

0168/1
230



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia
División de Estudios de Posgrado

RESPUESTA A LA SELECCION EN *Apis mellifera*
EVALUANDO BAJA RESPUESTA AGRESIVA Y
ESTABILIDAD GENOTIPO AMBIENTE

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS VETERINARIAS. (G. ANIMAL)
P R E S E N T A:

Miguel Angel Carmona Medero

DIRECTOR:
DR. LAURO BUCIO ALANIS



MEXICO, D. F.

1993

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



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 está 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.

INDICE

1.0 Introducción.

- 1.1. Presentación del Problema a Investigar.
- 1.2. Antecedentes Bibliográficos.
 - 1.2.1 Evaluación de la agresividad.
 - 1.2.2 Interpretaciones genéticas del comportamiento defensivo.
 - 1.2.3 Heredabilidad del comportamiento defensivo.
 - 1.2.4 Correlaciones fenotípicas.
 - 1.2.5 Efectos ambientales y de interacción genotipo ambiente sobre la agresividad.
 - 1.2.6 Efectos de la selección sobre la agresividad.
- 1.3. Justificación.
- 1.4. Hipótesis estadísticas.
- 1.5. Objetivos.
 - 1.5.1 Objetivo General.
 - 1.5.2 Objetivos Específicos.

2.0 Material y Métodos.

- 2.1 Marco geográfico.
- 2.2 Tamaño y ubicación del material genético.
- 2.3 Evaluación de la respuesta defensiva.
- 2.4 Evaluación de la interacción genotipo ambiente.
- 2.5 Procedimiento de selección.
- 2.6 Procedimiento de cría de las abejas madres.
- 2.7 Determinación de la heredabilidad.
- 2.8 Diseño experimental.
- 2.9 Análisis estadístico.

3.0 Resultados y Discusión.

- 3.1. Resultados generales.
- 3.2 Evaluación de la población inicial.
- 3.3 Población progenitora.
- 3.4 Evaluación de la primera generación de selección.
- 3.5 Evaluación de la segunda generación de selección.
- 3.6 Valoración de la respuesta a la selección.
- 3.7 Consideraciones finales.
- 3.8 Metodología propuesta para la formación de líneas de abejas dóciles con estabilidad genotipo ambiente.

4.0 Conclusiones.

5.0 Resumen.

6.0 Bibliografía.

1.0 INTRODUCCION

1.1 Presentación del problema a investigar.

Siendo la apicultura una de las industrias que en nuestro país genera entrada de divisas por concepto de la exportación de miel y que proporciona mano de obra a una gran cantidad de personas relacionadas con la actividad de producción, industrialización y comercialización de los productos que se obtienen de las abejas (miel, polen, jalea real, cera, propoleos, núcleos, reinas, etc.) es necesario el impulso de la misma en los aspectos técnicos y científicos para incrementar su productividad, puesto que el potencial apícola representado en la gran variedad de plantas melíferas de las diversas zonas climáticas, además de incrementar el rendimiento unitario de los cultivos, elevaría la producción de miel.

Se estima que actualmente existen en México aproximadamente 2 786 000 colmenas, con una producción de miel de 68 000 toneladas y de 2 000 toneladas de cera; además se producen 23 toneladas de polen y 8 toneladas de jalea real. (67).

México ocupaba en 1986, el primer lugar como país exportador, siendo los principales países importadores de los productos apícolas mexicanos: Alemania, Inglaterra, Francia, Suiza, Bélgica y España (45). Al aumentar su producción la República Popular de China, México pasó a ocupar el segundo lugar como exportador mundial. (63)

Actualmente las perspectivas de incrementar la producción de miel y de los otros productos apícolas se ven amenazadas con la entrada de las abejas africanizadas al territorio nacional. Su elevado instinto de enjambrazón así como su comportamiento sumamente agresivo las hace indiseables, lo cual ocasionará que muchos apicultores se retiren de la producción con los consecuentes perjuicios que ello traería consigo (65) .

La problemática anterior pudiera ser resuelta desde el punto de vista genético mediante la selección de reinas dóciles y productivas, tanto de genotipos europeos o africanizados, que generasen a su vez reinas con mansedumbre, las que inseminadas artificialmente sirvieran para sustituir a las que fuesen detectadas con una agresividad mayor que el promedio del apiario del cual proceden; otras pudieran servir como productoras de zánganos que compitieran favorablemente con los de la población indeseable en el apareamiento con las hembras vírgenes. (15) .

1.2.0 Antecedentes bibliográficos.

La abeja africana, *Apis mellifera scutellata* (A.m. *adansonii*) fue importada a Brasil en el año de 1956 por W. Kerr con la finalidad de utilizarla en un programa de mejoramiento genético a partir de cruzamientos con las abejas italianas. Un año después (1957) se escaparon 26 enjambres de la estación experimental cerca de Riberao Preto, iniciandose una rápida dispersión de las mismas en América del Sur. (41,45) .

Los híbridos resultantes del cruzamiento entre abejas africanas y

abejas europeas mostraron características indeseables tales como un elevado instinto de enjambración, conducta migratoria, tendencia a recolectar mayor cantidad de propoleos y un alto comportamiento defensivo. (65).

La dispersión de las abejas africanas en Centro América se inició en Panamá en 1982; fue detectada por primera vez en México el 3 de septiembre de 1986 en el Estado de Chiapas, continuando su avance por las regiones costeras del Golfo de México y del Océano Pacífico, en una franja aproximadamente de 50 Km de ancho habiendo llegado hasta abril de 1992 a los Estados de Tamaulipas y Sinaloa. (45,63)

El problema que representa la africanización de la apicultura en la República Mexicana puede ser resuelto mediante la conjunción de diversos aspectos: legislativo, técnico, sanitario y genético.(13)

Desde el punto de vista genético pueden ser empleados esquemas de cruzamiento y de selección para contrarrestar las características indeseables, especialmente de la elevada defensividad por el peligro que para la sociedad ello presenta.

1.2.1. Evaluación de la agresividad.

La agresividad, que en el contexto de este trabajo se emplea como sinónimo de la defensividad en las abejas; ha sido evaluada por diversos investigadores.

Stort (73,74,75,76,77,78,79) en 1971, efectuó un estudio genético

de la agresividad de *Apis mellifera* exponiendo la metodología para evaluar ese carácter misma que se detalla a continuación:

En la prueba de agresividad se usan núcleos fuertes de tres cuadros con una reina en postura. A una distancia de 5 cm de la entrada de la colmena se agita verticalmente, durante 60 seg., una bola de algodón de 2 cm de diámetro, forrada de cuero negro. Midiendo las siguientes variables:

- a.- Tiempo desde el inicio de la prueba hasta que la primera abeja agujonea la bola de cuero.
- b.- Tiempo en que se irritan y hasta que se calman.
- c.- Número de agujones en la bola de cuero.
- d.- Número de agujones en los guantes del observador.
- e.- Distancia de persecución.

Se efectuaron 5 pruebas por colmena, con 60 seg. de duración cada una, a intervalos de 10 minutos, con una nueva bola de cuero cada vez, valorandose 9 colonias de abejas africanas, 5 colonias de abejas italianas y 3 de la cruce africana por italiana. Concluye que las abejas africanas fueron significativamente más agresivas dado su mayor tiempo de respuesta, mayor tiempo en calmarse, así como mayor distancia de persecución; en cuanto al número de agujones en las bolas forradas de cuero se obtuvo un promedio de 61.15 contra 26.40 determinado en las colmenas de abejas italianas, los híbridos presentaron un promedio de 48.13 agujones (74).

Un estudio comparativo de la agresividad de la abeja africana, de la abeja caucasiana y de sus híbridas, fue realizado por Cosença

en 1972, siguiendo la metodología propuesta por Stort, evaluando 5 colmenas de cada genotipo y realizando tres pruebas por colmena; el número de aguijones en las bolas de cuero fue de 34.90 en las africanas contra 1.40 en las caucásicas y 10.50 en las híbridas.

(30).

Michener (52) atribuyendo los datos a Gonçalves y colaboradores, describe una modificación a la metodología de Stort usando un cuadro de piel de 2.5 cm por lado. el cual se agitó durante 5 seg, habiendo recibido 92 aguijones y persiguiendo a la persona que lo empleó a una distancia de un kilómetro.

Villa (85), comparó 10 colonias de abejas africanizadas y 8 de abejas europeas empleando el siguiente método:

Se agitó un rectángulo de piel de color negro (4 x 5 cm) a 10 cm enfrente de la colonia, suspendido por un cordón de un metro de largo a razón de un paso por segundo con movimiento de arco. Se registró el tiempo hasta que la primer abeja picó la piel, manteniendola expuesta durante 30 segundos al final de los cuales se introdujo en una bolsa de plástico, para después contar el número de aguijones en ambas caras del objetivo de ataque.

Demostró que en cuanto al tiempo del primer piquete éste fue más rápido en las abejas africanas, siendo la mitad que en las europeas; en relación al número de aguijones éste fue 8 veces mayor en las abejas africanas. Ambos resultados fueron altamente significativos.

Rothenbuhler (64), en 1974 evaluó la defensividad mediante el conteo del número de aguijones en un corcho impregnado con acetato

de isopentil, introducido en el interior de la colmena.

Collins y Kubasek (22), en 1982, describen un método para evaluar la conducta defensiva de las colonias de abejas presentando sucesivamente tres tipos de estímulos :

Un estímulo químico, el cual es una mezcla de ferohormonas sintéticas de alarma, diluidas en aceite de parafina la cual es difundida en la entrada de la colonia, registrando el intervalo de tiempo en que las abejas se aglomeran ahí.

Un estímulo físico, consistente en disparar una esfera de vidrio de 18.5 g y 2.3 cm de diámetro, con el propósito de incrementar la respuesta al estímulo visual, contando el número de abejas presente en un intervalo de 30 segundos, contadas sobre una fotografía.

Un estímulo visual, consistente en agitar dos tarjetas de piel de ante de color azul oscuro y de 5 cm², colocadas inmediatamente en la entrada de la colmena a 45 cm en línea perpendicular, las cuales fueron agitadas por medio de un aparato mecánico durante 30 seg. a una frecuencia de 120 veces por minuto, contando el número de agujones clavados en cada uno de ellos.

El conteo del número de abejas que acudieron como respuesta al estímulo aplicado se realiza mediante la ayuda de una serie de fotografías tomadas antes del tratamiento y a 15, 30, 60, 90 y 120 seg. de iniciada la prueba.

La metodología anterior está encaminada a registrar la conducta defensiva en las fases de alerta, activación, atracción y culminación. (25).

La prueba descrita se realizó en 72 colonias de abejas; la media del número de agujones en ambas tarjetas en movimiento fue estadísticamente significativa 16.0 ± 3.7 a. con ferohormona vs 7.4 ± 3.7 ab. respecto al control cuando se aplicó el impacto.

Con la metodología anterior Collins, (19) comparó la respuesta defensiva de 150 colonias de abejas europeas y 147 colonias de abejas africanizadas encontrando una respuesta 8 veces mayor en estas últimas, (85.7 ± 2.6 vs 10.4 ± 0.9)

Collins y Rothenbuhler en 1978 desarrollaron un método de laboratorio para probar la reacción de la ferohormona de alarma, acetato de isopentil, mediante el empleo de cajas en donde se introduce un número determinado de abejas, registrando el nivel inicial de actividad, la rapidez de la respuesta, la intensidad y la duración de la misma. (29)

Un método de campo basado en la idea del uso de cajas, atribuible a Brandenburgo por Zozaya, consiste en colocar una caja de cartón en la entrada de la colmena para que se introduzcan abejas en ella; posteriormente se introduce un pelota de 3 cm de diámetro forrada con gamuza y se agita en su interior, finalmente se procede a contar el número de agujones y el número de abejas; expresando el resultado en porcentaje. (88)

Los métodos descritos anteriormente son laboriosos y de costo elevado, ello limita su empleo para ser aplicados en forma masiva para determinar la defensividad en los apiarios que se encuentran en las áreas de invasión de la abeja africana en la República Mexicana, para posteriormente establecer programas de mejoramiento

y control de este insecto; además hay el problema de la variabilidad de la respuesta por condiciones ambientales y otras causas desconocidas; atendiendo a ello Carmona y Cortés (13), proponen el uso de la metodología descrita a continuación y cuyos resultados de cada apiario pudieran concentrarse a través de las asociaciones apícolas locales al Programa Nacional para el Control de la Abeja Africana con la finalidad de ser usados en un programa masivo de mejoramiento genético.

Metodología propuesta para evaluar la agresividad:

1° Agitar un cuadro de poliuretano de 0.5 cm de grosor y de 10 cm por lado, forrado con franela negra, a una distancia de 30 cm de la entrada de la colmena durante un lapso de 3 minutos. Antes de iniciar la agitación se estimula la respuesta defensiva dando 3 golpes con el puño sobre el cajón. Se cuenta el número de agujones en ambas caras del objeto. La prueba se realiza durante 6 días continuos.

2° Los resultados de cada apiario se analizan estadísticamente mediante análisis de varianza con dos fuentes de variación: entre colmenas y entre mediciones para estimar el Índice de Consistencia de la respuesta defensiva.

3° Se estima el valor más probable de agresividad por colmena mediante la aplicación de la siguiente fórmula:

$$V.M.P.A.i = \bar{X}_A + \left[\frac{(n) IC}{1 + (n - 1) IC} (\bar{X}_i - \bar{X}_A) \right]$$

En donde:

- VMPA_i = Estimativa del valor más probable de agresividad en la colmena i
- \bar{X}_A = Promedio general de aguijones clavados en cada apiario.
- n = Número de veces en que se repitió la prueba.
- IC = Índice de Constancia obtenido en cada apiario.
- \bar{X}_i = Promedio de aguijones clavados en la colmena i.

Con la metodología anterior Carmona y Cortés (14), evaluaron 100 colmenas (10 por apiario). La frecuencia del promedio de aguijones clavados por colmena, agrupados en intervalos de 5 unidades muestra que las modas se encuentran en las clases que van de 5 a 10 y de 10 a 15 así como de 50 a 55 aguijones. El índice de constancia obtenido en cada apiario se determinó dentro de una amplitud que fluctúa entre 0.07 y 0.65

1.2.2 Interpretaciones genéticas del comportamiento defensivo .

La primera evidencia indicando el control genético del comportamiento defensivo en abejas, la obtuvo Rothenbuhler (64), quien analizó líneas endocruzadas de *Apis mellifera mellifera* y de *Apis mellifera ligustica*, que diferían en su temperamento.

Ese investigador estableció una línea mansa, llamada Van Scoy y una línea defensiva a la que denominó Brown. Los datos de 29 colonias de la línea Brown obtenidos a partir de retrocruzamientos y de 8 colonias retrocruzadas de la línea Van Scoy demostraron que el comportamiento "aguijonear" estaba controlado por más de dos loci.

Levin y Taylor, citados por Echeverry - Arango (34), afirman que las abejas africanizadas siguen siendo tan agresivas como siempre debido a que su irritabilidad está determinada por genes dominantes y la mansedumbre de las razas europeas está dada por genes recesivos.

Stort (75,76,77,78,79), atribuye los siguientes efectos génicos a las características por él consideradas:

Tiempo al primer piquete.- 4 pares de genes Ag1, Ag2, Ag3, y Ag4, con efecto epistático y dominancia en africanas.

Tiempo en que se tornan agresivas.- Genes para defensividad epistáticos sobre genes de mansedumbre. Posiblemente ligados con Ag.

Número de agujones en bola de cuero.- Dos pares de genes:

Africanizadas	$A^{br} A^{br} / B^m B^m$
Italianas	$A^m A^m / B^{br} B^{br}$

Número de agujones en los guantes del observador.- Dos pares de genes:

Italianas	$F1 F1 / F2 F2$
Africanizadas	$f1 f1 / f2 f2$

Distancia de persecución.- Herencia poligénica con efectos de dominancia en abejas italianas.

Cabe señalar el error de Stort al considerar el comportamiento de agujonear como genes diferentes según el sitio en que pican, dado que la dispersión de las abejas queda en el error aleatorio.

Boch y Rothembuler (3), estimaron efectos de dominancia en líneas

dóciles de abeja europea para las características de estímulo en la entrada de la colmena, ya sea mediante un soplado o bien mediante la difusión de acetato de isopentil; en cambio indican que la reacción en abejas F₁, cuando se remueve la cubierta, depende más de los estímulos visuales y táctiles, lo que a decir de estos investigadores indica ausencia de dominancia. En las tres características la respuesta de la línea agresiva fué más rápida.

Collins (19), señala efectos de dominancia para el nivel inicial de actividad, la rapidez de la respuesta y la intensidad de la misma, al aparear una línea dócil y una agresiva de abejas europeas, estimando que son 2 ó 3 loci los que controlan la diferencia entre líneas.

La misma prueba se empleó para determinar el comportamiento de abejas europeas, africanizadas y sus híbridos F₁; la respuesta en estos últimos tiende a ser intermedia, lo cual probablemente se deba a diferentes alelos o loci, mismos que producen la variación fenotípica entre europeas y africanas, dichos alelos también son diferentes a los encontrados en las líneas europeas del ensayo descrito anteriormente. (26)

La gametización instrumental de reinas con un solo zángano en líneas endogámicas, al producir una gran variabilidad entre los híbridos resultantes del apareamiento entre abejas europeas y africanizadas, aporta un sostén para la hipótesis de herencia poligénica y alelos múltiples en diferentes líneas; los fenotipos de la F₁ fueron intermedios al tipo parental de uno u otro de los progenitores, o bien, tuvieron un comportamiento intermedio

dependiendo del apareamiento específico. (19)

Algunos autores sugieren que la agresividad de las abejas está controlada por 8 a 11 genes recesivos. (30,73,74)

1.2.3 Heredabilidad del comportamiento defensivo.

Collins y col. (28) determinaron los siguientes índices de herencia para la defensividad de la colonia:

tiempo de respuesta: 0.38 ± 0.19 ; número de agujones 0.57 ± 0.24

Para la respuesta a las ferohormonas de alarma:

nivel inicial de actividad: 0.04 ± 0.01 ; y para el tiempo en que las abejas reaccionan: 0.83 ± 0.01 .

En un estudio anterior Collins (19), obtuvo una heredabilidad de 0.30 ± 0.01 para el tiempo de reacción y Rinderer (62), señala un valor de 0.68 para la misma característica.

Con la metodología desarrollada por Carmona y Cortés (13) Carmona, Garzón y Cervantes (15) obtuvieron un índice de herencia de 0.49 mediante el método de regresión hijas madres para la característica respuesta agresiva, medida como el número de agujones promedio en 12 días de prueba.

1.2.4 Correlaciones fenotípicas.

Collins, Rinderer y Brown (28) determinaron diversas correlaciones fenotípicas en la respuesta a las ferohormonas de alarma, las de interés en el presente estudio muestran correlaciones negativas

entre ellas:

- rapidez de la respuesta y número de agujiones: - 0.51, cuando el estímulo se presentó en tarjeta.
- rapidez de la respuesta y número de agujiones: - 0.42, cuando el estímulo se presentó con ferohormonas.
- rapidez con duración de la respuesta: - 0.66

Collins *et al.* (26) en un estudio anterior encontraron correlaciones negativas entre el tiempo de reacción y el número de agujiones comparando abejas europeas y africanizadas, dependiendo del estímulo aplicado:

Estímulo	Europea	Africanizada
Ferohormona	0.01	- 0.30 *
Tarjeta	- 0.38 *	- 0.18 *

* $P > 0.05$

Rothenbuhler (64), determinó que el número de agujiones (1 a 92) estuvo correlacionado significativamente con la distancia de persecución (1 a 1044 m) pero no hubo ligamiento con la fortaleza de la colonia, medida como el número de panales cubiertos con abejas.

En cuanto a la interacción con el estado de desarrollo de la colonia, Otis (59) describe que cuando las abejas africanas enjambran no son agresivas al menos que sean molestadas frecuentemente. La colonia recién instalada no es agresiva hasta que las nuevas abejas emergen, incrementándose ésta cuando hay sobrepoblación. La docilidad se reestablece cuando la cría de

reinas comienza. Las colonias huérfanas se muestran muy defensivas después de que sale el primer enjambre, disminuyendo la expresión de su comportamiento cuando nace la nueva reina.

1.2.5 Efectos ambientales y de interacción genotipo ambiente sobre la agresividad.

Brandenburg y col. (4,5) señalan que el comportamiento agresivo está influenciado por condiciones ambientales, su publicación está basada en la investigación realizada con 80 colonias de abejas africanas, establecidas en dos ambientes diferentes en Brasil, las pruebas de agresividad fueron realizadas según la metodología de Stort (74), con 4 series de 5 repeticiones a intervalos de 20 minutos cada una, habiéndose efectuado transferencia de reinas de una región a otra. Los resultados se describen a continuación:

Característica	L O C A L I D A D	
	Ribeirão Preto	Recife
Tiempo al primer piquete (seg)	40.0	8.0
Tiempo de enfurecimiento (seg)	46.9	21.3
Número de Agujones en la bola de gamuza clavados en un minuto	11.7	52.9
Número de agujones en guantes	23.7	304.1
Distancia de persecución (m)	210.2	575.4

Concluyen después de haber realizado 215 pruebas, que existe una correlación positiva entre la humedad y las características de agresividad (54% a 64 %); sin embargo, la temperatura en Ribeirão Preto influyó directamente sobre ese comportamiento (correlación positiva) pero en Recife sucedió lo contrario.

