



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**MAESTRÍA EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN
Y DE LA SALUD ANIMAL**

**ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS PARA PRODUCCIÓN
DE MIEL, LONGITUD DEL ALA ANTERIOR Y CARACTERÍSTICAS
ASOCIADAS AL COMPORTAMIENTO DEFENSIVO DE COLONIAS
DE ABEJAS *Apis mellifera*L.**

T E S I S

PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS

P R E S E N T A

MIGUEL ANGEL MUÑOZ SANDOVAL

TUTOR

**MIGUEL E. ARECHAVALETA VELASCO
COMITÉ TUTORAL**

**HUGO MONTALDO VALDENEGRO
MOISES MONTAÑO BERMUDEZ**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis 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.

DEDICATORIA

A Dios por el regalo de la vida y la salud y por permitirme alcanzar un objetivo más.

A mis Padres Alfonso Muñoz López y Yolanda Sandoval Luna que siempre me han brindado su apoyo económico y moral. De ustedes siempre he tenido amor, cariño, respeto, sabio consejo y la libertad para tomar mis propias decisiones. Gracias por todas las enseñanzas, el sacrificio y ejemplo que me han dado.

A mis hermanos por estar conmigo siempre, gracias por su ánimo y apoyo.

A mis amigos que nunca dejaron de confiar en mí, volviéndose en parte de mi familia.

A mi padrino por todo su apoyo incondicional, es un ejemplo de vida para mí, gracias por todos los consejos.

A J.R.H. te has convertido una persona muy importante en mi vida.

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero afecto y gratitud al Dr. Miguel E. Arechavaleta Velasco por su gran apoyo, paciencia y enseñanza durante este tiempo y por participar directa e indirectamente en mi formación profesional.

A los doctores Hugo H. Montaldo Valdenegro y Moisés Montaña Bermúdez, por sus comentarios, sugerencias y apoyo en la elaboración de este trabajo.

A los miembros del jurado: Dr. Carlos G. Vázquez P., Dra. Laura G. Espinosa M., Dr. Felipe de Jesús Ruiz L., M.A. Liborio Carrillo M. y al Dr. Miguel E. Arechavaleta V.

A los maestros y compañeros del departamento de genética y bioestadística de la FMVZ de la UNAM que estuvieron presentes durante el desarrollo de mi trabajo.

A los maestros y compañeros del departamento de abejas de la FMVZ de la UNAM que estuvieron al tanto de mi trabajo y desarrollo académico.

Al MVZ. Carlos A. Robles Ríos y al Sr. Eusebio Sánchez por su ayuda y apoyo durante el trabajo de campo.

Y al final pero no menos importante, a todas aquellas personas que me ayudaron de una u otra manera en el desarrollo y conclusión de este trabajo.

CONTENIDO

RESUMEN.....	iii
ABSTRACT.....	iv
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Justificación.....	7
1.2. Objetivos.....	7
1.3. Hipótesis.....	8
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
2.1. Localización del área de estudio.....	9
2.2. Población experimental.....	9
2.3. Producción de miel.....	9
2.4. Comportamiento defensivo.....	10
2.5. Longitud del ala anterior.....	10
2.6. Análisis estadístico.....	11
2.6.1. Coeficiente de relación aditiva promedio.....	11
2.6.2. Heredabilidad.....	11
2.6.2.1. Producción de miel.....	12
2.6.2.2. Características asociadas a comportamiento defensivo y longitud promedio del ala anterior.....	13
2.6.2.3. Correlaciones fenotípicas y genéticas.....	13
3. RESULTADOS.....	15
3.1. Estadística descriptiva.....	15
3.2. Número de apareamientos efectivos.....	15
3.3. Coeficiente de relación aditiva promedio de abejas obreras de colonias de una familia.....	15
3.4. Componentes de varianza y heredabilidades.....	15
3.4.1. Producción de miel.....	15
3.4.2. Características asociadas al comportamiento defensivo.....	16
3.4.3. Longitud promedio del ala anterior.....	16

3.5. Correlaciones fenotípicas y genéticas.....	16
3.5.1. Correlaciones fenotípicas.....	16
3.5.2. Correlaciones genéticas.....	17
4. DISCUSIÓN.....	19
5. CONCLUSIONES.....	23
6. LITERATURA CITADA.....	24
7. CUADROS.....	31

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Número de colonias y distribución de los apiarios en las diferentes zonas ambientales clasificadas de acuerdo a la altura sobre el nivel del mar y tipo de vegetación. El total de colonias de la población experimental es de n=289.....	31
Cuadro 2. Estadísticos descriptivos para las características: producción de miel, tendencia de las abejas a correr, tendencia de las abejas volar, tendencia de las abejas chocar, tendencia de las abejas picar y longitud promedio del ala anterior de las abejas de la colonia.....	32
Cuadro 3. Referencias bibliográficas y estimaciones publicadas del número de apareamientos efectivos realizados por una abeja reina en fecundación natural.....	33
Cuadro 4. Componentes de varianza y heredabilidades (\pm EE) para las características producción de miel, tendencia de las abejas a correr, tendencia a volar, tendencia a chocar, tendencia a picar y longitud promedio del ala anterior.....	34
Cuadro 5. Correlaciones fenotípicas (\pm EE) para las características producción de miel, tendencia de las abejas a correr, a volar, a chocar, a picar y longitud promedio del ala anterior.....	35
Cuadro 6. Correlaciones genéticas (\pm EE) para las características producción de miel, tendencia de las abejas a correr, a volar, a chocar, a picar y longitud promedio del ala anterior	36

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue estimar parámetros fenotípicos y genéticos para la producción de miel, para la longitud promedio del ala anterior y para características asociadas al comportamiento defensivo de las colonias de abejas como son la tendencia de las abejas a correr, a volar, a chocar y a picar. Se estableció una población experimental de 289 colonias encabezadas por reinas medias hermanas de 24 familias pertenecientes a tres líneas del programa de mejoramiento genético apícola del INIFAP. Las colonias experimentales se ubicaron en 17 apiarios localizados en los municipios de Villa Guerrero, Coatepec de Harinas e Ixtapan de la Sal en el Estado de México. Los componentes de varianza se estimaron con el método de Máxima Verosimilitud Restringida (REML) mediante modelos univariados y bivariados. Se estimó una heredabilidad de 0.38 ± 0.31 para la producción de miel y de 0.50 ± 0.33 para la tendencia de las abejas a correr. Se detectaron correlaciones fenotípicas entre las características asociadas al comportamiento defensivo en un rango de 0.79 a 0.93, así como correlaciones entre la longitud promedio del ala anterior de las abejas y características asociadas al comportamiento defensivo en un rango de -0.08 a -0.12. Se estimaron correlaciones genéticas de 0.80 ± 0.23 y 0.97 ± 0.12 entre la tendencia de las abejas a volar con su tendencia a correr y a chocar, respectivamente. Los parámetros estimados permitirán el diseño de programas de selección más eficientes en abejas melíferas.

Palabras clave: *Apis mellifera* L. / parámetros genéticos / heredabilidad / correlaciones fenotípicas / correlaciones genéticas/ producción de miel / comportamiento defensivo / longitud promedio del ala anterior.

ABSTRACT

The objective of this study was to estimate phenotypic and genetic parameters for honey production, average forewing length and characteristics associated with defensive behavior of honey bee colonies such as the tendency of the bees to run, to fly, to hit, and to sting. An experimental population of 289 colonies headed by half sister queens of 24 families that belong to three the lines of the honey bee breeding program of INIFAP. Experimental colonies were placed in 17 apiaries located in Villa Guerrero, Coatepec de Harinas and Ixtapan de la Sal in the State of Mexico. Variance components were estimated using a restricted maximum likelihood procedure (REML) with both single-trait and two-trait models. A heritability of 0.38 ± 0.31 was estimated for honey production and a heritability of 0.50 ± 0.33 for the tendency of the bees to run. Phenotypic correlations were detected between the characteristics associated with defensive behavior of the colonies in a range of 0.79 to 0.93, and between the average forewing length and characteristics associated with defense behavior in a range of -0.08 a -0.12. A genetic correlation of 0.80 ± 0.23 was estimated between the tendency of the bees to fly and the tendency of the bees to run and a genetic correlation of 0.97 ± 0.12 was estimated between the tendency of the bees to fly and the tendency of the bees to hit. The parameters that were estimated will be useful in the design of honey bee breeding programs.

