

El equilibrio microbiano de la abeja melífera y la colmena

Por Orlando Valega correo: valegaorlando@gmail.com

Para comprender mejor;

Sistema Digestivo de la abeja

Un viaje por el intestino de la abeja

El equilibrio microbiano, continuación:

Microorganismos simbióticos

El intestino adulto como nicho microbiano

Microbiota de la abeja melífera

Intestino larval según Kirk. E. Anderson 2011

La colmena como nicho microbiano

Simbiosis microbianas y resistencia a enfermedades

Manejo de la microbiota

Estimulación del sistema inmunológico por la microbiota intestinal nativa de las abejas melíferas

Estimulación del sistema inmunológico por el simbiote intestinal Frischella perrara en la abeja melífera

Los simbiosis dan forma a la inmunidad innata del huésped en las abejas

El agotamiento sistemático de simbiosis claves, erosiona la inmunidad

Microbiota de la abeja reina versus abejas obreras

El equilibrio microbiano de la abeja melífera y la colmena

“No hay límite para la complejidad de la interacción en la naturaleza. Si los humanos pueden pensar en un plan, lo más probable es que la naturaleza ya lo haya implementado”. Thomas Eisner.

Para comprender mejor;

Sistema Digestivo de la abeja

Claramente un desperdicio: el sistema digestivo de las abejas

La primera línea de la historia del Huffington Post dice: “Un fotógrafo aficionado capturó una vista increíblemente rara en su propio jardín trasero: una abeja orinando”. Sin duda, la foto de Mark Parrott es increíble, pero ¿el abejorro está realmente orinando?

De hecho, el sistema digestivo de las abejas no divide los desechos en sólidos y líquidos; en cambio, todo se recolecta en un solo lugar. El sistema digestivo de las abejas es más o menos una línea recta.

El sistema digestivo de la abeja

La boca está conectada directamente con el esófago, y el esófago se extiende a través de la cabeza y el tórax hasta el abdomen. En las abejas melíferas, después de que la comida pasa por el esófago, viaja al buche (o estómago de miel) donde se almacena para transportarla de regreso a la colmena.

Al final del buche hay una válvula unidireccional conocida como proventrículo. Todo lo que pasa a través de esta válvula pasa al ventrículo (también conocido como estómago verdadero o estómago digestivo) donde se digiere. Pero todo lo que pasa por la válvula unidireccional no puede regresar por el otro lado. Entonces, la comida que se digiere no puede volver a entrar en el cultivo, y es por eso que el néctar no es vómito de abeja. El

néctar que se usará para hacer miel nunca llega al estómago de digestión, solo a la cosecha.

El ventrículo está revestido con células que secretan enzimas que digieren el néctar y el polen que ha pasado a través de la válvula unidireccional. En el otro extremo, el ventrículo está unido al íleon, que es como un intestino delgado.

Justo donde el ventrículo se encuentra con el íleon, unos cien túbulos de Malpighi se conectan con el tracto digestivo. Los túbulos de Malpighi actúan como nuestros riñones. Al igual que nuestros riñones filtran los productos de desecho de nuestra sangre, los túbulos de Malpighi filtran los productos de desecho de la hemolinfa de la abeja. Este desecho líquido, que es análogo a la orina, se vierte en el íleon donde se une a los desechos sólidos del ventrículo.

El íleon elimina los nutrientes de los alimentos digeridos y mueve los desechos a lo largo del tracto digestivo. Desde el íleon, los productos de desecho tanto del ventrículo como de los túbulos de Malpighi pasan al recto, donde se almacenan hasta que la abeja puede defecar por el ano.

El flujo de desechos de una abeja melífera

Todas las abejas están construidas de manera similar, pero el cultivo está más desarrollado en aquellas especies que llevan el néctar de regreso al nido. El flujo de alimentos y desechos a través de una abeja melífera se ve así:

boca↔esófago↔buche (estómago de miel)→proventrículo (válvula unidireccional)→ventrículo (estómago que digiere)→íleon (intestino)→[los desechos de los túbulos de Malpighian se unen a los desechos de comida en el íleon]→recto→ano

Volviendo a la foto, diría que la abeja estaba defecando en lugar de orinando. Pero claramente bebió mucho ese día. ¿Quién sabe? Tal vez se estaba preparando para una prueba de drogas obligatoria y estaba tratando de eliminar todo el néctar de amapola que bebió. [Rusty Burlew HoneyBeeSuite](#)

Un viaje por el intestino de la abeja por: Bruno Porlier S.A.D.A

Jueves 28.10.2010 Antes de abordar la función propiamente dicha, vamos a demorarnos un instante en la estructura de la boca de la abeja. Porque, si bien es interesante saber qué ocurre con las materias ingeridas por el insecto, también lo es conocer cómo llegaron hasta el buche.

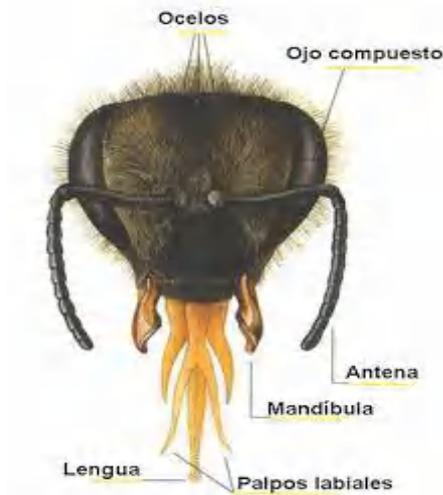
Se piensa que originalmente, los insectos que vivían hace varios cientos de millones de años eran animales carnívoros o fitófagos. En función de esto, debían poseer un aparato bucal de tipo "masticador", caracterizado por piezas cortas y robustas, recubiertas por una espesa cutícula.

Nuestros actuales grillos o cucarachas, insectos primitivos desde el punto de vista evolutivo, son un buen ejemplo de lo que deben haber sido éstos apéndices al principio. Luego nuevas familias de insectos aparecieron y debieron adaptarse a nuevos modos de alimentación.

Evidentemente, la boca debió adaptarse, modificando la estructura de sus componentes. La abeja forma parte de los insectos que aparecieron probablemente con el desarrollo de las plantas con flores y que eligieron alimentarse de su néctar.

Por lo tanto, sus apéndices bucales se alargaron y especializaron, pasando a ser de tipo "sucto-lamedor". Solamente las mandíbulas parecen haber conservado, como reliquias, su primitiva estructura de piezas masticadoras.

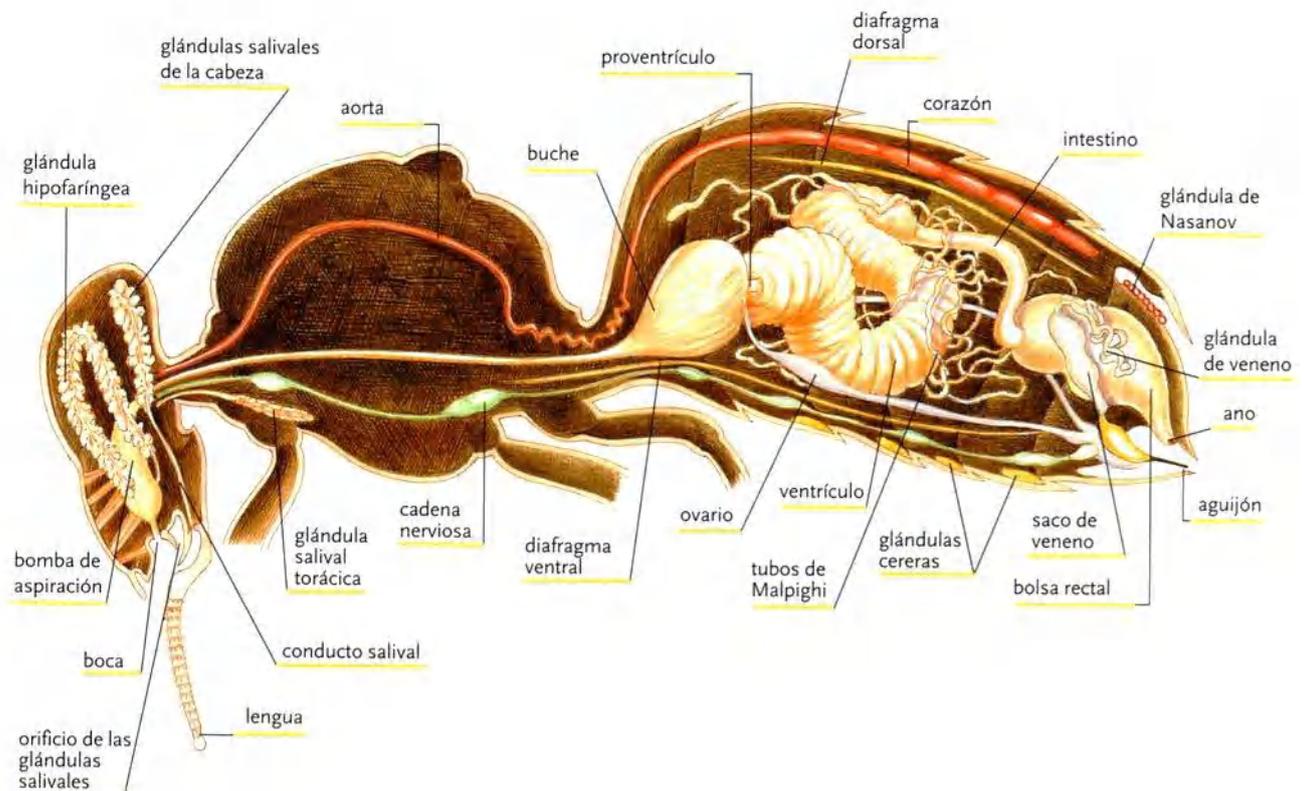
La lengua o glosa, se alargó en forma de trompa, encuadrada por el labio inferior y las maxilas o mandíbulas inferiores, formándose así una vaina alrededor de ella. Así equipada, nuestra abeja puede lamer y aspirar los alimentos líquidos que requiere.



ANATOMÍA DIGESTIVA DE LAS ABEJAS Publicado

por [corona apicultores](#) en [20:20](#)

Vistos al microscopio, esos órganos están recubiertos por numerosos pelos, muchos de los cuales tienen un rol sensorial, sobre todo los que se hallan en el extremo de la lengua.



[corona apicultores](#) en [20:20](#)

Primera parte del viaje: La fábrica de miel

En el interior de la cabeza, y siguiendo al orificio bucal, se encuentra una cavidad: la faringe. Esta está unida a la pared cuticular de la cabeza por músculos que al contraerse, le permiten aumentar su volumen. La depresión generada por esta cavidad aumentada

actúa a modo de una bomba de vacío, produciendo una succión que hace subir el néctar desde la flor hasta la trompa y desde allí hasta el esófago.

Este último presenta movimientos ondulatorios, producidos también por músculos, que arrastran al líquido alimenticio hacia su otro extremo, de donde es volcado hacia el buche.

El buche es una dilatación del tubo digestivo en forma de reservorio, capaz de contener 75 miligramos de alimento (lo que representa más del 90% del peso "vacío" de la abeja que es de 82 mg en promedio). Por ejemplo, sepamos que para llenar su buche una recolectora especializada en trébol deberá recorrer...entre 1000 a 1500 flores.

En el buche, el alimento sufre las primeras transformaciones químicas gracias a la intervención de jugos digestivos. Para la recolectora el trabajo termina allí ya que, cargada de néctar cosechado, regresa a la colmena donde regurgita su contenido en una celda antes de volver a salir a recolectar infatigablemente.