Rothenbuhler (64), señala que una colonia silvestre la que probablemente se encontraba más cerca del genotipo africano mostró más agresividad a 27°C ó 28°C que a 24°C, pero dos colonias mansas mostraron el mismo comportamiento.

Otros investigadores (5,20,52) consideran de importancia valorar la temperatura ambiente y la humedad relativa en el momento de efectuar la prueba de defensividad.

Collins y Rinderer (23) describen que las abejas estimuladas en ambientes cálido-húmedos son más defensivas; si bien Lacomte (46) señala que la influencia de la temperatura es menos segura, en cambio otros factores externos como el periodo de secreción de néctar influye sobre la agresividad. Las modificaciones en el viento y en la formación nubosa también pueden afectar el carácter. (B6)

Brandenburgo *et al.* (4) exponen que posiblemente la defensividad no esté relacionada sólo por la influencia de la temperatura del día en particular o al momento de la prueba, pero puede ser resultado de la influencia de la temperatura en días anteriores a la prueba. En cuanto a la correlación entre temperatura y número de piquetes se obtuvo un valor de 0.02 en Riberao Preto y - 0.30 en Recife; la correlación entre ésta última característica con la humedad relativa no fue significativa en Riberao Preto, siendo negativa en Recife - 0.27

Zúñiga y Carmona (B9) evaluaron el efecto de la temperatura, humedad, nubosidad y hora del día sobre el comportamiento

defensivo, no encontrando diferencias significativas por efecto de la nubosidad y la hora del día; la temperatura y la humedad si tuvieron efecto significativo pero la tendencia de regresión fue divergente en 4 de los 5 experimentos realizados.

De lo anterior se deduce que muchos patrones de conducta en las abejas son causados principalmente por estímulos externos como la temperatura, la humedad, la luz, productos químicos, etc., los cuales son detectados por una red de células sensoriales muy especializadas; así el mismo genotipo sometido a diferentes condiciones ambientales como a diferentes lugares ecológicos puede originar respuestas completamente opuestas. (5,24,82)

Brandenburgo, Gonçalves y Kerr (5), exponen que la naturaleza de la conducta defensiva puede ser considerada como un fenotipo el cual es producto de la interacción entre su composición genética y los factores ambientales y que en muchos casos es difícil decidir cuál de esos dos componentes, genotipo o ambiente, es más importante y concluyen que la defensividad está influenciada mayormente por las condiciones climáticas, hipótesis que comparten Shua, Rothenbuhler y Warneke. (64,68,86)

Carmona, Garzón y Cervantes (15,16) evaluaron la influencia de los efectos ambientales sobre el comportamiento agresivo; el análisis de varianza se realizó para determinar si existen diferencias atribuibles a los días de medición, considerando como fuentes de variación, entre días y entre mediciones con 11 y 348 grados de libertad respectivamente, demostrando que existen diferencias altamente significativas. La comparación de medias por el

procedimiento de Tukey, y agrupadas en los conjuntos designados con las letras a, b, y c; mostró los siguientes resultados en cuanto al promedio de agujones clavados en la prueba:

$$\bar{X}_a = 58.62; \quad \bar{X}_b = 55.14; \quad \bar{X}_c = 49.51$$

sin embargo ellos encontraron que existe interacción de conjuntos. Una vez que demostraron que hubo diferencias significativas, al considerar los días de evaluación como ambientes diferentes, se abocaron a determinar la interacción genotipo ambiente de acuerdo al modelo de Bucio. (6,7,8)

Los coeficientes de regresión del efecto genético más el efecto de interacción ($d + \gamma$), sobre el efecto ambiental, los estimaron tanto en las colonias madres como en las colonias hijas, demostrando que el fenómeno de interacción genotipo ambiente está presente y que el comportamiento de interacción tiende a ser muy similar en la progenie. (15,16)

1.2.6 Efectos de la selección sobre la agresividad.

Coçenza (30) concluye que es posible seleccionar abejas africanas con menor defensividad y que los híbridos F_1 producto de las abejas africanas y caucasicas son 3 veces menos agresivas que las abejas africanas parentales.

Kurleto (44) señala que después de tres generaciones de hibridación y selección entre *A.m. carnica* y *A.m. adansonii*, los descendientes mostraron buena productividad y redujeron la agresión, tuvieron buena resistencia a enfermedades y baja tendencia a enjambrar.

Collins y Rinderer (23) exponen que aplicando selección divergente en abejas africanas para mayor y menor conducta defensiva, la respuesta en el fenotipo con mayor defensividad fue más rápida que en el fenotipo dócil. Los valores de la heredabilidad realizada fueron de 0.87 y 0.10 respectivamente. Se atribuye la diferencia a la baja frecuencia de alelos para el fenotipo menos defensivo y señala que pudiera ser dominante en un programa de selección.

Cervantes (17) propone la metodología de selección masal para el mejoramiento genético de abejas en caracteres de la reina, según el sistema de explotación apícola en México, suponiendo que en la población por mejorar existe variación genética suficiente para que el método funcione.

1.3 Justificación.

Por Decreto Presidencial, de fecha 23 de octubre de 1984 publicado en el Diario Oficial de la Federación el 30 de octubre del mismo del mismo año, se declara de orden público e interés nacional la Prevención y Control de la Abeja Africana, su diseminación y los daños que pudiera producir su ingreso al territorio nacional. (33)

Así dado que en el artículo 2° del citado ordenamiento se señala que la Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos establecerá el Programa Nacional para el Control de la Abeja Africana, el 28 de noviembre de 1984 se crea el citado programa con diversos sub programas entre los que destaca el Programa de Investigación y el de Mejoramiento Genético. (61)

Es evidente que después de que han transcurrido 35 años en que 26 enjambres de abejas africanas se escaparon en Brasil y que en ese lapso conservadoramente se han generado 140 generaciones sobre las cuales debió haber actuado la selección natural y se debieron haber producido cruzamientos y recombinación génica; la africanización de la apicultura continúa siendo un problema, dadas las características indeseables que se mantienen en esa población, como es su instinto migratorio y evasivo, su alta tendencia a enjambrar y sobre todo su agresividad, por el peligro social que representa. De alguna manera la población que trae en su genoma esas características ha tenido una ventaja selectiva y la misma continuará presente en la población silvestre; resolver el problema implica obtener un mejoramiento genético de esa población para que sea capaz de competir favorablemente.

Desde el punto de vista genético el mejoramiento puede obtenerse mediante cruzamientos o mediante selección. (36)

Para efectuar selección debe haber variabilidad en las características a evaluar y ésta existe en las poblaciones de abejas africanizadas. (11,12)

La metodología para cuantificar el carácter defensivo es factible de hacerse en forma masiva y evaluarse estadísticamente con niveles de confianza aceptables; también la estabilidad genotipo ambiente es estimable. (6,7,8,13,14,16)

Por lo tanto, el desarrollo del presente proyecto de investigación está dirigido a presentar una metodología de selección que

permita el establecimiento de líneas de abejas dóciles, con estabilidad genotipo ambiente para su posterior uso en programas de cruzamiento y la cual puede aplicarse en la amplia gama de zonas ecológicas del país.

1.4 Hipótesis estadísticas.

1. Ho: No hay respuesta a la selección por baja defensividad en abejas evaluadas en diversas condiciones ambientales.

Ha: Existe respuesta a la selección por baja defensividad en abejas evaluadas en diversas condiciones ambientales.

2. Ho: Los genotipos seleccionados según su estabilidad genotipo ambiente presentan el mismo comportamiento ante diversas condiciones ambientales.

Ha: Los genotipos seleccionados según su estabilidad genotipo ambiente presentan diferente comportamiento ante diversas condiciones ambientales.

1.5 Objetivos.

1.5.1 Objetivo General.

Desarrollar una metodología para la formación de líneas de abejas dóciles con estabilidad genotipo ambiente.

1.5.2 Objetivos Especificos.

1.5.2.1 Seleccionar durante dos generaciones abejas reinas cuya progenie tenga un bajo comportamiento defensivo.

1.5.2.2 Seleccionar durante dos generaciones, poblaciones de *Apis mellifera* con estabilidad genotipo ambiente en su comportamiento agresivo.

1.5.2.3 Determinar la magnitud de la respuesta a la selección para baja defensividad en dos localidades distintas.

2.0 MATERIAL Y METODOS .

2.1 Marco Geográfico.

La presente investigación se desarrolló en el Centro de Enseñanza, Investigación y Capacitación para el Desarrollo Agropecuario, Forestal y Acuícola del Sureste (CEICADES - CP), del Colegio de Postgraduados y que se encuentra ubicado en el Estado de Tabasco. El Estado de Tabasco está localizado en el sureste de los Estados Unidos Mexicanos, en la llanura costera al sur del Golfo de México y con una superficie de 25 267 Km² ; situado entre los paralelos 17° 14' y los 19° 00' y 94° 07' de longitud oeste del Meridiano de Greenwich.

Limita al Norte con el Golfo de México, al Sur con el Estado de Chiapas, al Este y Noreste con el Estado de Campeche, al Sureste y al Este con la República de Guatemala y al Oeste con el Estado de Veracruz.

Lo conforman 17 municipios agrupados en cuatro regiones: La Chontalpa, El Centro, Los Rios y La Sierra.

El área geográfica en que se enmarca este estudio corresponde a la Región de la Chontalpa la cual ocupa el 34.08 % del total de la superficie estatal con 8 407.74 Km² y comprende los municipios de Huimanguillo, Cárdenas, Nacajuca, Jalpa, Comalcalco, Cunduacán y Paraiso. (66)

El clima de la región es tropical húmedo, con una temperatura media anual de 25 grados centígrados y una amplitud entre los 10°C y los 42 °C. La precipitación pluvial es de 2 750 milímetros. (9)

2.2 Tamaño y ubicación del material genético.

Se evaluó la respuesta defensiva así como el comportamiento de interacción genotipo ambiente en una población inicial de 156 colonias de abejas africanizadas, así como en 56 colonias de la primera generación de selección y en 96 colonias de la segunda generación de selección, todas ellas tipificadas por el método FABIS I como genotipos africanizados . (B0)

La población inicial estuvo distribuida en 9 apiarios, 5 de ellos localizados en el Campo Experimental del CEICADES-CP ubicado en el Km 21 de la carretera Cárdenas - Coatzacoalcos municipio de Cárdenas; otro apiario perteneciente al CEICADES-CP se ubicó en el Área Académico administrativa a 2 Km de la Ciudad de Cárdenas.

Los apiarios más lejanos fueron el del Centro de Bachillerato Tecnológico Agropecuario (CBTA-95) ubicado a 34 Km al poniente de la Ciudad de Cárdenas, cercano al poblado Colectivo 26, así como Criadero de Reinas de la Secretaría del Desarrollo del Estado de Tabasco ubicado a 18 Km al sur de la Ciudad de Huimanguillo; el último apiario se localizó cerca del pozo petrolero Jolote B5 a 10 Km de la Ciudad de Cárdenas, perteneciente al municipio de Comalcalco y al cual se le denominó Apiario Central. Las colmenas que se utilizaron fueron del tipo Jumbo y del tipo Langstrogh, con una población entre diez mil y doce mil abejas y con más de cuatro bastidores con cría en diversos estadios de metamorfosis.

El Apiario Central originalmente con 14 colmenas se integró con

poblaciones silvestres de abejas africanizadas recolectadas en la Región de la Chontalpa hasta completar 56 colmenas y a las cuales se les sustituyó la abeja madre con hijas de ocho reproductoras seleccionadas, dos meses después se evaluó la primera generación de selección en 56 colonias hijas; transcurrido el tiempo necesario se seleccionó la colonia más dócil y con estabilidad genotipo ambiente por familia, obteniendo de cada una de ellas 12 hijas, la mitad de las cuales quedó en ese apiario y el resto se envió a otra localidad, caracterizada por predominar en ella un cultivo de plátano, ubicada a 6 Km de la Ciudad de Cárdenas por la vía Calzada, Cárdenas - Conduacán, y en donde el apiario quedó bajo la sombra; así la segunda generación de selección se tipificó en 96 colonias divididas en dos micro ambientes distintos.

Para efectos del presente estudio se considera una colonia, como una población de más de diez mil abejas, que habitan una colmena y que está integrada por hembras obreras, un 4 % de machos zánganos, y una sola hembra madre; cuya composición genotípica se considera individualmente diferente de cualesquier otra hembra madre.

2.3 Evaluación de la respuesta defensiva.

La respuesta defensiva se determinó modificando en parte el método propuesto por Carmona y Cortés (13) eliminando el estímulo físico del golpeo sobre el cajón y cambiando el objetivo de ataque que originalmente era un cuadro de poliuretano de 10 cm por lado, forrado con franela negra, sustituyendolo con piel de becerro con

acabado de gamuza del mismo color y de las mismas dimensiones; el tiempo de agitación se redujo de 3 a 2 minutos debido a lo exacerbado de la respuesta en el último minuto. También se utilizó el agitador electromecánico diseñado por Carmona y Bucio (10) para reducir la variabilidad atribuible al factor humano. (fig. 1)

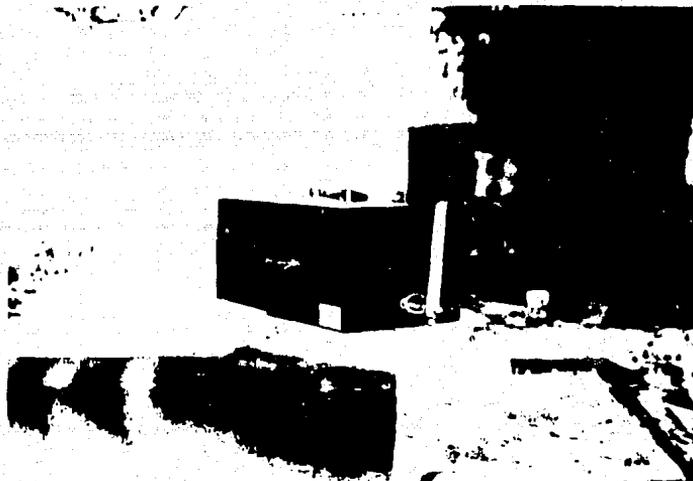


Figura 1. Aparato electromecánico para evaluar la agresividad en las abejas.

El objetivo de ataque se agitó con el aparato electromecánico a 30 cm de la entrada de la colmena durante 2 minutos e inmediatamente se introdujo en una bolsa de plástico para posteriormente contar el número de agujones clavados. La prueba se repitió durante 6

días no continuos con la finalidad de evaluar el comportamiento en diferentes condiciones ambientales, de temperatura, humedad, nubosidad y hora del día, para considerar el efecto del día de evaluación como un ambiente diferente, y el comportamiento de cada colonia en la característica promedio de agujones clavados, como una expresión del genotipo promedio en cada colonia que está interaccionando, o no interacciona con el ambiente. (6,7,8,13,16)

Cada colonia se tipificó de acuerdo a los siguientes estimadores: media, desviación estandar, coeficiente de variación y error estandar de la media. (69,72)

En cada apiario se determinó el índice de constancia (2,48) de la respuesta defensiva mediante correlación intraclase obtenida de el modelo estadístico:

$$Y_{km} = \hat{\mu} + \hat{\alpha}_k + \hat{\epsilon}_{km}$$

En donde:

$\hat{\mu}$ representa la media general de agujones clavados.

$\hat{\alpha}_k$ representa el efecto del genotipo de la reina k.

$\hat{\epsilon}_{km}$ representa la desviación ambiental de la media m dentro de un genotipo.

Todos los efectos son aleatorios, con distribución normal e independientes entre ellos y sus valores esperados son iguales a cero.

El análisis de la varianza en la que las fuentes de variación fueron entre colmenas y entre mediciones para obtener la esperanza de cuadrados medios se expresa continuación:

Fuente de variación	Cuadrado Medio	Esperanza de C. M.
Entre colmenas	C.M.1	$= \sigma_w^2 + K_1(\sigma_G^2 + \sigma_{eg}^2)$
Entre mediciones	C.M.2	$= \sigma_w^2$

despejando y obteniendo la siguiente relación :

$$I.C.i = \frac{[\sigma_G^2 + \sigma_{eg}^2]}{\sigma_F^2} = \frac{(C.M.1 - C.M.2) / K_1}{C.M.2 + (C.M.1 - C.M.2) / K_1}$$

En donde :

I.C.i representa el Índice de Constancia dentro de apiario

$$i = 1, 2, \dots, 9$$

σ_G^2 representa la varianza genética, la que en este modelo no puede ser separada de la varianza ambiental especial.

σ_{eg}^2 representa la varianza ambiental general permanente

σ_F^2 representa la varianza fenotípica total estimada como la suma de los componentes de varianza del diseño, en este caso como:

$$\sigma_F^2 = \sigma_w^2 + (\sigma_G^2 + \sigma_{eg}^2)$$

σ_w^2 representa la varianza del error

K_1 tiene un valor igual al número de veces en que se evaluó el comportamiento defensivo de cada colonia, en este caso $K_1 = 6$ excepto en los apiarios 4 y 8 en el que $K_1 = 5$

C.M.1 y C.M.2 representan el cuadrado medio de cada fuente de variación.

Cada colonia también fue tipificada de acuerdo al valor más probable de agresividad (13,48) aplicando la siguiente fórmula:

$$V.M.P.A.i = \bar{x}_A + \left[\frac{n(I.C.)}{1 + (n-1)I.C.} (\bar{x}_i - \bar{x}_A) \right]$$

En donde:

V.M.P.A.i representa el valor más probable de agresividad en la colonia i.

\bar{x}_A representa el promedio general de la respuesta defensiva obtenida en el apiario.

n representa el número de veces que se evaluó cada colonia.

I.C. representa el Índice de Constancia.

\bar{x}_i representa el promedio de agujones clavados en la colonia i.

2.4 Evaluación de la interacción genotipo ambiente.

El comportamiento de la interacción genotipo ambiente se determinó mediante el modelo propuesto por Bucio (6,7,8), el cual es un modelo de regresión lineal de los efectos genéticos más los efectos de interacción sobre los efectos ambientales, así el comportamiento fenotípico de agujonear de la colmena i en el ambiente j será determinado por la siguiente ecuación:

$$F_{ij} = \hat{\mu} + \hat{g}_i + \beta\gamma_0(\hat{e}_j) \dots\dots\dots(1)$$

Donde:

$\hat{\mu}$ representa la media general de agujones clavados

\hat{g}_i representa el efecto genético determinado como la ordenada al origen cuando el índice ambiental $\hat{e}_j = 0$

$\beta_{\gamma \cdot e} = (b_{\gamma \cdot e} + 1)$ representa la pendiente de regresión de los efectos de interacción (γ) sobre los efectos ambientales (\hat{e}_j).

$$b_{\gamma \cdot e} = \frac{\sum_i (\gamma_{ij} \hat{e}_j)}{\sum_i (\hat{e}_j^2)} = \gamma_{ij}$$

γ_{ij} representa el efecto de interacción genético ambiental de la colmena i en el ambiente j

\hat{e}_j representa el valor del efecto ambiental j

Considerando que el comportamiento fenotípico (f_{ij}) es una relación aditiva entre los efectos genéticos (\hat{g}_i) más los efectos ambientales (\hat{e}_j) más los efectos de interacción genotipo ambiente (γ_{ij}); se tiene el siguiente modelo:

$$f_{ij} = \hat{g}_i + \hat{e}_j + \gamma_{ij} \dots \dots \dots (2)$$

Obteniendose los estimadores de mínimos cuadrados de los parámetros mediante :

$$\hat{\mu} = \frac{\sum_i \sum_j F_{ij}}{ac} = \bar{F}..$$

en donde:

a = ambientes (días)

c = colonias

$$\hat{g}_i = \sum_j F_{ij} / a - \bar{F}_{..}$$

$$= \bar{F}_{.j} - \bar{F}_{..}$$

$$\hat{e}_j = \sum_i F_{ij} / c - \bar{F}_{..}$$

$$= \bar{F}_{i.} - \bar{F}_{..}$$

$$\gamma_{ij} = F_{ij} - \bar{F}_{.j} - \bar{F}_{i.} + \bar{F}_{..}$$

y con las siguientes restricciones :

$$\sum_j \hat{g}_i = \sum_i \hat{e}_j = \sum_i \gamma_{ij} V_j = \sum_j \gamma_{ij} V_i = 0$$

sustituyendo $b_{\gamma.e}$ en el modelo (2) :

$$f_{ij} = \hat{g}_i + \hat{e}_j + b_{\gamma.e} (\hat{e}_j)$$

factorizando \hat{e}_j :

$$f_{ij} = \hat{g}_i + \hat{e}_j (1 + b_{\gamma.e})$$

y simbolizando a $(1 + b_{\gamma.e})$ con $\beta_{\gamma.e}$ se tendrá :

$$f_{ij} = \hat{g}_i + \beta_{\gamma.e} (\hat{e}_j) \dots \dots \dots (3)$$

Si la ecuación (3) se descodifica sumando $\hat{\mu}$ en ambos lados, se tiene el modelo de los valores fenotípicos reales del genotipo i

en los \hat{e}_j efectos ambientales :

$$F_{ij} = \hat{\mu} + \hat{g}_i + \beta_{\gamma.o} (\hat{e}_j) \dots \dots \dots (4)$$

Cada colonia de la población inicial así como de las subsecuentes generaciones de selección se tipificó de acuerdo a su pendiente de regresión $\beta_{\gamma.o}$. Valores de $\beta_{\gamma.o}$ tendientes a cero representan el comportamiento de genotipos estables.

