



01674 26
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA

**LOCI Y EFECTOS GENÉTICOS QUE AFECTAN EL
COMPORTAMIENTO PRODUCTIVO Y COMPONENTES DEL
COMPORTAMIENTO DEFENSIVO DE LAS ABEJAS MELIFERAS**
(*Apis mellifera* L.)

202365

T E S I S

PARA OBTENER EL GRADO DE
**MAESTRO EN CIENCIAS DE LA PRODUCCION
Y SALUD ANIMAL**
PRESENTADA POR:

MVZ José Luis Uribe Rubio

TUTOR

Dr. Ernesto Guzmán Novoa

COMITÉ TUTORIAL

Dr. Julio Figueroa Millán

Dr. Francisco Galindo Maldonado



México, D. F.

2001



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

El autor da consentimiento a la División de Estudios de Posgrado e Investigación de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Nacional Autónoma de México para que la tesis esté disponible para cualquier tipo de reproducción e intercambio bibliotecario.

MVZ JOSE LUIS URIBE RUBIO

A LA MEMORIA DE MI ADORADA MADRE MA. DE LA LUZ RUBIO NAVARRETE, QUE SUPO INCULCARMEL EL HÁBITO DEL TRABAJO Y LA PERSEVERANCIA EN LA BUSQUEDA DE MIS SUEÑOS.

A MI QUERIDA ESPOSA CRISTINA Y A MI HIJA MADDELYNE POR TODO SU APOYO Y COMPRESIÓN EN TODOS AQUELLOS MOMENTOS DIFICILES DE NUESTRAS VIDAS Y POR LO QUE AUN NOS FALTA.

A MIS AMIGOS Y COMPAÑEROS DE TRABAJO

AGRADECIMIENTOS

CON SINCERO APRECIO AL DR. ERNESTO GUZMÁN NOVOA, POR SU AMISTAD INVALUABLE, QUIEN ME TIENDE SIEMPRE SU MANO AMIGA Y CONOCIMIENTO PARA HACER DE MI UN MEJOR HOMBRE.

AL DR. GREG HUNT, POR TODO EL APOYO QUE ME HA OFRECIDO Y A QUIEN CONSIDERO UN EXCELENTE AMIGO E INVESTIGADOR.

A MÍ HERMANO ANTONIO, POR TODO EL APOYO QUE ME DIO CUANDO MÁS LO NECESITE, Y ESPERO QUE AHORA Y SIEMPRE SIGA SIENDO FELIZ.

A MIS AMIGOS Y COMPAÑEROS DE TRABAJO DE LA UNIVERSIDAD QUE HAN SABIDO COMPRENDERME EN LOS MOMENTOS DIFÍCILES Y ME HAN APOYADO CUANDO LOS NECESITE.

A TODOS MIS PROFESORES, QUE ME APOYARON Y OFRECIERON SU MEJOR ESFUERZO PARA HACER DE MI UN MEJOR PROFESIONISTA.

A MIS COMPAÑEROS LOS APICULTORES QUE ME OFRECIERON SU MANO AMIGA Y COMPARTIERON SU EXPERIENCIA PARA HACER DE MI TAMBIÉN UN MEJOR APICULTOR. POR TODAS AQUELLAS HORAS QUE COMPARTIMOS JUNTOS.

A MI JURADO, QUE SIEMPRE SUPO DARMÉ UN CONSEJO PARA HACER DE ESTE TRABAJO ALGO MEJOR:

PRESIDENTE: DR. CARLOS VAZQUEZ PELAEZ
SECRETARIO: DR. FRANCISCO GALINDO MALDONADO
VOCAL: DR. JULIO FIGUEROA MILLAN
SUPLENTE: MVZ ANTONIO ZOZAYA RUBIO
SUPLENTE: DR. ERNESTO GUZMAN NOVOA

ESTE TRABAJO FUE FINANCIADO PARCIALMENTE CON EL APOYO DEL PROGRAMA DE APOYO A PROYECTOS DE INVESTIGACIÓN E INNOVACIÓN TECNOLÓGICA (PAPIIT) DE LA DIRECCION GENERAL DE ASUNTOS DEL PERSONAL ACADÉMICO (DGAPA), DE LA UNAM A TRAVÉS DE LA FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA, CON No. PROYECTO "IN-201900".

INDICE

INTRODUCCION	1
OBJETIVOS E HIPOTESIS	8
MATERIAL Y METODOS	
1. Area de estudio	9
2. Experimento 1. Efecto de la africanización sobre la productividad, defensividad y tamaño de las abejas melíferas.	9
3. Experimento 2. Modo de herencia del comportamiento defensivo de las abejas melíferas.	11
4. Experimento 3. Efecto del locus sting 1 sobre las tareas de guardia y aguijoneo en abejas individuales.	13
5. Experimento 4. Efecto de la africanización sobre las tareas de guardia y aguijoneo de las abejas melíferas.	15
RESULTADOS	
1. Efecto de la africanización sobre la productividad, defensividad y tamaño de las abejas melíferas.	17
2. Modo de herencia del comportamiento defensivo de las abejas melíferas.	17
3. Efecto del locus sting 1 sobre las tareas de guardia y aguijoneo en abejas individuales.	18
4. Efecto de la africanización sobre las tareas de guardia y aguijoneo de las abejas melíferas.	18
DISCUSION	20
CONCLUSIONES	26
LITERATURA CITADA	28
CUADROS Y FIGURAS	32

RESUMEN

Este trabajo se llevó a cabo con el objetivo de medir el efecto de la introgresión de genes africanos en poblaciones de abejas (*Apis mellifera* L.) sobre su productividad y tamaño, así como sobre los componentes de guardia y agujoneo de su comportamiento defensivo. Para ello se estudiaron 416 colonias explotadas comercialmente en la región Suroeste del Estado de México, con el fin de relacionar su producción con su defensividad y con su tipo de ADN mitocondrial (ADN_m). Además se analizaron y compararon las tareas de guardia y agujoneo de abejas europeas, africanizadas, híbridas y retrocruzadas. Los resultados mostraron que las abejas de colonias con ADN_m africano fueron más defensivas, menos productivas y más pequeñas que las de colonias con ADN_m europeo ($P < 0.0001$). La defensividad de las abejas estuvo negativamente correlacionada con el tamaño de sus alas ($r = -0.51$, $P < 0.0001$). La cantidad de miel producida por las colonias no tuvo correlación ni con la defensividad ni con el tamaño de las abejas ($P > 0.05$). El número de aguijones depositados por las abejas en las pruebas de agujoneo varió significativamente entre los tratamientos, de una media de 38.11 en colonias europeas a una media de 135.89 en colonias africanizadas ($P < 0.0001$). Las abejas híbridas y de retrocruza africanizada picaron tanto como las africanizadas ($P > 0.05$). Además al compararse la respuesta de los diferentes tratamientos con valores esperados y calculados con modelos hipotéticos de dominancia y aditividad, se encontró que los resultados se asemejan a los valores del modelo de dominancia. El grado de dominancia para el número de veces que las abejas picaron se estimó en 84.3, 200.8 y 145.8% para las colonias híbridas F1, de retrocruza europea y de retrocruza africanizada, respectivamente. Adicionalmente, tanto las abejas guardianas como las primeras picadoras de una colonia de retrocruza europea, tuvieron una frecuencia significativamente más alta de un marcador de ADN africanizado, que está localizado cerca del locus "sting 1". Este locus había sido previamente asociado a tareas de agujoneo a nivel de colonia pero nunca lo había sido a nivel de individuos; sin embargo, tanto las abejas guardianas como las primeras picadoras de una colonia de retrocruza africanizada, no fueron diferentes a las abejas controles en su frecuencia del marcador arriba mencionado, como se espera que ocurra cuando hay fuertes efectos de dominancia de un locus. Este trabajo es el primero en confirmar los efectos del locus sting 1 sobre el

comportamiento defensivo de abejas a nivel individual y en una población de abejas independiente de la que se usó para mapearlo. En otro experimento se encontró que en colonias con genotipos mezclados, las abejas africanizadas fueron significativamente más propensas y persistentes que las europeas a realizar tareas de guardia ($P < 0.0001$), aunque hubieron genotipos de abejas europeas con capacidades de guardia similares a genotipos de abejas africanizadas. En pruebas de agujoneo realizadas en estas mismas colonias se encontró que más del 87% de las abejas que iniciaban el agujoneo, eran africanizadas. Aunque las abejas africanizadas mostraron una superioridad en su capacidad de guardia en relación con las abejas europeas, la diferencia no fue tan amplia (menos del 100%) como para el caso de la tarea de agujoneo (más del 650%). Por eso criar abejas con baja propensión a realizar tareas de guardia, puede no ser tan importante como criar abejas con baja propensión a picar. Este estudio es el primero en reportar variación y efectos genéticos entre abejas africanizadas y europeas para las tareas de guardia y de inicio de agujoneo. Los resultados demuestran que la introgresión de genes africanos en las poblaciones de abejas disminuye su producción de miel y aumenta su defensividad, por lo que la introgresión de genes europeos en éstas poblaciones se hace necesario para criar abejas productivas y manejables. Esta conclusión es también apoyada por los resultados que evidencian dominancia genética afectando el comportamiento defensivo de las abejas. Se proponen alternativas para introducir genes europeos en colonias de abejas explotadas comercialmente.

***Apis mellifera* L. /Comportamiento Defensivo/ Abejas Africanizadas / Dominancia Genética / QTL / Producción de Miel / Abejas Guardianas / Comportamiento de Agujoneo.**

SUMMARY

This study was conducted to determine the effect of African genes on the production of honey, on the guarding and stinging behavior, and on the size of honey bees (*Apis mellifera* L.) from colonies commercially exploited in an Africanized area of Mexico. The data on honey production, defensiveness, and size of workers from 416 colonies with European and African mitochondrial DNA ($mDNA$), were analyzed. Moreover, the guarding and stinging behavior of European, Africanized, F1, and backcrossed bees were analysed and compared. The bees from colonies with African $mDNA$ were significantly more defensive, less productive, and smaller than the bees from colonies with European $mDNA$ ($P < 0.0001$). The defensiveness of the experimental colonies was negatively correlated with the size of the bees ($r = -0.51$, $P < 0.0001$). The honey yield of the colonies did not show correlation neither with stinging behavior, nor with the size of the bees ($P > 0.05$). The number of stings recorded in defensive tests varied significantly among the treatments, from an average of 38.11 in European colonies, to an average of 135.89 in Africanized colonies ($P < 0.0001$). Hybrid and Africanized backcross colonies stung as much as Africanized ones ($P > 0.05$). European backcross colonies stung more than Europeans but not as much as Africanized, or Africanized backcross colonies. The degree of dominance for the number of times that worker bees stung, was estimated to be 84.3, 200.8, and 145.8% for hybrid, backcross European, and backcross Africanized colonies, respectively. Additionally, both guards at the colony entrance and fast-stinging workers of one European backcross colony, had a significantly higher frequency of an Africanized DNA marker allele, located near "sting 1," a QTL previously implicated in stinging behavior at the colony level. However, guards and fast-stinging bees from a backcross to the Africanized parental colony did not differ from control bees in their frequency for the Africanized and European markers, as would be expected if large genetic dominance effects for sting 1 exist. These results support the hypothesis of genetic dominance influencing the defensive behavior of honey bees, and confirm the effect of sting 1 on the defensiveness of individual worker bees. In another experiment, it was found that in common, shared colonies, Africanized bees were in general more propense and persistent for the task of guarding than were European bees ($P < 0.0001$). However, there was at least one genotype of European bees that was as

propense and persistent for guarding behavior as Africanized genotypes. Additionally, on stinging tests conducted on these mixed-genotype colonies, more than 87% of the bees that began stinging, were Africanized. Thus, although Africanized bees were more propense and persistent for guarding than Europeans, the difference between the two types of bees was not as large (less than 100%) as that for stinging behavior (more than 650%). Therefore, it is more important to select bees with low propensity to sting than to select bees with low propensity to guard when conducting breeding programs. The above results demonstrate that the introgression of African genes into honey bee populations decreases their honey production and increases their defensiveness. Thus, the introgression of European genes into these populations is advisable. Several alternatives for achieving this goal are discussed.

***Apis mellifera* L. / Defensive Behavior / Africanized Bees / Genetic Dominance / QTL / Honey Production / Guard Bees / Stinging Behavior.**

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Media \pm error estándar para el número de agujones dejados por las abejas en un parche de cuero en 60 s, para Kg de miel y para longitud de ala delantera (mm) de obreras de colonias de abejas con ADN mitocondrial del Este europeo (EE), Oeste europeo (OE) y africano (A).

Cuadro 2. Media \pm error estándar para el número de agujones dejados por las abejas en un parche de cuero en 60 s, para Kg de miel y para longitud de ala delantera (mm) de obreras de colonias de abejas con ADN mitocondrial del Este europeo (EE), Oeste europeo (OE) y africano (A), en dos zonas apícolas del altiplano mexicano, una alta ($> 2,200$ msnm) y una baja ($< 1,600$ msnm).

Cuadro 3. Cuadrados medios de un análisis de varianza de los tipos de abejas, áreas, e interacción tipos por áreas, para número de agujones en 60 s, Kg de miel y longitud de ala delantera (mm), de obreras de colonias de abejas con ADN mitocondrial del Este europeo, Oeste europeo y africano.

