



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

MAESTRIA EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN Y DE LA
SALUD ANIMAL

**ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS Y EFECTOS
GENÉTICOS ASOCIADOS CON LA EXPRESIÓN DEL
COMPORTAMIENTO DE ACICALAMIENTO, HIGIÉNICO
Y NIVELES DE INFESTACIÓN EN COLONIAS DE ABEJAS
Apis mellifera L.**

TESIS

PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS

P R E S E N T A

KARLA ITZÉL ALCALÁ ESCAMILLA

TUTOR: Ph D. MIGUEL E. ARECHAVALETA VELASCO

COMITÉ TUTORAL: Ph D HUGO MONTALDO VALDENEGRO
Ph D CARLOS VASQUEZ PELÁEZ



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIAS:

A las dos personas que desde mi punto de vista hacen de este mundo un lugar mejor...

Mi madre, la Sra Esperanza Escamilla quien ha estado conmigo en cada acierto y equivocación, en cada momento de alegría y tristeza de mi vida... No solo como una madre, sino también como una gran amiga.

A Israel Fierro, por todo lo que me haz enseñado, todo lo que hemos creado y vivido y por todo lo que espero que venga. Se que soy una mejor persona desde que estas en mi vida.

“Te quiero, no por quien eres, sino por quien soy cuando estoy contigo...”

AGRADECIMIENTOS:

A la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Nacional Autónoma de México, se que fue y es, el mejor lugar donde pude estudiar.

Al Dr. Miguel E. Arechavaleta, con mi más sincero afecto y gratitud ya que es la persona de quien he aprendido todo este tiempo y me ha ayudado no solo como mi tutor, sino, también como un gran amigo.

A los miembros del jurado: Dr Moisés Montaña, Dr Carlos Vásquez, Dr Hugo Montaldo, Dra Laura Espinosa y Dr Miguel E. Arechavaleta. Por su apoyo en la elaboración de este trabajo.

A mi familia: La Sra Esperanza Escamilla, mis hermanos Claudia, Brenda y Erick y mi padre el Sr Carlos Alcalá. Por estar presentes cada día del desarrollo de este trabajo.

A mis amigos: Aída Espinosa, Paola Mendoza, Norma Valois, José Antonio Torres, José Antonio Martínez. Por todos los buenos momentos compartidos.

A mis compañeros del proyecto: Maira López, Israel Fierro y Diana Suárez. Quienes me ayudaron en el trabajo y se volvieron mis amigos.

A Carlos Robles y Eusebio Sánchez, quienes además de ayudarme en el trabajo en campo y enseñarme tantas cosas, pude compartir con ellos muchas horas de risas y agradables momentos.

A Daniel Prieto a quien considero un gran amigo.

A José de la Luz Negrete, quien cada día desde que lo conozco me regala palabras de aliento y apoyo, además de una sonrisa.

A todas las personas que de alguna u otra manera han formado y son parte de mi vida.

CONTENIDO

CONTENIDO	iii
LISTA DE CUADROS	iv
LISTA DE FIGURAS	v
RESUMEN	vii
ABSTRACT	viii
1 INTRODUCCIÓN	1
Justificación	5
Objetivos	6
2 MATERIAL Y MÉTODOS	7
2.1 Localización del área de estudio	7
2.2 Colonias experimentales	7
2.3 Efectos y parámetros genéticos asociados con la expresión del comportamiento de acicalamiento	8
2.4 Efecto del comportamiento de acicalamiento sobre la resistencia de las colonias al crecimiento poblacional de <i>V. destructor</i>	14
2.5 Comportamiento higiénico de colonias seleccionadas con base en la expresión del comportamiento de acicalamiento	18
3 RESULTADOS	20
3.1 Efectos y parámetros genéticos asociados con la expresión del comportamiento de acicalamiento	20
3.2 Efecto del comportamiento de acicalamiento sobre la resistencia de las colonias al crecimiento poblacional de <i>V. destructor</i>	21
3.3 Comportamiento higiénico de colonias seleccionadas con base en la expresión del comportamiento de acicalamiento	23
4 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	24
5 REFERENCIAS	28
6 CUADROS Y FIGURAS	35

LISTA DE CUADROS

	Pág.
Cuadro 1. Matriz de relaciones genéticas y coeficientes de consanguinidad para las colonias experimentales entre y dentro de los grupos genéticos.	36
Cuadro 2. Efectos genéticos estimados para el tiempo en que las abejas iniciaron el comportamiento de acicalamiento como respuesta a la presencia del ácaro en sus cuerpos.	37
Cuadro 3. Parámetros genéticos estimados para el tiempo en que las abejas iniciaron el comportamiento de acicalamiento como respuesta a la presencia del ácaro en sus cuerpos.	38
Cuadro 4. Efectos genéticos para el crecimiento poblacional de <i>V. destructor</i> medido a través del porcentaje de infestación en abejas adultas.	39
Cuadro 5. Efectos genéticos para el crecimiento poblacional de <i>V. destructor</i> medido a través del total de ácaros recuperados en el piso de las colmenas durante una semana.	40
Cuadro 6. Media \pm error estándar del porcentaje total de ácaros lesionados, porcentaje de ácaros lesionados en patas y porcentaje de ácaros lesionados en idiosoma.	41
Cuadro 7. Efectos genéticos estimados del comportamiento de acicalamiento medido de forma indirecta a través del porcentaje total de ácaros lesionados.	42
Cuadro 8. Efectos genéticos estimados del comportamiento de acicalamiento medido de forma indirecta a través del porcentaje de ácaros lesionados en patas.	43
Cuadro 9. Efectos genéticos estimados del comportamiento de acicalamiento medido de forma indirecta a través del porcentaje de ácaros lesionados en el idiosoma.	44
Cuadro 10. Media \pm error estándar del porcentaje de celdas en las que las abejas removieron el opérculo y el porcentaje de celdas en donde se removió a la cría muerta.	45

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Esquema de cruzamientos para generar a los grupos experimentales formados por colonias de alto comportamiento de acicalamiento (AA), colonias de bajo comportamiento de acicalamiento (BB), colonias híbridas formadas por la cruce de una reina de alto acicalamiento con un zángano de bajo acicalamiento (AB), colonias híbridas formadas por la cruce de una reina de bajo acicalamiento con un zánganos de alto acicalamiento (BA), colonias retrocruzadas hacia alto nivel alto comportamiento de acicalamiento (RCA), colonias retrocruzadas hacia bajo comportamiento de acicalamiento (RCB) y colonias F2.	46
Figura 2. Media de cuadrados mínimos \pm error estándar del tiempo en que las abejas realizaron el comportamiento de acicalamiento como respuesta al ácaro <i>V. destructor</i> , de colonias de alto comportamiento de acicalamiento (AA), colonias de bajo comportamiento de acicalamiento (BB), colonias híbridas formadas por la cruce de una reina de alto acicalamiento con un zángano de bajo acicalamiento (AB), colonias híbridas formadas por la cruce de una reina de bajo acicalamiento con un zánganos de alto acicalamiento (BA), colonias retrocruzadas hacia alto nivel alto comportamiento de acicalamiento (RCA), colonias retrocruzadas hacia bajo comportamiento de acicalamiento (RCB) y colonias F2. Letras distintas indican diferencias significativas entre las medias de los grupos ($P < 0.05$). Los análisis estadísticos se realizaron con datos transformados mediante la función logaritmo natural. Los valores de la gráfica corresponden a datos no transformados.	47
Figura 3. Media \pm error estándar para el número de ácaros recuperados en el piso de la colmena durante una semana, al inicio y al final del periodo de estudio de los grupos de alto acicalamiento (AA), bajo acicalamiento (BB) y los híbridos recíprocos (AB y BA). Letras distintas indican diferencias significativas entre las medias de los grupo dentro de cada muestreo ($P < 0.05$). Las pruebas estadísticas fueron realizadas con datos transformados con la función de logaritmo natural. Los valores de la grafica corresponden a datos no	48

transformados.

Figura 4. Media \pm error estándar para el porcentaje de infestación en abejas adultas, al inicio y al final del periodo de estudio de los grupos de alto acicalamiento (AA), bajo acicalamiento (BB) y los híbridos recíprocos (AB y BA). Letras distintas indican diferencias significativas entre las medias de los grupo dentro de cada muestreo ($P < 0.05$). Las pruebas estadísticas fueron realizadas con datos transformados con la función de raíz cuadrada. Los valores de la grafica corresponden a datos no transformados. 49

Figura 5. Media \pm error estándar del cambio en los niveles de infestación para el número de ácaros recuperados en el piso de la colmena durante una semana, para un período de estudio de 60 días; de los grupos de alto acicalamiento (AA), bajo acicalamiento (BB) y los híbridos recíprocos (AB y BA). Las colonias de abejas que presentaron un valor menor a uno, tuvieron una disminución en la población de ácaros. Las colonias con un valor igual a uno, no presentaron cambio en los niveles de infestación. Las colonias con un valor mayor a uno tuvieron un incremento en la población de ácaros. 50

Figura 6. Media \pm error estándar del cambio en los niveles de infestación para el porcentaje de infestación en abejas adultas para un período de estudio 60 días; de los grupos de alto acicalamiento (AA), bajo acicalamiento (BB) y los híbridos recíprocos (AB y BA). Las colonias de abejas que presentaron un valor menor a uno, tuvieron una disminución en la población de ácaros. Las colonias con un valor igual a uno, no presentaron cambio en los niveles de infestación. Las colonias con un valor mayor a uno tuvieron un incremento en la población de ácaros. 51

RESUMEN:

Se estimaron los parámetros y los efectos genéticos del comportamiento de acicalamiento y del efecto de este comportamiento sobre la resistencia de las colonias al crecimiento poblacional de *Varroa destructor* A. en colonias de abejas (*Apis mellifera* L.). A partir de dos colonias seleccionadas de alto y bajo nivel de expresión del comportamiento de acicalamiento se criaron reinas y zánganos para dar origen a una población formada por colonias de alto nivel de expresión del comportamiento, colonias de bajo nivel de expresión del comportamiento, colonias híbridas con reina de alto nivel de expresión y zángano de bajo nivel de expresión, colonias híbridas con reina de baja y zánganos de alto nivel de expresión, colonias retrocruzadas de alto nivel de expresión del comportamiento, colonias retrocruzadas de bajo nivel de expresión del comportamiento, y colonias F2. Dos meses después de establecidas las colonias se evaluó el comportamiento de acicalamiento, el crecimiento poblacional de *Varroa destructor* A. a través de medir el porcentaje de infestación en abejas adultas y la caída de los ácaros en el piso de la colmena durante una semana. Se estimó una heredabilidad de 0.22 para el comportamiento de acicalamiento y los efectos genéticos son aditivos. El porcentaje de infestación en abejas adultas tiene efectos de dominancia y la caída de los ácaros se debe a efectos aditivos. Se evaluó el porcentaje de ácaros lesionados y los efectos genéticos para el total ácaros lesionados, ácaros lesionados en patas y ácaros lesionados en idiosoma son aditivos. En relación al comportamiento higiénico no se encontraron diferencias en el porcentaje de celdas desoperculadas, pero si hubo diferencias en la remoción de cría muerta entre grupos. Los resultados indican que el comportamiento de acicalamiento es un mecanismo heredable y que influye sobre los niveles de infestación de *Varroa destructor* en las colonias de abejas.

Palabras clave: *Apis mellifera* L. / *Varroa destructor* A. / parámetros genéticos / efectos genéticos / comportamiento de acicalamiento.

ABSTRACT

This study was conducted to estimate genetic parameters and effects for grooming behavior and for the influence of this behavior on the resistance to the population growth of *Varroa destructor* A. in honey bee colonies (*Apis mellifera* L.). Queens and drones were reared from two colonies, one with a high grooming behavior expression level and one with a low grooming behavior expression level, to generate a population of high grooming behavior colonies, low grooming behavior colonies, hybrid colonies derived from a queen with a high expression and a drone with low expression, hybrid colonies derived from a queen with a low expression and a drone with a high expression, backcross colonies to high grooming behavior, backcross colonies to low grooming behavior and F2 colonies. Two months after the colonies were established, the grooming behavior and the colony mite infestation levels measured through the worker infestation levels and by the number of mites recovered at the bottom board during a week were evaluated. A heritability of 0.22 was estimated for grooming behavior and the genetic effects were additive. Worker infestation levels showed dominant effects and the number of mites recovered at the bottom board during a week were due to additive effects. The percentage of mites recovered at the bottom board that were injured by the bees due grooming behavior was evaluated and the genetic effects for the percent of total of mite with injuries, the percent of mites that were injured in the legs and the percent of mites injured in the idosoma showed additive effects. The hygienic behavior of the colonies was evaluated and no differences were found among the colonies for the percentage of uncapped cells, but there were differences on the percent of cells where the dead brood was removed. These results indicate that grooming behavior is a heritable trait and that this behavior influences the *Varroa destructor* infestation levels of honey bee colonies.

Key words: *Apis mellifera* L. / *Varroa destructor* A. / genetic parameters/ genetic effects/ grooming behavior

1 INTRODUCCIÓN

En México existen 40,000 apicultores que manejan aproximadamente 1.9 millones de colmenas, de las cuales 150,000 se utilizan para la polinización de cultivos frutales y agrícolas. México es el quinto país productor de miel y el tercer exportador, anualmente se producen 57,000 toneladas de miel de las que se exportan aproximadamente 25,500 toneladas con un valor de 48.5 millones de dólares (SAGARPA, 2007). Asimismo, la polinización que realizan las abejas en plantas silvestres y cultivadas ayuda a mantener el equilibrio ecológico y a mejorar la producción de los cultivos agrícolas (Guzmán-Novoa, 1996).

Uno de los principales problemas que enfrenta la actividad apícola en nuestro país es la parasitosis causada por el ácaro *Varroa destructor* A. (Vázquez, 1997). Éste ácaro es un parásito externo de las abejas melíferas (*Apis mellifera* L.), que se reproduce en las crías y se alimenta de la hemolinfa de las crías y de las abejas adultas. El primer informe de *V. destructor* fue realizado por Oudemans en 1904 en la Isla de Java en Indonesia, quien identificó al ácaro como un parásito de la abeja asiática *Apis cerana* Fabr. La transmisión de *V. destructor* a *A. mellifera* ocurrió cuando se introdujeron colonias de ésta especie al continente asiático. El ácaro se identificó por primera vez en Europa en el año 1952 y llegó a América ingresando por Paraguay proveniente de Japón en 1971 (De Jong *et al.*, 1982a). El primer informe de la presencia de *V. destructor* en México fue en 1992, en el estado de Veracruz (Chihu *et al.*, 1992). Actualmente éste parásito se encuentra distribuido en todo el territorio nacional (SAGARPA, 2007).