También se determinó la correlación presente entre los valores fenotípicos y los efectos ambientales ($r_{F_{ij} \hat{e}_j}$)

$$r_{F_{ij} \hat{e}_j} = \frac{\sum F_{ij} \hat{e}_j}{\sqrt{\sum F_{ij}^2 \sum \hat{e}_j^2}}$$

Considerando valores absolutos cercanos a cero como indicadores de poca relación con el ambiente.

2.5 Procedimiento de selección

El primer paso fue demostrar que en la población inicial estaba presente una amplia variabilidad genética en el comportamiento defensivo de las abejas así como en su coeficiente de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre el efecto ambiental.

La metodología de mejoramiento fue la selección masal estratificada (17,37) de los genotipos considerados como más dóciles y estables en cada uno de los apiarios evaluados.

Se eligieron como progenitoras ocho colonias que representan el 5.13 % de la población original de abejas africanizadas y en la que la intensidad de selección fue de 2.075 desviaciones estandar, suponiendo normalidad en la distribución del comportamiento de aguijonear el objetivo de ataque.

Las colonias seleccionadas fueron evaluadas en el Apiario Central, comparando su comportamiento con el que presentaron en el apiario de procedencia.

Se obtuvieron 7 hijas por progenitora seleccionada, mismas que se aparearon aleatoriamente sin que hubiera control sobre los zánganos que las fecundaron.

La primer generación de selección estuvo constituida por 56 colonias, en las que una vez tipificado su comportamiento defensivo y de interacción genotipo, ambiente se procedió a efectuar selección masal intrafamiliar habiendo elegido para reproductoras una colonia por familia lo cual representa el 14.29% de la primera generación con una intensidad de selección de 2.0387 d.e. en la población y de 1.352 d.e. dentro de la familia.

De cada una de las 8 reproductoras se obtuvieron 12 hijas, seis

de las cuales estuvieron en el Apiario Central y seis en el apiario periférico. En las dos localidades el apareamiento fue aleatorio sin control sobre los machos.

2.6 Procedimiento de cría de las abejas madres.

Método de Cría Natural.

Para generar la primera generación de selección se comenzó dejando huérfanas las colonias de abejas africanizadas recolectadas en la Región de la Chontalpa, siete días después se destruyeron todas las celdas reales que habían construido, injertando en ese momento un cuadro de panal de 4 cm por lado, con larvas menores de tres días, procedente de las colonias progenitoras y el cual se colocó en el centro del segundo bastidor de un extremo de la colmena; las abejas en todos los casos formaron nuevamente celdas reales permitiéndose la libre nacencia y el apareamiento de las hembras vírgenes.

Método de Cría Artificial.

Para generar la segunda generación de selección se formaron 5 colonias criadoras en colmenas tipo Jumbo, con la primer cámara de cría con 10 bastidores con abejas próximas a nacer, arriba se colocó otra cámara de cría con 4 bastidores con miel operculada y 5 bastidores con alimento, larvas y huevos. Cada colonia criadora se dejó huérfana y siete días después se destruyeron todas las celdas reales que habían formado, introduciendo en ese momento en la cámara superior, un bastidor con 40 copaceldas que contenían

larvas de menos de 3 días de nacidas, con su correspondiente jalea real (58). En cada bastidor con copa celdas se colocaron cinco larvas hijas de cada una de las hembras reproductoras seleccionadas y las cuales fueron extraídas completamente al azar. Ocho días después, las celdas reales fueron transferidas a jaulas de nacerencia verificando cuatro días más tarde la viabilidad de las hembras vírgenes. En ese momento se dejaron huérfanas las colonias receptoras para inmediatamente introducir la jaula con la hembra virgen.

De cada hembra reproductora seleccionada se transfirieron a copa celdas 25 larvas y aunque no todas fueron aceptadas se aseguró la viabilidad de 12 hijas por cada una. El material genético sobrante se mantuvo en núcleos de fecundación como reserva genética, hasta asegurar la postura de las hembras.

2.7 Determinación de la heredabilidad (h^2)

Se estimó la heredabilidad del comportamiento agujonear como la relación entre la varianza aditiva (σ_A^2) sobre la varianza fenotípica total (σ_F^2); (heredabilidad en el sentido estrecho).

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_F^2}$$

El parámetro genético se obtuvo mediante el método de regresión del promedio de las hijas sobre el promedio de las madres siendo:

$$h^2 = 2 \beta \bar{h} \cdot \bar{m}$$

por ser una característica limitada a un sexo. (36,40)

2.8 Diseño Experimental.

La determinación del Índice de Constancia corresponde a un modelo estadístico completamente al azar. (2,18,51)

La determinación del Índice de Heredabilidad corresponde a un modelo de regresión lineal simple. (2,40)

La determinación de la interacción genotipo ambiente corresponde a un modelo de regresión lineal de los parámetros genéticos más los de interacción sobre los efectos ambientales. (6,7,8)

2.9 Análisis Estadístico.

El análisis estadístico se efectuó con ayuda del Programa S.A.S. del Centro de Cómputo del CEICADES-CP. (69)

3.0 RESULTADOS Y DISCUSION

3.1 Resultados generales.

Los resultados obtenidos en el transcurso de dos generaciones de selección de abejas africanizadas, con baja respuesta agresiva y con estabilidad genotipo ambiente, se presentan en forma general en el cuadro número 1.

Estimadores y Parámetros	Generación				
	0	1	2 A	2 B	2A+B
n	156.00	56.00	48.00	48.00	96.00
\bar{x}	509.00	397.06	336.29	337.91	337.10
s	155.00	84.84	100.62	69.36	
cv	30.74	21.37	29.92	20.30	
s_m	12.23	11.34	14.52	10.01	
\bar{x}_s	431.19	327.70	-----	-----	
i	2.007	1.546	-----	-----	
h^2	-----	0.616	0.850	0.810	
h^2_R	-----	1.430	0.870	0.870	
$F\phi$	14.10 %	25.00 %			31.30 %

Cuadro 1. Resultados obtenidos en dos generaciones de abejas africanizadas seleccionadas por baja respuesta agresiva y con estabilidad genotipo ambiente. Tamaño de la población (n), media (\bar{x}), desviación estandar (s), coeficiente de variación (cv), error estandar (S_m), media de la población seleccionada (\bar{x}_s), intensidad de selección (i), heredabilidad (h^2), heredabilidad realizada (h^2_R), frecuencia relativa de individuos cuya correlación del genotipo con los efectos ambientales es cercana a cero ($F\phi$)

3.2 Evaluación de la población inicial .

La población inicial evaluada en su respuesta defensiva quedó tipificada de acuerdo al valor de los siguientes estimadores: media: 509 aguijones, desviación estandar 155, coeficiente de variación 30.61 % y error estandar de la media de 12.83 aguijones. Los resultados de cada uno de los nueve apiarios se presentan en el cuadro número 2, mostrando que el valor promedio más alto fue de 673 ± 111 aguijones clavados y el valor promedio más bajo fue de 315 ± 176 aguijones.

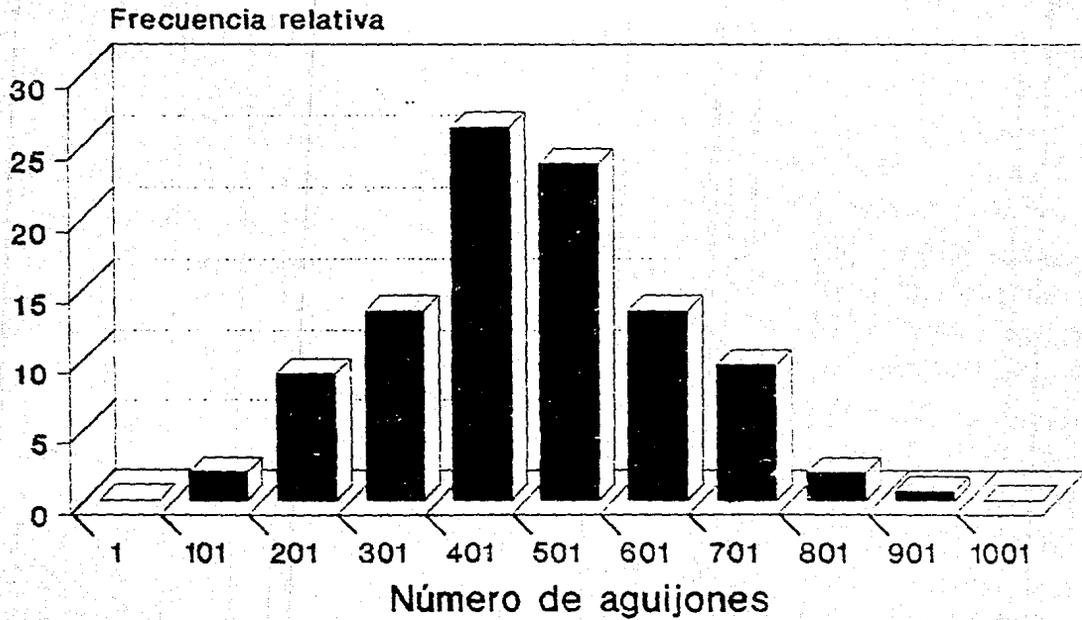
Apiario	n	\bar{X}	S	C V	S_m	I.C.
1	20	673	111	16.49	10.19	0.35
2	16	587	127	21.73	13.01	0.35
3	11	577	263	45.64	10.94	0.10
4	5	565	269	47.66	53.83	0.41
5	14	541	145	26.76	15.79	0.39
6	42	470	157	33.33	9.88	0.38
7	16	471	99	21.06	10.13	0.31
8	18	385	152	39.42	15.99	- 0.01
9	14	315	76	24.24	8.34	0.73
Total	156					
Media		509	155	30.70	12.23	0.33

Cuadro 2. Promedio (\bar{x}), desviación estandar (s), coeficiente de variación (cv), error estandar de la media (S_m), Índice de Constancia y número de colmenas por apiario (n) evaluado en su comportamiento defensivo.

Las frecuencias del promedio de aguijones clavados por colmena se presenta en la gráfica número 1, observandose una distribución normal.

El intervalo de confianza construido al 95 % de probabilidad

Gráfica 1. Agujones clavados por colmena N = 156 población inicial



permite inferir que el efecto medio de los genes del comportamiento defensivo de la población estudiada se encuentra entre 485 y 533 aguijones, lo cual cotejado con los resultados obtenidos por Carmona y Cortés (14) antes de que las abejas africanas ingresaran al Territorio Nacional representa un valor aproximadamente diez veces más alto; comparación en la cual debe considerarse que se redujo la prueba en un minuto debido a que en éste último minuto, la intensidad de la respuesta y el tiempo que tardaban en calmarse irritaba a otras colonias, ello que provocaba un ataque masivo en el apiario, y hacía prácticamente imposible evaluar la respuesta; por otra parte, se observó que en muchas colonias la respuesta al estímulo que se estaba agitando se presentó con intensidad sólo hasta después del primer minuto, siendo antes una respuesta relativamente débil. Lo anterior explica por qué en la revisión de literatura muchos investigadores señalan valores reducidos para el número de aguijones clavados, dado que el tiempo en que evaluaron (30 a 60 seg), fue breve y el tamaño del objeto agitado (1 a 5 cm) fue pequeño; (22,29,30,73,85) no obstante algunos coinciden en la relación de 8 a 10 veces más aguijones clavados en abejas africanas comparadas con las abejas europeas. (3,19,30,77,85)

El índice de constancia obtenido en cada apiario (cuadro 1) tuvo una amplitud de -0.01 hasta 0.73 lo cual representa la fracción de la varianza total de las medidas efectuadas debido a diferencias permanentes entre los genotipos. $1 - I.C.$ sería entonces la fracción de la varianza debida a circunstancias temporales que varían de una evaluación a otra y que son removidas en el diseño

experimental.

Carmona y Cortés (14) encontraron en diez apiarios de origen europeo una amplitud del índice de constancia entre 0.07 y 0.65 con un promedio de 0.32; ello indica si se considera la fracción $1 - I.C.$ que en esa población el 68 % de la varianza debida a circunstancias ambientales, explica la variación de un registro de agresividad a otro.

También se pone de manifiesto que algunas evidencias bibliográficas con respecto al comportamiento de aguijonear y que están basadas en un solo registro (62,71), no permiten estimar la varianza genotípica ni la varianza ambiental, por lo tanto, tampoco permiten hacer inferencias debido al pequeño tamaño de muestra, acerca del comportamiento defensivo de las abejas para usar esta información con fines de mejoramiento genético; de ahí que el resultado en el incremento en la base genética y la pequeña disminución en el diferencial de selección que pueden ser obtenidos con el mismo porcentaje de eliminación; es que el progreso por generación cuando se selecciona sobre la base de un promedio de n registros, es $\sqrt{\frac{n}{1 + (n-1)IC}}$ veces mayor que si las selecciones fueran realizadas sobre la base de un solo registro por animal; en los casos extremos de los índices de constancia obtenidos en esta evaluación el progreso esperado es :

$$\sqrt{\frac{5}{1 + 4(0.01)}} = 2.2800 \text{ ó } \sqrt{\frac{6}{1 + 5(0.79)}} = 1.1359 \text{ veces más que}$$

si solamente se tuviese un registro; siendo mayor el progreso si

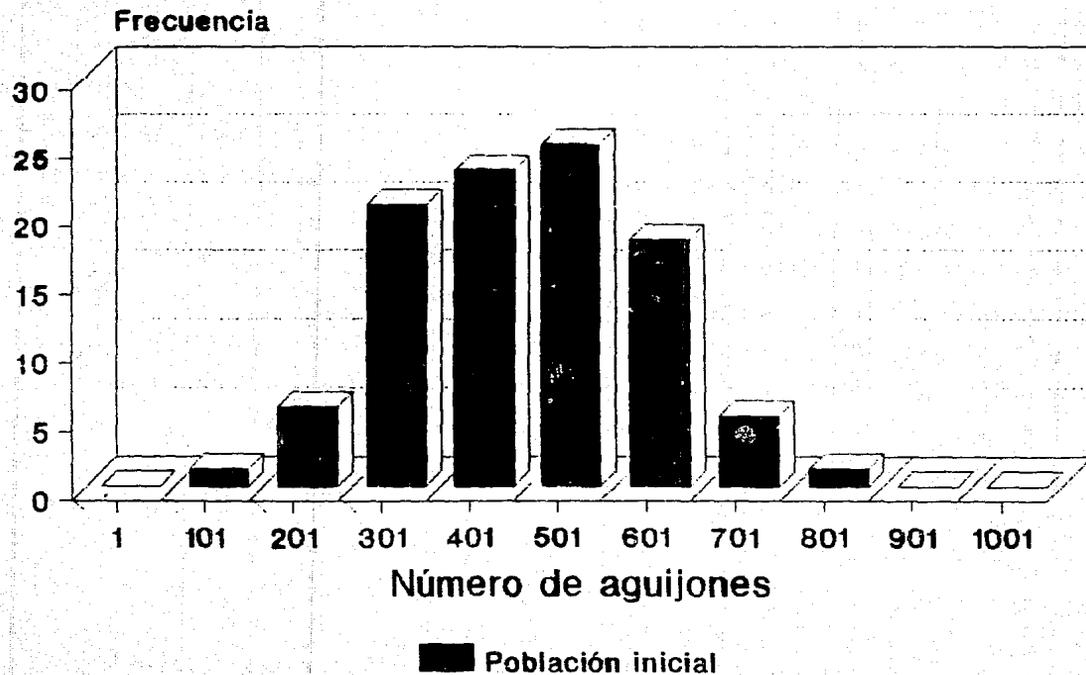
la estimación se basa en un número más grande de registros cuando las influencias ambientales especiales provocan modificaciones en la expresión de los genotipos y que dan como consecuencia un índice de constancia bajo.

Por otra parte el índice de constancia permite hacer un ajuste de promedios para estimar el valor más probable de agresividad y si se conoce el valor de heredabilidad también el I.C. pudiera incluirse en la estimación del valor más probable del genotipo. (48)

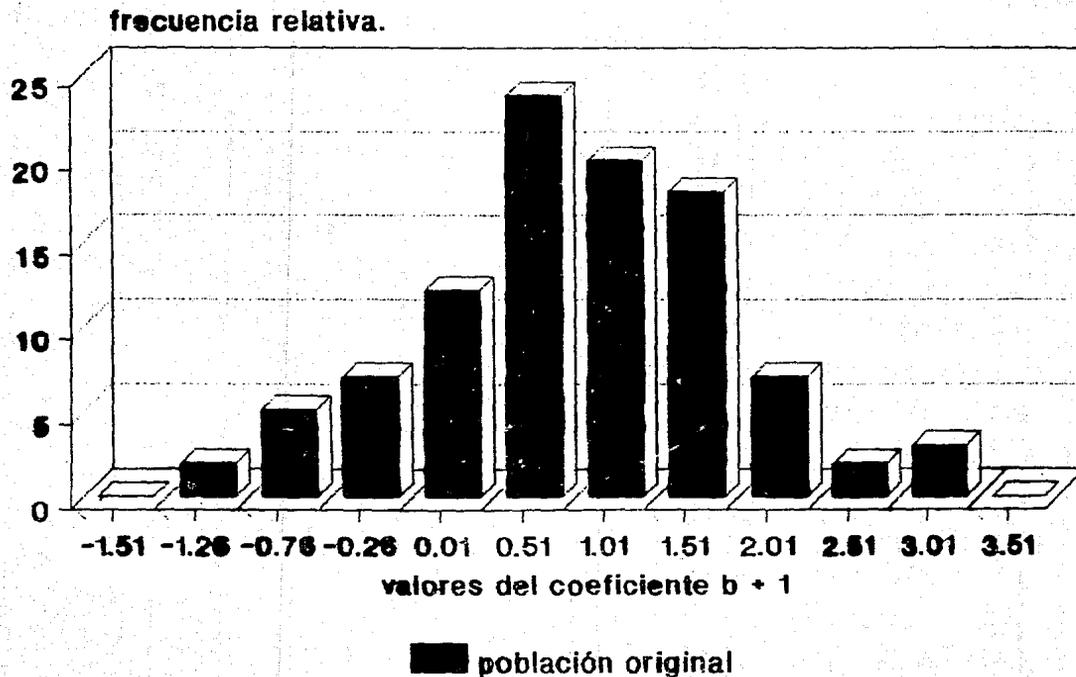
La distribución de frecuencias del valor más probable de agresividad en esta población se presenta en la gráfica número 2. observandose que los valores extremos tienden a concentrarse hacia la media poblacional quedando aun variabilidad para aplicar el método de selección masal.

En cuanto a la evaluación del comportamiento de interacción genotipo ambiente, ésta se tipificó de acuerdo al modelo de Bucio (6,7,8) mediante el coeficiente de regresión de los efectos genéticos más los efectos de interacción sobre los efectos ambientales; la distribución de frecuencias del coeficiente β se observa en la gráfica 3. La amplitud en que ese coeficiente fluctuó en cada apiario, así como los valores extremos de los efectos ambientales se presentan en el cuadro número 3, siendo notorio que en esta característica existe variabilidad para hacer selección direccional hacia comportamientos estables en su respuesta agresiva.