Keywords: *Apis mellifera* L. / Genetic parameters / heritability / phenotypic correlations / genetic correlations / honey production / defensive behavior / average forewing length.

1. INTRODUCCIÓN

La apicultura es una actividad importante en México ya que es una de las tres principales fuentes generadoras de divisas del sector pecuario. Nuestro país es el quinto productor y el tercer exportador de miel en el mundo. El inventario apícola nacional es de 1'787,478 colmenas que son propiedad de aproximadamente 40,000 apicultores (SAGARPA-SIAP, 2008). En el año 2008 se produjeron 59,682 toneladas de miel con un valor estimado de 1,399 millones de pesos (SAGARPA-SIAP, 2008a). De la producción total de miel en ese año, 47,222 toneladas (79%) se destinaron a la exportación, con un valor estimado de 74 millones de dólares (SAGARPA-SIAP, 2008b). Además la apicultura contribuye a la polinización de cultivos y plantas silvestres, ayudando a mantener el equilibrio ecológico y a mejorar la producción agrícola. Se ha estimado que el valor de la polinización que realizan las abejas en la agricultura en México es más de 2,000 millones de dólares al año (Guzmán-Novoa, 1996).

En la actualidad uno de los principales problemas que enfrenta la apicultura en nuestro país es la africanización de las colonias. Las abejas africanizadas son producto del cruzamiento de abejas de origen africano (*Apis mellifera scutellata*) y de abejas de origen europeo (*Apis mellifera mellifera*, *Apis mellifera ligústica*, *Apis mellifera cárnica* y *Apis mellifera caucásica*), que se originaron en Brasil cuando en 1956 se introdujeron abejas de origen africano como parte de un programa de mejoramiento genético (Kerr, 1967). Las abejas africanas se cruzaron con las abejas locales de origen europeo generando al híbrido denominado abeja africanizada que se dispersó a través de Sudamérica y Centroamérica, llegando a México en 1986 (Moffett *et al.*, 1987) y a Estados Unidos de Norteamérica en 1990 (Sudgen y Williams, 1991).

Las abejas africanizadas tienen etapas de desarrollo más cortas (Winston, 1991) y tasas reproductivas más altas que las abejas europeas (Fletcher 1991,

Otis 1991) lo que se traduce en una alta producción de enjambres, además producen más zánganos, sus obreras pecorean a una menor edad (Winston, 1988) y son menos exigentes para los sitios de anidación que las abejas de origen europeo (Winston *et al.*, 1981).

Las abejas africanizadas tienen un alto comportamiento defensivo (Stort 1975a, Collins *et al.* 1982, Guzmán-Novoa y Page 1993 y 1994a), una alta tendencia a enjambrar (Otis, 1980) y a evadir (Winston *et al.*, 1979). Las abejas africanizadas son más pequeñas (Daly y Balling 1978, Otis 1980) y existen reportes de que producen menos miel que las de origen europeo (Guzmán-Novoa y Uribe-Rubio, 2004).

La africanización de las abejas ha causado un aumento en el comportamiento defensivo de las colonias lo que ha provocado que la producción de miel disminuya debido a que los apicultores han abandonado la actividad o han reducido el número de colmenas que manejan (Guzmán-Novoa, 1996). Desde el punto de vista económico, la africanización ha ocasionado que la actividad sea menos rentable debido al aumento en los costos de producción asociado a las prácticas que los apicultores han tenido que implementar para el manejo de este tipo de abejas (Guzmán-Novoa y Page, 1994).

El comportamiento defensivo de una colonia es una característica heredable (Stort 1975a, Collins *et al.* 1984) que presenta efectos de dominancia, ya que el comportamiento defensivo de las abejas producto de la cruce de abejas europeas con africanizadas es similar al de sus progenitoras africanizadas (Guzmán-Novoa y Page 1994a, DeGrandi-Hoffnam *et al.* 1998, Guzmán-Novoa *et al.* 2002) y se ha sugerido que la dominancia puede ser atribuida a efectos paternos de origen africanizado (Guzmán-Novoa *et al.*, 2005). La intensidad de la reacción defensiva de las abejas se debe a efectos genéticos (Stort 1975 y 1975a, Collins *et al.* 1982, Breed *et al.* 1990, Guzmán-Novoa y Page 1993 y 1994a,

DeGrandi-Hoffman *et al.* 1998, Hunt *et al.* 1998, Arechavaleta-Velasco *et al.* 2003), a efectos ambientales (Breed y Rogers 1991, Downs y Ratnieks 2000) y a las interacciones que existen entre los individuos de una colonia (Breed *et al.* 1990, Breed y Rogers 1991, Arechavaleta-Velasco y Hunt 2003, Hunt *et al.* 2003, Breed *et al.* 2004).

Se han propuesto varios modelos que tratan de explicar el comportamiento defensivo de una colonia como una secuencia de acciones realizadas por grupos especializados de abejas que culmina con el aguijoneo (Stort 1975, Collins *et al.* 1982, Breed *et al.* 1990). El modelo más aceptado es el propuesto por Breed *et al.* (1990) en el que se divide el comportamiento defensivo de una colonia de acuerdo a las tareas que realizan dos grupos de abejas obreras: las guardianas y las aguijoneadoras. Tanto las abejas guardianas como las aguijoneadoras siguen una secuencia organizada de acciones que culmina con el ataque, en la que cada evento representa un grado mayor en la respuesta defensiva de la colonia dependiendo de la intensidad del estímulo y del umbral de respuesta de las abejas, ambos factores están determinados por efectos genéticos y ambientales.

Se han hecho estimaciones para algunos parámetros genéticos de características asociadas al comportamiento defensivo de las abejas. Collins *et al.* (1984) estimaron la heredabilidad para la sensibilidad de las abejas a la feromona de alarma, en la que midieron por medio de una prueba de laboratorio la reacción inicial en abejas obreras europeas, africanas y africanizadas al isopentil acetato (IPA), un componente de la feromona de la alarma, obteniendo estimaciones de la heredabilidad de 0.05 ± 0.01 , 0.12 ± 0.01 y 0.04 ± 0.01 para cada grupo respectivamente, mientras que para el tiempo de reacción las estimaciones fueron de 1.28 ± 0.04 , 0.31 ± 0.01 y 0.83 ± 0.01 para los mismos grupos; estos mismos autores estimaron heredabilidades para nueve características asociadas al comportamiento defensivo medidas a partir de pruebas de campo en los tres grupos, que variaron de 0.1 a 0.93.

La producción de miel es una característica compleja que está determinada por efectos genéticos y ambientales. Se han obtenido resultados contradictorios al comparar la capacidad de producción de miel de abejas europeas y africanizadas. Kerr (1967) estableció que las abejas africanizadas son más productivas, sin embargo Rinderer *et al.* (1985) concluyeron que las europeas producen más miel, mientras que Spivak *et al.* (1989) no encontraron diferencias significativas entre estos dos grupos. Un estudio realizado en México por Guzmán-Novoa y Uribe-Rubio (2004) indica que las abejas europeas producen más miel que las abejas africanizadas, mientras que Arechavaleta-Velasco *et al.* (2005) en otro estudio también en México no encontraron diferencias significativas entre estos dos grupos de abejas.

Las estimaciones realizadas para la heredabilidad de la producción de miel varían entre 0.23 y 0.75 (Pirchner *et al.* 1962, Soller y Bar-Cohen 1967, El-Banby 1969, Bar-Cohen *et al.* 1978). Collins *et al.* (1984) estimaron heredabilidades para la producción de miel con un rango de 0.20 a 0.92 a partir de datos obtenidos en pruebas de laboratorio. En algunos de estos estudios se calcularon correlaciones fenotípicas de 0.34 a 0.86 y genéticas de 0.77 a 1.12 entre el desarrollo de la cría y la producción de miel (Soller y Bar-Cohen 1967, El-Banby 1969, Bar-Cohen *et al.* 1978).

Se sabe que la producción de miel y el tamaño de la población de abejas de una colonia están relacionados ya que la cantidad de abejas pecoreadoras aumenta proporcionalmente con el tamaño de la población de abejas de la colonia (Farral 1937, Moeller 1961, Szabo 1982, Woyke 1984, Szabo y Lefkovitch 1989). Se ha demostrado que existe una correlación positiva entre el tamaño de población de las colonias de abejas y la producción de miel, Farral (1937) estimó esta correlación en 0.93 y Mostajeran *et al.* (2006) en 0.41. También se encontró una correlación de 0.70 entre la tasa de postura de la reina y la producción de miel (Cale y Gowen, 1956).

