiciel Image J (v1.51j8). Les représentations graphiques et les analyses statistiques ont été réalisées avec le **logiciel R (**v3.6.1) ou le **logiciel Microsoft® Excel** 2016.

2- Expérimentations en laboratoire

Pour étalonner la caméra thermique et étudier l'impact de la distance sur la mesure, un **bain-marie à circulation d'éthanol** à 70° thermostaté (LAUDA® Alpha RA8, -20°C à 50°C), une **sonde thermique** (AOIP® PNS207 sonde PT100, précision de ± 0,02°C), un thermomètre de cuisson électronique (table&cook® 005860), un **thermoplongeur** de 25 W (EHEIM® Thermo Control Chauffage aquarium haut de gamme 25 W, thermostat réglable de 18 à 34°C ± 2°C), un bécher en verre de deux litres et un trépied d'appareil photographique ont été utilisés.

Les **autres tests** préliminaires ont été réalisés dans une **pièce aveugle thermostatée** à 6,5 ± 2°C (chambre froide). Les relevés thermiques ont été réalisés à l'aide de neuf **sondes thermiques** (TESTO® Sonde PT100 d'immersion de haute précision) reliées à des **centrales d'acquisition autonome** (TESTO® testostor 171). Une sonde hygrométrique (TESTO® 400) a été utilisée pour relever l'humidité relative. Les données ont été relevées sur les centrales d'acquisition par ordinateur *via* le logiciel TESTO® Comfort software (v3.2.1).

Pour fabriquer les **modèles expérimentaux de grappe d'abeilles**, j'ai utilisé deux **thermoplongeurs** de 25 W (EHEIM® Thermo Control Chauffage aquarium haut de gamme 25 W, thermostat réglable de 18 à 34°C ± 2°C), deux **récipients en plastique** remplis d'eau avec un couvercle (EDA® plastique réf 10341, polypropylène, 25x15x14 cm soit environ cinq litres), deux béchers de deux litres remplis d'eau (18,5 cm de hauteur, 13 cm de diamètre) et deux **supports élévateurs** en métal (plateau de 15x15 cm).

Les modèles ont été **placés au sein de** deux **ruches Dadant 10 cadres en bois peintes à la peinture aluminium** (Thermopeint®). Le corps de la ruche n°1 présentait une paroi de 22 mm d'épaisseur avec quatre poignées creusées sur ses faces externes (une poignée par face) et le corps de la ruche n°2 présentait une paroi de 24 mm d'épaisseur sans poignée. Les **toits** étaient **en tôle galvanisée plate**, les couvre-cadres en bois avec trou nourrisseur central et les fonds de ruche étaient entièrement grillagés avec tiroir coulissant en bois mis en place. Le réducteur d'entrée métallique était en place. Au sein des ruches, les différentes dispositions utilisées ont nécessité quatre **cadres de corps filés**, deux **partitions** en polystyrène (2 cm d'épaisseur), deux partitions en bois, deux **nourrisseurs-cadre** en plastique (Quarti®, format cadre de corps), deux **couvre-cadres isolants** (Isotoit®) et deux blocs de **candi** (Apifonda®, 2,5kg).

3- Expérimentations de terrain

Un **thermomètre-hygromètre de poche** a été utilisé pour relever la température et l'humidité relative de l'air ambiant à chaque expérimentation (DUTSCHER® ref053270B, précision respective de ± 1°C et ± 3 %).

Les ruches étaient réparties en **trois ruchers pour un total de 51 ruches Dadant 10 cadres, 12 ruchettes Dadant 6 cadres et quatre témoins** (ruches vides ou hausses superposées).

Le **standard** était une ruche composée :

1. d'un corps en bois peinte avec une peinture aluminium et une poignée creuse sur chaque face.
2. d'un toit plat en tôle sur lequel était déposé une pierre pour le lester.
3. d'un fond de ruche entièrement aéré en bois (lot n°1 et 2) ou en plastique (lot n°3) avec le tiroir en place.
4. d'un couvre-cadre en bois surmonté d'un nourrisseur couvre-cadre retourné en bois.

Les ruches étaient placées de 30 à 50 cm du sol (parpaings ou support formé de barres parallèles), sauf pour trois d'entre elles. Le descriptif de l'ensemble de l'échantillon est disponible en Annexe 1 (page - 177 -). Les différences principales entre certaines ruches Dadant 10 cadres et le standard étaient l'absence de poignées ou une peinture à l'eau sur la face avant.

Le **lot n°1** était situé sur le campus vétérinaire de VetAgro Sup Lyon (Marcy-L'étoile, 69280). Il s'agissait de **sept ruches Dadant 10 cadres** du club d'apiculture de l'association Le Cercle Bourgelat. Ces ruches étaient réparties ponctuellement dans un pré, les entrées orientées au sud-est (Figure 24). Elles respectaient le standard. **Les colonies étaient resserrées et encadrées**, unilatéralement ou bilatéralement, **par des partitions** en bois surmontées de deux centimètres de polystyrène. Deux de ces ruches étaient **témoins négatifs** : elles comportaient **10 cadres sans abeilles**.

Figure 24 : Photographie aérienne du lot n°1 et numérotation des ruches. La flèche blanche indique le nord. Les numéros sont placés à la droite des ruches. Source : H. Jeannet.

Le **lot n°2** était également situé sur le campus vétérinaire de VetAgro Sup Lyon (Marcy-L'étoile, 69280), dans un pré à une trentaine de mètres du lot n°1. Il s'agissait de **20 ruches Dadant 10 cadres, 11 ruchettes Dadant 6 cadres et une pile de hausses Dadant 10 cadres** appartenant au rucher école du syndicat d'apiculture du Rhône et de la région lyonnaise. Parmi les ruches Dadant 10 cadres, quatre étaient des ruches Dadant 10 cadres format chalet et quatre des ruches Dadant 10 cadres dont le corps était formé de deux hausses superposées. La disposition des ruches est présentée page suivante (Figure 25). L'orientation des entrées était variable, à tendance sud et est. **Les colonies étaient resserrées et encadrées par des partitions** en bois surmontées de polystyrène (unilatéralement ou bilatéralement).

J'ai considéré les **conditions environnementales des lot n°1 et n°2 homogènes** et les ruches ont pu être regroupées au sein d'un même lot durant les expérimentations, réunissant ainsi 19 ruches de type standard.

Figure 25 : Photographie aérienne du lot n°2 et numérotation des ruches. La flèche blanche indique le nord. Les numéros sont placés en avant de l'entrée de la ruche. Source : H. Jeannet.

Le **lot n°3** était situé à 15 km des deux premiers, à Chazay-d'Azergues (69380). Il s'agissait de **26 ruches standard et une pile de quatre hausses Dadant 10 cadres** recouverte d'un toit tôle appartenant à un apiculteur professionnel. Les ruches étaient disposées linéairement (Figure 26). L'entrée des ruches était orientée au sud. Les fonds et leurs tiroirs étaient en plastique, tout comme les réducteurs d'entrée. **Toutes les ruches comportaient 10 cadres**.

Figure 26 : Photographie du lot n°3 et numération des ruches. Source : B. Hugonet

C- Méthodes

1- Description des méthodes générales

a- Acquisition du thermogramme d'une paroi de ruche avec la caméra thermique

L'acquisition des thermogrammes se déroulait le matin, avant le lever du soleil (ou dans une pièce aveugle). La **température et l'humidité relative** de l'air ambiant étaient **relevés au début de chaque session** de mesures.

La **caméra thermique** connectée au mobile multifonction était portée à la main. Elle était **allumée et placée à température ambiante plusieurs minutes avant le début des mesures** (conformément aux recommandations constructeur). La **batterie externe** était **branchée** à la caméra au cours de son utilisation. Dans l'application FLIR® One, **l'émissivité était fixée à 0,95** (paramètre mat) et la palette de couleur choisie était « arc-en-ciel ».

Les thermogrammes étaient réalisés en plaçant la **caméra à mi-hauteur du corps** de la ruche, à une **distance d'environ 60 cm** du centre de la paroi. La vue était nommée selon l'**angle d'incidence**. Cet angle, mesuré entre l'axe optique de la caméra et la normale à la paroi était de -35° environ en se plaçant à gauche de la paroi (vue oblique gauche), de 0° en se plaçant en face (vue de face), et de 35° environ en se plaçant à droite de la paroi (vue oblique droite). Les trois positionnements utilisés ont été schématisés ci-dessous (Figure 27). La nomination des vues est valable quelle que soit la paroi de la ruche visée.

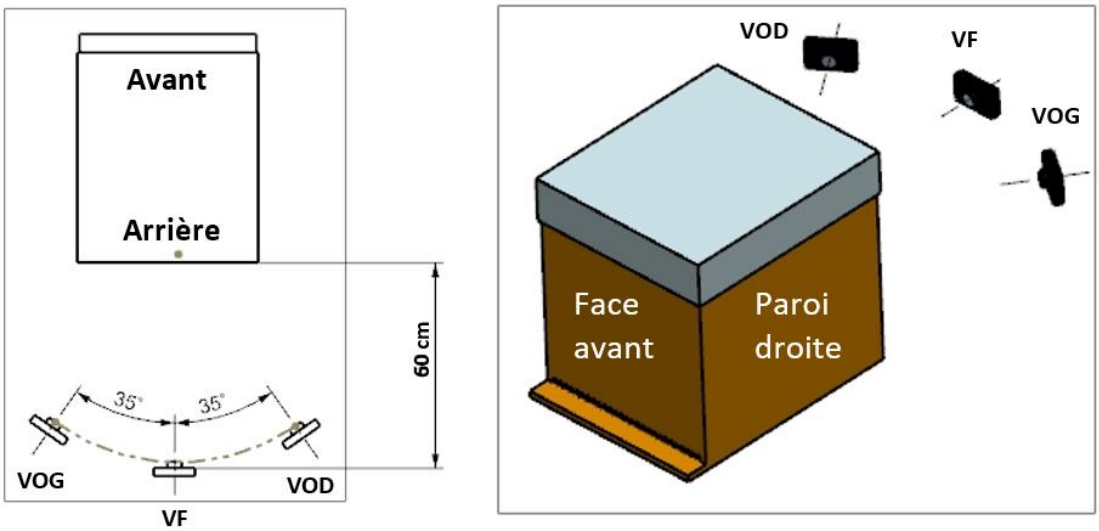

Figure 27 : Schématisation du placement de la caméra thermique par rapport à la ruche pour réaliser la vue oblique gauche (VOG), la vue oblique droite(VOD) et la vue de face (VF) Source : F. Hugonet.

Les notations **AV, AR, PD et PG** font référence respectivement aux parois avant, arrière, droite et gauche.

Un exemple de thermogramme obtenu selon chaque vue est présenté ci-dessous (Figure 28).

Figure 28 : Exemples de thermogrammes obtenus avec la vue oblique gauche (à gauche), la vue de face (au centre) et la vue oblique droite (à droite).Source : B. Hugonet.

Les notions de vue oblique gauche, vue oblique droite et vue de face font référence aux vues obtenues selon cette méthode. Elles sont notées respectivement **VOG, VOD et VF**.

b- Traitement informatique des thermogrammes

En utilisant le **logiciel informatique FLIR® Tools**, la température maximale observée sur la face de la ruche, en excluant le toit tôle, a été relevée sur chaque thermogramme grâce à l'**outil « mesure boîte »** comme illustré ci-dessous (Figure 29).

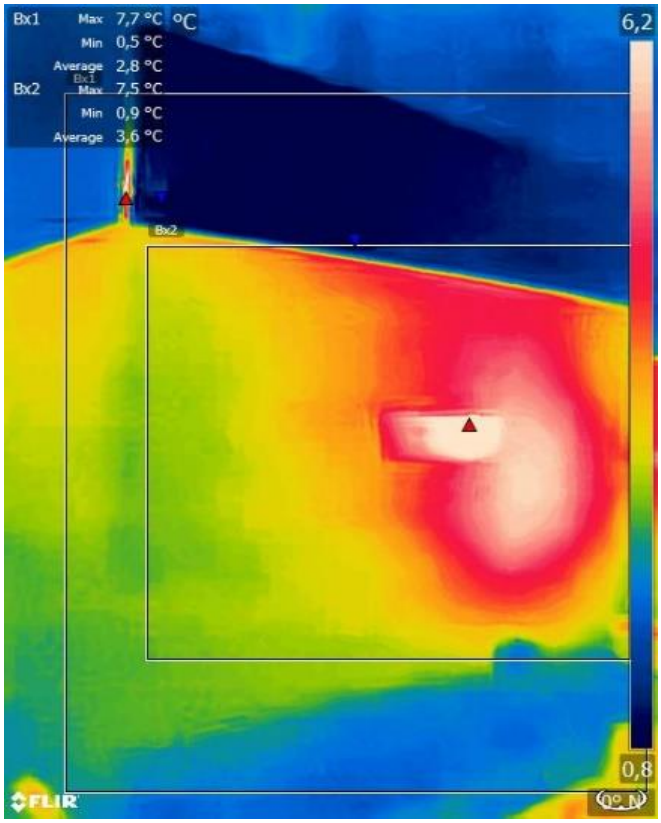

Figure 29 : Thermogramme obtenu en vue oblique gauche avec la palette « arc-en-ciel ». Deux boîtes de mesure ont été tracées avec le logiciel FLIR® Tools. Source : B. Hugonet.

Un rectangle (Bx) était tracé **manuellement** sur l'image et le logiciel indiquait alors la température maximale (Max) et la température minimale (Min) en son sein en plaçant les points correspondants sur l'image (respectivement rouge et bleu). Lorsque le point le plus chaud était indiqué en dehors de la face visée (exemple de Bx1 sur la figure où le triangle rouge se situe sur le toit-tôle et non sur la face), une nouvelle boîte plus petite était tracée (exemple Bx2 sur la figure).

La notion de **température mesurée** sur une **face X** de la ruche fait référence à la température obtenue en appliquant cette méthode. Elle est notée **T°X**.

Cette température ($T°_{mesurée}$) **pouvait ensuite être corrigée** pour estimer au mieux la température réelle de la surface. Le cas échéant, la **droite d'étalonnage** (Y= aX + b) **réalisée à la température la plus proche** de la température ambiante lors de la mesure était utilisée. La température corrigée ($T°_{corr}$) était ainsi obtenue en réalisant le calcul : $\mathbf{T°_{corr} = a*T°_{mesurée} + b}$.

La notion de **température corrigée** obtenue sur la **face X** fait référence à la température obtenue en appliquant cette méthode. Elle est notée $\mathbf{T°X_{corr}}$.

La température maximale d'une ruche a été définie comme la **valeur maximum parmi les températures corrigées obtenues** sur les différentes faces prises en considération lors d'une session de mesures (faces X, Y, …). C'est donc la température corrigée maximale obtenue **sur une ruche donnée pour un jour donné**.

La notion de **température maximale d'une ruche** fait référence à la température obtenue en appliquant cette méthode. Elle est notée $\mathbf{max(T°X_{corr}, T°Y_{corr}, …)}$.

c- Représentations graphiques

Pour les graphiques réalisés avec le **logiciel R**, la librairie de visualisation de données **ggplot 2** a été utilisée (*library(ggplot2)* puis *require(ggplot2)*).

La représentation des **données en fonction du temps** a été réalisé avec la fonction suivante : *qplot(DonnéesY, Données X, data = Source des données , geom = c("line", "point"), group = Numéro de ruche, color= Statut de la colonie, xlab=" ", ylab=" ")*.

La représentation simultanée de plusieurs **diagrammes en boîtes** a été effectuée avec la fonction suivante : *qplot(Objet de la comparaison, Valeurs comparées, data = Source des données , geom = "boxplot", color = Objet de la comparaison)*.

d- Analyse statistique des données

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R. Dans cette partie, la notation « *Données* » fait référence à l'ensemble des valeurs du jeu de données importé dans R.

i- Calcul de moyenne et intervalle de confiance associé

Après avoir représenté la **distribution** des données sous forme d'un diagramme en boîte avec la fonction *boxplot(Données)*, le **théorème de l'approximation normale** a été appliqué si la représentation le permettait.

Les **moyennes** ont été calculées avec la fonction *mean(Données)*. L'**intervalle de confiance bilatéral au seuil de confiance de 95 %** associé à cette moyenne a été calculé avec la fonction *t.test(Données, conf.level=0.95)$conf.int*.

Les **écarts-types** ont été calculés avec la fonction *sd(Données)*.

ii- Comparaison de deux moyennes

Lorsque les observations pouvaient être **regroupées par paire** (une paire correspondant à deux observations effectuées sur la même ruche), la **distribution des différences** était représentée sous forme d'un diagramme en boîte avec la fonction *boxplot(Données 1 – Données 2)* :

1. Si le diagramme permettait de **supposer** la distribution des différences **normale**, un **test bilatéral de Student** de comparaison de deux moyennes observées sur deux séries appariées était réalisé. La fonction R associée est la fonction *t.test(Données 1, Données 2, paired = TRUE)*.
2. Si la distribution **ne pouvait pas être supposée normale**, un **test bilatéral des rangs signés de Wilcoxon** de comparaison de deux moyennes observées sur deux séries appariées était réalisé. La fonction R associée est la fonction *wilcox.test(Données 1, Données 2, paired = TRUE)*.

Lorsque les observations étaient effectuées sur des **ruches différentes**, chacune des distributions était représentée sous la forme d'un diagramme en boîte pour vérifier l'approximation normale :

1. Si le diagramme permettait de **supposer les distributions normales et les variances égales**, un **test bilatéral de Student** de comparaison de deux moyennes observées sur deux séries indépendantes d'observations supposant les variances égales était réalisé. La fonction R associée est la fonction *t.test(Données 1, Données 2, paired = FALSE, var.equal = TRUE)*.
2. Si les distributions pouvaient être **supposées normales mais que les variances ne pouvaient pas être supposées égales**, un **test bilatéral de Welch** de comparaison de deux moyennes observées sur deux séries indépendantes d'observation ne supposant pas les variances égales était réalisé. La fonction R associée est la fonction *t.test(Données 1, Données 2, paired = FALSE, var.equal = FALSE).*
3. Si les distributions **ne pouvaient pas être supposée normales mais pouvaient être supposées de même forme,** un **test bilatéral de la somme des rangs de Mann-Whitney-Wilcoxon** de comparaison de deux moyennes observées sur deux séries indépendantes d'observation était réalisé. La fonction R associée est la fonction *wilcox.test(Données 1, Données 2, paired = FALSE)*.

2- Etude du fonctionnement et des biais de la caméra thermique

a- Illustration de l'influence des couleurs du thermogramme sur l'interprétation visuelle subjective

i- Implication de la palette de couleur

Le **thermogramme d'une paroi de ruche** sur laquelle une tâche de chaleur était visible a été réalisé. Ce thermogramme a été traité avec le logiciel informatique FLIR® Tools pour **modifier la palette de « blanc-chaud » à « arc-en-ciel »**.

ii- Implication des températures extrêmes

J'ai réalisé le matin avant le lever du soleil un premier **thermogramme d'une face arrière de ruche Dadant 10 cadres** en me plaçant en **vue de face**, puis un deuxième en me plaçant en **vue oblique gauche de façon que mon reflet thermique** initialement visible sur le toit-tôle **disparaisse** du champ de la caméra.

b- Influence de l'émissivité sélectionnée sur la température mesurée

Deux **corps de ruche** Dadant 10 cadres, l'un en bois brut et l'autre peint d'une peinture aluminium ont été placés **en chambre froide** durant plusieurs heures. Après ce **délai**, un **thermogramme** (en VOG) de la paroi arrière de chaque corps a été réalisé **pour chacune des quatre valeurs d'émissivité** disponibles dans l'application.

c- Etude de l'influence de la distance sur la température mesurée

Dans une pièce aveugle à 24°C, le **bécher d'un litre rempli d'eau** à une température de 40°C a été placé à 40cm de la **caméra thermique** connectée au mobile multifonction. La sonde thermique (AOIP® PNS207) était plongée dans l'eau du bécher.

La **température** de la paroi du bécher a été **relevée grâce à la mesure spot de l'application**, la température de l'eau étant relevée simultanément. La distance a été augmentée **par pallier de 20 cm** et les relevés répétés jusqu'à atteindre la distance de 160 cm.

d- Etalonnage de la caméra thermique

Pour étalonner la **caméra thermique**, celle-ci a été connectée au mobile multifonction lui-même fixé sur le trépied et **disposé devant le bain-marie**. L'axe optique de la caméra et la normale à la surface du bain-marie formaient un **angle de 35°** environ. La **distance** entre la caméra et la surface du bain était de **60 cm** (Figure 30). La **sonde thermique** était plongée **dans le bain**.

Les **relevés** ont été **réalisés *via* l'indicateur de température central en spot de l'application**. La température du bain indiquée par la **sonde thermique** était relevée **simultanément**.

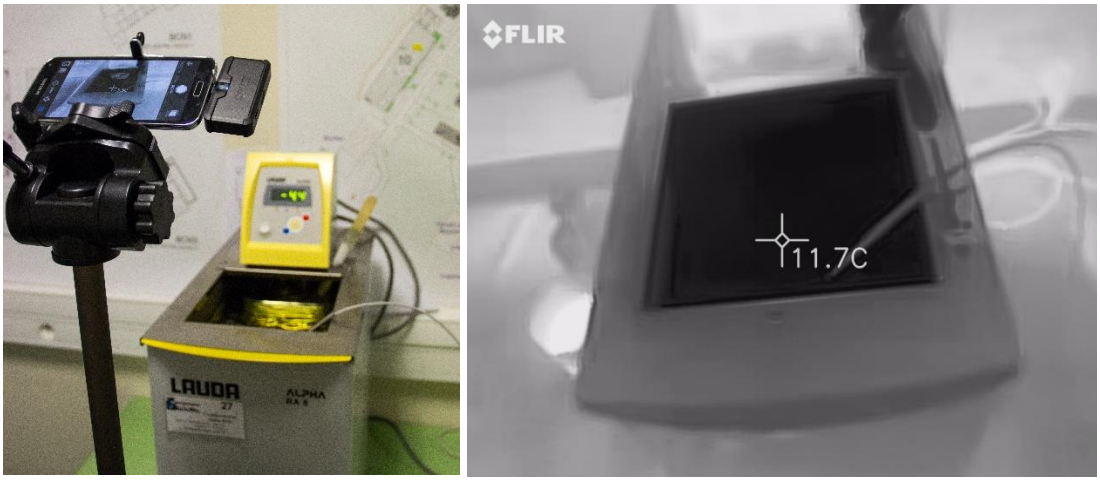

Figure 30 : Photographie du montage réalisé (à gauche) et exemple d'un thermogramme obtenu en mode palette « blanc-chaud » avec mesure « spot central » (à droite). Source : B.Hugonet.

Hormis l'étalonnage à 23°C, les étalonnages ont été réalisés durant la période de confinement (avril 2020) avec des moyens limités. La sonde thermique et le bain-marie ont été remplacés respectivement par le thermomètre de cuisson et un récipient rempli d'eau ou d'alcool blanc (si la température du fluide devait être négative). Le liquide était agité manuellement et réchauffé à l'aide du thermoplongeur.

Pour l'étalonnage à -4°C, la caméra thermique et le mobile multifonctions ont été placés dans l'espace de congélation d'un réfrigérateur (-4 ± 3°C), 20 minutes avant le début des mesures. Ils étaient alors sortis pour chaque mesure puis replacés immédiatement au froid.

Les conditions de réalisation sont résumées ci-dessous (Tableau VI).

Tableau VI : Conditions de réalisation des étalonnages.

Température ambiante (°C)	23 ± 1	10 ± 1	3 ± 1	-4 ± 3
Fluide	Ethanol 70°	Eau	Alcool blanc 40°	Alcool blanc 40°
Température du fluide (°C)	[-10 ; 40]	[0,5 ; 20]	[-5 ; 15]	[-10 ; 5]
Conditions	Pièce aveugle	Extérieur (nuit)	Extérieur (nuit)	Pièce aveugle

e- Etude de l'influence de l'orientation la caméra thermique lors de la prise de vue sur le relevé de température

Les ruches Dadant 10 cadres des lot n°1 (n=7) et n°3 (n=26) ont été sélectionnées pour cette expérience. **Trois thermogrammes** de la face arrière de chaque ruche ont été réalisés, selon chaque orientation : **VOG, VF et VOD**.

3- Recherche de la méthode estimant au mieux la température interne d'une ruche à partir de la température de son enveloppe externe

a- Etude des ponts thermiques de la ruche en conditions artificielles

La disposition des ruches dans la chambre froide est présentée ci-dessous (Figure 31). Les tiroirs coulissants de fond de ruche étaient en place. Les **modèles expérimentaux** de grappe d'abeilles étaient **placés au centre des ruches, surélevés** et légèrement excentrés vers l'arrière.

Figure 31 : Photographie des ruches expérimentales mises en place en chambre froide (ruchen°1 à droite, ruche n°2 à gauche). Source : B. Hugonet.

Une **sonde de température** a été fixée à proximité des ruches, **dans l'air** ambiant de la chambre froide (sonde nommée « chambre froide »). **Dans chaque ruche**, une sonde relevait la température de la **source de chaleur** qui simulait la grappe d'abeilles (sonde nommée « source »). Une deuxième relevait la température du **compartiment central** de la ruche en étant fixée à la face interne de la paroi avant de la ruche (sonde nommée « air ambiant »). Les deux dernières relevaient les températures des espaces situés entre les **parois latérales** et les cadres les plus latéraux en étant fixées sur un cadre de corps Dadant filé non ciré (sondes nommées « paroi droite » et « paroi gauche »). L'enregistrement de la température était programmé au rythme de **six relevés par heure**.

Douze configurations de ruche ont été étudiées. Les configurations ont été testées deux par deux selon les schémas représentés de la Figure 32 à la Figure 37.

Un **délai minimal de 22h** après la mise en place de chaque configuration a été respecté avant toute intervention. Je réalisais ensuite les **thermogrammes** en mode monochrome (palette « blanc-chaud »). Les thermogrammes **des trois faces** (celle dans l'espace inter-ruches n'étant pas prise en compte), **du toit**, **du nourrisseur couvre-cadre** une fois le toit retiré et **du pain de candi** (si la configuration le nécessitait) une fois le nourrisseur couvre-cadre retiré, étaient enregistrés (en VOG). Pour les éléments horizontaux, la vue oblique gauche a été remplacée par une vue oblique en se plaçant à l'arrière de la ruche (distance caméra-centre de l'objet de 60 cm environ et angle entre l'axe optique de la caméra et la normale à l'objet de 35°). Les températures mesurées avec la caméra thermique ont été corrigées à l'aide de la droite d'étalonnage obtenue à 10°C de température ambiante.

La **légende des configurations** est la suivante (Figure 32 à Figure 37) :

- Absence de source : récipient plastique rempli de 4L d'eau placé sur l'élévateur dans lequel étaient plongés le thermoplongeur thermostaté éteint et une sonde de température.

- Candi : lorsqu'il était utilisé, le pain de candi était placé dans la cavité du nourrisseur couvre-cadre, posé sur le couvre-cadre au-dessus du trou nourrisseur.

- NC : nourrisseur-cadre en plastique rempli d'eau (environ deux litres).

- NCC : nourrisseur couvre-cadre, placé à l'envers (face inférieure vers le haut), le couloir d'accès au sirop placé vers l'arrière de la ruche.

- PB : partition en bois placée dans un intervalle prévu pour un cadre.

- PP : partition en polystyrène placée dans un intervalle prévu pour un cadre.

- S1,8 : bécher rempli de 1,8L d'eau placé sur l'élévateur dans lequel étaient plongés le thermoplongeur thermostaté réglé sur 30°C.

- S4 : récipient plastique rempli de 4L d'eau placé sur l'élévateur dans lequel étaient plongés le thermoplongeur thermostaté réglé sur 30°C. Le couvercle du récipient était en place, relevé autour du passage des câbles d'alimentation.

- x-y : sonde thermométrique numéro *y* reliée à la centrale d'acquisition numéro *x*.

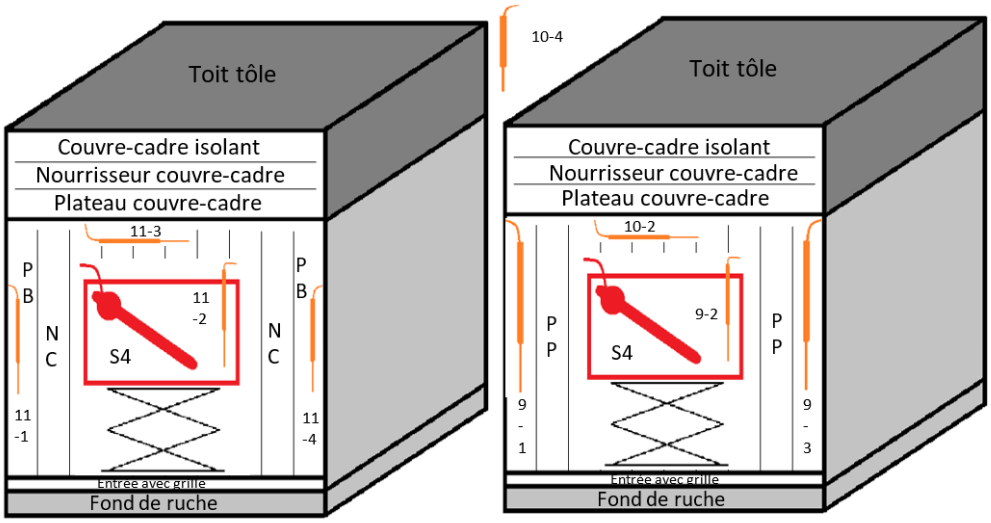

Figure 32 : Configurations n°1-1 (à droite) et n°1-2 (à gauche). Légende : voir page -117-. Source : B.Hugonet.