Cuadro 4. Coeficientes de correlación entre el número de agujones, Kg de miel y longitud de ala delantera (mm), de obreras de 416 colonias de abejas de una zona africanizada.

Cuadro 5. Valores esperados y observados para el número de agujones por min, obtenidos en pruebas de defensividad realizadas en colonias de abejas europeas (P-E), africanizadas (P-A), híbridas F1, de retrocruza africanizada (R-A) y de retrocruza europea (R-E). Los valores esperados se calcularon con modelos hipotéticos de dominancia y aditividad.

Cuadro 6. Número de abejas picadoras, guardianas y controles de una colonia de retrocruza europea (R-E) y de una colonia de retrocruza africanizada (R-A), que resultaron homocigóticas europeas (E/E), heterocigóticas (A/E) y homocigóticas africanizadas (A/A) para el marcador N4-.27, que está cercano al locus sting 1.

Cuadro 7. Propensión (número medio de abejas por día \pm error estándar) y persistencia (número medio de días \pm error estándar) para realizar la tarea de guardia de abejas europeas (AE) y africanizadas (AA), en colonias con abejas de los dos tipos.

Cuadro 8. Propensión (número medio de abejas por día \pm error estándar) y persistencia (número medio de días \pm error estándar) para realizar la tarea de guardia en abejas europeas (AE) de tres orígenes genéticos (rosado, amarillo y blanco) y en abejas africanizadas (AA) de tres orígenes genéticos (verde, azul y rojo).

Cuadro 9. Propensión (número medio de abejas por día \pm error estándar) y persistencia (número medio de días \pm error estándar) para realizar la tarea de guardia en abejas europeas y africanizadas, en colonias con ambientes europeo, africanizado y mixto.

Cuadro 10. Cuadrados medios de un análisis de varianza para el tipo de abejas (europea y africanizada), el genotipo (rosado, amarillo, blanco, verde, azul, rojo), el medio ambiente (europeo, africanizado y mixto), la interacción entre tipo de abejas y medio ambiente y la interacción entre genotipo de abejas y medio ambiente, para características de la tarea de guardia de abejas europeas y africanizadas.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Esquema de cruzamientos (experimento 2) utilizado para la producción de colonias de abejas europeas (C.E.), africanizadas (C.A.), híbridas F1 (C.F1), de retrocruza europea (C.R-E) y de retrocruza africanizada (C.R-A).

Figura 2. Media \pm error estándar para el número de agujones dejados por las abejas en un parche de cuero en 60 s. Se probaron 416 colonias con ADN mitocondrial del Este europeo (EE), del Oeste europeo (OE) y africano (A).

Figura 3. Media \pm error estándar para los Kg de miel producidos en 416 colonias, clasificadas de acuerdo a su tipo de ADN mitocondrial en colonias del Este europeo (EE), del Oeste europeo (OE) y africano (A).

Figura 4. Media \pm error estándar para la longitud de ala anterior (mm) de abejas obreras de 416 colonias, clasificadas de acuerdo a su tipo de ADN mitocondrial en colonias del Este europeo (EE), del Oeste europeo (OE) y africano (A).

Figura 5. Número medio de agujones por min \pm error estándar para colonias de abejas europeas (P-E), africanizadas (P-A), híbridas F1, de retrocruza africanizada (R-A) y de retrocruza europea (R-E).

Figura 6. Características del comportamiento de guardia \pm error estándar para abejas europeas (AE) y africanizadas (AA). La propensión se reporta como el número medio de guardianas observadas por día. La persistencia como el número medio de días de guardia.

Figura 7. Comportamiento de guardia \pm error estándar para abejas europeas (AE) de tres orígenes genéticos (rosado, amarillo y blanco) y abejas africanizadas (AA) de tres orígenes genéticos (verde, azul y rojo). La propensión se reporta como el número medio de guardianas observadas por día. La persistencia como el número medio de días de guardia.

Figura 8. Comportamiento de guardia \pm error estándar para abejas europeas y africanizadas en ambientes europeo, africanizado y mixto. La propensión se reporta como el número medio de guardianas observadas por día. La persistencia como el número medio de días de guardia.

Figura 9. Porcentaje de abejas primeras picadoras africanizadas (AA) y europeas (AE) en pruebas de defensividad interrumpidas, realizadas en colonias conteniendo abejas de los dos tipos.

INTRODUCCION

1. Importancia de la Apicultura en México.

La apicultura en México tiene una gran importancia social, económica y ecológica. De ella dependen alrededor de 400,000 personas, ya sea de manera directa trabajando como apicultores, o de manera indirecta elaborando equipo apícola o comercializando los productos de las abejas. Además, es una de las tres primeras fuentes captadoras de divisas del subsector ganadero en México. En 1997 se produjeron 54,000 toneladas de miel y se exportaron 29,700, que generaron divisas del orden de los 35 millones de dólares.¹ La apicultura mexicana es manejada por aproximadamente 40,000 apicultores, la mayoría campesinos que con la venta de la miel y cera obtienen un aumento sustancial en el ingreso familiar (Labougle y Zozaya 1986). Por otro lado, la polinización que realizan las abejas melíferas contribuye al equilibrio ecológico de muchas especies vegetales silvestres, mientras que en los cultivos agrícolas mexicanos, tiene un valor estimado de más de 18,000 millones de pesos cada año (Guzmán-Novoa 1996).

2. Las Abejas Africanizadas en la Apicultura Nacional.

Las abejas africanizadas son híbridos de razas de abejas europeas y africanas que se crearon en Brasil en 1957 con la finalidad de desarrollar un programa de mejoramiento genético (Kerr 1967). Llegaron a México desde finales de 1986, año en que entraron los primeros enjambres a través de la frontera con Guatemala, luego de 29 años de migración desde Brasil (Moffett *et al.* 1987).

La apicultura mexicana está afectada por una gran diversidad de problemas, pero el problema prioritario para el productor apícola mexicano son las abejas africanizadas. En 1985, antes de la llegada de éstas abejas a México, el número de colmenas se estimó en 2'300,000, la producción de miel en más de 62,000 toneladas y la exportación en 48,000 toneladas. Sin embargo durante la última década, tanto el número de colmenas como la producción y exportación de miel han disminuido considerablemente. La producción de miel ha bajado en más del 23%. Durante 1995 por ejemplo, la producción fue de menos de 48,000 toneladas, mientras que la exportación fue de solo 25,000, lo que representa un 52%

¹ Tanus, S.E., Subdirector del Programa Nacional para el Control de la Abeja Africana (PNCAA). Com. Pers.

de la miel que se exportaba hace menos de 15 años. En cuanto al número de colmenas no hay cifras precisas, el PNCAA de la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, reporta 1'800,000, pero el número podría ser menor (Guzmán-Novoa 1996). Entre los efectos indeseables de las abejas africanizadas están su alto comportamiento defensivo y migratorio, así como su tendencia a abandonar o evadir las colmenas (Guzmán-Novoa y Page 1994b).

3. La Producción de Miel de las Abejas Africanizadas.

A pesar de que las abejas africanizadas han existido por más de 43 años en el continente americano, sigue habiendo controversia respecto a su capacidad de producción de miel. La razón de esto es que se han hecho muy pocos experimentos comparativos entre abejas europeas y africanizadas (Kerr 1967; Rinderer *et al.* 1985; Spivak *et al.* 1989) y además, en ningún estudio se utilizó un número mayor de 17 colonias por tratamiento, lo cual es un tamaño de muestra insuficiente, que no permite obtener resultados concluyentes. Uno de los estudios establece que las abejas africanizadas son más productivas (Kerr 1967), otro concluye que las europeas producen más miel (Rinderer *et al.* 1985) y otro más indica que no hay diferencias (Spivak *et al.* 1989).

4. La Defensividad de las Abejas Africanizadas.

Las abejas africanizadas son altamente defensivas. Varios estudios han demostrado que estas abejas son significativamente más agresivas que las abejas europeas (Stort 1974, 1975a,b,c; Collins *et al.* 1982; Villa 1988; Guzmán-Novoa y Page 1993, 1994a) y que esta característica es altamente heredable (Stort 1975a; Collins *et al.* 1984; Collins 1986; Guzmán-Novoa y Page 1994a).

En México la alta defensividad de estas abejas ya ha ocasionado más de 3,000 accidentes por picaduras a personas, de las cuales más de 300 han muerto (Cajero 1995). Por otro lado, aunque no existen estadísticas sobre el número de animales muertos, este seguramente es de miles a juzgar por lo común que es escuchar quejas sobre animales picados y muertos en todas las regiones apícolas de México. Una de las consecuencias directas de esta agresividad, es que los apicultores abandonan la actividad o reducen su número de colmenas, seguramente por la dificultad para encontrar sitios apropiados para

ubicar sus apiarios. Los dueños de terrenos no aceptan fácilmente el establecimiento de apiarios y los lugares en donde se les permite ponerlos son generalmente poco accesibles como para dar una atención adecuada a las abejas. Además de los problemas causados por su defensividad, la tendencia de las abejas africanizadas a abandonar (evadir) las colmenas ha provocado una pérdida importante de colonias. Es por eso que muchos apicultores tienen equipo vacío almacenado y deteriorándose, en vez de que esté en el campo con abejas y produciendo. Es una realidad que tener abejas agresivas y evasivas aumenta los costos de producción porque fuerza a los apicultores a ubicar sus apiarios en sitios más remotos, con el consecuente aumento en los costos de transportación y de mano de obra (cada hombre revisa menos colmenas por día). También los costos aumentan por concepto del uso de equipo de protección adicional como overoles y guantes que antes no se utilizaban (Guzmán-Novoa y Page 1994b).

De lo arriba mencionado, puede concluirse que la apicultura en México es hoy día más costosa y compleja que antes de la africanización y que de no tomarse medidas, la tendencia es que se sigan perdiendo más colmenas y que la producción y exportación de miel sigan bajando.

Por lo antes expuesto, puede inferirse la importancia que tiene el buscar soluciones para controlar o aminorar los efectos nocivos de la africanización de las colonias de abejas. Sin duda alguna, el alto comportamiento defensivo es la característica más indeseable de las abejas africanizadas. A pesar de esto, no han habido suficientes estudios sobre este comportamiento para entenderlo mejor y para buscar soluciones a mediano y largo plazo. Por ejemplo, no se han llevado a cabo estudios en un número representativo de colonias explotadas comercialmente (solo se han hecho estudios en muy pocas colonias silvestres y experimentales) y persiste la duda de si es posible seleccionar abejas africanizadas que sean relativamente dóciles y productivas. Muchos apicultores creen que hay muchas colonias africanizadas mansas. Tampoco se sabe nada acerca de efectos genotípicos sobre componentes específicos del comportamiento defensivo de las abejas. Es importante entonces realizar estudios que generen información confiable sobre el efecto de la introgresión de genes africanos en poblaciones comerciales que pueden afectar la defensividad y la productividad de las abejas melíferas.

5. Dominancia o Aditividad en la Herencia de la Defensividad de las Abejas.

Existe controversia en cuanto a la manera en que la defensividad de las abejas se hereda. Stort (1975c) propuso que el comportamiento defensivo de las abejas africanizadas se hereda de manera dominante. Sin embargo Collins *et al.* (1988) propusieron que esta característica se hereda de modo aditivo. Resultados de estudios posteriores (Guzmán-Novoa y Page 1993, 1994a; DeGrandi-Hoffman *et al.* 1998) apoyaron la hipótesis de dominancia, pero el grado de dominancia seguía siendo desconocido. De ser cierta la hipótesis de Collins *et al.* (1988), la producción de genotipos de abejas dóciles a partir de poblaciones de abejas africanizadas se facilitaría y ocurrirían menos accidentes por picaduras de abejas. Por otro lado, de ser cierta la hipótesis de Stort (1975c) la selección de abejas dóciles en poblaciones africanizadas se dificultaría y más vidas humanas y animales estarían en riesgo. Por lo mismo, habría que buscar otros esquemas de manejo y de mejoramiento genético.

Es importante destacar que los estudios previamente mencionados y que apoyan las hipótesis de dominancia y aditividad genética como explicaciones sobre la forma en que la defensividad de las abejas se hereda, fueron llevados a cabo con muy pocas colonias y con evidencias de pruebas de campo realizadas en colonias parentales e híbridas, pero no en colonias F2 o en colonias retrocruzadas; las inferencias fueron fenotípicas, no genotípicas, por lo mismo sus resultados no pueden considerarse concluyentes.

Dado que existen dudas en la literatura respecto a si la defensividad de las abejas africanizadas se hereda de manera dominante o de manera aditiva, se propone que éste estudio aporte evidencias que apoyen a una de las dos hipótesis. El conocer como se hereda la defensividad de las abejas africanizadas será importante para saber que estrategias seguir, al diseñar programas de manejo y de mejoramiento genético que permitan la cría de abejas manejables.