Las abejas africanizadas son más pequeñas que las europeas. El análisis de algunas características morfológicas de las abejas permite distinguir abejas africanizadas y abejas europeas. La longitud del ala anterior es la característica más utilizada para determinar el tamaño de las abejas y diferenciar a los dos grupos. Algunos estudios han observado que el comportamiento defensivo y el tamaño de las abejas en zonas africanizadas tienen una correlación negativa, Guzmán-Novoa y Page (1999) estimaron una correlación fenotípica de -0.54 entre el número de aguijones depositados por las abejas de una colonia y la longitud del ala anterior de las abejas de la colonia, sin embargo la producción de miel no está relacionada fenotípicamente ni con el tamaño de las abejas ni con su comportamiento defensivo (Uribe-Rubio *et al.*, 2003).

Oldroyd *et al.* (1991) realizaron estimaciones de la heredabilidad para la longitud del ala anterior tanto para abejas europeas como para africanizadas, obteniendo estimaciones de 0.48 ± 0.24 y 0.63 ± 0.23 para estos dos grupos respectivamente. Mientras que Mostajeran *et al.* (2006) estimaron una heredabilidad de 0.42 ± 0.07 en *Apis mellifera meda*.

Cuando se estima la heredabilidad para características de las abejas, surgen complicaciones como consecuencia de las diferencias morfológicas, fisiológicas y de comportamiento que existen entre los individuos que constituyen a una colonia ya que la colonia se considera como la unidad de selección (Rinderer 1977, Collins *et al.* 1984). La principal complicación surge por el hecho de que muchas características de valor económico como la producción de miel y el comportamiento defensivo, son afectadas por la combinación de la actividad de las abejas obreras y de la reina (Bienefeld y Pirchner, 1990).

La variabilidad genética de las obreras que forman a una colonia es amplia debido a que la reina se aparea con varios zánganos, de tal forma que una colonia

está formada por varias familias de obreras medias hermanas que comparten la misma madre pero diferentes padres. Debido a que los zánganos son haploides y producen espermatozoides genéticamente iguales, los miembros de una misma familia, hijas de la reina y del mismo zángano, comparten en promedio el 75% de sus genes por descendencia, mientras que obreras de diferentes familias, hijas de la reina pero de diferentes zánganos, comparten en promedio el 25% de sus genes por descendencia, asimismo, las obreras de dos familias pueden compartir en promedio el 50% de sus genes si los zánganos que dan origen a las familias son hermanos, de tal forma que la relación genética entre las obreras de una misma colonia pueda ser de 0.25, 0.50 ó 0.75 (Page y Laidlaw, 1988).

El número promedio de apareamientos efectivos de una reina se define como el número de zánganos no emparentados que contribuyen con cantidades iguales de semen en cualquier momento de la fertilización. El número promedio de apareamientos efectivos de una reina se ha estimado en: 9.8 (Taber y Wendel, 1958), 17.30 (Adams *et al.*, 1977), 12.4 ± 2.20 (Estoup *et al.*, 1994), 5.39 ± 3.94 , 11.79 ± 1.11 y 11.93 ± 2.43 (Neumann *et al.*, 1999), 20.01 ± 2.05 (Neumann y Moritz, 2000), 11.6 ± 7.90 (Tarpay *et al.*, 2004), 17.2 ± 10.90 (Jensen *et al.*, 2005) y 20.09 ± 1.73 (Kraus *et al.*, 2005); con una estimación de la heredabilidad para esta característica de 0.26 ± 0.10 (Kraus *et al.*, 2005).

La heredabilidad de características expresadas por las colonias puede ser estimada utilizando ecuaciones para calcular la relación de parentesco promedio entre las abejas obreras de una colonia, tomando en cuenta el número de zánganos con los que se aparea la reina y el parentesco entre estos zánganos (Oldroyd y Moran, 1983). Algunos trabajos han estimado el coeficiente de relación promedio entre los individuos de una colonia en 0.296 ± 0.009 (Estoup *et al.*, 1994) y 0.28 ± 0.02 (Neumann y Moritz, 2000) ambas estimaciones bajo condiciones de apareamiento libre.

1.1. Justificación

Una alternativa para contrarrestar los efectos negativos de la africanización de las abejas sobre la producción de miel y el comportamiento defensivo es el mejoramiento genético. En México, el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) desarrolla un programa de mejoramiento genético, a partir del cual se han generado tres líneas de abejas, seleccionadas para alta producción de miel y bajo comportamiento defensivo. Dos de las líneas se mantienen bajo un programa de selección masal en una población cerrada, mientras que la otra línea se mantiene bajo un programa de selección masal en población semi-cerrada (Arechavaleta-Velasco *et al.*, 2006).

Debido a que la africanización de las colonias de abejas afecta negativamente tanto a la producción de miel como al comportamiento defensivo de las colonias y que el establecer programas de mejoramiento genético se plantea como una alternativa para contrarrestar estos efectos, es importante estimar parámetros genéticos para las características producción de miel, longitud del ala anterior y comportamiento defensivo, en las poblaciones bajo selección de las líneas de abejas del programa de mejoramiento genético apícola del INIFAP.

1.2. Objetivos

- Estimar los componentes de varianza y la heredabilidad para las características producción de miel, longitud del ala anterior y características asociadas al comportamiento defensivo de las colonias, como son la tendencia de las abejas a correr, volar, picar y chocar con el apicultor.
- Estimar correlaciones fenotípicas y genéticas entre las características producción de miel, longitud del ala anterior y características asociadas al comportamiento defensivo de las colonias, como son la tendencia de las abejas a correr, volar, picar y chocar con el apicultor.

1.3. Hipótesis

- La producción de miel, la longitud del ala anterior y las características asociadas al comportamiento defensivo de las colonias, como son la tendencia de las abejas a correr, a volar, a chocar con el apicultor y a picar son características heredables.
- Existen correlaciones fenotípicas y genéticas entre la producción de miel, la longitud del ala anterior y las características asociadas al comportamiento defensivo de las colonias, como son la tendencia a correr, volar, chocar con el apicultor y picar de las colonias de abejas.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Localización del área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Fisiología y Mejoramiento Animal (CENIDFyMA) del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). Las colonias experimentales estuvieron ubicadas al suroeste del Estado de México, en los municipios de Villa Guerrero, Coatepec de Harinas e Ixtapan de la sal, situados a 18° 58' 36" de latitud norte y a 99° 38' 00" de longitud oeste, con una altitud media de 2160 msnm. El clima es templado subhúmedo (*C (w)*), con lluvias en verano y una temperatura promedio anual de 13° C. y una precipitación de 1,250 mm anuales (INEGI, 1998).

2.2. Población experimental

Se estableció una población de 289 colonias de abejas de las tres líneas del programa de mejoramiento genético apícola del INIFAP. Se generaron 24 familias de colonias encabezadas por reinas medias hermanas que se fecundaron de forma natural. Se formaron siete familias de la línea California ($n=100$), 11 familias de la línea Ontario ($n=134$) y seis familias de la línea SG ($n=55$). Las colonias se ubicaron en 17 apiarios localizados en el área de estudio, la cual fue dividida en cuatro zonas de acuerdo a la altura sobre el nivel del mar y el tipo de vegetación predominante (*cuadro 1*).

2.3. Producción de miel

Para estimar la producción de miel de cada colonia se utilizó la metodología descrita por Guzmán-Novoa y Prieto-Merlos (1997). Se registró el número de bastidores de alza con miel operculada que se cosecharon de cada colonia, se extrajo la miel de los bastidores y se cuantificó la producción total en kg. Esta cantidad se dividió entre el número total de bastidores que se cosecharon para obtener un peso promedio de miel por bastidor. Para estimar la producción de miel

en kg de cada colonia se multiplicó el número de bastidores que se cosecharon de la colonia por el peso promedio de miel por bastidor.

