

royalsocietypublishing.org/journal/rsbl

Recherche



Citez cet article :Dobelmann J, Felden A et Lester PJ. 2023

Une fourmi invasive augmente la charge de virus des ailes déformées chez les abeilles mellifères. *Biol. Lett.* 19 : 20220416.

<https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0416>

Reçu : 8 septembre 2022

Accepté : 14 décembre 2022

Domaines :

écologie, santé et maladies et épidémiologie, biologie moléculaire

Mots clés:

virus de l'aile déformée, fourmi argentine, abeille domestique, invasion, dynamique des agents pathogènes

Auteur de la correspondance :

Jana Dobelmann

e-mail : jana.dobelmann@uni-ulm.de

Du matériel électronique supplémentaire est disponible en ligne sur <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.vers6360043>.

Une fourmi invasive augmente la charge virale des ailes déformées chez les abeilles domestiques

Jana Dobelmann^{1,2}, Antoine Felden¹ et Philip J. Lester¹

¹École des sciences biologiques, Victoria University of Wellington, Wellington 6012, Nouvelle-Zélande

²Institut d'écologie évolutive et de génomique de la conservation, Université d'Ulm, Ulm 89081, Allemagne

JD, 0000-0002-6742-0945 ; AF, 0000-0002-8499-0739 ; PJJ, 0000-0002-1801-5687

La majorité des espèces envahissantes sont surtout connues pour leurs effets prédateurs. Cependant, de nombreux prédateurs introduits peuvent également constituer d'importants réservoirs d'agents pathogènes. Les virus associés aux abeilles domestiques se trouvent chez diverses espèces d'arthropodes, notamment les fourmis envahissantes. Nous avons examiné comment la fourmi argentine, envahissante à l'échelle mondiale (*Lineépithème humile*), qui peut atteindre des densités élevées et infester les ruches, est associée à la dynamique des agents pathogènes chez les abeilles mellifères. Les charges virales du virus de l'aile déformée (DWV), qui a été associée à des millions de décès de ruches dans le monde, et du virus des cellules royales noires ont considérablement augmenté chez les abeilles en présence de fourmis invasives. Les infections microsporidiennes et trypanosomatides, qui sont plus spécifiques aux abeilles, n'ont pas été affectées par l'invasion des fourmis. Le virome des abeilles réalisé en automne a révélé que le DWV était le virus prédominant avec les niveaux d'infection les plus élevés et qu'aucun virus associé aux fourmis n'infectait les abeilles. Les retombées virales provenant des fourmis pourraient augmenter les infections chez les abeilles. De plus, les attaques de fourmis pourraient constituer un facteur de stress important pour les colonies d'abeilles, susceptible d'affecter la sensibilité au virus. Cette dynamique virale est un effet caché des fourmis nuisibles, ce qui pourrait avoir un impact significatif sur l'émergence de maladies chez ce pollinisateur économiquement important. Notre étude met en évidence un effet peut-être négligé des invasions d'espèces : les changements dans la dynamique des agents pathogènes.

1. Introduction

Les espèces envahissantes sont peut-être mieux connues pour leurs impacts en tant que prédateurs et compétiteurs, entraînant directement le déclin de l'abondance des espèces, voire leur extinction [1,2]. Cependant, les introductions d'espèces peuvent également induire des changements dans les communautés d'agents pathogènes [3] qui peuvent jouer un rôle clé dans l'émergence de maladies dans les systèmes multi-hôtes et multi-pathogènes [4,5]. Par exemple, les parasites protozoaires des bourdons invasifs facilitent la propagation de la maladie chez les bourdons indigènes d'Amérique du Sud [6] et les visons introduits contribuent à la maladie chez les loutres britanniques indigènes en contractant des infections par trématodes [7]. Une telle dynamique de débordement ou de débordement dans laquelle les hôtes introduits augmentent les agents pathogènes chez les espèces locales ou indigènes est souvent négligée dans l'invasion d'espèces [8].

Les maladies virales émergentes ont été associées à la perte d'un pollinisateur d'importance mondiale, l'abeille domestique occidentale (*Apis mellifera*) [9-11]. De nombreuses maladies chez les abeilles sont causées par des virus à ARN simple brin de sens positif [12], dont certains peuvent se multiplier et entraîner la mort des colonies [10,11]. Le virus de l'aile déformée (DWV), par exemple, est un virus à ARN considéré comme le principal suspect dans la mort de millions de colonies d'abeilles mellifères à l'échelle mondiale. *Varroa*-la transmission médiée a provoqué des changements spectaculaires dans le paysage viral des abeilles mellifères et d'autres arthropodes [13-16]. Le DWV et d'autres virus de l'abeille ne sont pas spécifiques à l'hôte et ont été trouvés chez une grande variété d'arthropodes, notamment les araignées, les blattes et les fourmis [17-20], avec une répllication virale active chez certaines espèces d'hyménoptères [13,21]. Les guêpes envahissantes, par exemple, contractent le DWV via

s'attaquant aux abeilles mellifères [16]. De même, s'attaquer au couvain, se nourrir d'abeilles mortes ou voler du miel pourrait exposer les fourmis envahissantes à des virus hébergés par les abeilles [22,23] et conduire les abeilles à être exposées à des agents pathogènes hébergés par les fourmis. Au moins cinq virus communs de l'abeille ont été détectés chez des espèces de fourmis, dont le DWV et le virus des cellules noires de la reine (BQCV) [18,24-28].