6. Loci que Afectan el Comportamiento Defensivo de las Abejas.

Los estudios de campo antes mencionados sugieren que el comportamiento defensivo de las abejas está altamente influenciado por efectos genéticos, pero la primera evidencia de esto a nivel molecular fueron los resultados del estudio de Hunt *et al.* (1998), quienes por primera vez identificaron dos loci de características cuantitativas (Quantitative

Trait Loci o QTL por sus siglas en inglés), que afectan la tarea de agujoneo a nivel de colonia, el “sting 1” y el “sting 2”. Estos investigadores generaron fragmentos de ADN polimórficos amplificados al azar (Random Amplified Polimorphic DNA o RAPD, por sus siglas en inglés,) por medio de la reacción en cadena de la polimerasa (Polimerase Chain Reaction o PCR por sus siglas en inglés), para analizar la segregación de marcadores de los zánganos híbridos, con los que se cruzaron las reinas de colonias de abejas que fueron probadas en cuanto a su defensividad. Posteriormente Hunt *et al.* buscaron asociación entre el agujoneo de las abejas y marcadores específicos. El locus sting 1 fue el que tuvo el efecto más significativo en la tendencia de las abejas a picar (LOD 3.57) y por ello, secuenciaron los extremos del marcador asociado con este locus². Sin embargo, todavía no hay estudios que confirmen y establezcan una relación entre este locus y componentes del comportamiento defensivo en abejas individuales, de una población independiente a la población en la que se mapearon estos QTL.

7. Efectos Genotípicos Sobre Componentes del Comportamiento Defensivo de las Abejas.

Diferentes autores han propuesto modelos del comportamiento defensivo de las abejas, desglosándolo en varios componentes que tratan de explicar como una secuencia de acciones realizadas por individuos diferenciados, culminan en la tarea de agujoneo. Stort (1974) dividió el comportamiento defensivo de acuerdo al grado de reacción a diferentes estímulos. Entre estas reacciones están el tiempo que una abeja tarda en picar a partir de presentado el estímulo, el número de abejas que pican en un tiempo determinado y el número de abejas que patrullan (persiguen al generador de un estímulo defensivo) a una distancia determinada de su colmena. Collins *et al.* (1980) consideraron una secuencia de cuatro etapas: alerta, activación, atracción y culminación. En la primera etapa, las abejas guardianas liberan feromonas de alarma para reclutar a otras abejas. En la segunda etapa, las abejas guardianas y las reclutadas buscan la piquera u otra salida al exterior de la colmena. En la tercera etapa, las abejas vuelan y se orientan hacia el agresor (fuente de estímulo defensivo). En la última etapa las abejas patrullan volando alrededor del agresor, chocan con el, lo muerden, o lo pican.

² Hunt, G.J., Profesor de la Universidad de Purdue, Indiana, EUA, Com. Pers.

Breed *et al.* (1990) dividieron el comportamiento defensivo en dos categorías de acuerdo a dos tareas realizadas por las abejas, la tarea de guardia y la de aguijoneo. En el modelo propuesto por estos autores, las abejas que ejecutan la tarea de guardia se denominan guardianas, mientras que las que ejecutan la tarea de aguijoneo se denominan soldados. El modelo propone que el comportamiento defensivo de las abejas se divide en cuanto a la probabilidad de que las abejas respondan o no a un estímulo defensivo. Si responden, el grado de respuesta dependerá de la intensidad del estímulo y del umbral de respuesta de las abejas, ambos factores influenciados por efectos genéticos y ambientales. Por lo anterior, para entender mejor como el genotipo de origen africano afecta el comportamiento defensivo de las abejas, se propone estudiar sus efectos desglosando este comportamiento en dos componentes, la tarea de guardia y la tarea de aguijoneo.

Las abejas guardianas patrullan la piquera de su colmena, inspeccionan a las abejas que regresan volando para dejarlas pasar si son sus compañeras de colonia, o para excluirlas en caso contrario. Las abejas guardianas también alertan a otros miembros de su colonia cuando se acercan intrusos que representan riesgo de predación. Las abejas picadoras (soldados), salen volando de su colmena, persiguen y pican a los intrusos.

Algunos estudios han demostrado evidencia de una correlación entre el nivel de la actividad de guardia y el nivel de defensividad en colonias de abejas europeas (Breed *et al.* 1988; Robinson y Page 1988; Breed y Rogers 1991), pero no se ha llevado a cabo ningún estudio de este tipo con abejas africanizadas. En contraste, muchos estudios han reportado evidencia de efectos genéticos sobre la actividad de aguijoneo en colonias de abejas africanizadas (Stort 1975a,b,c; Collins *et al.* 1982, 1984; Collins 1986; Villa 1988; Guzmán-Novoa y Page 1993, 1994a; DeGrandi-Hoffman *et al.* 1988; Hunt *et al.* 1998), pero a nivel de colonia. Ningún estudio ha demostrado efectos genéticos ni sobre la actividad de aguijoneo, ni sobre la actividad de guardia a nivel individual.

8. Justificación.

Tanto el comportamiento productivo como el defensivo de las abejas africanizadas parece deberse en mayor medida a efectos genéticos que a ambientales, por ello en este trabajo se pretende generar información que permita entender mejor como los efectos genéticos afectan la productividad y defensividad de las abejas, para en un futuro buscar

soluciones a los problemas ocasionados por la africanización de las colonias. Esto es particularmente relevante porque no hay estudios que confirmen los efectos genéticos en la productividad y en la defensividad de las colonias de abejas, así como su modo de acción. También es importante evaluar el impacto relativo que diversos componentes del comportamiento defensivo de las abejas tienen sobre la respuesta final, que es el aguijoneo. En este estudio se pretende generar evidencia sobre la existencia de efectos genotípicos, en las abejas que realizan tareas asociadas a componentes del comportamiento de defensa, como son las abejas guardianas y soldados, ya que ambos grupos de abejas están involucrados tanto en la activación, como en la culminación del comportamiento defensivo.

OBJETIVOS

1. Estimar que tanto la introgresión de genes africanos en abejas melíferas explotadas comercialmente en una región del altiplano mexicano, afecta su defensividad, tamaño y productividad.
2. Estimar la magnitud de efectos genotípicos de dominancia sobre el comportamiento defensivo de colonias de abejas melíferas F1 y retrocruzadas.
3. Determinar si el locus sting 1 que se sabe afecta la tarea de aguijoneo de las abejas a nivel de colonia, influye también en las tareas de guardia y aguijoneo a nivel de abejas individuales.
4. Determinar la existencia de efectos genotípicos en las tareas de guardia y aguijoneo de las abejas melíferas.

HIPOTESIS

1. La introgresión de genes africanos en abejas melíferas explotadas comercialmente, aumenta significativamente su defensividad y disminuye significativamente su tamaño y productividad.
2. El comportamiento defensivo de las abejas africanizadas se hereda de manera dominante.
3. El locus sting 1 afecta las tareas de guardia y aguijoneo de abejas individuales.
4. Los genotipos de abejas africanizadas tienen una mayor propensión y persistencia a las tareas de guardia y al rápido aguijoneo.

MATERIAL Y METODOS

1. Area de Estudio.

Los estudios se llevaron a cabo en los municipios de Coatepéc Harinas, Villa Guerrero, Ixtapan de la Sal y Tonatico, Estado de México, región apícola del altiplano mexicano (segunda en importancia después de la región Sureste). Las abejas africanizadas se establecieron en el Estado de México desde 1990 (Guzmán-Novoa y Page 1994b). Esta región posee una actividad apícola relevante, destacándose la producción comercial de reinas, por lo que la selección de abejas dóciles es muy importante para esa entidad. Los municipios del área de estudio se encuentran al Suroeste del estado, situados a 18° 58' de latitud Norte y a 99° 38' de longitud Oeste, con una altitud media sobre el nivel del mar de 1,900 m. Estos municipios cuentan con un clima templado subhúmedo (w), con lluvias en verano y una temperatura promedio de 14° C. Colindan al Norte con Tenango del Valle, Temascaltepec y Calimaya, al Oeste con Tescaltitlán, al Este con Tenancingo y al Sur con Pilcaya, Guerrero (INEGI 1981).

2. Experimento 1. Efecto de la africanización sobre la productividad, defensividad y tamaño de las abejas melíferas.

Registros sobre producción de miel, defensividad, tamaño y tipo de ADN mitocondrial (ADN_m; africano o europeo) de abejas de 416 colonias comerciales escogidas al azar y pertenecientes a apicultores de la región, fueron tomados en dos zonas, una zona alta y una zona baja. La zona alta tiene colonias establecidas a altitudes mayores a 2,200 msnm mientras que la zona baja tiene colonias a altitudes menores a los 1,600 msnm.

Producción de miel. Se midió siguiendo la metodología de Estrada y Guzmán-Novoa (1991) y de Guzmán-Novoa y Prieto (1997), la cual consiste en estimar la producción mediante el conteo del número de bastidores con miel cosechados de cada colonia, los cuales se multiplican por el peso promedio por bastidor.

Defensividad. Se midió mediante dos repeticiones de una prueba tradicional de campo (García 1997; Guzmán-Novoa *et al.* 1999), la cual consiste en utilizar una “bandera” que está hecha de un pedazo de gamuza de cuero de color negro (10 x 8 cm) suspendido en una

fueron comparados en cuanto a su defensividad, tamaño y producción de miel en las dos zonas (alta y baja).

3. Experimento 2. Modo de herencia del comportamiento defensivo de las abejas melíferas.

Se establecieron cinco tratamientos experimentales: 1) colonias africanizadas; 2) colonias europeas; 3) colonias híbridas F1; 4) colonias de retrocruza europea ; 5) colonias de retrocruza africanizada (Fig. 1).

Establecimiento de las colonias experimentales. Las colonias de abejas africanizadas se obtuvieron de enjambres silvestres capturados en la zona, mientras que las colonias de abejas europeas provinieron de abejas reinas importadas de los EUA y Canadá. El origen africano o europeo de estas colonias se corroboró por medio de análisis morfométricos y de ADN_m (Daly *et al.* 1982; Silvester y Rinderer 1987; Nielsen *et al.* 1999). Con base en la información de estos análisis y de las pruebas de defensividad (cada colonia se evaluó mediante tres repeticiones de una prueba de defensividad como se describió anteriormente), se escogieron dos colonias de abejas africanizadas (las más agresivas) y dos colonias de abejas europeas (las más dóciles). Se produjeron 12 reinas de las colonias de abejas africanizadas seleccionadas y nueve de las colonias de las abejas europeas. Cada una de estas reinas se inseminaron con el semen de un solo zángano obtenido de una colonia de su respectivo origen genético. Cada reina inseminada se identificó con una plaquita de plástico numerada, que se le pegó al tórax (Graze Kg, Weinstadt, Alemania), para certificar que su progenie correspondiera al genotipo asignado durante las pruebas de defensividad. De estas reinas se derivaron nueve colonias híbridas cuyas reinas se inseminaron con el semen de un solo zángano. Finalmente se produjo una tercera generación de cuarenta colonias de abejas retrocruzadas. Para ello, cada una de diecinueve reinas híbridas fueron inseminadas con el semen de un zángano africanizado y cada una de otras 21, con el semen de un zángano europeo.

Las colonias experimentales se establecieron en cinco apiarios diferentes, separados a 500 m uno de otro y cada colonia de cada apiario se separó al menos 5 m una de otra, para minimizar la posibilidad de que abejas de una colonia interfirieran con las pruebas de otras.

Pruebas de defensividad. Catorce días antes de hacer las pruebas, las poblaciones de las colonias experimentales se homologaron quitando abejas y cuadros de cría de las colonias más pobladas. Cada una de las colonias experimentales contenía aproximadamente 4,000 cm² (cuatro bastidores) con cría operculada y cinco bastidores cubiertos con abejas adultas luego de la homologación. Esto último se hizo para controlar las diferencias en población entre las colonias que pudieran afectar las pruebas de defensividad. Cada colonia fue probada en tres ocasiones utilizando la prueba de campo antes descrita. Las colonias de cada apiario experimental fueron probadas simultáneamente por dos personas, las cuales desconocían su ascendencia genética.

Modelos genéticos. Los valores obtenidos de las pruebas de defensividad realizadas en las colonias experimentales, se compararon con valores esperados del número de aguijones calculados a partir de dos modelos hipotéticos, uno de dominancia y otro de aditividad. Ambos modelos asumen aditividad genotípica, lo que significa que individuos de un genotipo en particular podrían exhibir el mismo grado de defensividad independientemente de si viven en una colonia con individuos de su mismo genotipo, o de si viven en una colonia que tiene abejas de otro genotipo. Es posible que abejas de genotipos diferentes interactúen para alterar el umbral de respuesta y en tal caso sería necesario un modelo más complejo para describir este sistema.

El primer modelo asume dominancia genética completa para alta defensividad en las abejas africanizadas (Ecuación 1). El segundo modelo asume aditividad genética, donde los híbridos exhiben una respuesta intermedia entre la de las obreras europeas y la de las africanizadas (Ecuación 2). Los valores esperados (E) para el número de aguijones en las banderas fueron obtenidos de la siguiente manera:

$$E_d = P_H R_A + (P_E + R_E) + (P_A R_A) \quad (1)$$

$$E_a = P_H (R_A + R_E)/2 + (P_E R_E) + (P_A R_A) \quad (2)$$

Donde P_H es la proporción de genotipos híbridos esperados en la progenie; R_A es la respuesta africanizada media; P_E es la proporción de genotipos europeos esperados en la progenie; P_A es la proporción de genotipos africanizados esperados en la progenie; R_E es la respuesta europea media.