En la colmena, el néctar fresco almacenado es trabajado por las obreras que primero le evaporan una buena parte del agua que contiene por medio de la ventilación de sus alas. Luego, el líquido ya pastoso es reingerido por las obreras que lo someten durante veinte minutos aproximadamente a varias idas y venidas entre boca y buche; aquí es presa de la acción de jugos digestivos que vuelven a regurgitar su producto nuevamente transformado esta vez en miel.

Aquí hace falta hablar sin embargo de ciertas glándulas cuyo rol es siempre digestivo, pero que sin embargo intervienen en la transformación de los alimentos:

Las glándulas hipofaríngeas o "mamarias". Se trata de dos grandes glándulas situadas en la cabeza y rodeando al sistema nervioso central, prolongadas hacia abajo y desembocando en la base de la faringe.

Sus secreciones permiten a las abejas nodrizas la fabricación de la Jalea Real que alimentará a las larvas en los tres primeros días de sus vidas y posteriormente a las futuras reinas. Cuando las obreras pasan al estadio de recolectoras, estas glándulas, ya inútiles, se atrofian pero siguen secretando una enzima que participa realmente en la digestión de los azúcares.

Las glándulas mandibulares: situadas como su nombre lo indica, en las mandíbulas, producen un antibiótico que evita la descomposición por bacterias del alimento destinado a las larvas. En la reina, estas mismas glándulas producen la famosa sustancia real.

La glándulas salivares: Una en la cabeza y otra en el tórax, ambas desembocan en la base de la trompa. Su secreción acuosa permite enriquecer a la miel en agua cuando es necesario y ayuda a disolver los azúcares.

Segunda fase: Asimilación

Fabricar miel está bien, pero también es necesario alimentarse para sobrevivir. Es por esto que todas las abejas, ya sean nodrizas, recolectoras u otras, están obligadas a tomar para sí una pequeña parte de los alimentos que transitan por su organismo. Dejamos al néctar cuando estaba almacenado en el buche y ya había sufrido un principio de digestión; veamos ahora qué ocurre después.

Siguiendo al buche, se encuentra una segunda cavidad de tamaño más modesto: el proventrículo. Este cumple un rol de verdadero filtro en varios sentidos. En principio, bloquea el néctar en el buche, dejando solo pasar las cantidades que la abeja precisa para su propia manutención.

Luego, suprime del néctar contenido en el buche (la futura miel) todos los cuerpos extraños e impurezas (granos de polen, bacterias, etc.) que son entonces enviados al intestino medio, prosiguiendo así su recorrido en el tubo digestivo.

Cuando el líquido alimenticio llega al intestino medio, sufre la fase final de la digestión antes de la asimilación. Atacado por todos lados por las enzimas digestivas, va a ser degradado, "roto" y transformado en compuestos más sencillos directamente utilizables por el organismo.

Estos atraviesan entonces la pared del intestino medio y se vuelcan sin transición en la hemolinfa (sangre) de la abeja que los distribuirá por los distintos órganos en función de sus necesidades.

Fase final: La excreción

Una vez efectuada la asimilación, subsisten siempre en el intestino medio materias ingeridas y transformadas, residuos de digestión inutilizables por el organismo, que deberán ser expulsados. Estos son conducidos naturalmente hacia el intestino posterior y desembocan en el recto.

Pero también los órganos de la abeja, nutridos por intermedio de la hemolinfa, producen igualmente cantidades de desechos al asegurar sus funciones, estos desechos, que son volcados nuevamente a la hemolinfa, deben ser imperiosamente evacuados ya que la mayor parte de ellos son poderosas toxinas, peligrosas para el organismo.

El mismo problema se plantea en la sangre de los vertebrados que es limpiada por los riñones. En la abeja, los órganos que actúan como riñones son los "tubos de malpighi). Se trata de numerosos y pequeños canales que se insertan en unión del intestino medio y del intestino posterior, su otro extremo estando cerrado.

Al estar en contacto con la hemolinfa, recapturan allí los desechos nitrogenados (ácido úrico, etc) que provienen de la utilización de proteínas. Estos son entonces reconducidos hacia el intestino y de allí al recto. Los tubos de malpighi drenan igualmente una gran cantidad de agua hacia el tubo digestivo, agua que en su mayor parte volverán a atravesar la pared intestinal para ser reutilizada.

Finalmente, la operación que cierra esta larga cadena de eventos es la excreción que libera al recto de todos los residuos allí almacenados y que se efectúan simplemente a través del ano y durante el vuelo.

Se puede entonces encontrar en la digestión de la abeja, numerosas analogías con la de los vertebrados, y en particular con la de los hombres. Encontramos ciertos órganos de aspecto más o menos similar o de funciones análogas y cuyas modalidades de funcionamiento son bastante parecidas. Pero era necesario que los insectos se distingieran por algún proceso original.

Efectivamente, pusieron a punto otro sistema de eliminación que no tiene equivalentes en el reino animal. Son capaces de aglomerar sales minerales entre sí, o compuestos nitrogenados, y almacenarlos bajo la forma de pequeños cálculos en ciertas células, en particular en la de epidermis.

En otras palabras, acumulan estos desechos en su cutícula y allí, estos microcristales que poseen colores específicos en función de su origen, juegan el rol de pigmentos que colorean el cuerpo del insecto. Así la alternancia de bandas marrones y de bandas más claras en el abdomen de la abeja, del mismo modo que el de las avispas, está ligada directamente a este fenómeno.

Los desechos son entonces "congelados" en cierto modo, bajo formas no peligrosas, y luego reutilizados para otras funciones igualmente importantes ya que la coloración de los insectos tienen una importancia capital en su comportamiento (reconocimiento entre especies, entre sexos dentro de una misma especie, etc), pero la originalidad del sistema no cesa allí.

Sabemos que el crecimiento de los insectos no es lineal como el de los vertebrados; se efectúa de a saltos y está puntualizada por una serie de mudas sucesivas para pasar del estado larval al estado ninfal y de allí al adulto.

En cada muda, el insecto abandona su vieja piel, ya muy pequeña para él (exuvia), y que no es otra que su antigua cutícula, para dejar paso a un animal diferente provisto de una nueva cutícula.

Al abandonar su vieja cutícula, el insecto abandona también una buena parte de los residuos de digestión acumulados allí durante el estadio larval precedente; una forma de excreción como cualquier otra, aunque bastante inusual, es cierto.

Este principio puesto a punto por la naturaleza puede ser calificado como ingenioso por la mente humana. Pero no olvidemos que sólo se trata de un juicio desde nuestro punto de vista sobre un fenómeno que, por otra parte, se desarrolló sin que ninguna voluntad ingeniosa interviniese.

Sólo es el resultado de una lenta evolución, producto de una serie de azares y de necesidades biológicas y de otras fuerzas naturales aún desconocidas.

Y esto es lo que hace aún más preciosos, en medio de millares de otros fenómenos tan o más preciosos que rigen la vida sobre la tierra. Veamos para conservarlos intactos para los millones de años que nos quedan de vida en conjunto!. [Bruno Porlier S.A.D.A](#)

Diferencias en la nutrición de las tres castas de las abejas mellíferas Por Tomas Cabello de la universidad de almeria (2006-2007)

Estado de larva de la obrera

Día alimentación

- 1 Jalea real 60%+ componente blanco 40% + Miel polen y agua pequeña cantidad
- 2 Jalea real 60%+ componente blanco 40% + Miel polen y agua pequeña cantidad
- 3 disminuye el componente blanco
- 4 jalea real poco
- 5 solo miel polen y agua
- 6 solo miel polen y agua

Obrera adulta

Miel y polen

Estado de larva de la reina

Día alimentación

- 1 Componente blanco de las glándulas mandibulares
- 2 Componente blanco de las glándulas mandibulares
- 3 Componente blanco de las glándulas mandibulares

- 4 Componente blanco 50% Jalea real 50%
- 5 Componente blanco 50% Jalea real 50%

Reina en estado adulta

Jalea real + vestigios de miel

Estado de larva del zángano

Día	alimentación
1	Jalea real 92.5 % miel y polen 7.5%
2	“ “ “ “
6	Jalea real 92.5 % miel y polen 7.5%
7	Jalea real 75% + miel y polen 25%

Estado adulto del zángano

Los primeros 5 días jalea real + miel + polen y agua

Después solo miel

El equilibrio microbiano continuación:

Microbios y abejas

En el segmento intensivo para principiantes de la Conferencia sobre apicultura sin tratamiento, Laurie Herboldsheimer de Golden Rule Honey habló sobre su intensa pasión por la importancia de los microbios que viven en la colonia de abejas. Ha realizado una extensa investigación, lectura, escritura y presentación sobre el tema e incluso se ha reunido con científicos que están investigando estos microbios. Laurie a veces se conoce con el nombre de Ramona y fue la anfitriona de la conferencia con su esposo Dean. Es coautora de "La guía completa de apicultura para idiotas" y apicultor sin tratamiento con más de 50 colonias en Massachusetts.

Laurie Herboldsheimer tiene una colección completa de artículos en su sitio web que hacen referencia a la relación de los microbios con las abejas. Su sitio está lleno de información y vale la pena echarle un vistazo para obtener más información. Lo puedes encontrar aquí., Laurie dijo que dentro de la colonia de abejas hay levaduras bacterias, hongos y virus y recién ahora estamos aprendiendo la importancia de lo que hacen. Estos microbios viven en el pan de abeja y en las tripas de la abeja. Hay entre 6 y 9 familias principales de bacterias que viven en el estómago de la miel y el resto del intestino de la abeja en diferentes proporciones. **El íleon** de la abeja es un tubo largo que se extiende desde el intestino medio hasta el recto y es muy rico en bacterias. La bacteria que vive allí está integrada en la carne de la abeja. Esta bacteria no se puede separar del revestimiento del íleon y no se puede cultivar. Una vez que el íleon está

ausente, las bacterias no sobrevivirán. Estos microbios y la abeja funcionan como un solo organismo.

También hay microbios en el estómago de la miel que ayudan a las abejas a procesar el néctar. La miel es un alimento fermentado que tiene un aporte microbiano. Antes de que la abeja obrera se vaya a buscar comida, come para obtener combustible. En la comida que come hay microbios. Dentro de la abeja, el proventrículo separa el área digestiva del estómago de miel. El estómago de miel es la bolsa que transporta el néctar y el tanque de combustible de las abejas. Cuando la abeja está recolectando polen, pone un poco del combustible que consumió antes de dejar el polen y lo mezcla a medida que lo recolecta. Esta patada inicia el proceso de fermentación del polen en pan de abeja. Dentro de la primera hora que se recoge el polen comienza el proceso de fermentación. Se necesitan aproximadamente 3 semanas para fermentar el polen. Puedes pensar en él como un encurtido de polen. Los microbios ayudan a las abejas con esto y ayudan a que los ácidos grasos, esteroides, ácidos orgánicos, antibióticos, enzimas, vitaminas y minerales estén disponibles para las abejas. [3 de agosto de 2012 por Anita Deeley](#)

Las abejas sociales han mantenido bacterias intestinales simbióticas durante 80 millones de años, según un nuevo estudio

Hace unos 80 millones de años (período Cretácico), un grupo de abejas comenzó a exhibir un comportamiento social. Hoy en día, sus descendientes, abejas melíferas, abejas sin aguijón y abejorros, llevan "polizones" de sus ancestros.

