

Connaître la flore intestinale et réussir le nourrissage de l'abeille



par **Marc-Édouard Colin**

Docteur vétérinaire, Docteur en sciences

© DR

L'étude de la flore intestinale (ou microbiote intestinal) est l'objet d'un regain d'intérêt ces dernières années : on a découvert qu'elle ne peut se résumer à la seule fonction digestive. Certes, les abeilles utilisent des aliments d'origine végétale et, grâce à leur flore digestive, les dégradent souvent en totalité pour produire de l'énergie rapidement disponible ainsi que des acides gras à courte chaîne, des acides aminés, des vitamines B et certaines hormones régulatrices des taux de glucides et de l'activité ovarienne. Mais on attribue aussi à leur microbiote un double rôle dans l'immunité : créer un milieu défavorable à la multiplication des agents pathogènes et stimuler directement le système immunitaire (voir Alberoni et al. 2016).



1. Le premier volet de ce dossier est consacré à une meilleure connaissance de la composition en micro-organismes du microbiote, à tous les stades de développement des ouvrières et des reines.

2. Le deuxième article permet de faire la part des agents microbiens transmis entre individus, de ceux issus de la ruche ou de l'environnement extérieur. Cette distinction revêt une importance pratique pour réfléchir.

3. Le dernier article expose ce que serait un nourrissage raisonné et/ou une supplémentation en probiotiques des colonies, scientifiquement fondé et respectueux des particularités de la flore intestinale de l'abeille.

La flore intestinale évolutive de l'abeille

La composition du microbiote intestinal est sous la dépendance de micro-organismes propres à chaque colonie et à chaque caste d'abeilles (ouvrières, reine, faux-bourçons). Cette flore intestinale évolue, du stade larvaire à l'émergence puis jusqu'à l'abeille adulte, et dépend – déjà – du régime alimentaire. Explications.



par **Marc-Édouard Colin**

Docteur vétérinaire, Docteur en sciences

L'identification des micro-organismes hébergés dans le tube digestif de l'abeille¹ a bénéficié de la sensibilité et de la précision apportées par les techniques modernes d'analyse du génome. Celles-ci ont permis un suivi de l'évolution de la flore intestinale au cours des stades larvaires et nymphaux de l'ouvrière et de la reine, ainsi que de répondre à une question récurrente : juste après émergence, est-ce que la jeune adulte modifie sa flore intestinale en totalité ou partiellement ? Il est aussi important de savoir comment cette flore évolue chez les abeilles à vie courte (butineuses) ou à vie longue (abeilles hivernantes et reine).

1- Flore intestinale des trois premiers stades larvaires

Pendant ces stades, la flore bactérienne a plus un rôle de conservation d'un aliment très riche en nutriments, la gelée royale, et donc potentiellement très favorable au développement de bactéries, et moins un rôle digestif.

Rappelons que ces stades larvaires débutent à l'éclosion et s'achèvent peu après le deuxième jour, très exactement entre 48 et 66 heures selon Rembold *et al.* (1980).

1 – Voir également le résumé de l'exposé « La flore intestinale des abeilles » paru dans *La Santé de l'Abeille* n° 297 de mai-juin 2020.



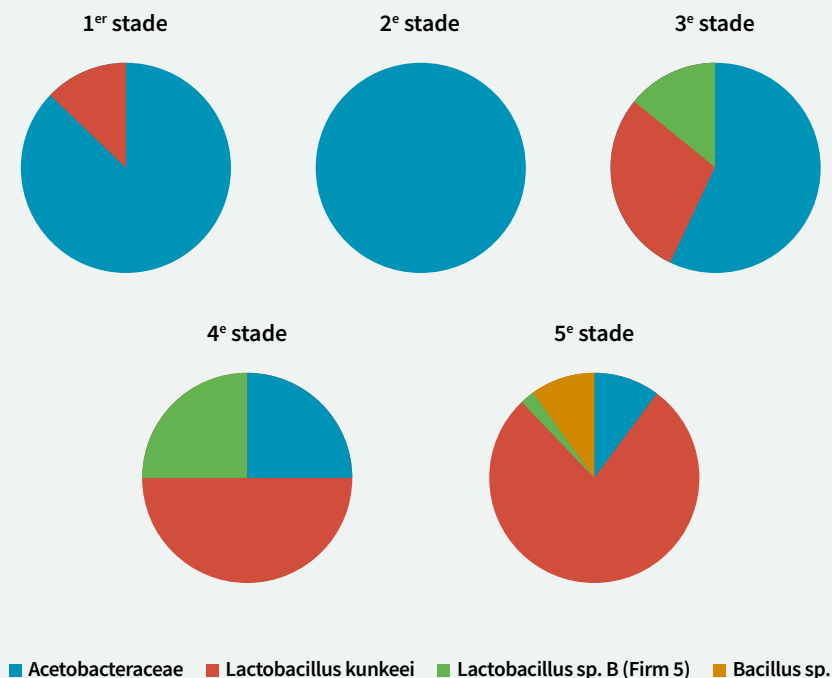
Reine émergente.
Sa flore intestinale subira peu de modifications après son émergence, car son alimentation en gelée royale sera maintenue.

Une flore est bien présente à ces stades mais seulement dans les parties antérieures du tube digestif, car il n'existe pas encore de communication avec les parties postérieures.

La flore présente provient essentiellement du nourrissage à base de gelée royale, sécrétion très riche en éléments nutritifs et paradoxalement défavorable à la multiplication de nombreuses espèces bactériennes, du fait de sa forte acidité et de la présence de peptides antibactériens (royalisine et bactériocines). Finalement on y retrouve, en très faible nombre, des bactéries produisant de l'acide acétique à partir du glucose comme *Bombella apis*, ou de l'acide lactique à partir du fructose comme *Lactobacillus kunkei* (voir figure 1). La présence du genre *Bifidobacterium* y a été parfois notée. La plupart de ces bactéries libèrent des bactériocines, peptides antimicrobiens très stables en milieu acide et actifs contre d'autres bactéries. Parmi les bactéries inhibées et répondant positivement à la coloration de Gram, on peut citer *Paenibacillus larvae* (agent de la loque américaine) et *Melissococcus plutonius*, impliqué dans l'évolution de la loque européenne.

FIGURE 1. Flore bactérienne prédominante aux différents stades de développement larvaire de l'ouvrière.

D'après Vojvodic *et al.* 2013.



2– Flore intestinale des derniers stades avant operculation

Chez les larves élevées en reines

La flore intestinale ne subit pas de modifications importantes puisque l'alimentation en gelée royale est maintenue.

Chez les larves d'ouvrières

La modification de la composition de la flore intestinale est liée au changement d'alimentation et à la communication entre partie antérieure et postérieure du tube digestif. L'alimentation est toujours composée de sécrétions glandulaires des nourrices, mais avec adjonction de glucides et du pain d'abeille, qui va apporter diverses bactéries comme *Lactobacillus Firm 5*, *Gilliamella* et *Bacteroides*, à celles déjà présentes dans les stades antérieurs. De plus, des espèces appartenant aux genres *Bacillus* et à des espèces non pathogènes de *Paenibacillus* et inhibant la croissance des espèces pathogènes pour l'abeille, sont identifiées aux deux derniers stades larvaires (voir figure 1).



© Yves Layec

Œufs et larves d'ouvrières
à différents stades.

TABLEAU 1. Quelques éléments de classification bactérienne nécessaires à la compréhension des articles sur la flore intestinale.

Phylum	Ordre	Famille	Genre - espèce
Alphaproteobacteria	Rhizobiales	Acétobactéries	<i>Gluconobacter</i> alpha 2.1 <i>Commensalibacter</i> alpha 2.2 <i>Bombella</i> et <i>Parasaccharibacter</i>
		Bartonellacées	<i>Bartonella</i>
Betaproteobacteria	Nesseriales	Neisseriacées	<i>Snodgrassella</i>
Gammaproteobacteria	Orbales	Orbacées (Pasteurellacées)	<i>Frischella</i> <i>Gilliamella</i>
Firmicutes	Bacillales	Bacillacées	<i>Bacillus</i>
	Lactobacillales	Paenibacilacées	<i>Paenibacillus</i>
		Lactobacillacées	<i>Lactobacillus</i> <i>Firm5</i> <i>Firm4</i> <i>kunkeei</i> <i>Fructobacillus</i>
Actinobacteria	Bifidobactériales	Bifidobactériacées	<i>Bifidobacterium</i>
Bacteroidetes	Bactéroïdales	Bacteroidacées	<i>Bacteroides</i>
	Flavobactériales	Weeksellacées	<i>Apibacter</i>

En gras les bactéries du core microbiota de l'ouvrière adulte.