Para estimar el grado de dominancia ($\%_d$) en la defensividad de las abejas, los datos de la respuesta defensiva de las colonias híbridas y retrocruzada se sometieron a la siguiente ecuación:

$$\%_d = (R_p - E_a) / (E_d - E_a) \times 100 \quad (3)$$

Donde R_p es la respuesta media de la progenie.

Los datos de las tres repeticiones de la prueba de defensividad se sumaron, promediaron y transformaron a raíz cuadrada para normalizarlos y luego fueron sometidos a un análisis de varianza.

4. Experimento 3. Efecto del locus sting 1 sobre las tareas de guardia y aguijoneo en abejas individuales.

Se estimó la relación entre la frecuencia del locus sting 1 en abejas individuales de colonias retrocruzadas, con la de datos de sus tareas de guardia y rapidez de aguijoneo (presumiblemente abejas con un bajo umbral de reacción a estímulos defensivos).

Para obtener las muestras de al menos 100 abejas con alta propensión a picar, dos colonias de abejas retrocruzadas (ya que en abejas retrocruzadas hay segregación de marcadores de ADN) escogidas al azar, una de retrocruza europea y una de retrocruza africanizada, fueron sometidas a 15 repeticiones de una prueba tradicional de defensividad (como la antes descrita), pero interrumpida. En cada repetición, la bandera era retirada de la piquera de la colmena probada después de que las primeras cinco a 10 abejas habían picado el parche de cuero. Estas abejas se tomaron del parche con unas pinzas entomológicas, para ser depositadas en viales identificados que contenían etanol al 96%.

También se tomaron muestras de al menos 100 abejas guardianas de la piquera de las mismas colonias retrocruzadas de donde se tomaron las abejas picadoras. Esto se hizo con la ayuda de una aspiradora de abejas (Gary y Lorenzen 1987). Las abejas guardianas fueron identificadas mediante la observación de su comportamiento típico (Ribbands 1954; Breed *et al.* 1990) en la piquera de cada colmena durante cinco minutos antes de ser capturadas. Las abejas guardianas típicamente levantan sus patas delanteras, corren hacia otras abejas con las antenas por delante, mantienen las alas pegadas al cuerpo, se muestran muy nerviosas o activas, realizan pequeños vuelos de reconocimiento frente y alrededor de su colmena y retornan ella con rapidez. También se tomaron muestras de entre 45 y 100

abejas obreras, colectadas al azar del interior de la colmena (“abejas control”) de cada una de las colonias de retrocruza. Todas las muestras tomadas se identificaron debidamente con los datos de la colmena, tipo de abejas y tipo de prueba. Las abejas se introdujeron en frascos herméticos conteniendo etanol al 96% y se refrigeraron rápidamente para su posterior análisis de ADN.

Análisis de ADN. Los análisis de ADN se realizaron en el laboratorio de apicultura del departamento de entomología de la Universidad de Purdue, Indiana, EUA. Para determinar la frecuencia de abejas que llevaban alélos africanos o europeos para el marcador mas cercano al locus sting 1 (N4-.27), se analizaron submuestras de al menos 90 abejas guardianas, 93 abejas picadoras y 45 abejas control de cada una de las dos colonias de retrocruza seleccionadas. El análisis requirió de primers de secuencia y sitios conocidos y detectables (sequence tagged site; o sts por sus siglas en inglés) que se utilizaron con la técnica de PCR. Estos primers fueron diseñados y proporcionados por Hunt, G.J. ³.

La extracción del ADN de las obreras se hizo de acuerdo a Hunt (1997). Con esta técnica las abejas fueron maceradas individualmente e introducidas en tubos de microcentrifuga que contenían una solución buferada (1% de hexadecyl-trimethylammonium bromide, 1.1M de NaCl, 50 mM de Tris, con un pH de 8 y 10 mM de EDTA). Las muestras fueron extractadas primero con fenol/cloroformo y después con cloroformo. Finalmente el ADN fue precipitado con 2 volúmenes de etanol y un décimo de volumen de 3M de acetato de sodio, con un pH de 5.2. El ADN se disolvió en 300 μ l de agua y se utilizaron de 1 a 2 μ l en la máquina de PCR, con los primers que amplifican fragmentos ligados al locus sting 1. Un grupo de primers amplificaron el “stsN4-.27”, mientras que otro grupo amplificó el fragmento “sts444-.34”, el cual había sido previamente mapeado a 8.5 cM de distancia del lugar más probable de ubicación del locus sting 1 (Hunt *et al.* 1998). Las secuencias de los primers usados para amplificar el marcador stsN4-.27 fueron 5'CAA ATT AAA GTC TAC ACT AAA AAA y GCG AAG GTT AAA TGG AA, mientras que las secuencias de los primers usados para amplificar el marcador sts444-.34 fueron 5'GCA GCC CCA TAA CCA AAG AAA AAT y GCA GCC CCA TTC CAT TTT TAG T. El producto del stsN4-.27 fue digerido con la enzima de restricción FOK 1, lo cual resultó en marcadores codominantes para ambos loci. La fase del marcador fue determinada por medio de

³ Hunt, G.J., Profesor de la Universidad de Purdue, Indiana, EUA, Com. Pers.

comparar los marcadores de las obreras (guardianas, primeras picadoras y controles) con los del padre haploide de la reina F1. Las amplificaciones fueron realizadas con los siguientes parámetros cíclicos: 94°C por 30s, seguido por 10 ciclos de 94°C por 1min, 60°C por 1min seguido por 35 ciclos de 94°C por 40s, 55°C por 1 min y 72°C por 2 min; por último un ciclo de 72°C por 8 min. Los fragmentos marcadores se corrieron en un gel horizontal que contenía 1.2% de Synergel (diversified Biotech, Boston, MA), 0.7% de agarosa y 0.5X de buffer de TBE. El análisis molecular determinó el número y la frecuencia en abejas guardianas, primeras picadoras y controles, que poseían el marcador europeo o africano (N4-.27) para el locus sting 1. Se utilizó una prueba de Chi-cuadrada para determinar si existió una influencia significativa de este locus sobre las tareas de guardia y aguijoneo de abejas individuales, en comparación con abejas de las muestras control de las colonias de retrocruza. Los resultados del análisis fueron comparados con la segregación 1:1 que era esperada para el marcador N4-.27.

5. Experimento 4. Efecto de la africanización sobre las tareas de guardia y aguijoneo de las abejas melíferas.

Se midió y analizó el comportamiento de abejas europeas y africanizadas en sus tareas de guardia y aguijoneo, realizadas en un medio ambiente común para ambas (la misma colmena), con el fin de detectar efectos genotípicos. Para lograr esto, se hicieron emerger abejas europeas y africanizadas en una incubadora mantenida a 32°C con un 60% de HR. Para ello se introdujeron a la incubadora panales con cría operculada próxima a emerger dentro de bastidores tipo jaula, cubiertos con malla de criba con abertura de 4 mm. Después de emergidas, se pintaron más de 6,000 abejas obreras de cada tipo, usando distintos colores de pintura de aceite sobre sus tórax, de acuerdo a sus genotipos. Las abejas pintadas se introdujeron en seis núcleos de tres bastidores poblados con abejas africanizadas y/o europeas, para determinar como se manifiestan las tareas de guardia y aguijoneo de los genotipos estudiados, en diferentes medios ambientes. Se utilizaron tres fuentes (colonias) de abejas europeas (dos de raza Carniola y una de raza Italiana) y tres fuentes de abejas africanizadas. El origen genético de las abejas de las colonias fuente fue corroborado por medio de análisis morfométricos (Sylvester y Rinderer 1987) y de ADN_m (Nielsen *et al.* 1999, 2000).

Los ambientes de los núcleos fueron los siguientes: Dos núcleos africanizados, dos europeos y dos mixtos. Los ambientes de los núcleos africanizados se formaron introduciendo a los mismos, un 75% de abejas africanizadas y un 25% de abejas europeas y los ambientes de los núcleos europeos se formaron con un 75% de abejas europeas y un 25% de africanizadas. Los núcleos mixtos se hicieron con un 50 / 50% de abejas africanizadas y europeas.

Para determinar que tan propensas (propensión se definió como el número medio de guardianas observadas por día) a realizar la tarea de guardia eran las abejas de los genotipos probados, se hicieron observaciones diarias de la piquera de los núcleos por las mañanas y tardes. Cada observación duró 30 min. Se hicieron observaciones durante 18-20 días consecutivos con la finalidad de registrar el número de abejas guardianas de cada color (genotipo). Para determinar que tan persistentes (persistencia se definió como el número de días durante los que una abeja realiza la tarea de guardia) eran las abejas de los genotipos probados en la realización de la tarea de guardia, se capturaron abejas guardianas de las piqueras de los núcleos experimentales con la ayuda de tubos Falconer y a cada una se le pegó sobre el tórax, una placa de plástico numerada y del color correspondiente a su genotipo, para registrar el número de días que empleaba para realizar esa actividad. El procedimiento de marcaje se realizó de la manera siguiente: Una vez capturada colocando el tubo falconer sobre ella, cada abeja guardiana era transportada al laboratorio para ser introducida durante 5 min a un refrigerador que se mantenía a 6°C. Este procedimiento reducía temporalmente la actividad de la abeja y permitía colocarle y adherirle con pegamento la placa de plástico numerada. Posteriormente, la abeja era reintroducida a su núcleo de origen, para monitorear su actividad como guardiana en días subsecuentes.

Al cabo de 28 días de haberse introducido las obreras pintadas a los núcleos, se realizaron cuatro pruebas de defensividad interrumpidas como la ya descrita anteriormente. Las pruebas se hicieron para capturar abejas primeras picadoras y separarlas por color (genotipo). Estas pruebas sirvieron para determinar la frecuencia con la que los genotipos probados inician la tarea de aguijoneo.

Los datos fueron sometidos a análisis de estadística descriptiva y fueron transformados a logaritmos para normalizarlos. Posteriormente fueron sometidos a un análisis de varianza, a pruebas de t de student y a pruebas de Chi-cuadrada.

RESULTADOS

1. Experimento 1: Efecto de la africanización sobre la productividad, defensividad y tamaño de las abejas melíferas.

Los resultados muestran que el 13.7% de las 416 colmenas experimentales resultó con ADN_m africano y el resto con europeo, aunque la mayoría de las colonias tuvo ADN_m del Este europeo (70.91%).

Las abejas de colonias con ADN_m africano fueron significativamente más defensivas (Fig. 2), menos productivas (Fig. 3) y más pequeñas (Fig. 4) que las abejas de colonias con ADN_m europeo. Las abejas de colonias con ADN_m europeo del Este fueron las menos defensivas (Fig. 2) y las de mayor tamaño (Cuadro 1 y Fig. 4). Las abejas en general picaron significativamente más y fueron de menor tamaño en la zona baja, aunque la productividad media no fue diferente entre la zona baja y la zona alta. Sin embargo, las abejas con ADN_m africano produjeron significativamente menos miel en la zona alta que en la zona baja y su longitud de ala también fue significativamente mayor en la zona alta que en la zona baja (Cuadros 2 y 3).

La defensividad estuvo negativamente correlacionada con el tamaño de las abejas ($r = -0.51$, $n = 416$, $P < 0.0001$). La productividad (Kg de miel), no tuvo correlación ni con la defensividad, ni con el tamaño de las abejas (Cuadro 4).

2. Experimento 2: Modo de herencia del comportamiento defensivo de las abejas melíferas.

El número de aguijones depositados por las abejas en el parche de cuero de las banderas varió significativamente entre los tratamientos ($P < 0.0001$; Fig. 5), de una media de 38.11 aguijones por min en colonias europeas, a una media de 135.89 en colonias de retrocruza africanizada. No existieron diferencias significativas entre colonias F1, de retrocruza africanizada y africanizadas parentales ($P > 0.05$). Las colonias de retrocruza europea fueron diferentes a las europeas parentales ($P < 0.0001$), pero no a las colonias híbridas F1 ($P > 0.05$), aunque también fueron diferentes a las africanizadas parentales y a las colonias de retrocruza africanizada ($P < 0.0001$; Fig 5.). Se compararon las respuestas de los diferentes tratamientos con los valores esperados de los dos modelos propuestos,

encontrándose que los resultados se asemejan al modelo de dominancia genética (Cuadro 5 y Fig. 5).

El grado de dominancia para el número de aguijones depositados por las abejas en el parche de cuero de las banderas, se estimó en 84.3% para las colonias F1, en 200.8% para las de retrocruza europea y en 145.8% para las de retrocruza africanizada.

3. Experimento 3: Efecto del locus sting 1 sobre las tareas de guardia y aguijoneo en abejas individuales.

Las frecuencias de abejas heterocigóticas (que llevaban ambos alélos, el europeo y el africanizado para el marcador N4-.27) y de abejas homocigóticas (que llevaban los dos alélos parentales europeos para el marcador N4-.27) en guardianas y primeras picadoras de la colonia de retrocruza europea, no mostraron la segregación esperada de 1:1 ($P < 0.01$ y $P < 0.05$, respectivamente; Cuadro 6). Las abejas heterocigóticas de la colonia de retrocruza europea fueron 21.3 y 27.7% más propensas a ser primeras picadoras y guardianas, respectivamente, que las abejas de genotipo europeo puro. Pero las frecuencias de abejas heterocigóticas contra homocigóticas en guardianas y primeras picadoras de la colonia de retrocruza africanizada, no fueron diferentes de la segregación esperada de 1:1 (Cuadro 6).