2.4. Comportamiento defensivo

Se evaluaron las características tendencia de las abejas a correr, volar, picar y chocar con el apicultor utilizando el método de apreciación (Arechavaleta-Velasco y Guzmán-Novoa, 1996), el cual consiste en asignar una calificación a estas características de comportamiento de las abejas en el momento en que se manipula una colonia. La calificación de las características se hizo siguiendo una escala que va del 1 al 5 en la que: 1 indica un grado muy bajo, 2 bajo, 3 medio, 4 alto y 5 muy alto. La evaluación de cada colonia se realizó abriendo la colmena en forma rutinaria sin el uso de guantes y utilizando el ahumador para introducir dos bocanadas de humo a través de la entrada de la colmena para después remover el techo, la tapa externa y las alzas. Posteriormente se aplicaron dos bocanadas de humo sobre la cámara de cría y del centro de ésta se sacaron dos bastidores, uno a la vez y se inspeccionaron como si se tratara de una revisión de rutina. Durante este procedimiento se calificó la tendencia de las abejas de la colonia a correr, picar, volar y chocar con el apicultor. La evaluación de las cuatro características la realizaron tres personas al mismo tiempo en cada colonia y las calificaciones que asignaron cada uno de ellos fueron promediadas con objeto de eliminar el efecto del evaluador, para así obtener una calificación final para cada colonia por cada una de las características asociadas al comportamiento defensivo.

2.5. Longitud del ala anterior

Para medir la longitud del ala anterior de las obreras se tomó una muestra de aproximadamente 100 abejas obreras de cada colonia en alcohol etílico al 70%. A 10 abejas de esta muestra se les desprendió el ala izquierda y se le retiró el exceso de tejido para exponer la escotadura de la vena costal. Las 10 alas se colocaron entre dos cubreobjetos de 24 x 50mm, los cubreobjetos se unieron con

pegamento de contacto. Los montajes se escanearon para generar imágenes digitales y utilizando el programa *Motic Images Plus 2.0ML*[®] (Motic China Group Co. LTD, 2004) se midió la longitud de cada una de las alas considerando la distancia entre la escotadura de la vena costal y la punta del ala en su parte distal (Noriega-Valladolid, 2008).

2.6. Análisis estadístico

2.6.1. Coeficiente de relación aditiva promedio

Para estimar el coeficiente de relación aditiva promedio entre las abejas obreras de colonias de una familia se utilizó la ecuación propuesta por Oldroyd y Moran (1983):

$$r = \left(\frac{1}{2n} \right) + t$$

Donde:

r = coeficiente de relación aditiva promedio.

n = número de apareamientos efectivos de una reina.

t = La mitad de la probabilidad de que abejas de una familia pero de diferente colonia compartan entre sí alelos de origen materno por tener como ancestro común a la misma reina madre que encabeza la familia.

Con base en esto, se obtuvo un factor que representa una aproximación a la relación genética aditiva promedio que existe entre abejas obreras de una familia pero de diferente colonia sobre el total de relaciones de parentesco establecidas por el número de zánganos con los que se apareó una reina suponiendo que estos zánganos no están relacionados entre sí.

2.6.2. Heredabilidad

Para estimar los componentes de varianza, las heredabilidades y las correlaciones fenotípicas y genéticas para producción de miel, tendencia a correr, tendencia a volar, tendencia a chocar y tendencia a picar de las colonias, así como

para la longitud del ala anterior de las abejas se utilizó el método de máxima verosimilitud restringida (REML) utilizando el programa *ASReml* (Gilmour *et al.*, 2006). Se estimó la heredabilidad para cada característica utilizando la siguiente ecuación (Falconer y Mackay, 1989).

$$h^2 = \frac{\sigma^2_F \left(\frac{1}{r}\right)}{\sigma^2_p}$$

Donde:

σ^2_p = Varianza fenotípica.

σ^2_F = Varianza de familia.

r = coeficiente de la relación aditiva promedio.

2.6.2.1. Producción de miel

El modelo lineal mixto que se utilizó para estimar los componentes de varianza de la producción de miel fue el siguiente (*modelo 1*)

$$Y_{ijkl} = \mu + Z_i + b_1(x_{ijkl} - \bar{x}_{ijkl}) + b_2(z_{ijkl} - \bar{z}_{ijkl}) + L_j + F_{k(j)} + \varepsilon_{ijkl}$$

En donde:

Y_{ijkl} = producción de miel.

μ = media de la población.

Z_i = efecto fijo de la i -ésima zona ambiental ($i=1, 2, \dots, 4$).

$b_1(x_{ijkl} - \bar{x}_{ijkl})$ = efecto de la covariable número de bastidores con cría.

$b_2(z_{ijkl} - \bar{z}_{ijkl})$ = efecto de la covariable número de bastidores con abejas.

L_j = efecto fijo de la j -ésima línea genética ($j=1, 2, 3$).

$F_{k(j)}$ = efecto aleatorio de la k -ésima familia anidada en la j -ésima línea genética ($k=1, 2, \dots, n_{k(j)}$).

ε_{ijkl} = error aleatorio.

En este modelo se incluyó el efecto de la zona ambiental, ya que la producción de miel de una colonia se ve afectada por la floración de la zona donde estén ubicadas las colmenas. Así mismo se incluyeron las variables número de bastidores con cría y el número de bastidores cubiertos con abejas en la colmena

como covariables, ya que son indicadores del tamaño de la población de abejas de la colonia y se sabe que éste influye sobre la producción de miel.

2.6.2.2. Características asociadas al comportamiento defensivo y longitud promedio del ala anterior.

El modelo lineal mixto que se utilizó para estimar los componentes de varianza de la tendencia a correr, la tendencia a chocar, la tendencia a volar, la tendencia a picar y la longitud promedio del ala anterior de las abejas de la colonia fue (*modelo 2*):

$$Y_{ijk} = \mu + L_i + F_{j(i)} + \varepsilon_{ijk}$$

En donde:

Y_{ijk} = valor de la característica correspondiente.

μ = media de la población.

L_i = efecto fijo de la i -ésima línea genética ($i=1, 2, 3$).

$F_{j(i)}$ = efecto aleatorio de la j -ésima familia anidada en la i -ésima línea genética ($j=1, 2, \dots, n_{j(i)}$).

ε_{ijk} = error aleatorio.

2.6.3. Correlaciones fenotípicas y genéticas

Las correlaciones fenotípicas se estimaron empleando la siguiente ecuación (Falconer y Mackay, 1989):

$$r_{P_{xy}} = \frac{Cov(P_x, P_y)}{(\sqrt{\sigma^2_{P_x}})(\sqrt{\sigma^2_{P_y}})}$$

Donde:

$r_{P_{xy}}$ = correlación fenotípica entre las dos características.

$\sigma^2_{P_x}$ = varianza fenotípica de la característica X.

$\sigma^2_{P_y}$ = varianza fenotípica de la característica Y.

$Cov(P_x, P_y)$ = covarianza fenotípica entre X y Y.

Se estimaron las correlaciones genéticas aditivas empleando de la siguiente ecuación (Falconer y Mackay, 1989):

$$r_{A_{xy}} = \frac{Cov(A_x, A_y)}{(\sqrt{\sigma^2_{A_x}})(\sqrt{\sigma^2_{A_y}})}$$

Donde:

$r_{A_{xy}}$ = correlación genética aditiva entre las dos características.

$\sigma^2_{A_x}$ = varianza genética aditiva de la característica X.

$\sigma^2_{A_y}$ = varianza genética aditiva de la característica Y.

$Cov(A_x, A_y)$ = covarianza genética aditiva entre X y Y.

La estimación de de las covarianzas fenotípicas ($Cov(P_x, P_y)$) y genéticas ($Cov(A_x, A_y)$) se realizaron utilizando modelos bivariados con el programa *ASReml* (Gilmour *et al.*, 2006).

Para estimar las correlaciones fenotípicas y genéticas de la producción de miel con la longitud promedio del ala anterior, tendencia de las abejas a correr, tendencia a volar, tendencia a chocar y tendencia picar, se utilizó un modelo bivariado que incluyó las variables descritas en el *modelo 1* para el caso de la producción de miel y las variables descritas en el *modelo 2* para las características longitud promedio del ala anterior, tendencia de las abejas a correr, a volar, a chocar y a picar.

Para estimar las correlaciones fenotípicas y genéticas entre las características longitud promedio del ala anterior, tendencia de las abejas a correr, a volar, a chocar y a picar, se usó un modelo bivariado en el que se incluyeron las variables descritas en el *modelo 2*.

3. RESULTADOS

3.1. Estadística descriptiva

Los estadísticos descriptivos para las características producción de miel, longitud promedio del ala anterior y tendencia de las abejas a correr, volar, picar y chocar, se presentan en el *cuadro 2*.