Al menos cinco especies de bacterias específicas del huésped, que viven simbióticamente en las entrañas de las abejas sociales, se han transmitido de generación en generación durante 80 millones de años, según un estudio publicado en la edición del 29 de marzo de 2017 de la revista *Science Advances*.

Este es el primer estudio que traza la evolución de la comunidad intestinal de bacterias en un grupo de huéspedes animales tan atrás en el tiempo.

"El hecho de que estas bacterias hayan estado con las abejas durante tanto tiempo dice que son una parte clave de la biología de las abejas sociales", dijo la coautora principal Nancy Moran, profesora de biología integrativa en la Universidad de Texas, Austin.

"Y sugiere que alterar el microbioma, a través de antibióticos u otros tipos de estrés, podría causar problemas de salud".

La mayoría de los insectos, incluidas las abejas no sociales, no tienen microbios intestinales especializados. Debido a que tienen un contacto físico limitado con los individuos de su propia especie, tienden a obtener sus microbios de su entorno.

Las abejas sociales, por otro lado, pasan mucho tiempo en estrecho contacto entre sí en la colmena, lo que facilita la transferencia de microbios intestinales de un individuo a otro.

"Tener un estilo de vida social permitió a la comunidad especializada de bacterias diversificarse junto con las abejas a lo largo del tiempo", dijo el Prof. Moran.

El último ancestro común de las abejas sociales modernas recogió cinco especies de bacterias del medio ambiente hace unos 80 millones de años.

Esas bacterias sobrevivieron y evolucionaron dentro de las entrañas de las abejas anfitrionas durante millones de años, diversificándose en cepas que son específicas para cada nueva especie de abeja social que evolucionó desde entonces.

Esos cinco linajes bacterianos antiguos todavía forman una parte importante de la microbiota intestinal de las abejas melíferas y los abejorros, pero menos en las abejas

sin aguijón, que tenían más probabilidades de perder los linajes bacterianos con el tiempo.

Mutualismo obligado: Así como estas cinco especies de bacterias parecen ser indispensables para sus abejas anfitrionas, ellas tampoco pueden vivir sin sus anfitriones.

Al adaptarse a la vida dentro de las abejas, han perdido la capacidad de vivir en el mundo exterior. Por ejemplo, el intestino de la abeja tiene niveles de oxígeno más bajos que la atmósfera.

“La mayoría de ellos no pueden vivir por debajo de los niveles de oxígeno atmosférico. No pueden crecer simplemente en néctar o en la superficie de una planta. Tienen que estar en el intestino de las abejas”, dijo el profesor Moran.

Según los entomólogos, hay cientos de especies y tres grupos principales de abejas sociales que viven hoy.

Las abejas melíferas incluyen la abeja melífera occidental domesticada (*Apis mellifera*), que los humanos han esparcido por todo el mundo para la producción de miel y la polinización de cultivos, y algunas primas que viven en Asia y Australia.

Las abejas sin aguijón viven en regiones tropicales y subtropicales de América, el sudeste de Asia, Australia y África.

Los abejorros viven principalmente en climas templados del norte de América y Eurasia.

Para el estudio, los investigadores aislaron bacterias intestinales de 27 especies de abejas (25 especies sociales y 2 no sociales) y secuenciaron el ADN de los microbiomas intestinales completos de las abejas.

Para cada una de las principales especies de bacterias, los autores construyeron una filogenia, o árbol genealógico evolutivo, que mostraba cómo las especies se ramificaban en distintas cepas.

Y aquí está lo notable: si pusiera uno de estos árboles genealógicos bacterianos, por ejemplo, el árbol de la variedad de *Lactobacillus* asociado con las abejas, junto al árbol genealógico de las abejas sociales, se verían sorprendentemente similares.

Cuando una nueva especie de abeja se ramifica de sus primas, una nueva cepa de la especie bacteriana a menudo se ramifica de sus primas.

El resultado final de esta co-especiación es que para los cientos de especies de abejas sociales vivas hoy en día, cada una tiene sus propias cepas únicas de especies de bacterias compartidas.

Waldan K. Kwong y col. 2017. Evolución dinámica del microbioma en abejas sociales. *Science Advances* 3 (3): e1600513; doi: 10.1126 / sciadv.1600513

Microorganismos simbióticos

Las abejas melíferas manejadas son altamente sociales, frecuentan una multitud de nichos ambientales y comparten continuamente alimentos, condiciones que promueven la transmisión de parásitos y patógenos. Además, las abejas melíferas comerciales utilizadas en la agricultura están estresadas por el hacinamiento y el transporte frecuente, y están expuestas a una gran cantidad de productos químicos agrícolas y sus subproductos asociados. Al considerar este problema, la colmena de la abeja melífera se puede caracterizar mejor como un organismo extendido que no solo alberga depósitos de alimentos jóvenes y ricos en nutrientes en desarrollo, sino que también sirve como un nicho para comunidades microbianas simbióticas que ayudan en la nutrición y defienden contra patógenos. Los requisitos de nicho y el mantenimiento de los

simbiontes beneficiosos de las abejas melíferas se desconocen en gran medida, al igual que las formas en que dichas comunidades contribuyen a la nutrición, la inmunidad y la salud general de las abejas melíferas (K. E. Anderson et al 2011)

Los microorganismos asociados con las abejas melíferas, Apis mellifera, y su alimento incluyen bacterias (bacterias pleomórficas Gram variables, Bacillus spp. Y Enterobacteriaceae), mohos (principalmente aspergilli y penicillia) y levaduras (principalmente Torulopsis spp.). Los huevos, las prepupas, las pupas y las abejas obreras que emergen de las células cuando son adultos generalmente están libres de microbios internos. Los microorganismos adquiridos por las larvas a través de la ingestión de alimentos contaminados suelen eliminarse mediante la única defecación que se produce al final del período de alimentación antes de la pupación. Las abejas adultas emergentes adquieren microflora intestinal mediante el intercambio de alimentos con otras abejas de la colonia Martha Gilliam et al 2006

La simbiosis está muy extendida en los eucariotas, en los que tanto los elementos microbianos como los del huésped trabajan sinérgicamente para mantener una nutrición, salud e inmunidad adecuadas (Gill et al., 2006). La naturaleza de la endosimbiosis beneficiosa en los insectos varía de obligada e intracelular en células modificadas a facultativa y extracelular dentro de la luz intestinal (Kikuchi, 2009). Si bien gran parte de la investigación se ha centrado en las endosimbiosis intracelulares obligadas, las dificultades con el cultivo de bacterias tan especializadas y sus tejidos anfitriones han sido una barrera constante para la investigación de las interacciones moleculares simbiotes anfitrionas. Por el contrario, los simbiotes facultativos que se producen en el intestino a menudo son cultivables y se prestan a la manipulación genética y a una variedad más amplia de enfoques experimentales. Los simbiotes facultativos tienen una amplitud de nicho mucho más amplia, pueden ocurrir en una variedad de tejidos del huésped y, a menudo, se distribuyen esporádicamente en las poblaciones del huésped (Ishikawa, 2003). Históricamente, las simbiosis facultativas se han considerado comensales o parasitarias, pero estudios recientes han demostrado beneficios en la aptitud del huésped en algunas especies (Scarborough et al., 2005). (K. E. Anderson et al 2011)

Dada la profundidad de la comprensión de los sistemas antes mencionados, es alarmante considerar que prácticamente no se sabe nada sobre los simbiotes microbianos beneficiosos de la abeja melífera, un insecto social vital para el suministro de alimentos del mundo. Se han cultivado muchos miles de cepas microbianas diferentes de colonias de abejas melíferas (Gilliam, 1997), pero no sabemos prácticamente nada de la ecología microbiana de las abejas melíferas. En esta revisión, presentamos una descripción de la información actualmente disponible sobre los microorganismos potencialmente beneficiosos recuperados del tracto alimentario (intestino) de las abejas melíferas y del entorno de la colmena. Debido a la creciente incidencia y comprensión limitada del trastorno de colapso de colonias (CCD) creemos que una nueva comprensión de la ecología microbiana en las abejas melíferas es necesaria y oportuna. Presentamos varios puntos de vista para mostrar las abejas melíferas como un sistema modelo para investigar la complejidad funcional de las comunidades microbianas beneficiosas en el contexto de la salud, la nutrición, las enfermedades y el manejo. Discutimos el potencial

de las interacciones microbianas dentro y entre el intestino y los entornos de la colmena, y en el desarrollo de nuevas estrategias para el manejo y la sostenibilidad de las abejas melíferas. En el sentido más amplio, la investigación sobre los sistemas microbianos de las abejas melíferas contribuirá a la comprensión de la ecología microbiana general con aplicaciones potenciales para el manejo de enfermedades tanto humanas como agrícolas. En el sentido más inmediato, dicha investigación sentará las bases para la salud microbiana de las abejas melíferas y el manejo de enfermedades en el contexto de la apicultura comercial y la tendencia persistente de CCD (Cox-Foster et al., 2007; Ribiere et al., 2008). ; van Engelsdorp et al., 2009; Johnson et al., 2009; Runckel et al., 2011).) (K. E. Anderson et al 2011)

Si bien los estudios anteriores han enfatizado la naturaleza patógena de los microbios, el enfoque de la investigación se ha desplazado hacia la comprensión de la naturaleza beneficiosa de los sistemas microbianos de insectos. La utilidad de un enfoque de sistemas para este proceso ha quedado clara y permitirá una visión rápida y novedosa de la composición, función y evolución de la microbiota beneficiosa de las abejas melíferas. Un gran avance en la caracterización de las comunidades microbianas fue el desarrollo de tecnologías de secuenciación de próxima generación de alto rendimiento (Simon y Rolf, 2009), capaces de examinar material metagenómico directamente de muestras ambientales (Handelsman et al. , 1998). (K. E. Anderson et al 2011)

El intestino adulto como nicho microbiano

Los cambios en la estructura, el pH y la disponibilidad de nutrientes a lo largo del intestino de la abeja melífera adulta influirán en el establecimiento y la persistencia de la microbiota asociada (Fig. 1). *El pH del estómago social es muy ácido, pero también varía de acuerdo con el pH de los productos alimenticios ingeridos. En el estómago social se proyecta el proventrículo, una estructura de válvula unidireccional que transporta activamente los granos de polen mientras retiene la mayor parte del líquido (agua, néctar y jalea real), y asegura que el estómago social no se contamine con el enzimas y microbios del intestino medio más posterior (Terra y Ferreira, 1994)*

El intestino medio (ventrículo) es el sitio principal de la digestión de las abejas melíferas y la mayor parte del tracto alimentario. Las enzimas digestivas del intestino medio de la abeja melífera pueden funcionar en un rango de pH, pero óptimamente a pH = 8. Por lo tanto, el mecanismo proventricular junto con un cambio drástico en el pH entre el estómago social y el intestino medio demarca dos nichos microbianos principales, uno coevolucionó con la transferencia de líquidos y el almacenamiento de alimentos, y el otro coevolucionó para residir en el intestino medio enzimáticamente activo y relativamente rico en nutrientes (Fig. 1) Siguiendo la progresión de los alimentos hacia el intestino medio posterior, los valores de pH vuelven a disminuir debido al aumento del contenido de ácido úrico a medida que los túbulos de Malpighi eliminan los desechos nitrogenados de la hemolinfa (Terra y Ferreira, 1994). *Al igual que el estómago social, el recto también se expande y los trabajadores posponen la defecación durante los meses de invierno, aprovisionando este tercer nicho intestinal principal con muchos nutrientes no utilizados*