4. Experimento 4: Efecto de la africanización sobre las tareas de guardia y aguijoneo de las abejas melíferas.

Las abejas africanizadas fueron significativamente más propensas y persistentes que las europeas a realizar actividades de guardia ($P < 0.0001$; Cuadro 7 y Fig. 6). El 19.9% de las abejas africanizadas que fueron observadas como guardianas, realizaron la actividad durante un día, mientras que el 80.1% de ellas lo hicieron por dos días o más. Para el caso de las abejas europeas, estos porcentajes fueron de 38.4 y 61.6%, respectivamente, con un rango de actividad de 1 a 29 días para el caso de las abejas africanizadas y de 1 a 23 días para el caso de las abejas europeas.

Se encontraron diferencias significativas entre los genotipos de abejas para la propensión y la persistencia a realizar la tarea de guardia ($P < 0.0001$; Cuadro 8; Fig. 7). Hubieron genotipos europeos con capacidades de guardia similares a genotipos africanizados (ejemplo: rosado) y genotipos africanizados con capacidades de guardia

similares a genotipos europeos (ejemplo: rojo). La propensión a ser guardiana se manifestó significativamente más en abejas introducidas a colonias con medios ambientes europeo y mixto que las introducidas a colonias con medio ambiente africanizado (Cuadro 9 y Fig. 8). Sin embargo, el tipo de medio ambiente no tuvo efecto sobre la persistencia (Cuadro 10).

De 39 abejas marcadas que se recuperaron en la prueba usada para capturar a las primeras abejas picadoras, 34 (87.2%) fueron africanizadas y solo 5 (12.8%) fueron europeas. Casi la mitad de las abejas recuperadas (18) fueron del genotipo verde, que también fue el genotipo más propenso y persistente para la tarea de guardia. La diferencia entre abejas africanizadas y europeas para esta característica, fue altamente significativa ($X^2 = 43.13$, $n = 39$, $P < 0.0001$; Fig. 9).

DISCUSION

1. Experimento 1: Efecto de la africanización sobre la productividad, defensividad y tamaño de las abejas melíferas.

El grado de africanización de la población de abejas muestreadas fue bajo, esto probablemente se debió a que la técnica molecular utilizada (ADN_m) solo muestra la herencia africana de las madres, pero no la de los padres de las abejas. El hecho de que la mayoría de las colonias tuviera ADN_m del Este europeo, demuestra la influencia de razas de abejas como la Italiana y la Carniola en la población estudiada, ya que estas son las dos principales razas de abejas del Este europeo que se han introducido a México.

Los resultados demuestran que la introgresión de genes africanos en las poblaciones de abejas explotadas comercialmente en el altiplano mexicano, disminuye significativamente la producción de miel y aumenta significativamente la defensividad de las colonias. Adicionalmente, disminuye significativamente el tamaño de las abejas obreras. Estos resultados sugieren que no es deseable tener un alto grado de africanización en poblaciones de abejas comerciales, pues esto hará de la apicultura una actividad riesgosa, incómoda y menos rentable.

Existe un estudio que establece que las abejas africanizadas son más productivas (Kerr 1967), otro concluye que las abejas europeas producen más miel que las africanizadas (Rinderer *et al.* 1985) y un trabajo más encontró que no hay diferencias (Spivak *et al.* 1989). El presente trabajo concuerda con el de Rinderer *et al.* (1985) y demuestra con más datos que en los estudios anteriores, que la africanización disminuye la producción de miel. Los resultados apoyan a los encontrados por diversos investigadores que concluyen que las abejas africanizadas son altamente defensivas (Stort 1974, 1975a,b,c; Collins *et al.* 1982; Villa 1988; Guzmán-Novoa y Page 1993, 1994a).

La introducción de genes europeos en las poblaciones mediante la inmigración de genotipos de abejas europeas, o mediante la selección de abejas con características europeas en las poblaciones locales, puede contribuir a una menor defensividad y a una mayor productividad de las poblaciones de abejas seleccionadas en áreas africanizadas. Esto ya ha sido demostrado por Guzmán-Novoa y Page (1999), quienes después de cinco

retrocruza africanizada, y africanizadas parentales. Además las respuestas de las colonias de retrocruza europea no fueron diferentes a las de las colonias F1, aunque si fueron diferentes a las de los dos tipos parentales.

Las respuestas de las colonias experimentales fueron cercanas a los valores esperados del modelo de dominancia. De hecho, las respuestas de las colonias de retrocruza sugieren un grado de sobredominancia, que pudo haber sido también influenciado por efectos ambientales internos de cada colonia; sin embargo, estos efectos muy probablemente tuvieron una influencia menor. La retrocruza hacia la línea parental africanizada tuvo una media de aguijoneo numéricamente más alta que la que se predijo con el modelo de dominancia, aunque este resultado no fue estadísticamente significativo.

Estos resultados apoyan la hipótesis de la dominancia genética como modo de herencia de la defensividad de las abejas y concuerdan con los de Stort (1975c), Guzmán-Novoa y Page (1993, 1994a) y con los de DeGrandi-Hoffman *et al.* (1998).

3. Experimento 3: Efecto del locus sting 1 sobre las tareas de guardia y aguijoneo en abejas individuales.

La conclusión de dominancia genética inferida de los resultados de campo (Experimento 2), es también apoyada por los resultados con abejas individuales de la colonia de retrocruza europea analizada, las cuales mostraron una mayor probabilidad para realizar tareas de guardia y aguijoneo cuando llevaban el alélo africanizado para el marcador N4-.27 (el más cercano al locus sting 1). Las abejas que tenían el alélo africanizado fueron 21.3% y 27.7% más propensas a ser primeras picadoras y guardianas, respectivamente, que abejas que tenían ambos alélos europeos para el marcador N4-.27. Pero en la colonia de retrocruza africanizada analizada, los genotipos homocigóticos y heterocigóticos para el alélo africanizado del marcador N4-.27, no fueron diferentes en su probabilidad para realizar tareas de guardia y aguijoneo, como se esperaría de existir un gran efecto de dominancia del locus sting 1. Una posible explicación alternativa para estos resultados, es que las dos reinas F1 de estas colonias hayan tenido diferentes genotipos para el locus sting 1. Aunque muy improbable, esta situación podría haber ocurrido si la reina madre africanizada utilizada para los cruzamientos F1 no hubiera sido homocigótica para

los alélos altamente defensivos del locus sting 1 y que cada una de las reinas hijas F1 hubieran heredado un alélo diferente.

Estos resultados también coinciden con estudios que demuestran que existe una relación entre la tarea de guardia y la defensividad relativa de una colonia (Moore *et al.* 1987; Breed *et al.* 1988, 1990; Breed y Rogers 1991; Hunt *et al.*⁴). Lo anterior fue particularmente evidente en el genotipo africanizado verde, cuyas abejas fueron las más propensas y persistentes en las tareas de guardia y aguijoneo.

4. Experimento 4: Efecto de la africanización sobre las tareas de guardia y aguijoneo de las abejas melíferas.

Se demostró por primera vez que las abejas africanizadas son más propensas y persistentes a realizar tareas de guardia que las abejas europeas. Sin embargo, las diferencias entre estos dos tipos de abejas fueron menores a 100%, lo cual es un resultado no esperado, ya que en otras tareas del comportamiento defensivo como el aguijoneo, las diferencias pueden ser de entre el 500 y el 1,000%.

Varios autores ya habían demostrado que hay diferencias genotípicas entre abejas de diferentes colonias en cuanto a su persistencia y propensión a ser guardianas (Moore *et al.* 1987; Breed *et al.* 1988; Robinson y Page 1988; Breed y Rogers 1991). Sin embargo, nadie había demostrado diferencias genotípicas entre abejas africanizadas y europeas.

Las medias y rangos de persistencia que para la actividad de guardia se reportan en este estudio, son mayores a las señaladas por otros autores. Breed *et al.* (1988) observó una persistencia media de 2.1 días, mientras que Breed y Rogers (1991) encontraron un promedio de 1.27. Ambos estudios se hicieron solamente con abejas europeas. Los resultados de este estudio son mayores, probablemente a consecuencia de diferencias ambientales donde se realizaron los estudios, así como al uso de abejas africanizadas. Además, estos resultados se obtuvieron con un número de muestra dos veces mayor que el n de los estudios antes citados, por lo que son más consistentes.

Al igual que en el estudio de Breed y Rogers (1991), quienes introdujeron abejas marcadas de dos genotipos a colmenas individuales, los resultados de este estudio también muestran que un mayor número de abejas del genotipo más defensivo persisten como

⁴Hunt, G.J., Profesor de la Universidad de Purdue, Indiana, EUA. Com. Pers.

liberen feromonas de alarma y que esto reclute a abejas con umbrales de respuesta defensiva más altos (europeas). Fue notorio que el genotipo africanizado marcado con color verde, estuvo más representado entre las primeras picadoras y también resultó ser el más propenso y persistente en la tarea de guardia, lo cual sugiere un mecanismo genético común influenciando ambas tareas.

Este estudio proporciona fuertes evidencias de que existen efectos de dominancia genética sobre la conducta defensiva de las abejas tanto a nivel de colonia, como a nivel individual. La introgresión artificial de genes europeos en las poblaciones de abejas africanizadas (por medio del cambio frecuente de abejas reinas y por medio de la importación de reinas para la producción de zánganos) o el mantenimiento de niveles bajos de africanización por medio de programas de mejoramiento genético y de manejo, puede ser necesario para reducir el número de accidentes por picadura de abejas y para aumentar la producción de miel. El éxito potencial de estas técnicas de crianza y manejo ya fue demostrado en un estudio llevado a cabo durante cinco años con más de 3,000 colonias en un área africanizada (Guzmán-Novoa y Page 1999). Las colonias aumentaron su producción de miel y redujeron su defensividad, aunque no a los niveles de las colonias europeas.

El énfasis en el mejoramiento genético debería darse en la selección de abejas con menos propensión al agujoneo y no tanto a la selección de abejas con baja propensión a realizar la tarea de guardia, ya que las diferencias entre abejas africanizadas y europeas son mayores para la tarea de agujoneo.

El entendimiento del comportamiento defensivo de las abejas requiere de estudios adicionales para conocer más sobre las interacciones genotípicas dentro de las colonias. Estos estudios ampliarán el conocimiento sobre el porque las abejas africanizadas han sido tan exitosas en la colonización de nuevas áreas, sobre como criar abejas más dóciles y sobre como reducir el número de personas y animales muertos por picaduras de abejas.

CONCLUSIONES

- ❖ Se encontró que la mayoría de las colonias comerciales muestreadas tenían ADN_m del Este europeo, lo que demuestra la influencia de razas de abejas como la Italiana (*Apis mellifera ligustica* S.) y la Carniola (*Apis mellifera carnica*).
- ❖ La introgresión de genes africanos a abejas de poblaciones explotadas comercialmente en el altiplano mexicano disminuye significativamente su producción de miel y su tamaño y aumenta significativamente su defensividad.
- ❖ La defensividad y el tamaño de las abejas estuvieron negativamente correlacionadas. Abejas de menor tamaño picaron más que las de mayor tamaño. Por eso se recomienda seleccionar abejas de mayor tamaño para criar colonias menos defensivas en zonas africanizadas.
- ❖ El grado de africanización y de defensividad de las colonias muestreadas fue mayor en una zona baja que en una zona alta, por lo que se recomienda establecer los criaderos de abejas reinas en zonas altas, para aumentar la frecuencia de apareamientos deseables y de colonias de abejas dóciles.
- ❖ La defensividad de las abejas melíferas se hereda de manera dominante. El grado de dominancia para el número de veces que las abejas picaron, fue de 84.3, 200.8 y 145% para colonias de abejas híbridas, de retrocruza europea y de retrocruza africanizada, respectivamente. La introgresión de genes europeos a las poblaciones de abejas comerciales parece ser necesaria para criar abejas menos defensivas.
- ❖ Se confirmó por primera vez que el locus sting 1 afecta las tareas de guardia y de aguijoneo en abejas individuales, en una población independiente a la usada para mapear este QTL. Es posible que en el futuro, QTL como el sting 1 se utilicen para identificar colonias de abejas defensivas, para descartarlas de programas de mejoramiento genético.
- ❖ En colonias con ambientes de genotipos mixtos (europeos y africanizados), como ocurre en colonias ubicadas en zonas africanizadas, las abejas de origen africano fueron nueve veces más propensas a iniciar el aguijoneo que las abejas de origen europeo, al presentarles un estímulo defensivo.

- ❖ Las abejas de origen africano fueron solo una tercera parte más propensas y persistentes a realizar la tarea de guardia que las abejas de origen europeo. Adicionalmente, existen genotipos europeos que realizan la tarea de guardia con la misma propensión y persistencia que genotipos de abejas africanizadas.
- ❖ Parece ser que el medio ambiente no influye en la persistencia de las abejas guardianas, pero si afecta la propensión de estas a ser guardianas.
- ❖ Se encontró que el ambiente africanizado inhibe la manifestación de la actividad de guardia por parte de otras obreras.
- ❖ Se recomienda que la selección de abejas dóciles se realice enfocada más a la tarea de aguijoneo que a la de guardia en programas de mejoramiento genético.