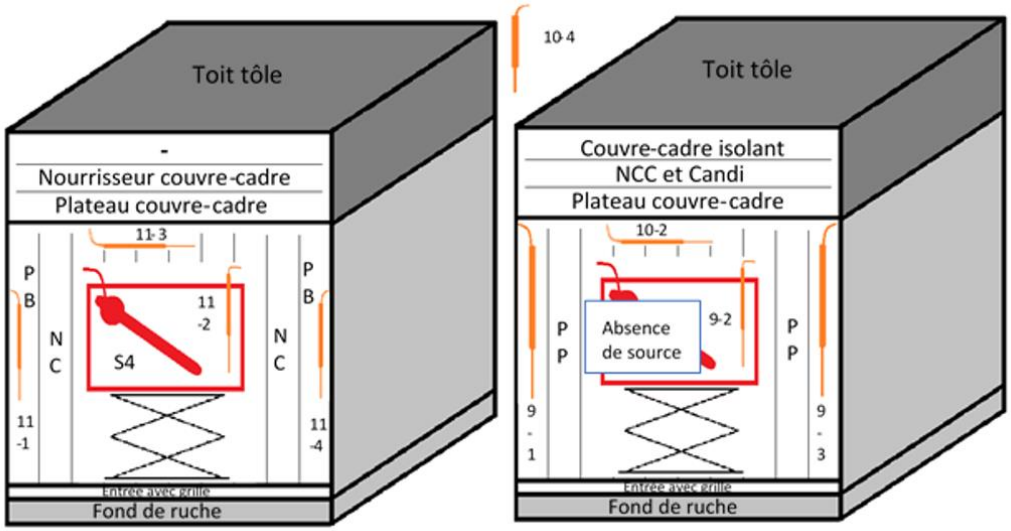

Figure 33 : Configurations n°2-1 (à droite) et n°2-2 (à gauche). Légende : voir page -117-. Source : B.Hugonet.

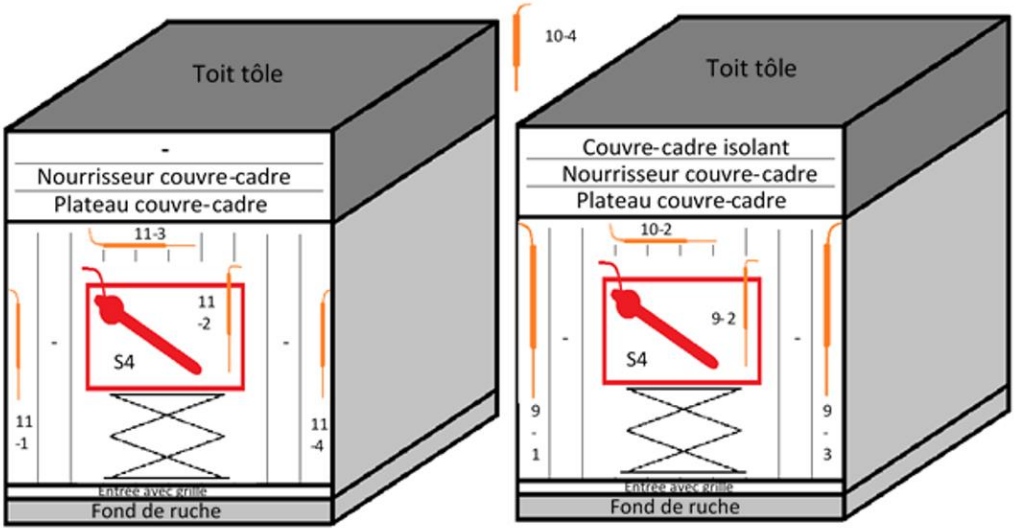

Figure 34 : Configurations n°3-1 (à droite) et n°3-2 (à gauche). Légende : voir page -117-. Source : B.Hugonet.

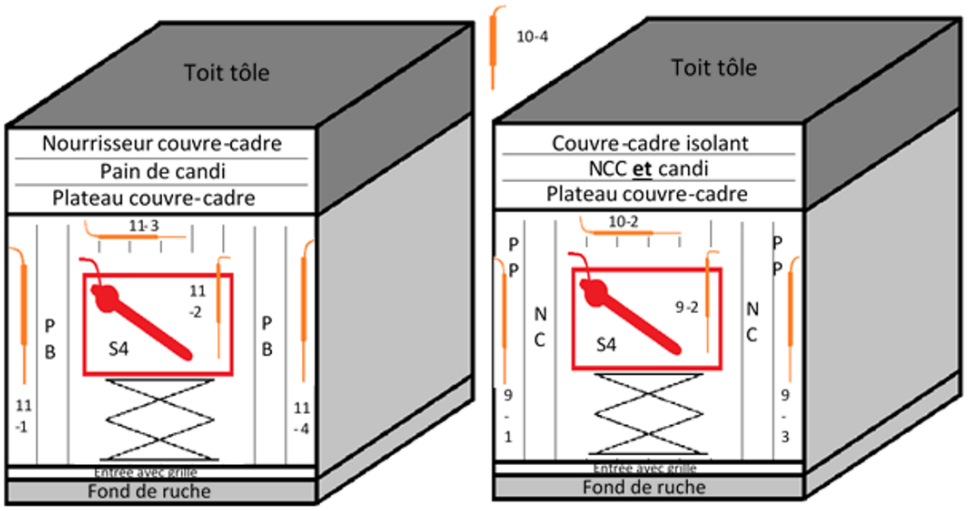

Figure 35 : Configurations n°4-1 (à droite) et n°4-2 (à gauche). Légende : voir page -117-. Source : B.Hugonet.

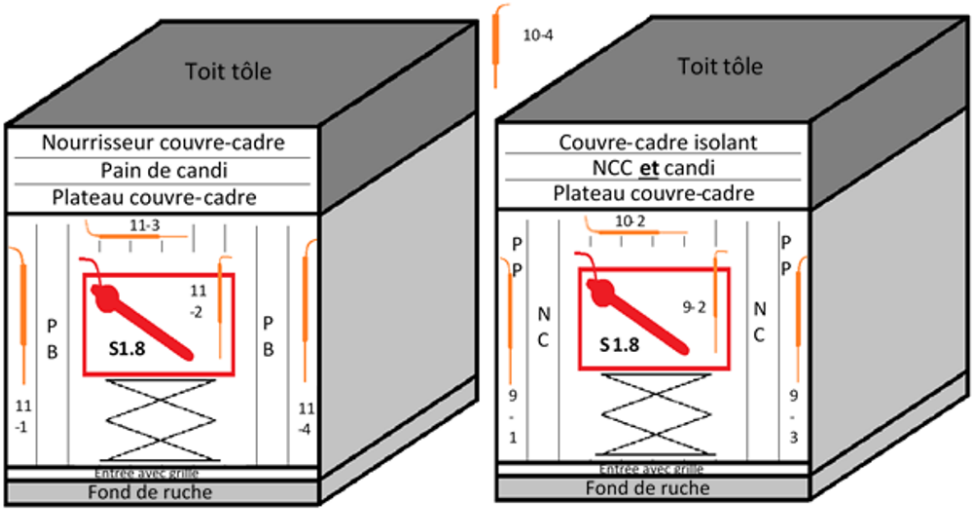

Figure 36 : Configurations n°5-1 (à droite) et n°5-2 (à gauche). Légende : voir page -117-. Source : B.Hugonet.

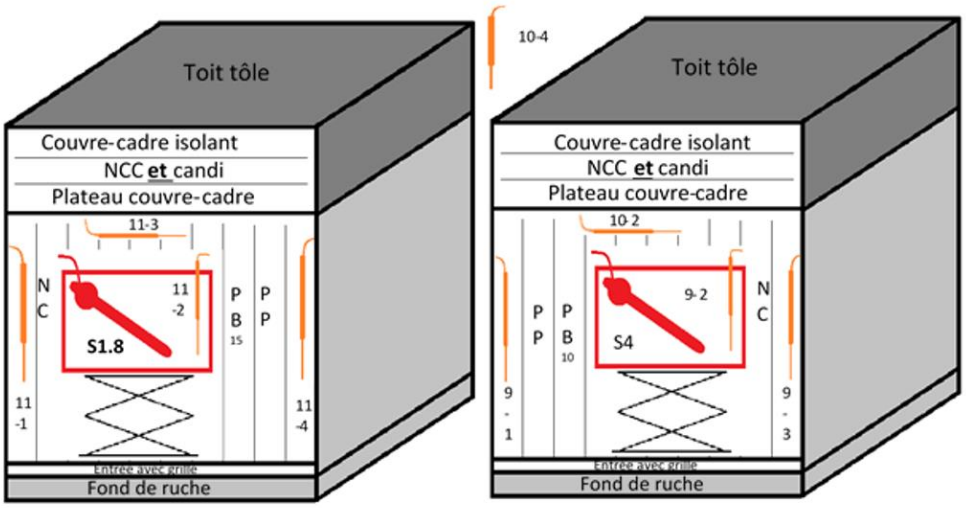

Figure 37 : Configurations n°6-1 (à droite) et n°6-2 (à gauche). Légende : voir page -117-. Source : B.Hugonet.

b- Dénombrement des pixels « chauds » des thermogrammes

Le principe était de **quantifier** le nombre de **pixels contenus dans la zone où la température était la plus élevée** sur la paroi de la ruche. L'image étant prise en noir et blanc (« blanc-chaud »), j'ai dénombré les pixels de la tâche blanche « chaude » apparaissant sur la ruche. Pour cela le **niveau de blanc (n/256)** correspondant à la température ambiante était déterminé selon la méthode décrite ci-après. Les pixels au niveau de blanc inférieur à n/256 étaient dénombrés.

Les images étaient ouvertes sur Image J. La correspondance température seuil et niveau de blanc seuil a été réalisé avec le curseur « Point » en le plaçant sur l'échelle de température du thermogramme à hauteur de la température ambiante. Ce curseur indiquait le niveau de gris du point (n/256).

La méthode suivante était ensuite suivie (les caractères en italiques sont les commandes informatiques à réaliser dans le logiciel) :

- *Image -> Stack -> Image to stack* : regroupe les images en une seule fenêtre

- *Image – Adjust – Threshold – Dark background - Set* : colore les pixels ayant un niveau de gris supérieur au seuil en noir et ceux dont le niveau de gris est inférieur au seuil en blanc.

- *Analyze -> Set measurement -> Cocher "Area" & "Integrated density " & "Limit to threshold"*

- Sur la fenêtre que l'on veut quantifier on sélectionne toutes les images avec les touches *Ctrl+A* ou *cmd+A.*

- *Analyze -> Tools -> ROI Manager (ROI = Region of Interest)*

- Dans le cadre s'ouvrant : *Add(t) -> More-> Multimeasure*.

Cette dernière commande ouvre un tableau dans lequel la quantification des pixels noirs pour chaque image est indiquée dans la colonne Area 1. **C'est cette valeur qui constitue la variable étudiée et qui est dénommée le « nombre de pixels chauds ».**

c- Etude des ponts thermiques de la ruche en conditions de terrain

i- Etude de l'influence de la position des cadres de la ruche sur la température mesurée à hauteur des parois latérales

Le lot n°1 et les ruches Dadant 10 cadres du lot n°2 ont été sélectionnés pour cette expérience. Le **nombre de cadre et leur position** dans la ruche ont été **relevés lors de la visite de printemps** en mars 2019 (Annexe 1). La **position « centrée »** indique que les cadres étaient au centre de la ruche avec une partition bordant les cadres les plus latéraux. Lorsque la ruche comportait 10 cadres, la position a également été notée centrée. Les **positions « droite » et « gauche »** indiquent qu'un cadre se situait respectivement contre la paroi droite ou gauche et que l'autre cadre le plus latéral était bordé d'une partition.

Des **thermogrammes (en VOG) des parois latérales** ont été réalisés une fois par mois de novembre à février (2018-2019) pour le lot n°1, le matin avant le lever du soleil. Les mesures ont été réalisées au mois de novembre 2018 pour les ruches sélectionnées du lot n°2.

ii- Etude de l'influence de la zone de mesure sur la température mesurée en conditions de terrain

Les ruches Dadant 10 cadres des trois lots ont été sélectionnées pour cette expérience. Les lots n°1 et n°2 ont été considérés homogènes et traités comme un seul échantillon (n=19). Le lot n°3 a été traité à part (n=26). Toutes les colonies étaient vivantes à l'exception des témoins (ruches vides).

Des **thermogrammes des faces avant et arrière ainsi que de l'entrée des ruches** ont été réalisés (en VOG). Les **toits** des lots n°1 et n°2 ont également été imagés, en vue oblique depuis l'arrière des ruches (distance de 60 cm, angle de 35°).

iii- Etude de l'évolution des températures mesurées sur les parois avant et arrière au cours de la nuit

L'ensemble des ruches des lots n°1 et n°2 ont été sélectionnées pour cette expérience (n=39). Toutes les colonies étaient vivantes, à l'exception des trois témoins (ruches vides et hausses).

J'ai réalisé des **thermogrammes** (en VOG) **des faces avant et arrière** des ruches **à cinq reprises dès 1h30 après le coucher du soleil** (soit 19h30) **et jusqu'à 1h avant son lever** le lendemain matin (soit 6h30).

4- Développement d'un test diagnostique non-invasif pour détecter la vitalité des colonies d'abeilles en hiver

a- Suivi hivernal de colonies d'abeilles par caméra thermique

Toutes les ruches des trois lots ont été suivies de la dernière visite pré-hivernage en novembre 2018 à la première visite de printemps en mars 2019. Le témoin constitué d'une pile de hausses dans le lot n°2 a été retiré de l'échantillon. Les **visites** ont été réalisées **une fois par mois pour chaque lot.** Les jours de visites ont été déterminés **selon la météo**. Le ciel devait être clair ou couvert, sans précipitations lors de la visite. Les **conditions météorologiques** de la nuit ayant précédée chaque visite ainsi que celles à l'arrivée sur le rucher ont été **relevées** (température, précipitations, humidité relative, heure de coucher et de lever du soleil …).

Des **thermogrammes** (en VOG) étaient ensuite réalisés pour la **face avant** et la **face arrière** de chaque ruche. Le **statut des colonies** (vivante ou morte) à chaque visite a été **déterminé** selon les indications de l'**apiculteur ayant visité les ruches**, l'écoute des **bruits à l'entrée** de la ruche (un vrombissement audible indique une colonie vivante) ou la **visite de printemps** (une colonie vivante lors de cette visite l'a été tout l'hiver). Le statut de la colonie a été noté inconnu un jour J lorsqu'un examen de certitude (visite de l'apiculteur ou visite de printemps) ne l'a décelé morte ultérieurement et que l'écoute des bruits à l'entrée de la ruche n'a pas permis d'entendre de vrombissement ce jour J.

b- Elaboration d'un test diagnostique utilisant la température mesurée pour déterminer la vitalité des colonies

Les mesures effectuées sur le **lot n°3** ont été utilisées pour élaborer le test diagnostique.

D- Résultats

1- Etalonnage et étude des biais de la caméra thermique

a- Influence des couleurs du thermogramme sur l'interprétation visuelle subjective

<u>Objectif :</u> évaluer les biais de l'interprétation subjective des thermogrammes.

i- Influence de la palette de couleur choisie sur l'interprétation subjective

Le même thermogramme est représenté avec deux palettes de couleurs différentes (Figure 38).

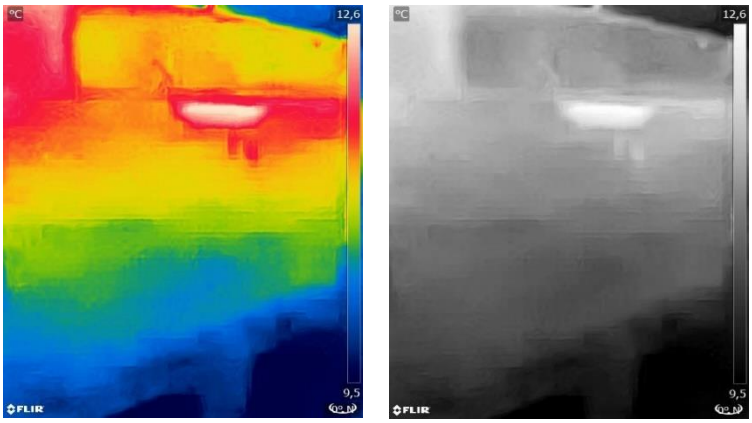

Figure 38 : Thermogramme d'une face latérale gauche de ruche. Seule la palette de couleur diffère entre les deux images (palette arc-en-ciel à gauche et blanc-chaud à droite). Source : B. Hugonet.

Cette figure illustre l'**influence de la palette sur la perception subjective** d'une zone chaude sur la face d'une ruche. La perception de la tâche chaude peut sembler plus étendue sur l'image de gauche et être moins évidente sur celle de droite.

ii- Influence des températures de la scène sur les couleurs

Les deux thermogrammes présentés ci-dessous ont été réalisés à une température ambiante de 4,9°C et une humidité relative de 99,9 % (Figure 39). La **gamme de température** s'étend de **2,6 à 4,9°C** sur le thermogramme de gauche et de **2,4 à 17,6°C** sur celui de droite. Les tâches rouges visibles sur l'image de droite sont le **reflet** des rayons infrarouges émis par **les jambes de l'opérateur sur le toit-tôle**.

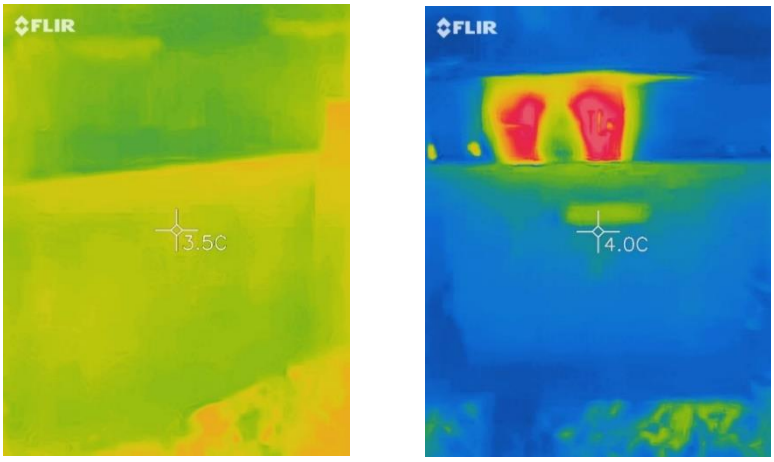

Figure 39 : Thermogrammes de la même face arrière d'une ruche, pris en vue oblique gauche (gauche) et vue de face (droite) (ε=0.95, palette arc-en-ciel). Source : B. Hugonet.

Cette figure illustre l'**influence de l'amplitude des températures sur la perception visuelle subjective** de la température d'un élément. Alors que la paroi apparaît dans des couleurs associées aux températures intermédiaires à gauche, elle est représentée en couleurs associées aux températures froides à droite du fait d'une plus grande amplitude des températures.

b- Influence de la valeur d'émissivité sélectionnée sur la température mesurée

Objectif : déterminer la valeur d'émissivité la plus adaptée aux parois des ruches.

La température ambiante était de 6,2°C et l'humidité relative de 76 %. La **température des corps de ruche**, placés depuis plusieurs heures en chambre froide, a été supposée **proche de 6,2°C**. Elle ne pouvait être inférieure à 5°C (température minimale de la chambre froide, Figure 44 page - 128 -). Les différences entre les températures mesurées et la température attendue selon la valeur d'émissivité choisie et le corps de ruche visé sont présentées ci-dessous (Tableau VII).

Tableau VII : Différences entre les températures mesurées et la température attendue (en °C) en fonction de la valeur d'émissivité choisie et des paramètres du corps de ruche, pour une température des corps attendue à 6,2°C.

Valeur d'émissivité sélectionnée	**Corps en bois peint avec une peinture à l'aluminium**	**Corps en bois brut**
Mat (ε=0,95)	-1,6	-2,0
Semi-mat (ε=0,8)	-4,3	-4,5
Semi-brillant (ε=0,6)	-12,2	-12,3
Brillant (ε=0,3)	-53,4	-56,3

Toutes les températures mesurées ont été inférieures à la température attendue. Que le corps soit peint ou non, l'**écart** entre la température mesurée par caméra thermique à sa surface et la température supposée du corps a été **minimal lorsque l'émissivité a été réglée sur 0,95** (mat).

c- Influence de la distance sur la mesure de température

Objectif : déterminer la distance la plus adaptée à la réalisation des mesures.

La différence entre la température mesurée ($T°_{cam}$) et la température de l'eau du bécher ($T°_{ref}$) en fonction de la distance de mesure est représentée sur la figure ci-après (Figure 40).

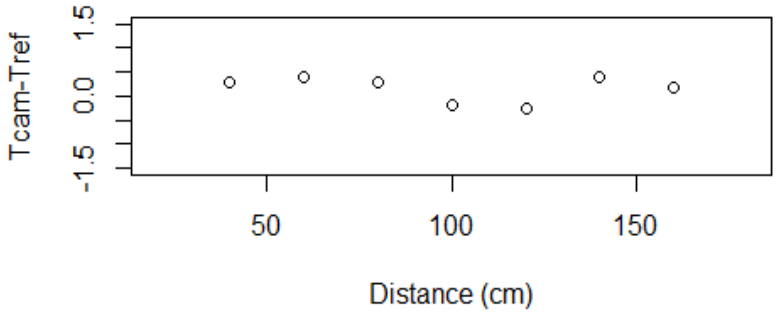

Figure 40 : Nuage de points représentant la différence entre la température mesurée par la caméra thermique ($T°_{cam}$) et la température de l'eau ($T°_{ref}$) en fonction de la distance entre la caméra et le bécher. Température ambiante : 24°C.

La **différence $T°_{cam} – T°_{ref}$ a oscillé** entre -0,24 et 0,4°C, **sans tendance associée à la distance**.

d- Etalonnage de la caméra thermique

Objectif : calculer le biais de mesure lié à la variation de la température ambiante.

Des **variations brutales de valeurs** de températures indiquées par la caméra thermique ont été remarquées durant les étalonnages. En patientant quelques instants, la température indiquée revenait à sa valeur initiale. Ces valeurs fugaces **n'ont pas été prises en compte** dans le tracé de la droite d'étalonnage.

Pour chaque étalonnage, un nuage de points de la température relevée par la sonde thermique ($T°_{Obj}$) en fonction de la température mesurée par la caméra ($T°_{cam}$) a été tracé (exemple Figure 41). L'**ajustement d'un modèle linéaire aux données par régression** a ensuite été représenté sur la même figure ($T°_{Obj} = a*T°_{cam} + b$).

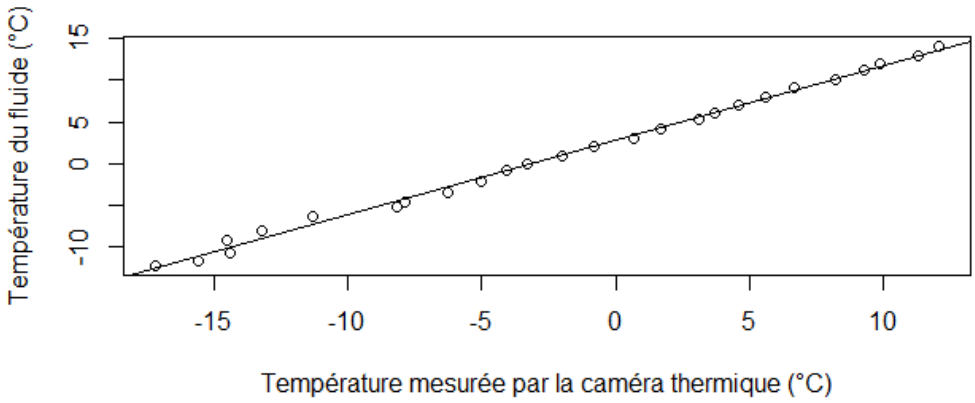

Figure 41 : Nuage de point représentant la température du fluide en fonction de la température mesurée par la caméra thermique et modèle linéaire associé, à une température ambiante de 3°C.

Afin d'accepter ou de rejeter le modèle, le **diagramme des quantiles** observés des résidus en fonction des quantiles de la loi normale a ensuite été tracé (exemple Figure 42). Si le diagramme des quantiles ne permettait pas d'accepter le modèle, l'intervalle de températures était réduit et le traitement des données réitéré sur le nouvel intervalle.

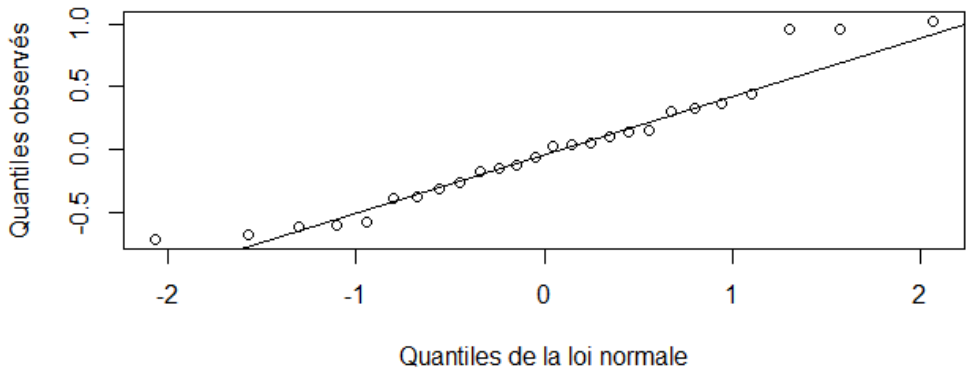

Figure 42 : Diagramme des quantiles observés des résidus en fonction des quantiles de la loi normale pour l'étalonnage de la caméra thermique sur l'intervalle [-13°C ; 15°C] à une température ambiante de 3°C.

Pour chaque échantillon d'observations d'effectif n obtenu à chaque température ambiante, les droites d'étalonnage, leur intervalle de validité et leur coefficient de détermination associés sont regroupés ci-dessous (Tableau VIII).

Tableau VIII : Droites d'étalonnages obtenues selon la température ambiante ; taille de l'échantillon (n), intervalle de validité et coefficient de détermination (R^2) associés à la droite.

Température ambiante (°C)	Droite d'étalonnage	n	Intervalle de validité (°C)	R^2
23	$T°_{obj} = 0{,}90 \times T°_{cam} - 0{,}77$	60	[-10 ; 15]	0,9958
10 ± 1	$T°_{obj} = 0{,}96 \times T°_{cam} + 1{,}49$	20	[0,5 ; 16,5]	0,9987
3 ± 1	$T°_{obj} = 0{,}89 \times T°_{cam} + 2{,}84$	26	[-12,5 ; 14,5]	0,9962
-4 ± 3	$T°_{obj} = 1{,}00 \times T°_{cam} + 2{,}49$	17	[-10,5 ; 5,5]	0,9759

Il apparaît que la **température** du fluide a été **d'autant plus sous-estimée** par la caméra thermique **que la température ambiante a été faible**.

e- Influence de l'orientation de la caméra thermique sur le relevé de température

Objectif : calculer le biais de mesure lié à l'angle d'incidence.

Pour ces mesures, le ciel était nuageux avec un léger brouillard. La température ambiante était de 3,4°C et l'humidité de 99,9 % sur le site n°1 et de 4,9°C et 99,9 % sur le site n°3. Les **températures corrigées** obtenues sur chaque ruche ont été **associées par paire d'observations**. Les résultats des tests de comparaison des moyennes des températures corrigées selon la prise de vue utilisée sont réunis dans le tableau ci-après (Tableau IX).

*Tableau IX : Résultats des tests de comparaison de deux moyennes sur série appariées selon la prise de vue utilisée. VOG : vue oblique gauche. VOD : vue oblique droite. VF : vue de face. * : différence significative.*

Vues comparées		VOD - VOG	VOG - VF	VOD - VF
Lot 1 (n=7)	Différence moyenne calculée (°C)	-0,22	-1,55 *	-1,33 *
	Degré de signification p	0,21	$5{,}3 \times 10^{-3}$	$2{,}4 \times 10^{-3}$
	$IC_{95\,\%}$ (°C)	[-0,6 ; 0,16]	[-2,43 ; -0,66]	[-1,97 ; -0,68]
Lot 3 (n=26)	Différence moyenne calculée (°C)	0,07	-0,67 *	-0,74 *
	Degré de signification p	0,084	3×10^{-5}	$3{,}4 \times 10^{-6}$
	$IC_{95\,\%}$ (°C)	[-0,01 ; 0,14]	[-0,95 ; -0,4]	[-1 ; -0,48]

La différence entre la moyenne des températures mesurées selon l'une des deux vues obliques et celle de la vue de face a été significative ($p < 0{,}01$).

Sur les thermogrammes présentés ci-dessous (Figure 43), issus de l'expérimentation, on remarque aisément une **tâche chaude centrale** sur la vue de face (couleurs rouges et blanches). Elle **se mouvait latéralement avec l'opérateur** : il s'agissait du reflet des infrarouges émis par l'opérateur sur la paroi de la ruche et captés par la caméra thermique.

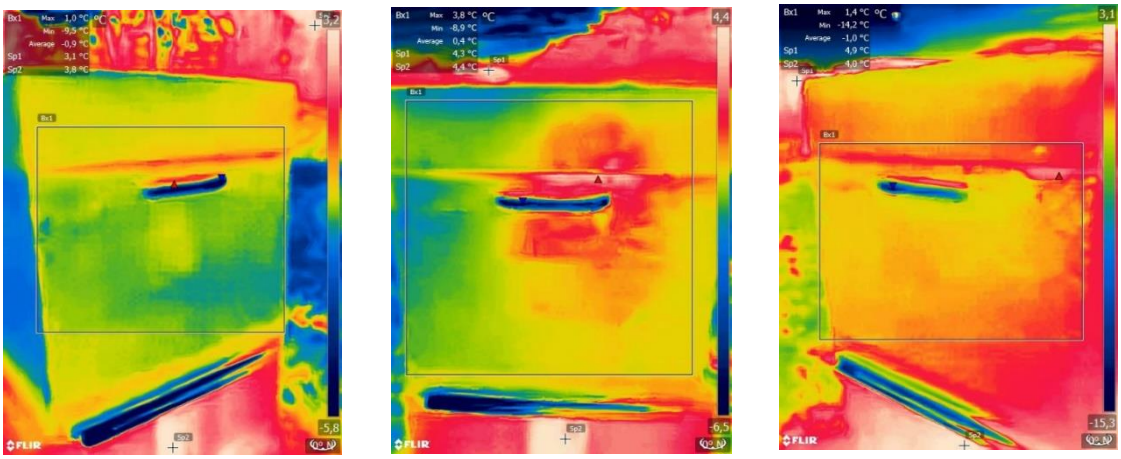

Figure 43 : Thermogrammes d'une paroi arrière de ruche obtenus selon trois incidences (ε=0.95, palette arc-en-ciel). De gauche à droite: vue oblique gauche, vue de face, vue oblique droite. Source : B. Hugonet.

f- Bilan

L'évaluation semi-quantitative de la température d'une paroi de ruche se basant sur l'interprétation visuelle d'un thermogramme a été influencée par la palette du thermogramme et par l'amplitude des températures présentes sur la scène.

Le paramètre d'émissivité mat (ε=0,95) a été le plus approprié pour mesurer la température de surface d'un corps de ruche. Pour une distance entre la caméra thermique et l'objet comprise entre 40 et 160 cm, aucune influence sur la précision de la mesure n'a pu être mise en évidence. L'imprécision de la caméra thermique a été fonction de la température ambiante et de la température de l'objet visé. Elle était d'autant plus grande que la température était basse.

