

CARACTERÍSTICAS Y FUNCIONES DE LA MICROBIOTA DEL TRACTO DIGESTIVO DE LAS ABEJAS (*Apis mellifera* L.)

Dr. C. Ana Julia Rondón Castillo¹, M. Sc. Marlene María Martínez Mora², Dr. C. Marlen Rodríguez Oliva³

1, 2 3 Universidad de Matanzas, ana.rondon@umcc.cu

Resumen

Las abejas melíferas (*Apis mellifera*) son los principales agentes polinizadores de cultivos comerciales y de la flora silvestre. El presente trabajo tuvo como objetivo valorar las características y funciones de la microbiota del tracto digestivo de las abejas. A través de la literatura consultada se hace referencia a la composición microbiana de este ecosistema, así como los diferentes mecanismos en que intervienen como la digestión, la inmunidad y la protección frente a microorganismos patógenos. El trabajo hace referencia además a los factores que inciden en la estabilidad de la microbiota, como la presencia de insecticidas y el uso de antibióticos. Se constata que la microbiota de las abejas se toma como modelo para el estudio del funcionamiento de estos microorganismos. Se concluye que el tracto digestivo de las abejas contiene una comunidad distintiva de especies bacterianas, las cuales desempeñan importantes funciones en la nutrición, inmunidad y salud de estos insectos.

Palabras claves: Apicultura; bacterias del tracto; enzimas digestivas.

Introducción

Las abejas melíferas (*Apis mellifera* L.) albergan un conjunto de microorganismos que conforman la microbiota del tracto digestivo, la cual puede ser similar en un mismo continente y en diversas especies de abejas. Algunas de estas bacterias, como los lactobacilos, se relacionan con la inmunidad y la defensa contra patógenos. La inhibición de patógenos es crucial, particularmente en estadios larvarios, ya que muchos de ellos afectan a la crías (Hroncova *et al.*, 2015).

Autores como Zheng *et al.* (2018) refieren que la microbiota intestinal de la abeja melífera (*Apis mellifera*) ofrece varias ventajas como modelo experimental, ya que constituye un sistema en el cual se puede estudiar cómo las comunidades intestinales afectan a sus anfitriones o para explorar los procesos que determinan la composición y la dinámica de la comunidad intestinal. Se plantea que un pequeño número de especies bacterianas dominan la comunidad intestinal de las abejas melíferas, las que se pueden cultivar y manipularse axénica y genéticamente. Las abejas son modelos biológicos muy económicos, ya que se utilizan grandes cantidades de hospedantes libres de microbiota, los que luego se inoculan con aislados únicos o comunidades definidas para examinar patrones de colonización y efectos sobre los fenotipos del hospedador.

Hasta la fecha, los estudios sobre la microbiota intestinal de la abeja melífera muestran que estos microorganismos afectan la nutrición del huésped, el aumento de peso, la señalización endocrina, la función inmune y la resistencia a patógenos, mientras que la perturbación de la microbiota puede conducir a enfermedades y a una actividad reducida del huésped. De ahí que el presente trabajo tuvo como objetivo valorar las características y funciones de la microbiota del tracto digestivo de las abejas

Desarrollo

Anatomía digestiva de *Apis mellifera*

En la figura 1 se observan las características anatomo morfológicas del tracto digestivo de las abejas. En este ecosistema, a través de la digestión, los alimentos sufren la hidrólisis biológica para quedar reducidos a moléculas más simples, las que pueden ser absorbidas y utilizadas por las células. De esta manera, algunos alimentos, como la sacarosa, deben degradarse en su constitución química a componentes más sencillos, como la glucosa y la fructosa. Lo mismo sucede con los ácidos grasos y proteínas. En estos insectos todos estos procesos bioquímicos ocurren en el aparato digestivo, el cual es un tubo continuo desde la boca hasta el ano, constituido por los siguientes órganos: boca, faringe, esófago, buche y proventrículo, los cuales forman el estómago, el ventrículo, y los intestinos delgado y grueso. Asociados al aparato digestivo están: los túbulos de Malpighi, las glándulas labiales

del tórax y la cabeza, las glándulas hipofaríngeas y los órganos rectales (Anon, 2017).

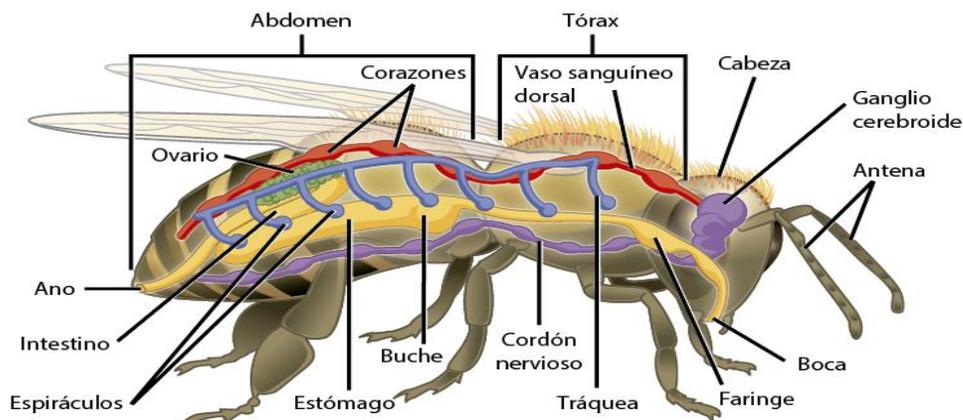


Figura 1. Anatomía de *Apis mellifera* (Tomado de Anon, 2017).