La fourmi argentine (Lineépithème humile) est une espèce envahissante répartie à l'échelle mondiale qui forme des supercolonies denses contenant plusieurs millions d'individus [29,30]. Leur invasion peut modifier considérablement les communautés réceptrices, les mécanismes de changement biotique étant historiquement attribués à la compétition, à la prédation et à la formation d'interactions mutualistes (30-32). Nous visons ici à tester si les fourmis argentines perturbent les infections pathogènes dans les communautés réceptrices. En utilisant les abeilles domestiques comme système d'étude, nous démontrons que les fourmis argentines invasives, observées pour la première fois en Nouvelle-Zélande en 1990 [33], peuvent exacerber les infections pathogènes dans les communautés réceptrices.

2. Matériel et méthodes

(a) Montage expérimental et échantillonnage

Au cours de l'été austral de janvier 2019, 18 ruches d'un rucher argentin exempt de fourmis ont été déplacées vers six sites de la région du Northland, en Nouvelle-Zélande, dont la moitié avec des incursions connues de fourmis argentines, en plaçant trois ruches dans chaque site (matériel électronique supplémentaire, figure S1). La présence des espèces de fourmis a été établie en disposant des appâts sucrés pendant 30 minutes dans une grille de quatre par cinq, chaque appât étant espacé de 1 m. Glabre à Ochettus et Nylandériasp. les fourmis ont été trouvées en faible nombre dans des sites sans fourmis argentines, alors qu'aucune autre espèce de fourmi n'a été observée lorsque des fourmis argentines étaient présentes. Les collectes mensuelles d'abeilles ouvrières adultes sur les cadres de couvain ont eu lieu de janvier à août, sauf en juillet. Les fourmis ont été échantillonnées dans les sentiers de recherche de nourriture des ruches. Tous les échantillons ont été immédiatement congelés dans un expéditeur sec d'azote liquide (Taylor-Wharton, USA). Destruiteur de Varroales populations ont été contrôlées en mai ou juin à l'aide de Bayvarol® (Bayer New Zealand Limited, Nouvelle-Zélande) et sont restées inférieures à un acarien pour 100 abeilles tout au long de l'expérience. Les abeilles butineuses de retour ont été comptées comme indicateur de l'effort de recherche de nourriture (détails dans le matériel électronique supplémentaire, M1).

(b) Extraction d'ARN, transcription inverse et quantification d'agents pathogènes

Les échantillons de fourmis et d'abeilles ont été lavés respectivement avec 10 ml et 500 µl de solution saline tamponnée au phosphate (pH 7,4, Ambion, Texas, États-Unis), afin de réduire la détection de virus contaminant la surface. Des échantillons de 25 abeilles (sauf 12 en janvier et 20 en février) ou 50 fourmis ont été homogénéisés dans un broyeur à billes (Precellys Evolution, Bertin Technologies, France). Un échantillon de 0,5 g d'homogénat d'abeille a été ajouté à 600 µl de réactif TRIzol® (Life Technologies, Californie, USA), tandis que les fourmis ont été directement homogénéisées dans 500 µl de réactif TRIzol®. Les volumes d'homogénats TRIzol® utilisés dans les extractions d'ARN étaient de 350 µl pour les abeilles et de 450 µl pour les fourmis. Nous avons utilisé le kit Direct-zol RNA Miniprep Plus (Zymo Research, Californie, États-Unis), comprenant la digestion par la DNase. L'ARN a été élué dans 100 µl d'eau sans nucléase et mesuré sur un NanoPhotometer® (NP80, Implen, Allemagne).

La PCR quantitative (qPCR) a été utilisée pour examiner le BQCV, le DWV et le Kashmir bee virus (KBV), qui sont les virus courants.

largement observé chez les abeilles en Nouvelle-Zélande [34], Nosema ceranae et Lotmaria passim infections chez les abeilles avec Protéine 1 liée à l'actine d'Apis mellifera (accession GenBank : NM_001185145) a été utilisée pour la normalisation du titre d'agent pathogène (amorces dans le matériel supplémentaire électronique, tableau S1). Des réactions en double ont été exécutées à l'aide de PowerUp™ SYBR™ Green Master Mix (Applied Biosystems, ThermoFisher Scientific, USA) dans un volume de 20 µl contenant environ 40 ng d'ADN complémentaire sur un StepOne™ Cycleur PCR en temps réel (Applied Biosystems, ThermoFisher Scientific, USA). Le cyclage a suivi le mode de cyclage rapide, y compris une étape de courbe de fusion pour confirmer l'amplification d'un seul produit (matériau supplémentaire électronique, M2). Quantification des cycles (C_q) les valeurs supérieures à 35 ont été exclues pour éviter une fausse détection due à une amplification en fin de cycle. Chez les fourmis, TaqMan™ Des cartes Array avec le Master Mix TaqMan Fast Advanced sur un système PCR en temps réel QuantStudio 7 (tous Applied Biosystems, ThermoFisher Scientific, USA) ont été utilisées pour examiner le BQCV, le KBV et le DWV chez les fourmis, et normalisées par rapport à Sous-unité Dynactine 4 (Accession GenBank : LOC105671957). La charge pathogène a été calculée à $2^{-\Delta C_q}$ [35]. Des échantillons ont été collectés six mois après le déplacement des ruches (juin) et ont été utilisés dans Illumina 100 pb RNA-seq pour comparer les viromes de ruche avec et sans fourmis argentines (matériel électronique supplémentaire, S3).

(c) Analyses statistiques

La survie de la ruche a été examinée à l'aide d'un test de log-rank et des courbes de survie de Kaplan – Meier à l'aide du packagemineur de survie dans R v3.6.3 [36,37]. Les infections et l'activité de recherche de nourriture des abeilles ont été analysées à l'aide d'une analyse de variance multivariée permutatoire (PERMANOVA) dans levégétalienpackage avec les distances de Manhattan [38]. La charge pathogène ou le nombre de butineuses de retour ont été utilisées comme variable de réponse. Traitement T (fourmis contre pas de fourmis), le temps M (mois), interaction traitement-temps T × M, et le site S Les effets fixes étaient imbriqués dans le traitement. Les analyses ont été effectuées avec 999 permutations et limitées à des points temporels pour tenir compte des mesures répétées des mêmes ruches [37].