Pour mesurer la température de surface d'un corps de ruche, la vue de face a induit une mesure de valeurs significativement plus élevées que celles mesurées en vue oblique ($n=33$, $p<0,01$) du fait de la réflexion des infrarouges émis par l'opérateur sur le corps de ruche. Les températures mesurées en vue oblique gauche et en vue oblique droite n'ont pas été significativement différentes ($n=33$, $p>0,05$).

2- Méthode estimant au mieux la température interne d'une ruche à partir de la température de son enveloppe externe

a- Comportement thermique d'une ruche en conditions artificielles

i- Courbes de température

Objectif : connaître le comportement thermique d'une ruche en ambiance froide.

Régimes observés en présence d'une source de chaleur

Le graphique de l'évolution des températures relevées (par chaque sonde thermique sur les ruches de simulation) en fonction du temps est présenté ci-dessous (Figure 44).

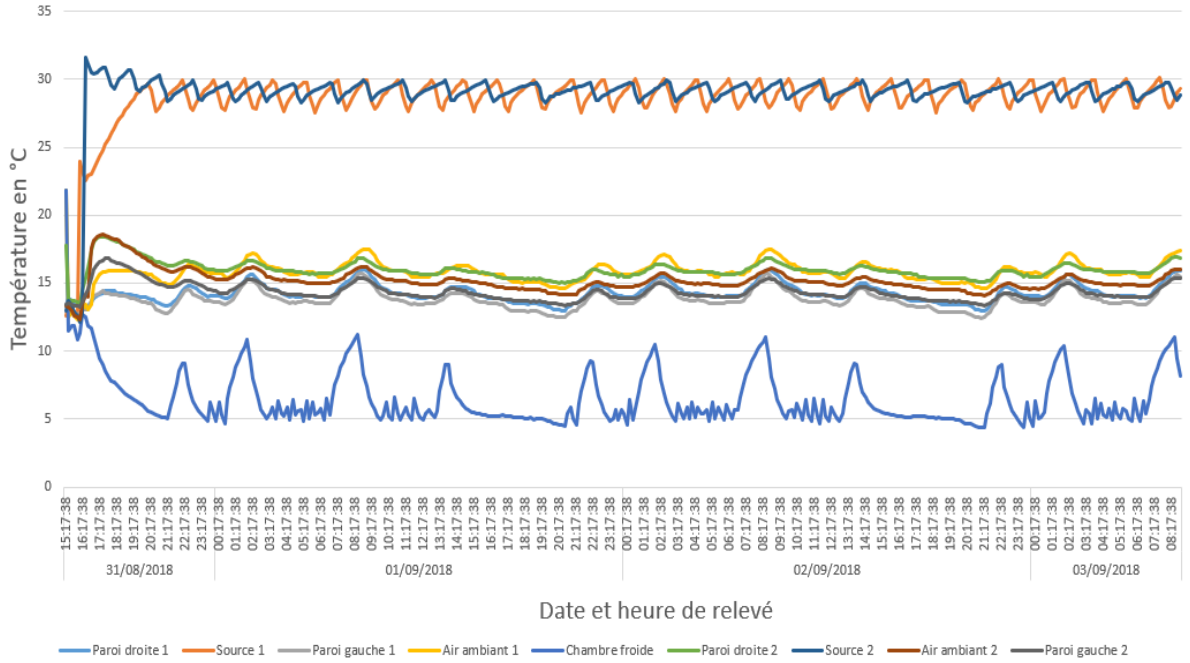

Figure 44 : Evolution de la température aux 10 points de mesure en fonction du temps. Le chiffre 1 se réfère à la ruche n°1-1 et le chiffre 2 à la ruche n°1-2 (Figure 32).

La **stabilité thermique du système** a été obtenue en **six heures**. Cette période d'évolution forte des températures est la période de **régime transitoire**. **Après ce délai**, le température a varié cycliquement en fonction du temps. Le régime était alors permanent non stationnaire, c'est-à-dire que ce régime était stable mais dépendant du temps.

Durant le **régime permanent non stationnaire** :

1. la température de la **chambre froide** a oscillé **entre 5 et 6,5°C** avec cinq *extrema* à 9°C (variation sur deux heures) et six *extrema* 11°C (variation sur trois heures).
2. lors des *extrema* de température de la chambre froide, la **température relevée par les sondes internes** à la ruche a augmenté de 1°C à 1,2°C avec un **délai situé entre 60 et 90mn** et s'est rétablie dans les mêmes délais de variation que les *extrema*. La température de l'air ambiant a varié avec un retard d'environ 20mn par rapport à celle en arrière des parois : il s'agit du temps caractéristique du système, qui est du à l'**inertie thermique du système**.
3. la **température de l'eau** (source 1 et source 2) a oscillé **entre 27,5°C et 30°C** selon un cycle de deux heures pour la source 1 et trois heures pour la source 2.

Les courbes de températures associées aux autres configurations ont révèlé des caractéristiques similaires. Le **régime thermique transitoire** observé **le plus long a été de huit heures**. Les températures des sources de 1,8L ont oscillé selon une période d'une heure.

Les courbes de températures associées à la configuration n°6-2 (Figure 37) ont montré une augmentation de la température de la source 2 au-delà de la valeur du thermostat (réglé sur 30°C), jusqu'à atteindre 37,6°C. Une évaporation de l'eau du bécher (perte de volume de 400mL) et une condensation importante à l'intérieur de la ruche ont été observées à l'ouverture.

Régimes observés en absence de source de chaleur

Le graphique de l'évolution de la température relevée (par chaque sonde thermique sur les ruches de simulation) en fonction du temps est présenté ci-dessous (Figure 45).

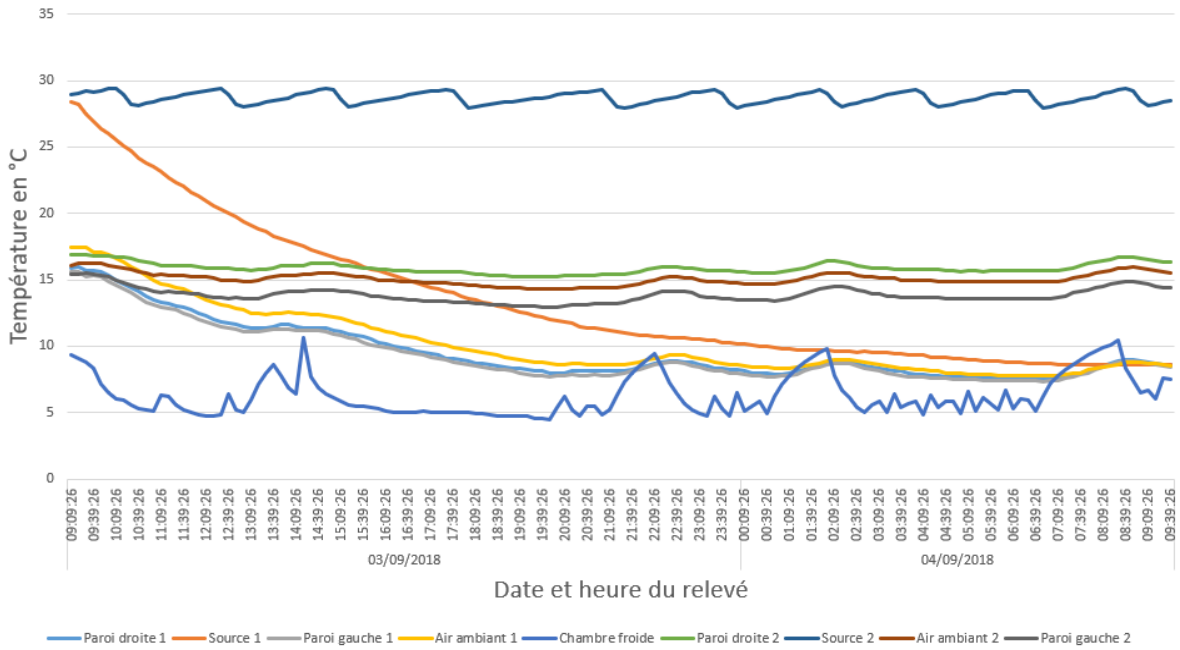

Figure 45: Evolution de la température aux 10 points de mesure en fonction du temps. Le chiffre 1 se réfère à la ruche n°2-1 et le chiffre 2 à la ruche n°2-2 (Figure 33).

Lorsque le thermoplongeur a été éteint (source initialement à 28,4°C), la **température** de la source a suivi une courbe **exponentielle décroissante** durant le régime transitoire et sa température a égalisé celle des compartiments de la ruche en 23h. Il n'y avait plus que deux degrés d'écart avec la température moyenne de la chambre froide (6,27°C, $n_{2\text{-}1}$=148), un jour après l'extinction de la source. Un *extremum* de température de la chambre froide avait déjà dépassé toutes les températures internes 17h après l'extinction de la source. Le **temps caractérisant l'inertie thermique du système** a été **supérieur à 23h30**.

Lorsque la source a été rallumée (résultats obtenus avec la configuration n°3-1, Figure 34), sa température a suivi une courbe croissante logarithmique durant le régime transitoire. Le régime permanent a été atteint après 8h, dans un air à 6,45°C en moyenne ($n_{3\text{-}1}$=143).

ii- Températures internes selon l'isolation de la ruche

Objectif : connaître l'influence des composants de la ruche sur son comportement thermique.

Les **valeurs moyennes des températures relevées par chaque sonde thermique** pour chaque configuration et l'intervalle de confiance associé à la moyenne ont été compilés en Annexe 2 page - 179 -. Leur calcul **a exclu les valeurs du régime transitoire** ainsi que, pour la configuration n°6-2, les valeurs relevées après dérèglement du thermostat. Les échantillons ont comporté 96 valeurs au minimum (n>95).

D'un jour d'expérimentation à l'autre, l'écart maximal entre les températures moyennes de la chambre froide a été de de 0,61°C (n>95). La température moyenne des sources des configurations 5-1 et 6-1 a été inférieure à celle des autres sources de 2°C environ. Pour les autres configurations, l'écart maximal entre les températures moyennes des sources a été de 1,19°C (n>95).

Les **résultats remarquables** sont les suivants :

1. le **retrait du couvre-cadre isolant** n'a engendré **aucune variation des températures internes** moyennes (comparaison des configurations 1-2 et 2-2, n_{1-2}=344 et n_{2-2}=148, Annexe 2).
2. un **effet ruche** a été identifié lorsque les deux ruches ont été **soumises aux mêmes conditions** (comparaison des configurations 3-1 et 3-2 Figure 34). Les **températures internes** à la ruche 3-2 ont été **significativement supérieures** à celle de la ruche 3-1 pour l'air ambiant, la paroi gauche et la paroi droite, respectivement de 1,92°C, 4,43°C et 3,51°C avec une température de la source supérieure de 0,23°C (n_{3-2}=143, Annexe 2). La ruche 3-2 ne comportait pas de couvre-cadre isolant, son corps ne présentait pas de poignées et l'épaisseur de sa paroi était de 2 mm supérieur à celle de la ruche 1.
3. le **retrait des tous les éléments internes à la ruche**, excepté la source de chaleur, a entrainé une **élévation significative de toutes les moyennes de température** interne (comparaison des configurations 2-2 et 3-2). Elles ont augmentées pour l'air ambiant, la paroi gauche et la paroi droite, respectivement de 1,39°C, 4,18°C et 3,08°C avec une augmentation de la température de la source de 0,08°C (n_{2-2}=148 et n_{3-2}=143, Annexe 2).
4. **en présence de cadres** (soit dans toutes les configurations sauf les n°3-1 et 3-2), la **température de l'air ambiant du compartiment central** a été significativement **plus élevée que la température à proximité des parois** de 0,81 à 4,97°C dans 14 des 18 comparaisons. La température des parois a été significativement plus élevée de 0,16 à 0,82°C dans quatre des 18 comparaisons (Annexe 2).
5. le **changement d'une source** au volume de **4L pour** une source au volume de **1,8L** a entraîné une **baisse significative des températures** moyennes des compartiements internes à la ruche (comparaison des configurations 4-1 et 5-1). Elles ont diminué pour l'air ambiant, la paroi gauche et la paroi droite, respectivement de 2,02°C, 1,2°C et 1,8°C avec au contraire une augmentation de la température de la source de 0,5°C (n_{4-1}=144 et n_{5-1}=137, Annexe 2).

iii- Relevés des températures de l'enveloppe externe par caméra thermique

Objectif : déterminer les meilleurs points de mesures à la surface d'une ruche de simulation en ambiance froide pour estimer la température interne des ruches.

Analyse qualitative des thermogrammes

Des thermogrammes représentatifs sont présentés ci-dessous (Figure 46 et Figure 47).

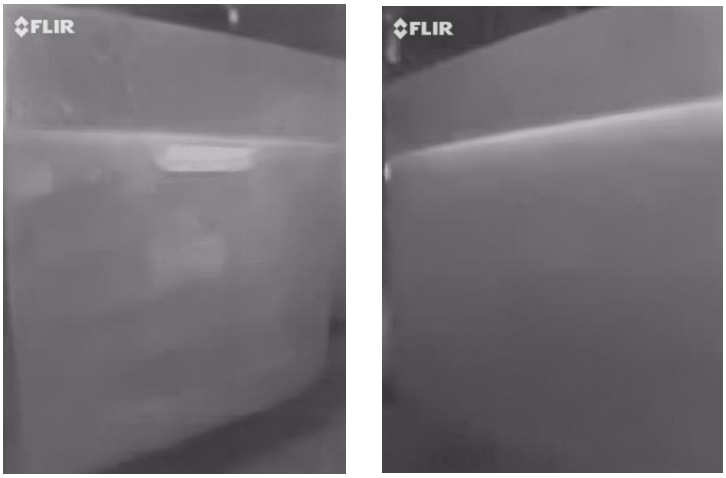

Figure 46 : Thermogrammes d' une paroi de la ruche n°1 (avec poignée creusée, à gauche) et d'une paroi de la ruche n°2 (sans poignée, à droite). ε = 0,95 , palette blanc-chaud. Source : B. Hugonet.

Figure 47 : Thermogrammes d'un nourrisseur couvre-cadre (à gauche, couloir d'accès au sirop visible en bas de l'image) et de l'ensemble des deux ruches (à droite, les toits-tôle étaient en place). ε = 0,95 , palette blanc-chaud. Source : B. Hugonet.

Les **températures maximales des parois** ont été relevées en grande majorité au niveau de la **poignée creusée** pour la ruche n°1 et en **bordure du toit-tôle** pour la ruche n°2 (Figure 46).

Pour les éléments du toit, j'ai relevé les températures maximales fréquemment **au centre des éléments** (toit, nourrisseur couvre-cadre, candi). Pour le nourrisseur couvre-cadre, le couloir d'accès au sirop était également un point de mesure fréquent des températures maximales (Figure 47).

Analyse des températures mesurées

Toutes les valeurs des températures mesurées et corrigées ($T°_{caméra}$ et $T°_{corrigée}$) selon chaque objet visé et en fonction de la configuration ont été compilées en Annexe 3 (page - 180 -). La température extérieure et la température de référence ($T°_{extérieure}$ et $T°_{référence}$) associées à chaque mesure y sont également compilées.

Dans la **configuration n°2-1** (source éteinte, Figure 33), la différence **$T°_{corrigée} – T°_{référence}$ a été inférieures à un 1°C**. Il s'agit également de la seule configuration où la température mesurée à hauteur du toit a été supérieure à celle mesurée à hauteur du nourrisseur couvre-cadre.

Les résultats de la comparaison de la moyenne des différences de températures corrigées obtenues entre les différentes vues (n°2-1 exclue) sont compilés ci-dessous (Tableau X).

Tableau X : Comparaison de la différence entre la moyenne des températures corrigées (configuration 2-1 exclue) obtenues selon chaque face et degré de signification p associé. Tous les effectifs étaient de onze (n=11).

Comparaison	**Différence**	**p**
Face avant – Face arrière	Non significative	0,54
Face avant - Toit	Non significative	0,27
Nourrisseur – Face avant	Positive et significative	$9,4x10^{-4}$
Nourrisseur – Face arrière	Non significative	0,077
Nourrisseur - Toit	Positive et significative	$5,9x10^{-5}$
Face-arrière - Toit	Positive et significative	$6,8x10^{-3}$

La mesure de **température à hauteur du nourrisseur couvre-cadre** s'est avérée être la **meilleure approximation de $T°_{référence}$** avec une différence moyenne de -0,24°C (n=11, $IC_{95\ \%}$ = [-1,41 ; 0,93]°C). Au contraire, les **températures mesurées à hauteur du toit** ont donné la **moins bonne évaluation** de $T°_{référence}$ avec une différence moyenne de -3,33°C (n=11, $IC_{95\ \%}$ = [-4,60 ; -2,05]°C).

Les quatre températures mesurées au niveau du candi ont dépassé toutes les autres mesures réalisées sur la même configuration ainsi que la température ambiante interne à la ruche.

Les moyennes de $T°_{corrigée}$ -$T°_{référence}$ observées entre la ruche 1 et la ruche 2 ont été comparées pour chaque vue. Aucune de ces comparaisons n'a révélé une différence significative (n=12, p>0,05). Les températures corrigées obtenues selon les faces avant, arrière et latérales ne se sont pas révélées plus fidèles à la température interne, aussi bien pour la ruche n°1 que pour la ruche n°2.

b- Quantification des pixels « chauds »

Objectif : analyser les thermogrammes par traitement informatique.

Pour un thermogramme donné (Figure 48), le nombre de pixels chauds dénombrés en fonction du seuil de blanc fixé a été présenté (Tableau XI).

Figure 48 : Thermogramme utilisé pour le dénombrement de pixels présenté dans le Tableau XI. Palette « blanc-chaud ». Température ambiante de 7°C. Source : B. Hugonet.

Seuil de blanc fixé	Nombre de pixels dénombrés
187/256	4 600
210/256	4 150
219/256	3 847
220/256	0

Tableau XI : Résultats du dénombrement des pixels chauds du thermogramme de la Figure 48 en fonction du seuil de blanc fixé

La **relation entre la température seuil et le niveau de blanc seuil** associé a été **difficile à établir**. Pour un mouvement de quelques pixels sur l'écran, le seuil de blanc n/256 pouvait varier de quelques points et par répercussion le nombre de pixels dénombré variait de plusieurs milliers.

Pour la même face prise en cliché selon un angle variant de quelques degrés ou une distance variant de quelques centimètres, le nombre de pixel dénombré a pu varier du simple au double pour un même niveau de blanc seuil (de 2354 à 4600 pour un seuil fixé à 187/256).

c- Comportement thermique d'une ruche en conditions de terrain

i- Influence de la position des cadres sur la température mesurée latéralement

Objectif : déterminer la meilleure zone de mesure lorsque les cadres sont latéralisés.

Les relevés météorologiques sont présentés ci-dessous (Tableau XII).

Tableau XII : Relevés de météorologie réalisés à chaque session de mesures.

Date (jour n°)	Lot	Météo	Température (°C)	Humidité relative (%)
07/11/18 (11)	1	Claire	9,2 / 10,5	80,3
13/12/18 (47)	1 / 2	Nuageuse	-1	70,8
16/01/19 (81)	1	Claire, gelées	-4,3	Non fonctionnel
16/02/19 (112)	1	Claire, gelées	-2,1	72

L'évolution de la différence T°PG - T°PD en fonction du jour de l'hiver et de la position des cadres au sein de la ruche pour le lot n°1 est représentée ci-dessous (Figure 49).

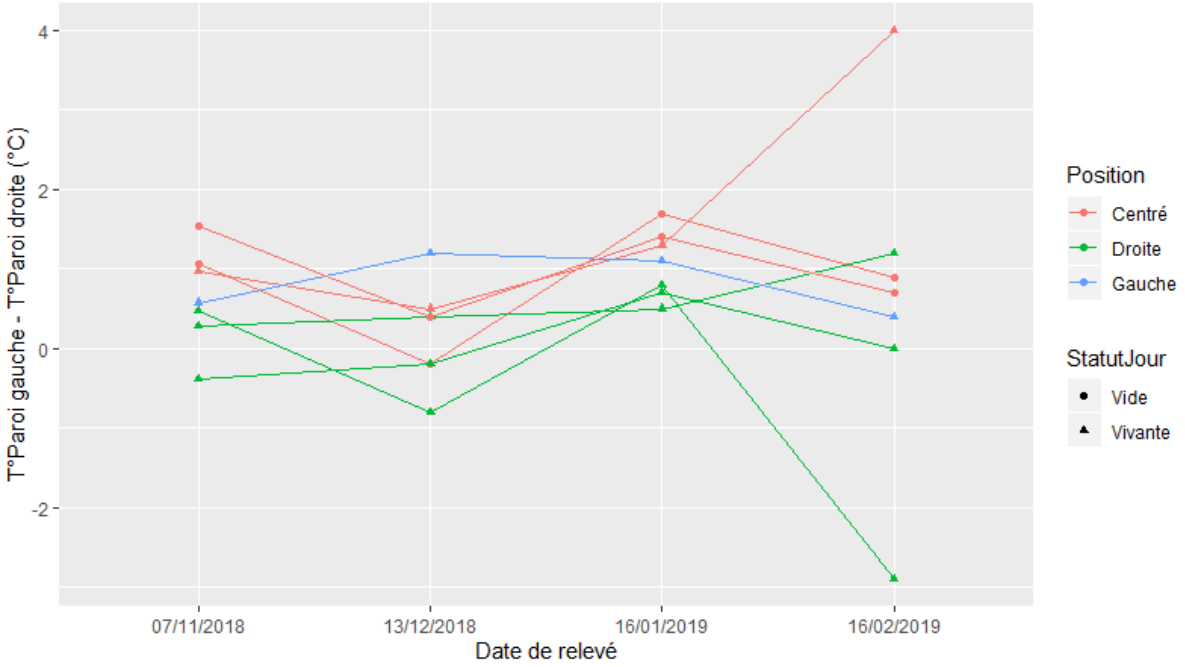

Figure 49 : Différence entre les températures corrigées obtenues sur les parois gauches et droites des ruches en fonction du jour de l'hiver. Position : fait référence à la latéralisation des cadres au sein de la ruche. StatutJour : ruches témoins notées « vide », colonies vivantes notées « vivante ».

Aucune relation entre la position des cadres et la différence entre les températures mesurées sur les parois latérales ne s'est révélée. La moyenne des T°PG a été significativement plus élevée que celle des T°PD le 7 novembre (n=7, p=0,46) et le 16 janvier (n=7, p=0,016). Sept des huit T°PG des témoins ont été supérieures aux T°PD.

L'évolution de la différence T°PG - T°PD de chaque ruche en fonction de la position des cadres au sein de la ruche le 7 novembre 2018 pour le lot n°2 est représentée ci-dessous (Figure 50).

Figure 50 : Différence entre les températures corrigées obtenues sur les parois gauches et droites des ruches en fonction de la position des cadres. La légende des positions fait référence à la latéralisation des cadres.

Aucun lien entre la différence de température et localisation de la grappe d'abeilles n'a pu être mis en évidence.

ii- Influence de la prise de vue sur la température mesurée

Objectif : déterminer le meilleur point de mesure à la surface d'une ruche peuplée d'abeilles.

Les mesures des températures réalisées sur la face avant, la face arrière, sur le toit et à l'entrée de la ruche ont été comparées deux à deux (Tableau XIII).

*Tableau XIII : Comparaison des températures mesurées en fonction de la zone visée. AV/AR/TT/EN : températures relevées respectivement sur la face avant, la face arrière, le toit et à l'entrée de la ruche. * : différence significative (p<0,05).*

Echantillon	Température Humidité relative	AV - EN (°C)	AR - EN (°C)	AV - AR (°C)	AV - TT (°C)	AR - TT (°C)
Ruches Dadant 10 des lots n°1 et 2 (n=19)	-1°C 71 % HR	2,60*	1,22 *	1,38*	Non réalisé	Non réalisé
	9,2°C 80,3 %	Non réalisé	Non réalisé	Non réalisé	3,06*	2,27*
Ruches Dadant 10 du lot n°3 (n=26)	4,9°C 99,9 %	2,25 *	0,67 *	1,57*	Non réalisé	Non réalisé

Les **températures mesurées à l'entrée de la ruche** et sur le toit ont été **inférieures** à celles mesurées sur les faces avant et arrière. Les T°AR arrière ont été inférieures aux T°AV.

Pour le lot n°2, les résultats de comparaison des moyennes obtenues sur les ruchettes le même jour n'ont pas été significatifs, pour aucune des trois comparaisons (n=11, p>0,05).

Dans le lot n°3, 16 ruches avaient une peinture à l'eau à l'avant et une peinture à l'aluminium à l'arrière : la moyenne des T°AV était de 1,77°C supérieure à celle des T°AR (n=16, $p=1,2x10^{-4}$). Pour les 10 autres ruches dont les deux faces étaient peintes de façon similaire, la moyenne des T°AV était de 1,26°C supérieure à celle des T°AR (n=10, $p=3,0x10^{-3}$). La différence entre ces deux moyennes n'a pas été significative ($n_1=16$, $n_2=10$, p=0,29).

iii- Suivi nocturne par caméra thermique

Objectif : connaître le comportement des températures de surface de ruches peuplées au cours de la nuit.

La journée du 15 février était ensoleillée avec une température extérieure maximale dans l'après-midi de 14°C. Le soleil s'est couché à 18h06 (H0) pour un lever à 7h42 le lendemain matin. Le ciel était dégagé et étoilé tout au long de la nuit. Des gelées ont été observées sur l'herbe et les toits de ruches à partir de minuit. Toutes les colonies étaient vivantes à l'exception d'une dont le statut était inconnu.

Les premiers relevés ont eu lieu à partir de 19h30 (H0+1,5, $T°_{ext}$=3,6°C, HR=83 %) soit 1h30 après le coucher du soleil. Ils ont été renouvelés aux alentours de 22h30 (H0+3,5, $T°_{ext}$=1,3°C, HR=85 %), 1h30 (H0+7,5, $T°_{ext}$=-0,9°C, HR=77 %), 3h30 (H0+9,5, $T°_{ext}$=-2,3°C, HR=82 %) et 6h30 (H0+12,5 , $T°_{ext}$=-2,1°C, HR=72 %). Les variations d'humidité relative ont été de faible amplitude.

Evolution des températures mesurées sur la face avant

Les T°AV (non corrigées) ont été représentées en fonction de l'heure de la nuit (Figure 51).

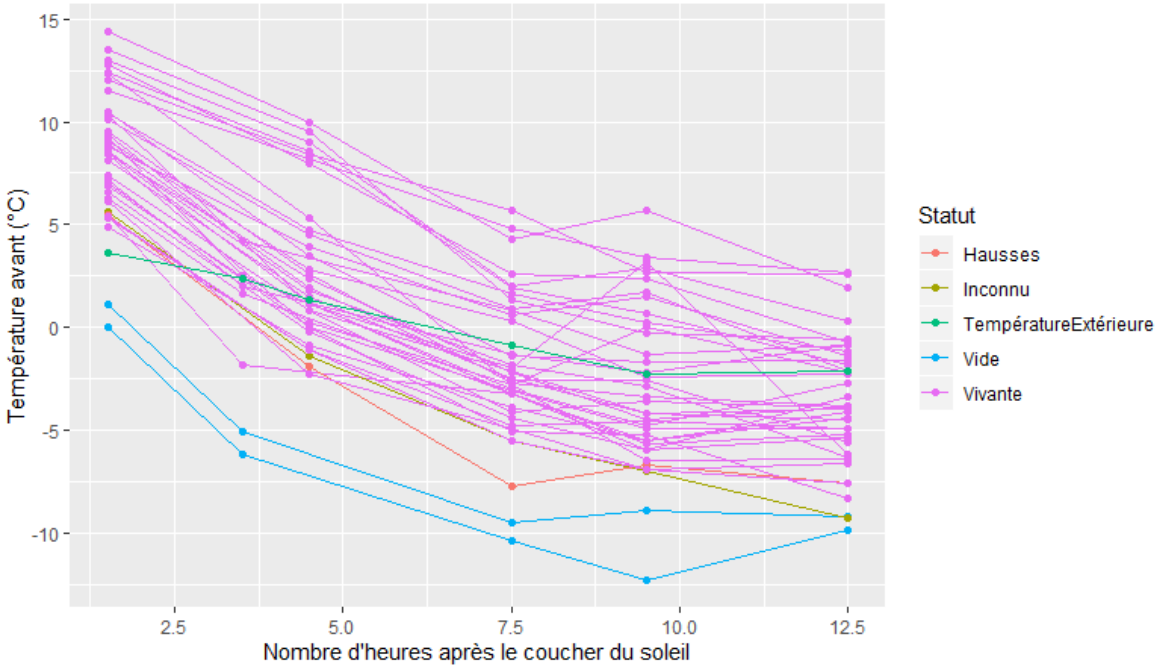

Figure 51 : Evolution de la température mesurée sur la face avant des ruches au cours de la nuit. Vide : ruche vide témoin. Vivante/Inconnu : ruche dont le statut de la colonie était vivante/inconnu. Hausses : pile de hausses témoin.

La **moyenne des T°AV** était de 8,4°C en début de nuit à 19h30 (H0+1,5, n=39, $IC_{95\ \%}$ = [7,4 ; 9,4]°C) et de –3,8°C en fin de nuit à 6h30 (H0+12,5, n=39, $IC_{95\ \%}$ = [-4,8 ; -2,8]°C). Cette moyenne **a chuté de 12,2°C** au cours de la nuit tandis que **la température extérieure a chuté de 5,7°C** (de 3,6°C à -2,1°C). Par rapport à la température extérieure, les faces avant des ruches étaient en moyenne plus chaudes de 4,8°C au début de la nuit et plus froides de 1,7°C à la fin de la nuit. L'écart-type des températures mesurées était de 3,14°C à 19h30 (H0+1,5, n=39) et de 3,17°C à 6h30 (H0+12,5, n=39) : la dispersion des valeurs a été identique en début et en fin de nuit.

Les résultats ont été similaires en séparant les ruchettes (n=11) des ruches à 10 cadres (n=28) ou **en séparant les ruches par type** (19 classiques, quatre chalets, cinq corps formés de deux hausses). Aucune différence significative n'a été mise en évidence entre les moyennes des T°AV, quelque soit le type de ruches, aussi bien en début qu'en fin de nuit (p>0,05).