Mattila *et al.* (2012) y Vázquez *et al.* (2015) refieren que las abejas transforman el néctar de las plantas en miel, la cual provee a la colonia de su fuente primaria de carbohidratos, cantidades de aminoácidos y vitaminas. El polen provisiona a las abejas de casi todos sus nutrientes, entre los cuales se incluyen aminoácidos, lípidos, vitaminas y minerales. Sin embargo, estos compuestos intracelulares no están fácilmente asequibles, ya que cada grano de polen tiene una pared celular químicamente difícil de degradar (presencia de una capa resistente de esporopolenina y otra capa de celulosa).

Después de recolectarse, el néctar y polen se transforman bioquímicamente antes de consumirse. Como primer paso, el néctar se almacena en el buche de la abeja, donde se adicionan las enzimas provenientes de las glándulas salivares e hipofaríngeas, para facilitar la ruptura de los disacáridos. Sin embargo, las abejas reciben ayuda en esta tarea, pues ellas abrigan en sus partes bucales a microorganismos que también están presentes en el néctar y quienes, a su vez, adicionan sus enzimas para acelerar la transformación del alimento (Antúnez *et al.*, 2012).

Composición de la microbiota del tracto digestivo de las abejas

García *et al.* (2006) caracterizaron a los microorganismos cultivables asociados con *Apis mellifera* y aislaron bacterias pertenecientes a los géneros *Pseudomonas*, *Streptococcus*, *Micrococcus*, *Lactobacillus*, *Klebsiella*, *Proteus* y *Arthrobacter* y hongos de los géneros *Rhizopus*, *Alternaria* y *Epicoccum*. Estos autores afirman que de acuerdo a las propiedades bioquímicas, algunas de estas bacterias intervienen en la degradación de los compuestos de la capa externa del polen y se adquieren a través del alimento y el contacto con otros individuos de la colmena. La presencia de los hongos se explica por su amplia distribución en el ambiente, ya que los tres géneros se encuentran comúnmente en el suelo y en las

plantas que las abejas pueden seleccionar como fuente de alimento. Tarpay *et al.* (2015) indicaron que la microbiota de las reinas se adquiere a partir de las obreras y que estas se colonizan entre generaciones producto de las relaciones sociales que se establecen entre ellas dentro de la colmena.

El tracto digestivo de las abejas melíferas alberga a nueve grupos de especies bacterianas que comprenden entre el 95% al 99,9% de las bacterias en casi todos los individuos, según los estudios del ARN ribosómico 16S presente en esta comunidad y de la metagenómica del ADN total de muestras intestinales. Las dos especies gramnegativas que se encuentran son *Snodgrassella alvi* y *Gilliamella apicola*, miembros del filo Proteobacteria y entre los grampositivos, hay dos grupos de especies dentro del filo Firmicutes, *Lactobacillus* Firm-4 y *Lactobacillus* Firm-5. A menudo, aunque en menor abundancia, se presenta el grupo de especies de *Bifidobacterium* asteroides pertenecientes al filo Actinobacteria (Kwong y Moran, 2016; Ellegaard, y Engel, 2019).

Cariveau *et al.* (2014) definieron que la estructura del microbioma en el intestino de las abejas es determinante en la salud de estos insectos. Ludvigsen *et al.* (2015) determinaron la composición microbiana del tracto digestivo de las abejas a través de técnicas de Biología molecular y demostraron la presencia de una microbiota específica para estos animales. En este sentido Kwong y Morán (2015) refieren que muchos de estos microorganismos viven solo en este hospedero y representan un ecosistema ideal para analizar cómo ocurre la coevolución de los simbioses y su contribución a la salud o a la enfermedad. En la tabla 1 se muestra la composición bacteriana observada por estos autores.

Tabla 1. Composición bacteriana obtenida de la secuenciación de genes presentes en el contenido del tracto digestivo de abejas melíferas (Ludvigsen *et al.*, 2015; George *et al.*, 2018).

Composición	Taxonomía asignada	No de accesión en el GenBank	% de identidad
<i>Frischella perrara</i>	<i>Frischella perrara</i>	NR- 118490	96
<i>Gilliamella apícola</i>	<i>Gilliamella apícola</i>	NR- 121727	99
<i>Snodgrassella alvi</i>	<i>Snodgrassella alvi</i>	NR- 122055	95
<i>Enterobacteriaceae</i>	<i>Klebsiella pneumoniae</i>	AF390084	91
	<i>Pantoea sp</i>		90
	<i>Enterobacter aerogenes</i>	FJ587505 FR828819	90
<i>Acetobacteraceae</i>	<i>Acetobacteraceae bacterium</i>	KF599473	89
<i>Rhizobiales</i>	<i>Rhizobiales bacterium</i>	JQ673261	99
<i>Lactobacillus</i>	<i>Lactobacillus</i> sp. no cultivables	HM112122	87

Las asociaciones simbióticas entre bacterias e insectos son comunes en la naturaleza (Tamarit *et al.*, 2015; Kwong *et al.*, 2017). Según Morán (2015), el tracto digestivo de las abejas contiene una comunidad distintiva de especies bacterianas. Estas son microarófilas o anaerobias y no son fácilmente cultivables a nivel de laboratorio. Estas especies incluyen a bacterias Gram negativas como *Gilliamella apicola* y *Snodgrassella alvi*, y Gram positivas como *Lactobacillus* y *Bifidobacterium*. Esta autora plantea que estos microorganismos parecen haber pasado por un proceso de coevolución a largo plazo con la abeja melífera. El análisis de las funciones de los genes que conforman las secuencias del genoma de estas bacterias indica que juegan un importante papel en la alimentación y la digestión, así como las potencialidades que tienen en la defensa contra agentes patógenos.