Si bien los azúcares simples presentes en el néctar y la miel pueden sustentar temporalmente una comunidad microbiana intestinal, los elementos básicos (nitrógeno, fósforo y cofactores) del protoplasma del polen o la jalea real son necesarios para la reproducción y persistencia microbiana. Los microbios adaptados principalmente al estómago social pueden tener un acceso limitado o efímero al protoplasma del polen. La evidencia sugiere que la digestión del polen comienza en el intestino medio de la abeja melífera, iniciada en parte por la transición de una presión osmótica alta a una baja que hace que el protoplasma del polen se hinche, un proceso que se ha demostrado que rompe los granos de polen *in vitro* (Kroon et al., 1974). Sin embargo, el polen ingerido se retrasa en su paso por el estómago social y se acumula como una masa bulbosa mientras se filtra a través del proventrículo. Klungness y Peng (1984) informaron que las capas más externas de polen de diente de león (*Taraxacum officinale*) se rompieron en el estómago social permitiendo el acceso al protoplasma. Por lo tanto, la digestión del polen puede comenzar con la aplicación de saliva celulolítica y, de acuerdo con la capacidad de las especies de polen particulares para resistir la acción enzimática, abastecer el nicho del estómago social con protoplasma de polen desnudo. La composición y función de la comunidad microbiana que habita en el tracto alimentario bien puede verse afectada por los cambios fisiológicos y los regímenes nutricionales asociados con la edad de las abejas melíferas y el polietismo conductual. Los roles de nodriza y recolectora están acompañados de cambios en la estructura y función de las glándulas salivales (Takayuki et al., 2009). Las abejas nodrizas poseen glándulas hipofaríngeas bien desarrolladas que sintetizan las principales proteínas de la jalea real. En los recolectores, las glándulas hipofaríngeas se encogen y sintetizan principalmente enzimas metabolizadoras de carbohidratos involucradas en la conservación de los alimentos, como la α -glucosidasa, la α -amilasa y la glucosa oxidasa, todas las cuales generan subproductos que limitan el crecimiento microbiano (Kubo et al., 1996; Ohashi et al., 1996, 1997). El papel de la comunidad microbiana del estómago social en la conservación de los alimentos complementa algunas de las funciones del sistema salival de las abejas melíferas. Las enzimas producidas por ambos sistemas dividen los azúcares simples dando como resultado peróxido de hidrógeno y una variedad de ácidos orgánicos, los cuales poseen fuertes propiedades antimicrobianas. Los recolectores consumen casi exclusivamente néctar y miel para satisfacer las demandas metabólicas del vuelo (Winston, 1987). Las abejas nodrizas comen grandes cantidades de polen almacenado para satisfacer las demandas nutricionales para sintetizar y secretar jalea real para el desarrollo de larvas y otros.

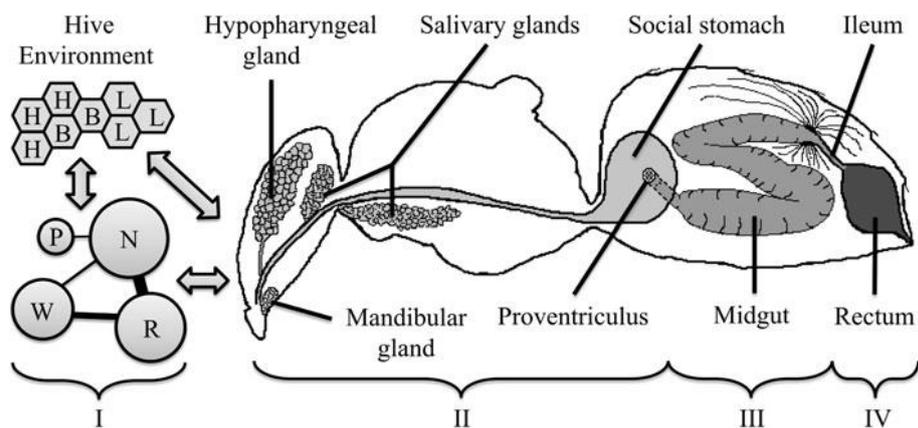


Fig. 1 El nicho microbiano de la colmena y el tracto alimentario (intestino). El entorno de colmena relativamente estático (I) incluye larvas en desarrollo (L), miel almacenada (H) y pan de abeja (B). El diagrama de red integrado (I) representa un nicho más dinámico generado a través de interacciones trofalácticas y la recolección o procesamiento por distintas subcastas de trabajadores de néctar (N), polen (P), agua (W) o jalea real (R). Las flechas bidireccionales indican la transferencia de microbios o nutrientes que pueden apoyar crecimiento microbiano. El nicho II incluye la boca, el esófago, el estómago social y las glándulas secretoras asociadas. La válvula unidireccional del proventrículo separa el nicho II de las enzimas digestivas y el pH más básico del intestino medio (III). El nicho del intestino posterior (IV) está delimitado por otra estructura similar a una válvula que separa el íleon y el recto del intestino medio. Ver texto para más detalles

adultos (Crailsheim et al., 1992). Este suministro constante de azúcares, lípidos, proteínas y micronutrientes puede complementar la comunidad microbiana de las abejas nodrizas. Alternativamente, la frecuencia y la cantidad de jalea real transferida entre diferentes subcastas de adultos pueden influir en la persistencia microbiana. Si bien la jalea real posee péptidos antimicrobianos y tiene efectos inhibitorios sobre el crecimiento de algunas bacterias comunes (Romanelli et al., 2011), es probable que las bacterias coevolucionadas para vivir en nichos ácidos de abejas puedan usar jalea real diluida o concentrada como un medio de crecimiento

Microbiota de la abeja melífera

Martha Gilliam (1997) fue la primera en notar la presencia de una microbiota intestinal consistente en abejas melíferas, independientemente de la estación y la geografía.

La microbiota de la subespecie europea A.m. ligustica, comúnmente utilizada para polinizar cultivos estadounidenses, era muy similar a la subespecie africana A. m. scutellata y A. m. capensis (Jeyaprakash et al., 2003; Cox-Foster et al., 2007). Los grupos bacterianos son exclusivos de la abeja melífera y ocurren independientemente de la geografía, lo que sugiere que una comunidad bacteriana "central" ha evolucionado junto con la abeja melífera durante millones de años y ahora representa un componente constitutivo y relativamente estable de la salud. abejas (Cuadro 1). Además, el perfil de abundancia microbiana de las colonias sanas era distinto al de las colonias afectadas por el trastorno del colapso de colonias (Cox-Foster et al., 2007), lo que sugiere que una microbiota bien equilibrada podría ser un componente importante de la salud de la colonia

¿Quiénes son? Pregunta (Nancy A. Moran et al 2015):

Aproximadamente ocho grupos de especies bacterianas dominan en las entrañas de los trabajadores de *A. mellifera* (Tabla 1), lo que constituye más del 95% de las bacterias en la mayoría de los individuos ([10, 15]). Cada grupo corresponde a un conjunto de cepas bacterianas estrechamente relacionadas. Debido a que las designaciones de especies son algo arbitrarias dentro de las bacterias, algunos de estos grupos se describen como una sola especie, mientras que otros se describen como múltiples especies.

Tres se describen recientemente como especies dentro del filo de bacterias Gram negativas Proteobacteria; estas son *Snodgrassella alvi*, *Gilliamella apicola*, y *Frischella perrara* [8,16], todas restringidas a las entrañas de las especies *Apis* y *Bombus*, con *F. perrara* confinada a las abejas melíferas. Las cepas dentro de cada una de estas tres especies muestran una variación de secuencia <3% dentro del gen 16S rRNA pero mucha divergencia más extensa en sus genomas generales, lo que implica diferencias en las capacidades metabólicas [17, 18].

Tres grupos de bacterias Gram positivas estrechamente relacionados de manera similar también son en gran parte res trictado a las tripas de abeja; estos incluyen dos grupos dentro del filo Firmicutes y específicamente dentro del género *Lactobacillus*, y un grupo de *Bifidobacterium* dentro del filo Actinobacteria. Estos se han denominado F-4, F-5 (o Firm4 y Firm5) y “Bifido” [3-5]. Dentro de los dos grupos “Firme”, las cepas han recibido varios nombres de especies dentro de *Lactobacillus* [19]; asimismo, “Bifido” corresponde a un grupo de especies que incluye *Bifidobacterium asteroides* de abeja melífera [20] y varias especies descritas de abejorros [21-23] (Tabla 1).

Otros dos grupos de especies son de grupos lejanos de Alphaproteobacteria, inicialmente llamados Alpha1 y Alpha2 [4]. Alpha1 es un pariente cercano de la especie *Bartonella*, un grupo de patógenos animales especializados dentro de los Rhizobiales, y está presente y a menudo es abundante en aproximadamente la mitad de los trabajadores muestreados [15]. Alpha2 consta de numerosas cepas de *Acetobacteraceae*, incluida Alpha2.1, que es un especialista en intestinos, y Alpha 2.2 (*Parasaccharibacter apium*) [24]. Entre los miembros de la comunidad típica del intestino de las abejas melíferas, solo el grupo Alpha 2.2, dentro de *Acetobacteraceae*, parece crecer comúnmente en ambientes fuera de los intestinos de las abejas. Cepas estrechamente relacionadas con Alpha2.2 se encuentran en el néctar floral, el pan de abeja y la miel, así como en los intestinos de los adultos y las larvas [25]. Nancy A. Moran et al 2015

Table 1

Las principales especies bacterianas o grupos de especies asociados con las abejas melíferas. Los primeros 8 son los grupos dominantes en el intestino posterior del adulto.

Species or species cluster	Other designations	Bacteria phylum or division	Primary locations	Host species
<i>Gilliamella apicola</i>	Gamma1, older sequences labeled “Pasteurellaceae” or “Serratia” erroneously	<i>Gammaproteobacteria</i>	Adult midgut, hindgut (ileum lumen)	<i>Apis</i> and <i>Bombus</i> species
<i>Frischella perrara</i>	Gamma2	<i>Gammaproteobacteria</i>	Adult hindgut (proventriculus, ileum)	<i>Apis mellifera</i>
<i>Snodgrassella alvi</i>	Beta	<i>Betaproteobacteria</i>	Adult hindgut (ileum wall)	<i>Apis</i> and <i>Bombus</i> species
<i>Lactobacillus</i>	Firm4	<i>Firmicutes</i>	Adult hindgut	<i>Apis</i> and <i>Bombus</i> sp

Species or species cluster	Other designations	Bacteria phylum or division	Primary locations	Host species
<i>mellis</i> , <i>L. mellifer</i>			(rectum)	ecies
<i>Lactobacillus helsingborgensis</i> , <i>L. melliventris</i> , <i>L. kimbladii</i>	Firm5	<i>Firmicutes</i>	Adult hindgut (ileum, rectum)	<i>Apis</i> and <i>Bombus</i> sp ecies
<i>Bifidobacterium asteroides</i> , <i>B. actinocoloniiforme</i> , <i>B. bohemicum</i>	Bifido	<i>Actinomyces</i>	Adult hindgut (rectum)	<i>Apis</i> and <i>Bombus</i> sp ecies
Alpha1	Bartonellaceae (Rhizobiales)	<i>Alphaproteobacteria</i>	Adult gut, variably present	<i>Apis mellifera</i>
<i>Parasaccharibacter apium</i>	Alpha2, Acetobacteraceae	<i>Alphaproteobacteria</i>	Larval gut, adult crop, nectar, honey, hive, some in adult hindgut	<i>Apis</i> and <i>Bombus</i> sp ecies
<i>Lactobacillus kunkeei</i>	Fructophilic lactic acid bacteria	<i>Firmicutes</i>	Larval gut, adult crop, nectar, honey, hive, absent from adult hindgut	<i>Apis</i> and <i>Bombus</i> sp ecies