Toutes **les T°AV ont diminué** de 19h30 à 1h30 (soit **jusqu'à 8h après le coucher du soleil**). Après 1h30, les variations des températures mesurées ont été moins importantes et des augmentations ont pu être observées. De 3h30 à 6h30, 51 % des températures mesurées ont variées de moins de 1°C, 36 % des températures ont varié entre 1 et 2,5°C et 13 % ont varié de plus de 5°C.

La baisse de température des témoins a suivi la même tendance que le reste des ruches. Le témoin composé de plusieurs hausses empilées a gardé des températures proches du lot contrairement aux deux autres témoins composés de ruches Dadant 10 cadres vides. La température de ces deux ruches vides a été mesurée inférieure à la température extérieure de plusieurs degrés durant toute la nuit.

Evolution des températures mesurées sur la face arrière

Les T°AR (non corrigées) ont été représentées en fonction de l'heure de la nuit (Figure 52).

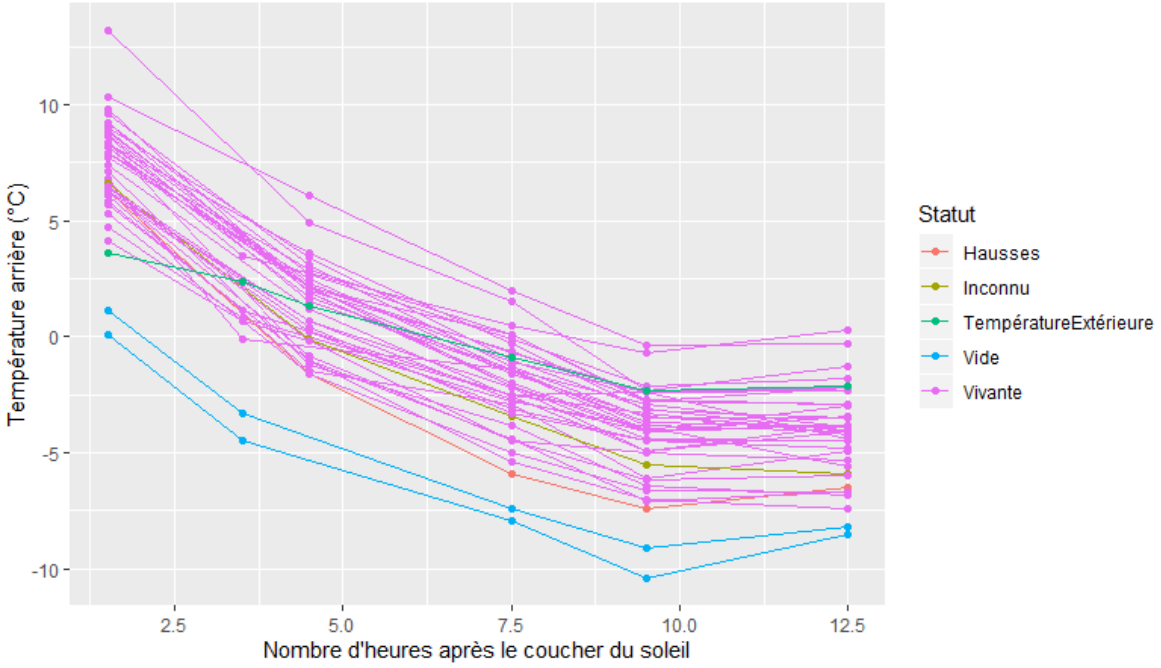

Figure 52 : Evolution de la température mesurée sur la face arrière des ruches en fonction du nombre d'heure après le coucher du soleil (H0 : 18h30). Vide : ruche vide témoin. Vivante/Inconnu : ruche dont le statut de la colonie était vivante/inconnu. Hausses : pile de hausses témoin.

La moyenne des T°AR a diminué de 7,3°C à 19h30 (H0+1,5, n=39, $IC_{95\,\%}$ = [6,5 ; 8]°C]) à -4,2°C à 6h30 (H0+12,5, n=39, $IC_{95\,\%}$ = [-4,9 ; -3,6]°C) soit une baisse **de 11,5°C**. **La température extérieure a diminué de 5,7°C** sur le même laps de temps (de 3,6°C à -2,1°C). Par rapport à la température extérieure, les faces arrière des ruches étaient en moyenne plus chaudes de 1,7°C au début de la nuit et elles étaient plus froides de 2,1°C en fin de nuit. L'écart-type des T°AR était de 2,33°C à 19h30 et de 1,97°C à 6h30 (n=39).

Les résultats ont été similaires en séparant les ruchettes (n=11) des ruches à 10 cadres (n=28) puis en séparant **les ruches par type** (19 classiques, quatre chalets, cinq corps formés de deux hausses). Aucune différence significative n'a été mise en évidence entre les moyennes des T°AR, pour tous les types de ruches, aussi bien en début qu'en fin de nuit (p>0,05).

Toutes les T°AR ont diminué entre 19h30 et 3h30, soit **jusqu'à 10h après le coucher du soleil**. De 3h30 à 6h30, ces températures ont varié de moins de 1°C pour 87 % des ruches.

Pour les témoins, les observations effectuées pour les T°AR ont été identiques à celles effectuées pour les T°AV.

Evolution des températures corrigées

L'ensemble des T°AV$_{corr}$ a été représenté en fonction de l'heure de la nuit (Figure 53).

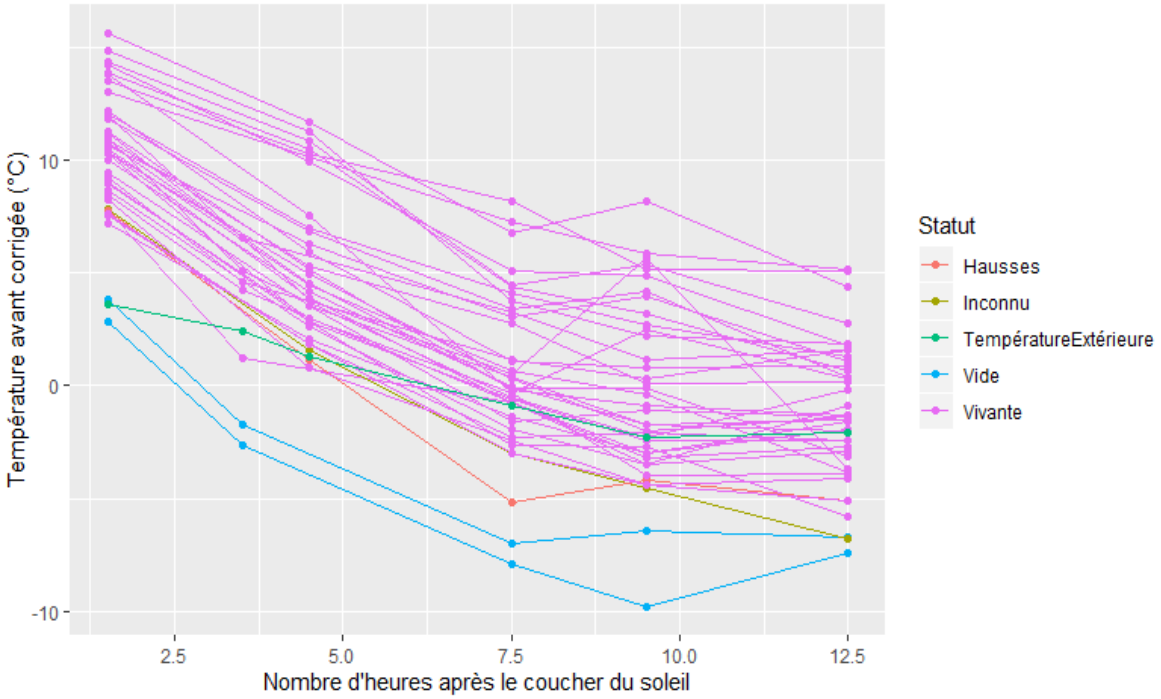

Figure 53 : Evolution de la température corrigée obtenue sur la face avant des ruches en fonction du nombre d'heure après le coucher du soleil (H0 : 18h30). Vide : ruche vide témoin. Vivante/Inconnu : ruche dont le statut de la colonie était vivante/inconnu. Hausses : pile de hausses témoin.

La cinétique de diminution des T°AV$_{corr}$ a été identique à celle des T°AV mais s'est effectuée de 10,3°C à -1,3°C en moyenne (n=39) soit une chute de 11,6°C.

L'ensemble des T°AR$_{corr}$ a été représenté en fonction de l'heure de la nuit (Figure 54).

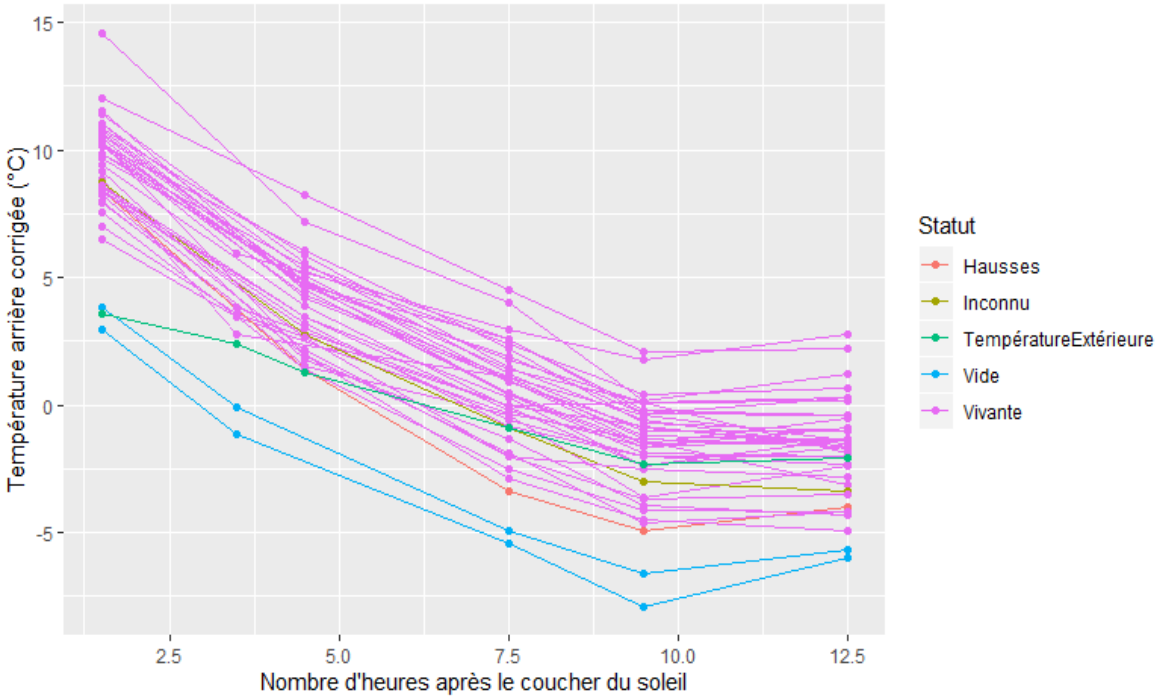

Figure 54 : Evolution de la température corrigée obtenue sur la face arrière des ruches en fonction du nombre d'heure après le coucher du soleil (H0 : 18h30). Vide : ruche vide témoin. Vivante/Inconnu : ruche dont le statut de la colonie était vivante/inconnu. Hausses : pile de hausses témoin.

La cinétique de diminution des T°AR$_{corr}$ a été identique à celle des T°AR mais s'est effectuée de 9,3°C à -1,8°C en moyenne (n=39) soit une chute de 11,1°C.

Lorsque la température extérieure a été positive, toutes les températures corrigées obtenues sur les ruches hébergeant une colonie vivante ont été supérieures à la température extérieure à deux exceptions près (n=148).

Lorsque la température extérieure a été négatives, 63,8 % des températures corrigées obtenues sur les ruches hébergeant une colonie vivante ont été supérieures à la température extérieure (n=222).

La température corrigée des témoins ruches Dadant 10 a différé de moins de 1°C avec la température extérieure à 19h30. La différence a ensuite été d'autant plus grande que la température extérieure était basse et a pu dépasser les 5°C.

Evolution de la différence entre les températures avant et arrière

J'ai ensuite comparé les mesures obtenues selon la face visée. L'évolution de la différence T°AV – T°AR selon l'heure de la nuit est représentée ci-dessous (Figure 55).

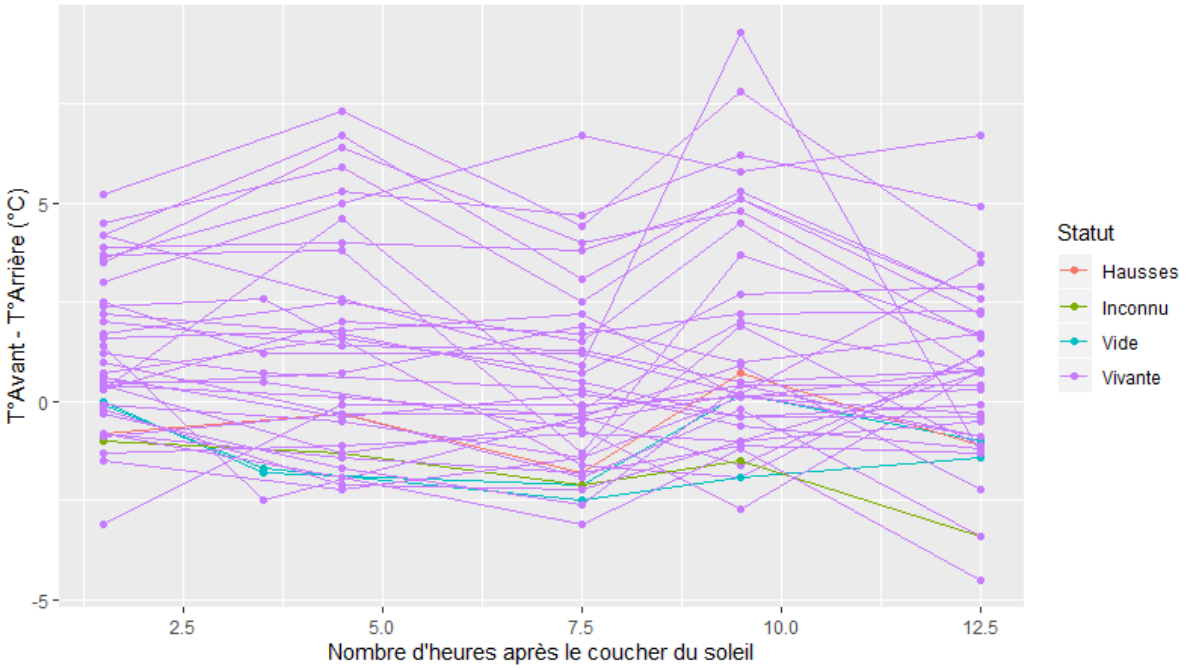

Figure 55 : Evolution de la différence calculée entre les températures relevées sur les faces avant et arrière (T°Avant-T°Arrière) des ruches en fonction du nombre d'heures après le coucher du soleil (H0 : 18h30). Vivante/Inconnu: ruche dont le statut de la colonie était vivante/inconnu. Hausses : pile de hausses témoin.

Pour l'ensemble des relevés de chaque horaire, la comparaison des moyennes obtenues selon la face visée (avant ou arrière) a été réalisée (Tableau XIV).

Tableau XIV : Comparaison des moyennes des températures mesurées sur les faces avant avec celles mesurées sur les faces arrière en fonction de l'heure de la nuit, degré de signification p et intervalle de confiance associés. Tous les effectifs étaient de 39 (n=39). H0+x : x heures après le coucher du soleil, avec H0 = 18h.

Heure de la nuit (15 au 16 février 2019)	19h30 (H0+1,5)	22h30 (H0+4,5)	1h30 (H0+7,5)	3h30 (H0+9,5)	6h30 (H0+12,5)
Moyenne de la différence (°C)	1,1	1,1	0,3	1,4	0,5
Degré de signification p	$8{,}1 \times 10^{-4}$	$9{,}5 \times 10^{-3}$	0,39	$4{,}2 \times 10^{-3}$	0,18
$IC_{95\,\%}$ (°C)	[0,5 ; 1,7]	[0,3 ; 1,3]	[-0,4 ; 1,0]	[0,5 ; 2,3]	[-0,2 ; 1,2]

La T°AV a été significativement **plus élevée que la T°AR** à 19h30, 22h30 et 3h30.

J'ai ensuite réitéré la **comparaison en séparant les ruches qui présentaient des poignées de celles n'en ayant pas**. L'évolution de la différence T°AV – T°AR en fonction de l'heure de la nuit et selon la présence ou l'absence de poignées est représentée ci-dessous (Figure 56).

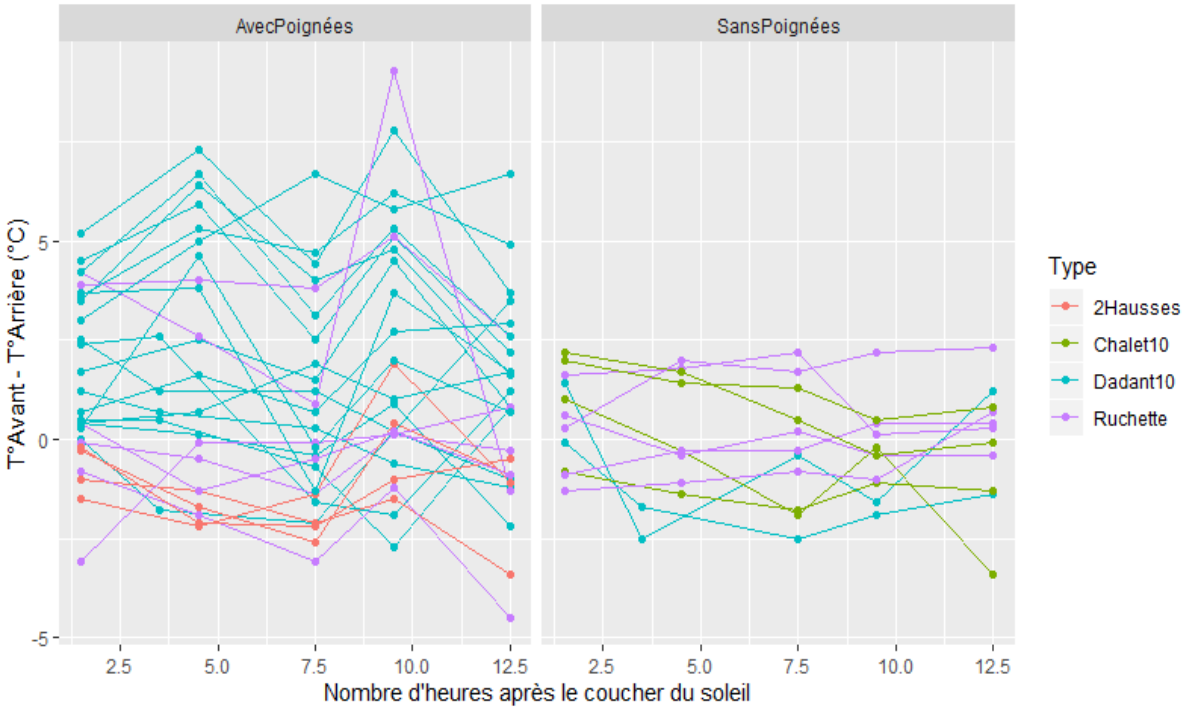

Figure 56 : Différence calculée entre les températures maximales relevées sur la face avant et celle mesurée sur la face arrière (T°Avant-T°Arrière) en fonction du nombre d'heure après le coucher du soleil (H0 : 18h), selon la présence de poignées ou non. Dadant10 : ruche standard. Chalet10 : ruche Dadant chalet. 2Hausses : corps Dadant formé de 2 hausses.

Les tests de comparaison de deux moyennes sur séries appariées ont été réitérés en séparant les ruches ayant des poignées de celle n'en ayant pas. **La moyenne des T°AV** durant la nuit **n'a pas été significativement plus élevée que celle des T°AR pour les ruches sans poignées** pour toutes les heures de la nuit (n=11, p>0,05). La différence est restée significative pour les ruches avec poignées à 19h30, 22h30 et 3h30 (n=30, p<0,05).

Le type de ruche était un facteur de confusion. Le modèle de ruche chalet ne présentait jamais de poignées, les corps formés de deux hausses avaient toujours des poignées et seulement deux des 17 ruches standard n'avaient pas de poignées.

d- Bilan

Bilan des résultats obtenus sur les ruches de simulation :

a. En régime permanent non stationnaire, l'inertie thermique des compartiments latéraux est supérieure à celle du compartiment central.
b. Après extinction de la source de chaleur, la diminution de la température de la ruche est observée durant plus d'une journée.
c. L'épaisseur des parois du corps et la présence de poignées influencent la température centrale de la ruche.
d. Dans 78 % des observations, la température moyenne du compartiment central des ruches a été significativement supérieure à la température des compartiments latéraux.
e. La diminution du volume de la source a entraîné une diminution significative de la température du compartiment central.
f. La température maximale de la paroi d'une ruche se situait majoritairement à hauteur de sa poignée creuse ou, lorsqu'elle n'en présentait pas, à la limite entre la paroi et le toit-tôle.
g. En absence de source de chaleur, la différence entre la température corrigée et la température interne de la ruche était inférieure à 1°C.
h. La température mesurée sur le toit a donné la moins bonne approximation de la température centrale tandis que celle relevée au niveau du nourrisseur couvre-cadre en a donné la meilleure approximation.
i. Aucun lien entre la présence de poignées sur les parois et l'estimation de la température interne n'a pu être mis en évidence.
j. La méthode de dénombrement des pixels « chauds » a engendré de grandes incertitudes de dénombrement.

Bilan des résultats obtenus sur les ruches en conditions extérieures :

1. Il n'a pas été mis en évidence de lien entre la position des cadres au sein de la ruche et la différence de température entre les parois latérales.
2. Les moyennes des températures mesurées à l'entrée de la ruche et sur le toit de la ruche ont été significativement inférieures à celles mesurées sur les parois avant et arrière.
3. L'amplitude de chute des températures mesurées (corrigées ou non) au cours d'une nuit a été similaire entre la face avant et la face arrière des ruches.
4. Les températures mesurées sur les faces avant et arrière des ruches se sont stabilisées au bout de 9h après le coucher du soleil, lorsque la température extérieure s'était elle-même stabilisée.
5. Le témoin constitué d'une pile de hausses présentait une plus grande inertie thermique que les témoins ruches Dadant 10 cadres.
6. Plus d'un tiers des températures corrigées obtenues sur les ruches (toutes faces confondues) ont été inférieures à la température extérieure lorsque celle-ci était négative.
7. Pour les ruches présentant des poignées creusées dans leur paroi, la moyenne des T°AV a toujours été supérieure à la moyenne des T°AR.

3- Développement d'un test diagnostique non-invasif pour détecter la vitalité des colonies d'abeilles en hiver

Objectif : étudier la variation de température mesurée à la surface des ruches au cours d'un hivernage entier en fonction de leur vitalité.

a- Suivi par caméra thermique de colonies d'abeilles en hiver

Le **bilan de la mortalité hivernale** des colonies, réalisé lors de la visite de printemps, a été le suivant : **aucune** colonie morte dans le **lot n°1** (0/5, 0 %), **trois** colonies mortes dans le **lot n°2** (3/31, 9,7 %) et **douze** colonies mortes dans le **lot n°3** (12/26, 46 %).

Les conditions d'expérimentations pour chaque session de mesure de températures à la surface des ruches par caméra thermique sont décrites ci-dessous (Tableau XV).

Tableau XV : Relevés météorologiques réalisés à chaque session de mesures.

Date (jour n°)	Lot	Météo	Température (°C)	Humidité relative (%)
07/11/18 (11)	1 / 2	Claire	9,2 / 10,5	80,3 / 73,7
23/11/18 (27)	3	Brouillard discret	4,9	99,9
13/12/18 (47)	1 / 2	Nuageuse	**-1**	70,8
20/12/18 (54)	3	Nuageuse, humide	4	99,9
16/01/19 (81)	1-2	Claire, gelées	**-4,3**	Non fonctionnel
21/01/19 (86)	3	Nuageuse	3,3	85
16/02/19 (112)	1-2 / 3	Claire, gelées	**-2,1 / -2,3**	72 / 74
07/03/19 (131)	1-2 / 3	Nuageuse, humide	7,2 / 8,7	92 / 79

Lorsque la **caméra** thermique n'était **pas alimentée par la batterie externe** et que les températures étaient basses (inférieure à 5°C), sa **recalibration** automatique était **fréquente**. Après une recalibration, les températures mesurées variaient parfois de plusieurs degrés par rapport à celles mesurées auparavant. Lorsque la température était négative, des recalibrations ont été fréquemment observées bien que la batterie externe soit restée branchée.

Evolution de la température de surface des ruches au cours de l'hiver

Dans ce paragraphe, la **température maximale des ruches** vaut ici **max(T°AV$_{corr}$, T°AR$_{corr}$)**.

L'évolution de la différence max(T°AV$_{corr}$, T°AR$_{corr}$) – T°$_{extérieure}$ en fonction du temps a été représentée pour le lot n°1 et n°2 (Figure 57), puis pour le lot n°3 (Figure 58).

Trois données sont manquantes dans le lot n°2. L'une suite au retrait par l'apiculteur d'une ruche dont la colonie était morte, les autres suite à une acquisition erronée (T° < -50°C).

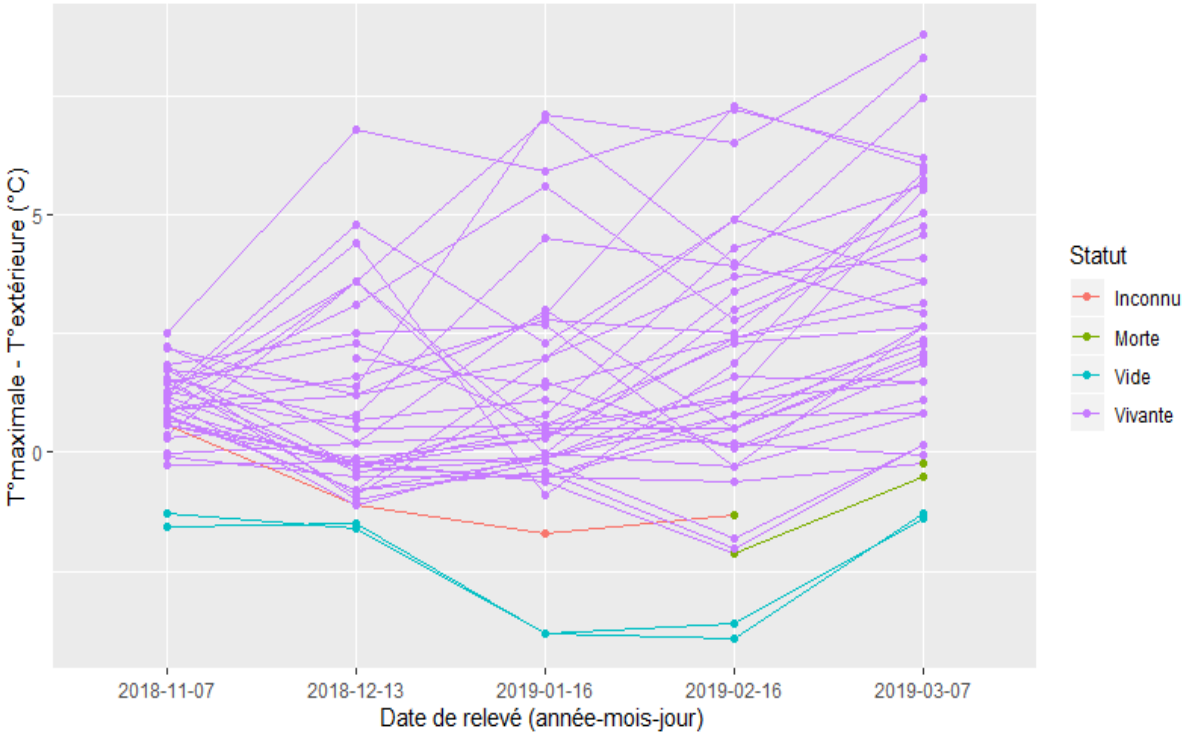

Figure 57 : Evolution de la différence entre la température maximale des ruches et la température extérieure en fonction du temps au cours de l'hiver 2018-2019 pour les lots n°1 et n°2 (n=38).

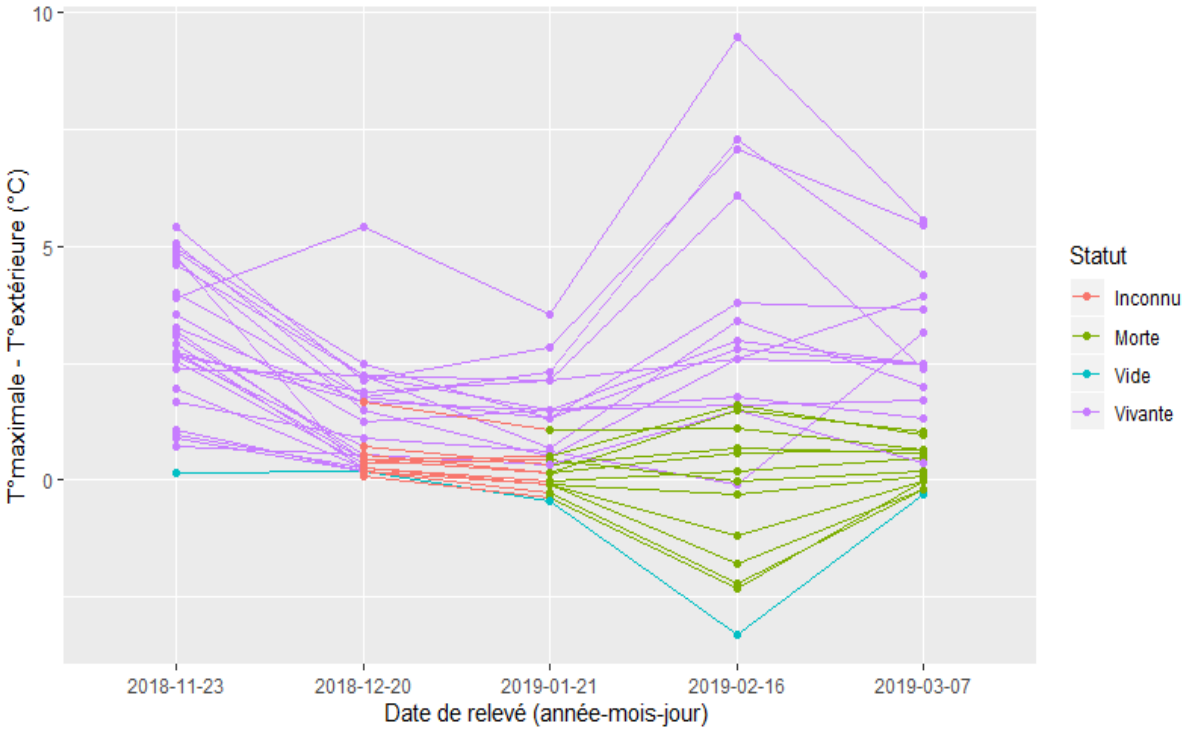

Figure 58 : Evolution de la différence entre la température maximale des ruches et la température extérieure en fonction du temps au cours de l'hiver 2018-2019 pour le lot n°3 (n=27).