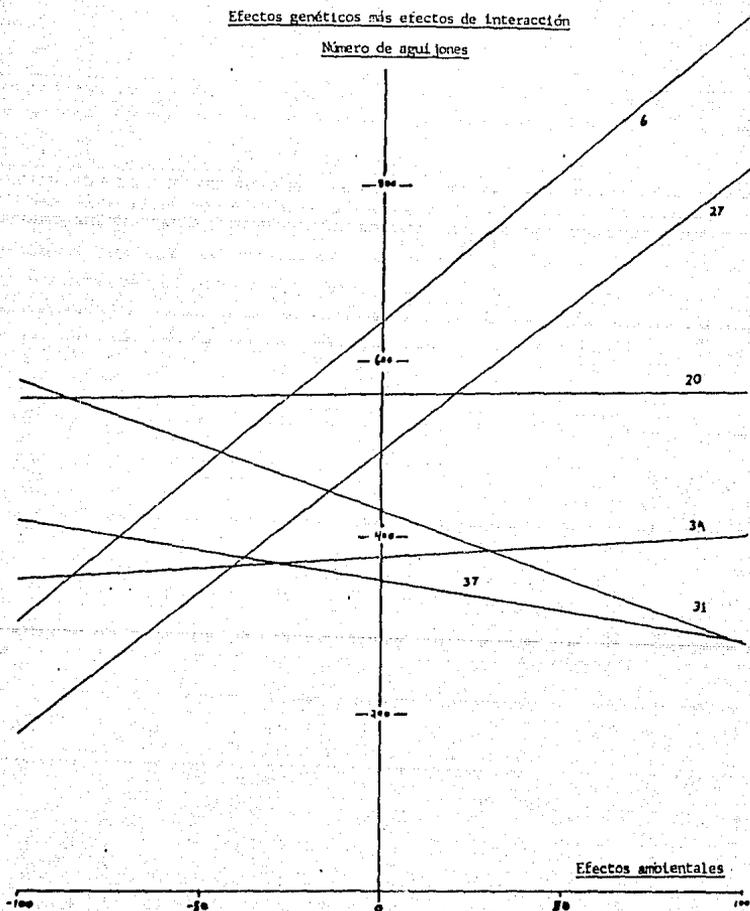
Gráfica 2. Valor más probable de agresividad N = 156



Gráfica 3. Distribución de frecuencias del coeficiente ($b + 1$) $N = 156$



Gráfica 4. Líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales de los genotipos extremos en la población inicial. (La numeración de las rectas identifica a cada colonia en particular).



En la gráfica número 4 se presentan las líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales de los genotipos extremos, en la que puede observarse que algunas colonias pican menos en circunstancias con efectos ambientales negativos y van aumentando su agresividad a medida que esos efectos se tornan positivos, en otras el comportamiento es divergente con respecto a las primeras; en cambio hay algunas poblaciones que mantienen su comportamiento estable ante diversas condiciones ambientales, independientemente que su efecto genético tenga mayor o menor comportamiento defensivo.

Ignorar los efectos de interacción genotipo ambiente, en un programa de mejoramiento en que la estabilidad es un factor importante, conduciría a errores crasos al elegir para reproductoras, por ejemplo, a las colonias 6 y 27 representadas en la gráfica 4, pues su valor de defensividad en un efecto ambiental de - 100 sería de 304.32 y 175.06 aguijones respectivamente; cuando las condiciones ambientales fueran diferentes y dieran un efecto ambiental de + 100 su comportamiento agresivo tendría un valor de 993.02 y 819.60 aguijones; siendo esa inestabilidad lo que provocaría accidentes que tal vez fueran de consecuencias fatales para personas o animales del área que se encuentra circunvecina. Lo mismo sucedería si los genotipos presentaran interacciones negativas.

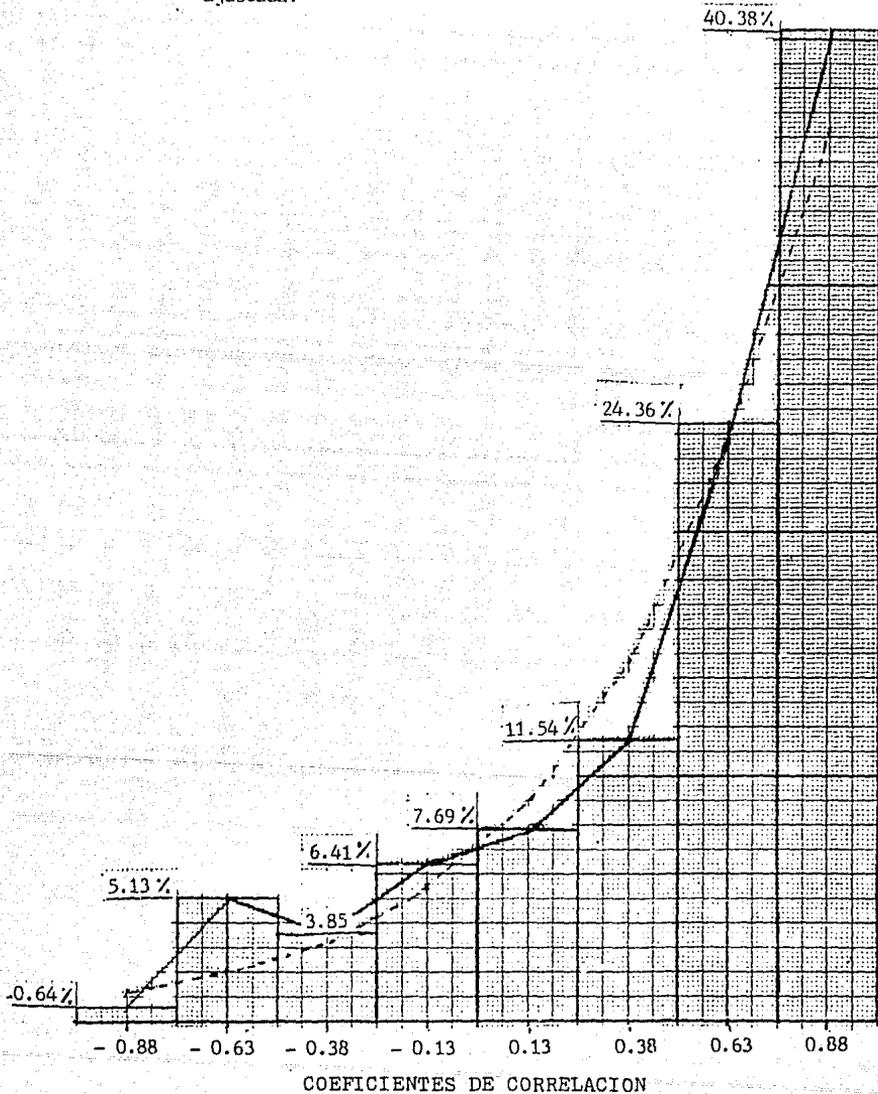
En relación a este punto, cabe señalar que en el modelo para evaluar la interacción genotipo ambiente desarrollado por Bucio (6,7,8); los efectos ambientales son definidos en unidades de

desviación positiva o negativa de la media general. Para efectos de comparación con respecto a las líneas de regresión de los efectos genéticos más los efectos de interacción sobre los efectos ambientales, en esta investigación se dibujaron sobre una ordenada con amplitud de - 100 y + 100 desviaciones del origen, o punto cero en los efectos ambientales; sin embargo, si se considera que los ambientes en los cuales se realizaron las observaciones, son una muestra aleatoria de las variaciones microclimáticas, (6) y suponiendo que esas fluctuaciones tienen una distribución normal entonces se propone el uso de los efectos ambientales estandarizados, para el cálculo de la regresión, trazando las rectas sobre: -3, -2, -1, 0, + 1, +2, y +3 desviaciones estandar. El coeficiente β continuaría representando la estabilidad en el comportamiento.

Considerando el ejemplo de las colonias 6 y 27 y extrapolando su comportamiento a -3 y a + 3 desviaciones estandar, el número de agujones clavados en los extremos estandarizados serían para la colonia 6, mínimo y máximo; para la colonia 27 serían: mínimo y máximo.

En cada colonia también se obtuvo la correlación de los valores fenotípicos con los efectos ambientales, considerándose un valor absoluto cercano a cero como indicador de independencia con el ambiente. En la gráfica 5 se presenta la distribución de ese coeficiente expresado en frecuencias relativas, en las que puede notarse que los datos siguen la ley exponencial ascendiendo la frecuencia con mayor rapidez conforme aumenta la correlación entre

Gráfica 5. Distribución del coeficiente de correlación de los valores fenotípicos con los efectos ambientales estandarizados. N = 156 colonias de la población inicial. Línea punteada, representa los valores predichos con la regresión logarítmica ajustada.



coeficiente de regresión de los efectos genéticos más los efectos de interacción sobre los efectos ambientales cercano a cero, excepto en el caso de las progenitoras S₄ y S₅, cuyo coeficiente β fue de 1.99 y de 2.28 respectivamente.

Los valores con los cuales fueron seleccionadas las colonias progenitoras en los apiarios de procedencia se presenta en el cuadro número 4. El promedio de la población seleccionada fue de 431.19 aguijones.

La intensidad de selección efectuada con el 5.1 % elegido en la población inicial fue de 2.007 desviaciones estandar.

Las colonias seleccionadas se concentraron en el apiario central, aproximadamente entre 35 y 40 km de distancia de los apiarios de origen, efectuandose en el mismo la prueba de su respuesta defensiva; el promedio de aguijones clavados en 6 días de evaluación fue el siguiente:

S ₁ (380.33 ± 42.19)	S ₂ (365.67 ± 24.01)
S ₃ (515.00 ± 43.84)	S ₄ (451.17 ± 15.41)
S ₅ (401.50 ± 85.91)	S ₆ (481.50 ± 22.47)
S ₇ (376.17 ± 48.81)	S ₈ (539.33 ± 35.61)

no encontrando diferencias significativas con respecto su comportamiento de aguijonear en el apiario de origen. Lo anterior permitió comprobar que eran genotipos estables y que el parámetro de regresión usado para elegir las colonias progenitoras es un

el valor fenotípico y el efecto ambiental; así el análisis de los datos sugiere una curva del tipo logarítmico: $W = (A) (B^x)$, la que una vez ajustada quedaría: $\text{Log } Y = \alpha + \beta (x)$, siendo la ecuación de los valores numéricos:

$$\text{Log } Y = 0.8562 + 0.8261 (x)$$

considerando x como el punto medio de clase.

Apiario	Amplitud del coeficiente β	Valores extremos de efectos ambientales
1	- 0.3149 a 2.7180	- 89.96 a 67.34
2	- 0.9152 a 3.0733	- 52.53 a 78.03
3	0.1425 a 1.8719	- 192.91 a 198.09
4	0.4904 a 1.8128	- 185.04 a 194.56
5	- 0.9926 a 2.7643	- 85.94 a 73.98
6	- 1.4856 a 3.4435	- 83.43 a 72.15
7	- 0.3344 a 2.4571	- 91.41 a 90.47
8	- 0.4601 a 2.0131	- 127.50 a 109.06

Cuadro 3. Amplitud del coeficiente de regresión de los efectos genéticos más los efectos de intreracción sobre los efectos ambientales (β) y valores extremos de los efectos ambientales en cada apiario.

La variabilidad presente en el comportamiento de aguijonear así como en el comportamiento de interacción genotipo ambiente permitió hacer selección direccional hacia genotipos dóciles y estables.

3.3 Población Progenitora.

En cada apiario se aplicó el método de selección masal (17, 37) eligiendo de la población original 8 colonias con baja respuesta defensiva, como primer criterio de selección y que tuvieran un

buen estimador del comportamiento de interacción genotipo ambiente

La respuesta esperada en el cambio de la media poblacional que se pudiera estimar como un medio del producto de la intensidad de selección, por la desviación estandar fenotípica, multiplicada por la heredabilidad del carácter (h^2); no fue posible obtenerla debido a que no es cuantificable la magnitud de la varianza aditiva que puede ser despejada de la esperanza de cuadrados medios, para aplicar el método de correlación intraclase entre medios hermanos y hermanos completos adecuada a organismos como las abejas que son haplo-diploides, dado que la relación :

$$\frac{4 \sigma_A^2}{\sigma_F^2} = h^2$$

que generalmente se emplea para estimar la heredabilidad en mamíferos o en aves no es aplicable a estos insectos en que las relaciones de parentesco hacen que la esperanza de la covarianza entre parientes sea diferente a la que existe en otras especies. (31,60).

Los errores a aplicar ese diseño se ponen de manifiesto en algunas publicaciones en donde se obtienen valores mayores que la unidad, lo cual carece de sentido biológico (27), o bien estiman componentes de varianza negativos (21).

P R O G E N I T O R A S

	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
N	14	42	16	16	16	16	16	16
\bar{X}_A	540.7	470.0	586.5	588.5	471.2	471.2	471.2	673.0
σ_F	145.0	157.0	127.0	127.0	99.0	99.0	99.0	112.0
\bar{X}_g	356.7	362.5	497.5	429.0	426.7	475.3	386.0	515.8
S	139.2	98.9	141.3	135.1	149.8	44.4	77.7	80.4
CV	39.0	25.0	28.4	31.5	35.1	9.3	20.1	15.6
S_m	56.8	38.3	57.7	55.2	61.2	18.1	31.7	32.8
L. i. *	245.3	287.3	384.5	320.9	306.8	439.8	323.9	415.5
L. s. *	469.1	497.7	610.5	597.1	546.5	510.9	448.2	580.2
VMPA	394.7	385.5	518.5	466.2	439.0	474.2	409.0	553.0
β	-0.23	-0.90	-0.92	1.99	2.28	0.25	-0.37	0.41
r	-0.10	-0.61	-0.34	0.77	0.93	0.35	-0.30	0.32
i	1.703	2.180	1.525	1.525	1.347	1.347	1.347	1.867

Cuadro 4 Valor con el cual fueron seleccionadas las colonias progenitoras en los apiarios de procedencia.

Tamaño del apiario (n)

Promedio de agresividad en el apiario (\bar{x}_A),

Desviación estandar fenotípica en el apiario (σ_F)

Promedio de agresividad en la colonia (\bar{x}_g)

Desviación estandar fenotípica

Coefficiente de variación (cv)

Error estandar de la media (S)

Límites del intervalo de confianza al 95 % (L.i y L.s.)

Valor más probable de agresividad (VMPA)

Coefficiente de regresión de los efectos de interacción β

Coefficiente de correlación del valor fenotípico con los efectos ambientales (r)

Intensidad de selección (i)

* El valor de Z utilizado fue de 1.96

En la evaluación de la agresividad, Colins *et al.* determinaron un valor de heredabilidad de 1.28 ± 0.04 para el tiempo en reaccionar al estímulo de la ferohormona de alarma (21), también llegan a la conclusión, de que la heredabilidad del número de aguijones clavados en tarjeta no es estimable en abejas africanas por los componentes de varianza negativos, en cambio para las europeas publican un valor de h^2 de 0.57 ± 0.24 .

3.4 Evaluación de la primera generación de selección.

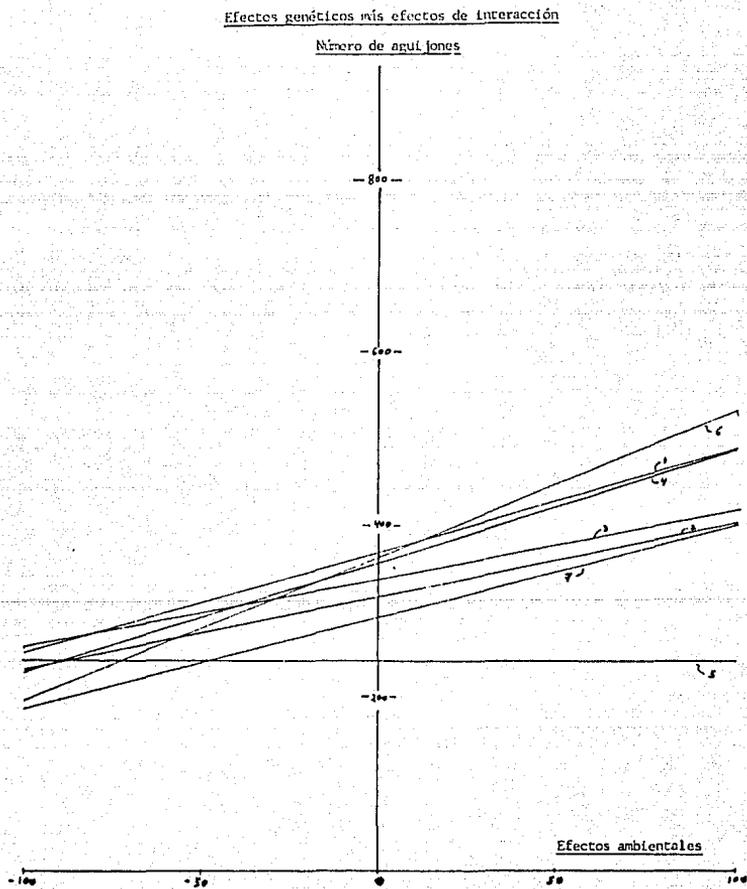
La primera generación de selección quedó constituida por 56 colonias; siete colonias hijas de cada una de las 8 progenitoras seleccionadas.

La valoración de la respuesta agresiva, permitió tipificar esta generación de acuerdo a los siguientes estimadores:

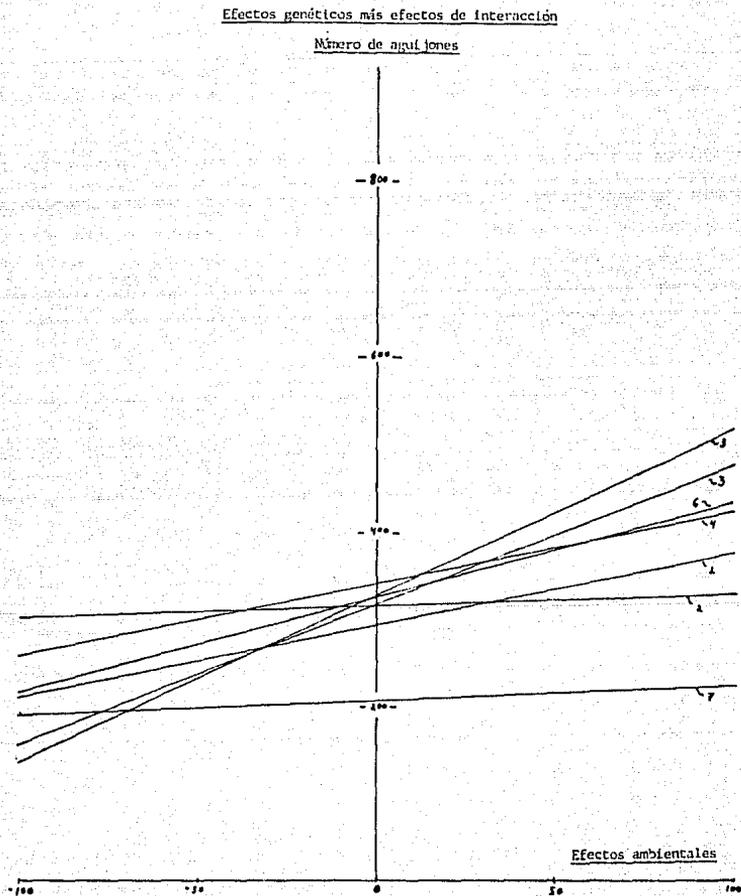
media:	397.06 aguijones.
desviación estandar:	84.84 aguijones
coeficiente de variación:	21.37 %
error estandar de la media:	11.34 aguijones
límite de confianza inferior	374.83 aguijones
límite de confianza superior	419.29 aguijones

Cada colonia también se tipificó de acuerdo al coeficiente de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales encontrándose una amplitud entre - 1.6288 y 3.4948. Las gráficas 6 a 13 muestran las rectas de regresión

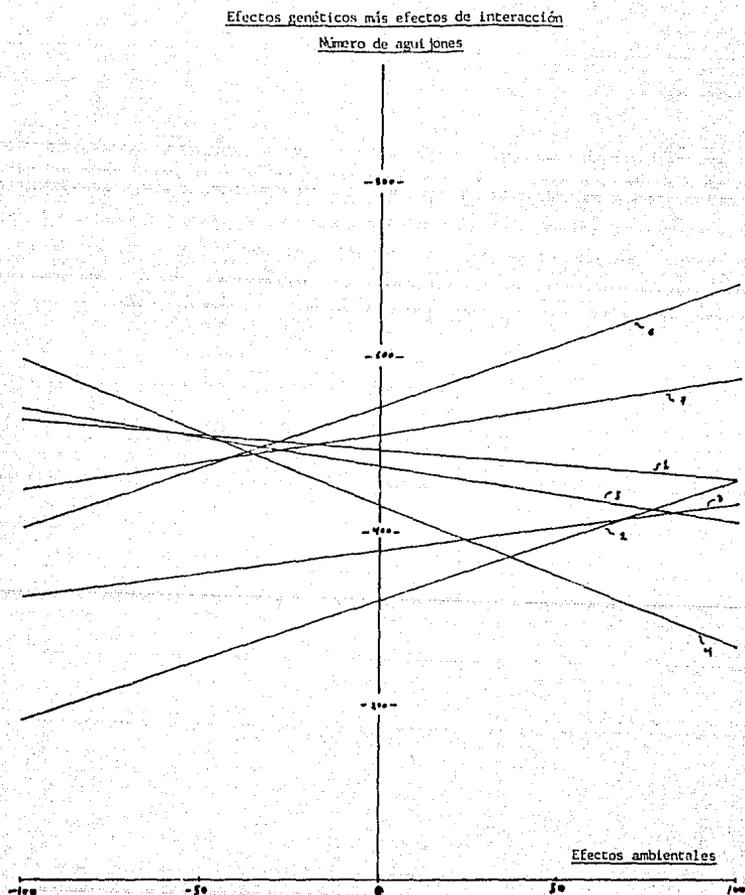
Gráfica 6. Líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales que caracterizan el comportamiento de interacción genotipo ambiente en 7 hijas de la progenitora S 1.