Source : www.namesforlife.com

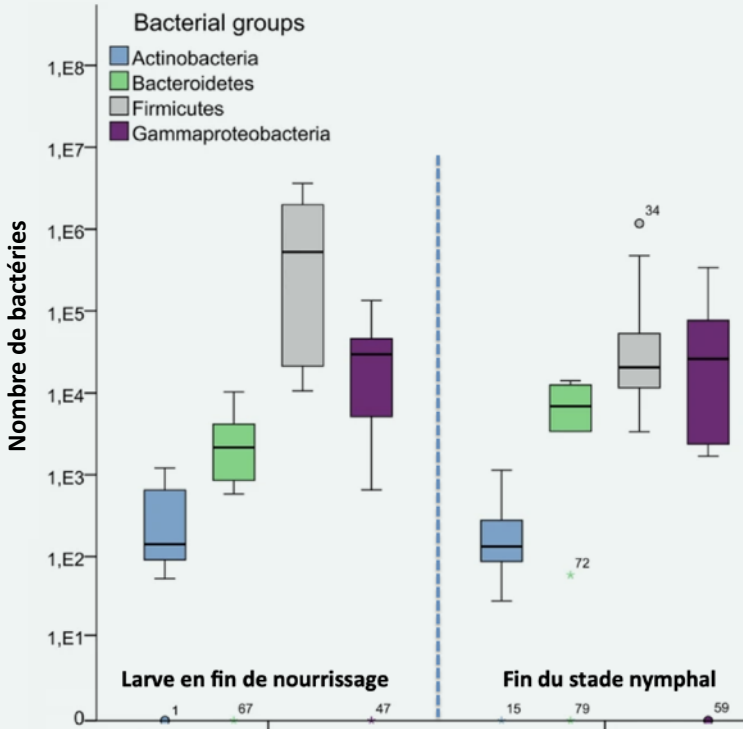
3- Flore intestinale après operculation

Après operculation, la flore évolue quantitativement. Les *Lactobacillus* (en gris dans la figure 2) prédominent surtout au dernier stade larvaire puis leur abondance diminue de 40 % en moyenne entre la défécation de la larve (environ 2 jours après operculation) et la fin de la nymphose (environ 1 jour avant l'émergence). À l'inverse, le nombre de *Gilliamella* (en mauve) augmente globalement, mais avec des grandes variations selon les individus.

FIGURE 2. Évolution de la flore intestinale après l'operculation.

L'axe vertical reflète le nombre de bactéries détectées : Actinobactéries (*Bifidobacterium*), Bacteroidetes (*Apibacter*, *Bacteroides*), Firmicutes (*Lactobacillus*), Gammaprotéobactéries (*Frischella* et *Gilliamella*).

Adaptée de Hroncova et al. 2019.



4– Flore intestinale des ouvrières adultes

Quelques particularités biologiques des ouvrières

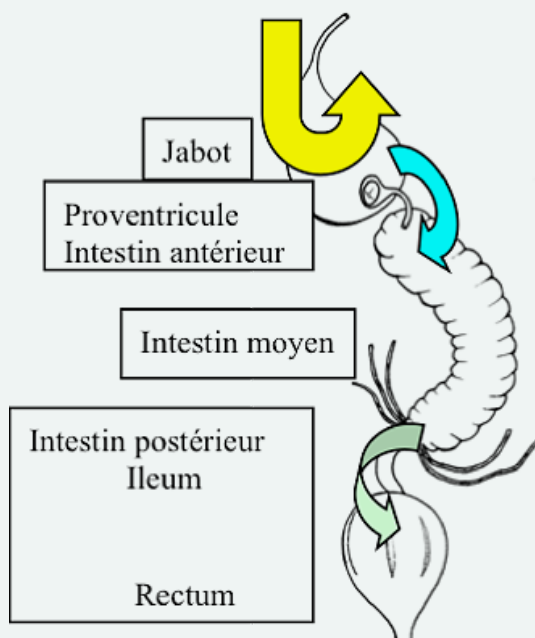
Physiologiquement, les ouvrières ne maintiennent pas leur corps à température constante. La chaleur, produite à partir de contractions musculaires thoraciques, diffuse vers la tête et en moindre quantité vers l'abdomen. La température de l'abdomen n'est souvent que de quelques degrés supérieure à celle de l'environnement proche.

La flore intestinale est donc composée de micro-organismes capables de résister et de se multiplier à des températures abdominales très souvent inférieures à 30 °C et en absence d'oxygène (voir Kovac *et al.* 2007).

Anatomiquement, le tube digestif de l'ouvrière est divisé en quatre parties : jabot, intestin antérieur, intestin moyen, lui-même divisé en ileum et rectum (voir figure 3). Les micro-organismes composant la flore du tube digestif ne sont pas en contact direct avec les cellules intestinales car ils sont entourés par une membrane péritrophique, perméable aux molécules et imperméable aux bactéries, champignons et protozoaires.

FIGURE 3. Anatomie simplifiée du tube digestif.

Illustration M.-E. Colin.



Les micro-organismes de la flore de l'ouvrière

Beaucoup de micro-organismes composant la flore de l'abeille ouvrière adulte sont déjà présents au moment de l'émergence (Hroncova *et al.* 2019) mais celle-ci est consolidée et enrichie par le léchage d'excréments, les contacts avec les surfaces de la ruche et les échanges de nourriture (Kwong et Moran, 2016).

On distingue un groupe de bactéries toujours présentes, le « core microbiota », mais en proportions très variables selon la sous-espèce, la fonction sociale et l'environnement. D'autres bactéries ne sont pas toujours présentes mais fréquemment identifiées (voir tableau 2).

TABLEAU 2. Flore intestinale de l'ouvrière adulte.

Genres et espèces de bactéries avec coloration :

Le « core microbiota » de l'abeille ouvrière

Lactobacillus Firm 5	(Gram +)
Lactobacillus Firm 4	(Gram +)
Bifidobacterium spp	(Gram -)
Gilliamella apicola	(Gram -)
Snodgrassella alvi	(Gram -)

Autres bactéries fréquemment présentes

Frischella perrara	(Gram -)
Bartonella apis	(Gram -)
Acétobactéries comprenant les genres :	
Commensalibacter	(Gram +)
Parasaccharibacter	(Gram +)
Gluconobacter	(Gram +)
Bombella	(Gram +)
Bacteroides spp	(Gram -)
Lactobacillus kunkeei	(Gram +)

Des champignons microscopiques (non pathogènes) sont aussi des éléments constitutifs de la flore, comme *Cladosporium*, *Hanseniaspora*, *Starmerella*, mais plusieurs milliers de fois moins abondants que les bactéries. Enfin, une grande diversité d'autres bactéries et champignons de l'environnement de l'abeille sont occasionnellement présents en nombre variable dans le tube digestif.

La plupart des bactéries du « core microbiota » sont capables de transformer les glucides de l'alimentation en l'absence d'oxygène, de façon très rapide mais avec peu de rendement énergétique. Elles produisent alors différents acides faibles comme les acides lactique, acétique, butyrique et succinique. Cependant, les sels de ces acides demeurent des molécules potentiellement productrices de beaucoup d'énergie pour les cellules.

Une bactérie du « core microbiota » présente une particularité, *Snodgrassella alvi*, parce qu'elle ne fermente pas les glucides mais utilise les produits de fermentation d'autres bactéries en présence d'une très faible pression d'oxygène, pour effectuer diverses synthèses (Kwong et Moran, 2016). En fait, ce sont surtout les cellules tapissant la paroi intestinale, richement « irriguées » en oxygène par les trachéoles, qui apportent cette condition d'utilisation des produits de fermentation. Une partie de ces molécules énergétiques est vraisemblablement transportée par l'hémolymphe vers d'autres organes.



Ouvrière butineuse
sur fleur de tournesol.

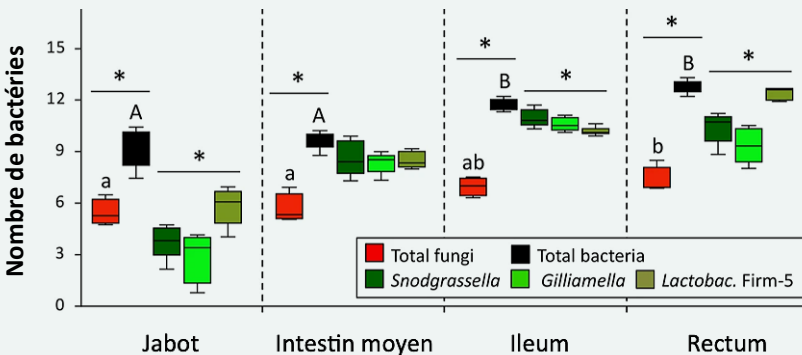
La flore des « niches » de l'appareil digestif des ouvrières

Chacune des parties anatomiques de l'appareil digestif (voir figure 3) est considérée comme une « niche » en raison des particularités de son environnement physique et de l'abondance des micro-organismes (bactéries et champignons) qui y sont hébergés (Callegari *et al.* 2021).

En termes d'abondance, le nombre total des bactéries et des champignons augmente du jabot au rectum. Cependant, on note une différence importante entre les populations bactériennes de l'ileum et du rectum (voir figure 4).

FIGURE 4. Principaux micro-organismes dans les différentes niches.

D'après Callegari *et al.* 2021.



Certaines espèces de *Lactobacillus* et *Bombella apis* forment un biofilm sur la paroi du jabot de l'abeille adulte. Elles y produisent rapidement de l'énergie et des acides faibles par fermentation de tous les glucides simples. Une exception concerne *Lactobacillus kunkeei* qui utilise le fructose comme seule source d'énergie (Vasquez *et al.* 2012).