La température maximale des ruches, quel que soit le type de ruche et le statut de la colonie, a toujours été supérieure à celle de la température des témoins, à une exception près (n=310).

Lorsque la **température extérieure** était **positive** :

- la température maximale (et corrigée) des ruches a été supérieure à la température extérieure dans 97,8 % des observations pour les colonies vivantes (n=186) et dans 51,9 % des observations pour les colonies mortes (n=27). Ainsi, **76,5 % des températures maximales inférieures à la température extérieure** ont été associées à des **colonies mortes** (n=17).

- la différence **max(T°AV$_{corr}$, T°AR$_{corr}$) – T°$_{extérieure}$** a varié de plus de 1°C entre les sessions dans 69,6 % des observations pour les colonies vivantes (n=56) et **n'a jamais varié de plus de 1°C** entre les sessions **pour les colonies mortes** (n=12).

Lorsque la température extérieure était négative, la température maximale des ruches a été supérieure à la température extérieure dans 71,1 % des observations pour les colonies vivantes (n=104) et dans 42,8 % des observations pour les colonies mortes (n=14).

La **séparation des ruches par type** et la séparation des ruches selon la présence ou l'absence de poignées **n'ont pas apporté d'information supplémentaire**.

Pour le lot n°3 (Figure 58), l'allure des **courbes des colonies mortes** est décroissante ou constante et **tend vers 0**. L'allure des courbes des colonies vivantes a été plus aléatoire et est rarement descendue en dessous de 1.

Comparaison des températures mesurées sur les faces avant et arrière

La **T°AV a été plus élevée que la T°AR pour 64,3 % des observations** (n=322) mais cette fréquence a varié de 51 % à 84 % selon le jour de mesure considéré (n=63 à 66).

Lorsque la T°AV a été inférieure à la T°AR elle l'a été de plus de 1°C dans 30,4 % des observations (n=115), soit pour 10,8 % de l'ensemble des observations (n=322).

L'évolution de la valeur absolue de la différence T°AV – T°AR au cours du temps a été représentée pour le lot n°1 et n°2 (Figure 59), puis pour le lot n°3 (Figure 60).

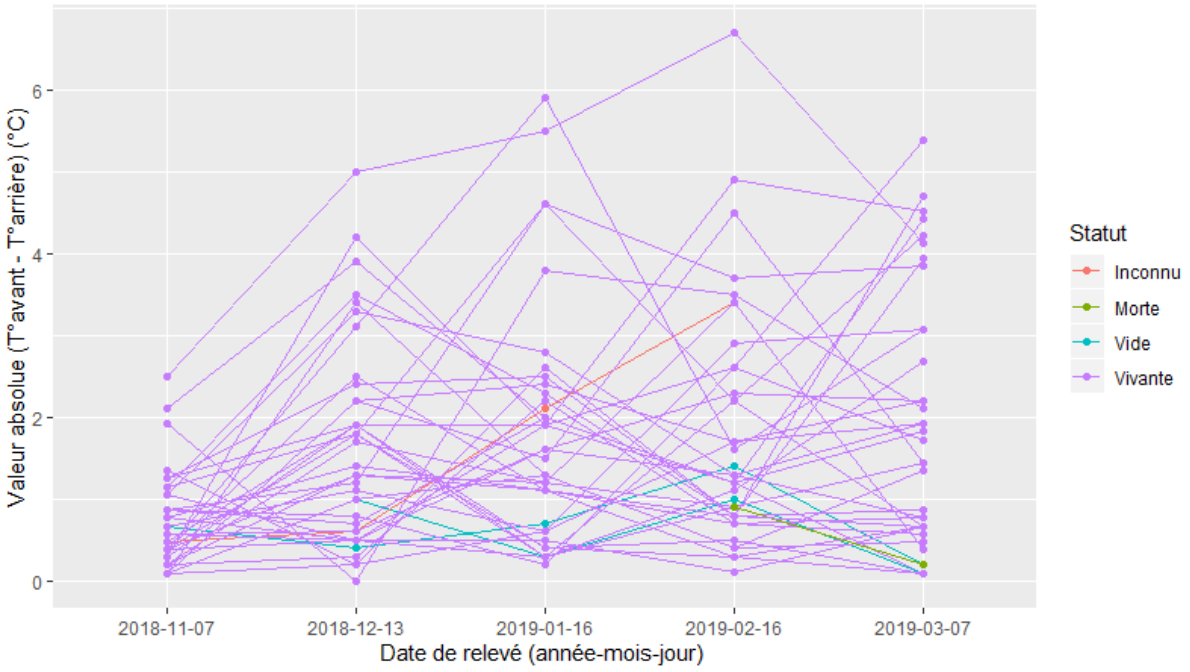

Figure 59 : Valeur absolue de la différence entre la température mesurée sur la face avant et la température mesurée sur la face arrière en fonction du temps au cours de l'hiver 2018-2019 pour les lots n°1 et n°2.

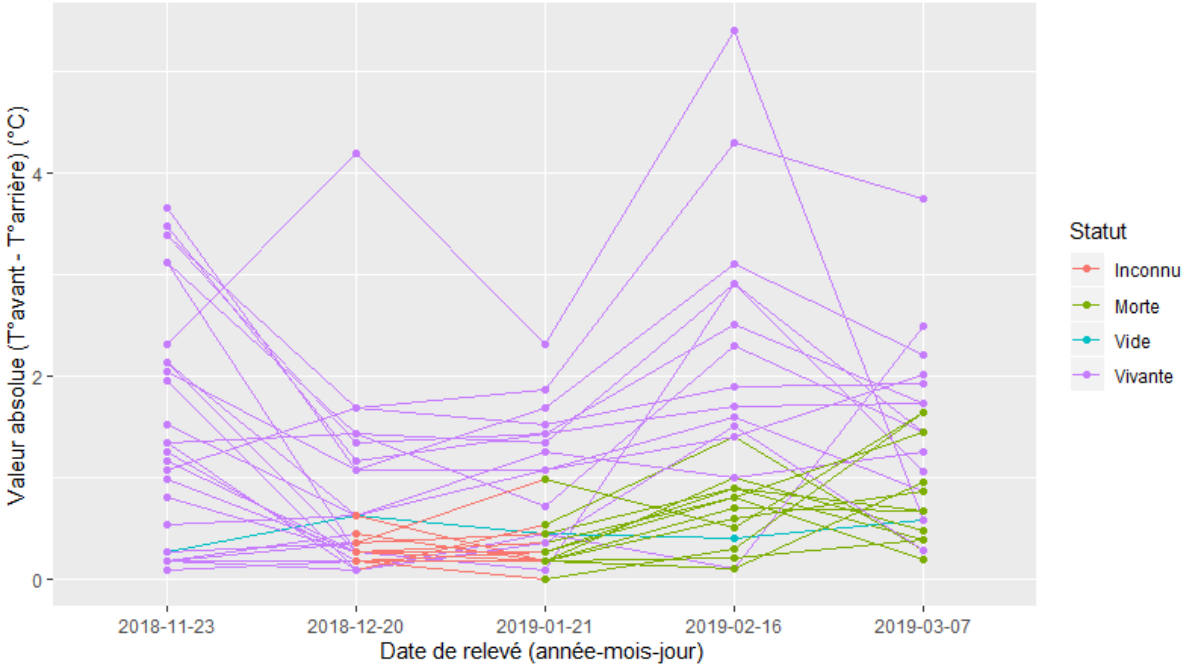

Figure 60 : Valeur absolue de la différence entre la température mesurée sur la face avant et la température mesurée sur la face arrière en fonction du temps au cours de l'hiver 2018-2019 pour le lot n°3.

La **valeur absolue** de la différence **T°AV – T°AR** pour les ruches contenant une colonie morte a toujours été inférieure à 2°C ; elle a été inférieure à 1°C dans 89 % des observations (n=38). Ainsi, lorsque cette valeur a été **supérieure à 2°C** elle a toujours été associée à une **colonie vivante** (n=78).

Pour les colonies vivantes, la différence **T°AV – T°AR** a été supérieure à 1°C dans 76 % des observations (n=79). Lorsque cette valeur absolue était **inférieure à 1°C**, elle a été associée à des **colonies mortes** dans **75,5 %** des observations (n=45). La séparation des ruches par type et la séparation des ruches selon la présence ou l'absence de poignées n'ont pas apporté d'information supplémentaire.

Pour le lot n°3 (n=26), la comparaison de la moyenne des différences en valeur absolue entre la T°AV et la T°AR en fonction du jour et du statut de la colonie (vivante ou morte) a été réalisée pour les sessions de mesures réalisées en présence de colonies mortes (Tableau XVI).

Tableau XVI : Moyenne de la différence en valeur absolue des températures mesurées sur la face avant et celles mesurées sur la face arrière en fonction du jour et du statut de la colonie, et résultat de la comparaison entre les deux moyennes avec degré de signification p associé.

Date	21/01/2019		16/02/2019		07/03/2019	
Statut (échantillon)	Vivantes (n=14)	Mortes (n=12)	Vivantes (n=14)	Mortes (n=12)	Vivantes (n=14)	Mortes (n=12)
Moyenne (°C)	1,18	0,31	2,33	0,68	1,63	0,80
Comparaison des deux moyennes	Différence significative $p=1,4x10^{-4}$		Différence significative $p=5,6x10^{-4}$		Différence significative $p=6,9x10^{-3}$	

La moyenne de la **valeur absolue** de la différence **T°AV – T°AR** a toujours été **significativement plus élevée pour les colonies vivantes** que pour les colonies mortes.

La comparaison de la moyenne de T°AV – T°AR en valeur absolue en fonction du jour et de la similarité des peintures entre les faces a été réalisée pour les mêmes sessions de mesures que précédemment (Tableau XVII).

Tableau XVII : Moyenne de la différence en valeur absolue entre les températures mesurées sur la face avant et celles mesurées sur la face arrière en fonction du jour et de la similarité des peintures entre les deux faces, et résultat de la comparaison entre les deux moyennes avec degré de signification p associé.

Date	21/01/2019		16/02/2019		07/03/2019	
Peintures (échantillon)	Identiques (n=10)	Différentes (n=16)	Identiques (n=10)	Différentes (n=16)	Identiques (n=10)	Différentes (n=16)
Moyenne (°C)	0,50	0,96	1,27	1,76	0,81	1,52
Comparaison des deux moyennes	Différence <u>non</u> significative p=0,055		Différence <u>non</u> significative p=0,32		Différence <u>significative</u> p= 0,014	

La **moyenne** de la valeur absolue de la différence T°AV – T°AR a toujours été **plus élevée** pour les ruches dont la **peinture des faces** avant et arrière était **différente** que pour les ruches dont la peinture des faces avant et arrière était identique.

Influence des conditions météorologiques sur les mesures

La température maximale des témoins a été inférieure de plus de deux degrés par rapport à la température extérieure uniquement en présence de gelées.

Les **conditions de mesures ont été très proches** pour les lots n°1 et n°2 entre le 16/01 et le 16/02/2019 et pour lot n°3 entre le 23/11 et le 20/12/2018 (Tableau XV page - 143 -).

Pour les lots n°1 et n°2, la **moyenne des températures maximales** mesurées sur les ruches a significativement **augmentée de 3,12°C** entre les deux sessions (n=17, $p=8,7x10^{-6}$, $IC_{95\ \%}$ = [2,09 ; 4,16]°C) **pour une température extérieure ayant augmentée de 2,2°C** et une température maximale des témoins ayant augmentée de 2,1°C.

Pour le lot n°3, la **moyenne des températures maximales** mesurées les ruches a significativement **diminuée de 2,74°C** entre les deux sessions (n=26, $p=6,1x10^{-11}$, $IC_{95\ \%}$ = [-2,22 ; -3,27]°C) **pour une température extérieure ayant diminuée de 0,9°C** et une température maximale du témoin ayant diminuée de 0,89°C.

b- Caractéristiques du test diagnostique utilisant la température maximale des ruches

Objectif : développer un test diagnostique aux caractéristiques intrinsèques optimisées pour déterminer le statut des colonies (vivante ou morte) au cours de l'hivernage.

Pour les sessions réalisées en présence de colonies mortes, les diagrammes en boîte représentant la **différence entre la variable d'intérêt et la variable de référence** en fonction du statut de la colonie ont été étudiés pour tous les couples de variables cités ci-après. Un exemple est présenté page suivante pour la session du 21 janvier 2019 (Figure 61).

Les couples « variable d'étude – variable de référence » sont cités par ordre d'intérêt :

1. T°AV de la ruche – T°AV du témoin (soit $T°AV_{ruche}$ – $T°AV_{témoin}$)
2. T°AV la ruche – Température extérieure
3. max(T°AV, T°AR) de la ruche – max(T°AV, T°AR) du témoin
4. max(T°AV, T°AR) de la ruche – Température extérieure
5. T°AR de la ruche – T°AR du témoin
6. T°AR de la ruche – Température extérieure

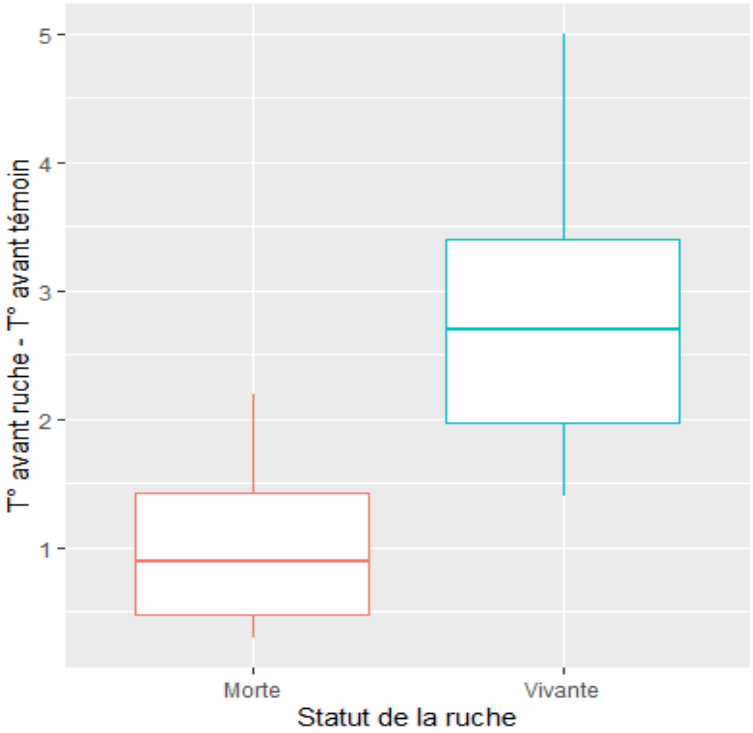

Figure 61 : Diagrammes en boîte représentant la différence entre la température mesurée sur la face avant des ruches (T° avant ruche) et la température mesurée sur la face avant du témoin (T° avant témoin) en fonction du statut de la colonie (morte ou vivante) au 21/01/2019 pour le lot n°3 (n=26).

La **meilleure distinction** entre les valeurs obtenues pour les **colonies mortes** et celles obtenues pour les **colonies vivantes** a été observée pour le **couple «T°AV de la ruche – T°AV du témoin»**.

Le test diagnostique a été conçu pour comparer la différence $T°AV_{ruche} – T°AV_{témoin}$ à une valeur seuil qui était à déterminer. Les températures ont été utilisées brutes, sans correction. Les résultats du test étaient comparés au statut de référence de la colonie (gold-standard), déterminé par ouverture des ruches par l'apiculteur ou par évaluation ultérieure (une colonie vivante ultérieurement était vivante lors du test). Les colonies dont le statut de référence n'a pas pu être établi ont été retirées de l'échantillon.

Les résultats ont été classés selon le tableau suivant (Tableau XVIII).

Tableau XVIII : Méthode de classification des résultats du test et méthode de calcul des caractéristiques du tests.

Statut de la colonie	**Vivante**	**Morte**	**Caractéristiques extrinsèques**
Test positif (résultat supérieur au seuil)	Vrai positif (VP)	Faux positif (FP)	Valeur prédictive positive (VPP) VPP = VP/(VP+FP)
Test négatif (résultat inférieur au seuil)	Faux négatif (FN)	Vrai négatif (VN)	Valeur prédictive négative (VPN) VPN = VN/(VN+FN)
Caractéristiques intrinsèques	Sensibilité (Se) Se = VP/(VP+FN)	Spécificité (Sp) Sp = VN/(VN+FP)	Effectif (n)

La **sensibilité** du test est la probabilité qu'une colonie vivante présente un test positif.

La **spécificité** du test est la probabilité qu'une colonie morte présente un test négatif.

Le calcul de la sensibilité et de la spécificité du test en fonction de la valeur seuil fixée a été réalisé et représenté sur une **courbe ROC (Se en fonction de (1-Sp) selon le seuil fixé)** pour les mois de janvier (Figure 62) et mars (Figure 63) pour le lot n°3 (n=26, 12 colonies mortes).

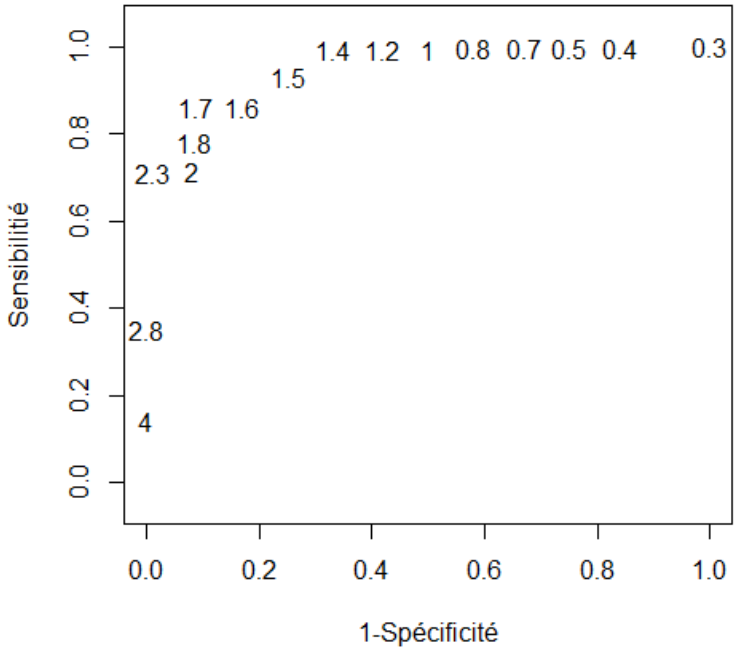

Figure 62 : Courbe ROC associée au test diagnostique au 21/01/2019 pour le lot n°3 (n=26, 12 colonies mortes). Les points ont été remplacés par la valeur seuil utilisée pour calculer la sensibilité et la spécificité du test.

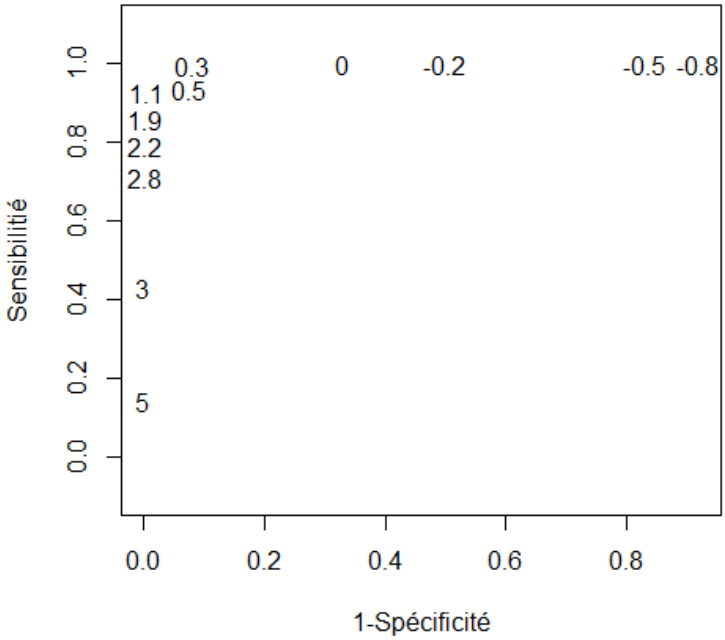

Figure 63 : Courbe ROC associée au test diagnostique au 07/03/2019 pour le lot n°3 (n=26, 12 colonies mortes). Les points ont été remplacés par la valeur seuil utilisée pour calculer la sensibilité et la spécificité du test.

Les valeurs seuils permettant d'obtenir une spécificité proche de 1 tout en ayant la meilleure sensibilité possible sont présentées ci-dessous (Tableau XIX).

Tableau XIX : Sensibilité et spécificité en fonction de la date et du seuil fixé (lot n°3, n=26, 12 colonies mortes). Seuls les meilleurs résultats, selon les critères souhaités, sont présentés dans le tableau.

Date	Seuil	Sensibilité	Spécificité
21/01/2019 $T°_{ext}$ = 3,3°C	2,3	0,71	1
	1,7	0,86	1
07/03/2019 $T°_{ext}$ = 8,7°C	2,3	0,76	1
	1,7	0,93	0,92

Appliqué sur les ruches Dadant 10 cadres des lot n°1 et n°2, le seuil de 2,3 a conduit à une sensibilité de 0,87 et une spécificité de 1 le 07/03/2019 ($T°_{ext}$ = 7,2°C, n=24, 1 colonie morte).

Appliqué à l'ensemble des sessions de mesures lorsque la température extérieure a été positive et que le statut de la colonie était connu (n=162), le test diagnostique a pour caractéristiques intrinsèques une **sensibilité de 0,81** et une **spécificité de 1.** Ainsi toutes les colonies mortes ont un test négatif et 81 % des colonies vivantes ont un test positif.

Le rapport de vraisemblance négatif ($\frac{1-Se}{Sp}$) est de 0,19, c'est-à-dire qu'**un test est 5,3 fois plus souvent négatif chez une colonie morte** que chez une colonie vivante.

Au 16/02/2019 ($T°_{ext}$ = -2,3°C, lot n°3, n=26), le seuil de 2,3 a induit une sensibilité de 0,33 et une spécificité de 1. A cette date où la température extérieure était négative, le meilleur résultat a été obtenu pour un seuil à 5,4, induisant une sensibilité de 0,79 et une spécificité de 1.

La **valeur prédictive positive** du test est la probabilité qu'un test positif ait été obtenu sur une ruche dont la colonie est vivante.

La **valeur prédictive négative** du test est la probabilité qu'un test négatif ait été obtenu sur une ruche dont la colonie est morte.

La valeur prédictive positive du test est 1. **Un test positif est toujours associé à une colonie vivante**.

La valeur prédictive négative du test, pour une prévalence des mortalités hivernales Pr, vaut d'après le théorème de Bayes : VPN $=\frac{Sp(1-\mathrm{Pr})}{Sp(1-\mathrm{Pr})+\mathrm{Pr}\,(1-Se)}$. Dans le cas présenté, Sp = 1 et nous obtenons $\mathrm{VPN} = \frac{(1-\mathrm{Pr})}{(1-\mathrm{Pr})+0{,}19\mathrm{Pr}}$. La prévalence de mortalités dans le lot n°3 était de 41 % soit une VPN de 0,86. **Un test négatif était donc associé à une colonie morte dans 86 % des cas**. Pour la prévalence nationale des dix dernières années (15,2 à 29,4 %), la VPN aurait théoriquement varié entre 0,97 et 0,93.

c- Bilan

La caméra doit être allumée et placée à température ambiante quelques minutes avant le début des mesures. Une batterie externe doit être branchée à la caméra thermique en permanence au cours de son utilisation pour diminuer la fréquence des recalibrations qui engendrent des incertitudes de mesures.

La température maximale des ruches hébergeant une colonie morte tend vers la température extérieure. Lorsque la température extérieure était positive, 76,5 % des températures corrigées inférieures à la température extérieure étaient associées à des colonies mortes (n=17) et la différence entre la température maximale des ruches contenant une colonie morte et la température extérieure n'a pas variée de plus de 1°C.

La moyenne des températures maximales mesurées sur les ruches a diminué de 1,84°C de plus que la température extérieure de novembre à décembre pour des conditions météorologiques similaires (n=26).

La moyenne de la valeur absolue de la différence T°AV – T°AR a toujours été plus élevée pour les colonies vivantes par rapport aux colonies mortes. Lorsque cette valeur absolue a été supérieure à 2°C, la colonie était systématiquement vivante. Lorsque cette valeur a été inférieure à 1°C, elle a été associée à des colonies mortes pour les trois quarts des observations.

La T°AV a été supérieure à la T°AR pour les deux tiers des observations. L'étude de la différence $T°AV_{ruche} – T°AV_{témoin}$ a permis la meilleure distinction des résultats entre les colonies mortes et les colonies vivantes. Pour un seuil fixé à 2,3, la spécificité du test diagnostique créé a été de 1 et sa sensibilité de 0,81 lorsque la température extérieure a été positive (n=162).

E- Discussion

Les objectifs de cette étude étaient les suivants :

1. **évaluer les biais** existant lors de l'utilisation de la caméra thermique.
2. **déterminer les meilleurs points de mesure** des températures à la surface d'une ruche par caméra thermique **pour estimer la température interne** en fonction des caractéristiques de la ruche.
3. **développer un test diagnostique** utilisant les températures mesurées par caméra thermique à la surface des ruches pour répondre à la question « la colonie est-elle vivante ? ».

J'ai ainsi mis en évidence les éléments suivants :

1. une **mesure** de température par caméra thermique réalisée **en se plaçant en face** de la ruche induit une **surestimation** de la température.
2. l'**imprécision** de la caméra thermique utilisée est fortement **dépendante de la température extérieure**.
3. la **meilleure estimation de la température** centrale à partir de la température de surface de la ruche est obtenue **en visant les faces avant** (en majorité) ou les faces arrière, **à hauteur des poignées creuses** lorsqu'elles sont présentes.
4. cette température a varié durant **au moins huit heures après le coucher du soleil**.
5. le **test diagnostique** développé a présenté les meilleurs caractéristiques intrinsèques, **Se = 0,81 et Sp = 1**, **en comparant la différence $T°AV_{ruche} – T°AV_{témoin}$ à un seuil de 2,3**, lorsque la température extérieure était positive.

1- La caméra thermique

L'outil et la méthode utilisés se voulaient **accessible aux apiculteurs**, financièrement et techniquement. L'investissement maximal total a été fixé à 800€ TTC. Les caméras thermiques disponibles sur le marché lors de l'achat en mai 2018 sont présentées en Annexe 4 (page - 182 -). Le **choix** s'est porté sur la caméra thermique FLIR® One pro pour son rapport **prix-résolution** intéressant (480€ TTC, 19 200 pixels), pour l'accès au **logiciel** FLIR® Tools **pour étudier les thermogrammes**, pour ses certifications et pour son service client européen.

L'utilisation d'une **batterie externe** a pu **pallier sa faible autonomie**. Avec ses 19 200 pixels, elle **respectait la résolution minimum de 9 600 pixels conseillée** pour obtenir une qualité suffisante (Bromenshenk, 2015), sachant que l'image est jugée d'excellente qualité pour des capteurs de 76 800 pixels (FLIR Systems AB, 2012).

La caméra thermique doit être **allumée et placée à température ambiante quelques minutes avant son utilisation** pour assurer sa bonne calibration. Elle fonctionne difficilement à basse température sans alimentation externe. Le branchement permanent de la batterie externe a permis de diminuer les fréquences des recalibrations. **Lorsque la température ambiante est négative, l'incertitude de mesure est grande** et les recalibrations font varier de plusieurs degrés la mesure pour un même objet en quelques secondes. Ceci est concordant avec l'intervalle de température d'utilisation recommandé par le constructeur (0°C à 35°C) et m'a conduit à ne conserver que les données obtenues lorsque la température ambiante était positive pour créer le test diagnostique.

2- Conditions d'utilisation de la caméra thermique

L'**utilisation des seuls thermogrammes** sans mesure de température semble avoir une **fiabilité limitée** du fait des variations de couleur du thermogramme selon les températures extrêmes de la scène. De plus, l'interprétation est **soumise à la subjectivité** de l'opérateur. Cette approche qualitative a été **cohérente avec les essais réalisés** pour développer un test diagnostique établissant un score selon le thermogramme obtenu, qui concluaient à un rapport coût-bénéfice probablement insuffisant pour les résultats présentés (Roy et al., 2018).

Une utilisation seulement qualitative ou semi-quantitative des thermogrammes n'est donc pas suffisante. Toutefois, la **couleur** des thermogrammes est d'**intérêt pour repérer plus facilement la localisation des températures maximales** à la surface d'une paroi de ruche. Ceci m'a conduit à sélectionner la **température mesurée par caméra thermique** sur les ruches comme **variable d'étude**. Cette variable est **objective** et indépendante de la palette de couleur et des températures de la scène.

Dans les conditions en **chambre froide**, la **meilleure approximation** de la température des parois a été obtenue pour une **émissivité fixée sur mat (ε=0,95)**. Ce résultat est **cohérent avec les valeurs d'émissivité connues** (Tableau IV) du bois et des peinture non métalliques (ε_{bois}= $\varepsilon_{peinture}$= 0,9 à 0,95). Aucune différence entre le bois brut et le bois peint à la peinture aluminium Thermopeint® ($\varepsilon_{Thermopeint}$ inconnu) n'a été observée. La composition de la peinture intègre des pigments d'aluminium ($\varepsilon_{aluminum}$= 0,039 à 0,94 selon sa présentation) mais la proportion est inconnue et la peinture est appliquée en couches fines. Ces deux facteurs conduisent peut-être à une modification faible de l'émissivité de la paroi de la ruche, sans que je puisse l'objectiver.

Aucun lien entre la distance et la précision de la mesure n'a été décelé expérimentalement. Pour la caméra thermique FLIR® One, la **meilleure corrélation** entre la température d'un bloc métallique et la température mesurée par la caméra thermique a été observée **entre 0,5 et 1m** (Bleul et al., 2019). **La distance de 60 cm a ainsi été utilisée**, elle permettait de se situer dans cet intervalle de distance et de placer l'entièreté d'une face de ruche sur le thermogramme. L'influence des **variations de distance d'une dizaine de centimètres** lors des mesures à main levée sur la température mesurée a été **considérée négligeable**.