Olofsson *et al.* (2014) reportaron la presencia de nuevas especies de *Lactobacillus* en el tracto digestivo de *Apis mellifera* a las cuales les nombraron *Lactobacillus apinorum* sp. nov., *Lactobacillus mellifer* sp. nov., *Lactobacillus mellis* sp. nov., *Lactobacillus melliventris* sp. nov., *Lactobacillus kimbladii* sp. nov., *Lactobacillus helsingborgensis* sp. nov. y *Lactobacillus kullabergensis* sp. nov. Corby-Harris *et al.* (2014) también encontraron una nueva especie denominada *Parasaccharibacter apium*.

Rosa *et al.* (2003) estudiaron las comunidades de levaduras asociadas con las abejas sin aguijón *Tetragonisca angustula*, *Melipona quadrifasciata* y *Frieseomelitta varia*. Las abejas *T. angustula* y *F. varia* mostraron una fuerte asociación con la levadura *Starmerella meliponinorum*. Estos autores observaron que *M. quadrifasciata* fue portadora de una especie relacionada con *Candida apicola*, pero también transmitía un número bajo de *S. meliponinorum*. Algunas de las levaduras aisladas de abejas adultas eran típicas de especies presentes en las flores. Muchas levaduras se encuentran en abejas o sustratos visitados por ellas, lo que sugiere que existe una interacción mutuamente beneficiosa entre ellas.

Corby-Harris *et al.* (2014) refieren que la comunidad microbiana asociada a las abejas depende en gran medida del medio ambiente donde se encuentren. Para demostrar esta afirmación evaluaron la microbiota presente en el tracto digestivo de abejas y en los granos de polen que colectaron en diferentes estaciones del año y localidades geográficas. Estos resultados coincidieron con los trabajos de Hroncova *et al.* (2015), quienes también estudiaron la influencia de la edad o estadio del ciclo de vida. Estos autores concluyeron que durante la etapa larval, el tracto digestivo no es estéril, sino que pueden encontrarse habitado por poblaciones de bacterias en el orden de 10^8 UFC.

Los estudios de abejas obreras *Apis mellifera* demuestran que el intestino de estos insectos se coloniza por una microbiota constante varios días después de la eclosión. Powell *et al.* (2014) realizaron un experimento destinado a esclarecer las vías de transmisión y la dinámica de colonización espacio-temporal de esta microbiota. Los grupos experimentales fueron abejas obreras recién nacidas expuestas a diferentes fuentes potenciales de transmisión. Los patrones de colonización se evaluaron mediante PCR cuantitativa en

tiempo real (qPCR) para evaluar el tamaño de la comunidad y utilizar una secuenciación profunda de amplicones del gen rRNA. Estos autores monitorearon además el establecimiento de las comunidades de íleon y recto en el tiempo. El estudio verificó que las obreras inicialmente carecen de bacterias intestinales y obtienen la microbiota en el íleon y el recto dentro de 4 a 6 días. Se comprobó que la presencia de las bacterias gramnegativas, *Snodgrassella alvi*, *Gilliamella apicola* y *Frischella perrara*, dependían de la presencia de material del intestino grueso, mientras que algunas especies grampositivas, se transfirieron con mayor frecuencia a través de la exposición a componentes de la colmena.

Se reconoce que la microbiota intestinal juega un papel beneficioso en las abejas melíferas (*Apis mellifera*). Un estudio se diseñó para caracterizar la flora bacteriana intestinal de las abejas melíferas en el noroeste de Pakistán. Un total de 150 bacterias aerobias y anaerobias facultativas de los intestinos de 45 abejas obreras se caracterizaron con la utilización de ensayos bioquímicos y la secuenciación del rDNA 16S. Los aislados intestinales se clasificaron en tres filos bacterianos: Firmicutes (60%), Proteobacteria (26%) y Actinobacteria (14%). La mayoría de los aislados pertenecían a géneros y familias de *Staphylococcus*, *Bacillus*, *Enterococcus*, *Ochrobactrum*, *Sphingomonas*, *Ralstonia*, *Enterobacteriaceae*, *Corynebacterium* y *Micrococcineae*. Muchas de estas bacterias eran tolerantes a los ambientes ácidos y azúcares fermentados, por lo que se les consideró habitantes beneficiosos del intestino y se les implicó en el mantenimiento de una microbiota saludable. Sin embargo, varios comensales oportunistas que proliferan en el entorno de la colmena, incluidos los miembros del grupo *Staphylococcus haemolyticus* y *Sphingomonas paucimobilis*, también se identificaron (Anjum *et al.*, 2018).