3. Résultats

(a) Survie de la ruche et activité de recherche de nourriture

Dans deux sites sur trois abritant des fourmis argentines, les fourmis se nourrissaient sur les ruches moins de 6 heures après la mise en place des ruches. Dans le troisième site, nous avons trouvé des fourmis sur les ruches à partir du mois de mars. Nous avons observé des fourmis piller les magasins de nourriture, attaquer le couvain d'abeilles et fouiller les abeilles adultes mortes. Les abeilles semblaient en détresse (figure 1). Les trois sites témoins sont restés exempts de fourmis argentines tout au long de l'expérience. La mortalité des ruches n'était pas statistiquement affectée par la présence de fourmis (test du log-rank : $p = 0,878$; matériel électronique supplémentaire, figure S2) ; cependant, seules six ruches sur 18 ont survécu jusqu'à la fin de l'hiver en août. Deux ruches étaient vides en février ; nous avons observé de nombreuses fourmis à l'intérieur des deux ruches en janvier, ce qui indique que les abeilles se sont enfuies (comme observé dans [39]). Varroa les niveaux ne différaient pas entre les traitements (PERMANOVA : $F = 0,001$, $R_2 = 0,00002$, $p = 0,926$), mais l'effort de recherche de nourriture des abeilles était 1,6 fois plus élevé dans les ruches abritant des fourmis argentines ($F = 6,206$, $R_2 = 0,050$, $p = 0,016$; détails dans le matériel électronique supplémentaire, M1 et figure S3).

(b) Infections pathogènes

Les titres de DWV chez les abeilles différaient significativement entre les traitements (PERMANOVA : $F = 4,653$, $R_2 = 0,046$, $p = 0,026$) et

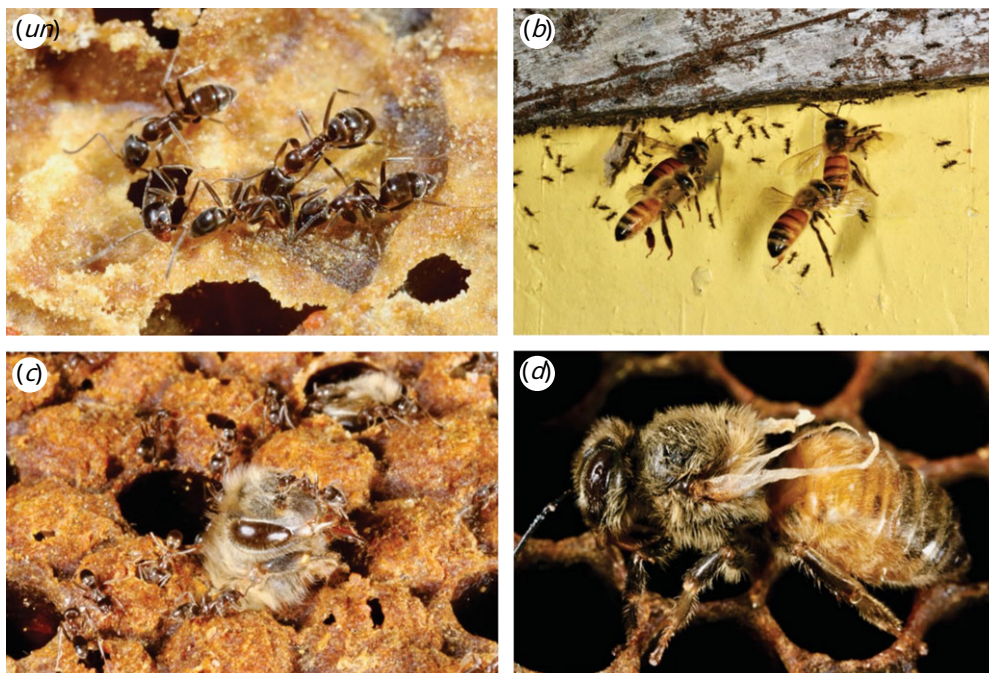


Figure 1. (a) Fourmis argentines en quête de nourriture dans une ruche. (b) Les abeilles survolent les fourmis qui entrent dans une ruche. (c) Les fourmis entourent une jeune abeille adulte alors qu'elle sort de sa cellule. (d) Une abeille atteinte du DWV. Crédits photo : Phil Lester.

a montré une forte variation saisonnière (figure 2un). Dans les sites envahis par les fourmis argentines, le DWV chez les abeilles a atteint des niveaux extrêmement élevés entre l'automne et le début de l'hiver par rapport aux sites sans ces fourmis (figure 2). Les titres viraux différaient également entre les sites et les mois d'échantillonnage ($F_s=43.324$, $R_{s^2}=0.131$, $p_s=0.007$, $F_M=2.324$, $R_{M^2}=0.114$, $p_M=0.006$) sans interaction significative entre le traitement et le temps ($F_{T \times M}=1.837$, $R_{T \times M^2}=0.090$, $p_{T \times M}=0.074$). Les niveaux de BQCV étaient élevés. est en été et diminue vers l'automne et l'hiver (figure 2b). Dans l'ensemble, les titres de BQCV étaient plus élevés chez les abeilles lorsque des fourmis argentines étaient présentes ($F_T=3.420$, $R_{T^2}=0.044$, $p_T=0.004$). Les titres viraux étaient également affectés par le temps ($F_M=0.578$, $R_{M^2}=0.037$, $p_M=0.046$), mais pas par le temps de traitement site d'interaction ou d'échantillonnage ($F_{T \times M}=0.708$, $R_{T \times M^2}=0.045$, $p_{T \times M}=0.652$; $F_s=1.382$, $R_{s^2}=0.071$, $p_s=0.184$). KBV était moins répandu et détecté d'avril à juin dans les ruches de deux sites abritant des fourmis argentines (figure 2c). BQCV, DWV et KBV ont été trouvés dans toutes les colonies de fourmis en janvier et ont montré une grande variation de leurs titres tout au long de l'expérience (matériel électronique supplémentaire, figure S4).