Les résultats d'étalonnages ont mis en évidence une **forte variabilité des courbes d'étalonnages selon la température extérieure**, cohérente avec les données bibliographiques (Bleul et al., 2019 ; López Fernández et al., 2018 ; Shaw et al., 2011). Les fluides utilisés présentaient une émissivité proche de celle du bois (Tableau IV). L'incertitude indiquée par le constructeur (± 3°C) a été respectée sur sa plage de validité. Les conditions de réalisation (fluide, sonde thermique) ont varié entre les étalonnages du fait de la situation sanitaire m'ayant obligé à réaliser une partie des mesures à mon domicile (pandémie de COVID-19). Les intervalles de validité des étalonnages ont toutefois permis d'englober la quasi-intégralité des températures mesurées sur le terrain. Cependant, les **résultats des suivis nocturne et hivernal** des ruches ont révélé des **températures corrigées inférieures de plusieurs degrés aux températures extérieures**. Ce résultat est **aberrant** à la vue des conditions de mesures qui étaient réalisées sur un créneau horaire où la température extérieure était la plus basse des dernières 18 heures : la température des ruches ne pouvait pas être inférieure à la température extérieure.

Ceci **a mis en évidence les limites des étalonnages réalisés** qui, bien qu'améliorant les résultats, n'ont pu prétendre à une correction parfaite de la température mesurée.

La vue de face induit une surestimation de la température mesurée par la caméra thermique du fait de la **réflexion sur la ruche des infrarouges émis par l'opérateur**, dans la gamme spectrale détectée par la caméra thermique. Les deux vues obliques permettent l'obtention de résultats identiques entre eux. Ces résultats sont **cohérents avec les données bibliographiques** qui suggèrent de **respecter un angle d'incidence de minimum 25°** entre l'axe optique de la caméra thermique et la normale à la paroi (López Fernández et al., 2018). Les résultats entre lots n'ont pas été comparés du fait des conditions expérimentales différentes (heures de la nuit, lieux, températures). En vue oblique, il convient de **vérifier l'absence d'objet chaud à proximité du rucher**, par exemple un bâtiment chauffé, pouvant émettre des infrarouges qui biaiseraient la mesure effectuée.

3- Simulation d'une grappe d'abeilles en chambre froide

Le **modèle de ruche Dadant 10 cadres** (Figure 7 page - 39 -) a été choisi car il s'agit du modèle le plus représenté en France. Une **diminution d'épaisseur des parois** du corps de 2 mm combinée à la présence de **poignées creuses** peut faire diminuer significativement la température interne réelle de plus de 1°C dans des conditions identiques. Les **ponts thermiques** créés par les poignées et la **moindre résistance thermique de la paroi** du fait de sa plus faible épaisseur pourraient expliquer ce **refroidissement accru**. Les résultats présentés peuvent ne pas être applicables sur des ruches d'un modèle différent du modèle Dadant 10 cadres standard.

Certaines **configurations** des ruches ont été choisies pour leurs **similitudes avec les conditions de terrain**. Les autres ont été choisies pour **déterminer l'influence d'un élément** déterminé de la ruche sur le comportement thermique de celle-ci. Le délai d'une journée a toujours été suffisant pour que les températures internes soient stables lors des mesures par caméra thermique.

La **température ambiante en conditions contrôlées** (6,5 ± 2°C) a été jugée **homogène** durant toutes les expérimentations. Cette température était médiane vis-à-vis de l'intervalle des températures usuelles attendues sur les ruchers de l'étude (-5 à 15°C).

Les **sources de chaleur artificielles utilisées** représentaient le cœur de la grappe, où est produit la chaleur, et non son ensemble. La puissance des thermoplongeurs (25 W) était environ équivalente à la puissance moyenne de 3 300 abeilles produisant de la chaleur en hiver (Roth, 1965), soit un cœur d'une **grappe de 22 000 abeilles** lorsque 15 % des abeilles sont actives (Stabentheiner et al., 2003). Ce nombre d'abeilles représente un volume approchant les 13L lorsque la température ambiante est de 4°C (Severson, Erickson Jr, 1990). Cependant, la source ne pouvait pas être répartie dans la ruche, à l'image des abeilles sur les cadres. Augmenter son volume aurait compromis l'insertion d'éléments (cadres, partitions). La **température des sources de 4L** a oscillée entre 27 et 30°C et s'est située **dans l'intervalle des températures mesurées au sein de la grappe hivernale** d'abeilles, soit 25 à 33°C (Büdel,

1968 ; Stabentheiner et al., 2003). Lorsque la source de chaleur avait un **volume de 1,8L**, son **refroidissement était plus rapide** du fait d'une plus grande conductivité thermique du récipient en verre et d'un rapport surface-volume plus élevé. Le fait que le thermoplongeur ne soit pas totalement immergé a probablement induit son dérèglement. Un couvercle aurait dû être placé sur les sources de 1,8L pour éviter l'évaporation du fluide et la condensation dans la ruche.

La **diminution de la température centrale de la ruche suite à la réduction du volume de la source** ne peut s'expliquer par la différence de conductivité du récipient, celle du polypropylène étant inférieure à celle du verre (Tableau III page - 69 -). La différence pourrait s'expliquer par une **plus grande surface d'échange lorsque le volume est grand**, assurant un meilleur réchauffement de l'air du compartiment. Pour une grappe d'abeilles, cela signifierait que la température de l'air ambiant du compartiment central de la ruche est d'autant plus élevée que la grappe est grande. Ceci ne correspond pas à la structure thermique de la grappe dans laquelle le gradient de température est fort et la température de surface faible. Les **sources de chaleur artificielle ont probablement surchauffé l'air** de la ruche car elles ne présentaient pas d'enveloppe isolante.

4- Inertie thermique des ruches et variation de la température de surface

La **chute des températures** de surface mesurées sur les parois **au cours de la nuit** n'a pas été significativement différente entre les faces avant et arrière, mais elle a été **plus importante que celle de la température extérieure**. Ceci suggère que la baisse de la température extérieure n'est pas la seule cause de la diminution des températures de la ruche. L'arrêt de l'**insolation des ruches** et de leur environnement en est le principal facteur : **de l'énergie thermique est accumulée** au cours de la journée. La baisse du métabolisme durant la nuit a été observée en présence de couvain (Roth, 1965), elle pourrait accentuer la diminution des températures, mais aucune donnée relative au rythme circadien du métabolisme de la grappe hivernale n'est disponible à ma connaissance.

L'**élévation de la** température des parois due à l'insolation du jour est **d'autant plus importante que la mesure est réalisée tôt dans la nuit** car l'énergie thermique accumulée ne s'est pas encore dissipée du fait de l'inertie thermique de la ruche. L'**inertie thermique** a été observée durant **huit heures minimum après le coucher du soleil** (pour une chute de la température extérieure de 14°C à -2°C). Après ce délai, la température extérieure et les températures mesurées ont été relativement stables au cours du temps. Dans des conditions de mesure en enceinte tempérée, la **température de surface** des parois est directement **liée à la température de la source de chaleur interne** mais ce uniquement **lorsque l'équilibre thermique est atteint** et en absence de source de chaleur externe. Dans des conditions de terrain, cela **nécessite que les conditions extérieures aient été stables** durant plusieurs heures (température, vent, pluie…), ce qui est le cas pour la température qui varie peu **en fin de nuit**. Les simulations ont montré que l'inertie thermique des éléments de la ruche est d'autant plus grande que les compartiments sont centraux. Il a aussi été mis en évidence que les **variations de températures internes** présentent une **amplitude plus restreinte que celle de la température extérieure**.

Lors du suivi nocturne, **les chutes de températures** des témoins et des ruches ont suivi une courbe similaire. L'étude de cette cinétique **ne semble pas permettre de distinguer les colonies vivantes des colonies mortes** mais l'interprétation de cette comparaison est limitée car elle n'a pas été réalisée en comparant un lot de colonies vivantes avec un lot de colonies mortes. La **dispersion des températures** mesurées a été **proche en début et en fin de nuit**. Alors que l'on aurait pu s'attendre à ce que la différence entre la température des témoins et la température des ruches contenant une colonie vivante soit d'autant plus grande que les heures de la nuit s'écoulent, la tendance a été à la diminution.

Les températures de surface du **témoin constitué d'une pile d'une dizaine de hausses** ont été supérieures à celles des témoins constitués d'une ruche Dadant 10 cadres vides. Cette différence était probablement due à la **plus grande inertie thermique** de la pile de hausses, du fait de son volume, et à un rapport surface-volume favorable.

Une **ruche dont la colonie est morte**, du fait de la présence des cadres bâtis (comportant parfois des réserves et du couvain) et des abeilles, présente une plus grande inertie thermique que la ruche de simulation dont la source a été éteinte et pour laquelle le régime transitoire a duré plus d'une journée. La mort des abeilles n'étant pas toujours simultanée pour l'ensemble des individus de la colonie, **la chute des températures de surface pourrait** ainsi **se poursuivre sur plusieurs jours**. Lors des simulations, les températures de surface mesurées puis corrigées ont été proches de la température centrale à 1°C près : **la température centrale d'une ruche dont la colonie est morte est probablement proche de la température de sa paroi**. Les températures du toit ont même été supérieures à la température centrale ; ceci s'explique par le réchauffement rapide du toit lorsque la température extérieure augmente, du fait de sa faible inertie thermique. Ainsi, la température de surface d'une ruche dont la colonie est morte augmenterait plus rapidement que la température centrale car la source de chaleur est externe. **Les conditions environnementales pourraient alors induire une surestimation de la température interne**.

5- Comparaison des différents points de mesure des températures de surface

La température interne en arrière des parois latérales a été généralement plus faible que celle relevée dans le compartiment central. **Les parois latérales sont isolées du compartiment central** par les cadres et les partitions : le retrait de ces éléments a entrainé une augmentation significative de la température des compartiments latéraux lors des simulations. Au contraire, **l'isolation entre le compartiment central et les parois avant et arrière est nulle** et les cadres de miel jouent un rôle de tampon thermique dans le compartiment central du fait de sa capacité thermique massique relativement élevée (c_{miel}=2424J.K^{-1}.kg^{-1}). Ce rôle tampon a été mimé par les nourrisseurs-cadres remplis d'eau lors des simulations, et leur retrait a entrainé une élévation de la température de l'air dans le compartiment central : l'énergie libérée par la source de chaleur ne réchauffait plus que l'air ambiant et n'était plus acquise par les nourrisseurs.

La **comparaison des températures mesurées sur les parois latérales**, en fonction de la latéralisation des cadres au sein de la ruche, **n'a pas permis de mettre en évidence de lien entre la position des cadres et la température de la paroi**, mais l'effectif de l'échantillon qui a été suivi au cours de l'hiver était faible. Cependant, **une colonie conservée sur six cadres latéralisés à droite pour l'hiver ne présage rien pour une grappe située à droite** : si les abeilles se placent sur les deux cadres les plus centraux, elles resteront à équidistance des deux parois. Enfin, sur les ruchers, la **disposition des ruches** côte en côte (en ligne, en U ou en S) est fréquente ce qui **place les parois latérales des ruches à proximité** les unes des autres. Cette disposition **peut empêcher la réalisation des thermogrammes**. Lorsque deux ruches sont proches, une réflexion des infrarouges émis par l'une des deux ruches sur la paroi de l'autre ruche a été observé (Shaw et al., 2011). Cette réflexion peut biaiser la mesure, à l'image des infrarouges émis par l'opérateur. Le même problème peut s'observer sur la face arrière lorsque les ruches sont disposées par carré de quatre corps.

L'influence de **grille d'entrée** n'a pas été étudiée lors des simulations car elle était utilisée pour le passage des fils des sondes thermiques. Sur le terrain, la mesure de **température à sa hauteur n'a pas révélé d'intérêt**. En effet, la température y est fortement influencée par les mouvements d'air créant un **microclimat froid à proximité** (Büdel, 1968). Les thermogrammes des **toits** obtenus lors des simulations semblaient prometteurs, une tâche de chaleur étant bien visible. Pourtant, les températures mesurées se sont révélées être les **moins bonnes approximations de la température centrale** de la ruche et ceci a été confirmé sur le terrain. La mesure était gênée par la **présence de pierres et d'eau** sur les toits, ainsi que par la **forte réflexion** des arbres et bâtiments proches, notamment lorsque le toit était au format chalet. De plus, les mauvais résultats obtenus en mesurant la température des toits peuvent s'expliquer par l'**isolation importante entre le toit et la source de** chaleur au sein de la ruche, mais aussi par son émissivité qui est d'autant plus faible que le matériau est neuf (ε= 0,23 à 0,88). La faible capacité thermique massique de la tôle, sa forte conductivité thermique et sa faible épaisseur induisent également un refroidissement rapide du toit pendant la nuit.

Du fait de leur proximité avec la source de chaleur et du mouvement ascendant de la chaleur, ce sont **les mesures réalisées sur la surface du nourrisseur couvre-cadre et sur le candi qui ont estimé au mieux les températures internes**. Cependant, la mesure de température en ces points nécessite de retirer les pierres du toit, de retirer le toit, puis de replacer le tout après la mesure. Cette **manœuvre** est **chronophage et invasive** car les vibrations vont perturber la colonie (Büdel, 1968) et perturber temporairement l'isolation thermique de la ruche.

Les T°AR ont été plus élevées que les T°AV avant lors des simulations, mais le constat inverse a été réalisé sur le terrain. En conditions de simulation, la tendance observée a été associée à l'excentration vers l'arrière de la source de chaleur et au refroidissement plus important de l'air à proximité de l'entrée. Le nombre d'observations a toutefois été faible. Sur le terrain, la **mesure de température en moyenne plus chaude sur les faces avant que sur les faces arrière** a été confirmée au cours du suivi nocturne et du suivi hivernal, bien que la différence moyenne ait été inconstante au cours de la nuit. Aucun **lien avec la peinture des faces** n'a pu être mis en évidence pour expliquer cette différence : la peinture à l'eau semble induire une mesure plus élevée de la température mais **la différence entre les moyennes n'a pas été significative**. Les faces arrière avaient une **orientation** à tendance nord et, pour le lot n°3, de la **végétation** était présente **à proximité** de l'arrière des ruches. Ces deux éléments pourraient expliquer que la **température de surface** soit **inférieure sur la face arrière du fait d'un microclimat plus froid** à proximité. Toutefois, la position de la grappe au sein de la ruche et la température réelle des parois étant inconnues, il n'est pas possible de conclure.

Les **poignées creuses** des parois sont des **ponts thermiques** évidents, et la température maximale de la paroi y a été très fréquemment relevée. Cependant, ces points de mesures **n'ont pas permis une meilleure estimation de la température interne** lors des simulations, mais le nombre d'observations a été probablement insuffisant.

En l'absence de poignées, les **températures** maximales ont **été plus homogènes entre la paroi avant et la paroi arrière**. Elles ont été **relevées en haut du corps, à proximité du toit**. Cette observation est cohérente avec le comportement ascendant de l'air chaud, qui assure un réchauffement d'autant plus important de la paroi que l'on se situe haut sur celle-ci.

6- Exploitation des thermogrammes

La **méthode de dénombrement des pixels** que j'ai expérimentée **ne s'est pas révélée efficace**. Premièrement, la détermination du seuil de gris était trop incertaine et très chronophage. Le seuil dépend de la température extérieure, de l'épaisseur de la paroi, de la bande infra-rouge relevée par la caméra et des matériaux (Shaw et al., 2011). Mes essais ont montré que pour un seuil variant de 1/256ème, le nombre de pixel dénombré pouvait varier de 3 000 à zéro. Dans la **méthode décrite par Shaw *et al*¸** les pixels sont **dénombrés selon leur valeur de température et non leur couleur**. Cela **nécessite d'avoir accès à la matrice des températures** associée aux pixels. Deuxièmement, le nombre de pixels associés à la face de la ruche était inconstant puisque **la distance et l'angle de prise de vue n'étaient pas exactement similaires** ; ceci constitue un biais de dénombrement évident. Troisièmement, les **nuances de gris dépendent des températures extrêmes** de la scène.

Ces difficultés n'ont pas permis de valider la méthode de dénombrement et j'ai préféré utiliser la mesure de la température maximale de la paroi comme variable d'étude.

La recherche de la température maximale sur les parois s'est effectuée à l'aide d'un **logiciel** et non sur l'application mobile. Ceci a notamment permis de **réduire le risque d'erreur** et ne pas ralentir l'acquisition des **thermogrammes** qui devaient être **effectuée dans des conditions ambiantes identiques** pour toutes les ruches.

Il n'a pas été envisagé d'estimer la température interne, la méthode proposée étant complexe et aurait requis du matériel de haute qualité (López Fernández et al., 2018).

L'approche se voulant non-invasive, les mesures de température à hauteur du nourrisseur couvre-cadre ou du candi n'ont pas été envisagées pour le suivi hivernal. Conformément à mes résultats, **seules les mesures effectuées sur les faces avant et arrière ont été prises en considération pour l'élaboration du test diagnostique**. Pour la création du test diagnostique et afin de ne pas introduire les **biais d'étalonnage** dans les biais du test, les incertitudes sur les étalonnages **m'ont conduit à ne travailler que sur les températures brutes mesurées sur les parois**. Un résultat d'intérêt a toutefois été obtenu avec les températures corrigées : lorsqu'elles étaient inférieures à la température extérieure, et si celle-ci était positive, la probabilité que la colonie soit morte était de 76,5 %.

7- Le suivi hivernal des colonies

Pour une prévalence de la mortalité valant Pr, le risque x de n'observer aucune mortalité durant l'hiver parmi N ruches a été calculé selon la formule de probabilité : $\boldsymbol{x = (1\text{-}Pr)^N}$. Les effectifs de ruches Dadant 10 cadres selon le site du rucher et le risque x associé ont été présentés ci-dessous (Tableau XX). Le risque a été calculé pour une mortalité égale à la mortalité minimum des dix hivers précédents, soit *Pr* = 15.2 % (Decourtye, 2018), afin d'évaluer le risque maximum qui était couru.

Tableau XX : Effectifs des échantillons utilisés pour les études de terrain et risque x associé de n'observer aucune mortalité durant l'hiver. Risque calculé pour une prévalence des mortalités hivernales de 15,2%.

Commune (lot)	**Ruches Dadant 10 cadres**	**Risque x (%)**	**Ruchettes Dadant 6 cadres**	**Risque x (%)**	**Témoins négatifs Dadant 10 cadres**
Marcy-l'Etoile (1 et 2)	27	1,2	12	13,8	3
Chazay-d'Azergues (3)	26	1,4	0	100	1

Le **risque de n'observer aucune mortalité** parmi les ruches Dadant 10 cadres, sur les deux sites, **était inférieur à 1,5 %**. Des mortalités de colonies ont en effet été observées sur les deux communes au cours de l'hiver 2018-2019. La différence importante de mortalité entre les deux sites (8,3 % à Marcy-l'Etoile et 46 % à Chazay-d'Azergues) n'a pas pu être expliquée : l'état sanitaire des colonies, la conduite zootechnique ou le microclimat de la parcelle sont autant de facteurs qui ont pu influencer la survie des colonies. Seul le rucher de Chazay-d'Azergues (lot n°3) a permis une comparaison convenable entre colonies vivantes et colonies mortes. **L'homogénéité des conditions de température et d'humidité relative** observées **pour les lots n°1 et n°2**, séparés par une trentaine de mètre seulement, a conduit à les regrouper pour les analyses.

Conformément à mes observations, aux résultats et aux recommandations exprimées lors d'études antérieures (Church et al., 2014 ; López Fernández et al., 2018 ; Shaw et al., 2011), les **mesures** de températures par caméra thermique sur les ruches de terrain ont été **effectuées le matin avant le lever du soleil, en l'absence de pluie et de vent**. Pour ces mêmes raisons, **l'émissivité a été réglée sur mat (ε=0,95), la distance de mesure fixée à 60 cm et l'angle d'incidence fixé à 35° en vue oblique gauche**. A une distance de 50 cm, il a été rapporté qu'une humidité relative située entre 59,4 et 89,4 % n'a pas d'influence sur la température mesurée (Scherf et al., 2019). Aucune **influence de l'humidité relative** sur la mesure n'a été mise en évidence lors de mes deux sessions de mesures en conditions de saturation (humidité relative de 99,9 %) et son impact a été **jugé négligeable**.

Entre les mois de novembre et décembre, les **températures maximales relevées** ont été **différentes** alors que les **conditions météorologiques** étaient **similaires**. La diminution des températures mesurées pourrait être associée à l'arrêt d'élevage du couvain, conduisant à une diminution réelle de la température de la ruche. De même, entre les mois de janvier et février, la hausse des températures mesurées pourrait être due à une reprise de l'élevage du couvain et donc une augmentation réelle des températures internes. Bien que ces interprétations soient **cohérentes avec la physiologie de la colonie**, on ne peut pas omettre d'envisager que les variations observées soient tout simplement dues aux **incertitudes des mesures**.

La température mesurée sur les témoins a été largement inférieure à la température extérieure **en présence de gelée**, et la différence est restée importante même après correction des valeurs. Ceci peut être associé au gel présent sur les parois, mais ce phénomène serait plus probablement attribuable au **dysfonctionnement de la caméra thermique** lorsque la température ambiante est négative.

Pour les **colonies mortes**, lorsque la température extérieure a été positive, la **différence entre la température maximale et la température extérieure n'a jamais été supérieure à 1°C**. L'**évolution graphique de cette différence** au cours du temps est proche d'une **fonction constante** (de la forme y=b). Ceci est cohérent avec le fait que, peu avant le lever du soleil, la température d'une ruche dont la colonie est morte ne dépend que de la température extérieure. Une diminution de la différence entre la température maximale et la température extérieure **pourrait être un indicateur de la date de la mort** s'il n'y a eu aucune augmentation ultérieure.

8- Le test diagnostique

Lors des **étalonnages**, il a été montré que la température mesurée est reliée à la température réelle de l'objet par une **relation affine de la forme $T°_{objet}=a*T°_{mesurée} + b$**. Ainsi, **le biais b peut être éliminé par l'utilisation de la différence entre les deux valeurs mesurées** comme variable de décision.

En comparant la **différence moyenne (en valeur absolue) entre la T°AV et la T°AR** en fonction du statut de la colonie, il s'est avéré que les colonies vivantes ont toujours présenté la moyenne la plus élevée. Il a pu être établit que si cette différence était élevée (**supérieure à 2°C**) alors **la colonie était systématiquement vivante**. Au contraire, une différence faible (**inférieure à 1°C**) était associée à une colonie **morte dans 75,5 % des cas**. L'influence de la peinture sur ce résultat n'a pas pu être établie avec certitude ; **une peinture différente entre les deux faces a semblé accentuer la différence de température**. Ces résultats sont **cohérents**. Si la colonie est morte, les deux faces sont soumises aux mêmes conditions et leur température est proche. **Si la colonie est vivante**, elle est **potentiellement plus proche de l'une des deux faces** et accentue son réchauffement, ce qui **augmente la différence de température** entre les deux faces. Si la grappe est fortement excentré, la différence de température peut être élevée, mais si elle est centrale les deux parois peuvent être à la même température. De meilleurs résultats pourraient être obtenus en réalisant un étalonnage de la caméra thermique sur un solide de même émissivité que la paroi de la ruche.

J'ai mis au point le **test diagnostique** à partir des résultats du lot n°3 qui était le seul ayant présenté un nombre suffisant de mortalités durant l'hiver 2018-2019. Dans ce lot, les **ruches** présentaient une **grande homogénéité** : les éléments de ruches étaient identiques et toutes les colonies étaient hivernées sur 10 cadres. **La principale variabilité résidait dans la peinture** des faces avant des ruches qui pouvait être à l'eau (n=17), à l'aluminium (n=7) ou à l'huile de lin (n=1). Les ruches n'ont pas été séparées selon ce critère lors de la création du test pour ne pas réduire l'effectif.

Un test utilisant les températures brutes mesurées manque de justesse du fait du manque de précision de la caméra. **Pour qu'il soit reproductible**, la **référence** doit être un paramètre **dépendant des conditions du test** car on sait que la température mesurée dépendra elle-même de ces conditions. Utiliser la température mesurée sur le témoin comme référence présente l'avantage d'**éliminer le biais b de mesure**, comme décrit précédemment. **Le témoin doit alors être dans les mêmes conditions que les ruches** et doit si possible être composé des mêmes éléments que les ruches testées. Considérer la température extérieure comme référence aurait permis de rendre le test utilisable sans témoin, mais l'incertitude aurait été plus élevée car le biais b est conservé et il dépend de la température extérieure.

Les résultats obtenus ont été meilleurs en utilisant la température mesurée sur le témoin comme référence, quelle que soit la variable de mesure utilisée. Cette dernière pouvait être la T°AV, la T°AR ou le max(T°AV, T°AR). La **meilleure distinction entre les ruches hébergeant une colonie morte et de celles hébergeant une colonie vivante** a été obtenue **en utilisant la T°AV**. Cela pourrait s'expliquer par un positionnement des grappes d'abeilles vers l'avant, une température arrière plus homogène du fait de la végétation proche tamponnant localement la température, ou encore par la différence de peinture entre les deux parois. Il n'a pas été possible de conclure.

J'ai utilisé la **comparaison de la différence $T°AV_{ruche} – T°AV_{témoin}$ à un seuil**. Le test était positif si $T°AV_{ruche} – T°AV_{témoin}$ était supérieur au seuil. J'ai **souhaité que le test détecte toutes les colonies mortes** et qu'ainsi sa spécificité et sa valeur prédictive positive soit de 1. Un résultat positif était ainsi systématiquement associé à une colonie vivante. En effet, **si le résultat** d'une colonie vivante **est négatif**, des **mesures complémentaires** peuvent permettre d'établir le diagnostic. Par exemple, il est possible d'**écouter à l'entrée de la ruche** pour essayer d'entendre le vrombissement de la colonie en créant une vibration sur la paroi de la ruche pour l'accentuer. Il est aussi possible de **lever le toit** de la ruche pour réaliser une **mesure** de température par caméra thermique **sur la surface du nourrisseur couvre-cadre ou du candi**, **ou encore de soulever le couvre-cadre** si la météo le permet pour visualiser directement l'intérieur de la ruche. En prenant le contre-pied de ce raisonnement et en fixant une sensibilité à 1, et ainsi une valeur prédictive négative à 1, un test négatif aurait été systématiquement associé à une colonie morte. Seulement, pour déterminer quelles ruches comportent des colonies mortes parmi celles ayant eu un test positif, il faut alors utiliser une méthode invasive sur toutes les ruches hébergeant une colonie vivante du rucher et non uniquement sur un nombre restreint. De plus, dans une dimension plus sociale, **indiquer à un apiculteur qu'une colonie est vivante semble préférable** à lui affirmer qu'une colonie est morte.

Pour une spécificité de 1, la meilleure sensibilité a été obtenue en fixant le seuil 2,3. La sensibilité était alors 0,81. Ces résultats ne sont applicables que **lorsque la température extérieure est positive**, la sensibilité étant plus faible lorsque la température est négative. Pour comparaison, le test diagnostique établissant un score selon le thermogramme obtenu (Roy et al., 2018) avait été caractérisé par une sensibilité de 0,983 et une spécificité de 0,685 (en définissant un vrai positif comme une colonie vivante ayant un test positif). Ce test impliquait une l'acquisition des thermogrammes sur les quatre faces de la ruche et utilisait le score maximal obtenu sur ces faces. **Le test développé** dans ce travail de thèse ne **nécessite** la réalisation que d'**un seul thermogramme par ruche**. Il présente ainsi de meilleures caractéristiques intrinsèques et une **meilleure capacité à affirmer qu'une colonie est vivante**. Toutefois, mes calculs ne reposent que sur **162 observations** réalisées dans le département du Rhône de novembre 2018 à mars 2019 tandis que Roy *et al* ont utilisé 1272 observations réalisées dans six départements français entre décembre 2016 et avril 2017 (dont 1048 ruches Dadant et plus de 95 % en bois).

L'**utilisation d'un témoin constitué seulement d'un corps de** ruche permettrait de réduire son inertie thermique. La **température** de ce corps serait ainsi **très proche de la température ambiante**, et la température de référence mesurée serait fonction de la température extérieure uniquement.

La **répétabilité** et la **reproductibilité** de ma méthode **n'ont pas été étudiées**.

F- Conclusion de l'étude expérimentale

Ce travail a confirmé l'intérêt de l'imagerie par caméra thermique en période hivernale pour déterminer si une colonie est vivante ou morte sans devoir perturber la colonie, et ceci même lorsque la caméra thermique est un article d'entrée de gamme.

Le test diagnostique proposé nécessiterait cependant des **études supplémentaires pour déterminer sa répétabilité et confirmer sa reproductibilité**. Lorsque la **température ambiante** est **négative**, le manque de fiabilité de la caméra thermique représente **la principale limite** à son utilisation. Elle peut être compensée par un choix précis des jours de mesure. Etalonner la caméra thermique directement sur un corps de ruche et étudier l'influence de la peinture des ruches sur la mesure s'avéreraient intéressants.

Le **coût relativement faible** de la méthode (399€HT lors de l'achat) et sa **facilité de mise en œuvre** la rendent accessible aux vétérinaires et apiculteurs (Figure 64). Une fois la caméra thermique acquise, elle peut être utilisée à volonté sans surcoût. Utiliser cette technologie en **première intention** permet une **approche non-invasive**. Combinée à l'écoute des bruits audibles à l'entrée de la ruche et si nécessaire à l'ouverture des ruches (Figure 65), elle **permettrait de minimiser le nombre de colonies devant être perturbées** si elles s'avéraient être vivantes. Le **suivi des colonies sur l'hiver** permettrait ainsi d'étudier la **cinétique des mortalités**, d'en **comprendre les causes** et de **réagir** en conséquence pour préserver les autres colonies du rucher le même hiver mais également les hivers suivant **en supprimant les facteurs de risque** de mortalité pouvant exister. Il est envisageable que le suivi apporte également une **valeur pronostique** au test.

