SON LAS REINAS

Genética para la cría sostenible de abejas

Jesús Piedrafita Arilla



UAB Universitat Autònoma de Barcelona
Servei de Publicacions

SON LAS REINAS

Genética para la cría sostenible de abejas

SON LAS REINAS

Genética para la cría sostenible de abejas

Jesús Piedrafita Arilla

UAB Universitat Autònoma de Barcelona
Servei de Publicacions

Primera edición: noviembre de 2026

© del texto: el autor, 2026
© de esta edición: Servei de Publicacions de la UAB, 2026
© de la imagen de la cubierta: Àlex Sirera

Edición e impresión:
Universitat Autònoma de Barcelona
Servei de Publicacions
Plaça de l'Acadèmia. Edifici A
08193 Bellaterra (Cerdanyola del Vallès). Spain
T +34 93 581 10 22
sp@uab.cat
www.uab.cat/publicacions

Depósito legal: B-11634-2026
ISBN (papel): 979-13-88031-31-1
ISBN (digital): 979-13-88031-32-8

Impreso en España. Printed in Spain



Este libro está publicado con una licencia Creative Commons CC-BY-NC-ND.
El titular de la obra autoriza a utilizar los contenidos siempre que se reconozca la autoría.
No se permite hacer un uso comercial, ni la generación de obras derivadas.

Índice

Prólogo 9

1. El material hereditario y su transmisión 13
2. Determinación de las castas y el sexo de las abejas 37
3. Estructura poblacional de la colonia 49
4. Programas de mejora: objetivos y criterios de selección 59
5. Las razas de abejas 79
6. Métodos de evaluación genética y selección 95
7. Sistemas de apareamiento: consanguinidad y cruzamiento 121
8. Organización y difusión de la mejora 141
9. Conservación sostenible de las abejas 151
10. Resistencia a enfermedades: varroosis 165
11. Las bacterias buenas de las abejas 187

Páginas web y licencias de las figuras y de las tablas 209

Dedicado a Gael, mi nieto

Prólogo

Debo reconocer que la apicultura ha sido una vocación tardía. Tras más de treinta años trabajando en la genética y la mejora animal desde la Facultad de Veterinaria de la Universidad Autónoma de Barcelona (UAB), decidí dar un cambio a mi vida profesional y me interesé por la apicultura. Durante todos esos años previos me impliqué en la docencia, la investigación y la asesoría en temas de mejora, principalmente de poblaciones bovinas en extensivo. Hubo dos felices coincidencias en el tiempo que despertaron mi curiosidad y me llevaron a aprender las técnicas apícolas. La primera fue un informe preliminar que me solicitó la Administración central (MAPA) acerca de la abeja negra ibérica. La segunda fue la invitación a participar en un grupo de apicultura (UABee), con trabajo en colmenar incluido, que mi compañero Gerardo Caja estaba preparando. Colaborando con este grupo entré en contacto con Juan López del Moral, nuestro maestro apicultor, quien me ofreció la posibilidad de seguir aprendiendo las técnicas apícolas en su colmenar, a la vez que con Victoria Martínez me abrían las puertas de su casa de campo. Con ellos dos simultaneé el aprendizaje de la apicultura con excelentes comidas y charlas distendidas y edificantes. A Gerardo, Juan y Victoria les manifiesto mi inmenso agradecimiento.

El sesgo de mi trayectoria profesional en el campo de la genética y la mejora animal pronto me llevó a interesarme por la genética de las abejas. La curiosidad inicial se tornó en la comprensión de que estaba ante un campo amplísimo, muy diferente al de mi vida profesional anterior, aunque con puntos comunes. Las preguntas iniciales que me había formulado tenían unas respuestas complejas que a su vez sacaban a la luz nuevas preguntas. Comencé a ver que existía una importante bibliografía, dispersa, que aparecía muy mayoritariamente en publicaciones internacionales. Esta biblio-

grafía se extendía desde publicaciones históricas hasta publicaciones muy actuales, del presente año. De hecho, si no hubiera incluido lo publicado en los últimos 10-12 años la extensión de este libro se hubiera visto considerablemente reducida y su interés muy mermado.