Chez les abeilles, la microsporidie *N. ceranae* et le trypanosomatidé *L. passim*, a montré une prévalence élevée en janvier et les niveaux d'infection n'ont pas été affectés par les fourmis argentines (Figure 2d,e, *N. ceranae* : $F_T=0.732$, $R_{T^2}=0.009$, $p_T=0.451$; *L. passim* : $F_T=1.697$, $R_{T^2}=0.018$, $p_T=0.217$). *Nosema ceranae* les niveaux d'infection n'étaient pas non plus affectés par le site d'échantillonnage, temps, ni l'interaction traitement-temps ($F_M=0.558$, $R_{M^2}=0.036$, $p_M=0.567$; $F_s=0.890$, $R_{s^2}=0.046$, $p_s=0.489$; $F_{T \times M}=1.492$, $R_{T \times M^2}=0.096$, $p_{T \times M}=0.094$). Niveaux d'infections de *L. passim* différaient selon les sites d'échantillonnage et le moment points ($F_M=0.821$, $R_{M^2}=0.043$, $p_M=0.005$; $F_s=4.136$, $R_{s^2}=0.172$, $p_s=0.006$) sans interaction significative ($F_{T \times M}=2.120$, $R_{T \times M^2}=0.111$, $p_{T \times M}=0.066$).

En utilisant le séquençage d'ARN chez des abeilles collectées six mois après le début de l'expérience, nous avons détecté 10 virus associés aux abeilles et aucun virus associé aux fourmis. Non

des changements significatifs dans le virome ont été constatés (matériel électronique supplémentaire, tableau S3 et figures S5 et S6).

4. Discussion

Les espèces envahissantes, dont les fourmis argentines, sont bien connues pour leur influence négative sur la biodiversité à travers la compétition, la prédation et la formation d'interactions mutualistes [30,31]. Comme plusieurs études ont établi un lien entre les fourmis et les agents pathogènes des pollinisateurs [20,22,25,27] et que les apiculteurs signalent des pertes de ruches dues aux fourmis [40], notre objectif était de déterminer si cette fourmi invasive pouvait également affecter la dynamique des agents pathogènes des pollinisateurs. Nous montrons que les titres de virus, y compris ceux du DWV, un virus lié à la mort de millions de ruches dans le monde [13,14], ont augmenté chez les abeilles mellifères en présence de fourmis argentines invasives.

Des augmentations des titres de BQCV et de DWV chez les abeilles pourraient indiquer une récurrence virale provenant des fourmis argentines. Les fourmis sont connues pour véhiculer des agents pathogènes, tels que des agents pathogènes humains dans les hôpitaux [41] et les cuisines [42]. Les fourmis argentines pourraient acquérir des virus en pénétrant dans des ruches infectées [27] et les disperser dans les ruches et les ruchers. Il convient de déterminer si ces fourmis sont des vecteurs biologiques dans lesquels les virus sont amplifiés ou des vecteurs mécaniques facilitant la transmission sans réplication virale active [22]. Des preuves de la réplication du DWV et du KBV ont été trouvées dans une série de *Apis* hôtes [43], dont les fourmis argentines [20,44]. Les déformations symptomatiques des ailes du DWV ont également été observées chez des bourdons infectés [45] et des frelons [46], ce qui indique en outre sa large gamme d'hôtes.

Les virus des abeilles étaient présents chez les fourmis avant que les ruches ne soient rapprochées de leurs nids, ce qui suggère que les infections persistent chez les fourmis sans la présence des abeilles. La prévalence et les titres de certains virus associés aux abeilles chez les fourmis ont cependant diminué en dehors des ruchers [27,44]. KBV pourrait