Matériel nécessaire

- Caméra thermique FLIR® One pro
- Batterie externe
- Mobile multifonction, avec l'application FLIR® One
- Thermomètre atmosphérique
- Ordinateur portable, avec le logiciel FLIR® Tools

Conditions à respecter

- Placer une ruche vide sur le rucher avant l'hivernage
- Mesures à effectuer le matin, avant le lever du soleil, en l'absence de pluie et de vent
- La température ambiante doit être positive

Réalisation des thermogrammes

- Allumer et brancher la caméra themique, le mobile multifonction et la batterie externe puis démarrer l'application FLIR® One
- Régler l'émissivité sur 0,95
- Mesurer la température ambiante et la noter
- Patienter trois minutes pour que la caméra se calibre
- Réaliser un thermogramme de la face avant de la ruche témoin puis de la face avant de chaque ruche du rucher, en se plaçant à 60cm des parois et en respectant un angle d'incidence de 35° environ

Interprétation des thermogrammes

- Transférer les thermogrammes sur l'ordinateur et les ouvrir dans le logiciel FLIR® Tools
- Mesurer la température maximale de la face avant du témoin ($T°AV_{témoin}$) et de chaque ruche ($T°AV_{ruche}$) à l'aide de l'outil mesure boîte du logiciel, en excluant de la mesure le toit et l'entrée de la ruche
- Suivre la démarche diagnostique proposée Figure 65

Figure 64 : Démarche à suivre pour réaliser le test diagnostique. Source : B. Hugonet.

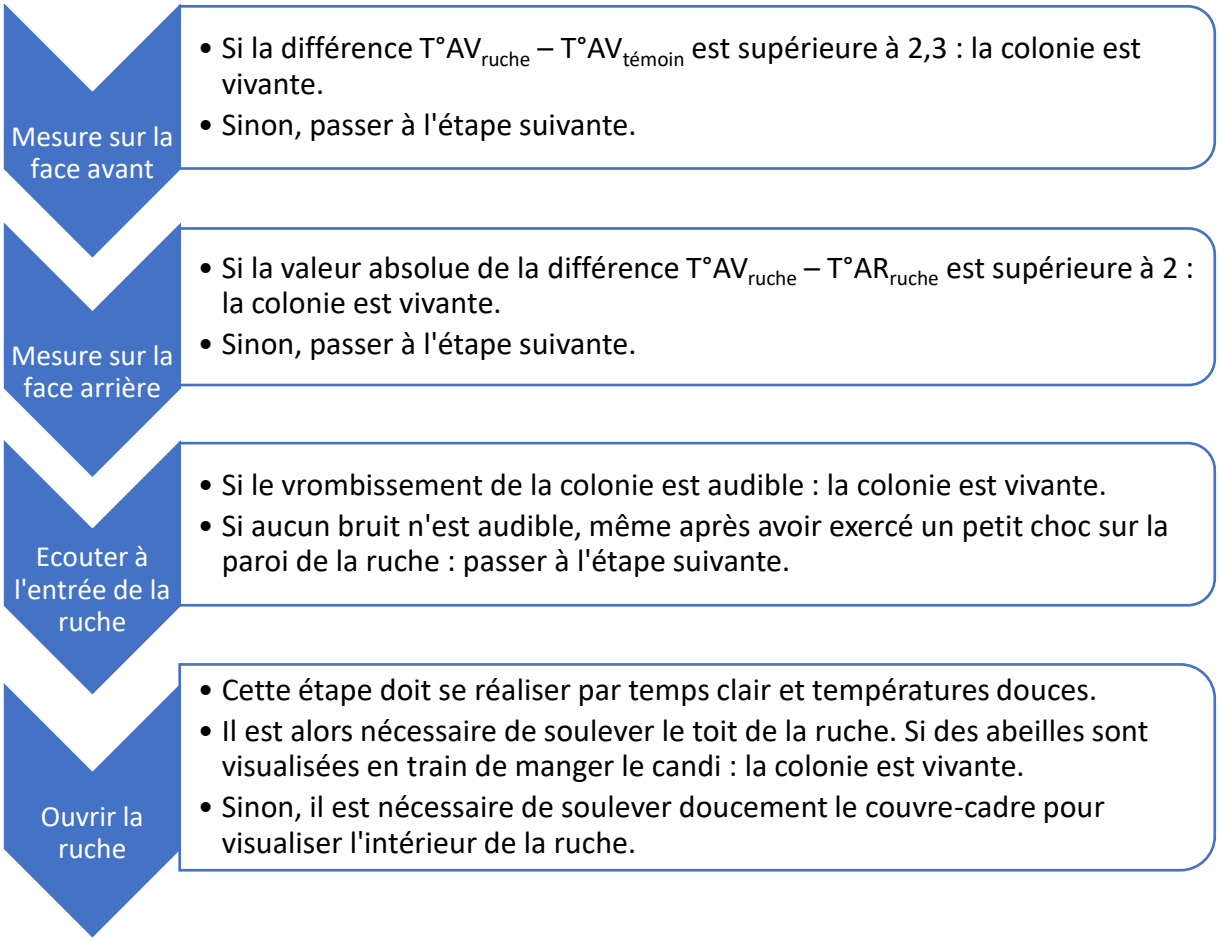

Figure 65 : Proposition d'une démarche diagnostique pour déterminer avec certitude si une colonie d'abeilles est vivante ou morte au cours de l'hivernage. Source : B. Hugonet.

Conclusion

La valeur des abeilles et des pollinisateurs sauvages pour l'agriculture est inestimable et leur déclin actuel particulièrement préoccupant. L'organisation de la filière, le soutien politique et les moyens d'action dont disposent les apiculteurs pour agir sont cependant encore insuffisants. Chaque année, les apiculteurs professionnels doivent repeupler des dizaines de ruches au sein de leurs ruchers. L'hivernage est une étape charnière de l'année apicole. A cette période, le taux de mortalité des colonies d'*Apis mellifera* peut osciller entre 15 et 30%. Entre autres, les colonies succombent sous la pression combinée des pesticides, de la famine et des maladies comme la varroase ou la nosémose. En hiver, peu d'outils sont à disposition des apiculteurs pour suivre l'état de santé des colonies, détecter les essaims morts et déterminer les causes des mortalités. Le bilan définitif n'est réalisé que tardivement à l'arrivée du printemps.

La grappe hivernale d'abeilles, recroquevillée au sein de la ruche, libère de l'énergie thermique en continu pour maintenir une température au-delà du seuil vital et pour réchauffer le peu de couvain présent. Cette énergie thermique diffuse jusqu'aux parois puis est émise vers l'extérieur, en partie sous forme de rayonnement infrarouge. Les caméras thermiques peuvent détecter ce rayonnement infrarouge. Elles ont déjà montré leur intérêt en apiculture pour détecter les ponts thermiques au niveau des parois, estimer la taille de l'essaim et détecter les essaims morts au cours de l'hiver. Ainsi, la thermographie thermique pourrait contribuer à aider à mieux comprendre la cinétique et les causes des mortalités hivernales subies par les colonies d'abeilles, sans qu'elles ne soient perturbées par une visite du corps de ruche.

Les études bibliographiques et expérimentales réalisées ont montré que les conditions d'utilisation doivent être strictes pour minimiser les biais de mesure. Il est recommandé de travailler le matin, avant le lever du soleil, en l'absence de pluie et de vent. L'opérateur doit se placer à distance fixe des ruches, entre 0,5 et 1m, en respectant un angle d'incidence supérieur à 25° et en vérifiant l'absence d'objets chauds dont les infrarouges pourraient se réfléchir sur la ruche. La température ambiante et l'humidité relative doivent être relevées lors des mesures.

Pour distinguer au mieux les ruches dont l'essaim est vivant des ruches dont l'essaim est mort, la différence $T°AV_{ruche} - T°AV_{témoin}$ (différence entre la température maximale mesurée sur la face avant des ruches et la température maximale mesurée sur la face avant d'une ruche témoin) s'est avérée être la variable la plus intéressante à utiliser pour des ruches de type Dadant 10 cadres. Ces résultats ont été obtenus avec un paramètre d'émissivité fixé à 0,95 et en excluant le toit-tôle et l'entrée de la ruche de la zone de mesure. Le témoin était une ruche inhabitée ou un empilement de moins de cinq hausses de même format que la ruche testée, et il était placé dans les mêmes conditions que celle-ci.

Le test diagnostique créé a comparé la différence $T°AV_{ruche} - T°AV_{témoin}$ à une valeur seuil de 2,3. Si $T°AV_{ruche} - T°AV_{témoin}$ était supérieure à 2,3 et que la ruche était vivante, le résultat était dit vrai positif. La sensibilité du test diagnostique a été égale à 0,81 (probabilité qu'une ruche vivante ait un test positif) et sa spécificité égale à 1 (probabilité qu'une ruche morte ait un test négatif). Pour une prévalence de mortalités hivernales proche de celles mesurées au cours de la dernière décennie, la valeur prédictive positive de ce test serait comprise entre 0,93 et 0,97 et sa valeur prédictive négative serait de 1. La prise en compte des températures mesurées et non d'un score attribué selon le thermogramme obtenu a permis d'améliorer les caractéristiques intrinsèques du test.

Ce test diagnostique présente un coût modéré pour l'acquisition de la caméra thermique mais sa réalisation, facile et rapide, présente un coût nul. Il ne nécessite pas d'intervenir sur la ruche. Le principal inconvénient du test repose sur la nécessité de respecter strictement certaines conditions d'utilisation, qui n'autorisent pas une mise en œuvre à tout instant.

Une étude de la répétabilité et de la reproductibilité de ce test serait nécessaire. Si le test est validé, il permettrait de suivre les ruches au cours de l'hivernage. Un passage en dessous du seuil de positivité devrait conduire à un examen plus invasif des ruches pour déterminer leur statut avec certitude. Si la colonie est morte, un examen précoce et complet de la ruche permettrait alors d'affiner le diagnostic. L'analyse de la cinétique des mortalités sur un rucher peut également aider à établir le diagnostic. Le suivi des résultats du test au cours de l'hiver pourrait quant à lui être d'intérêt pronostic.

Bibliographie

ADA FRANCE, 2018. L'apiculture professionnelle en chiffres. In : *ADA France - Fédération Nationale du Réseau de Développement Apicole* [en ligne]. 2018. [Consulté le 28 février 2020]. Disponible à l'adresse : https://www.adafrance.org/dvpt-apicole/apiculture-chiffres.php.

ADAM, G., 2010. La biologie de l'abeille. In : *Ecole d'apiculture Sud-Luxembourg* [en ligne]. 2010. [Consulté le 11 décembre 2019]. Disponible à l'adresse : http://ekladata.com/QPHGzNqBPBpKwpdho6j-krOSMLc.pdf.

ALLEN, D., 1968. 4-Métabolisme, I- Respiration. In : *Traité de biologie de l'abeille - Tome 1: biologie et physiologie générales*. Paris : Masson et Cie. p. 201-214. ISBN 978-2-225-82803-4.

BAKER, A. C. et SCHROEDER, D. C., 2008. The use of RNA-dependent RNA polymerase for the taxonomic assignment of Picorna-like viruses (order Picornavirales) infecting Apis mellifera L. populations. In : *Virology Journal* [en ligne]. 2008. Vol. 5, n° 10. [Consulté le 11 février 2019]. DOI 10.1186/1743-422X-5-10. Disponible à l'adresse : https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2267166/.

BAUDON, B., 2019. La différenciation des abeilles en reines et ouvrières : une question d'épigénétique. In : *Planet - Vie* [en ligne]. 2019. [Consulté le 22 mai 2020]. Disponible à l'adresse : https://planet-vie.ens.fr/thematiques/developpement/controle-du-developpement/la-differenciation-des-abeilles-en-reines-et.

BERNARD, V., STAFFA, E., MORNSTEIN, V. et BOUREK, A., 2013. Infrared camera assessment of skin surface temperature - Effect of emissivity. In : *Physica medica*. 2013. Vol. 29, n° 6, p. 583-591. DOI 10.1016/j.ejmp.2012.09.003.

BIP, 2019. National Management Survey Map. In : *Bee Informed Partnership* [en ligne]. 2019. [Consulté le 23 novembre 2019]. Disponible à l'adresse : https://research.beeinformed.org/loss-map/.

BLEUL, U., HÄSSIG, M. et KLUSER, F., 2019. Screening of febrile cows using infrared thermography. In : *Europe PMC*. 2019. p. 1-25. DOI 10.21203/rs.2.18411/v1.

BOLERO, A., 2017. La performance d'un isolant. In : *Toutsurlisolation.com* [en ligne]. 2017. [Consulté le 27 avril 2019]. Disponible à l'adresse : https://www.toutsurlisolation.com/.

BONNAFFÉ, P., LE CONTE, Y. et MÉDORI, P., 2005. *Apiculture - Connaître l'abeille - Conduire le rucher (7ème édition)*. Cachan : Lavoisier. TEC & DOC. ISBN 978-2-7430-0787-4.

BOQUEHO, V., 2010. Thermodynamique - De l'énergie à toutes les échelles. In : *Toute la Physique sur un timbre-poste*. Paris : Dunod. p. 109-184. ISBN 978-2-10-055582-6.

BOUCHER, S., 2016. *Maladies des abeilles*. Paris : La France agricole. Agri Production. ISBN 978-2-85557-474-5.

BREYTON, I. et MARGUERITTE, A., 2019. Abeille noire en Conservatoire. In : *La Santé de l'Abeille (FNOSAD)*. 2019. n° 292, p. 349-365.

BROMENSHENK, J. J., 2015. Infrared: the next generation in colony management. In : *Bee Culture* [en ligne]. 2015. [Consulté le 18 avril 2018]. Disponible à l'adresse : http://www.beeculture.com/infrared-the-next-generation-in-colony-management/.

BRUNEAU, E., 2009. Isoler, attention à l'humidité. In : *ActuAPI, bulletin d'information du Programme Miel Européen pour l'apiculture wallonne et bruxelloise*. 2009. n° 46, p. 1-8.

BRUNEAU, E., 2018. Pratiques apicoles et climat. In : *ActuAPI, bulletin d'information du Programme Miel Européen pour l'apiculture wallonne et bruxelloise*. 2018. n° 73, p. 1-8.

BÜDEL, A., 1968. 1-Techniques d'apiculture, I- Le microclimat de la ruche. In : *Traité de biologie de l'abeille - Tome 4: biologie appliquée*. Paris : Masson et Cie. p. 1-52. ISBN 978-2-225-82803-4.

CALAIS, E. et DANTHONY, A., 2019. Plan d'action régional de lutte contre le frelon asiatique en Ile-de-France. In : *La Santé de l'Abeille (FNOSAD)*. 2019. n° 291, p. 211-222.

CALAVAS, D., DECOURTYE, A., HENDRIKX, P., BENKIRANE, Y., BRONNER, A., CHAUZAT, M. P., GAMON, A., LAURENT, M., RIVIÈRE, M. P., MOUKOUBOULOU, A., SAUSSAC, M., SOURDEAU, C., TRÉPON, E., URRUTIA, V., VINARD, J. L. et WENDLING, S., 2018. Mortalité des colonies d'abeilles domestiques pendant l'hiver 2017-2018. In : *Plateforme ESA* [en ligne]. 2018. [Consulté le 2 juillet 2019]. Disponible à l'adresse : https://www.plateforme-esa.fr/sites/default/files/ENMHA%202017-2018%20Premiers%20r%C3%A9sultats_2018_10_24.pdf.

CHAUVIN, R., 1968a. 3-Organes sensoriels, II- Chimiosensibilité chez l'abeille. In : *Traité de biologie de l'abeille - Tome 2: système nerveux. Comportement et régulations sociales.* Paris : Masson et Cie. p. 122-145. ISBN 978-2-225-82804-0.

CHAUVIN, R., 1968b. 4-Métabolisme, IV- La ventilation. In : *Traité de biologie de l'abeille - Tome 1: biologie et physiologie générales*. Paris : Masson et Cie. p. 235-244. ISBN 978-2-225-82803-4.

CHAUVIN, R., 1968c. 4-Métabolisme, V- Energétique (calorimétrie des abeilles). In : *Traité de biologie de l'abeille - Tome 1: biologie et physiologie générales*. Paris : Masson et Cie. p. 245-262. ISBN 978-2-225-82803-4.

CHAUVIN, R. et SIMPSON, J., 1968. 1-Biologie générale. In : *Traité de biologie de l'abeille - Tome 2: système nerveux. Comportement et régulations sociales.* Paris : Masson et Cie. p. 2-44. ISBN 978-2-225-82804-0.

CHURCH, J. S., HEGADOREN, P. R., PAETKAU, M. J., MILLER, C. C., REGEV-SHOSHANI, G., SCHAEFER, A. L. et SCHWARTZKOPF-GENSWEIN, K. S., 2014. Influence of environmental factors on infrared eye temperature measurements in cattle. In : *Research in Veterinary Science*. 2014. Vol. 96, n° 1, p. 220-226. DOI 10.1016/j.rvsc.2013.11.006.

CLÉMENT, H., BRUNEAU, E., BARBANÇON, J. M., BONNAFFÉ, P., DOMEREGO, R., FERT, G., LE CONTE, Y., RATIA, G., REEB, C. et VAISSIÈRE, B., 2015. *Le traité rustica de l'apiculture*. Paris : rustica éditions. ISBN 978-2-8153-0665-2.

COLLECTIF INDEX MELLIFERA, 2020. Fiche de présentation de l'Index Mellifera. In : *L'abeille de France*. 2020. n° 1076, p. 11-14.

DANKA, R. G., HARRIS, J. W. et VILLA, J. D., 2011. Expression of Varroa sensitive hygiene (VSH) in commercial VSH honeybees (Hymenoptera: Apidae). In : *Journal of Economic Entomology*. 2011. Vol. 104, n° 3, p. 745-749. DOI 10.1603/ec10401.

DE VIENNE, D. M., 2016. Lifemap: Exploring the Entire Tree of Life. In : *PLOS Biology*. 2016. Vol. 14, n° 12, p. 1-8. DOI 10.1371/journal.pbio.2001624.

DECOURTYE, A., 2018. *Les abeilles, des ouvrières agricoles à protéger*. Paris : France Agricole. Agri Production. ISBN 978-2-85557-553-7.

DEYME, A. et BEGUE-DEYME, G. I., 1977. Détermination de la dose narcotique de gaz carbonique (CO2) en fonction de l'âge chez l'ouvrière d'abeille (Apis mellifica L.). In : *Apidologie*. 1977. Vol. 8, n° 3, p. 217-228. DOI 10.1051/apido:19770301.

DUSQUENE, V., LAURENT, M., CHAUZAT, M. P., FRANCO, S., BRONNER, A. et MEZIANI, F., 2018. Modalités d'infirmation d'une suspicion émise en avril 2018 relative à l'introduction du petit coléoptère des ruches (Aethina tumida) en France. In : *Plateforme ESA* [en ligne]. 2018. [Consulté le 4 juillet 2019]. Disponible à l'adresse : https://www.plateforme-esa.fr/article/modalites-d-infirmation-d-une-suspicion-emise-en-avril-2018-relative-a-l-introduction-du.

ESCH, H., 1960. Über die Körpertemperaturen und den Wärmehaushalt von Apis mellifica. In : *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. 1960. Vol. 43, n° 3, p. 305-335. DOI 10.1007/BF00298066.

ESCH, H., 1968. 4-Métabolisme, II- La thermorégulation chez l'abeille. In : *Traité de biologie de l'abeille - Tome 1: biologie et physiologie générales*. Paris : Masson et Cie. p. 215-223. ISBN 978-2-225-82803-4.

EVANS, J. D., ARONSTEIN, K., CHEN, Y. P., HETRU, C., IMLER, J. L., JIANG, H., KANOST, M., THOMPSON, G. J., ZOU, Z. et HULTMARK, D., 2006. Immune pathways and defence mechanisms in honeybees Apis mellifera. In : *Insect Molecular Biology*. 2006. Vol. 15, n° 5, p. 645-656. DOI 10.1111/j.1365-2583.2006.00682.x.

FLIR SYSTEMS AB, 2012. Guide de l'imagerie thermique pour les applications du bâtiment et des énergies renouvelables. In : *FLIR* [en ligne]. 2012. [Consulté le 8 mai 2018]. Disponible à l'adresse : http://www.flirmedia.com/MMC/THG/Brochures/T820325/T820325_FR.pdf.

FREE, J. B. et RACEY, P. A., 1968. The effect of the size of honeybee colonies on food consumption, brood rearing and the longevity of the bees during winter. In : *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 1968. Vol. 11, n° 2, p. 241-249. DOI 10.1111/j.1570-7458.1968.tb02048.x.

FREE, J. B. et SPENCER-BOOTH, Y., 1960. Chill-coma and cold death temperatures of Apis mellifera. In : *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 1960. Vol. 3, n° 3, p. 222-230. DOI 10.1111/j.1570-7458.1960.tb00451.x.

HEINRICH, B., 1980. The mechanisms and energetics of honeybee swarm temperature regulation. In : *Journal of Experimental Biology*. 1980. Vol. 91, n° 1, p. 25-55.

HELDMAIER, G. et SOUTHWICK, E. E., 1987. Temperature control in Honeybee colonies. In : *BioScience*. 1987. Vol. 37, n° 6, p. 395-399. DOI 10.2307/1310562.

HERAN, H., 1968. 3-Organes sensoriels, IV- Régulation thermique et sens thermique chez l'abeille. In : *Traité de biologie de l'abeille - Tome 2: système nerveux. Comportement et régulations sociales.* Paris : Masson et Cie. p. 175-200. ISBN 978-2-225-82804-0.

ITSAP, 2018. Conduite des ruchers. In : *Guide des bonnes pratiques apicoles* [en ligne]. Avignon : Acta. p. R1-R7. ISBN 979-10-90087-00-2. Disponible à l'adresse : https://bonnes-pratiques.itsap.asso.fr/#haut.

JHL MESURE, 2020. Émissivité et mesure de température par infrarouge, l'étalon « corps noir ». In : *JHL Mesure* [en ligne]. 2020. [Consulté le 11 mai 2020]. Disponible à l'adresse : http://www.jlhmesure.fr/details-emissivite+et+mesure+de+temperature+par+infra+rouge+l+etalon+corps+noir-55.html.

JUNG-HOFFMANN, I., CHAUVIN, R. et MAURIZIO, A., 1968. 2-Développement et croissance. In : *Traité de biologie de l'abeille - Tome 1: biologie et physiologie générales*. Paris : Masson et Cie. p. 69-144. ISBN 978-2-225-82803-4.

KENNEDY, P. J., FORD, S. M., POIDATZ, J., THIÉRY, D. et OSBORNE, J. L., 2018. Searching for nests of the invasive Asian hornet (Vespa velutina) using radio-telemetry. In : *Communications Biology*. 2018. Vol. 1, n° 1, p. 88. DOI 10.1038/s42003-018-0092-9.

KIEVITS, J., 2010. Une immunité très sociale. In : *abeilles & Cie*. 2010. n° 137, p. 29-32.

KIEVITS, J., 2019a. Heurs et malheurs d'un document de guidance. In : *La Santé de l'Abeille (FNOSAD)*. 2019. n° 290, p. 113-119.

KIEVITS, J., 2019b. Un nid douillet. In : *La Santé de l'Abeille (FNOSAD)*. 2019. n° 293, p. 425-456.

KIEVITS, J., 2019c. Varroa ne se nourrit pas de sang! In : *La Santé de l'Abeille (FNOSAD)*. 2019. n° 291, p. 223-226.

KRESS, A., 2017. Using technology to monitor Honeybee (Apis mellifera) winter clusters: a study in comparative advantages of thermal imaging and temperature/humidity sensing technologies. In : *Semantic Scholar* [en ligne]. 2017. [Consulté le 20 mars 2020]. Disponible à l'adresse : https://www.semanticscholar.org/paper/Using-Technology-to-Monitor-Honey-Bee-(Apis-Winter-Kress/1fb20407009b605e0da9ba3d7b6ff0cb828902da.

LABORATOIRE DESTAING, 2020. Cycle biologique - Varroa. In : *Laboratoire Destaing* [en ligne]. 2020. [Consulté le 11 mai 2020]. Disponible à l'adresse : https://varroa.fr/le-parasite/cycle-biologique/.

LACOUR, J. R., 2011. Activité musculaire et dépense d'énergie. In : *Revue des Maladies Respiratoires*. 2011. Vol. 28, n° 10, p. 1278-1292. DOI 10.1016/j.rmr.2011.06.014.

LAROUSSE, 2019. Dictionnaire de français Larousse. In : [en ligne]. 2019. [Consulté le 19 mai 2019]. Disponible à l'adresse : https://www.larousse.fr/dictionnaires/francais.

LAURENT, M., CHAUZAT, M. P., DUSQUENE, V., FRANCO, S. et RIVIÈRE, M. P., 2018. Situation de l'infestation par Aethina tumida en Italie au 18 septembre 2018. In : *Plateforme ESA* [en ligne]. 2018. [Consulté le 4 juillet 2019]. Disponible à l'adresse : https://www.plateforme-esa.fr/article/situation-de-l-infestation-par-aethina-tumida-en-italie-au-18-septembre-2018.

LAVIE, P. et ROTH, M., 1952. Sur le thermopréférendum et la production de chaleur chez les abeilles. In : *Physiologia comparata et oecologia*. 1952. Vol. 3, n° 1, p. 57-62.

LE CONTE, Y., 2004. Le vol chez l'abeille "Apis mellifera". In : *Abeilles & Fleurs*. 2004. n° 648, p. 20-21.

LE CONTE, Y et ARNOLD, G., 1988. Etude du thermopréférendum de Varroa jacobsoni. In : *Apidologie*. 1988. Vol. 19, n° 2, p. 155-164. DOI 10.1051/apido:19880205.

LECOINTRE, G. et LE GUYADER, H., 2016a. *Classification phylogénétique du vivant (Tome 1)*. Paris : Belin. ISBN 978-2-7011-8294-0.

LECOINTRE, G. et LE GUYADER, H., 2016b. *Classification phylogénétique du vivant (Tome 2)*. Paris : Belin. ISBN 978-2-410-00385-7.

LENSKY, Y., 1964. Les régulations thermiques dans la ruche en été. In : *Annales de l'Abeille*. 1964. Vol. 7, n° 1, p. 23-45. DOI 10.1051/apido:19640104.

LEROY, E., 2018. Les sens chez l'abeille. In : *L'Abeille: Anatomie et Biologie*. Leroy Agency Press. S.l. : BoD - Books on Demand. p. 29-32.

LÉVESQUE, L., 2014. Law of cooling, heat conduction and Stefan-Boltzmann radiation laws fitted to experimental data for bones irradiated by CO2 laser. In : *Biomedical Optics Express*. 2014. Vol. 5, n° 3, p. 701-712. DOI 10.1364/BOE.5.000701.

LIOY, S., BIANCHI, E., BIGLIA, A., BESSONE, M., LAURINO, D. et PORPORATO, M., 2020. Viability of thermal imaging in detecting nests of the invasive hornet Vespa velutina. In : *Insect Science*. 2020. p. 1-18. DOI 10.1111/1744-7917.12760.

LÓPEZ FERNÁNDEZ, L., LAGÜELA, S., RODRÍGUEZ-GONZÁLVEZ, P., JIMENEZ, J. A. et GONZÁLEZ-AGUILERA, D., 2018. Close-range photogrammetry and infrared imaging for non-invasive honeybee hive population assessment. In : *ISPRS International Journal of Geo-Information*. 2018. Vol. 7, n° 9, p. 350-366. DOI 10.3390/ijgi7090350.

MARKL, H., 1968. 3-Organes sensoriels, III- Conservation de l'équilibre et sens de la pesanteur chez l'abeille. In : *Traité de biologie de l'abeille - Tome 2: système nerveux. Comportement et régulations sociales.* Paris : Masson et Cie. p. 146-174. ISBN 978-2-225-82804-0.

MÉTÉO-FRANCE, 2019. Humidité. In : *Météo-France* [en ligne]. 2019. [Consulté le 12 décembre 2019]. Disponible à l'adresse : http://www.meteofrance.fr/prevoir-le-temps/observer-le-temps/parametres-observes/humidite.

METRA INSTRUMENTS SA, 2020. L'émissivité des matériaux en thermographie. In : *METRA* [en ligne]. 2020. [Consulté le 13 mai 2020]. Disponible à l'adresse : http://www.metra.ch/PDF/Emissivity.pdf.

MILBRATH, M., 2018. Pourquoi les abeilles meurent-elles? Apprendre à identifier une cause courante de mortalité hivernale. In : *La Santé de l'Abeille (FNOSAD)*. 2018. n° 288, p. 491-498.

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE L'ALIMENTATION, 2004. Arrêté du 28 novembre 2003 relatif aux conditions d'utilisation des insecticides et acaricides à usage agricole en vue de protéger les abeilles et autres insectes pollinisateurs. In : *Légifrance* [en ligne]. 2004. [Consulté le 2 juillet 2019]. Disponible à l'adresse :

https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000000799453&categorieLien=id.

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE L'ALIMENTATION, 2013. Arrêté du 29 juillet 2013 relatif à la définition des dangers sanitaires de première et deuxième catégorie pour les espèces animales. In : *Légifrance* [en ligne]. 2013. [Consulté le 25 avril 2019]. Disponible à l'adresse : https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000027831750&categorieLien=id.

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE L'ALIMENTATION, 2018. Importations d'abeilles depuis l'étranger : quelles règles ? In : *agriculture.gouv.fr* [en ligne]. 2018. [Consulté le 28 février 2020]. Disponible à l'adresse : https://agriculture.gouv.fr/importations-dabeilles-depuis-letranger-quelles-regles.

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE L'ALIMENTATION, MINISTÈRE DE L'ECOLOGIE, DU DÉVELOPPEMENT DURABLE ET DE L'ENERGIE et MINISTÈRE DE L'ECONOMIE, DE L'INDUSTRIE ET DU NUMÉRIQUE, 2010. Arrêté du 7 avril 2010 relatif à l'utilisation des mélanges extemporanés de produits visés à l'article L. 253-1 du code rural. In : *Légifrance* [en ligne]. 2010. [Consulté le 2 juillet 2019]. Disponible à l'adresse : https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000022098258&categorieLien=id.

MORTUREUX, M., 2014. Avis de l'Anses - Saisine n°2013-SA-0234. In : *Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail* [en ligne]. 2014. [Consulté le 2 juillet 2019]. Disponible à l'adresse : https://www.anses.fr/fr/system/files/PHYTO2013sa0234.pdf.

NEESE, V., 1968. 3-Organes sensoriels, I- Le sens de la vue. In : *Traité de biologie de l'abeille - Tome 2: système nerveux. Comportement et régulations sociales.* Paris : Masson et Cie. p. 101-121. ISBN 978-2-225-82804-0.

NGUYEN, L. T., BALASUBRAMANIAM, V.M. et SASTRY, S.K., 2012. Determination of in-situ thermal conductivity, thermal diffusivity, volumetric specific heat and isobaric specific heat of selected foods under pressure. In : *International Journal of Food Properties*. 2012. Vol. 15, n° 1, p. 169-187. DOI 10.1080/10942911003754726.