Varias otras bacterias se han encontrado en baja abundancia en algunos intestinos de abejas melíferas. Estos incluyen un grupo específico de Bacteroidetes [4,15] que se ha recuperado de abejas melíferas europeas y americanas y de algunos abejorros, pero que generalmente está ausente o en baja abundancia (<1%). Además, varias especies de Enterobacteraceae que están relacionadas con insectos patógenos comunes están comúnmente presentes en cantidades bajas (<0.1%), alcanzando ocasionalmente frecuencias más altas en abejas individuales [15, 26]. [Nancy A. Moran et al 2015](#)

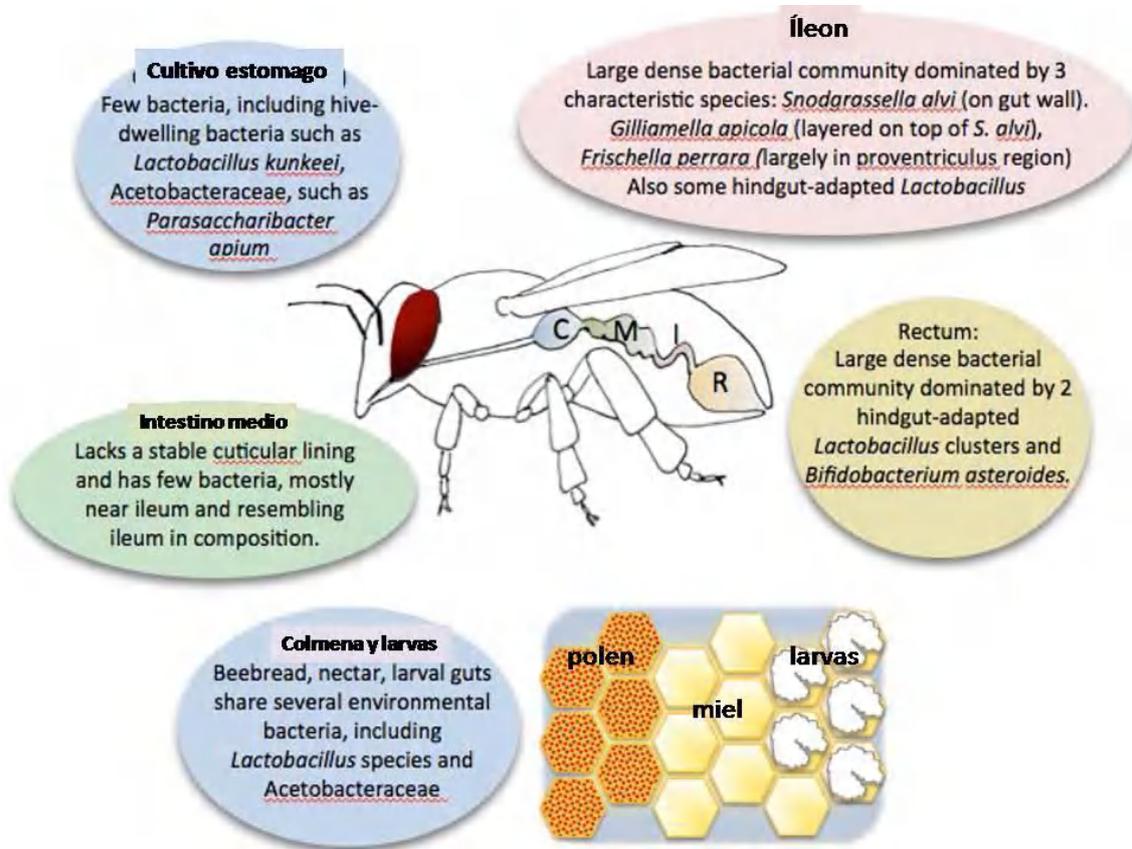
¿Dónde están? Se pregunta Nancy

El trabajador adulto de la abeja melífera alberga una gran comunidad bacteriana en el intestino, con aproximadamente mil millones de células bacterianas en un trabajador maduro [27,28]. **De estas bacterias**, ~ 95% se encuentran en el intestino grueso. *El cultivo (estómago de miel o intestino anterior) contiene bacterias [29], pero los estudios que cuantifican el número de células han demostrado que las poblaciones de cultivos son muy pequeñas [25,28]. La comunidad de cultivos está dominada por Lactobacillus kunkeei, otros Lactobacillus ambientales y Acetobacteraceae (Alpha 2.2), taxones también presentes en la colmena y en los alimentos, incluidos el néctar, la miel diluida y el pan de abeja [30]. Por tanto, el cultivo no parece albergar una microbiota específicamente adaptada al cultivo [25]. El intestino medio también contiene relativamente pocas bacterias, la mayoría concentradas en la región del proventrículo distal, contiguo al intestino posterior [28].* [Nancy A. Moran et al 2015](#)

El intestino posterior está dividido en dos compartimentos, el íleon anterior, un tubo estrecho con seis invaginaciones longitudinales, y el recto, un compartimento más grande en forma de saco; **cada región contiene una comunidad característica** (Fig. 1). Las tres principales especies proteobacterianas, *G. apicola*, *F. perrara* y *S. alvi* dominan en el íleon, formando una densa biopelícula que comienza en la unión con los túbulos de Malpighian y continúa a lo largo de la pared del íleon [27,28]. *S. alvi forma una capa directamente sobre la cutícula que recubre el intestino y G. apicola está hacia la luz. Firm-5 también está presente como pequeños grupos en la luz. F. perrara suele ser menos abundante y en ocasiones está completamente ausente, pero a menudo domina las comunidades de íleon alrededor del día 8 de la vida adulta, que*

corresponde a la etapa de enfermería [27]. Los tres grampositivos dominantes (*Firm4*, *Firm5* y *Bifido*) dominan en el recto, que contiene una gran comunidad bacteriana [27,28].

Figura 1 :Componentes principales de la microbiota de las abejas melíferas y su ubicación en el intestino de la abeja o en la colmena.



Intestino larval según Kirk. E. Anderson 2011

La etapa larval del ciclo de vida de la abeja melífera es el objetivo de muchos de los principales patógenos, incluidos la loque europea y americana, la cría de piedra y la cría de yeso (Seeley, 1995). El trabajo basado en cultivos indica que la minoría de las larvas contiene microorganismos, lo que sugiere que la presencia de microbios en las larvas de abejas melíferas se debe a una contaminación no deseada (Gilliam, 1971; Gilliam y Prest, 1987). Las larvas se alimentan inicialmente con secreciones de las glándulas hipofaríngeas (jalea real), pero esta secreción se mezcla posteriormente con polen, material glandular y néctar (jalea obrera). La jalea real se considera altamente antimicrobiana con un pH entre 3,6 y 4,2 y muchos péptidos activos contra bacterias grampositivas y gramnegativas, hongos y levaduras (Bilikova et al., 2001; Fontana et al., 2004). Las comunidades microbianas en el intestino de las larvas difieren drásticamente de las de los adultos (Gilliam, 1997; Evans y Armstrong, 2006), pero algunas diferencias pueden deberse a la falta de información de secuenciación directa de las larvas. Las abejas larvales no tienen estómago social y menos nichos para el establecimiento microbiano Nancy A. Moran et al 2015

La colmena como nicho microbiano Según Kirk. E. Anderson 2011

Aunque la colmena de abejas melíferas ha evolucionado para impedir el crecimiento de bacterias y hongos patógenos, se han descrito miles de cepas microbianas del entorno de la colmena (Tabla 1). La cera acumula partículas, heces de larvas, exuvias, químicos lipofílicos y microbios ambientales. Por lo tanto, la cera sirve como un bioindicador, porque los recolectores experimentan condiciones ambientales en un rango de muchas millas (o en el caso de las abejas manejadas, muchos cientos de millas) e importan todo tipo de químicos agrícolas y patógenos potenciales de regreso a la colmena donde perduran estas sustancias en los depósitos de cera y alimentos (Mullin et al., 2010). **La abeja melífera recubre el nido con una fina capa de resinas vegetales mezcladas con saliva y cera, una sustancia llamada propóleos (Meyer, 1956), con propiedades antibacterianas, antifúngicas y antivirales (Kujumgiev et al., 1999). La presencia de propóleos confiere un tipo de "inmunidad social generalizada" a los individuos dentro de la colmena (Simone et al., 2009; Evans y Spivak, 2010) esencialmente esterilizando la estructura del nido que alberga las crías en desarrollo y las reservas de alimentos.**

El polen recolectado se mezcla con saliva que contiene enzimas, microorganismos del estómago social de la abeja melífera y néctar, una mezcla que se convierte en "pan de abeja", un medio de almacenamiento de nutrientes resistente a la invasión de microbios patógenos (Human y Nicolson, 2006). El crecimiento y desarrollo de la colonia depende en gran medida de este proceso porque el pan de abejas almacenado luego es consumido por las abejas nodrizas y convertido en jalea real, un alimento predigerido y rico en nutrientes que se distribuye por toda la colonia a la reina, las obreras y las larvas en desarrollo (Winston, 1987). El néctar se convierte en una fuente de carbohidratos almacenados, la miel, que se utiliza para impulsar el metabolismo de las colonias

Polen almacenado o "pan de abejas" [Según Kirk E. Anderson](#)

Durante épocas de escasez de polen, el pan de abeja almacenado en la colmena se convierte en la única fuente de proteínas, lípidos, minerales y vitaminas de la colonia. Dentro del ambiente de la colmena, es principalmente el pan de abeja el que es microbianamente activo. El polen recolectado se somete a un proceso dinámico de sucesión microbiana para convertirse en pan de abeja. Se desconoce en gran medida si el pan de abeja es simplemente un medio para conservar los nutrientes o cumple una función importante en el procesamiento de los nutrientes. A medida que el polen se empaqueta en cestas (corbículas) para su transporte, se inocula con microbios estomacales sociales, un poco de miel o néctar y enzimas salivales derivadas de las abejas melíferas. Las mismas especies de bacterias y levaduras que se encuentran en el polen corbicular también se encuentran en el pan de abeja y en los intestinos de las obreras (Gilliam, 1997). El polen recolectado de una flor cambia tanto microbiológica como bioquímicamente inmediatamente después de la recolección, un proceso que se cree que ocurre principalmente a través de la fermentación de azúcares agregados por *Lactobacillus*, *Bifidobacterium*, *Acetobacteriaceae* y levaduras (Foote, 1957; Haydak, 1958; Ruiz-Argueso y Rodríguez-Navarro, 1975; Gilliam, 1997; Olofsson y Vásquez, 2008). En la colmena, los gránulos corbiculares se depositan rápidamente en celdas donde las abejas procesadoras de alimentos los empacan herméticamente, a menudo

colocando capas de contenido estomacal social regurgitado entre eventos de empaque. El resultado colectivo es un mayor contenido de azúcar, un pH más bajo y una menor disponibilidad de oxígeno. Como un ejemplo específico, los granos de polen de Aloe individuales se hinchan en el pan de abeja reflejando un mayor peso de agua y contenido de carbohidratos, pero una disminución en el contenido de proteína cruda y lípidos (Human y Nicolson, 2006). Si bien la capa de polen más externa es rica en lípidos y contiene algunas proteínas (Pacina y Hesse, 2005), las disminuciones de proteínas registradas en el ensayo de Aloe solo parecen posibles si se ha accedido al protoplasma de polen y se ha alterado bioquímicamente de alguna manera. De acuerdo con esta suposición, las bacterias y los hongos aislados del pan de abeja producen varias enzimas, vitaminas, sustancias antimicrobianas, ácidos orgánicos y lípidos que pueden contribuir a la conversión o estabilización del polen en pan de abeja (Gilliam, 1997). Se ha demostrado que los hongos potencialmente beneficiosos en el entorno de la colmena (p. ej., *Penicillium* y *Aspergillus* sp.) inhiben el crecimiento de hongos de la colmena altamente patógenos (Gilliam et al., 1988), y también pueden producir antibióticos que contribuyen al proceso de almacenamiento/conversión del pan de abeja. Las levaduras subsisten en el pan de abeja más tiempo que otros organismos (Gilliam, 1979a) ya que son anaerobios facultativos tolerantes al pH ácido. Después de la fermentación, los hongos y las esporas que forman *Bacillus* spp. son los microbios predominantes recuperados del pan de abeja (Gilliam, 1979a, b). Los productos producidos por *Bacillus* spp. puede ayudar en la conservación del pan de abeja, mientras que los hongos pueden seguir digiriendo lentamente el polen alterando potencialmente la calidad nutricional (Gilliam, 1997). La sucesión ecológica del pan de abeja puede ser análoga al envejecimiento de ciertos quesos (McSweeney, 2004), donde microorganismos secundarios (mohos beneficiosos) colonizan la superficie del queso después de la fermentación y actúan como una barrera microbiana, preservando los contenidos internos.