El daño que ocasiona *V. destructor* sobre la colonia depende del grado de infestación, este generalmente comienza con el debilitamiento de la colonia debido a que de las pupas parasitadas se originan abejas con bajo peso corporal y con un menor periodo de vida (De Jong *et al.*, 1982b). Cuando los niveles de infestación son altos las pupas parasitadas dan origen abejas deformes incapaces de desarrollar sus actividades de forma normal, lo que produce con el tiempo la muerte de la colonia (Ritter, 1981). El efecto sobre la colonia varía dependiendo del clima y de la raza de abejas, siendo los climas templados y las abejas de origen europeo dos factores en los que se observan daños más severos. (De Jong *et al.*, 1984). La presencia del ácaro ha sido asociada con el desarrollo de

enfermedades bacterianas (Glinski y Jarosz, 1992; De Rycke *et al.*, 2002; Kanabar *et al.*, 2004) y vírales (Ball y Allen, 1988; Chen *et al.*, 2004; Santillan y Ball, 2007).

Los daños causados por el ácaro y su dispersión a nivel mundial, han colocado a *V. destructor* como uno de los problemas más importante para la apicultura en el mundo. Un estudio realizado en México, demostró que *V. destructor* afecta significativamente la producción de miel, ya que colonias infestadas produjeron en promedio 65% menos miel, que colonias libres del parásito (Arechavaleta-Velasco y Guzmán-Novoa, 2000).

En la actualidad, las colonias son tratadas con productos químicos para controlar al ácaro, sin embargo, *V. destructor* ha desarrollado resistencia a algunos de los principales productos autorizados para su control (Ritter, 1981; Koeninger y Fuchs, 1988; Eischen, 1995; Milani, 1999). En México existen informes de resistencia de los ácaros al fluvalinato, flumetrina y amitraz (Rodríguez-Dehaibes *et al.*, 2005; Arechavaleta-Velasco *et al.*, 2007a; Rodríguez-Dehaibes *et al.*, 2007). Los acaricidas, en general son tóxicos para las abejas y para el hombre (Koeninger y Fuchs, 1988), y se sabe que si no son empleados adecuadamente pueden dejar residuos en la miel y cera (Faucon y Flamiini, 1990; Wallner, 1990; Slabezki *et al.*, 1991). Los tratamientos con acaricidas han tenido un efecto directo sobre la rentabilidad de la actividad apícola ya que el costo de producción de miel se ha incrementado, tanto por el valor del acaricida, como por el tiempo y mano de obra que se invierten para su aplicación. En años recientes se han probado tratamientos a base de aceites esenciales y ácidos orgánicos, como el ácido fórmico, el timol, el ácido oxálico (De Felipe *et al.*, 1999; Espinosa, 2006; Guzmán-Novoa *et al.*, 2007) y extracto de neem, obteniendo resultados positivos en el control de los ácaros y compatibles con la apicultura orgánica (Otero *et al.*, 2007).

El huésped original de *V. destructor*, la abeja asiática *A. cerana*, ha desarrollado a través de una larga asociación con el ácaro, mecanismos que le ayudan a mantener los niveles de infestación bajos (Peng *et al.*, 1987a); mecanismos similares se han encontrado con menor frecuencia en poblaciones de *A. mellifera* (Guzmán-Novoa y Correa, 1996).

Uno de los mecanismos de defensa contra el ácaro de *A. cerana* es el comportamiento de acicalamiento, en el cual las abejas utilizan sus patas y mandíbulas para remover a los ácaros de su cuerpo. Cuando una abeja no se puede liberar del ácaro, atrae a

otras obreras, las cuales, utilizan sus mandíbulas para retirarle al parásito. En muchas ocasiones al remover a los ácaros las abejas los muerden con sus mandíbulas (Peng *et al.*, 1987a; Büchler *et al.*, 1992). Éste comportamiento de defensa contra *V. destructor* también se ha observado en *A. mellifera* pero con menor frecuencia que en *A. cerana* (Peng *et al.*, 1987b; Büchler *et al.*, 1992; Boecking *et al.*, 1993). Existen estudios que indican que las abejas africanizadas son más eficientes en remover ácaros colocados artificialmente en sus cuerpos en comparación con abejas europeas (Moretto *et al.*, 1991; Moretto *et al.*, 1993; Espinosa *et al.*, 2004; Becerra *et al.*, 2005a). Arechavaleta-Velasco y Guzmán-Novoa (2001) encontraron que de cuatro mecanismos de resistencia estudiados, el acicalamiento fue el que tuvo mayor impacto en inhibir el desarrollo poblacional de *V. destructor* en una población de colonias de abejas. En éste estudio las colonias con menores niveles de infestación fueron las que eliminaron más ácaros y el número de ácaros lesionados fue significativamente mayor en las colonias donde la población de *V. destructor* creció en un menor ritmo. Otros estudios sugieren que el comportamiento de acicalamiento confiere resistencia a las abejas contra el crecimiento poblacional de *V. destructor* (Moosbeckhofer, 1992; Arechavaleta-Velasco *et al.*, 2006; Espinosa, 2006; Arechavaleta-Velasco *et al.*, 2007b).

El comportamiento higiénico es un mecanismo de resistencia general contra enfermedades y parásitos, el cual consiste en que las abejas detectan, desoperculan y remueven de las celdas a la cría infectada, parasitada o muerta, con objeto de evitar la diseminación de enfermedades dentro de la colmena (Spivak y Gillam, 1998; Boecking y Spivak, 1999). Si una celda infestada por *V. destructor* es abierta y se remueve a la pupa, los ácaros inmaduros mueren, mientras que los adultos se ven obligados a buscar otra celda o son eliminados por las obreras (Boecking y Drescher, 1991; Guzmán-Novoa, 1995). Éste comportamiento en contra de *V. destructor* fue observado por primera vez en la abeja *A. cerana* la cual es capaz de detectar y remover cría que se encuentra infestada por el ácaro (Peng *et al.*, 1987a). La abeja *A. mellifera* también es capaz de detectar y remover cría infestada pero no tan eficientemente como *A. cerana* (Peng *et al.*, 1987b). La expresión del comportamiento higiénico esta influenciada por factores genéticos (Rothenbuler, 1964; Moritz, 1988; Boecking *et al.*, 2000; Lapidge *et al.*, 2002; Arechavaleta-Velasco *et al.*,

2005) y por factores ambientales como el número de ácaros localizados en la celdas (Boecking y Drescher, 1992; Flores *et al.*, 2001), el flujo de néctar (Spivak y Gillman, 1993; Medina, 2000), tamaño de la colonia, proporción de abejas que realizan las tareas de limpieza y pecoreo (Spivak y Gillman, 1993; Arathi y Spivak, 2001). Algunos trabajos indican que las abejas africanizadas son más eficientes al realizar el comportamiento higiénico que las europeas (Vandame, 1996; Guerra *et al.*, 2000), sin embargo, también hay informes de que no hay diferencia en la expresión de éste comportamiento entre abejas africanizadas y europeas (Aumeier *et al.*, 2000; Becerra-Guzmán *et al.*, 2005b). Arechavaleta-Velasco y Guzmán-Novoa (2001) encontraron que el comportamiento higiénico fue la segunda característica en cuanto a su influencia para restringir el desarrollo poblacional de los ácaros; lo que contrasta con otros estudios, en donde se ha encontrado que el comportamiento higiénico no tiene un impacto sobre los niveles de infestación de *V. destructor* (Harbo y Hoopingarner, 1997; Espinosa, 1998; Aumeier *et al.*, 2000; Arechavaleta-Velasco *et al.*, 2007b)

Otro mecanismo que influye en la resistencia a *V. destructor*, es la atracción relativa que ejerce la cría y las abejas adultas de diferentes razas a el ácaro (Büchler, 1989). Las hembras de *V. destructor* muestran preferencia por infestar celdas de zánganos en vez de celdas de obreras (Ritter y De Jong, 1984; Camazine, 1986; Fries *et al.*, 1994). Büchler (1989) y Guzmán-Novoa *et al.* (1996), combinaron secciones de panales con cría de diferentes orígenes genéticos en bastidores individuales y los introdujeron en colonias altamente infestadas por el ácaro. Büchler (1989) encontró que la cría de abeja de raza alemana *Apis mellifera mellifera* tenía un nivel de infestación más bajo que las abejas de la línea Buckfast. Guzmán-Novoa *et al.* (1996) encontraron que la cría de abejas europeas fue dos veces más susceptible de ser infestada que la cría de abejas africanizadas, y la cría de abejas híbridas (africanizada x europea) fue tan susceptible como la cría de abejas europeas.

No todas las hembras de *V. destructor* que infestan las celdas de las abejas llegan a reproducirse, el porcentaje de hembras que se reproduce en las celdas de obreras y zánganos, varía dependiendo de la raza del huésped; a éste mecanismo de resistencia se le dio el nombre de inhibición de la reproducción del ácaro. Algunos ácaros hembras no se reproducen cuando infestan la cría de diferentes razas de *A. mellifera* (Rosenkranz y

Engels, 1994). En un estudio realizado en México con abejas provenientes de siete criaderos de reinas del país, no se encontraron diferencias en la atracción que ejerce la cría a *V. destructor*, ni en la inhibición de la reproducción del ácaro (Arechavaleta-Velasco y Guzmán-Novoa, 2001).

Diversos estudios han demostrado que existe variabilidad de origen genético en la resistencia de las abejas al ácaro (Harbo y Harris, 1999; Arechavaleta-Velasco y Guzmán-Novoa, 2001; Rinderer *et al.*, 2001; Lodesani *et al.*, 2002; Espinosa, 2006). En México, Arechavaleta-Velasco y Guzmán-Novoa (2001) encontraron variación fenotípica y genotípica en la resistencia de las colonias de abejas al crecimiento poblacional del ácaro y la variación se debió principalmente a la capacidad de las colonias para controlar el crecimiento poblacional del ácaro cuando éste se encontraba infestando a las abejas adultas, las cuales lograban eliminar a los ácaros a través del comportamiento de acicalamiento, sugiriendo que ésta característica es un mecanismo importante que confiere tolerancia a las abejas melíferas contra el parásito. Asimismo, en su estudio los autores indican que el comportamiento higiénico participa como otro mecanismo de tolerancia pero su contribución es menor que la del comportamiento de acicalamiento.

JUSTIFICACIÓN

V. destructor representa un serio problema para la apicultura en México. El desarrollo de abejas tolerantes al ácaro a través del mejoramiento genético puede ser una alternativa para reducir los efectos negativos del parásito. Estudios realizados en México han demostrado que el comportamiento de acicalamiento es un mecanismo que confiere resistencia a las abejas contra el crecimiento poblacional de *V. destructor*. Para poder desarrollar un programa de selección basado en este mecanismo de resistencia es necesario conocer los efectos y parámetros genéticos relacionados con su expresión.

OBJETIVOS

- Estimar efectos genéticos del comportamiento de acicalamiento en una población experimental de colonias de abejas melíferas.
- Estimar los componentes de varianza genética y medio ambiental de la expresión del comportamiento de acicalamiento en una población experimental de colonias abejas melíferas
- Estimar la heredabilidad del comportamiento de acicalamiento en una población experimental de colonias de abejas melíferas.
- Determinar la relación que existe entre el nivel de expresión del comportamiento de acicalamiento con el crecimiento poblacional de *V. destructor*.
- Estimar los efectos genéticos y analizar la forma en que se hereda el crecimiento poblacional de *V. destructor*.
- Evaluar el comportamiento higiénico de colonias de abejas seleccionadas con base en la expresión del comportamiento de acicalamiento

2 MATERIAL Y MÉTODOS

2.1 Localización del área de estudio

El trabajo se llevó a cabo en la Unidad de Investigación en Apicultura del Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Fisiología y Mejoramiento Animal del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), localizado en el municipio de Villa Guerrero, Estado de México. El municipio está situado a 18° 58' de latitud Norte y a 99° 38' de longitud Oeste, con una altitud media sobre el nivel del mar de 2,160 m. El clima de la región está clasificado como templado (C(w)), con lluvias en verano, con una temperatura promedio de 17° C y una precipitación anual de 1,250 mm (INEGI, 2007).

2.2 Colonias experimentales

De una población de 25 colonias de abejas de las líneas del INIFAP a las cuales se les evaluó la expresión del comportamiento de acicalamiento con el método descrito por Espinosa *et al.* (2004). Se seleccionó a la colonia que tuvo el comportamiento de acicalamiento más alto y a la colonia que tuvo el comportamiento de acicalamiento más bajo. A partir de las dos colonias seleccionadas se criaron reinas y zánganos para dar origen por medio de inseminación instrumental, a una población experimental formada por colonias de alto comportamiento de acicalamiento, (AA) (n=9); colonias de bajo comportamiento de acicalamiento, (BB) (n=8); colonias híbridas formadas por la cruce de una reina de alto acicalamiento con un zángano de bajo acicalamiento, (AB) (n=10); colonias híbridas formadas por la cruce de una reina de bajo acicalamiento con un zángano de alto acicalamiento, (BA) (n=20); colonias retrocruzadas hacia alto nivel alto comportamiento de acicalamiento, (RCA) (n=20); colonias retrocruzadas hacia bajo comportamiento de acicalamiento, (RCB) (n=19) y un grupo de colonias F2 (n=22) (Figura 1). Cada reina de los grupos AA, BB, AB, BA, RCA y RCB fue inseminada con el semen de un solo zángano. Para formar las retrocruzadas se inseminaron reinas híbridas AB con el semen de un zángano de alto acicalamiento para RCA y el semen de un zángano de bajo

acicalamiento para RCB; el grupo F2 se formó inseminando reinas híbridas AB con el semen de dos zánganos, uno de alto acicalamiento y otro de bajo acicalamiento.