Acidité et molécules énergétiques dans les « niches »

L'acidité du jabot dépend en premier lieu de la nature de son contenu (miel, pollen, sécrétions glandulaires). Puis l'acidité augmente dans les compartiments jusqu'à devenir très acide dans le rectum (pH 4,7) en corrélation avec la diminution des

concentrations en glucose et fructose par transformation en acides faibles (voir figures 5 et 6). Les principaux produits de fermentation des glucides sont en concentrations variables selon la niche (voir figure 7).

FIGURE 5. Augmentation de l'acidité moyenne (diminution du pH), mesurée sur l'axe vertical dans les différentes niches du tube digestif de l'ouvrière adulte.

D'après Callegari *et al.* 2021.

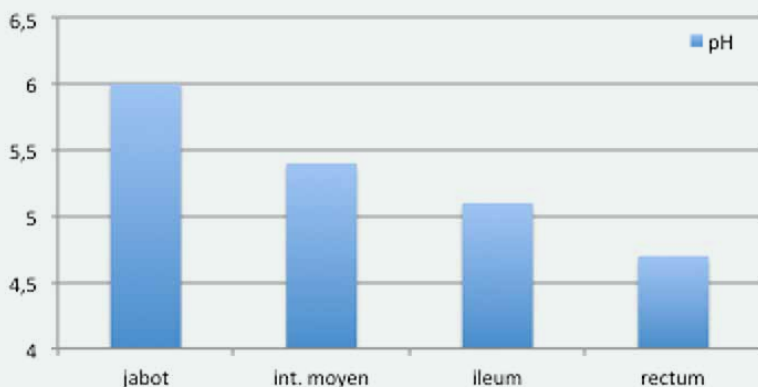


FIGURE 6. Concentrations moyennes (axe vertical) en glucides totaux, fructose et glucose (en mM/mg de tissu) dans les différentes niches du tube digestif de l'ouvrière adulte.

D'après Callegari *et al.* 2021.

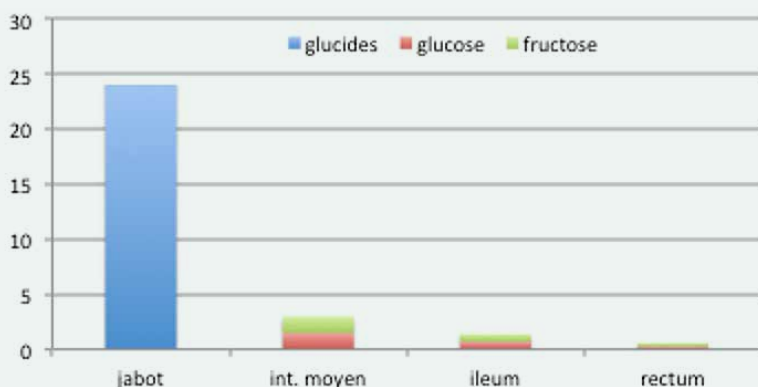
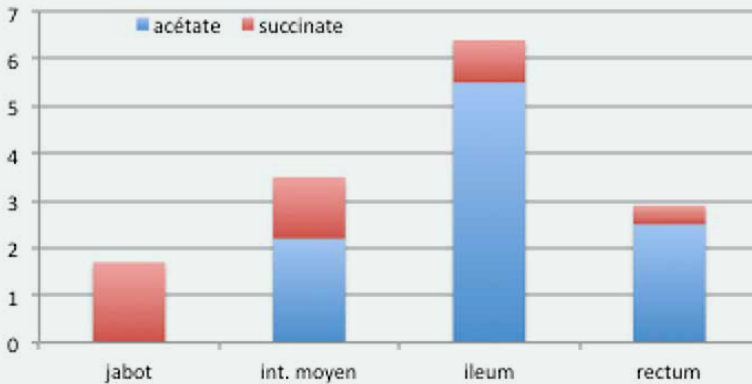


FIGURE 7. Concentrations moyennes (axe vertical) en succinate et acétate (en mM/mg de tissu) dans les différentes niches du tube digestif de l'ouvrière adulte.

D'après Callegari *et al.* 2021.



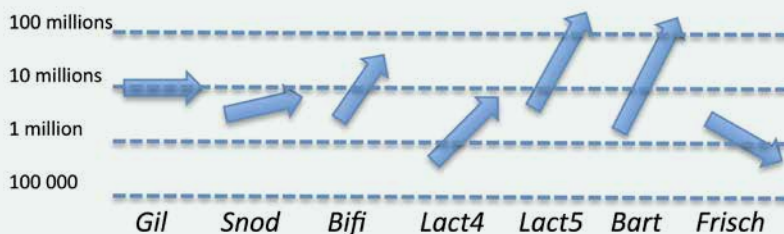
Variations de la flore suivant l'âge et la fonction sociale

Des différences apparaissent entre les abeilles butineuses à vie courte et les abeilles hivernantes. D'une façon globale, le nombre de bactéries est plus élevé chez les abeilles hivernantes alors que le nombre d'espèces bactériennes y est moindre (Kesnerova *et al.* 2020). Plus précisément, les bactéries lactiques du « core microbiota », *Bifidobacterium*, *Lactobacillus Firm 4* et 5, sont plus abondantes chez l'abeille hivernante, de même pour *Commensalibacter*, bactérie produisant de l'acide acétique. D'autres bactéries, *L. kunkelii* et *Bombella apis*, disparaissent chez l'hivernante. *Snodgrassella alvi* ne subit pas de variation saisonnière. *Bartonella apis* reste l'espèce bactérienne la plus abondante chez l'hivernante et peut-être aussi la plus déterminante pour un bon hivernage, car elle synthétise deux acides aminés essentiels (phénylalanine et tryptophane) que l'alimentation hivernale n'apporte pas (Kesnerova *et al.* 2020, voir figure 8 ; Li C *et al.* 2022).

“

**Des différences
entre abeilles
butineuses et
hivernantes.**

FIGURE 8. Variations de l'abondance des différentes bactéries entre abeille butineuse et abeille hivernante (une flèche ascendante indique une quantité plus importante de la bactérie chez l'abeille hivernante, et une flèche descendante, l'inverse).



De gauche à droite : *Gilliamella*, *Snodgrassella*, *Bifidobacterium*, *Lactobacillus*, *Bartonella* *Frischella*.

Adapté de Kesnerova et al. 2020.

5- Flore intestinale des reines adultes

Les différences dans la composition de la flore entre la reine et les ouvrières sont remarquables. Elles sont essentiellement dues au fait que la reine :

- est nourrie depuis l'éclosion de l'œuf jusqu'à son élimination, par un aliment de composition peu variable ;
- est protégée d'une contamination provenant des micro-organismes de la ruche et de l'environnement.

Le « core microbiota » décrit chez l'ouvrière ne se retrouve pas en intégralité chez la reine. À très faible fréquence, trois bactéries du « core microbiota » de l'ouvrière adulte, *Snodgrassella*, *Gilliamella* et *Bifidobacterium* ont été identifiées par différents auteurs. Au contraire, la présence de *Lactobacillus Firm 5*, bactérie productrice d'acide lactique, est aussi permanente et abondante dans la flore de la reine.

Selon Bonilla-Rosso et al. (2019), cette flore intestinale serait majoritairement constituée de bactéries productrices d'acide acétique dans chaque compartiment de son tube digestif, à savoir *Commensalibacter spp* et *Bombella apis* (voir tableau 1 : famille des Acétobactéries). L'abondance de ces bactéries pourrait s'expliquer par

leurs présences dans les glandes hypopharyngiennes des nourrices et leurs passages dans l'appareil digestif de la reine à l'occasion des nourrissages. De plus, elles sont avantagées dans les environnements riches en glucose comme la gelée royale. Quant à *Bartonella apis*, cette bactérie n'a pas été retrouvée chez la reine.

En considérant l'âge de la reine, Powell *et al.* (2018) notent une réduction très forte de l'abondance des bactéries, principalement des *Commensalibacter* et des *Lactobacillus Firm 5*, après fécondation de la reine. De plus, la composition de la flore évolue au fil des saisons de ponte : le nombre des *Lactobacillus Firm 5*, *Lactobacillus kunkeei*, *Bifidobacterium*, *Snodgrassella* augmente alors que celui des bactéries productrices d'acide acétique et de *Gilliamella* diminue.

En conclusion, la flore intestinale est toujours présente depuis le premier nourrissage larvaire jusqu'à la mort de l'abeille. Elle est adaptée au type d'alimentation (gelée royale, bouillie larvaire, pollen, nectar), à la fonction sociale (abeilles nourrices, butineuses, hivernantes, reine), aux principales conditions physiques de chaque partie du tube digestif (acidité, absence d'oxygène). La flore intestinale joue donc un rôle aussi considérable que les cellules de la paroi intestinale, pour participer à la nutrition et à la bonne santé d'une abeille. •



© J.-C. Boudinot

L'alimentation et le type d'activité de la reine la préservent d'une contamination par les micro-organismes de la ruche.