3.2. Número de apareamientos efectivos

El número promedio de apareamientos efectivos de una abeja reina (n) se estimó utilizando los resultados reportados en la literatura para esta variable. La media estimada de apareamientos efectivos por reina fue $n = 13.75$ (*cuadro 3*).

3.3. Coeficiente de relación aditiva promedio de abejas obreras de colonias de una familia

El estimador del coeficiente de relación aditiva promedio de las abejas obreras de colonias de una misma familia fue $r = 0.16$, este estimador se obtuvo considerando un número de apareamientos efectivos de las reinas de $n = 13.75$ y un valor de $t = 0.125$ que representa la mitad de la probabilidad de que abejas de una familia, pero de diferente colonia compartan entre sí alelos de origen materno por tener como ancestro común a la misma reina madre que encabeza la familia (Oldroyd y Moran, 1983).

3.4. Componentes de varianza y heredabilidades

3.4.1. Producción de miel

El estimador de la varianza aditiva fue 30.69 ± 25.75 , el de la varianza fenotípica fue 80.35 ± 7.57 y la heredabilidad fue 0.38 ± 0.31 (*cuadro 4*). Los efectos de zona ($p < 0.001$) y de número de bastidores con cría ($b_1 = 2.00 \pm 0.52$; $t = 3.83$; $p < 0.001$) fueron significativos, mientras que el efecto del número de bastidores con abejas no fue significativo ($b_2 = -0.11 \pm 0.42$; $t = -0.26$; $p > 0.05$).

3.4.2. Características asociadas al comportamiento defensivo

Para el caso de la característica tendencia de las abejas a correr, el estimador de la varianza aditiva fue 0.52 ± 0.36 , el de la varianza fenotípica fue 1.05 ± 0.10 por lo que la heredabilidad estimada fue de 0.50 ± 0.33 (*cuadro 4*).

Para la característica tendencia de las abejas a volar, la varianza aditiva estimada fue de 0.38 ± 0.40 , la varianza fenotípica se estimó en 1.46 ± 0.13 y la heredabilidad fue 0.26 ± 0.27 (*cuadro 4*).

En el caso de la tendencia de las abejas a chocar, la varianza aditiva se estimó en 0.30 ± 0.39 , la varianza fenotípica en 1.60 ± 0.14 y la heredabilidad en 0.19 ± 0.24 (*cuadro 4*).

El estimador de la varianza aditiva de la característica tendencia de las abejas a chocar fue 0.00 ± 0.00 , mientras que el de la varianza fenotípica fue 1.90 ± 0.16 , por lo que el estimador de la heredabilidad fue 0.00 ± 0.00 (*cuadro 4*).

3.4.3. Longitud promedio del ala anterior

Para la longitud promedio del ala anterior el estimador de la varianza aditiva fue 0.002 ± 0.003 , el de la varianza fenotípica fue 0.0143 ± 0.0012 y el de la heredabilidad fue de 0.14 ± 0.18 (*cuadro 4*).

3.5. Correlaciones fenotípicas y genéticas

3.5.1. Correlaciones fenotípicas

No se encontró correlación fenotípica entre la producción de miel y la longitud promedio del ala anterior. Tampoco se encontraron correlaciones fenotípicas entre la producción de miel y las características asociadas con el comportamiento defensivo de las abejas como son la tendencia a correr, a volar, a chocar y a picar (*cuadro 5*).

Se estimaron correlaciones fenotípicas de 0.85 ± 0.02 ; 0.83 ± 0.02 y 0.79 ± 0.02 entre la tendencia de las abejas a correr con su tendencia a volar, chocar y picar respectivamente. De la misma manera se encontraron correlaciones fenotípicas entre la tendencia de las abejas a volar con su tendencia a chocar y a picar de 0.88 ± 0.01 y 0.82 ± 0.02 respectivamente. Además se estimó una correlación fenotípica entre la tendencia de las abejas a chocar y a picar de 0.93 ± 0.01 (*cuadro 5*).

Se estimaron correlaciones fenotípicas de -0.08 ± 0.06 , -0.12 ± 0.06 y -0.08 ± 0.06 entre la longitud promedio del ala anterior de las abejas de la colonia con su tendencia a correr, a volar y a chocar, respectivamente. No se encontró correlación fenotípica entre la longitud promedio del ala anterior de las abejas y su tendencia a picar (*cuadro 5*).

3.5.2. Correlaciones genéticas

No se detectó la existencia de correlación genética entre la producción de miel y la longitud promedio del ala anterior de las abejas de la colonia. Las correlaciones genéticas entre la producción de miel con la tendencia de las abejas a correr, volar, chocar y picar no se pudieron estimar (*cuadro 6*).

Se estimaron correlaciones genéticas de 0.80 ± 0.23 y 0.97 ± 0.12 entre la tendencia de las abejas a volar con su tendencia a correr y a chocar, respectivamente. Las correlaciones genéticas entre las otras características asociadas al comportamiento defensivo no fueron estimables (*cuadro 6*).

Se encontraron correlaciones genéticas de 0.88 ± 0.50 y 0.85 ± 0.81 entre la longitud promedio del ala anterior de las abejas con su tendencia a correr y a volar, respectivamente.

No se encontró que exista correlación genética entre la longitud promedio del ala anterior y la tendencia de las abejas a chocar; mientras que, la correlación genética entre la longitud promedio del ala anterior de las abejas y su tendencia a picar no se pudo estimar (*cuadro 6*).

4. DISCUSIÓN

La heredabilidad estimada para la producción de miel en este estudio fue de 0.38 ± 0.31 , este valor se encuentra dentro del rango para las estimaciones de Collins *et al.* (1984) que van de 0.20 a 0.92 y fue superior pero con un error estándar mayor que las estimaciones que reporta Bienefeld y Pirchner (1990) de 0.26 ± 0.10 tomando en cuenta el efecto de las obreras y de 0.15 ± 0.11 considerando el efecto de la reina.

Collins *et al.* (1984) realizaron sus estimaciones utilizando un análisis de varianza a partir de mediciones que realizaron bajo condiciones de laboratorio en donde se evaluó la cantidad de alimento que acumularon las abejas durante un periodo de tiempo, característica que tiene una correlación fenotípica con la producción de miel de las colonias, pero con relación al presente estudio podría tratarse de la medición de diferentes características.

Bienefeld y Pirchner (1990) estimaron la heredabilidad para la producción de miel en una población de 5342 colonias de raza carniola por medio de análisis de covarianza entre padres y progenie a partir de medir la diferencia de peso de los bastidores antes y después de la extracción de miel más un estimado de la miel que se quedó en el nido de cría.

La respuesta defensiva de las colonias es una característica compleja de comportamiento de las abejas en la que influyen tanto factores genéticos como ambientales. En este trabajo se estudiaron características de comportamiento de las abejas obreras que están asociadas con la respuesta defensiva de una colonia como son la tendencia de las abejas obreras de la colonia a correr, la tendencia a volar, la tendencia a chocar y la tendencia a picar y las heredabilidades estimadas para estas características fueron de 0.50 ± 0.33 , 0.26 ± 0.27 , 0.19 ± 0.24 , 0.00 ± 0.00 respectivamente.

Bienefeld y Pirchner (1990) estimaron una heredabilidad de 0.41 ± 0.25 para el comportamiento defensivo de una población de 2770 colonias de raza carniola. El método empleado por estos autores para evaluar la respuesta defensiva de las colonias fue similar al método empleado en este trabajo, ya que estos autores juzgaron subjetivamente de 1 (muy mal) a 4 (muy bien) el comportamiento defensivo de las colonias en abejas. La heredabilidad estimadas para la tendencia de las abejas a correr, en este estudio es relativamente similar a la heredabilidad estimada por Bienefeld y Pirchner (1990), considerando los errores estándar de los estimadores calculados en los dos estudios.

La heredabilidad estimada para la longitud promedio del ala anterior de la población de abejas de este trabajo fue de 0.14 ± 0.18 , este estimador fue más bajo que los reportados por Oldroyd *et al.* (1991) para la heredabilidad de esta característica de 0.48 ± 0.24 en abejas europeas y de 0.63 ± 0.23 en abejas africanizadas, y que el reportado por Mostajeran *et al.* (2006) quienes estimaron una heredabilidad de 0.42 ± 0.07 en *Apis mellífera meda*.