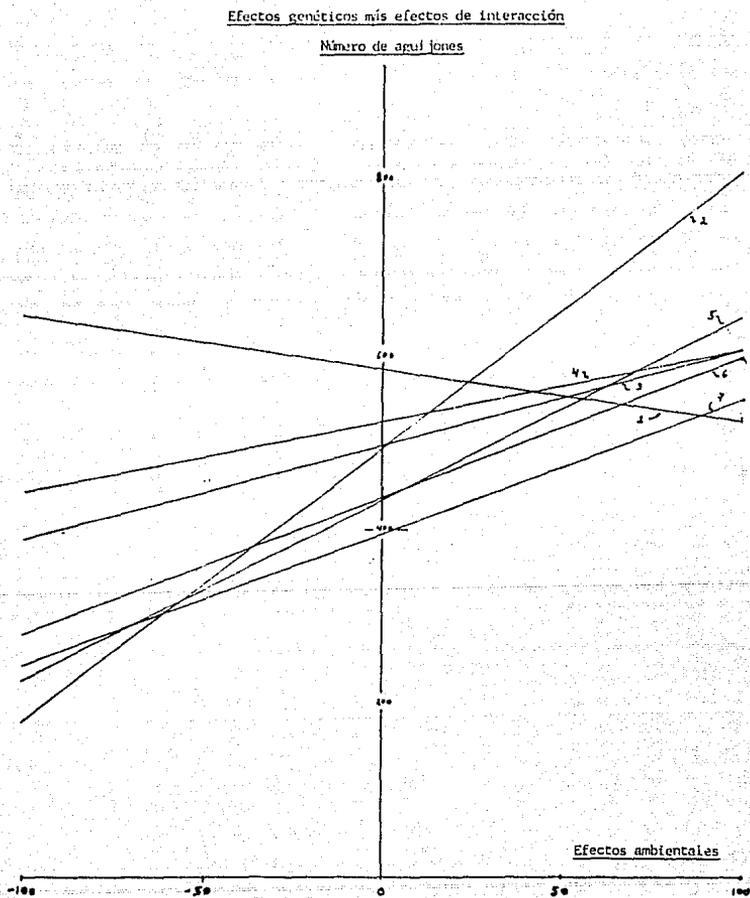
Gráfica 7. Líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales que caracterizan el comportamiento de interacción genotipo ambiente en 7 hijas de la progenitora S 2.



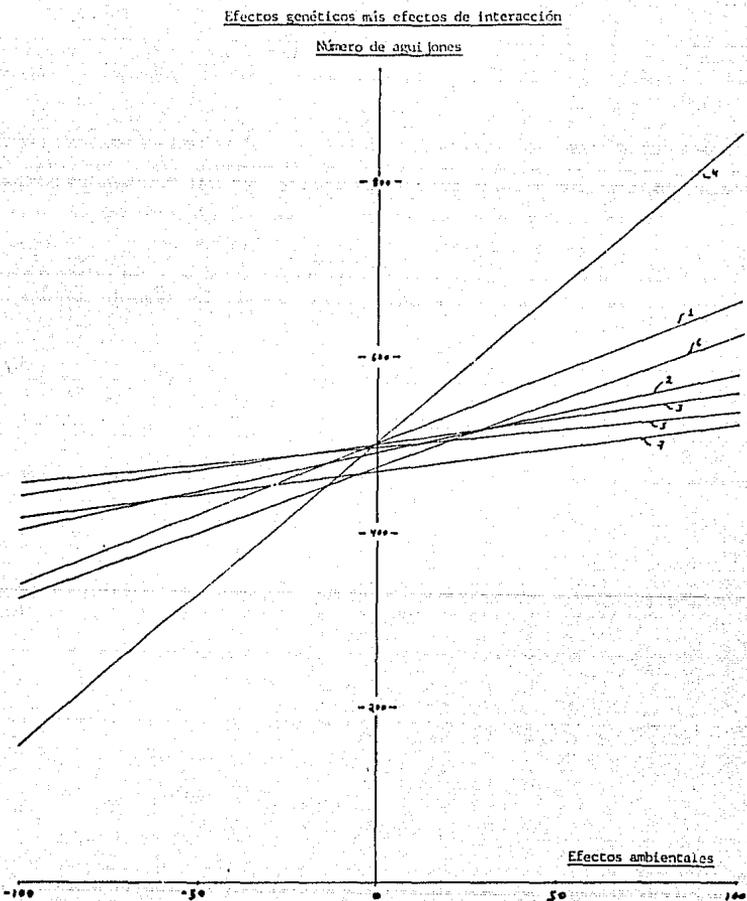
Gráfica 8. Líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales que caracterizan el comportamiento de interacción genotipo ambiente en 7 hijas de la progenitora S 3.



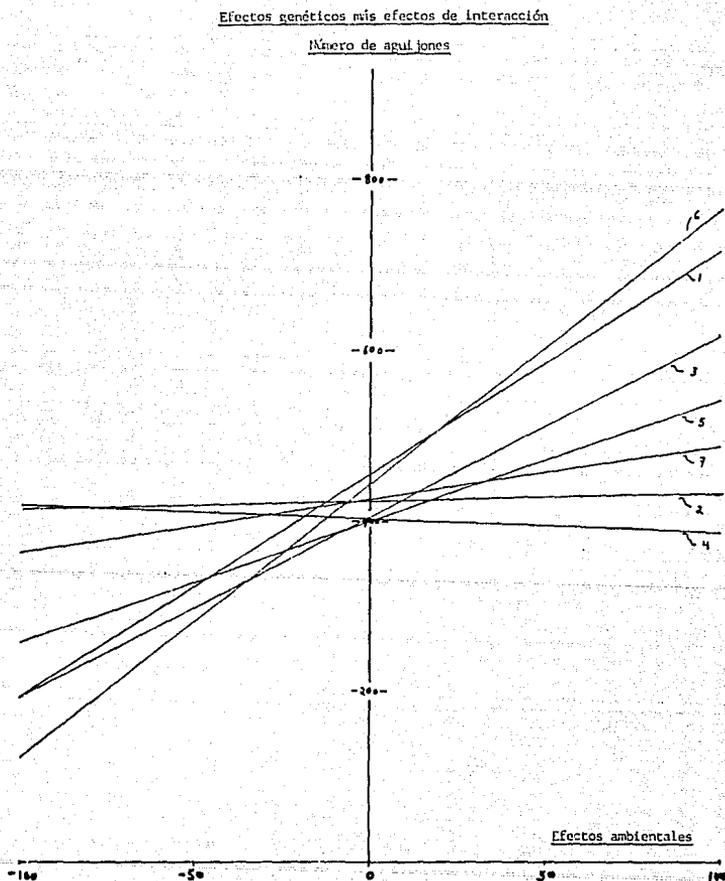
Gráfica 9. Líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales que caracterizan el comportamiento de interacción genotipo ambiente en 7 hijas de la progenitora S 4.



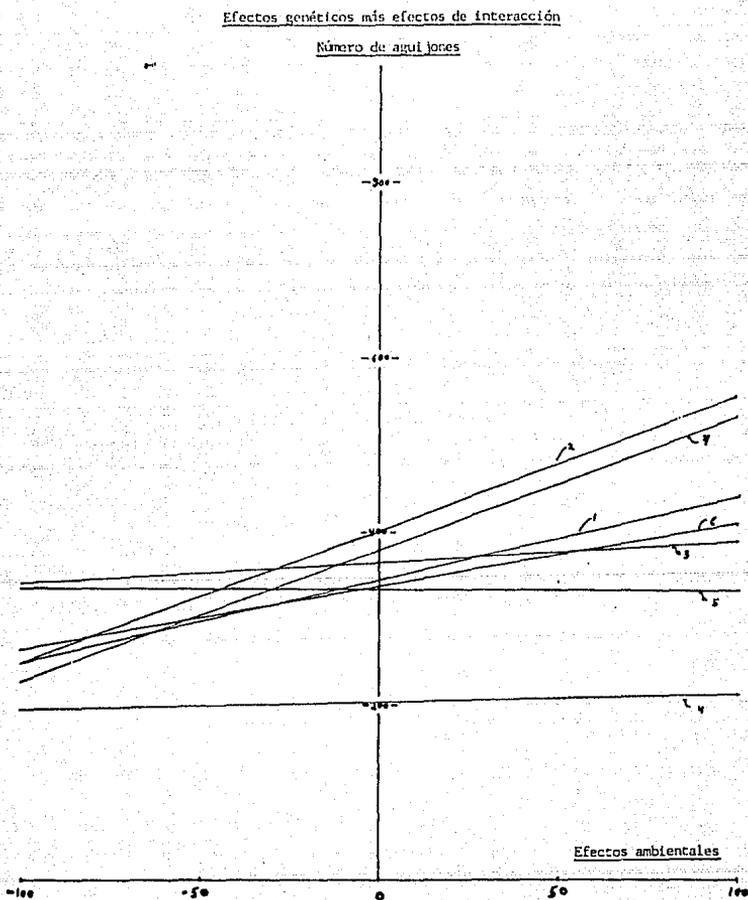
Gráfica 10. Líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales que caracterizan el comportamiento de interacción genotipo ambiente en 7 hijas de la progenitora S 5.



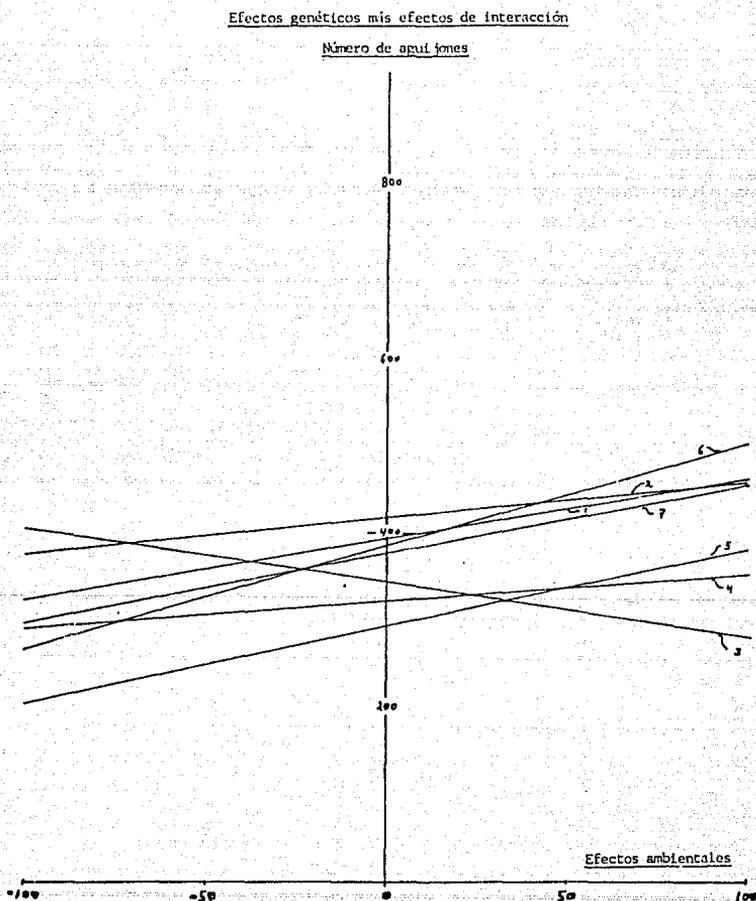
Gráfica 11. Líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales que caracterizan el comportamiento de interacción genotipo ambiente en 7 hijas de la progenitora S 6.



Gráfica 12. Líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales que caracterizan el comportamiento de interacción genotipo ambiente en 7 hijas de la progenitora S 7.



Gráfica 13. Líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales que caracterizan el comportamiento de interacción genotipo ambiente en 7 hijas de la progenitora S 8.



por familia, mismas que representan el comportamiento de interacción genotipo ambiente ante diversos efectos ambientales.

Los parámetros que caracterizaron a cada madre através de la evaluación de sus hijas se presentan en el cuadro 5, observando que las progenitoras S_0 , S_1 y S_2 , presentaron los valores promedios más bajos, siendo su diferencia mediante la prueba de Tukey, estadísticamente significativa con respecto a las otras madres progenitoras.

madre	X	S	C.V.	S^2	\hat{R}
S_0	492.74 a.	13.99	2.84	5.29	5.83
S_1	480.48 a.	63.63	13.23	24.05	26.51
S_2	451.17 a.	79.65	17.65	30.11	33.18
S_3	423.12 ab.	20.88	4.93	7.89	8.70
S_4	361.40 bc.	43.68	12.08	16.51	18.20
S_5	380.00 c.	63.74	18.86	24.09	26.55
S_6	325.33 c.	46.36	14.25	17.52	19.31
S_7	303.07 c.	44.71	14.72	16.90	18.63
POBLACION	397.06	84.84	21.37	11.34	53.29

Cuadro 5 . Parámetros que caracterizaron a las madres progenitoras através de la evaluación de sus hijas. \hat{R} , representa la reducción en el número de agujones esperado en la siguiente generación.

En un programa de formación de líneas, la valoración anterior sería una prueba de progenie, eligiéndose las madres que hubiesen destacado por su valor reproductivo.

En la siguiente generación, siguiendo las recomendaciones de Hill y de Falconer (36,39) se procedió a efectuar selección dentro de familias, eligiendo dentro de cada una de ellas, una sola colonia caracterizada por su baja respuesta agresiva y su estabilidad genotipo ambiente, dado que un incremento en la intensidad de selección significaría un número menor de madres seleccionadas y ello generaría un incremento en la varianza debido a la deriva genética, así como una mayor frecuencia de alelos incompatibles en las abejas. (1,58,87)

Los valores que caracterizaron a cada una de las colonias de las 8 hembras reproductoras seleccionadas para ser madres de la segunda generación se presentan en el cuadro 6, notándose que el valor del coeficiente β con el cual se seleccionó a la reproductora R₄, es alto: 1.559; ello tiene como explicación, si se observa en la gráfica 9, que el comportamiento de las 7 hijas de la progenitora S₄ muestra interacción genotipo ambiente en su respuesta defensiva, decidiendo en tal caso elegir a la colonia más dócil dentro de esa familia.

La heredabilidad calculada como el doble de la regresión hijas madres, dió un valor de 0.6162; mediante este método, Carmona col. (15) obtuvieron un valor de heredabilidad de 0.49 para la respuesta agresiva en abejas europeas. Otros investigadores han

usado este método en la determinación del índice de herencia en características relacionadas con la postura, producción de miel, número de hamuli, y tiempo de reacción al acetato de isopentil. (19,35,56)

Madres	\bar{X}	S	C.V.	$S\bar{x}$	β	r
R ₁	241.17	74.18	30.76	30.29	- 0.001	0.00
R ₂	207.82	52.56	25.29	21.46	0.179	0.18
R ₃	377.33	164.03	43.47	66.96	0.541	0.17
R ₄	394.50	159.11	40.33	64.96	1.559	0.50
R ₅	470.89	163.76	34.78	66.86	0.515	0.16
R ₆	204.5	84.73	41.43	34.59	0.093	0.06
R ₇	404.5	88.68	21.92	36.20	- 0.157	- 0.09
R ₈	321.0	70.67	22.02	28.85	0.307	0.22

Cuadro 6. Valores que caracterizan a cada una de las ocho madres reproductoras seleccionadas como madres de la segunda generación.

Este procedimiento para estimar la heredabilidad de una característica, es el que mejor permite estimar la varianza aditiva, no obstante la varianza de regresión es sub estimada, debiendo corregirse el cálculo del error estandar como lo sugiere W.G. Hill. (39)

La respuesta esperada como consecuencia de la selección masal estratificada se estimó en 53.29 agujones menos, aplicando una

intensidad de selección de 1.546 ejercida sobre las 56 colonias de la primera generación seleccionada; no obstante, considerando que pueden presentarse fluctuaciones originadas por la deriva génica, se estima que el promedio de agresividad de la segunda generación estaría dentro de una amplitud entre 334.65 y 379.11 agujones debido a la reducción en los extremos del intervalo de confianza determinado en la primer generación de selección.

Dentro de cada familia, habiendo seleccionado una de cada 7 hijas, la intensidad de selección fue de 1.352, la respuesta esperada en cada grupo familiar se presenta en el cuadro número 5.

3.5 Evaluación de la segunda generación de selección.

La segunda generación de selección estuvo constituida por 96 colonias, quedando ubicada en dos localidades diferentes.

Se obtuvieron 12 colonias hijas de cada una de las ocho madres reproductoras seleccionadas, seis de las cuales se evaluaron en un ambiente y seis en otro. Esta generación quedó tipificada de acuerdo a los estimadores que se presentan en el cuadro 7.

Cada colonia se tipificó de acuerdo al coeficiente de regresión de los efectos genéticos más los efectos de interacción sobre los efectos ambientales, encontrándose un amplitud entre -1.5638 a 3.1714 en el ambiente A y de -6.8806 a 8.0912 en el ambiente B.

Las gráficas 14 a 21 muestran las rectas de regresión por familia en los dos ambientes.

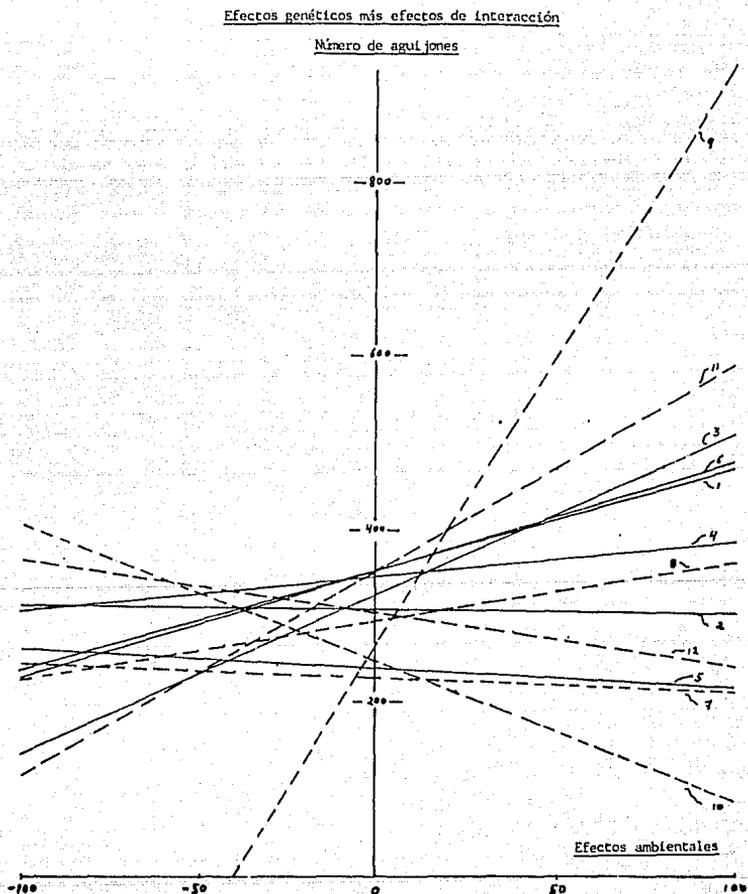
Estimador	Ambiente A	Ambiente B
media	336.29	337.91
desviación estandar	100.62	69.36
coeficiente de variación	29.92	20.36
error estandar de la media	14.52	10.01
límite de confianza inferior	321.77	318.29
límite de confianza superior	350.81	357.53
índice de constancia	0.22	0.46
valor máximo	506.00 a.	498.33 a.
valor mínimo	171.33 c.	209.83 k.

Cuadro 7. Valores que caracterizaron a la segunda generación de selección evaluada en dos ambientes diferentes.