¿Cómo se adquieren? Pregunta Nancy:

Las bacterias intestinales características en los intestinos adultos colonizan durante los primeros días después de la emergencia de la etapa de pupa [27]. Cuando se cuantifica, el número de bacterias en las larvas es pequeño [28] y consiste principalmente en *Acetobacteraceae* (Alpha2.2) y *Lactobacillus* [34] ambientales. Dado que estos grupos también están presentes en el néctar y el polen, su presencia en las larvas puede representar bacterias ingeridas presentes en los alimentos, como sugieren los análisis filogenéticos de cepas de diferentes fuentes [25]. Inmediatamente después del cierre, los adultos carecen de bacterias intestinales. La colonización se produce a través del contacto de adultos recién eclosionados con abejas nodrizas y con el entorno de la colmena. La trofalaxis oral sola es insuficiente para el establecimiento normal de la comunidad, mientras que la exposición a enfermeras vivas o al contenido del intestino grueso da lugar a comunidades típicas [27]. Por tanto, al menos algunas especies intestinales, incluidas las que dominan el íleon (*G. apicola*, *S. alvi*, *F. perrara*), se transmiten por vía fecal-oral. [Nancy A. Moran et al 2015](#)

La comunidad intestinal de trabajadores alcanza su composición típica de 3 a 5 días después de la eclosión [27] y no cambia apreciablemente cuando los trabajadores pasan de las actividades dentro de la colmena a la búsqueda de alimento [30]. Por tanto, el intestino adulto parece tener una comunidad estable y distinta que no se encuentra en ningún otro lugar. Otras bacterias están presentes en los componentes de la colmena, y estos incluyen una diversidad de taxones como las cepas *L. kunkeei* y *Acetobacteraceae* [35, 36]. Estos organismos se encuentran en el néctar y el pan de abeja almacenados, donde parecen tener un papel en la conservación, pero no en la fermentación o la digestión de estos productos almacenados [35]. [Nancy A. Moran et al 2015](#)

¿Qué están haciendo? Pregunta Nancy:

Un estudio metagenómico de la comunidad del intestino trabajador [31] contenía un exceso de genes de procesamiento de carbohidratos, particularmente en cepas de *G. apicola*. La pectato liasa, que puede digerir la pectina presente en las paredes celulares de los granos de polen, estaba presente y era funcional en algunas cepas de *G. apicola*, mientras que estaba ausente en otras. Esto indica diversidad de cepas en la capacidad de usar diferentes componentes dietéticos, lo que sugiere que el conjunto particular de cepas presentes en trabajadores individuales o en colonias podría afectar la ecología nutricional de las abejas o podría actuar para neutralizar las toxinas dietéticas. Un estudio basado en la secuenciación del ARN de las comunidades intestinales verificó un exceso de genes de procesamiento de carbohidratos expresados activamente en el intestino de las abejas [32]. La secuenciación del ADN de las células bacterianas individuales de los intestinos del trabajador también indicó que *G. apicola* muestra un enriquecimiento sorprendente para los genes de procesamiento de carbohidratos y que los conjuntos de genes en esta categoría funcional eran muy variables entre las cepas [18]. [Nancy A. Moran et al 2015](#)

La secuenciación completa del genoma de cultivos aislados de *G. apicola* y *S. alvi* muestra que estas dos especies tienen capacidades metabólicas altamente complementarias [17]. Mientras que las cepas de *G. apicola* contienen un gran número de transportadores de azúcar y vías de utilización del azúcar, *S. alvi* no puede utilizar azúcar como fuente de carbono y en su lugar debe utilizar carboxilatos producidos como productos posteriores del metabolismo del azúcar. Esta complementariedad metabólica se encontró en todas las cepas de *G. apicola* y *S. alvi*, lo que sugiere una larga coevolución como socios metabólicos dentro del intestino de la abeja. Tanto en *G. apicola* como en *S. alvi*, los aislados individuales pueden variar en presencia de cientos de genes a pesar de la casi identidad de las secuencias de rRNA 16S [17]. Curiosamente, las cepas de *G. apicola* de las abejas melíferas contienen muchos más genes para el uso de carbohidratos, incluidos diversos azúcares, que las cepas asociadas a los abejorros [17,18], en consonancia con el papel ampliado del procesamiento del néctar y la miel en la ecología y nutrición de las abejas melíferas. Es probable que las especies de *Lactobacillus* y *Bifidobacterium* también desempeñen una función central en el catabolismo de carbohidratos y, por lo tanto, en la nutrición de sus huéspedes [32].

Otro papel potencial para la comunidad intestinal es la protección contra parásitos y patógenos. Algunas cepas de bacterias asociadas con las abejas melíferas o los abejorros tienen propiedades antimicrobianas, lo que sugiere la posibilidad de inhibición de patógenos potenciales [Nancy A. Moran et al 2015](#)

Simbiosis microbianas y resistencia a enfermedades. Según Kirk. E. Anderson 2011

La función inmunológica más importante de una microbiota intestinal puede ser la capacidad de obstruir la colonización por patógenos, previniendo así las infecciones

entéricas (Berg, 1996). La relación entre los simbioses, los patógenos y la resistencia a las enfermedades de las abejas melíferas es compleja. De los dos microsporidios patógenos primarios que infectan a *Apis mellifera*, solo uno activa el sistema inmunitario (*Nosema apis*), mientras que el otro (*Nosema ceranae*) en realidad suprime la respuesta inmunitaria (Antunez et al., 2009). Sin embargo, varios endosimbiontes de abejas melíferas inhiben el crecimiento de *N. ceranae* (Evans y Armstrong, 2006), lo que sugiere que los endosimbiontes son cooptados para luchar contra este patógeno en particular. Actinobacteria y *Lactobacillus* que se encuentran en asociación con las abejas que almacenan grandes cantidades de miel y polen (*Apis* y *Trigona* spp.) también inhiben el crecimiento de los principales patógenos de las abejas melíferas (Promnuan et al., 2009; Audisio et al., 2010; Forsgren et al., 2010). La complejidad del sistema inmunológico de un insecto parece estar relacionada con muchos factores, incluidos los rasgos de la historia de vida, el comportamiento higiénico y el tamaño y la composición de su comunidad microbiana simbiótica. Puede ser que la capacidad funcional del sistema inmunológico de un insecto social sea correlacionado con la efectividad tanto de los comportamientos higiénicos como de los simbioses microbianos en el tratamiento de la enfermedad. Se ha demostrado que montar una respuesta inmune es costoso tanto a nivel de la abeja individual como de la colonia (Schmid-Hempel, 2005; Evans y Pettis, 2005). ¿Por qué un organismo huésped desarrollaría un sistema inmunológico extenso si los microbios simbióticos han coevolucionado para protegerlo de los patógenos? Kirk. E. Anderson 2011

La inmunidad antiviral es poco conocida en los insectos (Strand, 2008), pero en los humanos parece que los virus realmente pueden beneficiar a su huésped. Los seres humanos sanos albergan una gran cantidad de virus latentes (inactivos), algunos de los cuales representan relaciones simbióticas que confieren al huésped resistencia a los principales patógenos bacterianos (Barton et al., 2007). Se conocen más de 25 virus de las abejas melíferas (cada uno con muchas variantes), que difieren en su capacidad para causar enfermedades, y la mayoría ocurre de forma asintomática en individuos y colonias de abejas melíferas (Chen y Siede, 2007; Ribiere et al., 2008; Genersch y Aubert, 2010; Runckel et al., 2011). De las reinas muestreadas en condiciones típicas de apiario, el 93% estaban infectadas con múltiples virus sin mostrar signos de enfermedad (Chen et al., 2005). Por el contrario, los virus evolucionan rápidamente y una encuesta generalizada identificó un virus emergente que se correlacionó significativamente con CCD (Cox-Foster et al., 2007). Otro estudio a gran escala sobre apicultura migratoria identificó cuatro nuevos virus de abejas melíferas y demostró una incidencia viral episódica alta (Runckel et al., 2011). Tales hallazgos sugieren que los agentes virales son un componente omnipresente pero en gran parte desconocido y altamente impredecible de la ecología microbiana de las abejas melíferas. *De manera similar, los virus que se dirigen a las bacterias beneficiosas (bacteriofagos) representan un potencial y no estudiada área de investigación esencialmente rica.* El muestreo metagenómico revela que los **fagos** son probablemente las clases de "organismos" más abundantes y diversas presentes en cualquier comunidad microbiana y también poseen la capacidad de regular la abundancia microbiana (Shapiro et al., 2010). La propagación

y rápida evolución de los fagos es un problema persistente para la industria alimentaria, porque la activación de un fago típicamente inactivo puede resultar en la pérdida completa del proceso de fermentación impulsado por *Lactobacillus* (ver Shimizu-Kadota et al., 1983). De manera similar, la mortalidad inducida por fagos de las bacterias del ácido láctico asociadas con la abeja melífera podría causar problemas importantes para el almacenamiento y el valor nutritivo de la miel y el pan de abeja, así como la capacidad de la colmena para defenderse de las enfermedades. Kirk. E. Anderson 2011

Manejo de la microbiota por; Kirk E. Anderson 2011

Particularmente en los EE. UU. (FAO, 2009), las abejas melíferas manejadas están bajo el ataque constante de enfermedades bacterianas, fúngicas, virales y protozoarias, ácaros parásitos (Genersch et al., 2010), contaminantes ambientales y estrés generado por la migración constante, todos ellos lo que puede contribuir a la reciente desaparición de abejas (CCD). Aunque la causa de CCD sigue siendo un misterio, la investigación ha dado crédito a la hipótesis de que CCD es un síndrome causado por muchos factores diferentes que trabajan en combinación o sinérgicamente (Watanabe, 2008). Kirk. E. Anderson 2011