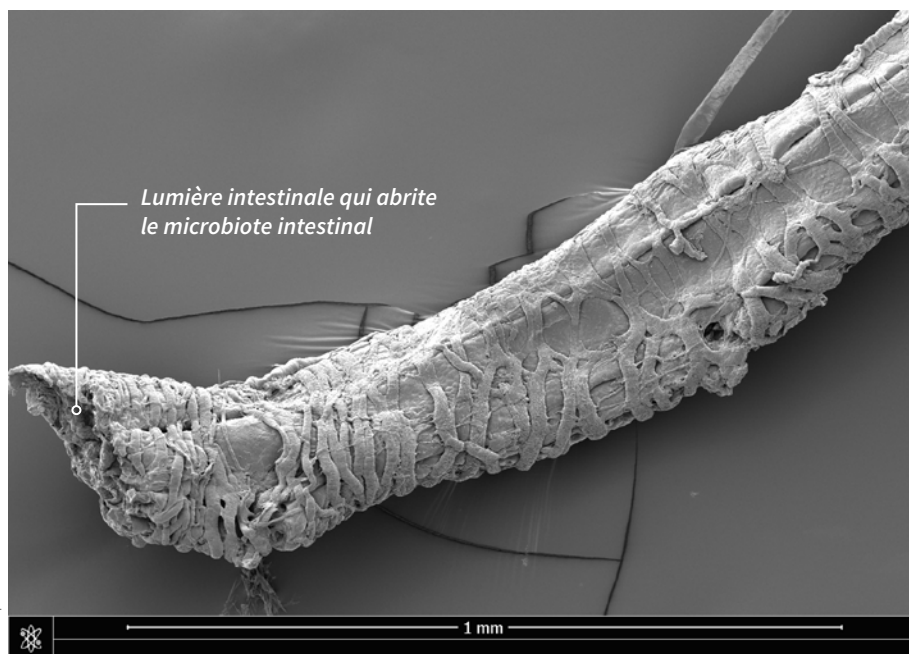
Les multiples rôles de la flore intestinale

La flore intestinale de l'abeille, caractérisée par la présence permanente de cinq espèces bactériennes (« core microbiota »), est à l'interface entre le milieu extérieur et les organes internes. Ses rôles sont nombreux et essentiels : transformer les aliments en nutriments, neutraliser les agresseurs d'origine chimique, bactérienne, virale...



par **Marc-Édouard Colin**

Docteur vétérinaire, Docteur en sciences



Section d'un intestin postérieur d'abeille observé au microscope électronique à balayage.

La flore intestinale est à l'interface entre le milieu extérieur et les organes internes de l'abeille, ces derniers devant être exempts de toute contamination bactérienne. Elle transforme en partie les aliments en nutriments utilisés par les cellules de l'organisme. Les agresseurs d'origine chimique, bactérienne, virale ou autres doivent y être neutralisés pour éviter leur passage dans l'hémolymphe, sinon ils provoqueraient un dysfonctionnement des cellules de certains organes, voire même leur destruction. À la différence de la plupart des insectes, les abeilles se distinguent par la présence permanente de cinq espèces bactériennes, le « core microbiota », installées dans toutes les niches du tube digestif de l'ouvrière adulte. Quelques autres bactéries sont aussi très fréquentes (voir tableau 2). Nous allons découvrir non seulement leurs rôles dans la digestion et l'immunité, mais aussi les conséquences négatives de perturbations d'origine alimentaire, thérapeutique et toxique.

1- Digestion et nutrition

Le régime alimentaire de l'ouvrière adulte est riche en glucides provenant du nectar, du miel et du pollen. En conséquence, la flore intestinale a évolué pour exploiter au mieux ces ressources.



© J.-C. Boudriot

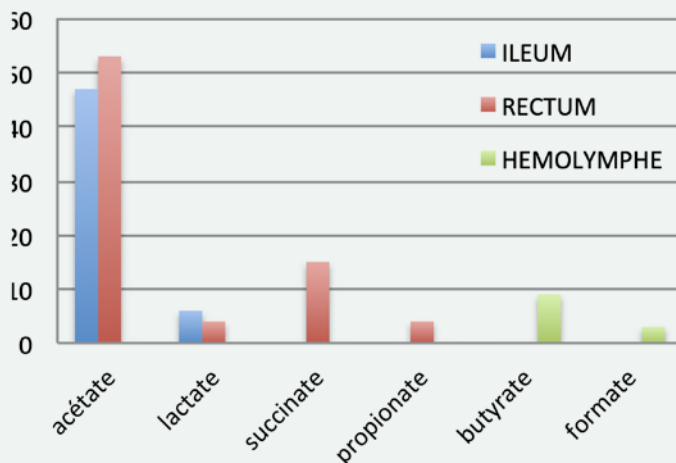
Échange de nourriture entre ouvrières.

Les bactéries du « core microbiota » – *Gilliamella*, *Lactobacillus Firm 4* et 5, *Bifidobacterium*, ainsi que *Frischella* – sont indispensables au métabolisme énergétique parce qu'elles répondent très rapidement à une demande d'énergie en fermentant le glucose et le fructose. Les produits de fermentation sont eux aussi des sources d'énergie mais en présence d'oxygène et avec une régulation de type insulinique (voir figure 9 adaptée de Zheng *et al.* 2017). La plupart des bactéries sont incapables d'utiliser des glucides plus complexes comme le mannose, l'arabinose, le raffinose, le galactose et le lactose, certains d'entre eux étant même toxiques. *Snodgrassella alvi*, une autre bactérie de ce « core microbiota » synthétise des acides aminés non essentiels à partir des produits de fermentation du glucose et du fructose. Elle synthétise aussi des vitamines B et des composants de l'ADN et de l'ARN, selon Kwong et Moran (2016).

FIGURE 9. Concentrations comparées des produits de fermentation dans le tube digestif et l'hémolymphes d'abeilles ouvrières.

Adapté de Zheng *et al.* 2017.

Concentrations des sels d'acide en mM



Quant aux grains de pollen, leur digestion commence par la dégradation des bouchons protégeant les orifices de sortie du tube pollinique, et ensuite par la digestion de l'enveloppe interne des grains. Ces opérations sont effectuées par *Gilliamella* pour la pectine et par *Bifidobacterium* pour l'hémicellulose, principalement dans l'intestin moyen. Les constituants de la cellule germinative, en particulier des glucides, des acides aminés et des vitamines, sont alors libérés dans la lumière de l'intestin moyen après avoir franchi la membrane péritrophique (voir Zheng *et al.* 2019).

La paroi externe des grains de pollen est partiellement dégradée dans l'intestin postérieur par les *Lactobacillus Firm 4* et 5 et par *Bifidobacterium*, ce qui libère et active des flavonoïdes ainsi que d'autres molécules importantes pour le maintien d'une bonne santé. *Bifidobacterium* augmente aussi la production d'insuline et de prostaglandines chez l'hôte (Kesnerova *et al.* 2017).

La flore intestinale apporte donc des nutriments aux organes, ce qui assure leur développement, leur physiologie et finalement le gain de poids de l'abeille et sa bonne santé. Récemment, Liberti *et al.* (2022) ont apporté la preuve de l'importance de ces nutriments pour un bon fonctionnement des neurones cérébraux impliqués dans la vision, l'olfaction, le goût et la mémoire.



Œufs de deux jours. La flore intestinale joue un rôle déterminant dans l'activité ovarienne de la reine.

Chez la reine en ponte, la flore intestinale joue aussi un rôle déterminant dans l'activité ovarienne ainsi que le montrent Li *et al.* (2023). En effet, l'encagement des reines pendant 21 jours entraîne une diminution de la diversité des espèces bactériennes, un déséquilibre de la flore bactérienne permanente et une diminution de l'activité des gènes cellulaires codant pour deux protéines, l'une servant de réserve d'acides aminés (l'hexamérine) et l'autre, la vitellogénine, au transport et aussi au stockage d'acides aminés. La vitellogénine est une protéine complexe, présentant une architecture spatiale dite « cargo » car elle lui confère la capacité de séquestrer et de relarguer de petites molécules. Elle a donc un double rôle de stockage et de transporteur de lipides, de nutriments, de fragments d'organismes pathogènes. Elle capte aussi le zinc qui réduit le stress cellulaire lié au vieillissement et à l'agression de pesticides, ce qui explique un taux plus élevé de la protéine chez les abeilles à vie longue (reines et hivernantes).

2– Rôle dans la protection immunitaire

D'une façon générale, une plus grande abondance des bactéries de la flore intestinale larvaire est corrélée à une meilleure protection contre les bactéries pathogènes comme le montrent les travaux d'Anderson *et al.* (2023). Chez une larve saine mais provenant d'une ruche atteinte de loque européenne, le nombre de bactéries est environ 10 fois plus élevé que chez une larve d'un rucher n'ayant jamais présenté cette maladie.

En effet, la flore du tube digestif interdit la multiplication des bactéries opportunistes ou pathogènes, d'abord en créant un milieu défavorable à leur multiplication et ensuite en sécrétant des bactériocines, peptides actifs contre certains genres bactériens, généralement bien ciblés. Pour faire face à l'irruption d'un agent pathogène ou opportuniste, les bactéries protectrices se multiplient.