Factores que influyen en la estabilidad de la microbiota intestinal de abejas

El intestino de la abeja europea *Apis mellifera* es el sitio de exposición a múltiples factores estresantes, como la incidencia de patógenos y la ingestión de productos químicos. Rouzé *et al.* (2019) evaluaron la abundancia de los principales taxones bacterianos en el intestino en respuesta a la infección con el parásito intestinal *Nosema ceranae* o a la exposición de dosis bajas de insecticidas neurotóxicos (coumaphos, fipronil, tiametoxam e imidacloprid). Los experimentos se realizaron en condiciones de laboratorio con obreras adultas recolectados de colmenas en febrero (abejas de invierno) y julio (abejas de verano). Como resultado estos investigadores observaron que *N. ceranae* y un tratamiento letal con fipronil aumentó la abundancia relativa de *Gilliamella apicola* y *Snodgrassella alvi* en las abejas de invierno supervivientes. El parásito y una exposición subletal a todos los insecticidas disminuyó la abundancia de *Bifidobacterium* spp. y *Lactobacillus* spp. independientemente de la temporada. Se comprobó que los insecticidas pertenecientes a distintas familias presentan acción indirecta sobre la microbiota intestinal, posiblemente a través de alteraciones inespecíficas en la homeostasis intestinal. Estos resultados demuestran que la infección y la exposición a bajas concentraciones de insecticidas pueden afectar al holobionte de la abeja.

En la literatura se refiere que la destrucción de bacterias intestinales por tratamiento con antibióticos aumenta la vulnerabilidad de la abeja melífera a la infección con *Nosema* (Huang *et al.*, 2018). Cada vez está más claro que las bacterias intestinales juegan un papel vital en el desarrollo, la nutrición, la inmunidad y la aptitud general de sus huéspedes eucariotas. Li *et al.* (2017) realizaron un estudio para investigar los efectos de la alteración de la microbiota intestinal en las respuestas inmunitarias de la abeja melífera a la infección por el parásito microsporidiano *Nosema ceranae*. Estos autores demostraron que la infección por este patógeno no causaba disrupción de la comunidad bacteriana intestinal, ya que no hubo diferencias significativa en la densidad y composición de bacterias intestinales. Sin embargo, la eliminación de bacterias intestinales por el tratamiento con antibióticos impactó negativamente en el funcionamiento del sistema inmunológico, lo que sugiere que la eliminación de las bacterias intestinales debilita la función inmunológica y hace que las abejas melíferas sean más susceptibles a la infección por *Nosema ceranae*.

Raymann *et al.* (2017) y Raymann *et al.* (2018) refieren que la exposición a antibióticos perturba a la microbiota intestinal y eleva la mortalidad en abejas. Los microbiomas intestinales juegan un papel crucial en la salud animal y los cambios en su estructura pueden tener impactos perjudiciales en los huéspedes. Se conoce que los tratamientos con antibióticos perturban en gran medida la comunidad intestinal nativa, facilitando así la proliferación de patógenos. En la apicultura, los antibióticos se utilizan con frecuencia para prevenir infecciones bacterianas de las larvas de abejas, pero el impacto de la disbiosis inducida por los antibióticos (desequilibrio microbiano) en la salud de las abejas y la susceptibilidad a las enfermedades no se ha dilucidado completamente. En este sentido, estos autores evaluaron los efectos de la exposición a antibióticos sobre el tamaño y la composición microbiana del intestino de las abejas, además de monitorear la supervivencia de las abejas después del tratamiento con antibióticos, para determinar si la disbiosis del microbioma intestinal afecta la salud de estos insectos. Como resultado, demostraron que el tratamiento con estos antimicrobianos puede tener efectos permanentes tanto en el tamaño como en la composición del microbioma intestinal de la abeja. Observaron que se produce la disminución de la supervivencia, tanto en la colmena, como en los experimentos de laboratorio en que las abejas estuvieron expuestas a patógenos bacterianos oportunistas.

Wu *et al.* (2020) refieren que hay un número creciente de estudios que demuestran una estrecha relación entre la microbiota intestinal de los insectos y la resistencia a los insecticidas. Sin embargo, la contribución del microbioma de la abeja melífera para lograr la desintoxicación aún no se ha investigado con profundidad. Para abordar esta pregunta, estos autores compararon la expresión de genes del citocromo P450s (P450s) por obreras deficientes de microbiota (GD) y obreras con una comunidad microbiana convencional (CV) y compararon las tasas de mortalidad y los niveles de residuos de plaguicidas de las abejas tratadas con tiacloprid o tau-fluvalinato. Los resultados mostraron que la microbiota intestinal promueve la expresión de las enzimas P450 en el intestino medio y la tasa de mortalidad y los niveles de residuos de plaguicidas en las obreras GD fueron

significativamente más altos que en las obreras CV. Otras comparaciones entre abejas tratadas con tetraciclina y no tratadas demostraron que la disbiosis intestinal inducida por antibióticos conduce a una expresión atenuada de P450 en el intestino medio. Estos autores concluyeron que el co-tratamiento de antibióticos y pesticidas conduce a una reducción de la tasa de supervivencia y una cantidad significativamente mayor de residuos de plaguicidas en las abejas melíferas.

Efecto de la microbiota en las abejas melíferas

La comunidad intestinal especializada de abejas melíferas es paralela a la microbiota de los mamíferos, ya que ambos se componen principalmente de anaerobios facultativos y microaerófilos adaptados al huésped. Sin embargo, esta microbiota es mucho más simple, ya que la conforman fundamentalmente nueve grupos de especies bacterianas que solo se asocian con las abejas y que se transmiten a través de interacciones entre individuos. Investigaciones recientes refieren que este ecosistema se caracteriza por las variaciones a nivel de cepas y enfatizan en las funciones protectoras y nutricionales que tienen estos microorganismos (Kwong y Moran, 2016).