Es frecuente que los profesores tendamos a explicar aquello que acabamos de estudiar y comprender. Inicialmente pensé en ir confeccionando una presentación que pudiera servir de apoyo a algún curso para apicultores y técnicos apícolas españoles, y así lo hice. Iba compilando ideas, esquemas e imágenes que pudieran nutrir dicha presentación. Sin buscarlo, la presentación fue creciendo y a la vez lo hizo la información que había recopilado. En la primera edición del curso *Beeology* de la Escuela de Verano de la UAB que organizaba Gerardo Caja se me asignaron dos horas para hablar de la genética de las abejas, lo cual implicó recortar la presentación que tenía preparada. Una de las docentes del curso (Cristina Riba) sugirió que con la información que tenía podía escribir un libro. Pues bien, ello me ha ocupado buena parte de mi tiempo durante los años 2024 y 2025, y es el documento que os presento y que espero sirva para satisfacer la curiosidad de algunos de los lectores, mientras que a otros les sirva para cimentar sus conocimientos profesionales para mejorar la rentabilidad de las explotaciones apícolas.

El libro va dirigido a profesionales del sector apícola que tengan conocimientos de biología (veterinarios, agrónomos, biólogos en sentido amplio) y también a apicultores que aúnen la curiosidad con la paciencia y el tiempo necesarios para aprender nuevos conceptos. No es un libro dirigido a especialistas en genética, pero estos podrán encontrar una amplia y actualizada bibliografía sobre cada uno de los temas que se exponen. Tampoco se ha buscado escribir un libro de recetas o procedimientos detallados: el lector encontrará la descripción de fenómenos biológicos y métodos explicados de forma conceptual. La trasposición de las ideas a procedimientos operativos requerirá un trabajo adicional.

Se ha pretendido dar un nivel homogéneo a lo largo de todo el libro, aunque soy consciente de que es difícil lograrlo en todos los capítulos. Por otra parte, se ha evitado presentar las complejas fórmulas inherentes a la genética cuantitativa; solo se ha hecho en un par de ocasiones con la finalidad de poner de manifiesto la complejidad del problema y la necesidad de asesoramiento por especialistas. Dichas fórmulas se encuentran en sendos cuadros cuya lectura y comprensión puede ser obviada por el lector.

Para estructurar el libro he seguido el esquema clásico propuesto para los programas de mejora de las especies domésticas. Las distintas etapas de estos programas han servido de hilo conductor del núcleo fundamental del

libro (capítulos 4 a 8), si bien las ideas y conceptos manejados han debido adaptarse a las particularidades de la cría apícola. El núcleo fundamental comienza con el establecimiento de los objetivos de selección, los criterios para medirlos y los aspectos genéticos de estos criterios, la elección de la población a seleccionar (razas), los sistemas de evaluación y selección, los efectos de la cría consanguínea y del cruzamiento y, finalmente, la organización del esquema de mejora y cuáles son sus actores. Además, con el fin de presentar los conceptos necesarios para el entendimiento de este esquema, se ha dedicado un bloque inicial (capítulos 1 a 3) a la descripción del material hereditario y su transmisión, a los aspectos genéticos de la diferenciación en castas y también al parentesco que hay entre los individuos de una colonia. El libro finaliza con la discusión de la conservación de recursos apícolas y una propuesta para la conservación de la abeja negra ibérica, un estudio detallado de cómo se puede hacer frente a la infestación por varroa con herramientas genéticas y, por último, una revisión sobre la microbiota de las abejas y sus potenciales aplicaciones (capítulos 9 a 11).

¿Cómo leer el libro? En buena medida dependerá de los conocimientos de apicultura y biología que tenga el lector. En general, cada capítulo puede leerse por separado y en el orden que se desee, siempre teniendo en mente que las ideas que se dan por sabidas en el capítulo presente se podrán encontrar en algún capítulo anterior del cual se da referencia en el texto. Por otra parte, al final de cada capítulo se ha introducido un resumen detallado que para muchos lectores puede servir como avance de las ideas y datos principales que se han tratado. Podría ser un buen punto de inicio para los lectores con menor formación.

Amiga lectora, amigo lector, os agradezco haber elegido este trabajo para iniciaros en la genética de las abejas. Solo me queda desearos suerte y que disfrutéis con la lectura y la comprensión de esta pequeña obra; además, espero contar con vuestra indulgencia por el atrevimiento de escribirla.