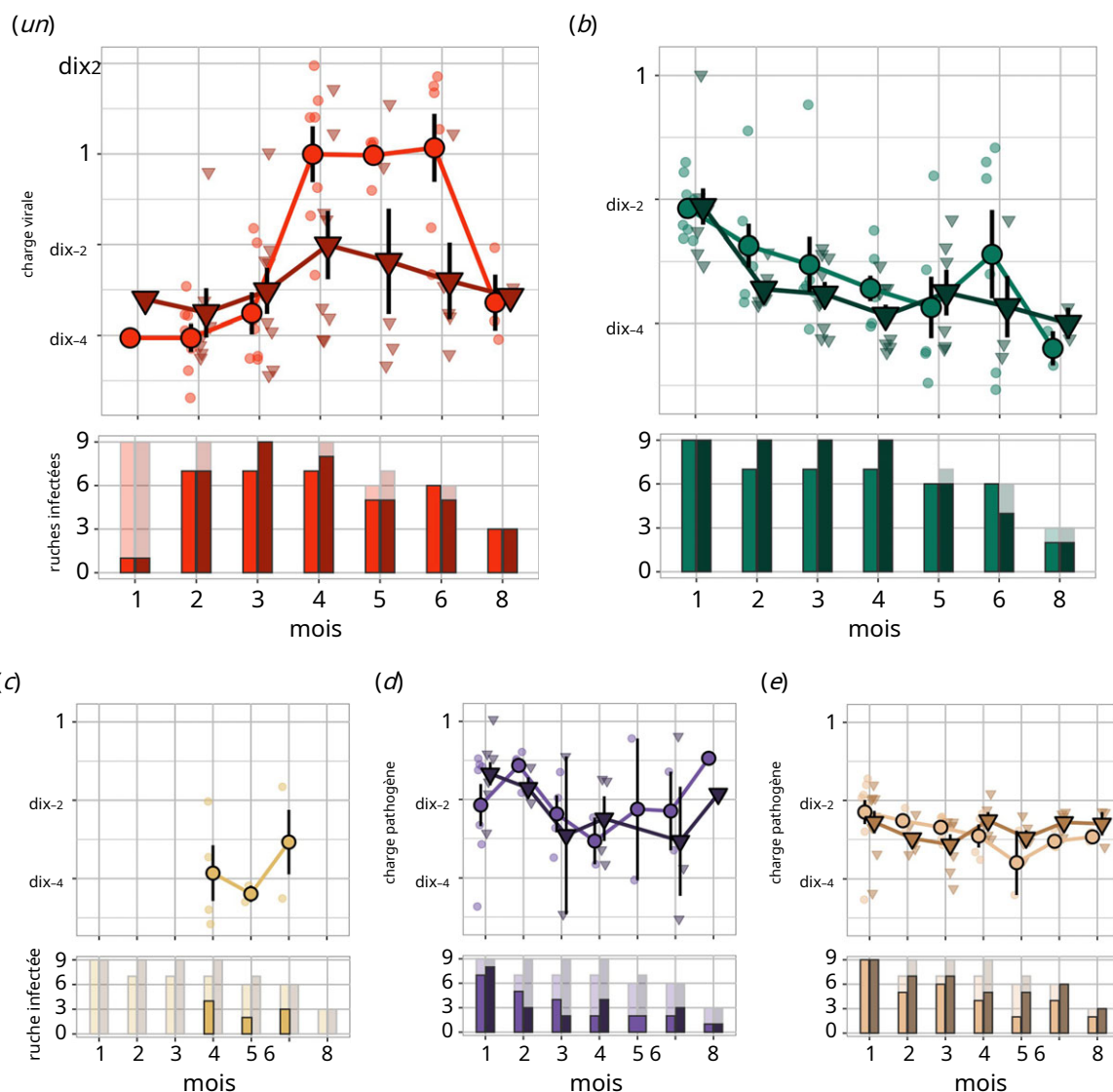


Figure 2. Titres d'agents pathogènes et prévalence chez les abeilles mellifères avec et sans fourmis argentines. Chaque agent pathogène possède un panneau supérieur et inférieur. En haut : charges virales ou pathogènes dans les ruches avec (cercles, couleur claire) et sans fourmis (triangles, couleur foncée). Les grands symboles indiquent la moyenne \pm se. Les petits symboles sont des points de données individuels. Notez l'échelle différente pour DWV (un), BQCV (b), KBV (c), *Nosema ceranae* (d), et *Lotmaria passim* (e). En bas : prévalence des agents pathogènes ; les barres indiquent le nombre de ruches infectées avec (à gauche, couleur claire) et sans fourmis (à droite, couleur foncée). Les barres transparentes en arrière-plan indiquent combien de ruches étaient vivantes à ce moment-là.

être un insecte pathogène plus généraliste qui a été trouvé à plusieurs reprises dans le cadre du virome de la fourmi argentine [47,48]. Les ruches de notre expérience n'ont été infectées par le KBV qu'à l'automne, même si dans les ruchers infestés de fourmis, elles ont probablement été exposées à des fourmis infectées par le KBV. Peut-être que l'exposition accumulée a entraîné des infections chez les abeilles. Contrairement aux agents pathogènes viraux, les infections plus spécialisées des abeilles-microsporidies et trypanosomatides ont suivi une dynamique saisonnière typique [49,50] et n'ont pas changé avec la présence de fourmis.

L'interaction entre les abeilles et les fourmis peut avoir plusieurs effets néfastes sur les abeilles. Un effort de recherche de nourriture accru, comme l'indique le retour d'un plus grand nombre de butineurs dans les ruches avec des fourmis, peut être dû à une demande plus élevée de nourriture pour compenser les ressources perdues au profit des fourmis. Une recherche de nourriture accrue augmente également les risques d'exposition des abeilles à des agents pathogènes extérieurs à la ruche. Il a été démontré que l'accumulation de facteurs de stress et leurs interactions, en particulier entre agents pathogènes, accélèrent la mortalité des abeilles [9]. Les titres élevés de DWV que nous avons trouvés ici pourraient suggérer que les fourmis constituent un facteur de stress supplémentaire ; les ruches attaquées par des fourmis semblaient visiblement en détresse avec des abeilles qui tentaient de

défendre leur colonie. Par conséquent, l'interaction entre le virus et le stress des fourmis peut affecter l'immunité des abeilles.

Bien que les infections virales chez les abeilles mellifères aient été largement étudiées, des lacunes subsistent dans notre compréhension de la manière dont les interactions avec d'autres espèces affectent les maladies des abeilles. Les fourmis argentines élargissent leur aire de répartition [51], de sorte que leur impact sur la dynamique des agents pathogènes des abeilles pourrait augmenter, affectant peut-être même les communautés de pollinisateurs plus larges via des retombées virales [52]. Nos travaux suggèrent que le contrôle des invasions de fourmis pourrait améliorer la santé des abeilles et, partant, la pollinisation des cultures. Les liens entre le DWV et la présence de fourmis argentines doivent être étudiés plus en détail afin de tester le sens de transmission et le potentiel de réplication du DWV chez les fourmis en laboratoire, où la détection du DWV répliquatif à partir de tissus d'abeilles ingérés peut être exclue.

Nos résultats indiquent qu'une espèce envahissante, qui peut atteindre des densités extrêmement élevées à des échelles massives dans son aire de répartition introduite [30], peut modifier la dynamique des agents pathogènes chez les abeilles mellifères. D'autres chercheurs ont également découvert que les espèces introduites modifiaient la dynamique des pathogènes des communautés, en particulier là où

les espèces introduites atteignent une grande abondance [52]. Nous soupçonnons que de nombreux autres prédateurs ou concurrents introduits ont des effets « cachés » similaires dans leurs communautés introduites.