Par exemple, les bactéries produisant de l'acide lactique inhibent la multiplication de l'agent de la loque américaine, *Paenibacillus larvae*, chez la larve. Certaines autres bactéries comme *Frischella ferrara* stimulent la production de peptides antimicrobiens par les cellules du tube digestif. Cette réponse de défense localisée peut s'amplifier par la mobilisation du système immunitaire général. Si le microbe (bactérie, virus, protozoaire) pénètre dans l'hémolymphe, les mécanismes de phagocytose sont déclenchés et renforcés par la libération de divers peptides anti-microbiens synthétisés et sécrétés par les cellules de l'immunité présentes dans l'hémolymphe. Dans des cas très graves, ces cellules provoquent une cascade de réactions aboutissant à la mélanisation, c'est-à-dire l'isolement de parties contaminées par une enveloppe rigide et imperméable.

Dans l'équilibre hôte-agent pathogène, la flore intestinale joue donc un rôle majeur, tout aussi important que celui du génome de l'hôte.

3– Perturbations dues à l'alimentation, aux antibiotiques, aux pesticides

Alimentation



Le pollen apporte des nutriments et des bactéries pour maintenir une flore intestinale équilibrée. Ici, une abeille sur du colza.

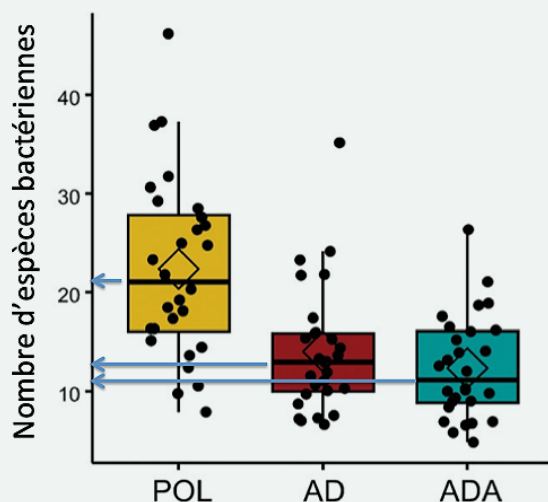
© DR

D'une façon générale, une flore intestinale anormale conduit à un mauvais développement voire même à des mortalités dans le couvain et à un déclenchement de maladies opportunistes comme la nosérose chez l'adulte.

Powell *et al.* (2023) démontrent que l'abondance des espèces bactériennes de la flore est significativement supérieure lorsque les ouvrières adultes sont nourries avec du pollen de colza, par comparaison avec des mélanges de protéines simulant la composition chimique de ce pollen, sans ou avec ajout d'hémicellulose, un des composants de l'enveloppe pollinique. Ceci est plus particulièrement vérifié pour *Bombella apis* et les *Lactobacillus* (voir figure 10). En l'absence de pollen, les auteurs notent une diminution de l'activité des gènes de l'abeille codant pour l'estérase de l'hormone juvénile, son enzyme de dégradation, et pour la vitellogénine, protéine majeure chez l'abeille (voir le chapitre « digestion et nutrition »).

FIGURE 10. Le nombre d'espèces bactériennes (axe vertical) est plus élevé lorsqu'on propose un régime de pollen de colza irradié (« POL ») par rapport à un mélange de protéines sans hémicellulose (« AD ») ou avec hémicellulose (« ADA »). Les valeurs moyennes de ces trois conditions sont indiquées par des flèches.

D'après Powell *et al.* 2023.

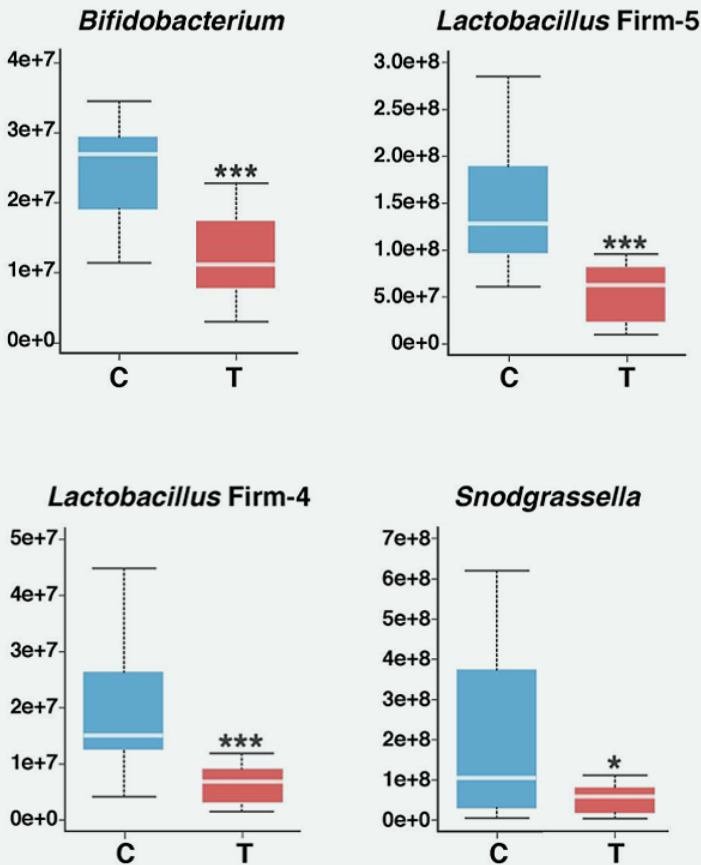


Antibiotiques

L'administration d'antibiotiques en prévention ou en traitement des loques américaine et européenne augmente la mortalité des abeilles adultes et induit de fortes perturbations de la flore digestive selon Raymann *et al.* (2017). Ces auteurs le montrent en proposant à des ouvrières du sirop additionné de 450 mg de tétracycline/L de sirop à 50 %, soit environ la moitié de la concentration recommandée dans le traitement de la loque américaine, pendant 5 jours. Un lot nourri au sirop simple sert de témoin. Après 5 jours de consommation du sirop additionné de tétracycline, la mortalité augmente d'environ 30 % par rapport aux abeilles non traitées. Dans le tractus digestif des traitées, le nombre des bactéries diminue de 5 fois en moyenne pour les genres *Lactobacillus Firm 4 et 5*, *Snodgrassella*, *Bartonella*, *Bifidobacterium* (voir figure 11).

FIGURE 11. Diminution du nombre des bactéries du « core microbiota » après 5 jours de consommation de sirop additionné de tétracycline à 450 mg/l. NB : Sur l'axe vertical, « $1e+7$ » correspond à 10 millions et « $1e+8$ » à 100 millions ; la ligne blanche indique la moyenne des mesures ; sur l'axe horizontal, « C » pour témoin et « T » pour traité.

Raymann *et al.* 2017.



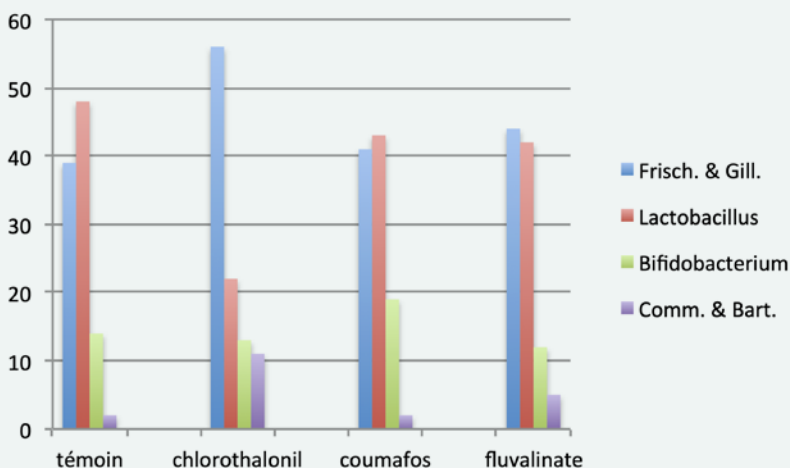
Pesticides

La présence de pesticides modifie l'abondance des bactéries du « core microbiota ».

Selon Kakumanu *et al.* (2016), les traitements acaricides avec du fluvalinate (ND Apistan) ou avec du coumaphos (ND Check Mite+, non autorisé en France) provoquent des altérations dans l'abondance des bactéries : augmentation des *Bifidobacterium* et de certaines bactéries de l'environnement, pour le coumaphos, tandis que le fluvalinate augmente le nombre des *Commensalibacter* et *Bartonella*. Par comparaison, des résidus (10 microgr/kg) du fongicide chlorothalonil, très utilisé en agriculture et interdit depuis cette année, provoquent une diminution du nombre des *Lactobacillus* et une augmentation de *Frischella* impliquée dans les processus de cicatrisation ainsi que de *Gilliamella*, principale productrice des vitamines B6 et B9 (voir figure 12).

FIGURE 12. Variations relatives de l'abondance des principales bactéries en présence d'un fongicide, le chlorothalonil, et des acaricides coumaphos et fluvalinate.

Adapté de Kakumanu *et al.* 2016.