Cada colonia experimental se formó con dos panales con cría, dos panales con alimento, cuatro panales vacíos, 2 kg de abejas adultas y a cada colonia se le introdujo en forma aleatoria una de las reinas inseminadas. Las colonias fueron alimentadas con jarabe de azúcar al 50% y se trataron para prevenir el desarrollo de loque europea (*Melissococcus plutonius*) y loque americana (*Paenibacillus larvae*), con una mezcla que consistió en 6 g de terramicina[®] (laboratorios Pfizer) y 400 g de azúcar pulverizada, se espació en cada colonia sobre los bastidores de la cámara de cría 25g de la mezcla. Se determinó el porcentaje de infestación de *V. destructor* en abejas adultas un mes después de ser establecidas, con la finalidad de homologar las cargas parasitarias.

2.3 Efectos y parámetros genéticos asociados con la expresión del comportamiento de acicalamiento

Sesenta días después de establecidas las colonias, se evaluó la expresión del comportamiento de acicalamiento por medio del método descrito por Espinosa *et al.* (2004), para el cual se utilizó un marco de madera cubierto por una mica de plástico que tuvo dos orificios de 2 x 2 cm a través de los cuales se introducían y retiraban a las abejas evaluadas. El marco se colocó sobre un bastidor de plástico Pierco[®] y en el centro del bastidor se ubicó un redondel de malla de alambre de 10 cm de diámetro para delimitar el área de observación de las abejas.

Para realizar la prueba se introdujeron seis abejas en el redondel y fuera de éste se introdujeron alrededor de 200 abejas provenientes de la misma colonia que se evaluó, para producir un ambiente similar al de un panal en el interior de una colmena. Se utilizaron 35 abejas obreras para medir el comportamiento de acicalamiento de cada colonia, éstas abejas se colocaron en un congelador a -20° C por un minuto para disminuir su movimiento y de esta forma se les pegó en el tórax una placa de metal, con el fin de poder manipular a las abejas durante la prueba con la ayuda de un imán. Se colocó un ácaro de *V. destructor* vivo con un pincel sobre el dorso de la abeja y se introdujo en el panal de observación dentro del redondel y se midió el tiempo en que ésta reaccionó realizando el comportamiento de

acicalamiento como respuesta a la presencia del ácaro sobre su cuerpo, el tiempo máximo de observación por abeja fue de 180 s.

Los ácaros que se utilizaron en la prueba provenían de colonias altamente infestadas por *V. destructor*, de donde se recolectaron abejas obreras que se colaron en una jaula de 15x10x10 cm para exponerlas a CO₂ por 180 s y de esta forma desprender a los ácaros que se encontraban sobre sus cuerpos.

Análisis de datos

Como las reinas de este estudio se inseminaron con un solo zángano excepto la F2, se estimaron las relaciones genéticas y los coeficientes de consanguinidad para las colonias entre y dentro de los grupos experimentales, a través de una matriz de relaciones genéticas con la metodología propuesta por Van Vleck, *et al.* (1987).

Los datos del tiempo en que iniciaron las abejas el comportamiento de acicalamiento fueron transformados con la función de logaritmo natural ya que no se ajustaban a una distribución normal. Los valores obtenidos se sometieron a un análisis de varianza bajo un modelo anidado para determinar si existían diferencias en la expresión del comportamiento de acicalamiento entre los grupos genéticos. El modelo que se utilizó fue el siguiente:

$$y_{ijk} = \mu + G_i + C_{j(i)} + E_{ijk}$$

En donde:

y_{ijk} = Variable de respuesta (Tiempo de inicio de comportamiento de acicalamiento)

μ = Media de la población

G_i = Efecto del grupo genético ($i = 1, 2, \dots, 7$)

$C_{j(i)}$ = Efecto de colonia dentro de grupo genético ($j=1, 2, \dots, n_j$)

E_{ijk} = Error experimental NID ($0, \sigma^2$)

Para estimar los efectos genéticos asociados con la expresión del comportamiento de acicalamiento se utilizó un modelo de regresión lineal múltiple en donde la variable de respuesta correspondió a las medias de los grupos genéticos y las variables explicativas

correspondieron a los coeficientes de aditividad y de dominancia para cada uno de los grupos genéticos basados en un modelo que incluyó efectos aditivos y de dominancia. Bajo este modelo los estimadores para el efecto aditivo y de dominancia se obtuvieron al resolver la ecuación de regresión (Kearsey y Pooni, 1996; Lynch y Walsh 1998). Los coeficientes de aditividad y dominancia que se utilizaron para cada grupo se muestran en el siguiente cuadro:

Grupo	Efecto aditivo	Efecto dominancia
AA	-1	0
RCA	-0.5	0.5
AB	0	1
BA	0	1
RCB	0.5	0.5
BB	1	0
F2	0	0.5

El modelo de regresión múltiple empleado fue el siguiente:

$$y_{ij} = b_0 + b_1X_{1_i} + b_2X_{2_i} + E_{ij}$$

En donde:

y_i = Media del *i*ésimo grupo genético

b_0 = Media general

b_1 = Estimador del efecto aditivo

X_{1_i} = Coeficiente de aditividad para el *i*ésimo grupo genético

b_2 = Estimador del efecto de dominancia

X_{2_i} = Coeficiente de dominancia para el *i*ésimo grupo genético

E_{ij} = Error experimental NID ($0, \sigma^2$)

Para determinar la presencia de efectos maternos (reina madre) y paternos (reina padre) y calcular sus estimadores se utilizaron las medias de cuadrados mínimos estimadas y se compararon por medio de un contraste lineal, bajo los siguientes modelos:

Efectos maternos (reina madre):

$$EM = \left(\frac{AA + AB}{2} \right) - \left(\frac{BB + BA}{2} \right)$$

En donde:

$\left(\frac{AA + AB}{2} \right)$ = Promedio del comportamiento de acicalamiento de los grupos cuya reina madre es de alto acicalamiento.

$\left(\frac{BB + BA}{2} \right)$ = Promedio del comportamiento de acicalamiento de los grupos cuya reina madre es de bajo acicalamiento

Efectos paternos (reina padre):

$$EP = \left(\frac{AA + BA}{2} \right) - \left(\frac{BB + AB}{2} \right)$$

En donde:

$\left(\frac{AA + BA}{2} \right)$ = Promedio del comportamiento de acicalamiento de los grupos cuya reina padre es de alto acicalamiento.

$\left(\frac{BB + AB}{2} \right)$ = Promedio del comportamiento de acicalamiento de los grupos cuya reina padre es de bajo acicalamiento.

Para estimar los componentes de varianza, se utilizó la metodología propuesta por Kearsy y Pooni (1996). La varianza ambiental se obtuvo a partir del promedio de los estimadores de varianza para los grupos no segregantes bajo el supuesto de que el total de la variación en estos grupos es de origen medio ambiental (Kearsy y Pooni, 1996), de la siguiente forma:

$$s^2_E = \frac{1}{3} (s^2_{AA} + s^2_{BB} + s^2_H)$$

En donde:

s^2_E = Varianza ambiental

s^2_{AA} = Varianza del grupo de alto comportamiento de acicalamiento

s^2_{BB} = Varianza del grupo de bajo comportamiento de acicalamiento

s^2_H = Varianza los grupos AB y BA

Para estimar la varianza aditiva y la varianza de dominancia se utilizaron los estimadores de las varianzas de los grupos segregantes de acuerdo a las siguientes ecuaciones (Kearsey y Pooni, 1996):

Varianza aditiva:

$$s^2_A = (2s^2_{F2} - s^2_{RCA} - s^2_{RCB})$$

En donde:

s^2_A = Varianza aditiva

s^2_{F2} = Varianza del grupo F2

s^2_{RCA} = Varianza del grupo retrocruza de alto comportamiento de acicalamiento

s^2_{RCB} = Varianza del grupo retrocruza de bajo comportamiento de acicalamiento

Varianza de dominancia

$$s^2_D = (s^2_{RCA} + s^2_{RCB} - s^2_{F2} - s^2_E)$$

En donde:

s^2_D = Varianza de dominancia

s^2_{RCA} = Varianza del grupo retrocruza de alto comportamiento de acicalamiento

s^2_{RCB} = Varianza del grupo retrocruza de bajo comportamiento de acicalamiento.

s^2_{F2} = Varianza del grupo F2

s^2_E = Varianza ambiental

Para resolver las ecuaciones anteriores y estimar la varianza aditiva y la varianza de dominancia se utilizó un modelo de regresión lineal múltiple en donde la variable de respuesta correspondió a las varianzas de los grupos genéticos y las variables explicativas correspondieron a los coeficientes para cada uno de los grupos genéticos basados en un modelo que incluyó varianza aditiva y varianza de dominancia. Bajo este modelo los

estimadores de las varianzas se obtuvieron al resolver la ecuación de regresión (Kearsey y Pooni, 1996). Los valores de los coeficientes que se utilizaron para cada grupo se muestran en el siguiente cuadro:

Grupo	Varianza aditiva	Varianza dominancia
AA	0	0
BB	0	0
AB	0	0
BA	0	0
RCA	0.5	1
RCB	0.5	1
F2	1	1

El modelo de regresión múltiple empleado fue el siguiente:

$$y_{ij} = b_0 + b_1X_{1i} + b_2X_{2i} + E_{ij}$$

En donde:

y_i = Varianza del *i*ésimo grupo genético

b_0 = Varianza ambiental

b_1 = Estimador de la varianza aditiva

X_{1i} = Coeficiente de aditividad para el *i*ésimo grupo genético

b_2 = Estimador de la varianza de dominancia

X_{2i} = Coeficiente de dominancia para el *i*ésimo grupo genético

E_{ij} = Error experimental NID $(0, \sigma^2)$

La heredabilidad de las características se estimó utilizando la siguiente ecuación:

$$h^2 = \frac{s^2_A}{s^2_E + s^2_A + s^2_D}$$

En donde:

h^2 = Heredabilidad en sentido estrecho

s^2_A = Varianza aditiva

s^2_E = Varianza ambiental

s^2_D = Varianza dominancia

2.4 Efecto del comportamiento de acicalamiento sobre la resistencia de las colonias al crecimiento poblacional de *V. destructor*:

La resistencia de las colonias al crecimiento poblacional de *V. destructor* se evaluó al medir el cambio en los niveles de infestación de las colonias durante un periodo de 60 días, que inició dos meses después de que se establecieron las colonias. El nivel de infestación se evaluó de dos formas; a través de contar el número de ácaros recuperados en el piso de la colmena durante una semana y a través de determinar el porcentaje de infestación en abejas adultas. El estudio se realizó con un modelo dialélico en el que se utilizaron los grupos de alto acicalamiento (AA), bajo acicalamiento (BB) y las cruzas recíprocas (AB), (BA).

Para contar el número de ácaros recuperados en el piso de la colmena se utilizaron trampas de piso de 49.6 cm de largo x 32.9 cm de ancho x 1.4 cm de alto, las trampas contenían una charola de lamina galvanizada deslizable y ésta se encontraba protegida por una malla criba con cuadros de 3 mm por lado, por donde pasaban los ácaros pero no las abejas. Las trampas se colocaron sobre el piso de la colmena y permanecieron en ese lugar durante todo el periodo de estudio. El contenido de las charolas se recolectó cada siete días con la ayuda de una espátula y se depositó en una bolsa de plástico identificada con los datos de la colmena y la fecha de la recolección. Las muestras se mantuvieron a -20° hasta su análisis (Ritter, 1981; De Jong *et al.*, 1982a).

Para determinar el número de ácaros en cada muestra, el contenido de cada bolsa se depositó sobre una cartulina blanca y con la ayuda de un pincel de cerdas blandas se separaron los ácaros de los desechos de la colonia. Los ácaros colectados fueron colocados en tubos de plástico de 1.5 ml que contenían alcohol al 70% y fueron identificados con la información de la muestra.

Para medir el porcentaje de infestación en abejas adultas se tomaron muestras de aproximadamente 150 abejas obreras obtenidas del centro del nido de cría, en frascos de plástico que contenían alcohol al 70%, los días 1, 30 y 60 del periodo de estudio. Posteriormente en el laboratorio se contó el número de ácaros y el total de abejas de cada muestra, para de esta forma determinar el porcentaje de infestación de la colonia (De Jong *et al.*, 1982c).

Se estimó el cambio en los niveles de población de los ácaros en los grupos genéticos, para el porcentaje de infestación en abejas adultas y para el número de ácaros recuperados en el piso de la colmena durante una semana. Para medir el cambio se dividió el nivel de infestación final entre el nivel de infestación inicial (Harbo y Hoopingarner, 1997), de esta forma, las colonias de abejas con un valor menor a uno tuvieron una disminución en la población de ácaros; las colonias con un valor igual a uno no presentaron cambio en la población de ácaros y las colonias con un valor mayor a uno tuvieron un incremento en la población de ácaros.

Una forma indirecta de evaluar el comportamiento de acicalamiento en las colonias es a través de medir el porcentaje de ácaros que presentan lesiones del total de ácaros recuperados en el piso de las colmenas (Peng *et al.*, 1987b; Büchler *et al.*, 1992; Lodesani *et al.*, 1996; Boecking y Spivak, 1999). Para evaluar este porcentaje se determinó el porcentaje total de ácaros que presentaron lesiones, el porcentaje de ácaros con lesiones en el idiosoma y el porcentaje de ácaros con lesiones en patas a partir de los ácaros que se recuperaron en las charolas utilizando los muestreos de las tres últimas semanas del periodo de estudio. Para identificar a los ácaros que presentaban lesiones y clasificar el tipo de lesión se utilizó un microscopio estereoscópico de disección de 40x.

Análisis de datos

Los datos del número de ácaros recuperados en el piso de la colmena durante una semana fueron transformados con la función de logaritmo natural, y los datos del porcentaje de infestación en abejas adultas se transformaron con la función de raíz cuadrada con objeto de que se ajustaran a una distribución normal. Los resultados obtenidos del total de ácaros recuperados en el piso de la colmena durante una semana y del porcentaje de infestación en

abejas adultas, al inicio y al final del periodo de estudio así como los resultados del porcentaje total de ácaros lesionados, porcentaje de ácaros con lesiones en patas y porcentaje de ácaros con lesiones en el idiosoma se sometieron a un análisis de varianza bajo un diseño completamente aleatorio para detectar diferencias entre los grupos genéticos.