Los estimadores para la varianza aditiva y la heredabilidad que se obtuvieron en este trabajo para las características producción de miel y tendencia de las abejas a correr indican que es posible hacer selección para estas características, sin embargo estos resultados deben ser empleados con cautela ya que los errores estándar de los estimadores fueron altos. Es necesario realizar otros estudios para estimar con mayor precisión la varianza aditiva y la heredabilidad para las características longitud promedio del ala anterior, tendencia de las abejas a volar, chocar y picar.

En este estudio no se encontró correlación fenotípica entre la producción de miel y la longitud promedio del ala anterior de las abejas de la colonia, lo que es similar a lo encontrado por Guzmán-Novoa y Page (1999), Uribe-Rubio *et al.*

(2003) y Mostajeran *et al.* (2006), quienes no encontraron que estas dos características estén correlacionadas.

No se encontraron correlaciones fenotípicas entre la producción de miel con la tendencia de las abejas a correr, volar, chocar y picar, estos resultados pueden considerarse similares a los reportados por Guzmán-Novoa y Page (1999) y Uribe-Rubio *et al.* (2003) quienes encontraron que no existe correlación fenotípica entre la producción de miel y el comportamiento de aguijoneo de la colonias, este último medido como el número de aguijones depositados por las abejas en un pedazo de gamuza negra que se agitó frente a la colmena durante 60 segundos.

Las correlaciones fenotípicas entre la tendencia de las abejas a correr, volar, chocar y picar fueron altas en un rango de 0.79 a 0.93, con errores estándar no mayores de 0.02, estos resultados coinciden con lo reportado por Guzmán-Novoa *et al.* (2002), quienes también encontraron que existen correlaciones fenotípicas entre la tendencia de las abejas a volar, a correr y a picar.

Se encontró que existen correlaciones fenotípicas negativas entre la longitud promedio del ala de las abejas de la colonia con su tendencia a correr, a volar y a chocar de -0.08 ± 0.06 , -0.12 ± 0.06 y -0.08 ± 0.06 , respectivamente. Estas estimaciones fueron más bajas que la encontrada por Guzmán-Novoa y Page (1999) quienes estimaron una correlación de -0.54 entre el número de aguijones depositados por las abejas de una colonia sobre un pedazo de gamuza que se agitó frente a la colmena durante 60 segundos y la longitud del ala anterior; mientras que Guzmán-Novoa *et al.* (2002) encontraron una correlación fenotípica de -0.16 entre la longitud del ala de las abejas y su tendencia volar. No se encontró correlación fenotípica entre la longitud promedio del ala anterior de las abejas y su tendencia a picar.

La correlación genética estimada entre la producción de miel y la longitud promedio del ala anterior de las abejas de la colonia no fue diferente de cero, no existen otros estudios previos que busquen estimar una correlación genética entre estas dos características. Debido a problemas de convergencia de los modelos, no se pudieron estimar correlaciones genéticas entre la producción de miel con la tendencia de las abejas a correr, a volar, a chocar y a picar.

Para el caso de las características asociadas al comportamiento defensivo, como son la tendencia de las abejas a correr, a volar, a chocar y a picar, se estimó una correlación genética de 0.80 ± 0.23 entre la tendencia a correr y la tendencia a volar y una correlación genética de 0.97 ± 0.12 entre la tendencia a volar y la tendencia a chocar, estos resultados coinciden parcialmente con lo reportado por Guzmán-Novoa *et al.* (2002), quienes detectaron correlaciones genéticas entre las características tendencia a correr tendencia, tendencia a volar y la tendencia de las abejas a colgarse de los bastidores.

En este estudio se encontraron correlaciones genéticas de 0.88 ± 0.50 y 0.85 ± 0.81 entre la longitud promedio del ala anterior de las abejas de una colonia con su tendencia a correr y a volar, respectivamente; mientras que no se encontró correlación genética entre la longitud promedio del ala anterior y la tendencia de las abejas a chocar. Por otra parte, la correlación genética entre la longitud promedio del ala anterior y la tendencia a picar de las abejas no fue estimable. No existen reportes de estudios que busquen relaciones genéticas entre estas características.

Las correlaciones tanto fenotípicas como las genéticas entre las características asociadas al comportamiento defensivo: tendencia a correr, tendencia a volar, tendencia chocar y tendencia a picar fueron altas y positivas, lo que sugiere que existirán cambios fenotípicos y genéticos correlacionados para todas estas características al utilizar alguna de éstas en un proceso de selección.

5. CONCLUSIONES

Las características producción de miel y tendencia de las abejas a correr, presentan varianza de origen aditivo, por lo tanto son características heredables.

La producción de miel de una colonia no está relacionada fenotípicamente con la tendencia de las abejas de la colonia a correr, ni con la tendencia a volar, ni con la tendencia a chocar o con la tendencia a picar.

La producción de miel de las colonias no tiene correlación fenotípica con la longitud promedio del ala anterior de las abejas de la colonia.

Las características asociadas al comportamiento defensivo de las colonias como son la tendencia de las obreras a correr, a volar, a chocar y a picar presentan correlaciones fenotípicas altas y positivas.

La tendencia de las abejas obreras a correr presenta correlaciones genéticas positivas con la tendencia a volar y con la tendencia a chocar de las abejas.

La longitud promedio del ala anterior de las abejas de la colonia presenta correlaciones fenotípicas bajas y negativas con la tendencia de las abejas a correr, a volar, y a chocar, lo que podría indicar que abejas de menor tamaño tienden a ser más defensivas.

6. LITERATURA CITADA

- Adams J, Rothman ED, Kerr WE, Paulino ZL. Estimation of the number of sex alleles and queen matings from diploid male frequencies in a population of *Apis mellifera*. *Genetics* 1977; 86:583-596.
- Arechavaleta-Velasco ME, Robles-Ríos CA, Rodríguez-Soriano FA, Uribe-Rubio JL, Guzmán-Novoa E, Rodríguez-Flores SF. Impacto de la aplicación de un programa de mejoramiento genético sobre la producción de miel y los niveles de africanización de poblaciones de colonias de abejas melíferas. Memorias el XIII Congreso Internacional de Actualización Apícola. 2006 Mayo 26-28 San Luís Potosí (San Luís Potosí) México, México (DF): Asociación de Médicos Veterinarios Especialistas en Abejas, AC. 2006:46-50.
- Arechavaleta-Velasco ME, Guzmán-Novoa E. Evaluación de la defensividad de las abejas melíferas mediante un método de apreciación. Memorias del X Seminario Americano de Apicultura. 1996 Agosto 2-4; Boca del Río (Veracruz) México, México (DF): Unión Nacional de Apicultores, AC. 1996:27-29.
- Arechavaleta-Velasco ME, Hunt GJ. Genotypic variation in the expression of guarding behavior and the role of guards in the defensive response of honey bee colonies. *Apidologie* 2003; 34:439–447.
- Arechavaleta-Velasco ME, Hunt GJ, Emore C. Quantitative trait loci that influence the expression of guarding and stinging behaviors of individual honey bees. *Behav Genet* 2003; 33(3):357-364.
- Arechavaleta-Velasco ME, Pérez-García D, Guzmán-Novoa E, Correa Benítez A, Robles Ríos CA. Estudio comparativo de la producción de miel de colonias de abejas de tres estirpes seleccionadas, abejas africanizadas y abejas europeas. Memorias del XII Congreso Internacional de Actualización Apícola; 2005 Mayo 25-2; Tepic (Nayarit) México. México (DF): Asociación de Médicos Veterinarios Especialistas en Abejas, AC. 2005:57-61.
- Bar-Cohen R, Alpern RG, Bar-Anan R. Progeny testing and selecting Italian queens for brood area and honey production. *Apidologie* 1978; 9:95-100.