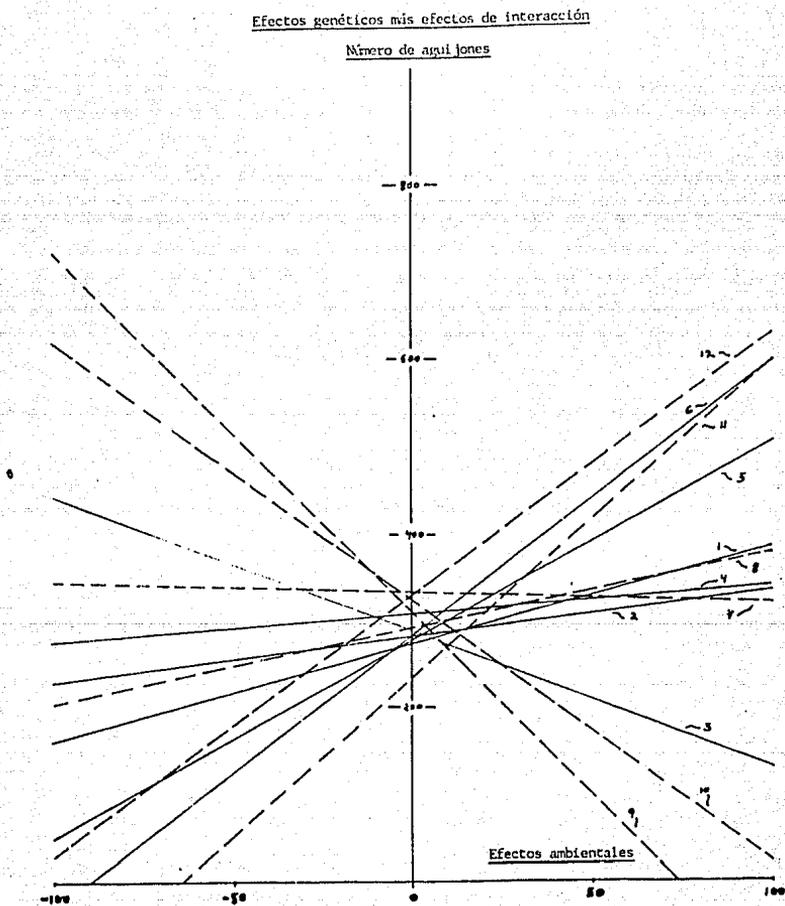
La regresión hijas madres en ésta generación estima un valor de heredabilidad promedio de 0.83; obteniéndose valores muy similares en cada ambiente, $h^2 = 0.85$ en el ambiente A y $h^2 = 0.81$ en el ambiente B, atribuyendo el incremento en el valor del parámetro genético, con respecto al estimado en la primera generación a la reducción en la varianza fenotípica de las madres reproductoras.

Como puede observarse, el efecto medio de los genes en los dos ambientes se encuentra dentro de la reducción esperada en el intervalo de confianza, por efecto de la selección, si bien la tendencia es hacia el límite inferior.

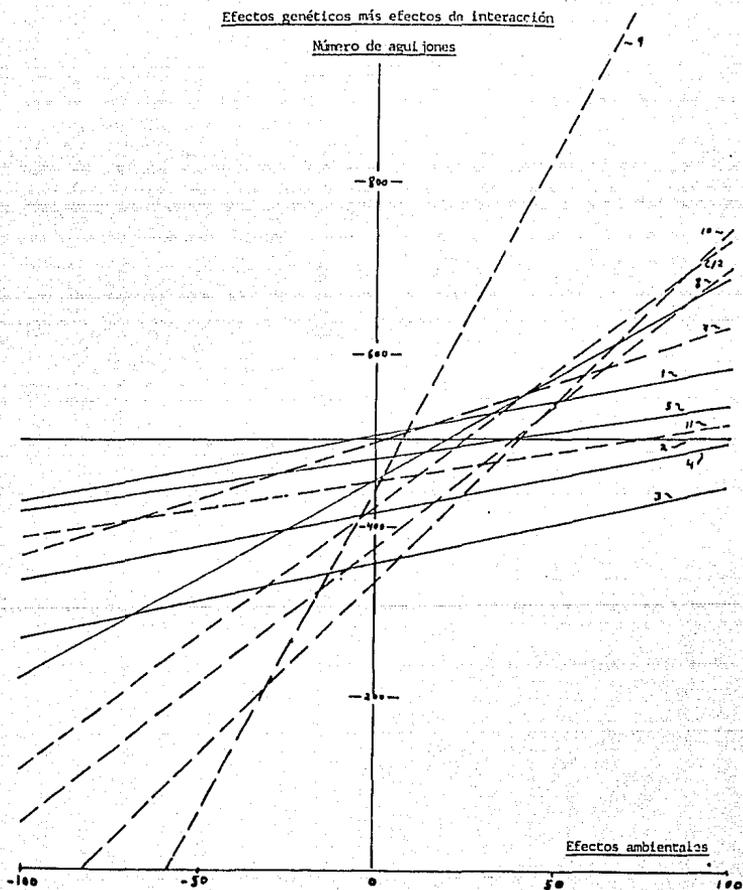
Gráfica 14. Líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales que caracterizan el comportamiento de interacción genotipo ambiente en 12 hijas de la reproductora R 1. (Líneas continuas ambiente A., líneas discontinuas, ambiente B.)



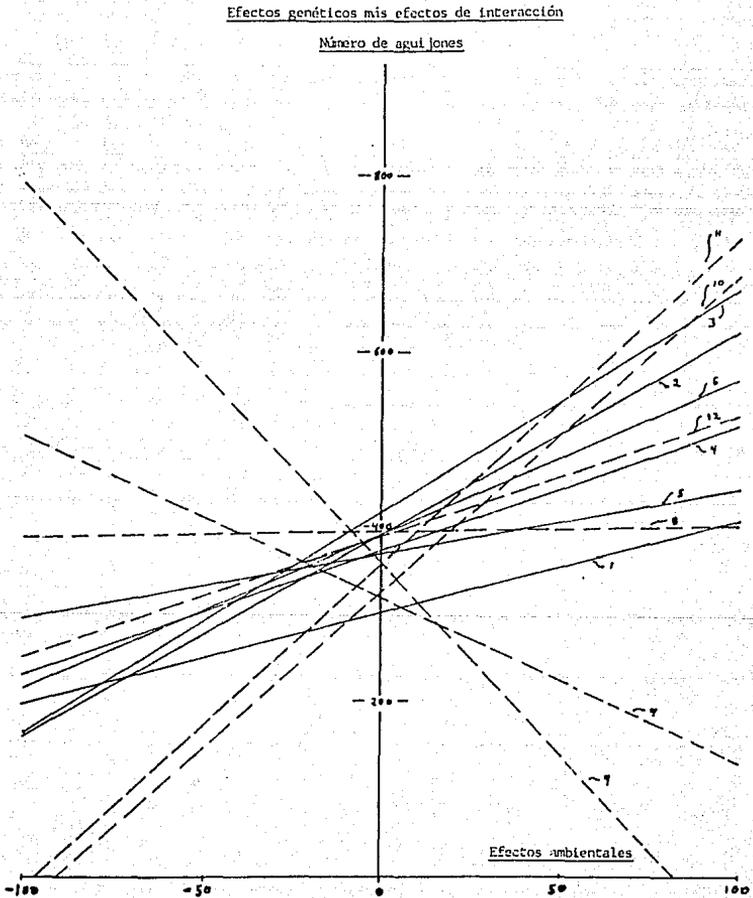
Gráfica 15. Líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales que caracterizan el comportamiento de interacción genotipo ambiente en 12 hijas de la reproductora R 2. (Líneas continuas ambiente A., líneas discontinuas, ambiente B.)



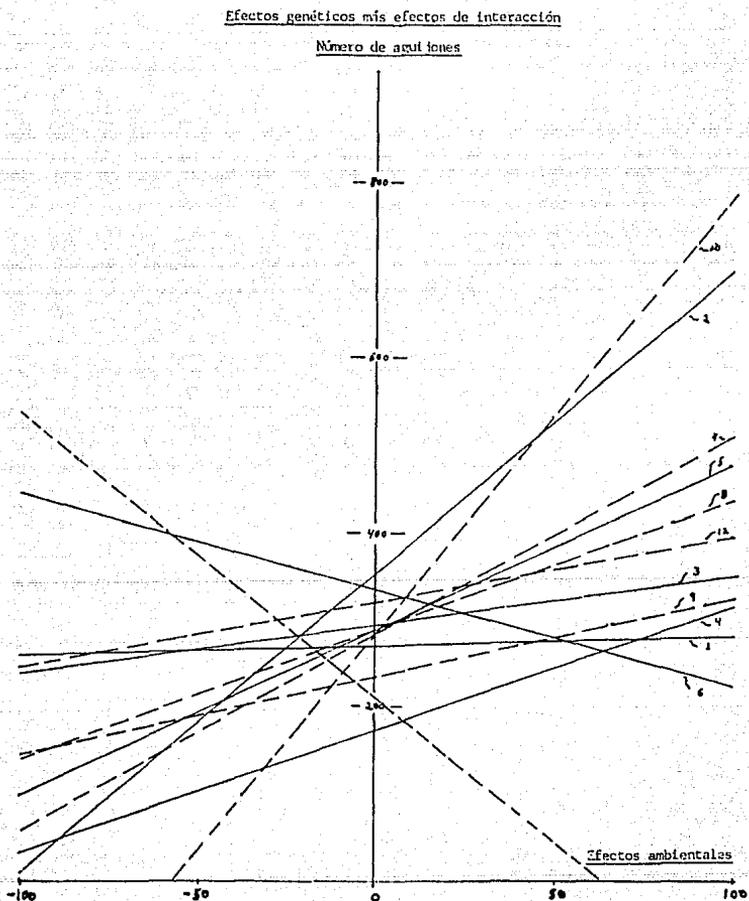
Gráfica 16. Líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales que caracterizan el comportamiento de interacción genotipo ambiente en 12 hijas de la reproductora R 3. (Líneas continuas ambiente A., líneas discontinuas, ambiente B.)



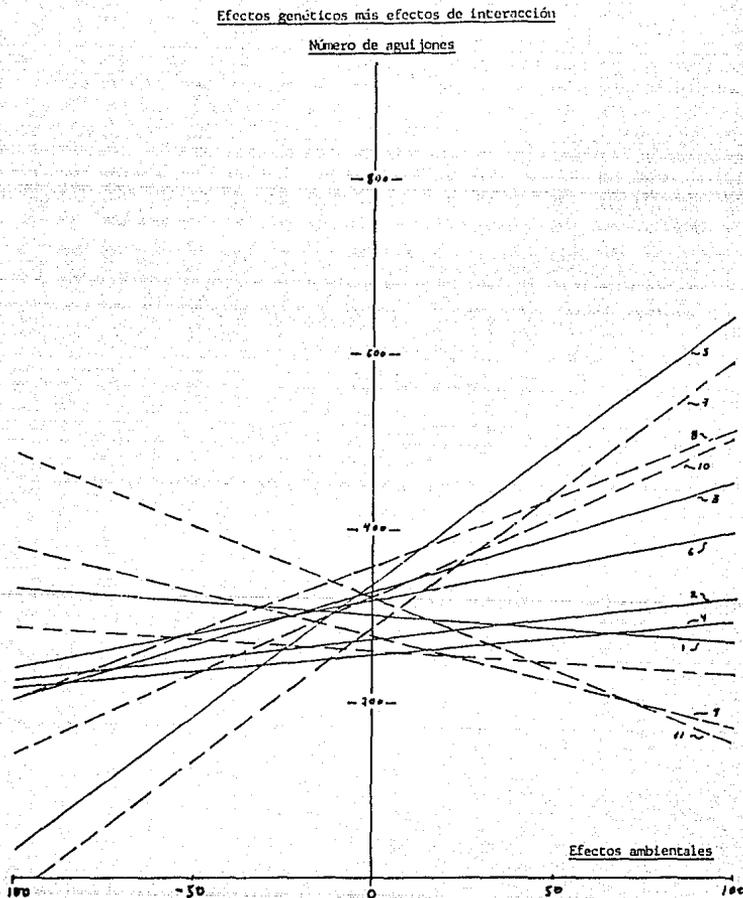
Gráfica 17. Líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales que caracterizan el comportamiento de interacción genotipo ambiente en 12 hijas de la reproductora R 4. (Líneas continuas ambiente A., líneas discontinuas, ambiente B.)



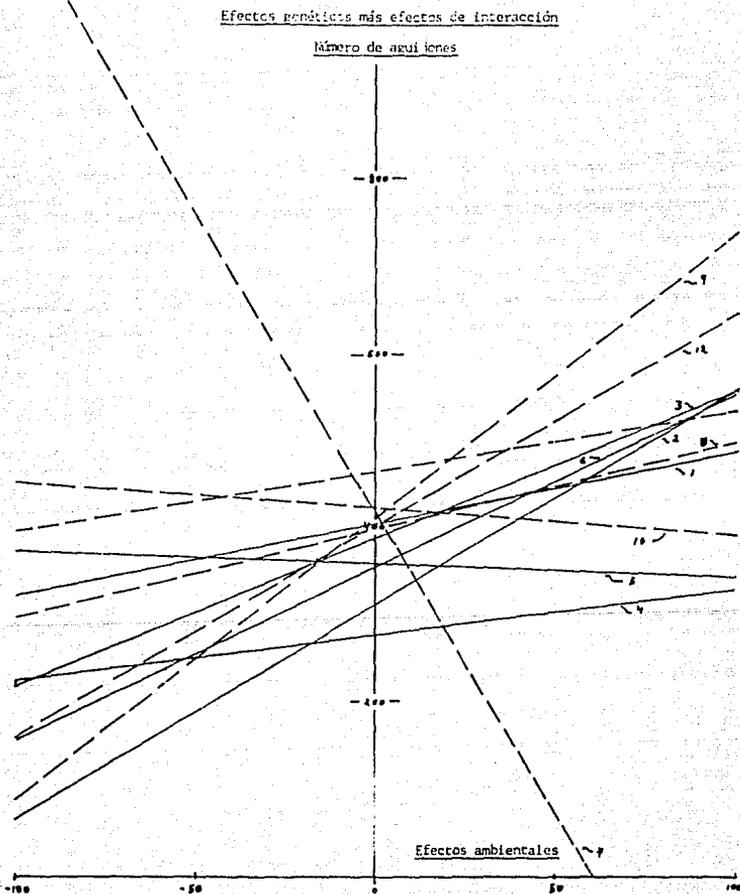
Gráfica 18. Líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales que caracterizan el comportamiento de interacción genotipo ambiente en 12 hijas de la reproductora R 5. (Líneas continuas ambiente A., líneas discontinuas, ambiente B.)



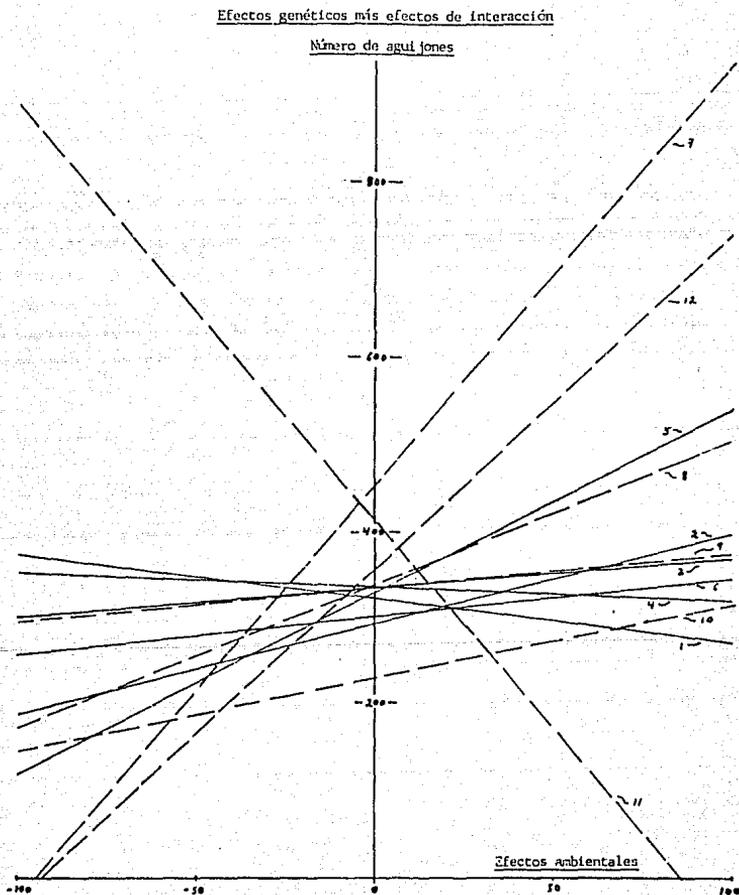
Gráfica 19. Líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales que caracterizan el comportamiento de interacción genotipo ambiente en 12 hijas de la reproductora R 6. (Líneas continuas ambiente A., líneas discontinuas, ambiente B.)



Gráfica 20. Líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales que caracterizan el comportamiento de interacción genotipo ambiente en 12 hijas de la reproductora R 7. (Líneas continuas ambiente A., líneas discontinuas, ambiente B.)



Gráfica 21. Líneas de regresión del efecto genético más el efecto de interacción sobre los efectos ambientales que caracterizan el comportamiento de interacción genotipo ambiente en 12 hijas de la reproductora R 8. (Líneas continuas ambiente A., líneas discontinuas, ambiente B.)

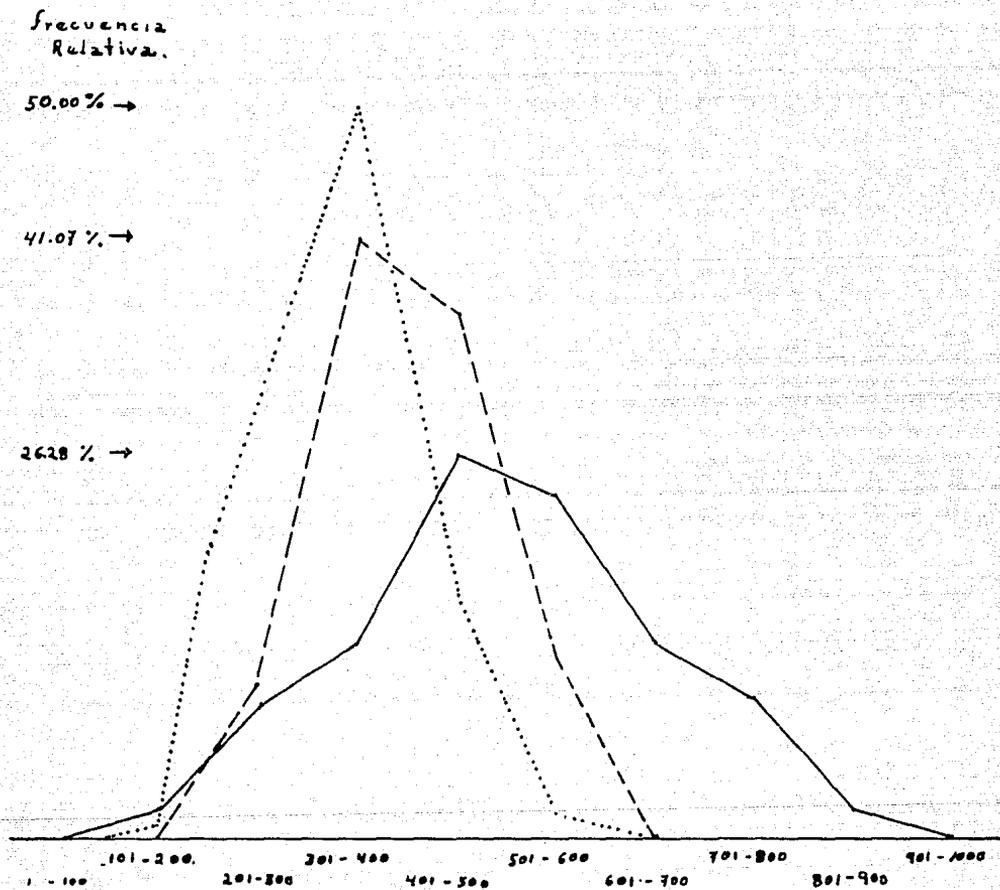


Algunos investigadores han señalado efectos de dominancia para baja agresividad (19,30,73,74), pero otros señalan lo contrario (3,61) no faltando quien atribuya efectos aditivos (8,19); los resultados de la presente investigación muestran, como se observa en la gráfica 22 que tal vez sean pocos genes con efectos mayores los que estén actuando en el comportamiento de agujonear el objeto de ataque. También es notorio que los picos modales tienden a concentrarse en la clase de 301 a 400 agujones, mostrando ello que se está en presencia de una selección estabilizadora en la que está actuando la selección natural favoreciendo de algún modo a los individuos que caen en esta clase.

La comparación de las poblaciones en los ambientes A y B, pone de manifiesto de que a pesar de que en la localidad A los efectos ambientales fluctuaron con mayor amplitud, (- 49.24 a 51.85) la comparación de medias por el procedimiento de Tukey, entre colmenas, sólo indicó 3 grupos estadísticamente significativos, mientras que en el ambiente B, con menor fluctuación de los efectos ambientales (- 13.71 a 14.99) la comparación de promedios por el mismo procedimiento dió once grupos estadísticamente significativos; lo anterior es atribuible a la reducción de la varianza ambiental, lo cual permite que se exprese mejor la varianza genética.

3.6 Valoración de la Respuesta a la Selección.

Los resultados de la presente investigación muestran que los cambios en la media poblacional por ciclo de selección han sido



Gráfica 22. Distribución de frecuencias relativas en clases de 100 agujones clavados, que se presentó en cada una de las generaciones evaluadas.
 Línea continua: población inicial.
 Línea en rayas: primera generación de selección.
 Línea en puntos: segunda generación de selección.

producidos por cambios en las frecuencias génicas originales.