El modelo empleado fue:

$$y_{ij} = \mu + G_i + E_{ij}$$

En donde:

y_{ij} = Variable de respuesta

μ = Media de la población

G_i = Efecto del grupo genético ($i = 1, 2, \dots, 4$)

E_{ij} = Error experimental NID ($0, \sigma^2$)

Se estimaron los efectos genéticos asociados con la resistencia de las colonias al crecimiento poblacional de *V. destructor* con los datos del porcentaje de infestación final en abejas adultas y el número de ácaros recuperados en el piso de las colmenas durante una semana al final del periodo de estudio. También se estimaron los efectos genéticos de la expresión del comportamiento de acicalamiento medido a través del porcentaje total de ácaros lesionados, ácaros lesionados en patas y ácaros lesionados en el idiosoma. Para el cálculo de los efectos se utilizó un modelo de regresión lineal múltiple en donde la variable de respuesta correspondió a las medias de los grupos genéticos y las variables explicativas correspondieron a los coeficientes de aditividad y de dominancia para cada uno de los grupos genéticos basados en un modelo que incluyo efectos aditivos y de dominancia. Bajo este modelo los estimadores para el efecto aditivo y de dominancia se obtuvieron al resolver la ecuación de regresión (Kearsey y Pooni, 1996; Lynch y Walsh, 1998). Los coeficientes de aditividad y dominancia que se utilizaron para cada grupo se muestran en el siguiente cuadro:

Grupo	Efecto aditivo	Efecto dominancia
AA	-1	0
AB	0	1
BA	0	1
BB	1	0

La presencia de efectos maternos (reina madre) y paternos (reina padre) y sus estimadores se calcularon con las medias de cuadrados mínimos estimadas y se compararon con un contraste lineal con los siguientes modelos:

Efectos maternos (reina madre):

$$EM = \left(\frac{AA + AB}{2} \right) - \left(\frac{BB + BA}{2} \right)$$

En donde:

$\left(\frac{AA + AB}{2} \right)$ = Promedio de la resistencia al crecimiento poblacional del ácaro y el comportamiento de acicalamiento de los grupos cuya reina madre es de alto acicalamiento

$\left(\frac{BB + BA}{2} \right)$ = Promedio de la resistencia al crecimiento poblacional del ácaro y el comportamiento de acicalamiento de los grupos cuya reina madre es de bajo acicalamiento

Efectos paternos (reina padre):

$$EP = \left(\frac{AA + BA}{2} \right) - \left(\frac{BB + AB}{2} \right)$$

En donde:

$\left(\frac{AA + BA}{2} \right)$ = Promedio de la resistencia al crecimiento poblacional del ácaro y el

comportamiento de acicalamiento de los grupos cuya reina padre es de alto acicalamiento.

$$\left(\frac{BB + AB}{2}\right) = \text{Promedio de la resistencia al crecimiento poblacional del ácaro y el}$$

comportamiento de acicalamiento de los grupos cuya reina padre es de bajo acicalamiento.

2.5 Comportamiento higiénico de colonias seleccionadas con base en la expresión del comportamiento de acicalamiento

Se evaluó el comportamiento higiénico de los grupos de alto acicalamiento (AA), bajo acicalamiento (BB), y los híbridos recíprocos (AB), (BA) a través de medir el porcentaje de celdas en que las abejas removieron el opérculo y el porcentaje de celdas en donde las abejas removieron las pupas sacrificadas con el método de congelación en congelador (Spivak y Reuter, 1998; Spivak y Reuter, 2001; Espinosa *et al.*, 2008).

De cada colonia se seleccionó un bastidor que tuviera cría operculada por ambos lados. Se cortaron tres pedazos de panal de 6 x 5 cm que contenía aproximadamente cien celdas cada uno. Los pedazos de panal fueron introducidos en una bolsa de plástico identificada con los datos de la colonia y se guardaron a -20°C durante 24 horas con el fin de sacrificar a la cría. De cada fragmento de panal se registró el número de celdas útiles con cría operculada. Los fragmentos de panal fueron insertados en el bastidor de donde se obtuvieron y se introdujeron en su colonia de origen. Veinticuatro horas después de que se introdujeron los pedazos de panal, se revisaron las colonias y se contó el número de celdas en que las abejas removieron el opérculo y el número de celdas en donde las abejas removieron a la cría muerta, para calcular los porcentajes correspondientes en relación al total de celdas útiles que contenía cada pedazo de panal.

Análisis de datos

Los datos del porcentaje de celdas en las que se removió el opérculo y el porcentaje de celdas donde se removió a la cría muerta se transformaron con la función de arco seno - raíz cuadrada con objeto de que se ajustaran a una distribución normal. Los valores del

porcentaje de celdas en las que las abejas removieron el opérculo y el porcentaje de celdas en que las abejas removieron a la cría muerta se sometieron a un análisis de varianza para detectar diferencias entre los grupos genéticos, bajo un diseño completamente aleatorio:

$$y_{ij} = \mu + G_i + E_{ij}$$

En donde:

y_{ij} = Variable de respuesta (Porcentaje de celdas donde se removió el opérculo y porcentaje de celdas donde se removió la cría muerta)

μ = Media de la población

G_i = Efecto del grupo genético ($i = 1, 2, \dots, 4$)

E_{ij} = Error experimental NID ($0, \sigma^2$)

Se realizó un análisis de correlación para determinar si el comportamiento higiénico tiene relación con el comportamiento de acicalamiento y con el desarrollo poblacional de *V. destructor*.

3 RESULTADOS

3.1 Efectos y parámetros genéticos asociados con la expresión del comportamiento de acicalamiento

Las relaciones genéticas y los coeficientes de consanguinidad para las colonias entre y dentro de los grupos experimentales se muestran en el Cuadro 1.

Se encontraron diferencias significativas entre grupos ($F=14.42$; $gl=6$, 3266; $P<0.01$) y entre colonias dentro de grupo ($F=2.71$; $gl=97$, 3266; $P<0.01$) en el tiempo en que las abejas se acicalaron como respuesta al colocarles un ácaro de *V destructor* sobre el cuerpo. El grupo AA fue el que respondió más rápido y el grupo BB fue el que más tardó en realizar el comportamiento de acicalamiento. En promedio los grupos AA, AB, RCA y F2 reaccionaron significativamente más rápido que los grupos RCB, BA y BB ($P<0.05$) (Figura 2).

Con base en los resultados del análisis de regresión, se encontró que la expresión del comportamiento de acicalamiento se ajusta a un modelo donde se incluyen efectos aditivos ($F=46.31$; $gl=1$, 4; $P<0.05$), en comparación con un modelo donde se consideran efectos de dominancia ($F=0.12$; $gl=1$, 4; $P>0.05$), o a un modelo donde se incluyen efectos aditivos o de dominancia ($F=27.97$; $gl=2$, 3; $P>0.05$), el estimador para el efecto aditivo fue 0.2189 ± 0.03 ($F=46.31$; $gl=1$; $P<0.05$) (Cuadro 2), asimismo, se encontraron efectos maternos con un estimador de 0.302 ± 0.04 ($F=57.60$; $gl=1$, 3266; $P<0.01$) y efectos paternos cuyo estimador fue 0.177 ± 0.04 ($F=19.73$; $gl=1$, 3266; $P<0.01$).

La varianza ambiental estimada fue de 0.5488 ± 0.007 ($t=74.10$; $P<0.01$), mientras que la varianza aditiva estimada fue 0.1535 ± 0.031 ($F=23.84$; $gl=1$; $P<0.05$), y la varianza de dominancia fue -0.074 ± 0.023 ($F=9.87$; $gl=1$; $P>0.05$), en base a estos valores el estimador para la heredabilidad del comportamiento de acicalamiento en abejas fue de 0.22 (Cuadro 3).

3.2 Efecto del comportamiento de acicalamiento sobre la resistencia de las colonias al crecimiento poblacional de *V. destructor*

No se encontraron diferencias significativas entre grupos al inicio del periodo de estudio para el total de ácaros recuperados en el piso de la colmena durante una semana ($F=0.80$; $gl=3, 41$; $P>0.05$) (Figura 3), ni para el porcentaje de infestación en abejas adultas ($F=2.38$; $gl=3, 38$; $P>0.05$) (Figura 4); sin embargo, al finalizar el periodo de estudio se encontraron diferencias significativas en el total de ácaros recuperados en el piso de la colmena durante una semana ($F=3.10$; $gl=3, 27$; $P<0.05$) (Figura 3) y en el porcentaje de infestación en abejas adultas ($F=3.15$; $gl=3, 24$; $P<0.05$) (Figura 4).

En el cambio en los niveles de población en los ácaros, para el total de ácaros recuperados en el piso de la colmena por una semana, y se encontró que el grupo que tuvo mayor desarrollo poblacional del ácaro fue el BB y el grupo que no presentó desarrollo poblacional fue el AA (Figura 5). Para el porcentaje de infestación en abejas adultas, el grupo BB fue el que mayor desarrollo presentó del ácaro y el grupo AA fue no presentó un desarrollo poblacional del ácaro (Figura 6).

De acuerdo a los resultados del análisis de regresión el porcentaje de infestación en abejas adultas se ajusta a un modelo de efectos dominancia en comparación con un modelo de efectos aditivos o un modelo de efectos aditivos y dominancia. El estimador para el efecto de dominancia fue -0.7211 ± 0.23 ($F=9.76$; $gl=1$; $P<0.01$) (Cuadro 4), y no hubo efectos maternos ($F=0.03$; $gl=1, 43$; $P>0.05$) ni efectos paternos ($F=0.32$; $gl=1, 43$; $P>0.05$).

En el total de ácaros recuperados en el piso de la colmena durante una semana, la expresión del comportamiento se ajusta a un modelo de efectos aditivos en comparación con los modelos de efectos de dominancia o el de efectos aditivos y de dominancia. El valor del estimador para el efecto aditivo fue 0.8761 ± 0.42 ($F=4.34$; $gl=1$; $P<0.05$) (Cuadro 5), también se encontraron efectos maternos con un estimador de 1.37 ± 0.44 ($F=9.66$; $gl=1, 45$; $P<0.01$) pero no efectos paternos ($F=1.14$; $gl=1, 45$; $P>0.05$).

Se encontraron diferencias significativas entre los grupos en el análisis del porcentaje total de ácaros lesionados ($F=3.10$; $gl=3, 96$; $P<0.05$) y porcentaje de ácaros lesionados en patas ($F=3.23$; $gl=3, 96$; $P<0.05$). En el caso del porcentaje de ácaros

lesionados en idiosoma no se encontraron diferencias significativas entre los grupos ($F=2.34$; $gl=3$, 96; $P>0.05$) (Cuadro 6).

El análisis de regresión del comportamiento de acicalamiento medido a través de la variable total de ácaros lesionados indicó que la característica se ajusta a un modelo que incluye efectos aditivos y no a un modelo donde se consideran los efectos de dominancia o a un modelo que incluye efectos aditivos y de dominancia. El estimador del efecto aditivo fue de -11.45 ± 2.54 ($F=20.29$; $gl=1$; $P<0.05$) (Cuadro 7). La característica presentó efectos maternos con un estimador de 17.08 ± 5.75 ($F=8.79$; $gl=1$, 96; $P<0.05$), pero no efectos paternos ($F=2.37$; $gl=1$, 96; $P>0.05$).

Respecto al comportamiento de acicalamiento medido a través de los ácaros con lesiones en patas, el modelo de regresión lineal demostró que la expresión de este comportamiento se ajusta a un modelo de efectos aditivos. El estimador para el efecto aditivo es de -11.86 ± 2.51 ($F=22.23$; $gl=1$; $P<0.05$) (Cuadro 8) y al igual que el total de ácaros lesionados presentó efectos maternos con un estimador de 17.255 ± 5.72 ($F=9.10$; $gl=1$, 96; $P<0.05$) pero no paternos ($F=2.61$; $gl=1$, 96; $P>0.05$).

Cuando los datos de ácaros con lesiones en el idiosoma se sometieron al análisis de regresión se obtuvo que el comportamiento se ajusta a un modelo que incluye efectos aditivos únicamente. Los modelos de efectos de dominancia y el de aditivos y de dominancia no fueron significativos para ésta variable. El estimador para el efecto aditivo fue -11.88 ± 1.33 ($F=78.67$; $gl=1$; $P<0.05$) (Cuadro 9), y de los efectos maternos fue 11.36 ± 5.42 ($F=4.39$; $gl=1$, 96; $P<0.05$) y de los paternos 12.03 ± 5.42 ($F=4.93$; $gl=1$, 96; $P<0.05$).

3.3 Comportamiento higiénico de colonias seleccionadas con base en la expresión del comportamiento de acicalamiento.

No se encontraron diferencias significativas entre los grupos para el porcentaje de celdas donde se retiró el opérculo ($F=1.66$; $gl=3$, 100; $P>0.05$) pero si se encontraron diferencias para el porcentaje de celdas en donde se removió a la cría muerta ($F=4.47$; $gl=3$, 100; $P<0.05$) (Cuadro 10).

No se encontró correlación entre el tiempo promedio en que las abejas realizaron el comportamiento de acicalamiento al colocarles un ácaro con el porcentaje de remoción del opérculo ($r=-0.0072$; $n=54$; $P>0.05$), y el porcentaje de remoción de la cría muerta ($r=0.1508$; $n=54$; $P>0.05$).

Respecto al porcentaje de infestación en abejas adultas, no se encontró correlación con el porcentaje de remoción del opérculo ($r=0.0966$; $n=49$; $P>0.05$), ni con el porcentaje de remoción de la cría ($r=0.00337$; $n=49$; $P>0.05$). Lo mismo ocurrió con los ácaros recuperados en el piso de la colmena y el porcentaje de remoción del opérculo ($r=-0.0379$; $n=47$; $P>0.05$) y el porcentaje de remoción de la cría muerta ($r=-0.0159$; $n=47$; $P>0.05$).

El porcentaje de remoción del opérculo no correlacionó con el total de ácaros lesionados ($r=-0.2088$; $n=54$; $P>0.05$), tampoco con ácaros lesionados en patas ($r=-0.2408$; $n=49$; $P>0.05$) y con ácaros lesionados en el idiosoma ($r=-0.2374$; $n=54$; $P>0.05$). En el caso del porcentaje de remoción de la cría muerta no correlacionó con el total de ácaros lesionados ($r=-0.1293$; $n=54$; $P>0.05$), ácaros lesionados en patas ($r=-0.1025$; $n=54$; $P>0.05$) y con los ácaros lesionados en el idiosoma ($r=-0.2277$; $n=54$; $P>0.05$).