Los microorganismos que forman parte de la comunidad microbiana nativa del intestino de un individuo es esencial para mantener su correcta nutrición, salud e inmunidad (Gill *et al.*, 2006). En insectos, los microorganismos nativos pueden manipular la reproducción del huésped, contribuir a la nutrición o a la defensa frente a patógenos (Audisio *et al.*, 2015; Lee *et al.*, 2015).

Por su parte Engel *et al.* (2012) refieren que a través del análisis comparativo de los genes de las bacterias se demuestra que distintas especies presentan un funcionamiento diferente en dependencia de su interacción con el hospedero, como la formación de biofilm y la descomposición de carbohidratos. Estos autores también comprobaron que existen genes en especies de proteobacterias que codifican para la producción de enzimas que intervienen en la descomposición de la pectina presente en las paredes del polen.

Las bacterias ácido lácticas (BAL) son habitantes normales del tracto gastrointestinal, tanto de insectos como de vertebrados, los cuales intervienen en la inmunomodulación, así como en el mantenimiento de la comunidad microbiana intestinal saludable (Mitsuoka, 1992) y en la defensa del hospedero frente a diversas enfermedades (Sartor, 2004; Sartor, 2008).

Rokop *et al.* (2015) estudiaron *in vitro* las interacciones entre bacterias pertenecientes a los géneros *Fructobacillus* y *Lactobacillaceae* específicas para *Apis mellifera*, ya que las mismas colonizan células de las crías, el pan de abeja y el néctar, y al mismo tiempo propician un ambiente adecuado para el desarrollo de otras bacterias. En este sentido estos autores demostraron a través de ensayos con cocultivos que estas especies promueven el crecimiento de bacterias específicas de las abejas melíferas. Particularmente, subproductos de *Fructobacillus* en el medio favorecieron el crecimiento de bacterias del grupo Firm – 5,

y comprobaron que utilizan azúcares simples (fructosa y glucosa) y carbohidratos de plantas tan complejos como la lignina.

Es probable que las bacterias del tracto digestivo de las abejas melíferas adultas desempeñen un papel clave en la digestión de alimentos ricos en azúcar. Sin embargo, la influencia de la dieta en las bacterias intestinales no está bien entendido. Durante los períodos de escasa abundancia floral, los apicultores suelen complementar las fuentes naturales de carbohidratos que las abejas melíferas recolectan, como el néctar, con diversas formas de carbohidratos como la sacarosa (un disacárido). Taylor *et al.* (2019) compararon el efecto de esta suplementación con estos azúcares en la abundancia relativa de bacterias en el intestino de las abejas y a través de la secuenciación basada en ARN ribosómico 16S (ARNr) se demostró que las dietas que contenían miel de mānuka, sacarosa y azúcar invertido no alteraron la abundancia relativa de las bacterias dominantes después de 6 días de aplicación. Sin embargo, las dietas ricas en sacarosa aumentaron la abundancia relativa de tres bacterias centrales subdominantes, Rhizobiaceae, Acetobacteraceae y *Lactobacillus kunkeei*, y disminuyó la abundancia relativa de *Frischella perrara*, todo lo cual alteró significativamente la composición bacteriana. Las bacterias acetogénicas de las familias Rhizobiaceae y Acetobacteraceae aumentaron de dos a cinco veces cuando las abejas se alimentaron con sacarosa. Estos resultados sugieren que la sacarosa como alimento permite la proliferación de bacterias que metabolizan estos azúcares en monosacáridos y luego producen acetato.

Las abejas adquieren los carbohidratos y los lípidos del néctar y los aminoácidos del polen, que también contiene polisacáridos que incluyen celulosa, hemicelulosa y pectina. Estas posibles fuentes de energía podrían degradarse y fermentarse a través de la actividad enzimática de los microorganismos, para producir ácidos grasos de cadena corta disponibles para los huéspedes. Sin embargo, las contribuciones de los miembros individuales de la microbiota a la digestión de polisacáridos aún no está dilucidada. Mediante análisis de genomas bacterianos aislados y el estudio del metagenoma de la microbiota intestinal de abejas melíferas, se identificó que *Bifidobacterium* y *Gilliamella* son los principales degradadores de la hemicelulosa y la pectina. Tanto *Bifidobacterium* como *Gilliamella* muestran una amplia diversidad de genes relacionados con la digestión de polisacáridos. Sin embargo, otras especies intestinales (*Snodgrassella* y *Lactobacillus*) poseen pocos o ningún gen para la digestión de polisacáridos (Zheng *et al.*, 2019).

La abeja melífera alberga una microbiota simple que produce ácidos orgánicos como productos de la fermentación del néctar y el polen, lo que lo convierte en un modelo para la investigación de la microbiota intestinal. Ricigliano y Anderson (2020) demostraron que la abundancia bacteriana en el intestino de la abeja melífera se asocia con el epitelio anterior del recto. Estos autores desarrollaron experimentos donde se restringió el polen y los ácidos orgánicos en la dieta para obtener información sobre el papel del polen no digerido como sustrato para el crecimiento de la microbiota y el impacto de los productos de la fermentación bacteriana en la producción enteroendocrina de las abejas melíferas. La

restricción de polen redujo notablemente la abundancia de ARNr 16S bacteriano total y específico en la región anterior del recto, pero no en el íleon.