La disminución del promedio inicial de 509 agujones, como respuesta al primer ciclo de selección fue de 111.94 agujones habiendose efectuado una intensidad de selección de 2.0387. El diferencial de selección en la primera generación fue de 77.85 agujones.

La reducción en el número promedio de agujones clavados como respuesta al segundo ciclo de selección fue de 59.96 agujones, habiendose aplicado una intensidad de selección de 1.537. El diferencial de selección fue de 69.86 agujones.

La disminución total en dos ciclos de selección fue de 171.9 agujones, habiendose manifestado un decremento rápido en la respuesta con una intensidad acumulada de 3.1421. (Gráfica 23)

La heredabilidad realizada estimada por la pendiente de la línea de regresión de las medias generacionales sobre el diferencial de selección acumulado da un valor de $h^2 = 1.169$, sin embargo de acuerdo con Falconer (36) hay varias razones para que ese valor no proporcione una estima válida en la población base, sobre todo si hay cambios sistemáticos debidos a tendencias ambientales, como ocurre en este caso y que influyen en la expresión del material genético; esos cambios son incluidos en la respuesta, al igual que los cambios originados por depresión endogámica o debidos a la deriva aleatoria causada por el número restringido de progenitores o por error de muestreo en la estimación de la media generacional;

por variación de los diferenciales de selección o por factores climáticos.

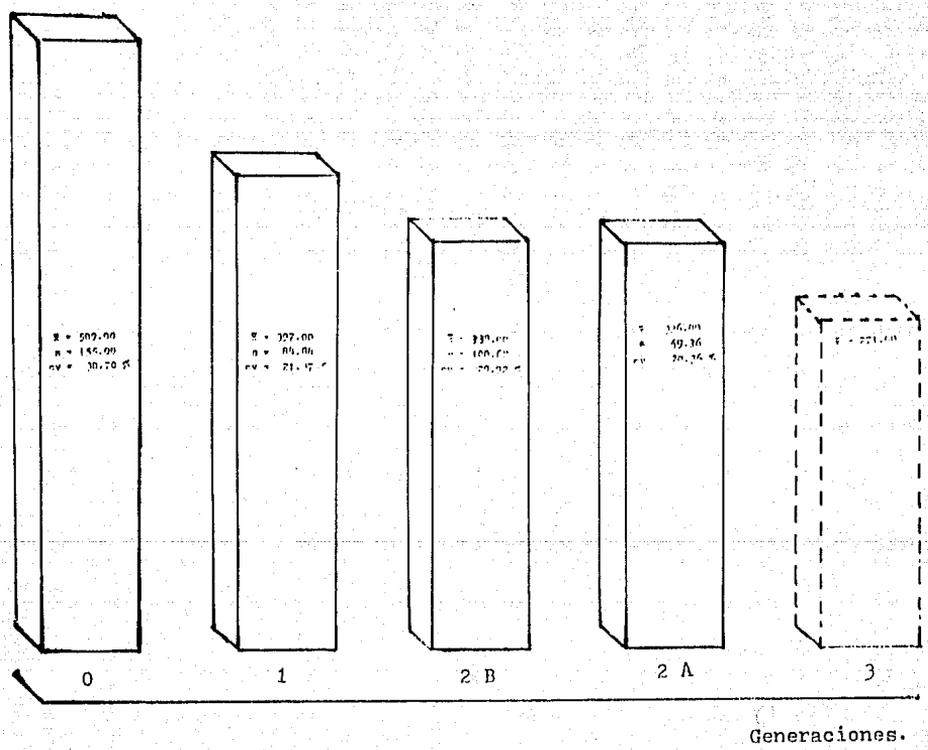
La respuesta esperada en la tercera generación de selección, aplicando una intensidad de 1.804, con un promedio de individuos seleccionados de 256.7, es de 65.91 agujones menos, por lo que la siguiente población tendría un valor promedio de 271.19 agujones.

En cuanto a la respuesta para estabilidad genotipo ambiente, se pudo observar que la aplicación del modelo de Bucio (6,7,8) en la población original, permitió hacer selección para estabilidad en las colonias elegidas como madres progenitoras, quedando ello de manifiesto al ser evaluadas nuevamente cuando fueron concentradas en el apiario central, los valores promedio con que fueron seleccionadas así como los determinados en el apiario central se expresan en el cuadro 8

Sin embargo en la progenie la variación en el coeficiente de regresión de los efectos genéticos más los efectos de interacción sobre los efectos ambientales (β), es amplia y ello es producido por la expresión de los genotipos en las diferentes condiciones ambientales; no obstante, las hijas de algunas de ellas tienden a manifestar su fenotipo dentro de un estrecho margen de variación lo que permitió elegir las como reproductoras de la siguiente generación.

Gráfica 23. Disminución en el promedio de agujones clavados en cada generación de selección, así como el promedio esperado en la tercer generación.

Agujones.



Progenitora	Apiario de Origen	Apiario Central
S ₁	356.7	380.3
S ₂	362.5	365.7
S ₃	497.5	515.0
S ₄	429.0	451.2
S ₅	426.7	401.5
S ₆	475.3	481.0
S ₇	386.0	376.2
S ₈	515.8	539.3

Cuadro 8. Valor promedio de agresividad de las madres progenitoras evaluadas en el apiario de origen de cada una, así como en el apiario central.

En la segunda generación de selección, como ya ha sido anotado, las fluctuaciones ambientales fueron grandes en la localidad A, en donde la amplitud de los efectos ambientales (ϵ) fluctuó entre - 49.20 y 51.85, comparada con la localidad B en donde la amplitud de esos efectos varió entre - 13.71 a 14.99, si bien el efecto medio de los genes en ambas localidades se manifestó con similar valor en la respuesta defensiva: (336.29 ± 100.62 vs 337.91 ± 69.36).

Los valores individuales del coeficiente de regresión del efecto genético más los efectos de interacción sobre los efectos ambientales (β) fluctuaron entre - 1.5638 a 3.3877 en la localidad A y entre - 6.8806 a 8.0912 en la localidad B, lo anterior se atribuye al hecho de que al reducirse la varianza

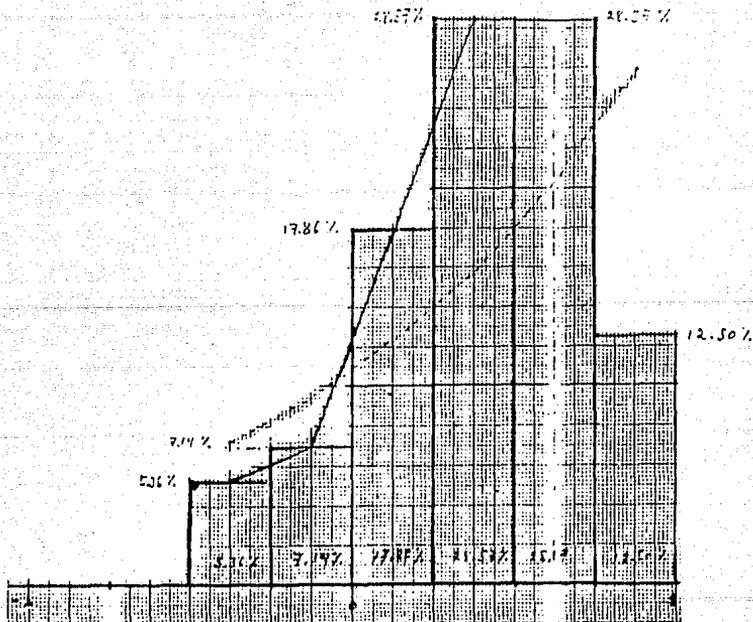
ambiental en la segunda localidad, la expresión del fenotipo contiene menos efectos de interacción genético ambiental.

En cuanto a la distribución del coeficiente de correlación de los valores fenotípicos sobre los efectos ambientales en las progenies resultantes de cada ciclo de selección, éste se presenta en las gráficas 24,25,26 y 27, observándose al comparar la distribución de ese coeficiente en la población inicial (gráfica 5) con la distribución en las subsecuentes generaciones, que la tendencia a una curva de tipo logarítmico, ya no se ajusta, como consecuencia de la disminución de genotipos en las clases extremas a favor de un aumento de estos en las clases centrales.

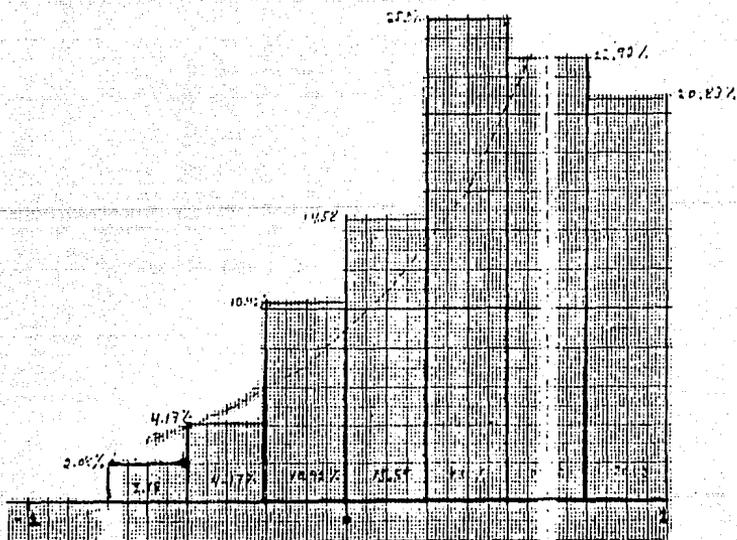
Analizando la frecuencia de genotipos que se encuentran en las dos clases cercanas al punto cero, que son las que interesan en un programa de selección en las que está incluida la estabilidad como criterio, se puede comprobar que la suma de ambas en la población inicial es de 14.1 % , incrementándose a 25.0 % en la primer generación y a 31.3 % en la segunda generación, demostrándose así que la selección por estabilidad empleando como criterio de evaluación el modelo de Bucio (6,7,8), ha sido efectiva.

El comportamiento promedio de las madres reproductoras, evaluado através del comportamiento de las colonias hijas se expresa en el cuadro 10, observándose que sólo la progenie de dos madres, la reproductora 5 y la 3, conservan el mismo comportamiento en los dos ambientes con respecto al promedio de los otros genotipos evaluados, si bien una manifiesta un valor reproductivo

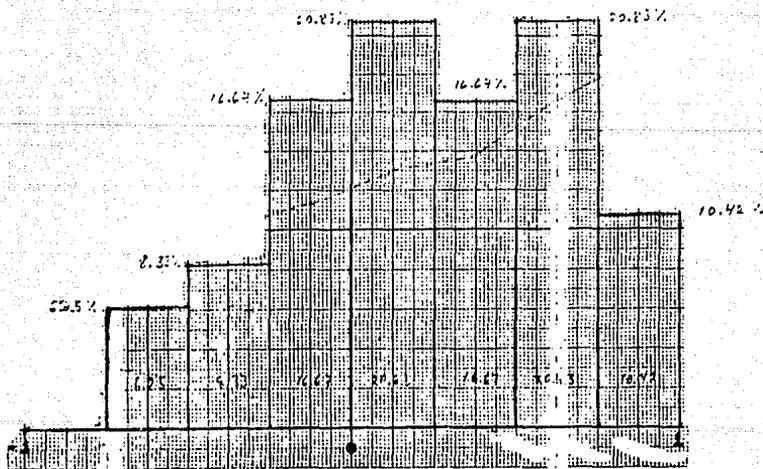
Gráfica 24. Distribución del coeficiente de correlación entre los valores fenotípicos y los efectos ambientales estandarizados en la primera generación de selección. N = 156 colonias.



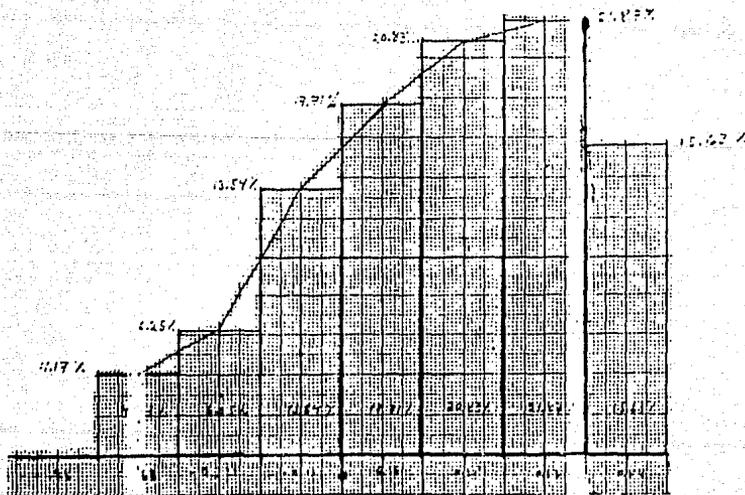
Gráfica 25. Distribución del coeficiente de correlación entre los valores fenotípicos y los efectos ambientales estandarizados en la segunda generación de selección evaluada en el ambiente A. N = 48 colonias. La curva punteada indica los valores esperados al ajustar una curva de regresión logarítmica.



Gráfica 26. Distribución del coeficiente de correlación entre los valores fenotípicos y los efectos ambientales estandarizados en la segunda generación de selección evaluada en el ambiente B. N = 48 colonias.



Gráfica 27. Distribución del coeficiente de correlación entre los valores fenotípicos y los efectos ambientales estandarizados en la segunda generación de selección evaluada en dos ambientes diferentes. N = 96 colonias.



relativamente alto y la otra un valor reproductivo relativamente bajo.

Reproductora	Ambiente A	Ambiente B
R ₅	456.86 a.	419.06 a.
R ₄	378.89 b.	417.14 a.
R ₇	349.56 bc.	356.17 b.
R ₁	319.69 bc.	353.97 b.
R ₈	319.06 bc.	303.97 bc.
R ₆	301.44 c.	303.03 bc.
R ₂	284.72 c.	280.89 c.
R ₃	284.11 c.	269.08 c.

Cuadro 10 Comportamiento promedio de las madres reproductoras evaluado através del comportamiento defensivo de las colonias hijas establecidas en dos ambientes.

Lo anterior demuestra que es factible la selección de genotipos con estabilidad en su comportamiento, adaptados a determinadas zonas ecológicas.

3.7 Consideraciones finales.

En la presente investigación se ha puesto de manifiesto que en lo que respecta a la agresividad de las abejas existe variabilidad suficiente para hacer selección genética por baja defensividad en las poblaciones de *Apis mellifera* y que debido al elevado valor

del parámetro genético de heredabilidad del carácter aunado a una presión de selección intensa es factible reducir rápidamente el promedio de agujones clavados, suponiendo también que son pocos genes con efectos mayores los que originan el comportamiento de agujonear; sin embargo ese comportamiento que representa un peligro para la sociedad no es característica solamente de las abejas africanizadas, pues existen publicaciones que demuestran que en colonias de origen europeo, el comportamiento agresivo es evidente y que además se han producido accidentes con la lamentable pérdida de vidas humanas. (3,32)

Por otra parte, la población migrante de *Apis mellifera* son probablemente híbridos descendientes tanto de *A.m. Adansonii* como *A.m. scutellata* y que se continúan apareando con poblaciones locales establecidas en determinadas áreas geográficas, ello genera segregación y recombinación genética tanto de características deseables como de características que hacen difícil su manejo, pero que de alguna manera esa población ha tenido una ventaja selectiva.

El análisis morfométrico de abejas capturadas en la Costa del Pacífico comparadas con las capturadas en la Costa del Golfo de México, muestra diferencias significativas (83), lo que confirma las suposiciones expuestas anteriormente.

El comportamiento de interacción genotipo ambiente, es también una evidencia demostrada en ésta investigación, por lo que una

determinada línea genética seleccionada por características deseables y mantenida como población cerrada en alguna localidad como puede ser una isla para luego ser difundida en todo el Territorio Nacional no es una alternativa adecuada para contrarrestar los efectos de la africanización de la apicultura, puesto que no existe tal plasticidad en los sercos vivos, opinión que comparten diferentes investigadores. (12,16)

Los resultados de la presente investigación demuestran la validez de una metodología para la formación de líneas de abejas dóciles con estabilidad genotipo ambiente, adaptadas a zonas ecológicas específicas.

3.8 Metodología propuesta para la formación de líneas de abejas dóciles con estabilidad genotipo ambiente.

3.8.1 Definir el área geográfica en la cual se desarrollarán las líneas de abejas dóciles y estables.

3.8.2 Determinar la variabilidad del comportamiento defensivo en una población mayor de 150 colonias, conforme a la metodología desarrollada por Carmona y Cortés (13) modificada en la presente investigación.

3.8.3 Tipificar la población de acuerdo al comportamiento de interacción genotipo ambiente según el modelo propuesto por Bucio (6,7,8), teniendo en consideración la correlación entre los efectos de interacción con los efectos ambientales

3.8.4 Efectuar selección masal estratificada (37) en la población

original eligiendo para progenitoras colonias con baja respuesta defensiva y con estabilidad genotipo ambiente y concentrarlas en alguna localidad aislada dentro de un perímetro de 12 Km de algún otro apiario. Localidad a la cual se le denominará: Apiario Central integrado con 60 colonias.

- 3.8.5 Evaluar el comportamiento de la progenie en apiarios periféricos ubicados en diversas localidades del área geográfica definida.
- 3.8.6 Determinar los parámetros genéticos de las características evaluadas.
- 3.8.7 Elegir como progenitoras probadas las madres cuya progenie mostró el mejor comportamiento dócil y estable.
- 3.8.8 Obtener mediante el procedimiento de cría artificial (56), hembras madres fecundadas aleatoriamente en el Apiario Central.
- 3.8.9 Proveer de ese material genético a los apicultores de la región.
- 3.8.10 Evaluar el comportamiento de las abejas seleccionadas en los apiarios de los productores
- 3.8.11 Seleccionar los mejores genotipos e integrarlos al Apiario Central para seguir un esquema de núcleos de selección.
- 3.8.12 Evaluar el comportamiento de las colonias en el Apiario Central efectuando selección intrafamiliar.
- 3.8.13 Elegir 10 colonias superiores y obtener mediante métodos de cría artificiales abejas madres fecundadas aleatoriamente.
- 3.8.14 Proveer de ese material genético a los apicultores de la región.
- 3.8.15 Kvaluar, seleccionar y concentrar ese material genético para

después reproducir y difundir nuevamente.

3.8 16 Continuar con el esquema de núcleos de selección hasta que la variabilidad genética se agote.

Cabe señalar que en este esquema de selección simultáneamente se pueden incluir otras características como son la producción de miel, la producción de polen, velocidad de limpieza, baja tendencia migratoria, etc., definiendo previamente cómo se hereda el carácter y si el mismo tiene correlación positiva, negativa, o es independiente con las primeras características establecidas.

De incluir más de una característica en un programa de mejoramiento genético es necesario definir un índice de selección determinando previamente las correlaciones genéticas, fenotípicas y ambientales entre ellas.

El planteamiento anterior puede ser factible de aplicarse a través de las Secretarías de Desarrollo en cada Estado de la República Mexicana, en coordinación con las asociaciones de apicultores de cada localidad geográfica.

4.0 CONCLUSIONES.

De acuerdo a los objetivos específicos establecidos se concluye que:

4.1. En el transcurso de dos generaciones, la selección de abejas madres elegidas por el bajo comportamiento defensivo de su progenie fue efectiva, disminuyendo la respuesta agresiva de un promedio inicial de 509 aguijones clavados en la prueba aplicada a un promedio de 337 aguijones, habiendose reducido la respuesta en un 33.8 %, suponiendose que son pocos genes con efectos mayores los que están determinando este caracter.

4.2 Fue factible seleccionar poblaciones de *Apis mellifera* por estabilidad genotipo ambiente en su comportamiento agresivo, sin embargo la explicación de cómo se hereda éste caracter requiere más contribuciones al respecto, debiendo considerarse no sólo el coeficiente de regresión β de los efectos genéticos más los efectos de interacción sobre los efectos ambientales, sino también el coeficiente de correlación de los valores fenotípicos con los efectos ambientales.

4.3 La magnitud de la respuesta defensiva evaluando la segunda generación en dos ambientes diferentes presentó el mismo efecto medio de los genes, disminuyendo la respuesta agresiva con respecto a la primera población de selección en un 15.36 % en el ambiente A y un 14.86 % en el ambiente B. La similitud de los picos modales, tanto en la primera como en la segunda generación, permiten definir que se está en presencia de una selección estabilizadora.

4.4 Con respecto al objetivo general se valida una metodología con amplias posibilidades de aplicarse en la formación de líneas de abejas dóciles con estabilidad genotipo ambiente, adaptables a zonas ecológicas específicas.

5.0 RESUMEN,

CARMONA MEDERO MIGUEL ANGEL. Respuesta a la selección en *Apis mellifera* evaluando baja respuesta agresiva y estabilidad genotipo ambiente. (bajo la dirección del Dr. Lauro Bucio Alanís.)