4 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados muestran que existe variación de origen genético en la expresión del comportamiento de acicalamiento de las abejas melíferas y sugieren que esta variación se debe a efectos genéticos aditivos y no ha efectos de dominancia. Asimismo, se encontró que existen efectos maternos y efectos paternos, sin embargo los efectos maternos son más importantes ya que la magnitud de su estimador fue 1.57 veces mayor que el estimador de los efectos paternos. La variación de origen genético que se detectó en este trabajo coincide con lo reportado por Arechavaleta-Velasco y Guzmán-Novoa (2001) y por Espinosa (2006) quienes encontraron variación fenotípica y genotípica en la expresión del comportamiento de acicalamiento en poblaciones de colonias de abejas, de diferentes regiones de México.

Al estimar los componentes de varianza se encontró que el estimador de la varianza de dominancia no fue estadísticamente diferente a cero, mientras que los estimadores para la varianza ambiental y la varianza aditiva fueron significativos y este último resultó ser tres veces más grande que el estimador de la varianza de dominancia. A partir de la varianza aditiva y la varianza ambiental se estimó una heredabilidad de 0.22 para el comportamiento de acicalamiento de las abejas. Es probable que este valor de heredabilidad este subestimado ya que el estimador de la varianza ambiental puede estar sobrestimado debido a que los grupos de alto acicalamiento y bajo acicalamiento no fueron completamente consanguíneos.

Esta heredabilidad de 0.22, es mayor a la que estimó Espinosa (2006) de 0.08, utilizando el mismo método para evaluar el comportamiento de acicalamiento. Es probable que las diferencias entre los dos valores sea consecuencia de que en este trabajo se utilizaron grupos genéticos desarrollados a partir de colonias que fueron seleccionadas por su alto y bajo comportamiento de acicalamiento con el objeto de generar grupos experimentales que fueran divergentes en la expresión de esta característica, lo que generó una alta variabilidad en la población experimental, que a su vez se refleja en el estimador de la heredabilidad, mientras que Espinosa (2006), en su trabajo utilizó una población formada por familias de colonias medias hermanas en las que no se hizo una selección con

base en su comportamiento de acicalamiento y en donde posiblemente hubo menor variación en la expresión de este comportamiento.

En contraste, el valor de la heredabilidad estimada en este trabajo es relativamente bajo cuando se compara con los resultados obtenidos por Moretto *et al.* (1993), quienes calcularon una heredabilidad de 0.71, estos autores utilizaron una metodología diferente para evaluar el comportamiento de acicalamiento y el valor que ellos reportan aparentemente esta sobrestimado.

La heredabilidad estimada en este trabajo, aun cuando su valor este subestimado, indica que es factible realizar selección para alto comportamiento de acicalamiento en poblaciones de colonias de abejas melíferas.

También se evaluó la expresión del comportamiento de acicalamiento a través de medir el porcentaje de ácaros de *V. destructor* que presentaban lesiones en relación con el total de ácaros que se recuperaron del piso de las colmenas durante una semana, ya que cuando las abejas realizan el comportamiento de acicalamiento pueden ocasionar lesiones en el idiosoma o en las patas de los ácaros (Peng *et al.*, 1987b; Büchler *et al.*, 1992; Lodesani *et al.* 1996; Boecking y Spivak 1999). Los resultados de este trabajo muestran que el grupo que más lesiones ocasionó a los ácaros fue el grupo de alta expresión del comportamiento de acicalamiento (AA) y el que menos lesiones ocasionó a los ácaros fue el grupo de baja expresión del comportamiento de acicalamiento (BB), mientras que los grupos híbridos (AB y BA) tuvieron valores intermedios.

El análisis de los datos mostró que el porcentaje total de ácaros lesionados, el porcentaje de ácaros con lesiones en patas y el porcentaje de ácaros con lesiones en el idiosoma, se debieron a efectos genéticos aditivos y no ha efectos de dominancia, estos resultados son similares a los que se obtuvieron cuando se utilizó la prueba de laboratorio (Espinosa *et al.*, 2004) para medir la expresión del comportamiento de acicalamiento.

Las lesiones en el idiosoma son consideradas como las más confiables para medir el comportamiento de acicalamiento en comparación con las lesiones en patas ya que las patas son estructuras que se pueden dañar con facilidad si las muestras no se manipulan adecuadamente. En este estudio el porcentaje de ácaros lesionados en el idiosoma fue mayor que los reportados por Lodesani *et al.* (1996), Espinosa (1998) y por Espinosa

(2006), probablemente por que se trabajó con colonias que fueron seleccionadas de acuerdo a su comportamiento de acicalamiento.

El crecimiento poblacional de *V. destructor* en los grupos genéticos, se midió a través del porcentaje de infestación en abejas adultas y por medio del número de ácaros que se recuperaron del piso de la colmena durante una semana. Al inicio del estudio los niveles de infestación en las colonias de los cuatro grupos genéticos eran homogéneos, pero después de 60 días se encontraron diferencias y se observó que el grupo de bajo acicalamiento (BB) tuvo un incremento en los niveles de infestación, el grupo de alto acicalamiento (AA), presentó una disminución en los niveles de infestación, mientras que los grupos híbridos (AB) y (BA) tuvieron valores intermedios, lo anterior sugiere que el comportamiento de acicalamiento influye sobre el crecimiento poblacional del ácaro en las colonias, como lo indican otros estudios (Moosbeckhofer, 1992; Arechavaleta-Velasco y Guzmán-Novoa, 2001; Lodesani *et al.*, 2002; Espinosa, 2006)

Los resultados indican que el porcentaje de infestación en abejas adultas presentó efectos genéticos de dominancia que se manifiestan hacia menores niveles de infestación, ya que los grupos híbridos (AB) y (BA) tuvieron los niveles de infestación en abejas adultas más bajos al finalizar el periodo de estudio.

La expresión de la característica número de ácaros recuperados en el piso de la colmena durante una semana se debió a efectos genéticos aditivos, ya que al finalizar el periodo de estudio el grupo de bajo acicalamiento (BB) fue del que se recolectaron más ácaros en el piso de la colmena, mientras que el grupo de alto acicalamiento (AA) fue en el que menos ácaros se recuperaron y el número de ácaros en los grupos híbridos (AB) y (BA) tuvieron valores intermedios.

Los efectos maternos y paternos que se encontraron en la expresión del comportamiento de acicalamiento en las pruebas de campo y de laboratorio sugieren que es importante aplicar selección tanto en las colonias que se utilizarán para producir reinas como en las que se utilizarán para producir zánganos en un programa de mejoramiento genético cuyo objetivo sea desarrollar abejas de alto comportamiento de acicalamiento.

El comportamiento higiénico de las colonias fue muy bajo, los porcentajes de remoción del opérculo y remoción de cría muerta en los cuatro grupos genéticos son

similares a los de líneas de bajo comportamiento higiénico (Spivak y Gilliam 1993) y a los de colonias sin ningún tipo de mejoramiento relacionado al comportamiento higiénico (Waite *et al.* 2003). Se considera que colonias de abejas que son higiénicas desoperculan y remueven en promedio el 95% o más de las celdas con cría sacrificada por el método de congelación (Spivak y Reuter 1998; Spivak y Reuter 2001), las medias de los grupos de este estudio están muy por debajo de estos valores.

No se encontró correlación entre el comportamiento higiénico y el comportamiento de acicalamiento, lo que concuerda con los resultados obtenidos por Arechavaleta-Velasco *et al.* (2007b) y Espinosa (2006). Tampoco se encontró correlación entre el comportamiento higiénico y el porcentaje de infestación de las colonias lo que coincide con los resultados de otros trabajos (Medina, 2000; Arechavaleta-Velasco y Guzmán-Novoa, 2001; Lodesani *et al.* 2002 y Arechavaleta-Velasco *et al.* 2007b). De la misma forma el comportamiento higiénico no tuvo relación con el porcentaje de ácaros lesionados, resultado que difiere con lo reportado por Medina (2000), quien encontró una correlación positiva entre los daños en el idiosoma y el comportamiento higiénico.

Se han reportado de 7 a 12 regiones genómicas (QTL y BTL) asociadas con la expresión del comportamiento higiénico (Lapidge *et al.*, 2002, Arechavaleta-Velasco *et al.*, 2005). La falta de correlación entre el comportamiento higiénico y el comportamiento de acicalamiento sugiere que la expresión de estas características están reguladas por loci diferentes, lo cual es importante considerar para el desarrollo de programas de mejoramiento que busquen seleccionar estas dos características.

El comportamiento higiénico no tuvo relación con los niveles de infestación de *V. destructor* en las colonias de este estudio, que es similar a los resultados obtenidos por Harbo y Hoopingarner (1997), Espinosa (1998), Aumeier *et al.* (2000) y Arechavaleta-Velasco *et al.* (2007b), sin embargo es diferente a lo que reportan otros trabajos, que indican que el comportamiento higiénico influye sobre los niveles de infestación del ácaro en las colonias (Boecking y Drescher 1991; Spivak y Gilliam 1998; Arechavaleta-Velasco y Guzmán-Novoa 2001; Spivak y Reuter 2001).

5 REFERENCIAS:

- Arathi HS, Spivak M. Influence of colony genotypic composition on the performance of hygienic behavior in the honeybee, *Apis mellifera* L. *Anim Behav* 2001; 62: 57-66.
- Arechavaleta-Velasco ME, Guzmán-Novoa E. Producción de miel de colonias de abeja (*Apis mellifera* L.) tratadas y no tratadas con un acaricida contra *Varroa jacobsoni* Oudemans en Valle de Bravo, Estado de México. *Vet Méx* 2000; 31(4): 381-384.
- Arechavaleta-Velasco ME, Guzmán-Novoa E. Relative effect of four characteristics that restrain the population growth of the mite *Varroa destructor* in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Apidologie* 2001; 32: 157-174.
- Arechavaleta-Velasco ME, Hunt GJ, Camacho MC. Loci de rasgos binarios asociados con la expresión del comportamiento higiénico de abejas melíferas. Memorias del XLI Reunión Nacional de Investigación Pecuaria; 2005 noviembre 14 -18; Cuernavaca (Morelos) México. México (DF): Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, 2005.
- Arechavaleta-Velasco ME, Sánchez AA, Robles RCA, Alcalá EKI. Correlaciones fenotípicas entre la expresión del comportamiento de acicalamiento de colonias de abejas melíferas y los niveles de infestación de *Varroa destructor* A. Memorias del XLII Reunión Nacional de Investigación Pecuaria; 2006 noviembre 6 -11; Boca del Río (Veracruz) México. México (DF): Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, 2006: 205.
- Arechavaleta-Velasco ME, Torres NGA, Robles RCA, Correa BA. Identificación de poblaciones de *Varroa destructor* A. resistentes al fluvalinato en colonias de abejas en el Estado de México. Memorias del 14° Congreso Internacional de Actualización Apícola; 2007; mayo 16 -18; Boca del Río (Veracruz) México. México (DF): Asociación Nacional de Médicos Veterinarios Especialistas en Abejas, AC, 2007a: 113-116.
- Arechavaleta-Velasco ME, Sánchez AA, Robles RCA, Alcalá EKI. Efecto de la expresión del comportamiento de acicalamiento y el comportamiento higiénico sobre los niveles de infestación de *Varroa destructor* A. en colonias de abejas *Apis mellifera* L. Memorias del 14° Congreso Internacional de Actualización Apícola; 2007 mayo 16 -18; Boca del Río (Veracruz) México. México (DF): Asociación Nacional de Médicos Veterinarios Especialistas en Abejas, AC, 2007b: 151-155.
- Aumeier P, Rosenkranz P, Goncalves LS. A compararison of the hygienic response of Africanized and European (*Apis mellifera carnica*) honey bees to *Varroa*-infested brood in tropical Brazil. *Genet Mol Biol* 2000; 23(4): 787-791.
- Ball BV, Allen MF. The prevalence of pathogens in honey bee (*Apis mellifera*) colonies infested with the parasitic mite *Varroa jacobsoni*. *Ann Appl Biol* 1988; 113: 237-234.

- Becerra GFJ, Arechavaleta-Velasco ME, Guzmán-Novoa E, Vazquez SM, Uribe RJL. Efectos genotípicos en el comportamiento de acicalamiento de abejas (*Apis mellifera* L.) europeas, africanizadas y sus híbridos. Memorias del 12° Congreso Internacional de Actualización Apícola; 2005; mayo 25 -27; Tepic (Nayarit) México. México (DF): Asociación Nacional de Médicos Veterinarios Especialistas en Abejas, AC, 2005a: 19-24.
- Becerra GFJ, Arechavaleta-Velasco ME, Guzmán-Novoa E, Méndez HC, Gris VAG, Correa BA. Efectos genéticos en el comportamiento higiénico de las abejas (*Apis mellifera*) europeas, africanizadas y sus híbridos. Memorias del 12° Congreso Internacional de Actualización Apícola; 2005; mayo 25 -27; Tepic (Nayarit) México. México (DF): Asociación Nacional de Médicos Veterinarios Especialistas en Abejas, AC, 2005b: 25-30.
- Boecking O, Drescher W. Response of *Apis mellifera* L. colonies infested with *Varroa jacobsoni* Oud. *Apidologie* 1991; 22: 237-241.
- Boecking O, Drescher W. The removal response of *Apis mellifera* L. colonies to brood in wax and plastic cells after artificial and natural infestation with *Varroa jacobsoni* Oud. and to freeze-killed brood. *Exp Appl Acarol* 1992; 16: 321-329.
- Boecking O, Rath W, Drescher W. Grooming and removal behavior: strategies of *Apis mellifera* and *Apis cerana* bees against *Varroa jacobsoni*. *Am Bee J* 1993; 133: 117-119.
- Boecking O, Spivak M. Behavioral defense of honey bees against *Varroa jacobsoni* Oud. *Apidologie* 1999; 30: 141-158.
- Boecking O, Bienefeld K, Drescher W. Heritability of the *Varroa*-specific hygienic behavior in honey bees (Hymenoptera: Apidae). *J Animal Breed Genet* 2000; 117: 417-424.
- Büchler R. Attractivity and reproductive suitability for the *Varroa*-mite of bee brood from different origins. Proceedings of the Meeting of the Economic Community Experts Group. Udine, Italy, 1988. 139-145, Udine, Italy 1989.
- Büchler R, Drescher W, Tournier I. Grooming behavior of *Apis cerana*, *Apis mellifera* and *Apis dorsata*, reacting to *Varroa jacobsoni* and *Tropilaelaps clareae*. *Exp Appl Acarol* 1992; 16: 313-319.
- Camazine S. Differential reproduction of the mite, *Varroa jacobsoni* (Mesostigmata: Varroidae), on Africanized and European honey bees (Hymenoptera: Apidae). *Ann Entomol Soc Am* 1986; 79: 801-803.
- Chen Y, Pettis JS, Evans JD, Kramer M, Feldlaufer MF. Transmission of Kashmir bee virus by the ectoparasitic mite *Varroa destructor*. *Apidologie* 2004; 35: 441-448.
- Chihu AD, Rojas ALM, Rodríguez DSR. Primer reporte en México del ácaro *Varroa jacobsoni*, causante de la varroasis de la abeja melífera (*Apis mellifera* L.) Memorias del VI Seminario Americano de Apicultura, 1992, septiembre 4-6;