Jesús Piedrafita Arilla
Noviembre de 2026

AGRADECIMIENTOS:

Maribel Lacasa, Jordi Jordana y Gerardo Caja leyeron el manuscrito completo e hicieron múltiples e interesantes sugerencias que han ayudado a mejorarlo. Joaquim Casellas revisó los capítulos de estructura poblacional y evaluación y selección. Francesc Accensi aportó su opinión de especialista sobre el capítulo dedicado a la microbiota. Chema Oliván Bail dio su punto de vista como apicultor experimentado y ávido de nuevos conocimientos. A Àlex Sirera le debemos los excelentes dibujos de abejas. El grupo UABee, Ángel Bergua, Xavier d'Arquer y Krispn Given aportaron interesantes fotografías, al igual que otras páginas web que se mencionan aparte en el texto. La IA Gemini (Google) aportó la primera versión de los resúmenes del final de cada capítulo. Finalmente, al personal del Servei de Publicacions de la UAB, y en particular a Xavier Tortajada, les agradezco su trabajo para convertir un manuscrito en una cuidada publicación.

1

El material hereditario y su transmisión

Toda abeja hembra (reina u obrera) procede de una única célula, fruto de la unión de un óvulo y un espermatozoide. Esta unión le confiere una doble dotación cromosómica: son diploides. Esta célula solitaria ya tiene un material hereditario exclusivo y único: su **genoma**. El genoma es el manual de operaciones que contiene todas las instrucciones que hacen que el organismo se desarrolle a partir de una única célula. Guía el crecimiento, ayuda a los órganos a cumplir sus funciones y se autorrepara cuando resulta dañado.[1] El genoma consiste en ácido desoxirribonucleico, ADN, que es leído por una maquinaria molecular compleja que hará que las células se vayan especializando en los distintos tejidos y órganos. Los machos, zánganos, se desarrollan solo a partir de un óvulo de la madre, la reina, en un proceso conocido como partenogénesis: son haploides, con una dotación genética sencilla. Esta dualidad de información genética en los dos sexos se conoce como haplodiploidía y es propia de los himenópteros, orden zoológico al que pertenece la abeja.

La primera versión del genoma de la abeja se publicó en 2006[2] y en 2019[3] se dio a conocer una versión más refinada. El genoma de la abeja tiene 236 millones de pares de bases y algo más de 10.000 genes. Como cabría esperar, es de mucho menor tamaño que el genoma humano: menos del 10 % de los 3.000 millones de pares de bases del genoma humano y la mitad de su número de genes. En la secuencia del ADN pueden encontrarse variaciones genéticas que jueguen un papel en el desarrollo o evolución de un carácter determinado, sea morfológico, de comportamiento, productivo o de resistencia o susceptibilidad a una enfermedad.

La comparación de la secuencia de la abeja con la mosca de la fruta (*Drosophila*) o con el mosquito anofeles indica que la abeja tiene menos genes de inmunidad innata, enzimas de detoxificación, proteínas que forman

la cutícula y receptores gustativos, pero tiene más genes de receptores del olor y genes específicos para la utilización del néctar y el polen, lo cual es consistente con su ecología y organización social.

Amigo lector, tal vez estés abrumado por la avalancha de conceptos nuevos que encierran estos párrafos iniciales. No abandones. En lo que resta de capítulo iremos desgranando estos conceptos y también nos iniciaremos en cómo se transmiten los caracteres que siguen las leyes de Mendel y asimismo aquellos que están determinados por muchos genes, como la producción de miel y el comportamiento de las abejas.

IDEAS BÁSICAS DE GENÓMICA

La **genómica** estudia el genoma de forma interdisciplinar, e incluye el análisis de la estructura, el cartografiado, la función, la evolución y la edición del genoma. Su objetivo es la caracterización colectiva y la cuantificación de los genes que dirigen la producción de proteínas con la ayuda de enzimas y moléculas mensajeras.

¿Qué transmite una abeja a sus descendientes?

La abeja transmite a sus descendientes **genes**. Un gen es un segmento de ADN que da a la célula instrucciones concretas para producir una proteína específica que realiza una función particular en el organismo de la abeja. El material hereditario, los genes, está constituido por ADN. El ácido desoxirribonucleico (ADN) es el compuesto químico que contiene las instrucciones necesarias para desarrollar y dirigir las actividades de casi todos los organismos vivos. Las moléculas de ADN están hechas de dos hebras emparejadas en hélice, a menudo conocidas como doble hélice (figura 1.1).

Cada hebra de ADN está formada por cuatro unidades químicas diferentes, llamadas *nucleótidos*, que forman el «alfabeto» genético. Cada nucleótido está compuesto por un azúcar (desoxirribosa), un grupo fosfato y una base nitrogenada. Las bases son adenina (A), timina (T), guanina (G) y citosina (C). Las bases de hebras opuestas se emparejan de manera específica: una A siempre forma pareja con una T; una C siempre forma pareja con una G. El orden de las bases A, T, C y G determina el significado de la información codificada en esa parte de la molécula de ADN.