Las abejas melíferas utilizadas con fines de polinización comercial deben hacer frente a muchos biocidas diferentes agregados directamente a la colmena o aplicados a los cultivos (Mullin et al., 2010) que podrían afectar su salud directa o indirectamente al modificar la comunidad microbiana. Los antibióticos y fungicidas de amplio espectro aplicados de abejas melíferas en los Estados Unidos (Mullin et al., 2010). En promedio, se encontraron siete pesticidas diferentes en el pan de abeja, un resultado alarmante considerando directamente a la colmena para controlar infecciones de enfermedades también reducen las poblaciones de hongos y bacterias que no son el objetivo. Es probable que estos agentes generen un desequilibrio en la microbiota beneficiosa de la colmena (Charbonneau et al., 1992), alargando potencialmente el tiempo de recuperación después del tratamiento. Un estudio reciente ha documentado niveles extraordinarios de acaricidas y pesticidas agrícolas en abejas, cera, polen y pan de abejas de colonias la importancia de este medio de almacenamiento de alimentos para la nutrición de las colonias. Aún más alarmante, los efectos sinérgicos de diferentes biocidas sobre la microbiota de la colonia son completamente desconocidos (Mullin et al., 2010). Kirk. E. Anderson 2011

Para disminuir el potencial de tales cócteles tóxicos, los apicultores comerciales pueden proporcionar a sus abejas refugios compuestos de fuentes diversas y no contaminadas de polen y néctar, en esencia, rotando las abejas entre ambientes tóxicos, semitóxicos y no tóxicos. Como paso final, puede ser necesaria una disminución sustancial en la naturaleza generalizada de los biocidas aplicados a la colmena y al ambiente de polinización para la sustentabilidad del sistema. Kirk. E. Anderson 2011

Los apicultores comerciales pueden no tener otra opción que monitorear y manejar constantemente las comunidades microbianas de sus abejas. Aunque su número fluctúa a lo largo del año, muchos patógenos naturales de las abejas melíferas parecen tener una presencia ubicua en colmenas sanas (Runckel et al., 2011), lo que sugiere que la abeja melífera y su microbiota beneficiosa están sujetos a un desafío constante de patógenos. El potencial patógeno de los hongos comensales de la colmena se desconoce en gran medida, pero puede estar mediado en parte por bacterias del ácido láctico. Por ejemplo, la mayor prevalencia de levaduras puede indicar una flora microbiana comprometida (Gilliam et al. 1974; Rada et al., 1997). *Sacchromyces* spp. y levaduras similares (es decir, *Candida*) son competidores directos por el nicho ocupado por *Lactobacillus kunkeei*, la cepa bacteriana más comúnmente cultivada del estómago social de la abeja melífera. Esta batalla microbiana es bien conocida en la industria del vino en la que la fermentación de *S. cerevisiae* se detiene por la contaminación con *L. kunkeii*. Kirk. E. Anderson 2011

¿Y que hacer?

1 -La introducción de bacterias intestinales transgénicas es una posible estrategia para controlar las levaduras y otras enfermedades, y las especies grampositivas como *Lactobacillus* son susceptibles de transformación genética. Sin embargo, la introducción de nuevos genes en un sistema microbiano poco conocido podría tener consecuencias drásticas. Se necesita un conocimiento detallado de la colonización bacteriana, la persistencia, la transmisión y la función general de la comunidad si se adopta tal estrategia. Kirk. E. Anderson 2011

2- A corto plazo, puede ser necesario complementar o reemplazar una comunidad microbiana comprometida con microbios beneficiosos, (probióticos), o tratamientos que apoyen el crecimiento microbiano beneficioso (prebióticos). Los investigadores y los aficionados a los probióticos están experimentando con muchas sustancias para promover la salud microbiana de las abejas melíferas, incluidas aplicaciones rociadas de bacterias y hongos que producen ácidos orgánicos y un pH bajo que inhibe el crecimiento microbiano. Este enfoque de “base” tiene mérito en el sentido de que los probióticos deben ser considerados desde el punto de vista de la ecología comunitaria. Por lo general, es la naturaleza equilibrada de una comunidad microbiana la que brinda los máximos beneficios al huésped. Como tal, una simbiosis primaria entre un hongo y una cepa bacteriana puede tener similitudes con la sucesión microbiana que procesa y/o conserva el pan de abeja rico en nutrientes. Dado que las colmenas tratadas con ácidos láctico y acético previenen las infecciones por patógenos, las bacterias del ácido láctico y acético nativas de la abeja melífera son lugares de partida obvios para el desarrollo de probióticos, ya que son altamente efectivos para colonizar el sistema digestivo rico en azúcar y el ambiente de la colmena (Hamdi et al. , 2011). Kirk. E. Anderson 2011

La opinión de Nancy:

Es muy probable que la microbiota intestinal confiera algunos beneficios a las abejas melíferas, ya que la secuenciación del genoma sugiere roles en la digestión y la

nutrición, y los experimentos indican efectos protectores en los abejorros. Algunas cepas de bacterias asociadas a las abejas tienen propiedades antimicrobianas, lo que sugiere la posibilidad de inhibición de patógenos potenciales [21,42-45]. Dada esta sugestiva evidencia de un papel beneficioso de la microbiota intestinal, es probable que interferir con la comunidad intestinal normal sea perjudicial. Las aplicaciones de antibióticos a largo plazo a las colonias en los Estados Unidos han dado como resultado la presencia ubicua de loci de resistencia a la tetraciclina, presentes en la mayoría de las bacterias intestinales típicas de las abejas melíferas estadounidenses pero ausentes en las abejas de países donde no se han usado antibióticos [48]. Los antibióticos reducen la diversidad en las comunidades en las que solo algunas cepas tienen resistencia. De manera especulativa, la aprobación de la Administración de Alimentos y Medicamentos del uso de un nuevo antibiótico (tilosina) en 2005 jugó un papel en la reducción de la tolerancia al estrés y en la mortalidad de colonias sin precedentes que ocurrió en las abejas melíferas de EE.

Por lo tanto, parecería prudente evitar el uso excesivo de antibióticos, ya que esto podría tener consecuencias perjudiciales para la salud de la colonia, al igual que el uso crónico de antibióticos podría afectar la salud humana al perturbar continuamente a las comunidades intestinales residentes.

Otra posibilidad es el uso de bacterias intestinales de las abejas como probióticos [17] o como agentes para la entrega de productos genéticos al intestino de las abejas [49,50]. Potencialmente, se podrían introducir en las colonias cepas que son particularmente útiles para reforzar la salud de las colonias en condiciones ambientales o dietéticas particulares. Sin embargo, no está claro que complementar las bacterias típicas ya presentes mejorará la salud de la colonia. Potencialmente, las cepas presentes en colonias particulares ya han sido seleccionadas para funcionar bien en condiciones locales [Nancy A. Moran et al 2015](#)

En otro estudio de [Nancy A. Moran \(2018\)](#)

La microbiota intestinal de la abeja melífera (*Apis mellifera*) ofrece varias ventajas como sistema experimental para abordar cómo las comunidades intestinales afectan a sus huéspedes y para explorar los procesos que determinan la composición y la dinámica de la comunidad intestinal

Hasta la fecha, los estudios sobre la microbiota intestinal de la abeja melífera muestran que afecta la nutrición del huésped, el aumento de peso, la señalización endocrina, la función inmunológica y la resistencia a los patógenos, *mientras que la perturbación de la microbiota puede provocar una reducción de la aptitud del huésped.* Al igual que en los humanos, la microbiota se concentra en la parte distal del intestino, donde contribuye a la digestión y fermentación de los componentes de la pared celular vegetal. Al igual que la microbiota intestinal humana, muchas bacterias intestinales de las abejas son específicas del intestino de las abejas y pueden transmitirse directamente entre individuos a través de la interacción social

. Aunque es más simple que la microbiota intestinal humana, la comunidad intestinal de las abejas presenta oportunidades para comprender los procesos que gobiernan el ensamblaje de comunidades intestinales especializadas, así como las rutas a través de las cuales las comunidades intestinales impactan la biología del huésped. Dado que las

consideraciones éticas y prácticas limitan los experimentos en humanos, los buenos sistemas modelo son esenciales para el estudio experimental de la microbiota intestinal.

[Nancy A. Moran \(2018\)](#)

Estimulación del sistema inmunológico por la microbiota intestinal nativa de las abejas melíferas

Resumen

Las comunidades microbianas intestinales pueden afectar en gran medida la salud del huésped modulando el sistema inmunológico del huésped. Sin embargo, para muchos insectos importantes, la relación entre la microbiota intestinal y la función inmunológica sigue siendo poco conocida. Aquí, probamos si los simbiontes microbianos intestinales de la abeja melífera pueden inducir la expresión de péptidos antimicrobianos (AMP), un componente crucial de la inmunidad innata de los insectos. Encontramos que las abejas regulan positivamente la expresión génica de los AMP apidaecina e himenoptaecina en el tejido intestinal cuando la microbiota está presente. Usando proteómica dirigida, detectamos apidaecina tanto en el lumen intestinal como en la hemolinfa; Se encontraron concentraciones más altas de apidaecina en las abejas que albergaban la microbiota intestinal normal que en las abejas que carecen de microbiota intestinal. En ensayos in vitro, las cepas cultivadas de la microbiota mostraron susceptibilidad variable a los AMP de abejas melíferas, aunque muchas parecen poseer una resistencia elevada en comparación con *Escherichia coli*. En algunos ensayos, la colonización por simbiontes intestinales normales resultó en una mejor supervivencia después de la inyección con *E. coli*. Nuestros resultados muestran que la flora intestinal nativa, no patógena, induce respuestas inmunes en la abeja huésped. Dichas respuestas podrían ser un mecanismo del huésped para regular la microbiota y podrían beneficiar la salud del huésped al preparar el sistema inmunológico contra futuras infecciones patógenas. [Waldan K Kwong Amanda L. Mancenido Nancy A Moran 2017](#)

Estimulación del sistema inmunológico por el simbionte intestinal *Frischella perrara* en la abeja melífera (*Apis mellifera*)

Las bacterias intestinales participan en varias interacciones simbióticas con su anfitrión e impactan la inmunidad intestinal y la homeostasis de diferentes maneras. En las abejas melíferas, la microbiota intestinal está compuesta por una comunidad bacteriana relativamente simple pero altamente especializada. Uno de sus miembros, la gammaproteobacteria *Frischella perrara*, induce el fenotipo llamado sarna, una banda de color oscuro que se desarrolla en la superficie epitelial del píloro. Para comprender la respuesta del huésped subyacente, analizamos los cambios del transcriptoma en el píloro en respuesta a la colonización bacteriana. Encontramos que, en contraste con la bacteria intestinal *Snodgrassella alvi*, *F. perrara* causa una fuerte activación del sistema inmunológico del huésped. Además de los receptores de reconocimiento de patrones, los péptidos antimicrobianos y los genes transportadores, *F. perrara* incrementó la cascada de melanización, lo que sugiere que el fenotipo de la costra corresponde a una respuesta de melanización del hospedador. Además, el análisis del transcriptoma de las abejas de la colmena con y sin el fenotipo de la costra mostró que *F. perrara* también estimula el sistema inmunológico en condiciones de la colmena en presencia de otras especies de bacterias intestinales. En conjunto, nuestro estudio demuestra que la presencia de *F. perrara* influye en la inmunidad intestinal y la homeostasis en el píloro. Esto puede tener implicaciones para la salud de las abejas,

porque la prevalencia de *F. perrara* difiere entre colonias y se ha demostrado que una mayor abundancia de esta bacteria se correlaciona con la alteración de la dieta y el desarrollo deficiente del huésped. **Nuestro análisis del transcriptoma sienta las bases para investigar la interacción de los simbioses intestinales de las abejas con el sistema inmunológico del huésped.** [O. Emery, K. Schmidt, P. Engel Published 1 May 2017](#)