Accessibilité des données. Les données et les scripts qui soutiennent les résultats de cette étude sont librement disponibles sur le Dryad Digital Repository : <https://doi.org/10.5061/dryad.v15dv420f> [37].

Les données sont fournies dans le matériel électronique supplémentaire [53].

Contributions des auteurs. JD : conceptualisation, conservation des données, analyse formelle, enquête, méthodologie, visualisation, rédaction – ébauche originale, rédaction – révision et édition ; AF : conceptualisation, conservation des données, acquisition de financements, enquête, méthodologie, supervision, rédaction – révision et édition ; PJJ : conceptualisation,

acquisition de financement, administration de projet, ressources, supervision, visualisation, rédaction – révision et édition.

Tous les auteurs ont donné leur approbation finale pour la publication et ont accepté d'être tenus responsables du travail effectué.

Déclaration de conflit d'intérêts. Nous déclarons que nous n'avons aucun intérêt concurrent.

Financement. Ce travail a été soutenu par une bourse de doctorat de l'Université Victoria et une bourse d'étudiant du Centre pour la biodiversité et l'écologie de la restauration à JD et le Fonds Marsden de la Royal Society of New Zealand (subvention n° 16-VUW-05) à PJJ.

Remerciements. Nous remercions John Haywood pour ses conseils statistiques, James Baty pour son aide avec la qPCR et Evan Brenton-Rule pour son aide avec les collectes d'échantillons. Nous souhaitons dédier ce travail à la mémoire de Bruce Robertson qui a fourni des colonies d'abeilles et l'accès aux sites de terrain.