Entre los factores que influyen en la estabilidad de la microbiota intestinal de las abejas está la incidencia de microorganismos patógenos (Schwarz *et al.*, 2016). Este cambio a menudo implica un mayor contenido de bacterias ambientales oportunistas, incluidas las enterobacterias (por ejemplo, especies de los géneros *Klebsiella*, *Pantoea*, *Enterobacter*, *Serratia* y *Hafnia*) y otras Gammaproteobacterias

Específicamente, las abejas adultas infectadas generalmente abandonan la colmena o son retiradas por los guardias. *Serratia marcescens*, un patógeno oportunista de muchas plantas y animales, a menudo está presente en baja abundancia en el interior de las abejas obreras y recientemente ha sido aislado de los ácaros *Varroa* y de la hemolinfa de abejas muertas y moribundas. (Raymann *et al.* (2019) caracterizaron tres cepas de *S. marcescens* aisladas de las abejas melíferas y confirmaron *in vivo* que esta bacteria es patógena en las obreras. Todas las cepas causaron mortalidad cuando se inyectaron algunas células en el hemocele, y las cepas aisladas del intestino causaron mortalidad cuando se administraron por vía oral. *In vitro*, los ensayos y la genómica comparativa identificaron posibles mecanismos de virulencia de las cepas asociadas al intestino. Estos autores comprobaron que la expresión de genes de péptidos antimicrobianos y fenoloxidasa no se elevó después de la infección, lo que sugiere que estas cepas de *S. marcescens* procedentes de las abejas melíferas pueden evadir la respuesta inmune en sus huéspedes. En resumen, estos resultados sugieren que *S. marcescens* es un patógeno oportunista presente en la miel de las abejas adultas y que puede ser muy virulento cuando existe perturbación de la microbiota intestinal normal o la presencia de ácaros como *Varroa*, que perforan el tegumento y permiten la entrada de células bacterianas.

Khan *et al.* (2020) determinaron el número de bacterias aerobias cultivables en el intestino de las abejas nodrizas. Muestreados en diferentes lugares de Australia. Las abejas de las colonias sanas tenían 10^7 – 10^8 bacterias aerobias por g de intestino de abeja, mientras que las abejas de las colonias que tenían crías enfermas, debido a la presencia de *Ascospaera apis* presentaban una cantidad significativamente menor de bacterias (10^4 – 10^5 bacterias por g). Cuando las colonias se recuperaron, el número de bacterias volvió a niveles normales, lo que sugiere que contar las bacterias aeróbicas en el intestino podría usarse para predecir un brote de la enfermedad. El análisis filogenético de los aislamientos de bacterias aerobias que inhibieron a este patógeno reveló una estrecha relación (> 97% de identidad de secuencia) con los géneros *Bacillus*, *Klebsiella*, *Pantoea*, *Hafnia*, y *Enterobacter* (bacterias que se han aislado previamente de las abejas melíferas), pero también aislaron especies de *Maccrococcus* y *Frigoribacterium* (bacterias que no fueron previamente identificadas en las abejas). Estos investigadores evaluaron la capacidad de las bacterias para inhibir al hongo *Ascospaera apis*, y el análisis de espectroscopia de masas reveló que el intestino de las abejas se presentaba *Frigoribacterium* sp. y *Bacillus senegalensis*, las que producen

ácido glucónico. Este azúcar simple está involucrado en la lisis de las hifas fúngicas y la fuga citoplasmática.

Conclusiones

La microbiota del tracto digestivo de *Apis mellifera* está constituida fundamentalmente por nueve géneros bacterianos que intervienen en importantes procesos fisiológicos y protegen la salud de estos animales

Referencias bibliográficas

ANJUM, S. I., SHAH, A. H., AURONGZEB, M., KORI, J., AZIM, M. K., ANSARI, M. J. y BIN, L. Characterization of gut bacterial flora of *Apis mellifera* from north-west Pakistan. Saudi Journal of Biological Sciences, no. 2 vol. 25, 2018, pp. 388–392.

ANON. Anatomía digestiva de las abejas. Corona apicultores. [Fecha de consulta: 13 de septiembre de 2020] Disponible en: <http://coronaapicultura.blogspot.com/2017/03/anatomia-digestiva-de-las-abejas.html>.

ANTÚNEZ, K., ANIDO, M., BRANCHICCELA, B., HARRIET, J., CAMPÁ, J. y ZUNINO, P. American Foulbrood in Uruguay: Twelve years from its report. Journal of Invertebrate Pathology no. 110, 2012, pp. 129-131.

AUDISIO, M.C., SABATÉ, D.C. y BENÍTEZ-AHRENDTS, M.R. Effect of *Lactobacillus johnsonii* CRL1647 on different parameters of honeybee colonies and bacterial populations of the bee gut. Beneficial Microbes no. 5 vol. 6, 2015, pp. 687-695.

CARIVEAU, D.P., POWELL, J.E., KOCH, H., WINFREE, R. y MORAN, N. Variation in gut microbial communities and its association with pathogen infection in wild bumble bees (*Bombus*). International Society for Microbial Ecology no 8, 2014, pp. 2369–2379.