LITERATURA CITADA

- Breed, M.D., Rogers, K.B., Hunley, J.A. and Moore, A.J.: A correlation between guard behavior and defensive response in the honey bee, *Apis mellifera*. *Anim. Behav.* 37: 515-516 (1988).
- Breed, M.D., Robinson G.E. and Page, R.E.: Division of labor during honey bee colony defense. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 395-401, (1990).
- Breed, M.D. and Rogers, K.B.: The behavioral genetics of colony defense in honeybees: genetic variability for guarding behavior. *Behav. Genet.* 21: 295-303 (1991).
- Cajero, A.S.: Logros del Programa Nacional Para el Control de la Abeja Africana. Memorias del III Congreso Internacional de Actualización Apícola. 1995. México, D.F.: Asociación Nacional de Médicos Veterinarios Especialistas en Abejas. pp. 9-10 (1995).
- Collins, A.M., Rinderer, T.E., Tucker, W.K. and Sylvester, H.A.: A model of honeybee defensive behaviour. *J. Apic. Res.* 19(4): 224-231 (1980).
- Collins, A.M., Rinderer, T.E., Harbo, J.R. and Bolten, A.C.: Colony defense by Africanized and European honey bees. *Science* 218: 72-74 (1982).
- Collins, A.M., Rinderer, T.E., Harbo, J.R. and Brown, M.A.: Heritabilities and correlations for several characters in the honey bee. *J. Hered.* 75:135-140 (1984).
- Collins, A.M.: Bidirectional selection for colony defense in Africanized honey bees. *Am. Bee J.* 126: 827-828 (1986).
- Collins, A.M., Rinderer, T.E. and Tucker, K.W.: Colony defence of two honeybee types and their hybrids. I. Naturally mated queens. *J. Apic. Res.* 27: 137-140 (1988).
- Collins, A.M., Daly, H.V., Rinderer, T.E., Harbo, J.R. and Hoelmer, K.: Correlations between morphology and colony defense in *Apis mellifera* L., *J. Apic. Res.* 33: 3-10 (1994).
- Daly, H.V., Hoelmer, K., Norman, P. and Allen, T.: Computer-assisted measurement and identification of honey bees (Hymenoptera: Apidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 75: 591-594 (1982).
- DeGrandhi-Hoffman, G., Collins A.M., Martin, J.H., Schmidt, J. O. and Spangler H.G.: Nest defense behavior in colonies from crosses between Africanized and European honey bees (*Apis mellifera* L.) (Hymenoptera: Apidae). *J. Insect Behav.* 11: 37-45 (1998).
- Estrada de la Mora E. y Guzmán-Novoa, E.: Selección práctica para alta producción de miel en abejas melíferas (*Apis mellifera*). En: Memorias V Sem. Am. Apic. Guadalajara. pp. 69-71 (1991).

García, L.L.: Comparación de la confiabilidad de dos métodos para medir la defensividad de las abejas melíferas (*Apis mellifera* L.). Tesina de licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. UNAM, 32 pp. (1997).

Gary, N. E. and Lorenzen, K.: Vacuum device for collecting and dispensing honey bees (Hymenoptera: Apidae) and other insects into small cages. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 80: 664-666 (1987).

Guzmán-Novoa, E. and Page, R.E.: Backcrossing Africanized honey bee (*Apis mellifera* L.) queens to European drones reduces colony defensive behavior. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 86(3): 352-355 (1993).

Guzmán-Novoa, E., Page, R. E. and Fondrk M.K.: Morphometric techniques do not detect intermediate and low levels of africanization in honey bee (*Apis mellifera* L.) colonies. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 87: 507-515 (1994).

Guzmán-Novoa, E. and Page, R.E.: Genetic dominance and worker interactions affect honey bee colony defense. *Behav. Ecol.* 5: 91-97 (1994a).

Guzmán-Novoa, E. and Page, R.E.: The impact of africanized bees on Mexican beekeeping. *Am. Bee J.* 134 (2): 101-106 (1994b).

Guzmán-Novoa, E.: La Apicultura en México y Centro América. En: *Memorias del V Congr. Ibero Latinoam. Apic.* Mercedes, Uruguay: 14-17 (1996).

Guzmán-Novoa, E. y Prieto, M.D.: Pasos generales para la selección de abejas productivas y manejables. En: *Memorias del 4to. Congr. Intern. Actual. Apic.* Morelia, Mich: 106-107 (1997).

Guzmán-Novoa, E., Page, R. E., Spangler, H.G. and Erickson, E.H.: A comparison of two assays to test the defensive behaviour of honey bees (*Apis mellifera*). *J. Apic. Res.* 38: 205-209 (1999).

Guzmán-Novoa, E. and Page, R.E.: Selective Breeding of Honey Bees (Hymenoptera: Apidae) in Africanized Areas. *J. Econ. Entomol.* 92 (3): 521-525 (1999).

Guzmán-Novoa, E., Hunt G.J., Uribe, J.L., Smith C. and Archavaleta M.E.: Confirmation of QTL effects and evidence of genetic dominance of honey bee defensive behavior: results of colony and individual behavioral assays. *Behav. Genetics*: In press (2001).

Hall, H.G. and Smith, D. R.: Distinguishing African and European honeybee matrilineages using amplified mitochondrial DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88: 4548-4552 (1991).

Hunt, G.J., Guzmán-Novoa, E., Fondrk M.K. and Page, R.E.: Quantitative trait loci for honey bee stinging behavior and body size. *Genetics* 148: 1203-1213 (1998).

Hunt, G.J.: Insect DNA Extraction Protocol. pp. 21-24 in *Fingerprinting Methods Based on Arbitrarily Primed PCR*, Edited by M.R. Micheli and R. Bova. Springer-Verlag Berlin (1997).

Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI): *Carta de climas de México* (1981).

Kerr, W.E.: The history of the introduction of African Bees to Brazil. *S. Afr. Bee J.* 39: 3-5 (1967).

Labougle, J.M. y Zozaya, J. A.: *La Apicultura en México. Ciencia y Desarrollo*. CONACYT 69:17-36 (1986).

Moffett, J. O., Maki, D.L., Andre, T. and Fierro, M.M.: The Africanized bee in Chiapas, México. *Am. Bee J.* 127: 517-520 (1987).

Moore, A.J., Breed, M.D. and Moore, M.J.: The guard honey bee: Ontogeny and behavioral variability of workers performing a specialized task. *Anim Behav.* 35: 1159-1167 (1987).

Nielsen, D.I., Ebert, P.R., Hunt, G.J., Guzmán-Novoa, E., Kinee, S.A. and Page, R.E.: Identification of africanized honey bees (Hymenoptera: Apidae) incorporating morphometrics and an improved PCR mitotyping procedure. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 92 (2): 167-174 (1999).

Nielsen, D.I., Ebert, P.R., Page R.E. Hunt, G.J. and Guzmán-Novoa, E.: Improved polymerase chain reaction-based mitochondrial genotype assay for identification of the africanized honey bee (Hymenoptera: Apidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 93 (1): 1-6 (2000).

Page, R.E., and Robinson G.E.: The genetics of division of labour in honey bee colonies. *Ad. Insect Physiol.* 23: 117-169 (1991).

Ribbands, C.R.: The defence of the honeybee community. *Proc. Roy. Soc. London (B)* 142: 514-524 (1954).

Rinderer, T. E., Collins, A.M., Tucker, K.W.: Honey production and underlying nectar harvesting activities of Africanized and European honeybees. *J. Apic. Res.* 23: 161-167 (1985).

Robinson, G. E. and Page R. E.: Genetic determination of guarding and undertaking in honey-bee colonies. *Nature* 333: 356-358 (1988).

Stort, A. C.: Genetic study of the aggressiveness of two subspecies of *Apis mellifera* in Brazil. I. Some tests to measure aggressiveness. *J. Apic. Res.* 13: 33-38 (1974).

Stort, A.C.: Genetic study of the aggressiveness of two subspecies of *Apis mellifera* in Brazil. II. Time at which the first sting reached the leather ball. J. Apic. Res. 14:171-175 (1975a).

Stort, A.C.: Genetic study of the aggressiveness of two subspecies of *Apis mellifera* in Brazil. IV. Number of stings in the gloves of the observer. Behav. Genet. 5: 269-274 (1975b).

Stort, A.C.: Genetic study of the aggressiveness of two subspecies of *Apis mellifera* in Brazil. V. Number of stings in the leather ball. J. Kans. Entomol. Soc.48: 381-387 (1975c).

Spivak, M., Batra, S., Segreda, F., Castro, A. L. and Ramírez, W.: Honey production by africanized and european honey bees in Costa Rica. Apidologie 20: 207-220 (1989).

Sylvester, H.A. and Rinderer, T.E.: Fast Africanized bee identification system (FABIS) manual. Am. Bee J.127: 511-516 (1987).

Villa, J. D.: Defensive behaviour of Africanized and European honeybees at two elevations in Colombia. J. Apic. Res. 27: 141-145 (1988).

CUADROS Y FIGURAS

Cuadro 1. Media \pm error estándar para el número de agujones dejados por las abejas en un parche de cuero en 60 s, para Kg de miel y para longitud de ala delantera (mm) de obreras de colonias de abejas con ADN mitocondrial del Este europeo (EE), Oeste europeo (OE) y africano (A).

G E N O T I P O

VARIABLE	EE	OE	A
AGUIJONES	41.9 \pm 2.9 ^a (n = 295)	56.9 \pm 7.8 ^b (n = 64)	101.7 \pm 9.2 ^c (n = 57)
KG MIEL	31.8 \pm 1.2 ^a (n = 295)	31.5 \pm 2.3 ^a (n = 64)	23.5 \pm 2.5 ^b (n = 57)
L. ALA	9.2 \pm 0.008 ^a (n = 295)	9.1 \pm 0.02 ^b (n = 64)	8.9 \pm 0.02 ^c (n = 57)

Distintas literales dentro del mismo renglón indican diferencias significativas entre las medias obtenidas de análisis de varianza y de pruebas de diferencias mínimo cuadradas ($P < 0.01$). Las pruebas estadísticas fueron realizadas con datos transformados mediante raíz cuadrada, ya que los mismos no eran homocedásticos. Las medias \pm errores estándar son valores reales no transformados.

Cuadro 2. Media \pm error estándar para el número de agujones dejados por las abejas en un parche de cuero en 60 s, para Kg de miel y para longitud de ala delantera (mm) de obreras de colonias de abejas con ADN_m del Este europeo (EE), Oeste europeo (OE) y africano (A), en dos zonas apícolas del altiplano mexicano, una zona alta (> 2,200 msnm) y una baja (< 1,600 msnm).

G E N O T I P O

VARIABLE	ZONA	EE	OE	A
AGUIJONES	BAJA	46.5 \pm 4.7 ^a (n=123)	63.9 \pm 14.9 ^a (n=25)	118.9 \pm 11.0 ^b (n=39)
	ALTA	38.5 \pm 3.7 ^a (n=172)	52.5 \pm 8.5 ^{ab} (n=39)	64.4 \pm 13.5 ^b (n=18)
KG DE MIEL	BAJA	32.9 \pm 1.9 ^a (n=123)	28.2 \pm 3.9 ^a (n=25)	27.0 \pm 3.0 ^a (n=39)
	ALTA	31.1 \pm 1.59 ^a (n=172)	33.6 \pm 2.8 ^a (n=39)	16.0 \pm 3.9 ^b (n=18)
LONGITUD DE ALA	BAJA	9.1 \pm 0.1 ^a (n=123)	9.1 \pm 0.1 ^a (n=25)	8.9 \pm 0.1 ^b (n=39)
	ALTA	9.2 \pm 0.1 ^a (n=172)	9.1 \pm 0.1 ^a (n=39)	9.1 \pm 0.1 ^a (n=18)

Distintas literales dentro del mismo renglón indican diferencias significativas entre las medias obtenidas de análisis de varianza y de pruebas de diferencias mínimo cuadradas ($P < 0.01$). Las pruebas estadísticas fueron realizadas con datos transformados mediante raíz cuadrada, ya que los mismos no eran homocedásticos. Las medias \pm errores estándar son valores reales no transformados.

Cuadro 3. Cuadrados medios de un análisis de varianza de los dos tipos de abejas, áreas, e interacción tipos por áreas, para número de aguijones en 60 s, Kg de miel y longitud de ala delantera (mm), de obreras de colonias de abejas con ADN mitocondrial del Este europeo, Oeste europeo y africano.

VARIABLE	N	TIPOS	AREAS	INTERACCION
AGUIJONES	416	274.69*** (2, 413)	118.138** (1, 413)	41.42 ^{ns} (2, 413)
KG MIEL	416	30.654** (2, 413)	4.93 ^{ns} (1, 413)	16.05* (2, 413)
L. ALA	416	0.01*** (2, 413)	0.017*** (1, 413)	3.65** (2, 413)

Los cuadrados medios se obtuvieron con datos transformados a raíz cuadrada, ya que los mismos no eran homocedásticos. Los números entre paréntesis son grados de libertad.
^{ns}= no significativo; *P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.0001.

Cuadro 4. Coeficientes de correlación entre el número de agujones, Kg de miel y longitud de ala delantera (mm), de obreras de 416 colonias de abejas de una zona africanizada.

	AGUIJONES	KG MIEL
KG MIEL	0.01 ^{ns}	1.00
L. ALA	- 0.51*	0.06 ^{ns}

Los coeficientes de correlación se obtuvieron con datos transformados a raíz cuadrada, ya que los mismos no eran homocedásticos. ns = no significativo; *P < 0.0001.