- Bienefeld K, Pirchner F. Genetic correlations among several colony characters in the honey bee (*Hymenoptera: Apidae*) taking queen and worker effects into account. *Ann Entomol Soc Am* 1991; 84(3):324-331.
- Bienefeld K, Pirchner F. Heritabilities for several colony traits in the honeybee (*Apis mellifera carnica*). *Apidologie* 1990; 21:175-183.
- Breed MD, Guzmán-Novoa E, Hunt GJ. Defensive behavior of honey bees: organization, genetics and comparisons with other bees. *Annu Rev Entomol* 2004; 49:271-298.
- Breed MD, Rogers KB. The behavioral genetics of colony defense in honeybees: genetic variability for guarding behavior. *Behav Genet* 1991; 21:295-303.
- Breed MD, Robinson GE, Page RE. Division of labor during honey bee colony defense. *Behav Ecol Sociobiol* 1990; 27:395–401.
- Cale GH, Gowen JW. Heterosis in the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Genetics* 1956; 41(2):292-303.
- Collins AM, Rinderer TE, Harbo JR, Bolten AB. Colony defense by Africanized and European honey bees. *Science* 1982; 218:72-74.
- Collins AM, Rinderer TE, Harbo JR, Brown MA. Heritabilities and correlations for several characters in the honey bee. *J Hered* 1984; 75:35-40.
- Dali HV, Balling SS. Identification of africanized bees in the western hemisphere by discriminant analysis. *J Kans Entomol Soc* 1978; 51:847-869.
- DeGrandi-Hoffman G, Collins AM, Martin JH, Schmidt TO, Spangler HG. Nest defense behavior in colonies from crossed between Africanized and European honey bees (*Apis mellifera* L.) (*Hymenoptera: Apidae*). *J Insect Behav* 1998; 11:37-45.
- Downs SG, Ratnieks FLW. Adaptive shifts in honey bee (*Apis mellifera* L.) guarding behavior support predictions of the acceptance threshold model. *Behav Ecol* 2000; 11:326-333.
- El-Banby MA Heritability estimates and genetic correlation for brood-rearing and honey production in the honeybee. *Proc Arab Sci Cong* 1969; 6:517-526.
- Estoup A, Solignac M, Cornuet JM. Precise assessment of the number of patrilines and genetic relatedness in honeybee colonies. *Proc R Soc L B* 1994; 258:1-7.

- Falconer DS, Mackay TFC. Introducción a la genética Cuantitativa, 4^a Edición, Zaragoza, España. Ed. Acribia, 1989.
- Farral CL. The influence of colony populations on honey production. *J. Agr. Res.* 1937; 54 (2):945-955.
- Fletcher DJC. Interdependence of genetics and ecology in a solution to the African bee problem. Pp. 77–117 in M. Spivak, D.C. Fletcher, and M.D. Breed, eds. (1991) The “African” honey bee. Westview Press, Boulder, CO.
- Gilmour AR, Gogel BJ, Cullis BR, Thompson R. 2006: “ASREML user guide release 2.0”. version international Ltd, Hemel Hempstead, HP1 1ES, UK. 342 p.
- Guzmán-Novoa E. La Apicultura en México y Centro América. Memorias del V Congreso Ibero-Latinoamericano de Apicultura; 1996 mayo-junio 30-2; Mercedes, Uruguay. Montevideo (Uruguay): Unión Nacional de Apicultores, AC. 1996:14-17
- Guzmán-Novoa E, Hunt GJ, Page REJ, Fondrk MK. Genetic correlations among honey bee (*Hymenoptera: Apidae*) behavioral characteristics and wing length. *Ann Entomol Soc Am* 2002; 95(3):402-406.
- Guzmán-Novoa E, Hunt GJ, Page REJ, Uribe-Rubo JL, Prieto-Merlos D, Becerra-Guzmán F. Paternal effects on the defensive behavior on honeybees. *J Hered* 2005; 96(4):376-380.
- Guzmán-Novoa E, Page REJ. Backcrossing Africanized honey bee queens to European drones reduces colony defense behavior. *Ann Entomol Soc Am* 1993; 86:352-355.
- Guzmán-Novoa E, Page REJ. The impact of Africanized bees on Mexican beekeeping. *Am Bee J* 1994; 124(2):101-106.
- Guzmán-Novoa E, Page REJ. Genetic dominance and worker interaction affect honey bee colony defense. *Behav Ecol* 1994a; 5:91-97.
- Guzmán-Novoa E, Page REJ. Selective breeding of honey bees (*Hymenoptera: Apidae*) in Africanized areas. *J Econ Entomol* 1999; 92(3):521-525.
- Guzmán-Novoa E, Prieto-Merlos D. Pasos generales para la selección de abejas productivas y manejables. Memorias del IV Congreso Internacional de Actualización Apícola. 1997 mayo 16-18. Morelia (Michoacán) México,

- México (DF): Asociación Nacional de Médicos Veterinarios Especialistas en Abejas, AC. 1997:106-107
- Guzmán-Novoa E, Uribe-Rubio JL. Honey production by European, Africanized and hybrid honey bees (*Apis mellifera*) colonies in Mexico. *Am Bee J* 2004; 318-320.
- Hunt GJ, Guzmán-Novoa E, Fondrk MK, Page REJ. Quantitative trait loci for honey bee stinging behavior and body size. *Genetics* 1998; 148:1203-1213.
- Hunt GJ, Guzmán-Novoa E, Uribe-Rubio JL, Prieto-Merlos D. Genotype-Environment interactions in honeybee guarding behaviour. *Animal Behav* 2003; 66:459-467.
- INEGI. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Anuario estadístico del Estado de México, México (DF):1998
- Jensen AB, Palmer KA, Chaline N, Raine NE, Tofilski A, Martin SJ, *et al.* Quantifying honey bee mating range and isolation in semi-isolated valleys by DNA microsatellite paternity analysis. *Conserv Genet* 2005; 6:527-537.
- Kerr WE. The history of the introduction of African bees to Brazil. *S Afr Bee J* 1967; 39:3-5.
- Kraus FB, Neumann P, Moritz RFA. Genetic variance of mating frequency in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Insect Soc* 2005; 52:1-5.
- Moeller FE. The relationship between colony population and honey production as affected by honeybee stock lines. *US Dept. Agr. Prod. Res. Apt.* 1961:15-20.
- Moffett JO, Maki DL, Andre T, Fierro MM. The africanized bee in Chiapas, Mexico. *Am Bee J* 1987; 127:517-520.
- Mostajeran M, Edriss MA, Basiri MR. Análisis of colony and morphological characters in hone bees (*Apis mellifera meda*) *Pak J Biol Sci* 2006; 9(14):2685-2688.
- Motic China Group Co. LTD, 2004. Motic Images Plus Version 2.0ML. Xaimen, CN.
- Neumann P, Moritz RFA. Testing genetic variance hypotheses for the evolution of polyandry in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Insect Soc* 2000; 47:271-279.

- Neumann P, Praagh JP Van, Moritz RFA, Dustmann JH. Testing reliability of a potential island mating apiary using DNA microsatellites. *Apidologie* 1999; 30:257-276.
- Noriega-Valladolid G L. Comparación de los niveles de africanización de colonias de abejas de tres líneas seleccionadas y colonias de abejas no seleccionadas (tesis de licenciatura). Ciudad de México (Distrito Federal) México: UNAM 2008.
- Oldroyd B, Moran C. Heritability of worker characters in the honeybee (*Apis mellifera*) *Aust. J Biol Sci* 1983; 36:323-332.
- Oldroyd B, Rinderer T, Bucu S. Heritability of morphological characters used to distinguish European and Africanized honeybees. *Theor Appl Genet* 1991; 82:499-504.
- Otis GW. The swarming biology and population dynamics of the Africanized honey bee, Ph.D. dissertation. University of Kansas, Lawrence (1980).
- Otis GW. Population biology of the Africanized honey bee. Pp. 213–234 in M. Spivak, D.J.C. Fletcher, and M.D. Breed, eds. (1991) *The “African” Honey Bee*. Westview Press, Boulder, CO.
- Page RE, Laidaw HH. Full sisters and super sisters: a terminological paradigm. *Animal Behav* 1988; 36(3):944-945.
- Pirchner F, Ruttner F, Ruttner H. Erbliche unterschiede zwischen ertragseigenschaften von bienen. *Proc Int Congr Entomol* 1962; 70:365-366.
- Rinderer TE. Measuring the heritability of characters of honeybees. *J Apic Res* 1977; 16(1):95-98.
- Rinderer TE, Collins AM, Toker KW: Honey production and underlying nectar harvesting activities of africanized and european honeybees. *J Apic Res* 1985; 23:161-167.
- Secretaria de Agricultura Ganadería y Recursos Pesqueros, Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. México (DF): (SAGARPA, SIAP 2008) URL's:
(SAGARPA-SIAP, 2008)
<http://www.siap.gob.mx/ventana.php?idLiga=992&tipo=1>
(SAGARPA-SIAP, 2008a)

<http://www.siap.gob.mx/ventana.php?idLiga=1245&tipo=1>

(SAGARPA-SIAP, 2008b)