- Oaxtepec (Morelos) México. México (DF): Unión Nacional de Apicultores, 1992: 9-11.
- De Felipe HM, Guzmán CS, Vandame R. Control alternativo de varroa con ácidos orgánicos y timol: Investigación y capacitación en el estado de Veracruz. Memorias del XIII Seminario Americano de Apicultura; 1999 agosto 26-28; Morelia (Michoacán) México. México (DF): Unión Nacional de Apicultores, 1999: s/p.
- De Jong D, Morse RA, Eickwort GC. Mite pests of honey bees. *Ann Rev Entomol* 1982a; 27: 229-252.
- De Jong D, De Jong PH, Goncalves LS. Weight loss and other damage to developing worker honeybees from infestation with *Varroa jacobsoni*. *J Apic Res* 1982b; 21: 165-167.
- De Jong D, Roma D, Goncalves LS. A Comparative analysis of shaking solutions for detection of the *Varroa jacobsoni* on adult honeybees. *Apidologie* 1982c; 13(3): 297-306.
- De Jong D, Goncalves LS, Morse RA. Dependence of climate on the virulence of *Varroa jacobsoni*. *Bee World* 1984; 65: 117-121.
- De Ricke PH, Joubert JJ, Hosseinian H, Jacobs FJ. The possible role of *Varroa destructor* in the spreading of American foulbrood among apiaries. *Exp Appl Acarol* 2002; 27: 313-318.
- Eischen F. *Varroa* resistance to fluvalinate. *Am Bee J* 1995; 135:815-816.
- Espinosa MLG. Estudio de tres factores asociados con la tolerancia del ácaro *Varroa jacobsoni* Oud. En colonias de abejas africanizadas (*Apis mellifera* L.) en Yucatán, México. (Tesis de maestría) Mérida, (Yucatán) México: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma de Yucatán, 1998.
- Espinosa MLG, Guzmán-Novoa E, Sánchez AA, Leyva MN, Uribe RJL, Prieto MD. Determinación de la confiabilidad de un método directo para diferenciar el comportamiento de acicalamiento entre abejas de diferente genotipo. Memorias del 11° Congreso Internacional de Actualización Apícola; 2004 junio 9-11; Nuevo León (Monterrey) México. México (DF): Asociación Nacional de Médicos Veterinarios Especialistas en Abejas, AC, 2004: 79-86.
- Espinosa MLG. Heredabilidades y correlaciones fenotípicas para algunas características que influyen en la resistencia de las abejas (*Apis mellifera*) al crecimiento poblacional del ácaro *Varroa destructor* en México. (Tesis de doctorado) Distrito Federal, (México) México: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México, 2006.
- Espinosa MLG, Guzmán-Novoa E, Sánchez AA, Montaldo HH, Correa BA. Estudio comparativo de tres pruebas para evaluar el comportamiento higiénico en colonias de abejas (*Apis mellifera* L.) *Vet Mex* 2008; 39(1).

- Faucon JP, Flamiini C. Résidus de fluvalinate dans la cire e dans le miel. Sante Abeille 1990; 118: 182-184.
- Flores JM, Ruiz JA, Ruz JM, Puerta F, Bustos M. Hygienic behavior of *Apis mellifera iberica* against brood cells artificially infested with varroa. J Apic Res 2001; 40 (1): 29-34.
- Fries Y, Camazine S, Sneyd J. Population dynamics of *Varroa jacobsoni*: A model and review. Bee World 1994; 75: 5-28.
- Glinski Z, Jarosz J. *Varroa jacobsoni* as a carrier of bacterial infections to a recipient bee host. Apidologie 1992; 23: 25-31.
- Guerra JCV, Goncalves LS, De Jong D. Africanized honey bees (*Apis mellifera* L.) are more efficient at removing worker brood artificially infested with the parasitic mite *Varroa jacobsoni* Oudemans than are Italian bees or Italian/Africanized hybrids. Genet Mol Biol 2000; 23(1): 89-92.
- Guzmán-Novoa E. Desarrollo de abejas resistentes a la varroasis. Memorias del II Congreso Internacional de Actualización Apícola; 1995 mayo 26-28 Distrito Federal (México). México (DF): Asociación Nacional de Médicos Veterinarios Especialistas en Abejas, AC, 1995: 59-64.
- Guzmán-Novoa E. La apicultura en México y Centroamérica. Memorias de V Congreso Iberoamericano de Apicultura; 1996 mayo 30 – junio 2; Intendencia Municipal de Soriano Mercedes (Uruguay) Uruguay: Central Apícola Cooperativa, 1996:14-17.
- Guzmán-Novoa E, Correa BA. Selección de abejas melíferas (*Apis mellifera* L.) resistentes al ácaro *Varroa jacobsoni* O. Vet Mex 1996; 27(2): 149-158.
- Guzmán-Novoa E, Sanchez AA, Page RE, García T. Susceptibility of European and Africanized honey bees (*Apis mellifera* L.) and their hybrids to *Varroa jacobsoni* Oud. Apidologie 1996; 27: 93-103.
- Guzmán-Novoa E, Emsen B, Gashout H, Rodríguez MF, Correa BA. Eficacia de productos orgánicos y de diferentes métodos de aplicación en el control del ácaro *Varroa destructor* y su inocuidad en las abejas melíferas. Memorias del 14º Congreso Internacional de Actualización Apícola; 2007 mayo 16 -18; Boca del Río (Veracruz) México. México (DF): Asociación Nacional de Médicos Veterinarios Especialistas en Abejas, AC, 2007: 45-51.
- Harbo JR, Harris JW. Selecting Honey Bees for resistance to *Varroa jacobsoni*. Apidologie 1999; 30: 183-196.
- Harbo JR, Hoopinger RA. Honey bees (Hymenoptera: Apidae) in the United States that express resistance to *Varroa jacobsoni* (Mesostigmata: Varroidae) J. Econ. Entomol 1997; 90 (4): 893-898.
- Instituto Nacional de Geografía, Estadística e Informática [homepage en Internet] (INEGI) 2007: Disponible en: <http://www.inegi.gob.mx>

- Kanabar G, Engels W, Nicholson GJ, Hertle R; Winkelmann G. Tyramine functions as a toxin in honey bee larvae during Varroa-transmitted infection by *Melissococcus pluton*. Microbiology Letters 2004; 234 (1): 149-154.
- Kearsey MJ, Pooni HS. The Genetical Analysis of Quantitative Traits. London U.K.: Chapman & Hall, 1996.
- Koeninger N, Fuchs S. Control of *Varroa jacobsoni*: Current status and developments. In Needham GR, Page Jr RE, Delfinado-Baker M, Bowman CE, editors. Africanized Honey Bees and Bee Mites, U.K: Ellis Horwood, Chichester, 1988: 360-369.
- Lapidge KL, Oldroyd BP, Spivak M. Seven suggestive quantitative trait loci influence hygienic behavior of honey bees. Naturwissenschaften 2002; 89: 565-568.
- Lynch M, Walsh B. Genetics and Analysis of Quantitative Traits. USA: Sinauer Associates, Inc. 1998.
- Lodesani M, Adelaide VM, Tommasini S, Bigliardi M. A study on different kinds of damage to *Varroa jacobsoni* in *Apis mellifera ligustica* colonies. J Apic Res 1996 49-56.
- Lodesani M, Crailsheim K, Moritz RFA. Effect of some characters on the population growth of mite *Varroa jacobsoni* in *Apis mellifera* L. colonies and results of a bi-directional selection. J Appl Ent 2002; 126: 130-137.
- Medina ML. Reproducción del ácaro *Varroa jacobsoni* y factores de tolerancia hacia este parásito en abejas africanizadas (*Apis mellifera*) en Yucatán, México. Anais do IV Encontro sobre abelhas, 2000. Ribeirao Preto-SP, Brasil.
- Milani N. The resistance of *Varroa jacobsoni* Oud to acaricides. Apidologie 1999; 30: 229-234.
- Moretto G, Goncalves LS, De Jong D. Africanized bees are more efficient at removing *Varroa jacobsoni*. Preliminary data. Am Bee J 1991; 131: 434.
- Moretto G, Goncalves LS, De Jong D. Heritability of Africanized and European honey bee defensive behavior against the mite *Varroa jacobsoni*. Brazil J Genetics 1993; 16: 71-77.
- Moritz RFA. A reevaluation of the two locus model for hygienic behavior in honeybees (*Apis mellifera* L.). J Hered 1988; 79: 257-262.
- Moosbeckhofer R, Beobachtungen um auftreten beschädigter varroamilben im natürlichen totenfall bei völkern von *Apis mellifera carnica*. Apidologie 1992; 23: 523-531.
- Otero CG, Ávila RF; Gonzáles GR. Avances en el desarrollo de métodos de control alternativo de varroa. Memorias del primer Congreso apícola del Estado de México; 2007 agosto 3-4; Ixtapan de la Sal (Estado de México) México. México (Edo de Méx) Gobierno del Estado de México 2007: s/p.

- Peng YS, Fang Y, Xu S, Ge L. The resistance mechanism of the Asian honey bee, *Apis cerana* Fabr., to an ectoparasite mite *Varroa jacobsoni* Oudemans. *J Invertebr Pathol* 1987a; 49: 54-60.
- Peng YS, Fang Y, Xu S, Ge L, Nasr ME. Response of foster Asian honey bee (*Apis cerana* Fabr) colonies to the brood of European honey bee (*Apis mellifera* L.) infested with parasitic mite, *Varroa jacobsoni* Oudemans. *J Invertebr Pathol* 1987b; 49: 259-264.
- Rinderer TE, De Guzmán LI, Delatte GT, Stelzer JA, Lancaster VA, Kuznetsov V, Beaman L, Watts R, Harris JW. Resistance to the parasitic mite *Varroa destructor* in honey bees from far-eastern Russia. *Apidologie* 2001; 32: 381-394.
- Ritter W. *Varroa* disease of the honeybee *Apis mellifera*. *Bee World* 1981; 62: 141-153.
- Ritter W, De Jong D. Reproduction of *Varroa jacobsoni* O. in Europe, the middle east and tropical South America. *Zschr Angewandte Entomol* 1984; 98: 55-57.
- Rodríguez-Dehaibes SR; Otero-Colina G. Pardo VS; Villanueva JJA. Resistance to amitraz and flumethrin in *Varroa destructor* populations from Veracruz, México. *J Apic Res* 2005; 44 (3): 124-125.
- Rodríguez-Dehaibes SR, Otero-Colina G, Martínez del Río PC, Villanueva-Jiménez JA; Chávez VC. Resistencia de *Varroa destructor* a los plaguicidas usados para su control en las regiones Golfo, Centro-Antiplano y Península de Yucatán, México. *Memorias del primer Congreso apícola del Estado de México; 2007 agosto 3-4; Ixtapan de la Sal (Estado de México) México. México (Edo de Méx) Gobierno del Estado de México 2007: s/p.*
- Rosenkranz P, Tewarson NC, Singh A, Engels W. Differential hygienic behavior towards *Varroa jacobsoni* in capped worker brood of *Apis cerana* depends on alien scent adhering to the mites. *J. Apic Res* 1993; 32 (2): 89-93.
- Rosenkranz P, Engels W. Infertility of *Varroa jacobsoni* females after invasion into *Apis mellifera* worker brood as a tolerance factor against varroaosis. *Apidologie* 1994; 25: 402-411.
- Rothenbuhler WC. Behavior genetics of nest cleaning in honeybees: IV. Responses of back-cross generations to disease killed brood. *Am Zool* 1964; 4: 111-123.
- Secretaria de Agricultura, Ganaderia, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación [homepage en Internet] (SAGARPA) 2007 Disponible en: <http://www.sagarpa.gob.mx>
- Santillán GMT, Ball BV. Transmisión del virus de la parálisis lenta y del virus de las alas deformes por el ácaro *Varroa destructor*. *Memorias del primer Congreso apícola del Estado de México; 2007 agosto 3-4; Ixtapan de la Sal (Estado de México) México. México (Edo de Méx) Gobierno del Estado de México 2007: s/p.*
- Slabezki Y, Gal H, Lensky Y. The effect of fluvalinate application in bee colonies on population levels of *Varroa Jacobsoni* and honey bees (*Apis mellifera* L.) and on residues in honey and wax. *Bee Science* 1991; 1: 189-195.

- Spivak M, Gilliam M. Facultative expression of hygienic behavior of honey bees in relation to disease resistance. *J Apic Res* 1993; 32 (3/4): 147-157.
- Spivak M, Gilliam M. Hygienic behavior of honey bees and its application for control of brood diseases and varroa. Part II Studies on hygienic behavior since Rothenbuhler era. *Bee World* 1998; 79: 169-186.
- Spivak M, Reuter GS. Honey bee hygienic behavior. *Am Bee J* 1998; 138: 283-286.
- Spivak M, Reuter G. *Varroa destructor* infestation in untreated honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies selected for hygienic behavior. *J. Econ Entomol* 2001 94 (2): 326-331.
- Van Vleck LD, Pollak EJ, Branford OEA. *Genetics for the Animal Sciences*. United States of America: Freeman and Company, 1987.
- Vandame R. Importance de l'hybridation de l'hôte dans la tolérance à un parasite. Cas de l'acarien parasite *Varroa jacobsoni* chez les races d'abeilles *Apis mellifera* européenne et africanisée au Mexique, Ph. D. Dissertation, Université Claude Bernard Lyon I, France, 1996.
- Vázquez CR. Resultados y perspectivas de la campaña nacional contra la varroosis de las abejas. *Memorias del XI Seminario Americano de Apicultura*; 1997 agosto 7-10; Acapulco (Guerrero) México. México (DF): Unión Nacional de Apicultores, 1997 83-90.
- Waite R, Brown M, Thompson H. Hygienic Behavior in honey bees in the UK: a preliminary study. *Bee World* 2003; 84 (1): 19-26.
- Wallner A, Beobachtungen natürlicher Varroa-abwehrreaktionen in meinen bienenvolkern. *Imerfreund* 1990; 9: 4-5.