Cuadro 7. Propensión (número medio de abejas por día \pm error estándar, y persistencia (número medio de días \pm error estándar) para realizar la tarea de guardia en abejas europeas (AE) y africanizadas (AA), en colonias con abejas de los dos tipos.

CARACTERISTICA

TIPO	PROPENSION	PERSISTENCIA
AE	1.4 \pm 0.10 ^b (n= 270)	2.3 \pm 0.16 ^b (n= 233)
AA	2.3 \pm 0.16 ^a (n= 270)	4.6 \pm 0.20 ^a (n= 195)

Literales diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.0001$) basadas en pruebas t de student con datos transformados a logaritmos ($X+1$). Las comparaciones solo son válidas dentro de la misma columna. Las medias \pm errores estándar son valores reales no transformados.

Cuadro 8. Propensión (número medio de abejas por día \pm error estándar) y persistencia (número medio de días \pm error estándar) para realizar la tarea de guardia en abejas europeas (AE) de tres orígenes genéticos (rosado, amarillo y blanco) y en abejas africanizadas (AA) de tres orígenes genéticos (verde, azul y rojo).

CARACTERISTICA

GENOTIPO Y TIPO	PROPENSION	PERSISTENCIA
ROSADO (AE)	1.7 \pm 0.22 ^b (n= 90)	4.2 \pm 0.56 ^a (n= 45)
AMARILLO (AE)	1.3 \pm 0.16 ^{b,c} (n= 90)	2.7 \pm 0.30 ^c (n= 107)
BLANCO (AE)	1.1 \pm 0.14 ^d (n= 90)	2.6 \pm 0.25 ^{bc} (n= 81)
VERDE (AA)	3.5 \pm 0.35 ^a (n= 90)	4.8 \pm 0.44 ^a (n= 106)
AZUL (AA)	1.4 \pm 0.18 ^c (n= 165)	3.9 \pm 0.56 ^a (n= 43)
ROJO (AA)	2.0 \pm 0.23 ^c (n= 90)	4.7 \pm 0.59 ^a (n= 46)

Las comparaciones solo son válidas dentro de la misma columna. Se realizaron análisis de varianza y pruebas de diferencia mínimo cuadradas con datos transformados a logaritmos ($X + 1$). Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.0001$). Las medias \pm errores estándar son valores reales no transformados.

Cuadro 9. Propensión (número medio de abejas por día \pm error estándar) y persistencia (número medio de días \pm error estándar) para realizar la tarea de guardia en abejas europeas y africanizadas, en colonias con ambientes europeo, africanizado y mixto.

C A R A C T E R I S T I C A

AMBIENTE	PROPENSION	PERSISTENCIA
EUROPEO	1.6 ± 0.14^b (n= 180)	3.0 ± 0.22^b (n= 180)
AFRICANIZADO	0.8 ± 0.09^c (n= 180)	3.5 ± 0.33^b (n= 87)
MIXTO	3.1 ± 0.20^a (n= 180)	4.6 ± 0.36^a (n= 161)

Las comparaciones solo son válidas dentro de la misma columna. Se realizaron análisis de varianza y pruebas de diferencia mínimo cuadradas con datos transformados a logaritmos ($X + 1$). Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.0001$). Las medias \pm errores estándar son valores reales no transformados.

Cuadro 10. Cuadrados medios de un análisis de varianza para el tipo de abejas (europea y africanizada), el genotipo (rosado, amarillo, blanco, verde, azul, rojo), el medio ambiente (europeo, africanizado y mixto), la interacción entre tipo de abejas y medio ambiente y la interacción entre genotipo de abejas y medio ambiente, para características de la tarea de guardia de abejas europeas y africanizadas.

Característica	n	Tipo	Genotipo	Ambiente	Tipo por ambiente	Genotipo por ambiente
Propensión	540	1.83* (1, 538)	1.01* (5, 534)	5.23* (2, 537)	0.99** (2,537)	0.31* (10, 529)
Persistencia	428	1.34* (1, 426)	0.39* (5, 422)	0.15 ^{ns} (2, 425)	0.05 ^{ns} (2,425)	0.06 ^{ns} (10, 417)

Los cuadrados medios se obtuvieron con datos transformados con logaritmos (X + 1). Los números entre paréntesis son grados de libertad.

ns= no significativo; *P < 0.05; **P < 0.01.

Figura 1. Esquema de cruzamientos (experimento 2) utilizado para la producción de colonias europeas (C.E.), africanizadas (C.A.), F1 (C.F1), de retrocruza europea (C.R-E) y de retrocruza africanizada (C.R-A).

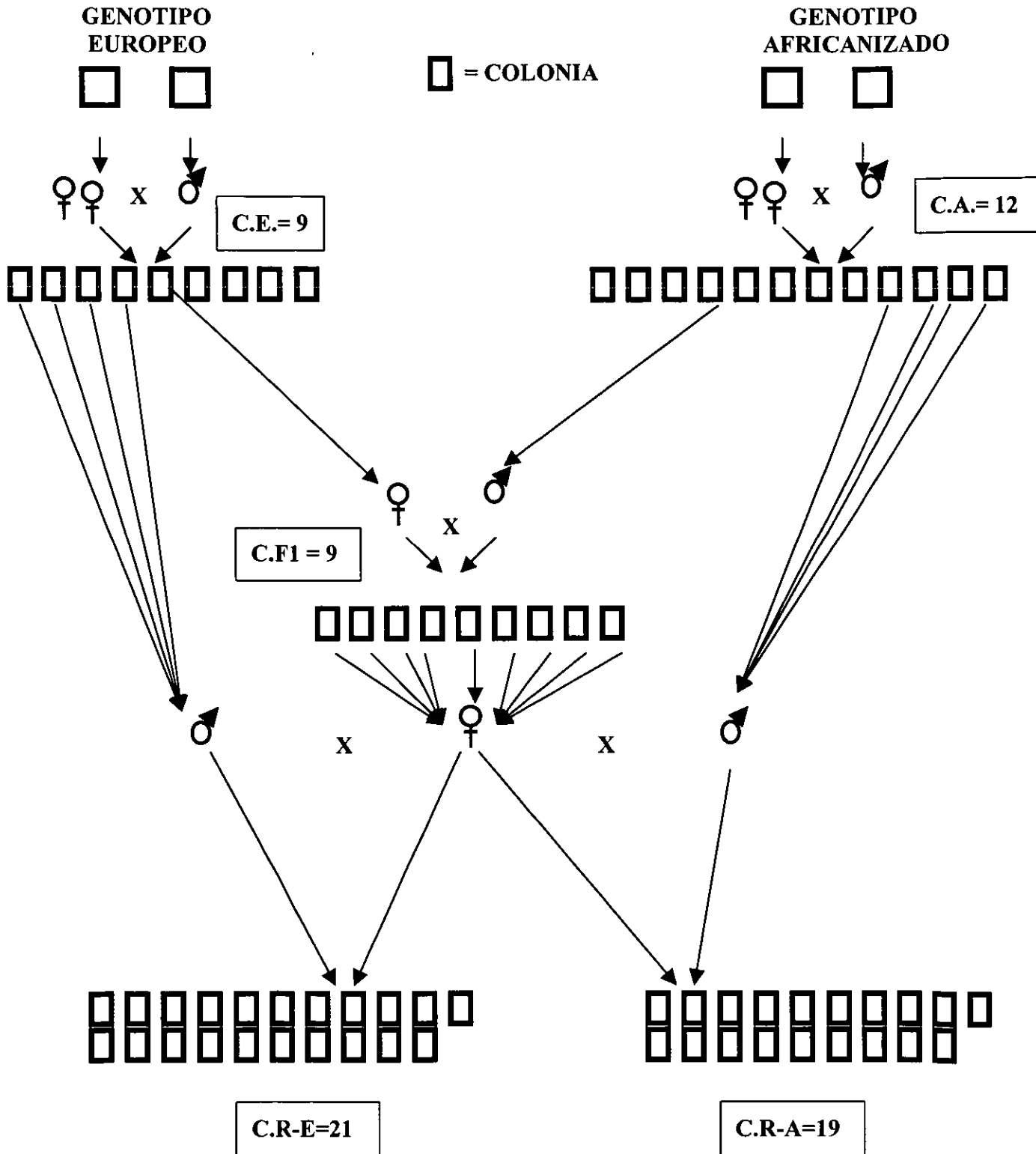
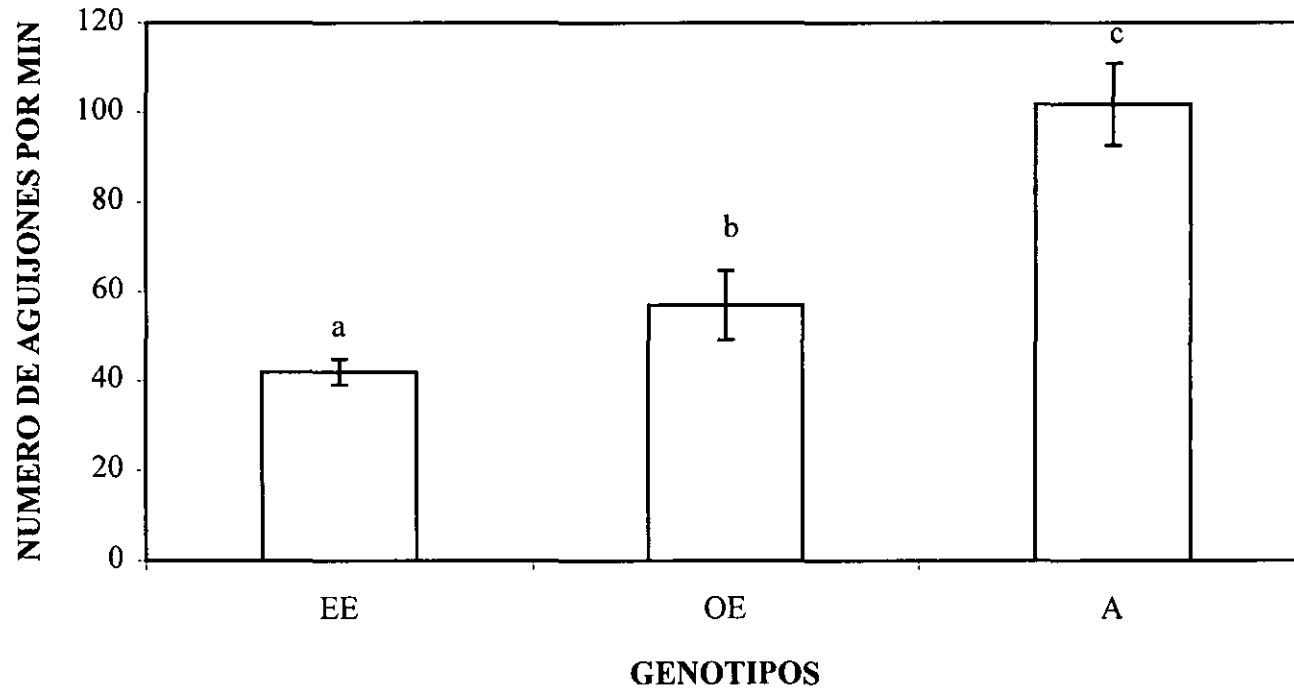
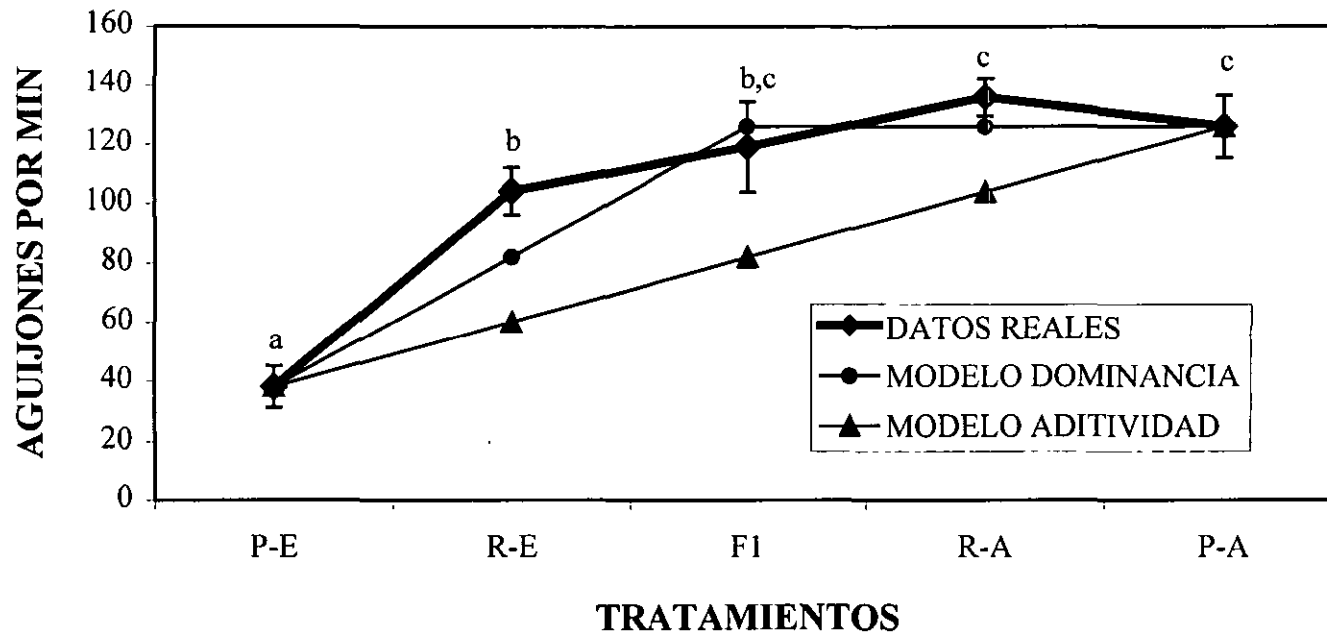


Figura 2. Media \pm error estándar para el número de agujones dejados por las abejas en un parche de cuero en 60 s. Se probaron 416 colonias con ADN mitocondrial del Este europeo (EE), del Oeste europeo (OE) y africano (A).