Les références

- Rowles AD, O'Dowd DJ. 2007 La compétition d'interférence des fourmis argentines déplace les fourmis indigènes : implications pour la résistance biotique à l'invasion. *Biol. Invasion* 9,73-85. (doi:10.1007/s10530-006-9009-5)
- Holway DA. 1999 Mécanismes compétitifs sous-tendant le déplacement des fourmis indigènes par la fourmi argentine envahissante. *Écologie* 80,238-251. (doi:10.1890/0012-9658(1999)080[0238:CMUTD]2.0.CO;2)
- Faillace CA, Lorusso NS, Duffy S. 2017 Négliger la moindre question : les virus ont un impact sur les invasions biologiques. *Écol. Lett.* 20,524-538. (est ce que je:10.1111/ele.12742)
- Woolhouse MEJ, Haydon DT, Antia R. 2005 Agents pathogènes émergents : l'épidémiologie et l'évolution des sauts d'espèces. *Tendances Ecol. Évol.* 20, 238-244. (est ce que je :10.1016/j.tree.2005.02.009)
- Daszak P, Cunningham AA, Hyatt AD. 2000 Maladies infectieuses émergentes de la faune sauvage – menaces pour la biodiversité et la santé humaine. *Science* 287, 443-449. (est ce que je :10.1126/science.287.5452.443)
- Schmid-Hempel R et coll. 2014 L'invasion du sud de l'Amérique du Sud par des bourdons importés et leurs parasites associés. *J. Anim. Écol.* 83, 823-837. (est ce que je:10.1111/1365-2656.12185)
- Sherrard-Smith E, Chadwick EA, Cable J. 2015 L'impact des hôtes introduits sur la transmission parasitaire : infections à Opisthorchid chez le vison d'Amérique (Vision Neovison). *Biol. Invasion* 17,115-122. (doi:10.1007/s10530-014-0709-y)
- Kelly DW, Paterson RA, Townsend CR, Poulin R, Tompkins DM. 2009 Récidive parasitaire : un concept négligé en écologie des invasions ? *Écologie* 90, 2047-2056. (est ce que je:10.1890/08-1085.1)
- Goulson D, Nicholls E, Botías C, Rotheray EL. 2015 Déclin des abeilles dû au stress combiné des parasites, des pesticides et du manque de fleurs. *Science* 347,1255957. (est ce que je:10.1126/science.1255957)
- Cox-Foster D et coll. 2007 Une étude métagénomique des microbes dans le trouble d'effondrement des colonies d'abeilles mellifères. *Science* 318,283-287. (est ce que je:10.1126/science.1146498)
- McMenamin AJ, Genersch E. 2015 Pertes de colonies d'abeilles domestiques et virus associés. *Curr. Avis. Insecte Sci.* 8,121-129. (est ce que je:10.1016/j.cois.2015.01.015)
- Grozinger CM, Flenniken ML. 2019 Virus des abeilles : écologie, pathogénicité et impacts. *Ann. Tour. Entomol.* 64,205-226. (doi:10.1146/annurev-ento-011118-111942)
- Martin SJ, Brettell LE. 2019 Virus des ailes déformées chez les abeilles domestiques et autres insectes. *Ann. Rév. Virol.* 6, 49-69. (doi:10.1146/annurev-virology-092818-015700)
- Highfield AC, El Nagar A, Mackinder LC, Noel LM, Hall MJ, Martin SJ, Schroeder DC. 2009 Virus de l'aile déformée impliqué dans les pertes de colonies d'abeilles domestiques hivernantes. *Appl. Environ. Microbiol.* 75, 7212-7220. (est ce que je:10.1128/AEM.02227-09)
- Martin SJ, Highfield AC, Brettell L, Villalobos EM, Budge GE, Powell M, Nikaido S, Schroeder DC. 2012 Paysage viral mondial des abeilles domestiques modifié par un acarien parasite. *Science* 336,1304-1306. (est ce que je:10.1126/science.1220941)
- Loope KJ, Baty JW, Lester PJ, Wilson Rankin EE. 2019 Changements pathogènes chez un prédateur d'abeille domestique suite à l'arrivée du Varroa mite. *Proc. R. Soc. B* 286, 20182499. (est ce que je:10.1098/rspb.2018.2499)
- Levitt AL, Singh R, Cox-Foster DL, Rajotte E, Hoover K, Ostiguy N, Holmes EC. 2013 Transmission interspécifique des virus de l'abeille domestique chez les arthropodes associés. *Virus Rés.* 176,232-240. (doi:10.1016/j.virusres.2013.06.013)
- Brettell LE, Schroeder DC, Martin SJ. L'analyse RNAseq 2019 révèle la diversité virale au sein des communautés d'insectes des ruchers hawaïens. *Virus* 11,397. (est ce que je:10.3390/v11050397)
- Tapia-González JM, Morfin N, Macías-Macías JO, De la Mora A, Tapia-Rivera JC, Ayala R, Contreras-Escareño F, Gashout HA, Guzman-Novoa E. 2019 Preuve de présence et de réplication de l'abeille domestique virus parmi les pollinisateurs d'abeilles sauvages dans les environnements subtropicaux. *J. Invertébr. Pathol.* 168,107256. (est ce que je:10.1016/j.jip.2019.107256)
- Dobelman J, Felden A et Lester PJ. 2020 La diversité des souches génétiques de virus à ARN multi-hôtes qui infectent un large éventail de pollinisateurs et associés est façonnée par les origines géographiques. *Virus* 12,358. (est ce que je:10.3390/v12030358)
- Gusachenko ON, Woodford L, Balbirnie-Cumming K, Ryabov EV, Evans DJ. 2020 Preuves pour et contre la propagation du virus des ailes déformées des abeilles domestiques aux bourdons : une analyse génétique inverse. *Sci. représentant* dix,16847. (est ce que je:10.1038/s41598-020-73809-3)
- Schläppli D, Lattrell P, Yañez O, Chejanovsky N, Neumann P. 2019 Transmission alimentaire du virus de l'aile déformée aux fourmis (*Myrmica rubra*). *Insectes* dix,394. (est ce que je:10.3390/insectes10110394)
- Schläppli D, Chejanovsky N, Yañez O, Neumann P. 2020 Transmission d'origine alimentaire et symptômes cliniques des virus de l'abeille domestique chez les fourmis *Lasiusspp*. *Virus* 12, 321. (est ce que je:10.3390/v12030321)
- Celle O, Blanchard P, Olivier V, Schurr F, Cougoule N, Faucon JP, Ribiere M. 2008 Détection du génome du virus de la paralysie chronique de l'abeille (CBPV) et de sa réplication L'ARN se forme chez divers hôtes et modes de propagation possibles. *Virus Rés.* 133,280-284. (doi:10.1016/j.virusres.2007.12.011)
- Sébastien A, Lester PJ, Hall RJ, Wang J, Moore NE, Gruber MA. 2015 Les fourmis envahissantes transportent de nouveaux virus dans leur nouvelle aire de répartition et forment des réservoirs pour un agent pathogène des abeilles domestiques. *Biol. Lett.* 11,20150610. (est ce que je:10.1098/rsbl.2015.0610)
- Lester PJ, Buick KH, Baty JW, Felden A, Haywood J. 2019 Différents agents pathogènes bactériens et viraux déclenchent des réponses immunitaires distinctes chez une fourmi envahissante à l'échelle mondiale. *Sci. représentant* 9,5780. (est ce que je :10.1038/s41598-019-41843-5)
- Payne AN, Shepherd TF, Rangel J. 2020 La détection des abeilles mellifères (*Apis mellifera*)-virus associés chez les fourmis. *Sci. représentant* dix,2923. (est ce que je :10.1038/s41598-020-59712-x)
- Baty JW, Bulgarella M, Dobelman J, Felden A, Lester PJ. 2020 Virus et leurs effets chez les fourmis (Hymenoptera : Formicidae). *Actualités myrmécologiques* 30,213-228. (doi:10.25849/myrmecol.news_030:213)
- Tsutsui ND, affaire TJ. 2001 Génétique des populations et structure des colonies de la fourmi d'Argentine (*Lineépithème humile*) dans ses aires de répartition natives et introduites. *Évolution* 55,976-985. (doi:10.1554/0014-3820(2001)055[0976:pgaco]2.0.co;2)
- Holway DA, Lach L, Suarez AV, Tsutsui ND, Case TJ. 2002 Les causes et les conséquences des invasions de fourmis. *Ann. Rév. Virol. Système.* 33,181-233. (doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150444)
- Sidhu SC, Wilson Rankin EE. 2016 Les abeilles mellifères évitent le harcèlement des fourmis sur les fleurs à l'aide d'indices olfactifs. *Environ. Entomol.* 45,420-426. (doi:10.1093/ee/nvw230)