CARIVEAU, D.P., POWELL, J.E., KOCH, H., WINFREE, R. y MORAN, N. Variation in gut microbial communities and its association with pathogen infection in wild bumble bees (*Bombus*). International Society for Microbial Ecology no. 8, 2014, pp. 2369–2379.

CORBY-HARRIS, V., MAES, P. y ANDERSON, K. E. The bacterial communities associated with honey bee (*Apis mellifera*) foragers. PloS one, no. 4 vol. 9, 2014, pp. e95056.

ELLEGAARD, K. M. y ENGEL, P. Genomic diversity landscape of the honey bee gut microbiota. Nature communications, no. 1 vol. 10, 2019, pp. 446.

ENGEL, P., MARTINSON, V.G. y MORAN, N.A. Functional diversity within the simple gut microbiota of the honeybee. PENAS no. 27 vol. 109, 2012, pp. 11002–11007.

GARCÍA, D., ROJAS, M.A. y SÁNCHEZ, J. Cultured microbiological content of the intestinal tract and stored pollen of *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *Acta Biologica Colombiana* no. 1 vol. 11, 2006, pp. 123-129.

GEORGE, F., DANIEL, C., THOMAS, M., SINGER, E., GUILBAUD, A., TESSIER, F. J., REVOL-JUNELLES, A. M., BORGES, F. y FOLIGNÉ, B. Occurrence and dynamism of lactic acid bacteria in distinct ecological niches: A Multifaceted Functional Health Perspective. *Frontiers in microbiology*, no 2899 vol. 9, 2018, pp. 1-15.

GILL, S.R., POP, M., DEBOY, R.T., ECKBURG, P.B., TURNBAUGH, P.J., SAMUEL, B.S., GORDON, J.I., RELMAN, D.A., FRASER-LIGGETT, C.M. y NELSON, K.E. Metagenomic analysis of the human distal gut. *Microbiome. Science* no. 312, 2006, pp. 1355-1359.

HRONCOVA, Z., HAVLIK, J., KILLER, J., DOSKOCIL, I., TYL, J., KAMLER, M., TITERA, D., HAKL, J., MRAZEK, J., BUNESOVA, V. y RADA, V. Variation in honey bee gut microbial diversity affected by ontogenetic stage, age and geographic location. *PloS one*, no 3 vol. 10, 2015, pp. 1-17.

HUANG, S. K., YE, K. T., HUANG, W. F., YING, B. H., SU, X., LIN, L. H., LI, J. H., CHEN, Y. P., LI, J. L., BAO, X. L. y HU, J. Z. Influence of feeding type and *Nosema ceranae* infection on the gut microbiota of *Apis cerana* workers. *mSystems*, no 6 vol. 3, 2018, e00177-18.

KHAN, S., SOMERVILLE, D., FRESE, M. y NAYUDU, M. Environmental gut bacteria in European honey bees (*Apis mellifera*) from Australia and their relationship to the chalkbrood disease. *PLoS One*, no. 8 vol. 15, 2020, pp. e0238252.

KWONG, W. K. y MORAN, N. A. Gut microbial communities of social bees. *Nature reviews. Microbiology*, no 6 vol. 14, 2016, pp. 374-384.

KWONG, W. K., MEDINA, L. A., KOCH, H., SING, K. W., SOH, E., ASCHER, J. S., JAFFÉ, R. y MORAN, N. A. Dynamic microbiome evolution in social bees. *Science advances*, no. 3 vol. 3, 2017, pp. e1600513.

KWONG, W.K. y MORAN, N.A. Evolution of host specialization in gut microbes: the bee gut as a model. *Gut Microbes* no 3, vol. 6, 2015, pp. 214—220.

LEE F.J., RUSCH, D.B., STEWART, F.J., MATTILA H.R. y NEWTON, I.L. Saccharide breakdown and fermentation by the honey bee gut microbiome. *Environmental Microbiology* no 3 vol. 17, 2015, pp.

LI, J. H., EVANS, J. D., LI, W. F., ZHAO, Y. Z., DEGRANDI-HOFFMAN, G., HUANG, S. K., LI, Z. G., HAMILTON, M. y CHEN, Y. P. New evidence showing that the

destruction of gut bacteria by antibiotic treatment could increase the honey bee's vulnerability to *Nosema infection*. PLoS one, no. 11 vol. 12, 2017, pp. e0187505.

LUDVIGSEN, J., RANGBERG, A., AVERSHINA, E., SEKELJA, M., KREIBICH, C., AMDAM, G. y RUDI, K. Shifts in the midgut/pyloric microbiota composition within a honey bee apiary throughout a season. Microbes Environ no. 3 vol. 30, 2015, pp. 235-244.

MATTLA, H.R., RIOS, D., WALKER-SPERLING, V.E., ROESELERS, G. y NEWTON, I.L.G. Characterization of the active microbiotas associated with honeybees reveals healthier and broader communities when colonies are genetically diverse. PLoS ONE no. 3 vol. 7, 2012, pp. 1-11.

MITSUOKA, T. The human intestinal tract. In: The Lactic Acid Bacteria: Volume I, The Lactic Acid Bacteria in Health and Disease Essex, England. 2008.

MORÁN, N. Genomics of the honey bee microbiome. Curr Opin Insect Sci., no 10 vol. 1, 2015, pp. 22–28.