Con el objetivo de determinar la magnitud de la respuesta a la selección para baja agresividad y estabilidad genotipo ambiente, se estudiaron dos generaciones de abejas madres y su progenie. La población silvestre estuvo integrada por 156 colonias de abejas africanizadas ubicadas en la Región de la Chontalpa del Estado de Tabasco; el promedio de agresividad fue de 509 + 155 aguijones clavados en un cuadro de piel de gamuza negra de 10 cm por lado, el cual se agitó dos minutos al frente de la colmena durante 6 días no continuos. De esta población se obtuvieron 8 progenitoras que dieron 7 hijas reproductoras cada una. La primera generación de selección presentó un promedio de 397 + 85 aguijones y una heredabilidad de 0.62 determinada mediante el método de regresión hijas madres; procediéndose a efectuar selección masal intrefamiliar, eligiendo una colonia por cada familia. La segunda generación quedó constituida por 12 colonias hijas de cada una de las 8 reproductoras seleccionadas; la mitad de la progenie de cada madre se ubicó en dos localidades distintas. En la localidad A, el promedio de agresividad fue de 336 + 69 aguijones y en la localidad B, el promedio fue de 338 + 69 aguijones; la heredabilidad presentó un valor de 0.85 y de 0.81 respectivamente. Cada colonia se tipificó de acuerdo al coeficiente de regresión de los efectos genéticos más los efectos de interacción sobre los efectos ambientales, seleccionando para progenitoras y reproductoras, las que presentaron un valor del coeficiente de regresión cercano a cero, por ser éstos, los genotipos considerados estables. La correlación de los valores fenotípicos con los efectos ambientales, fue el criterio para comparar la respuesta a la selección por estabilidad; en la población silvestre el 14.10 % presentó valores absolutos del coeficiente de correlación entre 0.0 y 0.25; en la primera generación el 25.05 % de las colonias se encontraron en esta amplitud, incrementándose a 31.35 % en la segunda generación. Se propone una metodología para la formación de líneas de abejas dóciles con estabilidad genotipo ambiente. Se concluye que en el transcurso de dos generaciones de selección de abejas madres, elegidas por el bajo comportamiento defensivo de su progenie y la estabilidad en el mismo, fue efectiva; disminuyendo la respuesta agresiva en un 38.80 %, validándose así una metodología con amplias posibilidades de aplicarse en la formación de líneas de abejas dóciles con estabilidad genotipo ambiente, adaptables a zonas ecológicas específicas.

SUMMARY

CARMONA MEDERO MIGUEL ANGEL. Response to selection on *Apis mellifera* evaluating low aggressive response and genotype environmental stability. (Directed By Ph.D. Lauro Bucio Alanís) .

With the objective to determine the magnitude of the response to selection for low aggressive and genotype environmental stability, two generations of mother honey bees and their offsprings were studied. The wild population was formed by 156 colonies of africanized bees located on the Chontalón region in the Tabasco State in Mexico. The aggressivity average (\bar{x}) was of 509 ± 155 stings. Of this population, each of the 8 progenitor mothers produced 7 queen daughters. The first generation of selection had a mean of 397 ± 85 stings and a heritability of 0.62, obtained by daughter on mother regression. Intrafamilial masal selection was done on one colony per family. The second generation was formed by 12 daughter colonies of each of the 8 mothers selected. Half of the progeny of each queen was located in two different places. In locality A the average of aggressivity was 336 ± 69 stings and in locality B the mean was 338 ± 69 stings; the heritability value was of 0.85 and 0.81, respectively. Each colony was characterized according to the regression coefficient of the genetic effect plus interaction effects on the environmental effects. If this value was near zero, the colony was selected in order to be used as queen honey bees progenitors and reproducers. These genotypes were considered as stable. The correlation of the phenotypic values with the environmental values was a criterion to compare the selection response for stability. In the wild population, 14.10 % presented absolute values of the correlation coefficient between 0.0 and 0.25. In the first generation 25.05 % of the colonies were include in this class, increasing to 31.35 % in the second generation. It is concluded that within two generations of a genetic selection, on the mother honey bees selected towards aggressiveness elimination and towards the stability on their behaviour, this was effective. Aggressive response decreased 38.8 % . This research validates a methodology with wide possibilities on the application in the formation of gentle bee lines with genotype environmental stability and an adaptation to specific zones.

6.0 BIBLIOGRAFIA.

1. Adams, J., E.D. Rpthman., W.E. Kerr., Z.L. Paulino.: Estimation of the number of sex alleles and Queen Matings from diploid Male Frecuencies in a Population of *Apis mellifera*. Genetics. 86: 583-596. 1977
2. Becker, W.A.: Manual of Quantitative Genetics. Third Edition, Washington State University, U.S.A., 1975
3. Boch, R., Rothenbuhler, W.C.: Defensive behaviour and production of alarm pheromone in honey bees. J. Apic. Res. 13: 217-221. 1974
4. Brandenburgo, L.S., Gonçalvez, L.S. y W.E. Kerr.: Nota sobre o estudo do efeito das condicoes climáticas sobre a agressividade das abelhas africanizadas. Ciência e Cultura (Brazil) Supl. 28 (7): 276-277. 1976
5. Brandenburgo, L.S., Gonçalvez, L.S. y W.E. Kerr.: Estudo da correlação entre caracteres comportamentais (agresividade) de abelhas africanizadas e condições climáticas. Ciência e Cultura (Brazil) Supl. 29 (7): 750-751. 1977
6. Bucio, A.L.: Environmental and genotype - environmental components of variability. I. Inbred Lines. Heredity 21: 387-397. 1966
7. Bucio, A.L., y J.Hill.: Environmental and genotype -enviromental components of variability II. Heterozygotes. Heredity 21: 399-405. 1966
8. Bucio, A.L., J.M. Perkins. y J.L. Jinks.: Environmental and genotype-environmental components of variability. V. Segregating Generations. Heredity 24: 115-127. 1969
9. Cardoso, M.D.: El Clima de Chiapas y Tabasco. Universidad Nacional Autónoma de México. 1979
10. Carmona, M.M.A. y Bucio, A.L.: Diseño y construcción de un aparato electromecánico para cuantificar la respuesta defensiva en abejas. V Seminario Americano de Apicultura. 6 al 8 de septiembre, Guadalajara Jalisco. México. 1991
11. Carmona, M.M.A. y Bucio, A.L.: Variabilidad del comportamiento defensivo en abejas africanizadas del Estado de Tabasco. V Seminario Americano de Apicultura. 6 al 8 de septiembre, Guadalajara, Jalisco. México 1991
12. Carmona, M.M.A. y Bucio, A.L.: Variabilidad de la interacción genotipo ambiente en la respuesta defensiva de abejas africanizadas del Estado de Tabasco. V Seminario Americano de Apicultura. 6 al 8 de septiembre, Guadalajara, Jalisco. México 1991

13. Carmona, M.M.A., y J.P. Cortés, C.: Metodología para evaluar la agresividad en la abeja doméstica. En III Reunión de Investigación. Fac. Est. Sup. Cuautitlan. UNAM. México 1988
14. Carmona, M.M.A., y J.P. Cortés, C.: Determinación de la repetibilidad en cuanto a la respuesta agresiva de la abeja doméstica. En III Reunión de Investigación Fac. Est. Sup. Cuautitlan. UNAM. México. 1988
15. Carmona, M.M.A., G. Garzón P., y T. Cervantes S.: Determinación del índice de heredabilidad de la respuesta agresiva en la abeja doméstica. En III Reunión de Investigación. Fac. Est. Sup. Cuautitlan. UNAM. México. 1988
16. Carmona, M.M.A., G. Garzón P., y T. Cervantes S.: Demostración de la interacción genotipo ambiente en la respuesta agresiva de la abeja doméstica. En III Reunión de Investigación. Fac. Est. Sup. Cuautitlan. UNAM. México. 1988
17. Cervantes, S.T.: Modelo teórico sobre el mejoramiento genético de abejas por selección masal. Agrociencia (62): 101-114. 1985
18. Cochran, G.W. y G.W. Cox.: Diseños Experimentales. 2^o Edición. Ed. Trillas. México. 1965
19. Collins, A.M.: Genetics of the response of the honeybee to an alarm chemical, isophentylacetate. J. Apic. Res. 18: 285-291 1979
20. Collins, A.M.: Effects of temperature and humidity on honeybee response to alarm pheromones. J. Apic. Res. 20: 11 - 18. 1981
21. Collins, A.M.; M.A. Brown., T.E. Rinderer., J.R. Harbo y K.W. Tucker.: Heritabilities of honey-bee alarm pheromone production J. Heredity. 78: 29-31. 1987
22. Collins, A.M., and J.K. Kubasek.: Field test of honey bee (*Hymenoptera apidae*) colony defensive behaviour. Ann. Entomol. Soc. Am. 75 (4): 383-386. 1986
23. Collins, A.M., and T.E. Rinderer.: The defensive behaviour of the africanized bee. Am. bee Journal 126 (9): 623-627. 1986
24. Collins, A.M., and T.E. Rinderer.: Effect of empty comb on behaviour of honeybees. J. Chem. Ecol. 11: 333-338. 1985
25. Collins, A.M.; T.E. Rinderer.; K.W. Tucker., H.A. Sylvester and J.J. Locket.: A model of honey bee defensive behaviour. J. Apic. Research. 19: 224-231. 1980
26. Collins, A.M.; T.E. Rinderer.; J.R. Harbo.; and A.B. Bolten. Colony defense by Africanized and European honeybees. Science 218: 72-74. 1982

27. Collins, A.M.; T.E. Rinderer.; J.R. Harbo y M.A. Brown.: Heritabilities and correlations for several characters in the Honey bee. J. Heredity. 75: 135-140. 1984
28. Collins, A.M.; T.E. Rinderer.; and M.A. Brown.: Heredabilities and correlations for several characters in the honey bee. J. Heredity 75: 135-140. 1984
29. Collins, A.M., and W.C. Rothembuler.: Laboratory test of the response to an alarm chemical asopentyl acetate, by *Apis mellifera*. Ann. Entomol. Soc. Am. 71: 906-909. 1978
30. Cosença, G.W.: Comparação entre agresividade da abelha africana, da abelha caucasiana e de suas híbridas (*Hymenoptera Apidae*) Revista Brasileira de Entomologia. 46 (3): 13-15 1972
31. Crow J.F. y W.C. Roberts.: Inbreeding and Homozygosis in Bees. Genetics. 35: 612-621. 1950
32. Drietz, A.; R. Krell., y F.A. Eischen.: Preliminary investigation on the distribution of Africanized honey bees in Argentina. Apidologie. 16 (2): 94-107. 1985
33. Decreto Presidencial de fecha 23 de octubre de 1984.: " Se declara de orden público e interés social la Prevención y Control de la Abeja Africana" Diario Oficial de la Federación México, 30 de octubre de 1984
34. Echeverry, A. R. : Las abejas africanizadas vuelan a Colombia. En Abeja Africanizada. Documentación e Información Agrícola. cita 148 CIDIA. Costa Rica. 1984
35. El-Banby, M.A.: Heritability estimates and genetic correlation for brood rearing and honey production in the honeybee Proc XII Int. Apic. Cong. Apimondia 21: 498. 1967
36. Falconer, D.S. Introducción a la Genética Cuantitativa. 2a. Edición. Compañía Editorial Continental S.A. México 1981
37. Gardner, C.O.: An evaluation of Effects of Mass Selection and Seed Irradiation with Thermal Neutrons on Yield of Corn. Crop. Sci.: 1: 241-245. 1961
38. Harbo, J.R.: Propagation and Instrumental Insemination . in Bee genetics and Breeding. Edited by T.E. Rinderer. Academic Press. pp. 361-389. USA. 1986
39. Hill, W.G.: Design of Quantitative Selection Experiments. in Proc. Symposium Selection Experiments in Laboratory and Domestic Animals. edited by A.F.R.S. Robertson. pp 1-13 Commonwealth Agricultural Bureaux. London. 1980
40. Kemthorne O. y O.B. Tandon.: The estimation of Heritability by regresión of offspring on parent. Biometrika. 9: 90 -100. 1953

41. Kerr, W.E.: Melhoramento e Genética. Cap. XIV "Genética e Melhoramento de abelhas" 263-295 Ed. Universidade de Sao Paulo Brasil. 1969
42. Koeninger, G. Mating behaviour of honey bees. in Africanized honey bees and Bee Mites, edited by Needham G.L., R.E. Page., M.Delfinado-Baker and C.E. Bowman. John Wiley & Sons. USA 1988
43. Krivtsov, N.I.: Heritabilidad y repetición de algunos caracteres económicos en la abeja de Rusia Central. Genética y Mejoramiento de la Abeja. Apimondia, p.94 Bucarest. 1976
44. Kurlito, S.: Cruzamento das abelhas Africanizadas com as carnicas. Anais. Congresso Brasileiro de Apicultura. Fac. Medicina, Dep. Genética. Riberão Preto. Brasil. 161-164. 1975
45. Labougle, R.J.M., y J.A. Zozaya R.: La apicultura en México. Ciencia y Desarrollo. 69: 17-36 CONACYT México. 1986
46. Lacomte, J.: Le comportement agressif des ouvrières d'*Apis mellifera* L. Ph.D. Thesis Univ. de Paris. 1963
47. Laidlaw, H.H. y R.E. Page.: Polyandry in Honey Bees (*Apis mellifera* L): Sperm Utilization and Intracolony Genetic Relationships. Genetics. 108: 985-997. 1984
48. Lush, J.L.: Animal Breeding Plans. Iowa State University Press Ames, Iowa. U.S.A. 1943
49. Malcov. et. al.: Variabilidad y heritabilidad de los principales caracteres económicamente útiles en las abejas del ecotipo Oka. en Genética y Mejoramiento de la Abeja. Apimondia p.198 Bucarest. 1976
50. Malecot, G.: Les Mathematiques de l'Heredité. Masson et Cie. Paris. France. 1948
51. Martínez Garza, A.: Diseños Experimentales. Métodos y Elementos de Teoría. Editorial Trillas. México 1988
52. Michener, C.D.: The Brazilian bee problem. Ann. Rev. Entomol. 20: 399-416. 1975
53. Milne, C.P.: Cytology and Cytogenetics. in Bee Genetics and breeding. edited by T.E. Rinderer. Academic Press. pp 205-227. 1986
54. Milne, C.P.: An estimate of the Heritability of the corbicular area of the Honeybee. J. Apic. Res. 24 (3): 37-43. 1985
55. Milne, C.P., y G.W. Friars.: An estimate of the heritability of honeybee pupal weight. J. Heredity. 75: 509-510. 1984
56. Moritz, R.F.A.: Heritability of the postcapping stage in *Apis mellifera* and its relation to varroaosis resistance. J. Heredity. 76: 267-270. 1985

57. Moritz, R.F.A.; K.E. Southwick., and J.R.Harbo.: Genetic analysis of defensive behavior of honeybee colonies (*Apis mellifera* L) in a field test. Apidologie. 18 (1): 27-42 1987
58. Nates-Parra, G.: Curso en mejoramiento genético apícola e inseminación instrumental. parte II. Genética y Mejoramiento. Programa Regional para el manejo y control de la abeja africanizada. BID/OIRSA. Cuernavaca, Morelos. México. 1988
59. Otis, G.W.: The swarming biology and population dynamics of the Africanized honey bee. Ph.D. Thesis. Lawrence, Ks. University of Kansas., Dept. Systematics & Ecology. 1980
60. Polhemus, M.S., J.L. Lush y W.C. Rothenbuhler.: Mating Systems in Honey Bees. J. Heredity. 41: 151-155. 1950
61. Programa Nacional para el Control de la Abeja Africana. Eduardo Pesqueira Olea, Secretario de Agricultura y Recursos Hidráulicos. Diario Oficial de la Federación. México. 28 de noviembre de 1984
62. Rinderer, T.E.: Behavioral genetic analysis of colony defense by honey bees. In Social Insects in the Tropics. Vol. I edited by Jaisson P. Paris France Presses de l'Universite Paris-Nord. p.249-254. 1982
63. Programa Nacional para el Control de la Abeja Africana. SARH. Comunicación Personal México. 1992
64. Rothembuler, W.C.: Further analysis of Committee's data on Brazilian bee (*Apis mellifera adansonii*) Am. bee Journal. 114 (4): 128. 1974
65. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos.: La abeja africana y su control. Prog. Nal. para el Control de la Abeja Africana. México. 1985
66. Secretaría de Educación Pública.: Tabasco. Monografía Estatal. Comisión Nacional de los Libros de Texto Gratuitos S.E.P. México. 1988
67. Secretaría de Programación y Presupuesto. Datos Estadísticos. México. 1988
68. Shua, L.: Untersuchungen Uberden Eifluss Meteorogischer Element auf das Vderhalten der Honigbiere. Z. Verel Physiol. 34: 258 - 277. 1952
69. Snedecor, G.W. y W.G. Cochran.: Métodos Estadísticos. 5a. ed. Compañía Editorial Continental. S.A. México. 1971
70. Soller, M. y R. Bar-Cohen.: Some observations on Heritability and genetic correlation between honey production and Brood Area in the honeybee. J. Apic. Res. 6 (1): 37-43. 1967

71. Statistical Analysis Systems Institute Inc. SAS/STAT[™] Guide for Personal Computers, Version 6 Edition. Cary, NC: SAS Institute Inc. 1985
72. Steel, R.G.D. y J.H. Torrie. Bioestadística, Principios y Procedimientos. 2a. Edición. Mc Graw-Hill. México. 1988
73. Stort, A. C.: Estudo genético da agressividade de *Apis mellifera* Tese Doutorado. Fac. de Eilografia Ciências e Letras de Araguara. Sao Paulo, Barasil. 1971
74. Stort, A.C.: Genetic study of the agressiveness of two subspecies of *Apis mellifera* in Brazil. I. Some test to measure agressiveness. J. Apic. Research. 13 (1): 33-38. 1974
75. Stort, A.C.: Genetic Study of the agressiveness of two subspecies of *Apis mellifera* in Brazil. II. Time at which the first siting reached a leather ball. J. Apic. Research 14 (3/4): 171-175. 1975
76. Stort, A.C.: Genetic Study of the agressiveness of two subspecies of *Apis mellifera* in Brazil. IV. Number of stings in the gloves of the observer. Behaviour Genetics 5 (3): 269-274 1975
77. Stort, A.C.: Genetic Study of the agressiveness of two subspecies of *Apis mellifera* in Brazill. V. Number of stings in the leather ball. Jour. of Kansas Entom. Societe 48 (3): 381-387. 1975
78. Stort, A.C.: Genetic Study of the agressiveness of two subspecies of *Apis mellifera* in Brazil. III. Time taken for the colony to become aggressive. Ciência e Cultura (Brasil) 28 (10): 1182-1185. 1976
79. Stort, A.C.: Genetic study of the agressiveness of two subspecies of *Apis mellifera* in Brazil. VI, Ovseiver persecution behavior. Revista Brasileira de Genética. 3 (3): 285-294. 1980
80. Sylvester, H.A. and T.E. Rinderer.: Sistema rápido para identificación de la abeja africana. (FABIS). Amer. Bee J. 12: 330-333. 1986
81. Taber, S.: The Frecuency of Multiple Mating of Queen Honey Bees. J. Econ. Entom. 47: 995- 998. 1954
82. Taber, S. III. The African bee in Louisiana Ammer. bee Journal. 117 (3): 152-153, 160. 1977
83. Trejo, C.R.I. y E. Quintero.: Una comparación morfométrica entre abejas (*Apis mellifera* L; Apidea: Hymenoptera) provenientes del Golfo de México y de la Costa Pacifica de Oaxaca, México. IV Seminario Americano de Apicultura. 7 a 9 de septiembre, Mazatlán, Sinaloa. Memorias p. 94 - 110. México 1990

84. Vasely, V., y R. Siler.: Possibilities of the application of quantitative and population genetics in bee breeding. Proc. Inter. Apic. Cong. Apimondia 19: 120- 121. 1963.
85. Villa, J.D.: Defensive Behavior of Africanized and European Honey bees at two Elevations in Colombia. J. apic. Res. 1987
86. Warneke, U.: Effects of electric charges on honey bees. Bee World 57 (2): 50-56. 1976
87. Woyke, J.: Sex Determination. in Bee genetics and Breeding. Edited by T.E. Rinderer. p. 91-119. Academic Press. USA. 1986
88. Zozaya, R.J.A.: Método de campo para medir la agresividad, usado por Brandenburgo. Comunicación Personal. Programa Nacional para el Control de la Abeja Africana. México. 1988
89. Zúñiga, A.S. y .M.A. Carmona. Efecto de la temperatura, humedad nubosidad y hora del día sobre el comportamiento defensivo de *Apis Mellifera*. Tercera Reunión de Producción Animal Tropical. 3 a 5 de octubre, Martínez de la Torre, Veracruz. (CIEGE) FVVZ. UNAM.; FMVZ. UAY. y CRICADES-CP. Memorias p.59 México 1991