Les effets non intentionnels d'autres insecticides et acaricides ont été évalués par Rouzé *et al.* (2019) chez les abeilles ouvrières d'hiver et d'été. L'expérience consiste d'abord à nourrir des lots d'abeilles avec du sirop simple ou contaminé à des doses retrouvées dans l'environnement, à savoir : 0,25 et 1 microg/kg (ou ppb) de fipronil ; 650 ppb de coumaphos ; 1,7 ppb de thiamethoxam ; 3,5 ppb d'imidaclopride. Ensuite, les contenus bactériens des tubes digestifs sont analysés. L'abondance des *Lactobacillus* et des *Bifidobacterium* diminue dans les deux catégories d'ouvrières et pour tous les traitements sauf le fipronil. L'abondance de *Gilliamella* diminue chez les abeilles d'été en présence de thiamethoxam et de fipronil à 1 ppb. Toujours à cette concentration et chez les abeilles d'été, le fipronil réduit l'abondance de *Snodgrassella*.

En conclusion, la flore intestinale subit bien les conséquences de la présence de certains pesticides, non seulement chez les ouvrières d'été ou d'hiver mais probablement aussi chez les reines et les faux-bourçons. Alors ne faudrait-il pas la considérer comme un marqueur d'effets sublétaux de divers pesticides ? Il apparaît aussi qu'un mauvais apport alimentaire ou un traitement de maladie a une répercussion sur la composition de la flore intestinale et ainsi favorise des maladies, alors qualifiées d'opportunistes. •



L'influence de la pratique apicole sur la flore intestinale de l'abeille

Par l'emplacement de ses ruchers mais aussi ses choix en matière de nourrissage et de supplémentation en protéines, l'apiculteur exerce une influence sur la flore intestinale de ses abeilles. S'agit-il de pallier une carence momentanée en pollen, de stimuler le développement de la colonie, de préparer l'hivernage ? Rappel des bonnes pratiques dans la conduite du rucher pour des colonies saines et productives.



par **Marc-Edouard Colin**

Docteur vétérinaire, Docteur en sciences

La domestication d'*Apis mellifera* s'est faite dans des buts de production de miel et d'autres produits de la ruche, ce qui a entraîné des interventions de l'apiculteur, particulièrement sur le choix des emplacements de rucher et le nourrissage des colonies, énergétique ou protéique. Ces deux grandes interventions zootechniques retentissent sur la flore intestinale, de façon négative si celle-ci subit un déséquilibre.



Nourrissement au sirop.

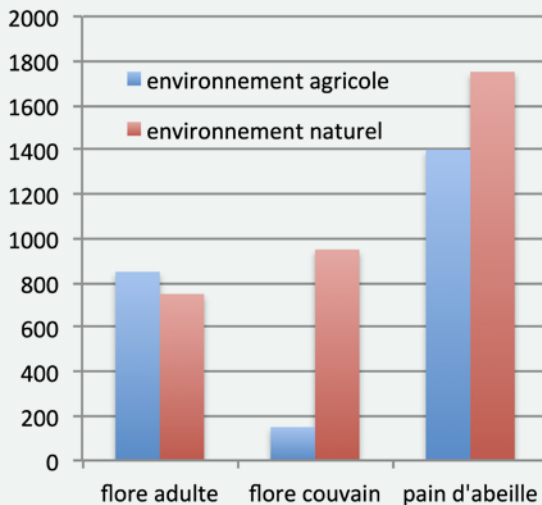
© Lisa Telfizien

1- L'importance du choix des emplacements de ruchers

Dans une étude générale sur le développement des colonies en milieu naturel protégé et en zone agricole, Munoz-Colmenero *et al.* (2020) étudient comparativement les flores bactériennes de l'ouvrière adulte, du couvain et du pain d'abeille¹. Des différences sont très nettes et apparaissent liées à la contamination (absence ou présence) par des espèces bactériennes opportunistes ou capables de métaboliser certains pesticides, ou encore par d'autres présentes sur les parties végétales en milieu naturel. Ils constatent qu'un nombre inférieur et constant d'espèces bactériennes existe dans la flore de l'adulte en milieu naturel par rapport à celle de l'adulte des zones agricoles. À l'inverse, le nombre d'espèces bactériennes est supérieur dans la flore du couvain et dans le pain d'abeilles, reflétant une plus grande diversité bactérienne issue d'un environnement plus riche (voir figure 13).

FIGURE 13. Comparaison du nombre d'espèces bactériennes estimé (axe vertical) entre un environnement agricole (en bleu) et naturel (en rouge), dans les flores intestinales de l'ouvrière et du couvain ainsi que dans le pollen d'alvéole.

Adapté de Munoz-Colmenero *et al.* 2020.



¹ – Cette flore bactérienne particulière œuvre comme une prédigestion. Elle est aussi utile pour sa conservation dans l'alvéole.



© J.-C. Boudinot

Champ de bruyère callune.

2– Le choix des nourrissements énergétiques

Comme les bactéries d'une flore intestinale normale utilisent les glucides simples en tant que source d'énergie, fructose et glucose, rarement des glucides plus complexes, il est clair qu'une complémentation énergétique de la colonie doit se limiter à ces deux glucides en se rapprochant de la teneur en eau du miel et en respectant le rapport « une partie de glucose pour deux de fructose », afin d'éviter une cristallisation inexploitable par l'abeille.

3– L'utilisation de probiotiques pour les ouvrières

D'une façon générale, le réensemencement du tube digestif par des bactéries normalement présentes dans le tube digestif, « les probiotiques », serait indiqué lorsqu'une perturbation grave de la flore intestinale est soupçonnée, par exemple après un épisode de diarrhées, un affaiblissement durable, un manque de développement, une maladie virale à tropisme intestinal ... Cependant, la première des conditions est que les bactéries soient constitutives de la flore intestinale normale de l'abeille et plus précisément du « core microbiota » (voir tableau 2). Pour ce faire, une identification génétique très précise du candidat probiotique est indispensable. En effet, d'une espèce

à l'autre, les souches à l'intérieur d'une même espèce bactérienne sont différentes et donc n'utilisent pas les mêmes substrats et ne produisent pas les mêmes molécules. Pour ne citer qu'un exemple, les espèces de *Lactobacillus* présents chez l'Homme ne sont pas celles de l'abeille. Cette différence tient essentiellement à deux particularités de l'abeille : tout d'abord, l'adhésion à la membrane péritrophique, structure empêchant tout contact direct des bactéries avec les cellules intestinales ; ensuite, les grandes variations de température de l'abdomen de l'abeille.

Il y a donc encore matière à recherche pour proposer des probiotiques réellement bénéfiques grâce à leur adéquation à la flore intestinale de l'abeille.

4– L'utilisation de compléments protéinés ou vitaminés

Quand la colonie d'abeilles est en activité normale, la flore intestinale participe à la synthèse de tous les acides aminés non essentiels en même temps que les cellules de l'organisme. Les acides aminés essentiels, non synthétisés par l'abeille, proviennent des apports alimentaires en pollens.

En cas de sévère carence en pollen, une supplémentation en protéines ou en acides aminés, éléments constitutifs des protéines, est souvent imaginée bien qu'elle soit complexe dans sa conception et dans sa réalisation : s'agit-il de couvrir des besoins d'entretien, c'est-à-dire nécessaires au seul maintien de la force de la colonie pendant une période sans récolte ; ou bien des besoins pour la ponte de la reine ; ou encore des besoins pour soutenir l'accroissement du couvain ?



Pain d'abeille.
Sa flore bactérienne est utile pour sa conservation dans l'alvéole. Elle œuvre aussi comme une prédigestion à celle de l'abeille.

Les acides aminés essentiels pour l'abeille

Quels sont ces acides aminés essentiels que l'abeille ne peut synthétiser dans ses cellules ? Ils sont au nombre de 10 : arginine, histidine, isoleucine, leucine, lysine, méthionine, phénylalanine, thréonine, tryptophane et valine. Toutefois, une des bactéries de la flore intestinale, *Bartonella apis*, est capable de synthétiser la phénylalanine et le tryptophane (Kesnerova *et al.* 2020)

La réserve d'acides aminés essentiels dans les cellules, aussi bien celles des formes immatures que celles des adultes, se fait par la synthèse de protéines spécifiques à haut poids moléculaire, les hexamérines, et aussi par d'autres ayant en plus un rôle de transport de molécules comme la vitellogénine, les arylphorines, la transferrine

TABLEAU 3. Composition en acides aminés de différents pollens...

	Vitellogénine	Hexamérine 70 a	Pollen Saule Marsault
	npsa.lyon.inserm.fr	Martins J, 2008	Vanderplanck M, 2014
	en % a a ess	en % a a ess	% a a ess/ mat sèche
ac. aminés essentiels			
arginine	9,03	7,2	14,87
histidine	4,29	4,54	7,43
isoleucine	11,35	17,11	10,04
leucine	17,41	21,44	16,17
lysine	15,21	15,88	12,82
méthionine	7,27	4,12	5,95
phénylalanine	7,27	14,85	10,22
thréonine	12,11	7,84	10,04
tryptophane	1,99	3,3	non dosé
valine	14,22	3,71	12,45
	100,15	99,99	99,99
ac. aminés en g/kg			187
ac. aminés essentiels en g/kg			96

Source : l'auteur.

(Isani *et al.* 2023). Des quatre hexamérines, seule la 70a est présente chez les formes immatures de toutes les castes mais seulement chez les ouvrières adultes (Martins *et al.* 2010). La composition en acides aminés essentiels diffère selon la protéine de stockage (voir tableau 3).