6 CUADROS Y FIGURAS

Cuadro 1: Matriz de relaciones genéticas y coeficientes de consanguinidad para las colonias experimentales entre y dentro de los grupos genéticos.

♀	—	—	3	3	4	4	3	3	4	4	AB	AB	AB	AB
♂	—	—	3	3	4	4	4	4	3	3	3	3	4	4
	3	4	AA ₁	AA ₂	BB ₁	BB ₂	AB ₁	AB ₂	BA ₁	BA ₂	RCA ₁	RCA ₂	RCB ₁	RCB ₂
3	1	0	1	1	0	0	0.5	0.5	0.5	0.5	0.75	0.75	0.25	0.25
4		1	0	0	1	1	0.5	0.5	0.5	0.5	0.25	0.25	0.75	0.75
AA ₁			1.5	1	0	0	0.5	0.5	0.5	0.5	0.75	0.75	0.25	0.25
AA ₂				1.5	0	0	0.5	0.5	0.5	0.5	0.75	0.75	0.25	0.25
BB ₁					1.5	1	0.5	0.5	0.5	0.5	0.25	0.25	0.75	0.75
BB ₂						1.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.25	0.25	0.75	0.75
AB ₁							1	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
AB ₂								1	0.5	0.5	0.75	0.75	0.75	0.75
BA ₁									1	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
BA ₂										1	0.5	0.5	0.5	0.5
RCA ₁											1.25	0.75	0.5	0.5
RCA ₂												1.25	0.5	0.5
RCB ₁													1.25	0.75
RCB ₂														1.25

3 = Colonia que dio origen a las reinas y zánganos de alto comportamiento de acicalamiento

4 = Colonia que dio origen a las reinas y zánganos de bajo comportamiento de acicalamiento

Cuadro 2. Efectos genéticos estimados para el tiempo en que las abejas iniciaron el comportamiento de acicalamiento como respuesta a la presencia del ácaro en sus cuerpos.

Modelo	R²	F	P	Estimador ± E.E	t	P
Aditivo	0.95	27.96	<0.05	0.2189±0.03	7.37	<0.05
Dominancia				0.0725±0.06	1.30	>0.05
Aditivo	0.92	46.31	<0.01	0.2189±0.03	6.80	<0.05
Dominancia	0.03	0.12	>0.05	0.0725±0.21	0.34	>0.05

Cuadro 3 Parámetros genéticos estimados para el tiempo en que las abejas iniciaron el comportamiento de acicalamiento como respuesta a la presencia del ácaro en sus cuerpos.

Parámetros	Estimador \pm E.E.	t	P
Varianza ambiental	0.5489 \pm 0.007	74.10	<0.01
Varianza aditiva	0.1535 \pm 0.031	4.88	<0.01
Varianza dominancia	-0.0736 \pm 0.023	-3.14	>0.05
Heredabilidad	0.22		

Cuadro 4. Efectos genéticos para el crecimiento poblacional de *V. destructor* medido a través del porcentaje de infestación en abejas adultas.

Modelo	R²	F	P	Estimador ± E.E	t	P
Aditivo	0.28	4.85	<0.05	0.0874±0.18	0.48	>0.05
Dominancia				0.7291±0.23	-3.10	<0.05
Aditivo	0.002	0.05	>0.05	0.0470±0.21	0.22	>0.05
Dominancia	0.27	9.76	<0.01	-0.7211±0.23	-3.12	<0.05

Cuadro 5. Efectos genéticos para el crecimiento poblacional de *V. destructor* medido a través del total de ácaros recuperados en el piso de las colmenas durante una semana.

Modelo	R²	F	P	Estimador ± E.E	t	P
Aditivo	0.20	3.46	<0.05	0.9227±0.41	2.24	<0.05
Dominancia				-0.7910±0.51	-1.54	>0.05
Aditivo	0.13	4.34	<0.05	0.8761±0.42	2.08	<0.05
Dominancia	0.05	1.68	>0.05	-0.7271±0.54	-1.30	>0.05

Cuadro 6. Media \pm error estándar del porcentaje total de ácaros lesionados, porcentaje de ácaros lesionados en patas y porcentaje de ácaros lesionados en idiosoma.

	Porcentaje total de ácaros lesionados	Porcentaje de ácaros lesionados en patas	Porcentaje de ácaros lesionados en idiosoma
AA	62.77 \pm 6.84 ^a	58.35 \pm 6.80 ^a	38.50 \pm 6.44 ^a
AB	51.93 \pm 5.30 ^{ab}	47.16 \pm 5.27 ^{ab}	25.19 \pm 5.00 ^a
BA	43.73 \pm 4.04 ^b	39.14 \pm 4.10 ^b	25.86 \pm 3.80 ^a
BB	36.83 \pm 6.43 ^b	31.86 \pm 6.40 ^b	15.11 \pm 6.05 ^a

Letras diferentes dentro de la misma columna indican diferencias significativas entre las medias de los grupos ($P < 0.05$).

Cuadro 7. Efectos genéticos estimados del comportamiento de acicalamiento medido de forma indirecta a través del porcentaje total de ácaros lesionados.

Modelo	R²	F	P	Estimador ± E.E	t	P
Aditivo	0.93	6.95	>0.05	-11.45±3.11	-3.68	>0.05
Dominancia				-2.55±4.40	-0.58	>0.05
Aditivo	0.91	20.29	<0.05	-11.45±2.54	-4.50	<0.05
Dominancia	0.02	0.05	>0.05	-2.55±11.87	-0.21	>0.05

Cuadro 8. Efectos genéticos estimados del comportamiento de acicalamiento medido de forma indirecta a través del porcentaje de ácaros lesionados en patas.

Modelo	R²	F	P	Estimador ± E.E	t	P
Aditivo	0.93	6.82	>0.05	-11.86±3.23	-3.67	>0.05
Dominancia				-2.10±4.57	-0.46	>0.05
Aditivo	0.92	22.23	<0.05	-11.85±2.51	-4.72	<0.05
Dominancia	0.01	0.03	>0.05	-2.09±12.29	-0.17	>0.05

Cuadro 9. Efectos genéticos estimados del comportamiento de acicalamiento medido de forma indirecta a través del porcentaje de ácaros lesionados en el idiosoma.

Modelo	R²	F	P	Estimador ± E.E	t	P
Aditivo	0.99	1060.66	<0.05	-11.90±0.26	-45.49	<0.05
Dominancia				-2.65±0.39	-7.18	>0.05
Aditivo	0.98	78.67	<0.05	-11.88±1.34	-8.87	<0.05
Dominancia	0.02	0.0499	>0.05	-2.56±11.88	-0.22	>0.05

Cuadro 10. Media \pm error estándar del porcentaje de celdas en las que las abejas removieron el opérculo y el porcentaje de celdas en donde se removió a la cría muerta.

	Celdas en las que se removió el opérculo	Celdas en donde se removió a la cría muerta
AA	51.17 \pm 5.42 ^a	31.80 \pm 6.01 ^b
AB	52.18 \pm 5.02 ^a	38.38 \pm 5.57 ^b
BA	61.25 \pm 3.46 ^a	53.64 \pm 3.84 ^a
BB	50.28 \pm 5.02 ^a	35.86 \pm 5.56 ^b

Letras diferentes dentro de la misma columna indican diferencias significativas entre las medias ($P < 0.05$). Las pruebas estadísticas fueron realizadas con datos transformados mediante la función arco seno- raíz cuadrada. Los valores en la tabla corresponden a datos no transformados.

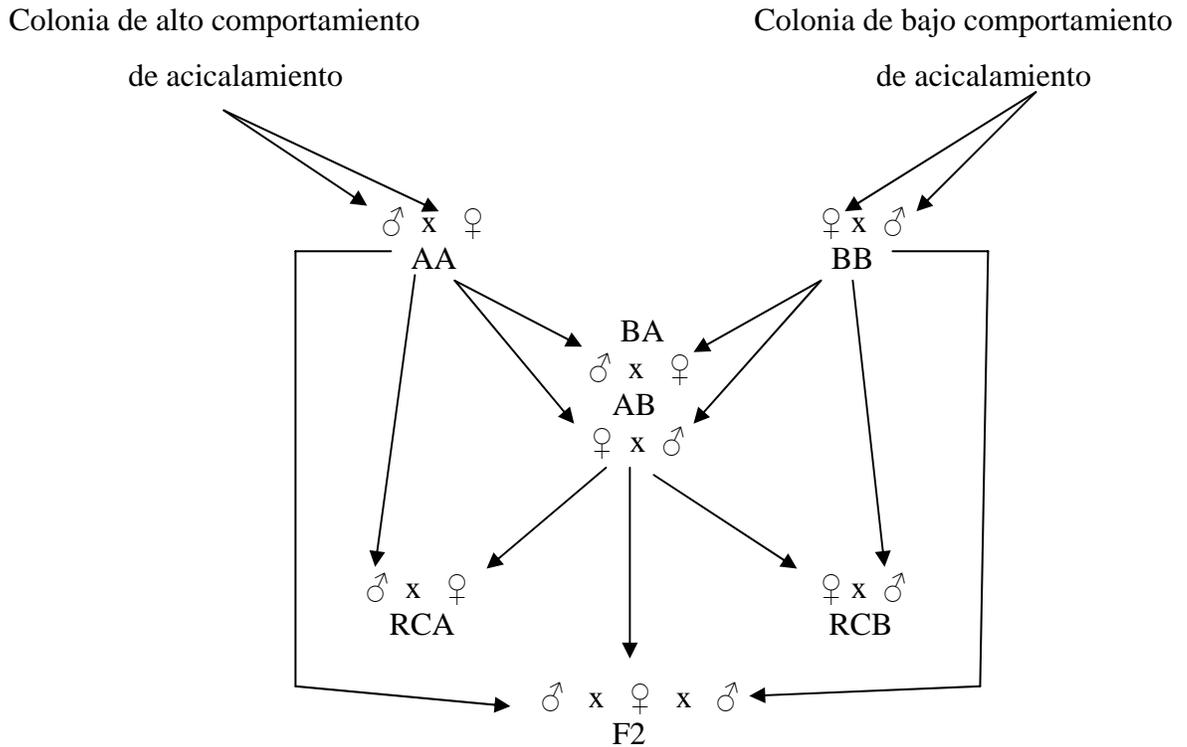


Figura 1: Esquema de cruces para generar a los grupos experimentales formados por colonias de alto comportamiento de acicalamiento (AA), colonias de bajo comportamiento de acicalamiento (BB), colonias híbridas formadas por la cruce de una reina de alto acicalamiento con un zángano de bajo acicalamiento (AB), colonias híbridas formadas por la cruce de una reina de bajo acicalamiento con un zángano de alto acicalamiento (BA), colonias retrocruzadas hacia alto nivel alto comportamiento de acicalamiento (RCA), colonias retrocruzadas hacia bajo comportamiento de acicalamiento (RCB) y colonias F2.

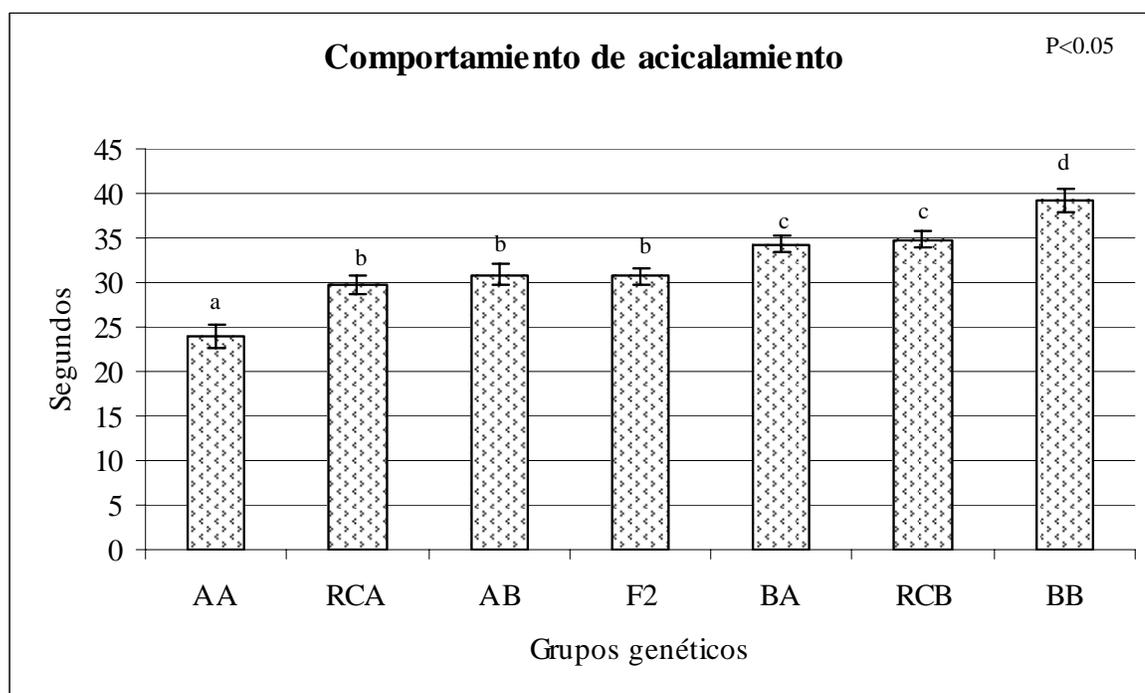


Figura 2. Media de cuadrados mínimos \pm error estándar del tiempo en que las abejas realizaron el comportamiento de acicalamiento como respuesta al ácaro *V. destructor*, de colonias de alto comportamiento de acicalamiento (AA), colonias de bajo comportamiento de acicalamiento (BB), colonias híbridas formadas por la cruce de una reina de alto acicalamiento con un zángano de bajo acicalamiento (AB), colonias híbridas formadas por la cruce de una reina de bajo acicalamiento con un zánganos de alto acicalamiento (BA), colonias retrocruzadas hacia alto nivel alto comportamiento de acicalamiento (RCA), colonias retrocruzadas hacia bajo comportamiento de acicalamiento (RCB) y colonias F2. Letras distintas indican diferencias significativas entre las medias de los grupos ($P < 0.05$). Los análisis estadísticos se realizaron con datos transformados mediante la función logaritmo natural. Los valores de la grafica corresponden a datos no transformados.