NÜRNBERGER, F., HÄRTEL, S. et STEFFAN-DEWENTER, I., 2018. The influence of temperature and photoperiod on the timing of brood onset in hibernating honeybee colonies. In : *PeerJ*. 2018. n° 6, p. 1-18. DOI 10.7717/peerj.4801.

ODEMER, R. et ODEMER, F., 2019. Effects of radiofrequency electromagnetic radiation (RF-EMF) on honeybee queen development and mating success. In : *Science of The Total Environment*. 2019. n° 661, p. 553-562. DOI 10.1016/j.scitotenv.2019.01.154.

OIE, 2020. Maladies, infections et infestations de la Liste de l'OIE en vigueur en 2020. In : *Organisation mondiale de la santé animale* [en ligne]. 2020. [Consulté le 28 février 2020]. Disponible à l'adresse : https://www.oie.int/fr/sante-animale-dans-le-monde/maladies-de-la-liste-de-loie-2020/.

OLIVIER, V. et RIBIÈRE, M., 2006. Les virus infectant l'abeille Apis mellifera : le point sur leur classification. In : *Revue virologie AFSSA*. 2006. Vol. 10, n° 4, p. 267-278.

OPTRIS, 2019. Principe de base de la mesure de température sans contact. In : *OPTRIS - Infrared measurements* [en ligne]. 2019. [Consulté le 17 décembre 2019]. Disponible à l'adresse : https://www.optris.fr/telechargements-cameras-infrarouges.

PEITSCH, D., FIETZ, A., HERTEL, H., SOUZA, J., VENTURA, D. et MENZEL, R., 1992. The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. In : *Journal of Comparative Physiology A*. 1992. Vol. 170, n° 1, p. 23-40. DOI 10.1007/BF00190398.

PÉRICARD, A., 2019. *L'abeille et la ruche : manuel d'apiculture écologique*. Montréal : Ecosociété. Guides pratiques. ISBN 978-2-89719-498-7.

PHILIPPE, J. M., 1994. *Le guide de l'apiculture*. Aix-en-Provence : Edisud. ISBN 978-2-85744-703-0.

RIBBANDS, C. R., 1953. In : *The behaviour and social life of honeybees*. Paris : First Edition. p. 352. ISBN 978-1-908904-87-4.

RICKLEFSAND, R. E. et MILLER, G. L., 2005. Le rayonnement, la conduction et la convection définissent les environnements thermiques des organismes terrestres. In : *Ecologie 4th Edition*. Paris : De Boeck Université. p. 84-86. ISBN 978-1-4051-1117-1.

RIONDET, J., 2018. *L'apiculture mois par mois*. Paris : Ulmer. ISBN 978-2-84138-976-6.

RIZWAN, M., LIANG, P., ALI, H., LI, Z., NIE, H., AHMED SAQIB, H.S., FIAZ, S., NIU, Q. et SU, S., 2020. Population genomics of honeybees reveals a selection signature indispensable for royal jelly production. In : *Molecular and Cellular Probes*. 2020. Vol. 49, n° 101542, p. 1-14. DOI 10.1016/j.mcp.2020.101542.

ROBERTS, S. P. et HARRISON, J. F., 1999. Mechanisms of thermal stability during flight in the honeybee apis mellifera. In : *Journal of Experimental Biology*. 1999. Vol. 202, n° 11, p. 1523-1533.

ROPARS, L., DAJOZ, I., FONTAINE, C., MURATET, A. et GESLIN, B., 2019. Wild pollinator activity negatively related to honeybee colony densities in urban context. In : *PLOS One*. 2019. Vol. 14, n° 9, p. 1-16. DOI 10.1371/journal.pone.0222316.

ROTH, M., 1965. La production de chaleur chez Apis mellifica L. In : *Annales de l'Abeille*. 1965. Vol. 8, n° 1, p. 5-77. DOI 10.1051/apido:19650101.

ROY, C., LETTMANN, M., BEAUVAIS, C., GILLES, P., LEMOINE, H., VILAGINES, L., SAUSSAC, M., HENDRIKX, P. et CHAUZAT, M. P., 2018. Utilisation de caméras thermiques à infrarouges pour détecter les mortalités hivernales de colonies d'abeilles. In : *Resarch Gate* [en ligne]. 2018. [Consulté le 30 mars 2020]. Disponible à l'adresse : https://www.researchgate.net/publication/335723696_Utilisation_de_cameras_thermiques_a_infrarouges_pour_detecter_les_mortalites_hivernales_de_colonies_d%27abeilles.

SCHERF, L., KRETSCHMANN, J., FISCHER, M., MIELENZ, N., MÖBIUS, G., GETTO, S., KAISER, M., MÜLLER, H., BITTNER, L. et STARKE, A., 2019. Thermographic examination of head surface temperatures of calves under field conditions. In : *Schweizer Archiv Fur Tierheilkunde*. 2019. Vol. 161, n° 10, p. 649-658. DOI 10.17236/sat00227.

SEVERSON, D. W. et ERICKSON JR, E. H., 1990. Quantification of cluster size and low ambient temperature relationships in the honeybee. In : *Apidologie*. 1990. Vol. 21, n° 2, p. 135-142.

SHAW, J. A., JOHNSON, J., BROMENSHENK, J. J., HENDERSON, C. B. et DEBNAM, S., 2011. Long-wave infrared imaging for non-invasive beehive population assessment. In : *Optics Express*. 2011. Vol. 19, n° 1, p. 399-408.

SHEPHERD, S., LIMA, M. A. P., OLIVEIRA, E. E., SHARKH, S. M., JACKSON, C. W. et NEWLAND, P. L., 2018. Extremely low frequency electromagnetic fields impair the cognitive and motor abilities of Honeybees. In : *Scientific Reports* [en ligne]. 2018. Vol. 8, n° 1. [Consulté le 4 juillet 2019]. DOI 10.1038/s41598-018-26185-y. Disponible à l'adresse : https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5962564/.

SHERWOOD, L., KLANDORF, H. et YANCEY, P., 2016. Chapitre 8.6 : adaptation au vol. In : *Physiologie animale*. Paris : De Boeck Supérieur. p. 366-368. ISBN 978-2-8073-0286-0.

SIMPSON, J., 1961. Nest climate regulation in Honeybee colonie : Honeybees control their domestic environment by methods based on their habit of clustering together. In : *Science*. 1961. Vol. 133, n° 3461, p. 1327-1333. DOI 10.1126/science.133.3461.1327.

SIMPSON, J., 1968. 4-Métabolisme, III- Le microclimat à l'intérieur de la grappe d'abeilles. In : *Traité de biologie de l'abeille - Tome 1: biologie et physiologie générales*. Paris : Masson et Cie. p. 224-234. ISBN 978-2-225-82803-4.

SOLARGIS, 2019. Solar resource maps of France. In : *SOLARGIS* [en ligne]. 2019. [Consulté le 26 avril 2019]. Disponible à l'adresse : https://solargis.com/maps-and-gis-data/download/france.

SOUTHWICK, E. E., 1985a. Allometric relations, metabolism and heart conductance in clusters of honeybees at cool temperatures. In : *Journal of Comparative Physiology*. 1985. Vol. 156, n° 1, p. 143-149. DOI 10.1007/BF00692937.

SOUTHWICK, E. E., 1985b. Bee hair structure and the effect of hair on metabolism at low temperature. In : *Journal of Apicultural Research*. 1985. Vol. 24, n° 3, p. 144-149.

SOUTHWICK, E. E. et MORITZ, R., 1987. Social control of air ventilation in colonies of honeybees, Apis mellifera. In : *Journal of Insect Physiology*. 1987. Vol. 33, n° 9, p. 623-626.

SPIVAK, M. et DOWNEY, D., 1998. Field assays for hygienic behavior in Honeybees (Hymenoptera: Apidae). In : *Journal of Economic Entomology*. 1998. Vol. 91, n° 1, p. 64-70. DOI 10.1093/jee/91.1.64.

STABENTHEINER, A., KOVAC, H. et BRODSCHNEIDER, R., 2010. Honeybee colony thermoregulation – Regulatory mechanisms and contribution of individuals in dependence on age, location and thermal stress. In : *PLOS One*. 2010. Vol. 5, n° 1, p. 1-13. DOI 10.1371/journal.pone.0008967.

STABENTHEINER, A., PRESSL, H., PAPST, T., HRASSNIGG, N. et CRAILSHEIM, K., 2003. Endothermic heat production in honeybee winter clusters. In : *Journal of Experimental Biology*. 2003. Vol. 206, n° 2, p. 353-358. DOI 10.1242/jeb.00082.

VAN DYCK, J. M., 2020. Page portail de Jean-Marie Van Dyck. In : [en ligne]. 2020. [Consulté le 20 mars 2020]. Disponible à l'adresse : https://www.pedigreeapis.org/.

VIDAL-NAQUET, N., 2015. *Honeybee Veterinary Medicine: Apis mellifera L.* London : 5m Books. ISBN 978-1-910455-04-3.

Annexes

Annexe 1 : Descriptif des ruches incluses dans le protocole expérimental de terrain (page - 121 -).

N° de ruche	Lot	Type de ruche	Peinture à l'avant	Peinture à l'arrière	Cadres	Position	Statut final de la colonie	Particularités de la ruche
1	1	Dadant 10	Aluminium	Aluminium	8	Droite	Vivante	
2	1	Dadant 10	Aluminium	Aluminium	0	Centré	Vide	Sans poignées Tiroir bois Support palette
3	1	Dadant 10	Aluminium	Aluminium	8	Droite	Vivante	
4	1	Dadant 10	Eau	Aluminium	9	Droite	Vivante	Sans poignées
5	1	Dadant 10	Aluminium	Aluminium	5	Centré	Vivante	
6	1	Dadant 10	Eau	Eau	6	Gauche	Vivante	
7	1	Dadant 10	Aluminium	Aluminium	0	Centré	Vide	
8	2	Dadant 10	Eau	Eau	10	Centré	Vivante	Auvent
9	2	Dadant 10	Huile	Huile	10	Centré	Vivante	
10	2	Dadant 10	Huile	Huile	10	Centré	Vivante	
11	2	Dadant 10	Eau	Eau	9	Gauche	Vivante	
12	2	Ruchette	Aluminium	Aluminium	6	Centré	Vivante	
13	2	Corps = 2 hausses	Aluminium	Aluminium	10	Centré	Morte	Petite entrée
14	2	Chalet 10	Huile	Huile	10	Centré	Vivante	Sans poignées
15	2	Ruchette	Huile	Huile	6	Droite	Vivante	
16	2	Dadant 10	Huile	Huile	10	Centré	Vivante	
17	2	Hausses	Aluminium	Aluminium	10	Centré	Vide	
18	2	Ruchette	Huile	Huile	5	Gauche	Vivante	
19	2	Dadant 10	Huile	Huile	10	Centré	Vivante	
20	2	Corps = 2 hausses	Aluminium	Aluminium	9	Gauche	Vivante	
21	2	Ruchette	Huile	Huile	5	Gauche	Vivante	Support béton
22	2	Chalet 10	Huile	Huile	10	Centré	Vivante	Sans poignées
23	2	Dadant 10	Huile	Huile	10	Centré	Vivante	
24	2	Corps = 2 hausses	Huile	Huile	10	Centré	Vivante	
25	2	Corps = 2 hausses	Huile	Huile	10	Centré	Vivante	Entrée latérale
26	2	Ruchette	Aluminium	Aluminium	6	Centré	Morte	
27	2	Ruchette	Eau	Eau	6	Centré	Vivante	Sans poignées Petite entrée Non standard
28	2	Ruchette	Huile	Huile	6	Centré	Vivante	
29	2	Ruchette	Eau	Eau	6	Centré	Vivante	Sans poignées Non standard
30	2	Dadant 10	Huile	Huile	10	Centré	Vivante	
31	2	Ruchette	Eau	Eau	6	Centré	Vivante	Sans poignées Petite entrée Non standard

32	2	Ruchette	Eau	Eau	5	Droite	Vivante	Sans poignées Petite entrée Non standard
33	2	Dadant 10	Huile	Huile	9	Gauche	Vivante	Tiroir en tôle
34	2	Ruchette	Eau	Eau	6	Centré	Vivante	Sans poignées Petite entrée Non standard
35	2	Dadant 10	Huile	Huile	9	Gauche	Vivante	
36	2	Dadant 10	Huile	Huile	9	Droite	Vivante	
37	2	Chalet 10	Huile	Huile	10	Centré	Morte	Sans poignées Non standard
38	2	Chalet 10	Huile	Huile	10	Centré	Vivante	Sans poignées
39	2	Dadant 10	Aluminium	Aluminium	7	Gauche	Vivante	Support béton
40	3	Dadant 10	Aluminium	Aluminium	10	Centré	Vivante	
41	3	Dadant 10	Aluminium	Aluminium	10	Centré	Morte	
42	3	Dadant 10	Eau	Aluminium	10	Centré	Vivante	
43	3	Dadant 10	Eau	Eau	10	Centré	Morte	
44	3	Dadant 10	Aluminium	Aluminium	10	Centré	Vivante	
45	3	Hausses	Eau	Eau	10	Centré	Vide	
46	3	Dadant 10	Aluminium	Aluminium	10	Centré	Morte	
47	3	Dadant 10	Eau	Aluminium	10	Centré	Vivante	
48	3	Dadant 10	Aluminium	Aluminium	10	Centré	Vivante	
49	3	Dadant 10	Eau	Eau	10	Centré	Morte	
50	3	Dadant 10	Eau	Aluminium	10	Centré	Vivante	Sans poignées
51	3	Dadant 10	Eau	Aluminium	10	Centré	Vivante	
52	3	Dadant 10	Aluminium	Aluminium	10	Centré	Morte	
53	3	Dadant 10	Aluminium	Aluminium	10	Centré	Morte	
54	3	Dadant 10	Eau	Aluminium	10	Centré	Vivante	Sans poignées
55	3	Dadant 10	Eau	Aluminium	10	Centré	Morte	Une hausse sous le corps
56	3	Dadant 10	Eau	Aluminium	10	Centré	Vivante	
57	3	Dadant 10	Eau	Aluminium	10	Centré	Morte	
58	3	Dadant 10	Eau	Aluminium	10	Centré	Vivante	
59	3	Dadant 10	Eau	Aluminium	10	Centré	Vivante	
60	3	Dadant 10	Eau	Aluminium	10	Centré	Vivante	
61	3	Dadant 10	Eau	Aluminium	10	Centré	Vivante	
62	3	Dadant 10	Eau	Aluminium	10	Centré	Vivante	
63	3	Dadant 10	Huile	Huile	10	Centré	Morte	
64	3	Dadant 10	Eau	Aluminium	10	Centré	Morte	
65	3	Dadant 10	Eau	Aluminium	10	Centré	Morte	
66	3	Dadant 10	Eau	Aluminium	10	Centré	Morte	

Annexe 2 : Moyennes des températures relevées par sonde thermique (n>95, en °C) et intervalle de confiance associés selon la configuration utilisée et l'emplacement étudié (Figure 32 à Figure 37 pages - 118 - et - 119 -).

Sonde	Chambre	Source	Air ambiant	Paroi gauche	Paroi droite
Moyenne 1-1	6,33	28,91	15,91	13,85	14,32
$IC_{95\,\%}$ 1-1	[6,13 ;6,53]	[28,79 ;29,03]	[15,83 ;15,98]	[13,77 ;13,92]	[14,25 ;14,39]
Moyenne 1-2	6,33	29,13	15,03	14,22	15,85
$IC_{95\,\%}$ 1-2	[6,13 ;6,53]	[29,02 ;29,23]	[14,98 ;15,08]	[14,17 ;14,27]	[15,81 ;15,89]
Moyenne 2-2	6,27	28,69	15,07	13,84	15,87
$IC_{95\,\%}$ 2-2	[6,03 ;6,52]	[28,62 ;28,76]	[14,99 ;15,14]	[13,75 ;13,92]	[15,80 ;15,94]
Moyenne 3-1	6,45	29	14,44	13,59	15,44
$IC_{95\,\%}$ 3-1	[6,12 ;6,77]	[28,87 ;29,13]	[14,28 ;14,59]	[13,43 ;13,75]	[15,30 ;15,58]
Moyenne 3-2	6,45	28,77	16,36	18,02	18,95
$IC_{95\,\%}$ 3-2	[6,12 ;6,77]	[28,69 ;28,84]	[16,24 ;16,48]	[17,91 ;18,13]	[18,84 ;19,05]
Moyenne 4-1	6,88	28,92	15,99	11,53	11,02
$IC_{95\,\%}$ 4-1	[6,61 ;7,15]	[28,8 ;29,04]	[15,86 ;16,09]	[11,42 ;11,63]	[10,92 ;11,12]
Moyenne 4-2	6,88	29,14	17,52	15,59	17,68
$IC_{95\,\%}$ 4-2	[6,61 ;7,15]	[29,06 ;29,22]	[17,45 ;17,59]	[15,52 ;15,66]	[17,62 ;17,74]
Moyenne 5-1	6,58	27,15	15,24	11,13	10,64
$IC_{95\,\%}$ 5-1	[6,26 ;6,90]	[27,05 ;27,25]	[15,16 ;15,32]	[11,02 :11,24]	[10,53 ;10,75]
Moyenne 5-2	6,58	29,64	15,49	14,39	15,88
$IC_{95\,\%}$ 5-2	[6,26 ;6,90]	[29,53 ;29,75]	[15,39 ;15,59]	[14,29 ;14,49]	[15,79 ;15,97]
Moyenne 6-1	6,32	27,10	15,73	12,87	14,27
$IC_{95\,\%}$ 6-1	[6,18 ;6,46]	[27,03 ;27,18]	[15,68 ;15,77]	[12,81 ;12,87]	[14,23 ;14,31]
Moyenne 6-2	6,54	29,88	17,04	15,93	12,59
$IC_{95\,\%}$ 6-2	[6,3,6,77]	[29,73 ;30,03]	[16,96 ;17,11]	[15,88 ;15,98]	[12,49 ;12,68]

Annexe 3 : Températures maximales (en °C) relevées sur les objets visés en fonction de la configuration de ruche (Figure 32 à Figure 37 pages - 118 - et - 119 -) et température corrigée, température de référence et température extérieure associées. Légende : AV= paroi avant, AR = paroi arrière, PD= paroi droite, P = paroi gauche, TT= toit tôle, NCC= nourrisseur couvre-cadre, CA= candi.

Ruche	Objet	$T°_{caméra}$	$T°_{corrigée}$	$T°_{référence}$	$T°_{corrigée}$ -$T°_{référence}$	$T°_{extérieure}$
1-1	AV	14	14,93	17,4	-2,47	8,2
1-1	AR	15,3	16,178	17,4	-1,222	8,2
1-1	PD	12,9	13,874	15,9	-2,026	8,2
1-1	TT	11,5	12,53	17,4	-4,87	8,2
1-1	NCC	15,4	16,274	17,4	-1,126	8,2
1-2	AV	12,5	13,49	16	-2,51	8,2
1-2	AR	15,1	15,986	16	-0,014	8,2
1-2	PG	13,7	14,642	15,4	-0,758	8,2
1-2	TT	10,7	11,762	16	-4,238	8,2
1-2	NCC	13,2	14,162	16	-1,838	8,2
2-1	AV	8,4	9,554	8,6	0,954	7,5
2-1	AR	6,6	7,826	8,6	-0,774	7,5
2-1	PD	6,3	7,538	8,5	-0,962	7,5
2-1	TT	8	9,17	8,6	0,57	7,5
2-1	NCC	7,8	8,978	8,6	0,378	7,5
2-2	AV	12,3	13,298	15,5	-2,202	7,5
2-2	AR	11,3	12,338	15,5	-3,162	7,5
2-2	PG	11,8	12,818	14,4	-1,582	7,5
2-2	TT	11,5	12,53	15,5	-2,97	7,5
2-2	NCC	16	16,85	15,5	1,35	7,5
3-1	AV	12,1	13,106	15,4	-2,294	5,6
3-1	AR	13,1	14,066	15,4	-1,334	5,6
3-1	PD	11,6	12,626	16,1	-3,474	5,6
3-1	TT	9,8	10,898	15,4	-4,502	5,6
3-1	NCC	17,7	18,482	15,4	3,082	5,6
3-2	AV	8,7	9,842	16,7	-6,858	5,6
3-2	AR	14	14,93	16,7	-1,77	5,6
3-2	PG	12,2	13,202	18,4	-5,198	5,6
3-2	TT	11,8	12,818	16,7	-3,882	5,6
3-2	NCC	16,1	16,946	16,7	0,246	5,6
4-1	AV	13,7	14,642	17	-2,358	7,8
4-1	AR	15,4	16,274	17	-0,726	7,8
4-1	PD	11,2	12,242	12,2	0,042	7,8
4-1	TT	11,1	12,146	17	-4,854	7,8
4-1	NCC	14,9	15,794	17	-1,206	7,8
4-2	AV	12,7	13,682	18,5	-4,818	7,8
4-2	AR	13,3	14,258	18,5	-4,242	7,8
4-2	PG	11,9	12,914	16,7	-3,786	7,8
4-2	TT	10,6	11,666	18,5	-6,834	7,8
4-2	NCC	13,6	14,546	18,5	-3,954	7,8
5-1	AV	14,9	15,794	16,7	-0,906	9,8
5-1	AR	12,6	13,586	16,7	-3,114	9,8

5-1	PD	10,5	11,57	12,6	-1,03	9,8
5-1	TT	13,8	14,738	16,7	-1,962	9,8
5-1	NCC	15,3	16,178	16,7	-0,522	9,8
5-1	CA	18,7	19,442	16,7	2,742	9,8
5-2	AV	12,8	13,778	17,3	-3,522	9,8
5-2	AR	13,9	14,834	17,3	-2,466	9,8
5-2	PG	12,7	13,682	16,1	-2,418	9,8
5-2	TT	13	13,97	17,3	-3,33	9,8
5-2	NCC	15	15,89	17,3	-1,41	9,8
5-2	CA	15,8	16,658	17,3	-0,642	9,8
6-1	AV	13,5	14,45	17,1	-2,65	10,5
6-1	AR	15	15,89	17,1	-1,21	10,5
6-1	PD	12,7	13,682	15,2	-1,518	10,5
6-1	TT	13,3	14,258	17,1	-2,842	10,5
6-1	NCC	15,3	16,178	17,1	-0,922	10,5
6-1	CA	19,7	20,402	17,1	3,302	10,5
6-2	AV	12,1	13,106	19,7	-6,594	10,5
6-2	AR	17,7	18,482	19,7	-1,218	10,5
6-2	PG	13,4	14,354	17,6	-3,246	10,5
6-2	TT	14,5	15,41	19,7	-4,29	10,5
6-2	NCC	17,8	18,578	19,7	-1,122	10,5
6-2	CA	21,8	22,418	19,7	2,718	10,5

Annexe 4 : Comparaison des principales caméras adaptées aux critères de l'étude en mai 2018. Visualisation MSX™ de FLIR : fonction permettant de visualiser le contour des objets en superposition avec l'image thermique ce qui facilite le repérage spatial.

Caméra	FLIR® One Pro	FLIR® C2	Seek Thermal® Compact Pro	FLUKE® VT04
Prix	480€	730€	500$ (US)	556€
Résolution thermique	19 200 pixels (120*160)	4 800 pixels (60*80)	76 800 pixels (240*320)	-
Gamme de température	De -20 à 400°C	De -10 à 150°C	De -40 à 330°C	De -10 à 250°C
Précision **Sensibilité** **Emissivité**	± 3°C ou ± 5 % 150 millikelvin 4 corrections	± 2°C ou ± 2 % - 4 corrections	- 70 millikelvin Ajustable	± 2°C ou ± 2 % - Incrément 0,01
Mobilité **-poids** **-autonomie** **-écran**	37 grammes 1 heure Branchement sur smartphone servant d'écran	130 grammes 2 heures Ecran intégré	220 grammes - Branchement sur smartphone servant d'écran	385 grammes 8 heures Ecran intégré
Divers	Visualisation MSX™ de FLIR Batterie externe fournie	Visualisation MSX™ de FLIR	Résistante à l'eau Acquisition des images à 15Hz	Enregistrement sur micro-SD sans nécessité de smartphone

HUGONET Baptiste, GERARD Robert, LAMBERT Véronique, 2020. Développement d'un test diagnostique non-invasif pour détecter la vitalité des colonies d'abeilles en hiver.

Travail sélectionné pour une communication orale lors des Journées Vétérinaires Apicoles (JVA) à Oniris Nantes Géraudière, les 7, 8 et 9 octobre 2020.

Développement d'un test diagnostique non invasif utilisant une caméra thermique pour détecter la vitalité des colonies d'abeilles en hiver

Baptiste Hugonet, Robert Gérard, Véronique Lambert
VetAgro Sup Lyon
baptistehugonet@gmail.com

Les mortalités actuelles de colonies d'abeilles sont inquiétantes et surviennent en majorité durant l'hiver. A cette saison, l'apiculteur dispose de peu d'outils pour superviser ses colonies au cours du temps et pour détecter les mortalités sans devoir perturber les abeilles. La thermographie peut apporter une aide supplémentaire pour surveiller le cheptel, seule ou en complément des autres méthodes.

Dans cette étude, une caméra thermique d'entrée de gamme a été utilisée pour suivre 45 colonies dans des ruches Dadant 10 cadres durant un hivernage complet (de novembre 2018 à mars 2019 en France). La température maximale des faces avant et arrière a été relevée par caméra thermique une fois par mois. Les meilleures conditions de mesures ont été obtenues par temps clair, le matin avant le lever du soleil, en se plaçant de biais par rapport à la paroi et en respectant une distance caméra-paroi d'environ 60cm.

En comparant la température maximale de la face avant de la ruche à celle d'un témoin (une ruche vide placée sur le même rucher), il est possible de différencier les colonies vivantes des colonies mortes. La sensibilité de la méthode est de 0,81 et sa spécificité de 1. La température des ruches dont les colonies sont mortes n'est jamais supérieure de plus de 2,3°C à celle de la ruche témoin.

Les données ne sont pas suffisantes pour expliquer la plus grande fiabilité des mesures effectuées sur la face avant par rapport à celles effectuées sur la face arrière. L'influence de la peinture du corps de ruche sur la mesure n'a pas été démontrée. Ce test diagnostique doit faire l'objet de nouvelles études pour évaluer ses répétabilité et reproductibilité. Ces résultats sont prometteurs pour analyser la cinétique des mortalités hivernales des colonies et détecter précocement les mortalités sans intervenir sur la ruche. Cela permettrait une meilleure compréhension des mortalités hivernales, une amélioration des diagnostics et une anticipation sur la saison apicole à venir.

HUGONET Baptiste

DEVELOPMENT OF A NON-INVASIVE DIAGNOSTIC TEST USING A THERMAL CAMERA TO MONITOR THE VITALITY OF BEE COLONIES IN THE WINTERTIME

State Thesis of Veterinary Doctorate : Lyon, June 30, 2020

ABSTRACT :

Current bee colony mortalities are worrying and occur mainly during the wintertime. At this time of year, the beekeeper has few tools to supervise his colonies and to detect mortalities. Thermography can provide additional help, alone or in addition to other methods.

In this study, an entry-level thermal camera was used to monitor 45 Dadant hives (10 frames) during a complete wintering (2018-2019, in France). The maximum temperature of the front and rear faces of the hives was recorded by thermal camera once a month. The best measurement conditions were obtained on a clear day, in the morning before sunrise, by placing the camera held by the operator at an angle to the wall of the hive and keeping a camera-wall distance of about 60cm.

By comparing the maximum temperature of the front face of the hive to that of a control (an empty hive placed on the same apiary), it is possible to discriminate between hives housing live colonies and those housing dead colonies. The sensitivity of the method is 0.81 and its specificity is 1. The temperature of hives containing a dead colony is never more than 2.3°C higher than that of controls.

This diagnostic test requires further studies to assess its repeatability and reproducibility. The influence of the hive body paint on the measurement has not been demonstrated. These results are promising and encourage the analysis of the kinetics of winter mortalities in colonies and the early detection of mortalities without disturbing the bees. This would allow a better understanding of winter mortality, improved diagnosis and anticipation of the coming beekeeping season.

KEYWORDS:

- Beekeeping
- Mortality
- Biological diagnosis
- Wintering
- Thermography

HUGONET Baptiste

DEVELOPPEMENT D'UN TEST DIAGNOSTIQUE NON INVASIF UTILISANT UNE CAMERA THERMIQUE POUR DETECTER LA VITALITE DES ESSAIMS D'ABEILLES EN HIVER

Thèse d'Etat de Doctorat Vétérinaire : Lyon, le 30 juin 2020

RESUME :

Les mortalités actuelles de colonies d'abeilles sont inquiétantes et surviennent en majorité durant l'hiver. A cette saison, l'apiculteur dispose de peu d'outils pour superviser ses colonies au cours du temps et pour détecter les mortalités sans devoir perturber les abeilles. La thermographie peut apporter une aide supplémentaire pour surveiller le cheptel, seule ou en complément des autres méthodes.

Dans cette étude, une caméra thermique d'entrée de gamme a été utilisée pour suivre 45 colonies dans des ruches Dadant 10 cadres durant un hivernage complet (de novembre 2018 à mars 2019 en France). La température maximale des faces avant et arrière a été relevée par caméra thermique une fois par mois. Les meilleures conditions de mesures ont été obtenues par temps clair, le matin avant le lever du soleil, en se plaçant de biais par rapport à la paroi et en respectant une distance caméra-paroi d'environ 60cm.

En comparant la température maximale de la face avant de la ruche à celle d'un témoin (une ruche vide placée sur le même rucher), il est possible de différencier les ruches hébergeant des colonies vivantes des celles hébergeant des colonies mortes. La sensibilité de la méthode est de 0,81 et sa spécificité de 1. La température des ruches dont les colonies sont mortes n'est jamais supérieure de plus de 2,3°C à celle des ruches témoins.

Ce test diagnostique doit faire l'objet de nouvelles études pour évaluer ses répétabilité et reproductibilité. L'influence de la peinture du corps de ruche sur la mesure n'a pas été démontrée. Ces résultats sont prometteurs pour analyser la cinétique des mortalités hivernales des colonies et détecter précocement les mortalités sans intervenir sur la ruche. Cela permettrait une meilleure compréhension des mortalités hivernales, une amélioration des diagnostics et une anticipation sur la saison apicole à venir.

MOTS CLES :

- Apiculture
- Mortalité
- Diagnostic biologique
- Hivernage
- Thermographie

JURY :

Président :	Monsieur le Professeur François MION
1er Assesseur :	Madame le Docteur Véronique LAMBERT
2ème Assesseur :	Monsieur le Docteur Jean-Jacques THIEBAULT

DATE DE SOUTENANCE : 30 juin 2020