Dans l'alimentation de l'ouvrière, les pollens apportent les acides aminés essentiels et d'autres non essentiels, aussi bien en début de saison apicole qu'en sa fin (voir Penin, 2023) ainsi que le montrent les compositions de 3 pollens : saule Marsault, un des premiers disponibles hors zone méditerranéenne, colza favorisant l'accroissement du couvain et callune en fin de saison.

... de suppléments protéiques du commerce et d'œuf de poule.

Pollen de colza	Pollen de callune	Promotor L apis	Beewell Aminoplus	Jaune Œuf de poule
Taha E, 2019	Vanderplanck M, 2014		Glavinic U, 2017	Attia Y., 2020
% a a ess/ mat sèche	% a a ess/ mat sèche	% a a ess/ mat sèche	% a a ess/ mat sèche	% a a ess/ mat sèche
5,85	14,38	12,59	24,22	11,58
6,91	5,64	3,14	1,81	4,70
12,23	10,30	11,14	11,57	10,86
22,07	17,10	16,71	12,86	18,81
14,10	11,27	13,33	19,24	15,22
0,80	5,83	3,27	4,71	4,65
4,79	11,27	8,85	2,55	7,25
9,84	10,88	12,26	7,08	12,55
1,60	non dosé	non dosé	2,75	1,61
21,81	13,41	18,72	13,21	12,76
100,00	100,09	100,01	100,00	100
122	135	134	140	116
51	67	57	52	81



© Renato Pellizzaro

Le pollen de saule est le plus riche en acides aminés essentiels.

Le pollen de saule Marsault est le plus riche en acides aminés essentiels, 96 g/kg de matière sèche, alors que le colza en apporte 51 et la callune 67. Les pourcentages des différents acides aminés sont globalement semblables pour le saule Marsault et la callune. Curieusement, les spectres de ces deux pollens sont aussi assez proches de celui du jaune ou du blanc d'œuf de poule, le blanc étant quantitativement moins riche que le jaune en acides aminés essentiels, respectivement 81 g/kg et 50 g/kg (voir tableau 3).

L'équilibre entre acides aminés et glucides

Dans la perspective d'un nourrissage, un équilibre entre acides aminés essentiels et glucides est à respecter. Il est variable selon la fonction de l'ouvrière adulte. Paoli *et al.* (2014) montrent l'importance de cet équilibre sur un critère de longévité des ouvrières. Les butineuses tolèrent mal un sirop additionné d'acides aminés essentiels même à des concentrations de 1/500 alors que les nourrices ne sont pas affectées à des concentrations de 1/100. Pour obtenir cette concentration molaire de 1/100, les auteurs mélangent les 10 acides aminés essentiels, chacun à la concentration molaire de 1/1000.

Après conversion des concentrations molaires en masse, un litre de sirop à 342 g/L de saccharose contient : 0,174 g d'arginine ; 0,155 g d'histidine ; 0,131 g d'isoleucine ; 0,131 g de leucine ; 0,146 g de lysine ; 0,149 g de méthionine ; 0,165 g de phénylalanine ; 0,119 g de thréonine ; 0,204 g de tryptophane et 0,117 g de valine. La teneur totale en acides aminés essentiels (1,491 g) est donc largement inférieure à celles des pollens. De plus, ces concentrations d'acides aminés essentiels, toutes égales à 10 %, ne se retrouvent dans aucun des pollens cités dans le tableau 3. Même si ces essais de laboratoire sont éloignés du terrain, ils mettent en évidence que les concentrations en acides aminés essentiels incorporés dans une solution **sucrée** ne devraient pas trop s'éloigner de celles du miel, soit environ 0,1 g/kg au total, pour garantir une absence de toxicité par surdosage.

L'apport en vitamines B

Comme l'avaient souligné Haydak et Dietz en 1972, l'apport en acides aminés essentiels doit se compléter avec des vitamines B. En effet, les besoins en vitamines B sont permanents pour tous les membres de la colonie d'abeilles. Les vitamines B1, B2, B3, B5, B6, B8 interviennent dans la synthèse et l'utilisation des glucides, lipides et protéines, en tant que molécules accélérant les réactions enzymatiques. Les vitamines B9 et B12 ont un rôle particulier dans la synthèse et la réparation de l'ADN et de l'ARN. Les besoins cellulaires sont couverts par les pollens à des taux variant entre 1 et 100 mg/kg selon la vitamine, ainsi que par les bactéries de la flore intestinale capables de les synthétiser (voir tableau 4).

Ces taux naturels sont à respecter car l'excès en vitamine B est toxique. Pour une formulation expérimentale de vitamines B proche de celle des pollens mais légèrement plus concentrée (voir tableau 4), Brown *et al.* (2022) notent déjà une perte de poids des ouvrières voire même des mortalités.

“

Le nourrissage doit respecter un équilibre entre acides aminés essentiels, glucides, vitamines...

TABLEAU 4. Productions bactériennes et apports alimentaires en vitamines B.

	Thiamine	Riboflavine	Niacine
	vit B1	vit B2	vit B3
Gilliamella apicola	oui	oui	abs
Lactobacillus Firm 4	abs	abs	abs
Lactobacillus Firm 5	abs	oui	abs
Bifidobacterium asteroïdes	abs	abs	abs
Snodgrassella alvi	oui	oui	oui
Bartonella apis	oui	oui	abs
Frischella perrara <i>Kwong & Moran 2016</i>	oui	oui	abs
Pollens en mg/kg <i>Elsayeh W, 2022</i>	6 à 34	6 à 20	40 à 120
Formulation la moins toxique <i>Brown A, 2022</i>	10	20	200
Beewell AminoPlus en mg/kg <i>Glavinic U, 2017</i>	200	800	2400
Promotor L Apis en mg/kg	1750	2500	16 250

Source : l'auteur.

L'apport en stérols indispensables

Parmi les 25 stérols identifiés dans les pollens, certains sont indispensables à l'abeille car elle ne peut les synthétiser bien qu'ils aient des rôles biologiques importants. D'une façon générale, ils influencent l'espérance de vie des abeilles adultes, mais ils ont aussi des rôles plus spécifiques. En cas de basses températures, le cholestérol et le 24 méthylènecholestérol sont des molécules protectrices des membranes cellulaires (Furse *et al.* 2023). Pour le couvain, le 24 méthylènecholestérol et le campistérol sont critiques pour assurer son développement car ils sont des précurseurs indispensables à la synthèse des hormones de mue (makistéron A et ecdysone). L'apport alimentaire en pollen revêt donc une importance particulière pour ces stérols. Mais tous les pollens n'ont pas la même teneur en stérols (voir tableau 5). La variation est encore plus nette pour l'œuf de poule, souvent utilisé dans des succédanés protéiques : son blanc ne contient aucun stérol contrairement au jaune.

Panthothen	Pyridoxine	Biotine	Folate	Cobalamine
vit B5	vit B6	vit B8	vit B9	vit B12
abs	oui	abs	oui	abs
abs	abs	abs	abs	oui
abs	abs	abs	abs	abs
abs	abs	abs	abs	abs
oui	oui	abs	oui	abs
abs	oui	abs	abs	abs
abs	abs	abs	oui	abs
5 à 20	2 à 9	0,7	3 à 22	abs
50	20	0,8	3	0,04
1200	200	abs	abs	1
7500	1125	1	abs	abs



L'emplacement
des ruchers
détermine la
diversité et
la qualité des
pollens.

TABLEAU 5. Teneur en stérols de différents pollens.

Origine du pollen	Saule Marsault	Colza	Trèfle des prés	Tournesol	Callune
Stérols totaux en mg/kg	5 000	35 000	10 000	4500	18 000
Cholestérol en mg/kg	70	530	260	90	1130
24 méthylène cholestérol et campesterol	230	17 000	5 800	0	290

Source : adapté de Vanderplanck M, 2020.

Alors sur quelles bases choisir une supplémentation ?

L'idée d'une supplémentation en probiotiques est séduisante. Toutefois, un probiotique doit répondre aux conditions suivantes :

- être constitutif de la flore intestinale de l'abeille et non d'autres espèces animales ;
- être précisément identifié par son génome ;
- être ni pathogène, ni toxique ;
- être capable d'adhérer à la membrane péritrophique dans le cas de l'abeille.

Actuellement, aucun des probiotiques proposés dans le commerce ne garantit ces conditions.

Pour les autres types de supplémentation, il faut en évaluer la nécessité et l'utilisation qu'on veut en faire, comme il a été dit précédemment : pallier une carence momentanée en pollen, stimuler le développement de la colonie, préparer l'hivernage ?

Dans le cas d'une carence momentanée en pollen, la composition en acides aminés essentiels des pollens de saule Marsault et de callune pourrait servir de guide car le couvain est réduit au moment de leur récolte.

Pour stimuler l'accroissement du couvain, la composition en acides aminés du pollen de colza serait plus pertinente, d'autant plus que sa teneur en stérols indispensables couvre mieux les besoins spécifiques du développement du couvain.

Pour préparer l'hivernage, la teneur en cholestérol du pollen de callune donne une indication de son intérêt pour la résistance des abeilles au froid et donc pour le maintien de la grappe hivernale.