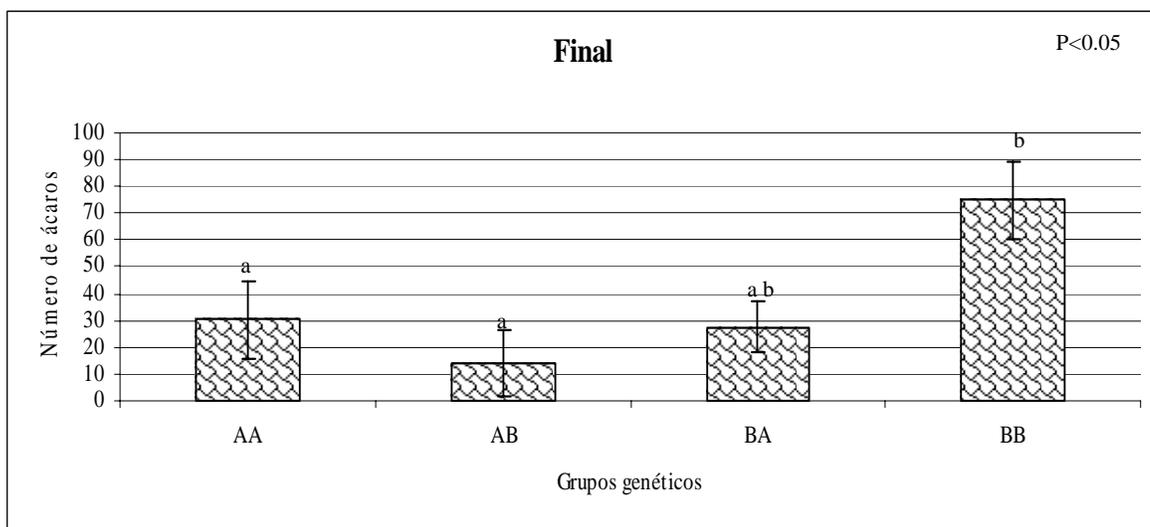
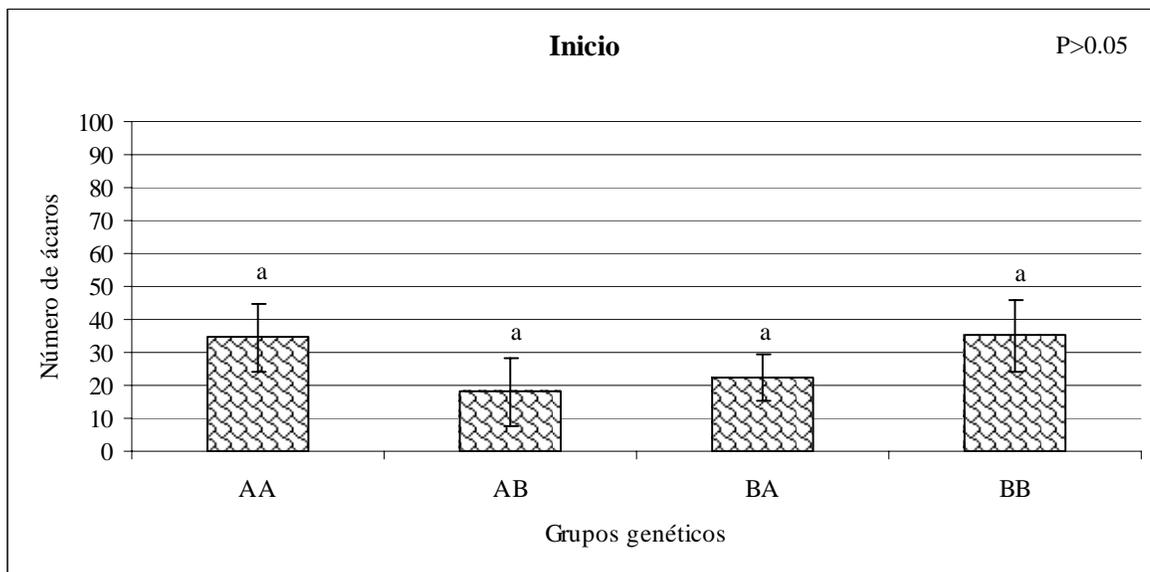


Figura 3. Media \pm error estándar para el número de ácaros recuperados en el piso de la colmena durante una semana, al inicio y al final del periodo de estudio de los grupos de alto acicalamiento (AA), bajo acicalamiento (BB) y los híbridos recíprocos (AB y BA). Letras distintas indican diferencias significativas entre las medias de los grupo dentro de cada muestreo ($P < 0.05$). Las pruebas estadísticas fueron realizadas con datos transformados con la función de logaritmo natural. Los valores de la grafica corresponden a datos no transformados.

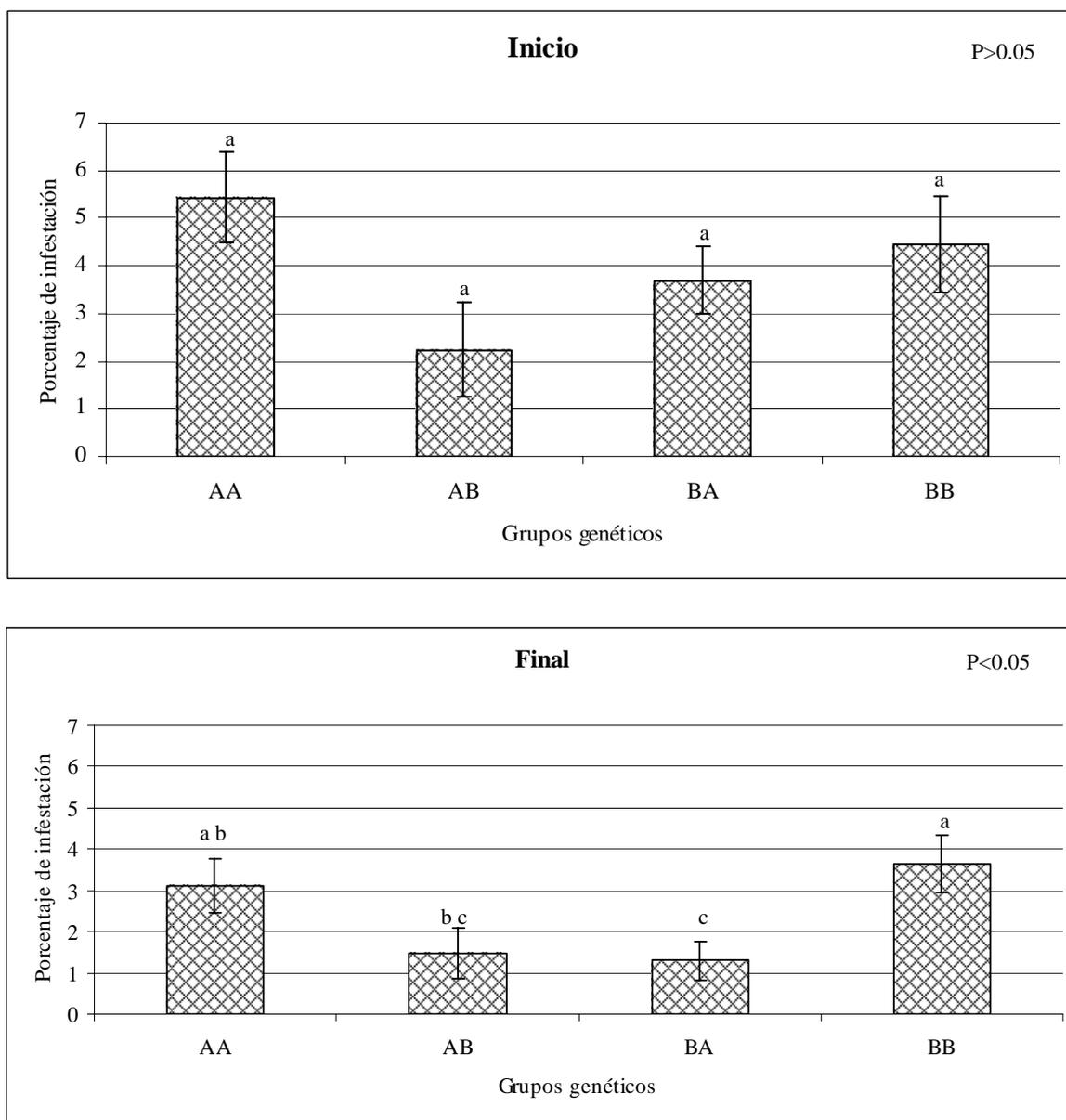


Figura 4. Media \pm error estándar para el porcentaje de infestación en abejas adultas, al inicio y al final del periodo de estudio de los grupos de alto acicalamiento (AA), bajo acicalamiento (BB) y los híbridos recíprocos (AB y BA). Letras distintas indican diferencias significativas entre las medias de los grupo dentro de cada muestreo ($P<0.05$). Las pruebas estadísticas fueron realizadas con datos transformados con la función de raíz cuadrada. Los valores de la grafica corresponden a datos no transformados.

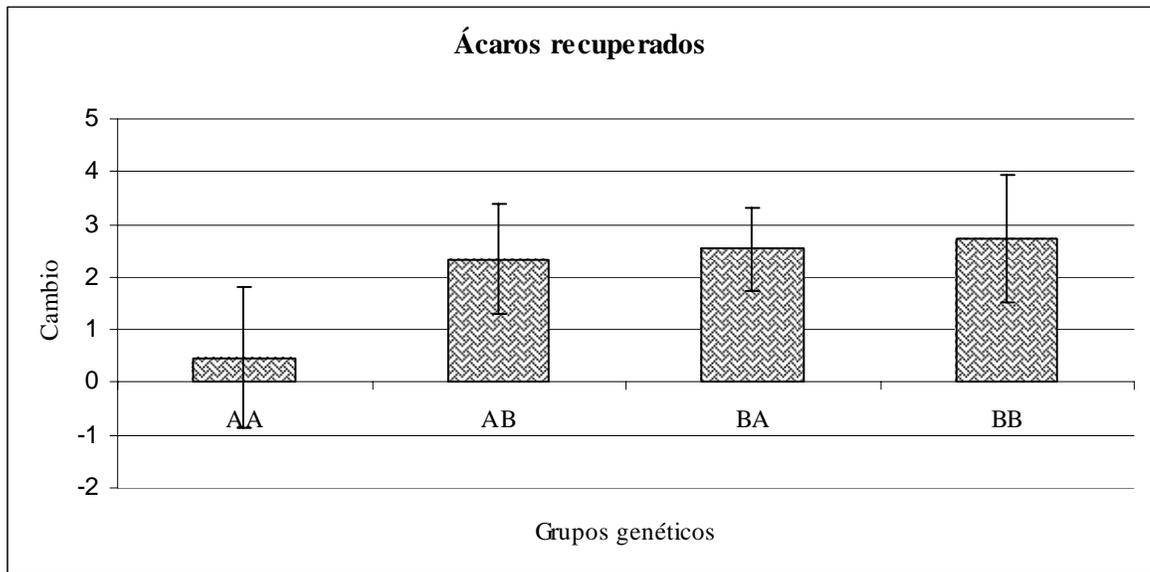


Figura 5. Media \pm error estándar del cambio en los niveles de infestación para el número de ácaros recuperados en el piso de la colmena durante una semana, para un período de estudio de 60 días; de los grupos de alto acicalamiento (AA), bajo acicalamiento (BB) y los híbridos recíprocos (AB y BA). Las colonias de abejas con un valor menor a uno, tuvieron una disminución en la población de ácaros. Las colonias con un valor igual a uno, no presentaron cambio en los niveles de infestación. Las colonias con un valor mayor a uno tuvieron un incremento en la población de ácaros.

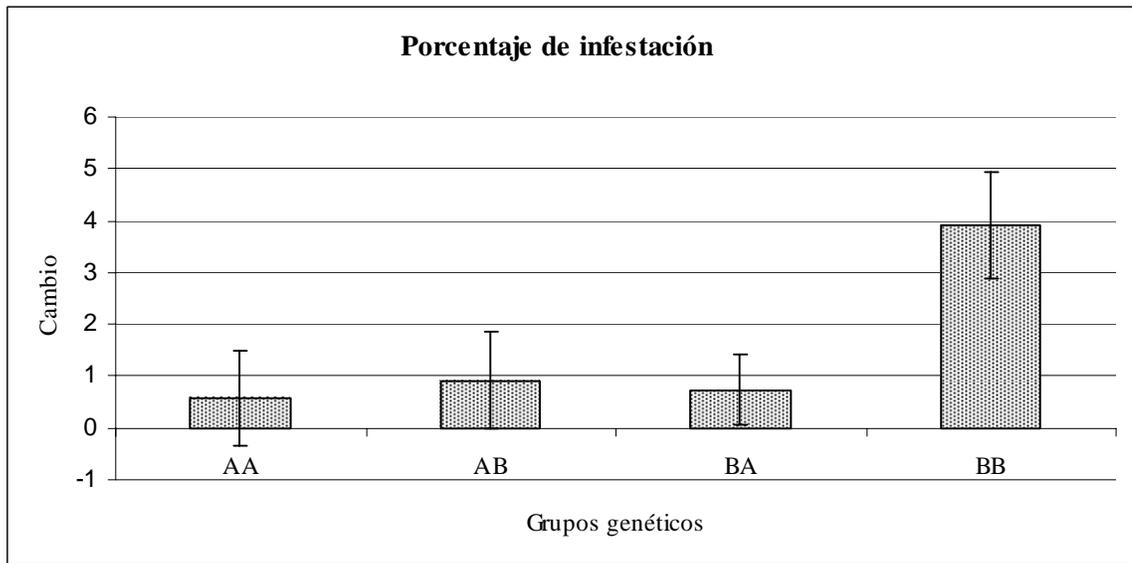


Figura 6. Media \pm error estándar del cambio en los niveles de infestación para el porcentaje de infestación en abejas adultas para un período de estudio 60 días; de los grupos de alto acicalamiento (AA), bajo acicalamiento (BB) y los híbridos recíprocos (AB y BA). Las colonias de abejas que con un valor menor a uno, tuvieron una disminución en la población de ácaros. Las colonias con un valor igual a uno, no presentaron cambio en los niveles de infestación. Las colonias con un valor mayor a uno tuvieron un incremento en la población de ácaros.