32. Suarez AV, Affaire TJ. 2002 Effets ascendants sur la persistance d'un prédateur spécialisé : invasion de fourmis et lézards à cornes. *Ecol. Appl.* 12,291-298. (est ce que je:10.2307/3061153)
33. Ward DF, Green C, Harris RJ, Hartley S, Lester PJ, Stanley MC, Suckling DM, Toft RJ. 2010 Vingt ans de fourmis d'Argentine en Nouvelle-Zélande : recherches passées et priorités futures pour les applications appliquées. *Entomologiste néo-zélandais* 33,68-78. (est ce que je:10.1080/00779962.2010.9722193)
34. Lester PJ, Felden A, Baty JW, Bulgarella M, Haywood J, Mortensen AN, Remnant EJ, Smeele ZE. 2022 Communautés virales chez le parasite destructeur de Varroa et dans les colonies de leur hôte abeille domestique (*Apis mellifera*) en Nouvelle-Zélande. *Sci. représentant* 12,8809. (est ce que je :10.1038/s41598-022-12888-w)
35. Livak KJ, Schmittgen TD. 2001 Analyse des données d'expression relative des gènes à l'aide de données quantitatives en temps réel PCR et le 2^{-ΔΔC_t} méthode. *Méthodes* 25, 402-408. (est ce que je :10.1006/meth.2001.1262)
36. Équipe de base R. 2014 R : un langage et un environnement pour le calcul statistique. Vienne, Autriche : Fondation R pour le calcul statistique. Voir <https://www.R-project.org>.
37. Döbelmann J, Felden A, Lester P. 2023 Données tirées de : Une fourmi invasive augmente les charges de virus des ailes déformées chez les abeilles mellifères. Dépôt numérique Dryad. (est ce que je:10.5061/dryad.v15dv420f)
38. Oksanen J, et coll. 2017 Vegan : forfait écologie communautaire. Package R version 2.4-2. Voir <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
39. Felden A, Döbelmann J, Baty JW, McCormick J, Haywood J, Lester PJ. Dans la presse. Faire taire l'immunité de la fourmi argentine envahissante à l'échelle mondiale comme outil de lutte antiparasitaire. *Ecol. Appl.* e2755. (est ce que je :10.1002/eap.2755)
40. Dias de Freitas C, et coll. Dans la presse. Impacts des ravageurs et des maladies sur le déclin des abeilles gérées au Brésil : le point de vue de l'apiculteur. *J. Apiculture Res.* 1 à 14. (est ce que je:10.1080/00218839.2022.2099188)
41. Moreira D, Morais Vd, Vieira-da-Motta O, Campos-Farinha AEDC, Tonhasca A. 2005 Les fourmis comme porteuses de bactéries résistantes aux antibiotiques dans les hôpitaux. *Néotrope. Entomol.* 34,999-1006. (doi:10.1590/S1519-566X200500600017)
42. Alharbi JS, Alawadhi Q, Leather SR. 2019 La fourmi *Monomorium* est porteuse de bactéries pathogènes et potentiellement pathogènes. *BMC Rés. Remarques* 12, 230. (est ce que je :10.1186/s13104-019-4266-4)
43. Yañez O, et coll. 2020 Virus de l'abeille : voies d'infection chez les hyménoptères. *Devant. Microbiol.* 11,943. (est ce que je:10.3389/fmicb.2020.00943)
44. Gruber MAM, Cooling M, Baty JW, Buckley K, Friedlander A, Quinn O, Russell J, Sébastien A, Lester PJ. 2017 Virus à ARN simple brin infectant la fourmi argentine invasive, *Lineépipithème humile*. *Sci. représentant* 7,3304. (est ce que je :10.1038/s41598-017-03508-z)
45. Genersch E, Yue C, Fries I, de Miranda JR. 2006 Détection du virus de l'aile déformée, un pathogène viral de l'abeille domestique, chez les bourdons (*Bombus terrestris* et *Bombus pascuorum*) avec des déformations des ailes. *J. Invertébr. Pathol.* 91,61-63. (est ce que je :10.1016/j.jip.2005.10.002)
46. Dalmon A, Gayral P, Decante D, Klopp C, Bigot D, Thomasson M, Herniou EA, Alaux C, Le Conte Y. 2019 Virus chez le frelon invasif *Vespa velutina*. *Virus* 11, 1041. (est ce que je:10.3390/v11111041)
47. Viljakainen L, Holmberg I, Abril S, Jurvansuu J. 2018 Virus des fourmis argentines envahissantes du Principale supercolonie européenne : caractérisation, interactions et évolution. *J. Général Virol.* 99, 1129-1140. (est ce que je:10.1099/jgv.0.001104)
48. Felden A, Paris C, Chapple DG, Suarez AV, Tsutsui ND, Lester PJ, Gruber MAM. 2019 Les populations de fourmis argentines indigènes et introduites sont caractérisées par des signatures transcriptomiques distinctes associées au comportement et à l'immunité. *NéoBiota* 49,105-126. (est ce que je:10.3897/neobiota.49.36086)
49. Runckel C, Flenniken ML, Engel JC, Ruby JG, Ganem D, Andino R, DeRisi JL. 2011 L'analyse temporelle du microbiome de l'abeille domestique révèle quatre nouveaux virus et la prévalence saisonnière de virus connus, *Nosema*, et *Crithidia*. *PLoS UN6*, e20656. (est ce que je:10.1371/journal.pone.0020656)
50. Vejnovic B, Stevanovic J, Schwarz RS, Aleksic N, Mirilovic M, Jovanovic NM, Stanimirovic Z. 2018 Évaluation PCR quantitative de *Lotmaria passim* dans *Apis mellifera* colonies co-infectées naturellement par *Nosema ceranae*. *J. Invertébr. Pathol.* 151,76-81. (est ce que je:10.1016/j.jip.2017.11.003)
51. Roura-Pascual N, Suarez AV, Gomez C, Pons P, Touyama Y, Wild AL, Peterson AT. 2004 Potentiel géographique des fourmis argentines (*Lineépipithème humile* Mayr) face au changement climatique mondial. *Proc. R. Soc. B* 271,2527-2535. (est ce que je:10.1098/rspb.2004.2898)
52. Fürst MA, McMahon DP, Osborne JL, Paxton RJ, Brown MJ. 2014 Associations de maladies entre les abeilles et les bourdons comme menace pour les pollinisateurs sauvages. *Nature* 506,364-366. (est ce que je:10.1038/nature12977)
53. Döbelmann J, Felden A, Lester PJ. 2023 Une fourmi invasive augmente les charges de virus des ailes déformées les abeilles. Partage de figures. (est ce que je:10.6084/m9.figshare.c.6360043)