La question du meilleur vecteur pour l'administration des acides aminés essentiels est trop souvent sous-estimée. Une simple dilution dans du sirop présente des risques car une concentration trop élevée de ceux-ci est défavorable à la colonie. D'ailleurs, l'apport alimentaire naturel se fait par le pollen, riche en acides aminés alors que le nectar en contient très peu, de l'ordre de 100 mg/kg.

Toujours dans cette logique de réussir à bien choisir la composition des pollens en l'absence de probiotiques certifiés, les concentrations en vitamine B d'une supplémentation sont à déterminer rigoureusement afin d'éviter une hypervitaminose qui pourrait provoquer des mortalités (voir tableau 4).

Quant aux stérols indispensables, à savoir campestérol et 24 méthylènecholestérol, ils seraient conseillés dans une supplémentation à taux élevé, si on recherche un accroissement du couvain. En revanche, le cholestérol serait favorable à un meilleur hivernage.

Beaucoup d'autres nutriments et vitamines sont aussi apportés par le contenu cellulaire des pollens et par leurs parois. Ils ont donc une valeur biologique bien meilleure que les succédanés. En pratique, la réutilisation de pollens secs ou congelés serait une solution naturelle plus efficace, à la condition qu'ils proviennent de colonies indemnes de maladies et non exposées à des toxiques. Techniquement parlant, l'éclatement du grain est nécessaire afin que tous les éléments du contenu pollinique soient accessibles à la flore intestinale, une opération très facilement réalisable par une humidification du pollen sec à la température du réfrigérateur et pendant quelques heures.



**Candi additionné
de pollen, albumine,
vitamines et sels minéraux.**

Conclusion : quelles recommandations dans un contexte difficile pour l'apiculture ?



Abeille se nourrissant de miel.

© Jean-François Cart

L'étude de la composition de la flore intestinale de l'abeille a enregistré des avancées remarquables grâce aux techniques modernes d'étude du génome et de son expression. Il en découle une meilleure compréhension de son importance dans le maintien d'un bon état général de la colonie, bien qu'il reste encore beaucoup à découvrir.

Dans la pratique courante de l'apiculture, ces avancées permettent déjà de réfléchir à de meilleures solutions pour la complémentation et la supplémentation des colonies en cas de disette prévisible, ou en tant que mesure d'urgence après des événements climatiques inhabituels. La flore intestinale serait aussi à restaurer par de vrais probiotiques lors d'affaiblissement d'origine toxique du cheptel, comme le montrent des publications récentes.

L'apport énergétique est couvert par des sucres simples (glucose, fructose) et ne devrait pas faire l'objet d'un mélange avec une supplémentation en protéines. Pour cette dernière, une des meilleures solutions reste toujours l'apport de pollens, même secs ou congelés, à condition qu'ils soient éclatés et non incorporés à une solution sucrée. Quant aux probiotiques proposés actuellement, ils ne sont pas adaptés aux particularités de la flore intestinale de l'abeille.

Enfin, dans une perspective de maintien d'une apiculture naturelle dans des écosystèmes préservés ou dans des systèmes agronomiques gérés durablement, gardons à l'esprit que traiter au mieux les conséquences des inévitables perturbations est évidemment nécessaire, sans oublier qu'en éliminer les causes l'est tout autant, mais cette réflexion sort du cadre de la technique apicole !

Bibliographie

- Alberoni D. *et al.*, 2016, « Beneficial microorganisms for honey bees: problems and progresses », *Applied Microbiology and Biotechnology*, Vol. 100(22).
- Anderson K.E. *et al.*, 2023, « Social interaction is unnecessary for hindgut microbiome transmission in honey bees: the effect of diet and social exposure on tissue-specific microbiome assemblé », *Microbial Ecology*, Vol. 85(4).
- Bonilla-Rosso G. *et al.*, 2019, « Acetobacteraceae in the honey bee gut comprise two distant clades with diverging metabolism and ecological niches », consultable sur www.biorxiv.org.
- Brown A. *et al.*, 2022, « The dose makes the poison: feeding of antibiotic-treated winter honey bees, *Apis mellifera*, with probiotics and b-vitamines », *Apidologie*, Vol. 53.
- Callegari M. *et al.*, 2021, « Compartmentalization of bacterial and fungal microbiomes in the gut of adult honeybees. *NPJ Biofilms and Microbiomes*, Vol. 7(1).
- Furse S. *et al.*, 2023, « Sterol and lipid metabolism in bees », *Metabolomics*, Vol. 19.
- Haydak M. & Dietz A., 1972, « Cholesterol, pantothenic acid, pyridoxine and thiamine requirements of honeybees for brood dring », *Journal of Apicultural Research*, Vol. 11(2).
- Hroncova Z. *et al.*, 2019, « In-hive variation of the gut microbial composition of honey bee larvae and pupae from the same oviposition time », *BMC Microbiology*, Vol. 19.
- Isani G. *et al.*, 2023, « SDS-PAGE-Based Quantitative Assay of Hemolymph Proteins in Honeybees: Progress and Prospects for Field Application ». *International Journal of Molecular Sciences*, Vol. 24(12).
- Martins J. *et al.*, 2010, « The four hexamerin genes in the honey bee: structure, molecular evolution and function deduced from expression patterns in queens, workers and drones », *BMC Molecular Biology*, Vol. 11.
- Kakumanu M.L. *et al.*, 2016, « Honey bee gut microbiome is altered by in-hive pesticide exposures », *Frontiers in Microbiology*, Vol. 7.
- Kesnerova L. *et al.*, 2020, « Gut microbiota structure differs between honeybees in winter and summer », *The ISME Journal*, Vol. 14(3).
- Kovac H. *et al.*, 2007, « Respiration of resting honey bees », *Journal of Insect Physiology*, Vol. 53(12).
- Kwong W. et Moran N., 2016, « Gut microbial communities of social bees », *Nature Reviews Microbiology*, Vol. 14(6).
- Li W.L., Huang Q. *et al.*, 2023, « Gut microbiota-driven regulation of queen bee ovarian metabolism », *Microbiology Spectrum*, Vol. 11(5).
- Li C., Tang M. *et al.*, 2022, « Community dynamics in structure and function of honey bee gut bacteria in response to winter dietary shift », *mBio*, Vol. 13(5).
- Liberti J. *et al.*, 2022, « The gut microbiota affects the social network of honeybees », *Nature Ecology & Evolution*, Vol. 6.
- Martins J. *et al.*, 2010, « The four hexamerin genes in the honey bee: structure, molecular evolution and function deduced from expression patterns in queens, workers and drones », *BMC Molecular Biology*, Vol. 11.
- Munoz-Colmenero M. *et al.*, 2020, « Differences in honey bee bacterial diversity and composition in agricultural and pristine environments – a field study », *Apidologie*, Vol. 51.

Paoli P. *et al.*, 2014, «Nutritional balance of essential amino acids and carbohydrates of the adult worker honeybee depends on age», *Amino Acids*, Vol. 46(6).

Penin F., 2023, «Protéines, acides aminés essentiels et substituts de pollen : quels enjeux pour l'apiculteur ? », *La Santé de l'Abeille* n° 314.

Powell J.E. *et al.*, 2018, « Modulation of the honey bee queen microbiota: Effects of early social contact », *PLoS ONE*, Vol. 13(7).

Powell J.E. *et al.*, 2023, « The microbiome and gene expression of honey bee workers are affected by a diet containing pollen substitutes », *PLoS ONE*, Vol. 18(5).

Raymann K. *et al.*, 2017, «Antibiotic exposure perturbs the gut microbiota and elevates mortality in honeybees », *PLoS Biololgy*, Vol. 15(3).

Rembold H. *et al.*, 1980, «Characterization of post embryonic developmental stages of the female castes of the honey bee *Apis mellifera* », *Apidologie*, Vol. 11 (1).

Vanderplanck M *et al.*, 2014, « How Does Pollen Chemistry Impact Development and Feeding Behaviour of Polylectic Bees? », *PLoS ONE*, Vol. 9(1).

Vanderplanck M *et al.*, 2020, « Sterol addition during pollen collection by bees: another possible strategy to balance nutrient deficiencies? », *Apidologie*, Vol. 51.

Vasquez A. *et al.*, 2012, «Symbionts as major modulators of insect health: lactic acid bacteria and honeybees », *PLoS ONE*, Vol. 7(3).

Vojvodic S. *et al.*, 2013, « Microbial gut diversity of Africanized and European honey bee larval instars » *PLoS ONE*, Vol. 8(8).

Rouzé R. *et al.*, 2019, «The honeybee gut microbiota is altered after chronic exposure to different families of insecticides and infection by *Nosema ceranae* », *Microbes and Environments*. Vol. 34 (3).

Zheng H *et al.*, 2017, « Honeybee gut microbiota promotes host weight gain via bacterial metabolism and hormonal signaling », *PNAS*, Vol. (114)(18).

Zheng H. *et al.*, 2019, « Division of labor in honey bee gut microbiota for plant polysaccharide digestion », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, Vol 116 (51).

Vanderplanck M *et al.*, 2014, « How Does Pollen Chemistry Impact Development and Feeding Behaviour of Polylectic Bees? », *PLoS ONE*, Vol. 9(1).

Vanderplanck M *et al.*, 2020, « Sterol addition during pollen collection by bees: another possible strategy to balance nutrient deficiencies? », *Apidologie*, Vol. 50. ●