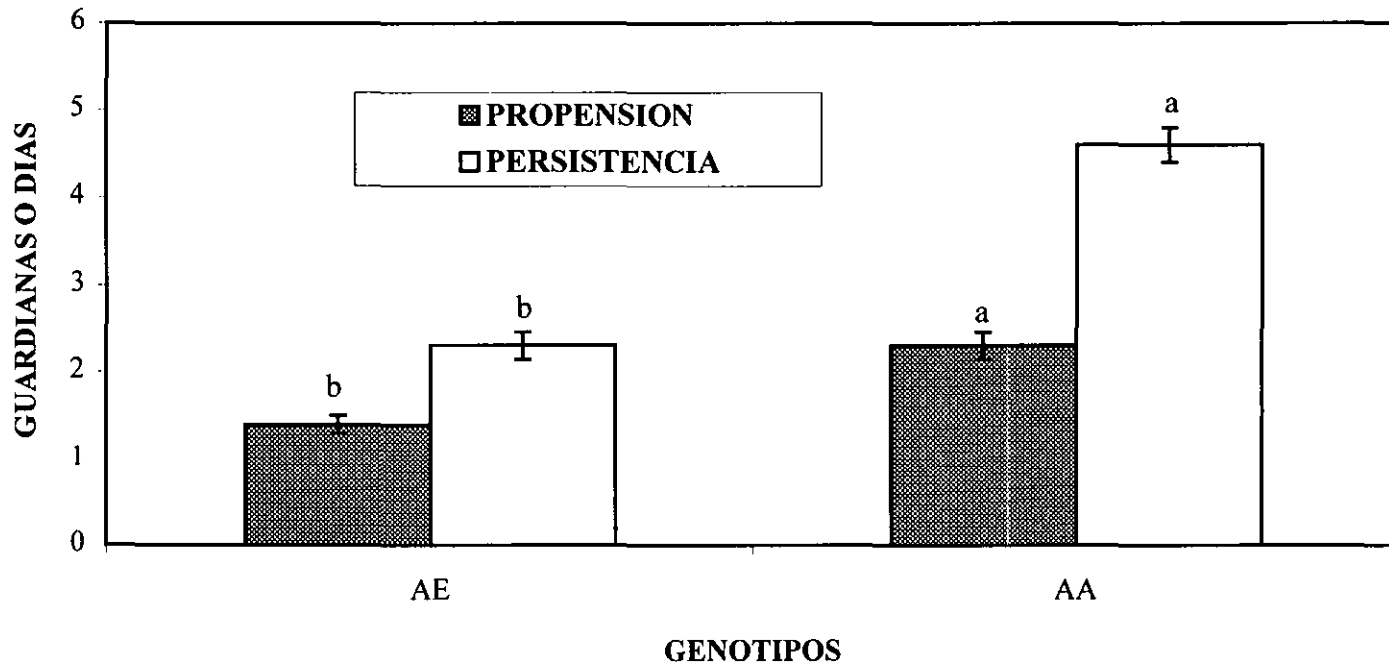
Distintas literales indican diferencias significativas ($P < 0.01$) entre las medias obtenidas de análisis de varianza y de pruebas de diferencia mínimo cuadradas. Las pruebas estadísticas fueron realizadas con datos transformados mediante raíz cuadrada, ya que los mismos no eran homocedásticos. Las medias \pm errores estándar son valores reales no transformados.

Figura 5. Número medio de aguijones por min \pm error estándar para colonias de abejas europeas (P-E), africanizadas (P-A), híbridas F1, de retrocruza africanizada (R-A) y de retrocruza europea (R-E).



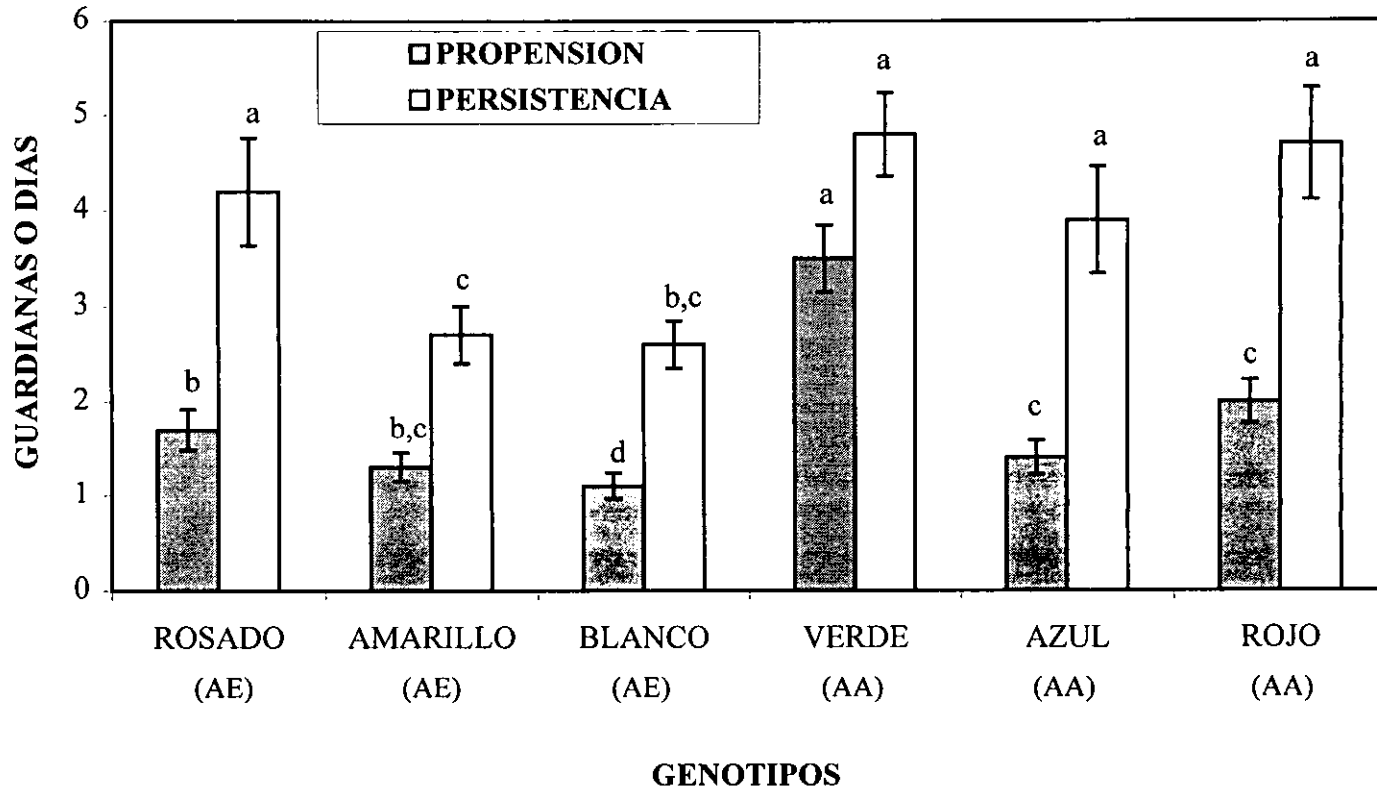
Distintas literales indican diferencias significativas ($P < 0.01$) entre las medias obtenidas de análisis de varianza y de pruebas de diferencias mínimo cuadrados, de datos transformados a logaritmos ($X+1$). Las medias \pm errores estándar son valores reales no transformados.

Figura 6. Características del comportamiento de guardia \pm error estándar para abejas europeas (AE) y africanizadas (AA). Propensión se reporta como el número medio de guardianas observadas por día. Persistencia como el número medio de días de guardia.



Se realizaron pruebas t de student con datos transformados a logaritmos (X+1). Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.0001$). Las comparaciones solo son válidas entre las barras de propensión y entre las barras de persistencia de manera independiente. Las medias \pm errores estándar son valores reales no transformados.

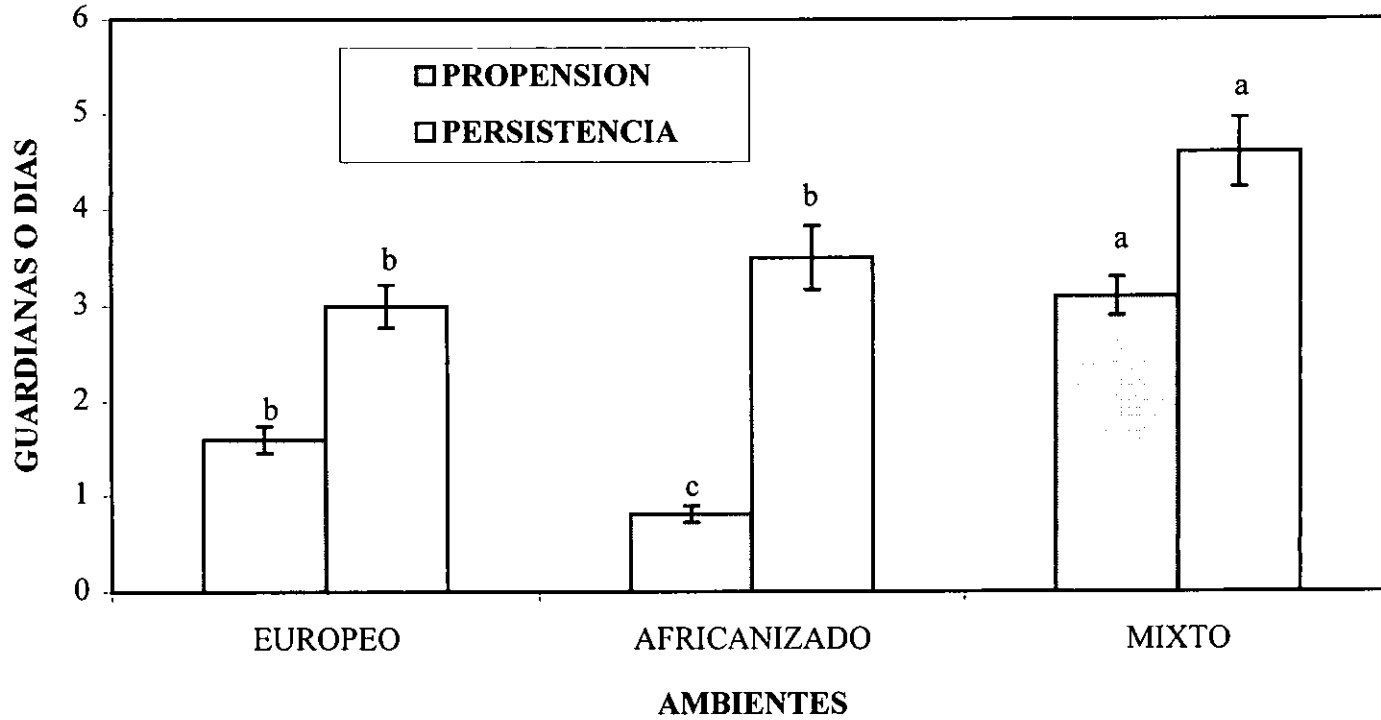
Figura 7. Comportamiento de guardia \pm error estándar para abejas europeas (AE) de tres orígenes genéticos (rosado, amarillo y blanco) y abejas africanizadas (AA) de tres orígenes genéticos (verde, azul y rojo).



La propensión se reporta como el número medio de guardianas observadas por día. La persistencia como el número medio de días de guardia. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.0001$) entre barras de propensión y entre las de persistencia de manera independiente. Se realizaron análisis de varianza y pruebas de diferencia mínimo cuadradas con datos transformados a logaritmos ($X+1$). Las medias \pm errores estándar son valores reales no transformados.

Universidad Nacional de Colombia
 Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
 Departamento de Entomología y Acarología
 Bogotá, D.C.

Figura 8. Comportamiento de guardia \pm error estándar para abejas europeas y africanizadas en ambientes europeo, africanizado y mixto.



La propensión se reporta como el número medio de guardianas observadas por día. La persistencia como el número medio de días de guardia. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.0001$) entre barras de propensión y entre las de persistencia de manera independiente. Se realizaron análisis de varianza y pruebas de diferencia mínimo cuadradas, con datos transformados a logaritmos ($X+1$). Las medias \pm errores estándar son valores reales no transformados.

Figura 9. Porcentaje de abejas primeras picadoras africanizadas (AA) y europeas (AE) en pruebas de defensividad interrumpidas, realizadas en colonias conteniendo abejas de los dos tipos.