OLOFSSON, T., ALSTERFJORD, M., NILSON, B., BUTLER, E. y VÁSQUEZ, A. *Lactobacillus apinorum* sp. nov., *Lactobacillus mellifer* sp. nov., *Lactobacillus mellis* sp. nov., *Lactobacillus melliventris* sp. nov., *Lactobacillus kimbladii* sp. nov., *Lactobacillus helsingborgensis* sp. nov. and *Lactobacillus kullabergensis* sp. nov., isolated from the honey stomach of the honeybee *Apis mellifera*. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology no. 64, 2014, pp. 3109–3119.

POWELL, J. E., MARTINSON, V. G., URBAN-MEAD, K. y MORAN, N. A. Routes of Acquisition of the gut microbiota of the honey bee *Apis mellifera*. Applied and Environmental Microbiology, no. 23 vol. 80, 2014, pp. 7378–7387.

RAYMANN, K., BOBAY, L. M. y MORAN, N. A. Antibiotics reduce genetic diversity of core species in the honeybee gut microbiome. Molecular ecology, no. 8 vol. 27, 2018, pp. 2057–2066.

RAYMANN, K., COON, K. L., SHAFFER, Z., SALISBURY, S. y MORAN, N. A. Pathogenicity of *Serratia marcescens* strains in honey bees. mBio, no. 5 vol. 9, 2019, pp. e01649-18.

RAYMANN, K., SHAFFER, Z. y MORAN, N. A. Antibiotic exposure perturbs the gut microbiota and elevates mortality in honeybees. PLoS biology, no. 3 vol. 15, 2017, pp. e2001861.

RICIGLIANO, V. A. y ANDERSON, K. E. Probing the honey bee diet-microbiota-host axis using pollen Restriction and organic acid feeding. Insects, no. 5 vol. 11, 2020, pp- 291.

ROKOP, Z.P., HORTON, M.A. y NEWTON, I.L.G. Interactions between cooccurring lactic acid bacteria in honey bee hives. *Appl Environ Microbiol* no. 81, 2015, pp. 7261–7270.

ROSA, C. A., LACHANCE, M.A., SILVA, J., TEIXEIRA, A.K., MARINI M.M., ANTONINI, Y. y MARTINS, R. Yeast communities associated with stingless bees. *FEMS Yeast Research*, no. 3 vol. 4, 2003, pp. 271–275.

ROUZÉ, R., MONÉ, A., DELBAC, F., BELZUNCES, L. y BLOT, N. The honeybee gut microbiota is altered after chronic exposure to different families of insecticides and infection by *Nosema ceranae*. *Microbes and environments*, no. 3 vol. 34, 2019, pp. 226–233.

SARTOR, R.B. Therapeutic correction of bacterial dysbiosis discovered by molecular techniques. *Proceedings of the National Academy of Sciences* no. 105, 2008, pp. 16413–16414.

SARTOR, R.B. Therapeutic manipulation of the enteric microflora in inflammatory bowel diseases: antibiotics, probiotics, and prebiotics. *Gastroenterology* no. 126, 2004, pp. 1620–1633.

SCHWARZ, R. S., MORAN, N. A. y EVANS, J. D. Early gut colonizers shape parasite susceptibility and microbiota composition in honey bee workers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, no. 33 vol.113, 2016, pp. 9345–9350.

TAMARIT, D., ELLEGAARD, K.M., WIKANDER, J., OLOFSSON, T., VÁSQUEZ, A. y ANDERSSON, S.G.E. Functionally structured genomes in *Lactobacillus kunkeei* colonizing the honey crop and food products of honeybees and stingless bees. *Genome Biol. Evol.*, no. 6 vol. 7, 2015, pp. 1455–1473.

TARPY, D.R., MATTILA, H.R. y NEWTON, I.L.G. Development of the honey bee gut microbiome throughout the queen-rearing process. *Appl Environ Microbiol*, vol. 81, 2015, pp. :3182–3191.

TAYLOR, M. A., ROBERTSON, A. W., BIGGS, P. J., RICHARDS, K. K., JONES, D. F. y PARKAR, S. G. The effect of carbohydrate sources: Sucrose, invert sugar and components of mānuka honey, on core bacteria in the digestive tract of adult honey bees (*Apis mellifera*). *PloS one*, no. 12 vol. 14, 2019, pp. e0225845.

VÁSQUEZ, M., DEL RISCO, C.A., GARCÍA, R. y FRÍAS, A. Evaluación de polen apícola fresco. *Apiciencia*, no. 2 vol. XVII, 2015, pp. 30–41.

WU, Y., ZHENG, Y., CHEN, Y., WANG, S., CHEN, Y., HU, F. y ZHENG, H. Honey bee (*Apis mellifera*) gut microbiota promotes host endogenous detoxification capability via regulation of P450 gene expression in the digestive tract. *Microbial biotechnology*, no. 4 vol. 13, 2020, pp. 1201–1212.

ZHENG, H., PERREAU, J., POWELL, J. E., HAN, B., ZHANG, Z., KWONG, W. K., TRINGE, S. G. y MORAN, N. A. Division of labor in honey bee gut microbiota for plant polysaccharide digestion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, no. 51 vol. 116, 2019, pp. 25909-25916.

ZHENG, H., STEELE, M. I., LEONARD, S. P., MOTTA, E., y MORAN, N. A. Honey bees as models for gut microbiota research. *Lab animal*, no. 11, vol. 47, 2018, pp. 317-325.