<http://www.siap.gob.mx/ventana.php?idLiga=1644&tipo=1>

- Soller M, Bar-Cohen R. Some observations on the heritability of genetic correlation between honey production and brood area in the honeybee. *J Apic Res* 1967; 6:37-43.
- Stort AC. Genetic study of aggressiveness of two subspecies of *Apis mellifera* in Brazil II: Time at which the first sting reached the leather ball. *J Apic Res* 1975; 14:171-175.
- Stort AC. Genetic study of aggressiveness of two subspecies of *Apis mellifera* in Brazil V: Number of stings on the leather ball. *J Kans Entomol Soc* 1975a; 48:381-387.
- Spivak M, Batra S, Segreda F, Castro AL, Ramirez W. Honey production by africanized and european honey bees in Costa Rica. *Apidologie* 1989; 20:207-220.
- Sudgen EA, Williams KR. October 15: the day the bee arrived. *Gle Bee Cult* 1991; 119(1):18-21.
- Szabo TI. Phenotypic correlations between colony traits in the honey bee. *Am Bee J* 1982; 122:711-716.
- Szabo TI, Lefkovitch LP. Effect of brood production and population size on honey production of honeybee colonies in Alberta, Canada. *Apidologie* 1989; 20:157-163.
- Taber S, Wendel J. Concerning the number of times queen bees mate. *J Econ Entomol* 1958; 51:786-789.
- Tarpy DR, Nielsen R, Nielsen DI. A scientific note on the revised estimates of effective paternity frequency in *Apis*. *Insect Soc* 2004; 51:203–204.
- Uribe-Rubio JL, Guzmán-Novoa E, Hunt GJ, Correa-Benítez A, Zozaya-Rubio JA. Efecto de la africanización sobre la producción de miel, comportamiento defensivo y tamaño de las abejas melíferas (*Apis mellifera* L.) en el altiplano mexicano. *Vet Mex* 2003; 34 (1):47-59.
- Winston ML. The impact of a tropical-evolved honey bee in temperate climates of North America. Pp. 135–140 in G.R. Needham, R.E. Page, M. Delfinado-

Baker, and C.E. Bowman, eds. (1988). Africanized honey bees and bee mites. Ellis Horwood, Chichester, England.

Winston ML. The inside story: internal colony dynamics of Africanized bees. Pp. 201–212 in M. Spivak, D.J.C. Fletcher and M.D. Breed, eds. (1991). The “African” honey bee. Westview Press, Boulder, CO.

Winston ML, Dropkin J, Taylor OR. Demography and life history characteristics of two honeybee races (*Apis mellifera*). *Oecologia* 1981; 48:407–413.

Winston ML, Otis GW, Taylor OR Jr. Absconding behavior of the Africanized honeybee in South America. *J Apic Res* 1979; 18:85–94.

Woyke J. Correlations and interactions between population, length of worker life and honey production by honeybees in a temperate region. *J Apic Res* 1984; 23(3):148-156.

8. CUADROS

Cuadro 1. Número de colonias y distribución de los apiarios en las diferentes zonas ambientales clasificadas de acuerdo a la altura sobre el nivel del mar y tipo de vegetación. El total de colonias de la población experimental es de n=289.

ZONA BAJA		ZONA MEDIA BAJA		ZONA MEDIA ALTA		ZONA ALTA	
Apiario	n	Apiario	n	Apiario	n	Apiario	n
Tlacoachacas I	13	Abrojo	16	Basurero	11	Diluvio1	15
Tlacoachacas II	26	Finca	57	Independencia	9	Diluvio2	19
Tlacoachacas III	16			Totalmajac	18	Diluvio3	14
						Gato	16
						Güero	10
						Ixtlahuaca	6
						Porfirio	17
						RanPat I	11
						RanPat II	15
Total	55	Total	73	Total	38	Total	123

Cuadro 2. Estadísticos descriptivos para las características: producción de miel, tendencia de las abejas a correr, tendencia de las abejas volar, tendencia de las abejas chocar, tendencia de las abejas picar y longitud promedio del ala anterior de las abejas de la colonia.

Característica	n	Valor Mínimo	Valor Máximo	Media	Varianza	Desviación Estándar	Coefficiente de Variación
Producción de miel (kg)	271	0	43.12	15.74	105.44	10.27	65.23
Tendencia a correr	274	1	5	2.36	1.02	1.01	42.91
Tendencia a volar	274	1	5	2.75	1.43	1.19	43.45
Tendencia a chocar	274	1	5	2.38	1.55	1.24	52.16
Tendencia a picar	274	1	5	2.22	1.83	1.35	60.90
Longitud promedio del ala anterior (mm)	280	8.67	9.37	9.05	0.01	0.12	1.32

Cuadro 3. Referencias bibliográficas y estimaciones publicadas del número de apareamientos efectivos realizados por una abeja reina en fecundación natural.

Estimador	Referencia
9.80	Taber & Wendel (1958)
17.30	Adams <i>et al.</i> (1977)
12.40 ± 2.2	Estoup <i>et al.</i> (1994)
5.39 ± 3.98	Neumann <i>et al.</i> (1999)
11.79 ± 1.11	
11.93 ± 2.43	
20.01 ± 2.05	Neuman & Moritz (2000)
11.60 ± 7.9	Tarpy <i>et al.</i> (2004)
17.20 ± 10.9	Jensen <i>et al.</i> (2005)
20.09 ± 1.93	Kraus <i>et al.</i> (2005)

Cuadro 4. Componentes de varianza y heredabilidades (\pm EE) para las características producción de miel, tendencia de las abejas a correr, tendencia a volar, tendencia a chocar, tendencia a picar y longitud promedio del ala anterior.

Característica	Varianza aditiva	Varianza de medio ambiente	Varianza fenotípica	Heredabilidad
Producción de miel (kg)	30.69 \pm 25.75	75.40 \pm 7.07	80.35 \pm 7.57	0.38 \pm 0.31
Tendencia a correr	0.52 \pm 0.36	0.96 \pm 0.09	1.05 \pm 0.10	0.50 \pm 0.33
Tendencia a volar	0.38 \pm 0.40	1.40 \pm 0.12	1.46 \pm 0.13	0.26 \pm 0.27
Tendencia a chocar	0.30 \pm 0.39	1.55 \pm 0.14	1.60 \pm 0.14	0.19 \pm 0.24
Tendencia a picar	0.00 \pm 0.00	1.90 \pm 0.16	1.90 \pm 0.16	0.00 \pm 0.00
Longitud promedio del ala anterior (mm)	0.002 \pm 0.003	0.0140 \pm 0.0012	0.0143 \pm 0.0012	0.14 \pm 0.18

Cuadro 5. Correlaciones fenotípicas (\pm EE) para las características producción de miel, tendencia de las abejas a correr, a volar, a chocar, a picar y longitud promedio del ala anterior.

	Tendencia a correr	Tendencia a volar	Tendencia a chocar	Tendencia a picar	Longitud promedio del ala anterior
Producción de miel	0.01 \pm 0.06	-0.01 \pm 0.06	0.03 \pm 0.06	0.06 \pm 0.06	-0.06 \pm 0.07
Tendencia a correr	--	0.85 \pm 0.02	0.83 \pm 0.02	0.79 \pm 0.02	-0.08 \pm 0.06
Tendencia a volar		--	0.88 \pm 0.01	0.82 \pm 0.02	-0.12 \pm 0.06
Tendencia a chocar			--	0.93 \pm 0.01	-0.08 \pm 0.06
Tendencia a picar				--	-0.03 \pm 0.06

Cuadro 6. Correlaciones genéticas (\pm EE) para las características producción de miel, tendencia de las abejas a correr, a volar, a chocar, a picar y longitud promedio del ala anterior.

	Tendencia a correr	Tendencia a volar	Tendencia a chocar	Tendencia a picar	Longitud promedio del ala anterior
Producción de miel	-0.99 \pm NE	-0.97 \pm NE	-0.98 \pm NE	-0.98 \pm NE	-0.48 \pm 0.86
Tendencia a correr	--	0.80 \pm 0.23	0.99 \pm NE	1.00 \pm NE	0.88 \pm 0.50
Tendencia a volar		--	0.97 \pm 0.12	0.80 \pm NE	0.85 \pm 0.81
Tendencia a chocar			--	0.97 \pm NE	0.67 \pm 0.94
Tendencia a picar				--	0.94 \pm NE

NE= no se pudo estimar el error estándar.