Los simbioses dan forma a la inmunidad innata del huésped en las abejas

Resumen

El microbioma intestinal juega un papel fundamental en la salud de muchos animales. Las abejas no son una excepción, ya que albergan un microbioma central que afecta su nutrición y función inmunológica. Sin embargo, la relación entre el sistema inmunológico de las abejas y sus simbioses intestinales es poco conocida. Aquí, exploramos cómo el simbionte beneficioso *Snodgrassella alvi* afecta la expresión del gen inmunológico de las abejas. Mostramos que tanto *S. alvi* vivo como muerto por calor protegen a las abejas del patógeno oportunista *Serratia marcescens* y conducen a la expresión de péptidos antimicrobianos del huésped. Los genes inmunes de las abejas responden de manera diferente a la *S. alvi* viva en comparación con la *S. alvi* muerta por calor, causando esta última una respuesta de expresión inmunitaria más extensa. Mostramos una preferencia por la regulación positiva de la vía Toll sobre la vía Imd en presencia de *S. alvi* vivo y muerto por calor. Finalmente, encontramos que *S. alvi* vivo ayuda en la eliminación de *S. marcescens* del intestino de la abeja, apoyando un papel potencial para el simbionte en la resistencia a la colonización. Nuestros resultados muestran que la colonización por el simbionte beneficioso *S. alvi* desencadena una respuesta inmune replicable de las abejas. Estas respuestas pueden beneficiar al huésped y al simbionte, ayudando a regular los miembros microbianos del intestino y previniendo el crecimiento excesivo o la invasión de oportunistas. [Richard D. Horak, Sean P. Leonard and Nancy A. Moran 2020](#)

El agotamiento sistemático de simbioses claves, erosiona la inmunidad

Las abejas melíferas poseen una microbiota central distinta que contribuye en gran medida a la tolerancia al estrés y la resistencia a las enfermedades del hospedador.

La creciente evidencia sugiere que la pérdida o el agotamiento de simbioses clave puede debilitar la inmunidad, exacerbar la toxicidad de los plaguicidas y reducir el estado nutricional del huésped.

Los agroquímicos, muchos de los cuales exhiben propiedades antimicrobianas ocultas, representan una gran amenaza y tienen el potencial de dañar irreversiblemente la microbiota de las abejas melíferas.

Los simbioses genéticamente modificados, así como las cepas de *Lactobacillus* naturalmente inmunoestimulantes, prometen poder "restablecer" los fenotipos de la microbiota disbiótica mediante la modulación de los sistemas de defensa del huésped.

La exposición a plaguicidas, las enfermedades infecciosas y el estrés nutricional contribuyen a la mortalidad de las abejas melíferas y a una alta tasa de pérdida de colonias. Este descubrimiento ha impulsado una investigación de décadas sobre los efectos únicos y combinados de cada factor de estrés y su relación general con la fisiología de los insectos. Sin embargo, un elemento que en gran medida falta en este esfuerzo de investigación ha sido la evaluación de las comunidades microbianas subyacentes en la resistencia a los factores ambientales estresantes y su influencia en la inmunidad del huésped y la tolerancia a las enfermedades. En los seres humanos,

el bombardeo multigeneracional de antibióticos está relacionado con muchas enfermedades contemporáneas. *Aquí, sacamos una conclusión paralela para el caso de las abejas melíferas y sugerimos que la exposición crónica a los xenobióticos antimicrobianos puede agotar sistemáticamente a las abejas melíferas de sus microbios y obstaculizar la preservación intergeneracional de simbiontes adaptados al huésped que son cruciales para la salud.*

¡La consideración de la microbiota de los insectos debería convertirse en una práctica estándar durante las evaluaciones de riesgo de los agroquímicos!

[Brendan A. Daisley](#) [John A. Chmiel](#) [Andrew P. Pitek](#) [Graham J. Thompson](#) [Gregor Reid](#) 2020

Microbiota de la abeja reina versus abejas obreras

Sucesión microbiana asociada a la edad de la reina y las obreras de las abejas de miel

Las abejas melíferas (*Apis mellifera*) funcionan como un grupo cooperante de individuos (colonias) caracterizado por la división del trabajo [1]. La reproducción se realiza mediante fenotipos de reinas de vida larga, mientras que las obreras de vida corta realizan una variedad de procesamiento de nutrientes y otras tareas que apoyan el esfuerzo reproductivo [2]. Ambos fenotipos de longevidad pueden resultar de genomas idénticos, pero las reinas pueden vivir diez veces más que las obreras y consumir una dieta muy diferente [3]. Comenzando como larvas recién nacidas, el desarrollo de la reina frente a la obrera (casta) está controlado por moléculas de señalización que se encuentran en diferentes dietas. La exposición al polen detiene el desarrollo de la reina, mientras que la jalea real promueve el desarrollo de la reina [4, 5]. Las enfermeras obreras se atiborran de polen para sintetizar la jalea real que han alimentado a las reinas durante toda su vida. La jalea real es funcionalmente análoga a la leche materna de los mamíferos y se compone de una dieta completa y propiedades antioxidantes, antimicrobianas e inmunorreguladoras [6, 7]. Atribuido a dietas específicas de castas, el perfil de fosfolípidos de las obreras ancianas se vuelve cada vez más susceptible al estrés oxidativo, pero el perfil de la reina permanece estable con la edad [8]. De acuerdo con estos resultados, la expresión de genes antioxidantes aumenta en los trabajadores de edad avanzada, pero no en las reinas [9, 10]. Los trabajadores viven más cuando se les alimenta con la dieta de la reina (jalea real) en comparación con la dieta de polen [11]. En conjunto, estos resultados sugieren que las dietas y la esperanza de vida drásticamente diferentes asociadas con la división del trabajo en las abejas melíferas proporcionan un modelo para los mecanismos de la dieta, el envejecimiento y la microbiota. Kirk E. Anderson et al (2018)

La división del trabajo en insectos sociales se organiza en torno a la nutrición y la reproducción. En las abejas melíferas, esta organización social se atribuye a la reutilización evolutiva de una glico-lipoproteína de yema de huevo (vitelogenina) para que sirva como moneda de cambio nutricional en toda la colonia [14]. Las abejas melíferas más viejas abandonan la colmena para buscar néctar, polen y agua. El polen recolectado es convertido por los trabajadores jóvenes en dos formas principales de

moneda nutricional, una interna, vitelogenina, expresada principalmente por la grasa corporal abdominal, y una externa, jalea real, compartida como moneda social entre los compañeros de nido. En los trabajadores, gran parte de la vitelogenina liberada en la hemolinfa se desvía a las glándulas de la cabeza del trabajador para producir jalea real [15]. Las secreciones de jalea real de las abejas jóvenes (nodrizas) se alimentan a través de la trofalaxis oral a las larvas en crecimiento y a la reina. A su vez, gran parte de la jalea real que se alimenta a las reinas se convierte internamente en vitelogenina, para apoyar la producción masiva de huevos [14]. La vitelogenina se expresa de forma constitutiva en toda la anatomía interna de las reinas [9, 16]. Al igual que la jalea real, la vitelogenina es un superalimento multipropósito que actúa en la inmunidad, la desintoxicación, el estrés oxidativo, la nutrición y la longevidad [9, 16, 17, 18]. Los recolectores de mayor edad ya no producen gelatina, pero a menudo piden y reciben pequeñas dosis de abejas nodrizas más jóvenes. [Kirk E. Anderson et al \(2018\)](#)

La división reproductiva del trabajo subyace a los cambios en la composición de la microbiota tanto de forma próxima como en última instancia [19, 20]. Las trabajadoras que alimentan las larvas de reinas frente a las destinadas a las obreras difieren notablemente en la expresión génica antimicrobiana asociada con la producción de jalea real en las glándulas de la cabeza [21]. Después de la emergencia como adultos alados, las tripas de la reina y de la obrera son colonizadas por microbiotas muy diferentes [20, 22, 23]. Aunque es altamente antimicrobiana, la dieta de jalea real de la reina mejora el crecimiento in vitro de al menos dos especies bacterianas asociadas con la microbiota de la reina [7]. En consecuencia, el fenotipo trabajador se ve afectado por el consumo de polen que se produce al mismo tiempo que la sucesión temprana de la microbiota intestinal en el adulto [24]. Los experimentos con abejas melíferas convencionales y el consumo de polen indican que los productos de fermentación bacteriana producidos durante la digestión de las cáscaras de polen recalcitrantes influyen en la señalización de la insulina del huésped y en la producción de vitelogenina [25]. La vitelogenina y la esperanza de vida disminuyen drásticamente a medida que los trabajadores pasan a la búsqueda de alimento [8] y la microbiota del intestino grueso cambia con la edad. [Kirk E. Anderson et al \(2018\)](#)

Debido a que los fenotipos de vida larga y corta se producen a partir del mismo genotipo, el establecimiento de la microbiota y los cambios asociados con la edad probablemente reflejan la anatomía reguladora del hospedador y la exposición ambiental, principalmente la dieta. Los fenotipos longevos (reina) se alimentan con jalea real durante toda su vida para reponer los niveles internos de vitelogenina. En su juventud, los fenotipos de vida corta (trabajadores) consumen polen para producir un pulso discreto de vitelogenina que alimenta la síntesis de jalea real en las glándulas de la cabeza. En la vejez, los trabajadores que buscan polen y néctar, consumen miel para apoyar el metabolismo del vuelo. Esta diferencia fundamental en la dieta y la tarea de comportamiento refleja un conjunto de expresión génica del huésped asociada a la edad, resaltada por las diferencias en la producción de vitelogenina, inmunidad, señalización de insulina y niveles de antioxidantes [Kirk E. Anderson et al \(2018\)](#)

En general, los intestinos de los trabajadores que envejecen muestran una disminución de *Lactobacillus* y *Bifidobacterium* y un aumento de *Proteobacteria* que se suma a la lista de sistemas de insectos y mamíferos donde se ha documentado este patrón [30]. En marcado contraste, la microbiota intestinal de las reinas envejecidas está agotada de proteobacterias centrales y de otras proteobacterias y acumula bacterias centrales del intestino posterior que normalmente se consideran probióticas como *Lactobacillus* y *Bifidobacterium*. [The queen's gut refines with age: longevity phenotypes in a social insect model Kirk E. Anderson, Vincent A. Riciigliano, Brendon M. Mott, Duan C. Copeland, Amy S. Floyd & Patrick Maes](#)



Sucesión bacteriana asociada a la edad de distintos fenotipos de longevidad. Las diferencias entre los huéspedes de las abejas melífera

Los (paneles rosas) reflejan la fisiología del envejecimiento. En el contexto de la teoría de la historia de vida, las obreras son literalmente el "soma desechable", mientras que las reinas representan la reproducción [10]. Las flechas verticales indican la dirección del cambio con el aumento de la edad. *Lactobacillus* y *Bifidobacterium* se enumeran en los paneles azules y *Proteobacteria* en los paneles amarillos. Todos los grupos bacterianos enumerados difieren significativamente en la proporción de abundancia. La microbiota del fenotipo trabajador de vida corta representa un metanálisis de las bibliotecas intestinales de *Apis mellifera* de Kwong et al. [19]. Las reinas fueron analizadas en el presente estudio (ver Tabla 1)

Orlando Valega Correo; valegaorlando@gmail.com