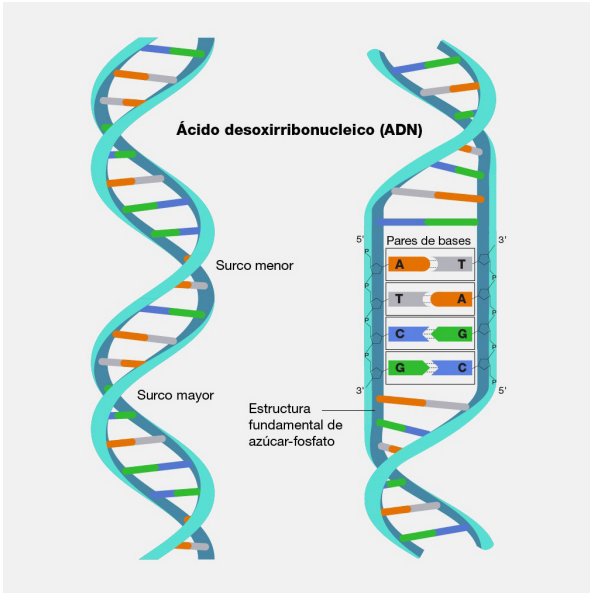


Figura1.1. Representación gráfica de la doble hebra de ADN y de los elementos que la integran. Fuente: National Human Genome Research Institute.

El ADN no es un filamento único, sino que está dividido en un número de fragmentos que es propio de cada especie. Cada uno de los fragmentos está enrollado sobre unas proteínas llamadas *histonas* formando los nucleosomas, cuya organización dará lugar al **cromosoma** (figura 1.2).

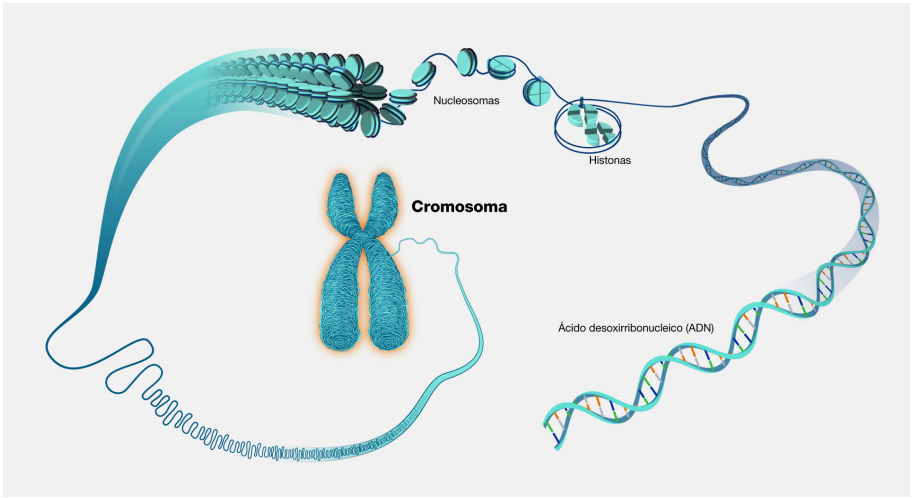


Figura 1.2. Empaquetamiento del ADN en torno a las histonas para formar un cromosoma. Fuente: National Human Genome Research Institute.

Con su lenguaje de cuatro letras, el ADN contiene la información necesaria para construir el organismo de la abeja completo. Un gen se refiere tradicionalmente a la unidad de ADN que lleva las instrucciones para elaborar una proteína específica o un grupo específico de proteínas. Los genes dirigen la producción de proteínas con la ayuda de enzimas y moléculas mensajeras.

Expresión génica

La expresión génica es el proceso por el cual la información codificada por un gen se usa para producir moléculas de ARN que codifican proteínas o moléculas de ARN no codificantes que cumplen otras funciones. El ARN se asemeja al ADN al contener el grupo fosfato, un azúcar diferente —ribosa— y una base nitrogenada, pero a diferencia del ADN en vez de timina contiene uracilo (U). La expresión génica actúa como un «interruptor» que controla cuándo y dónde se producen moléculas de ARN y proteínas y como un «control de volumen» para determinar qué cantidad de esos materiales se produce. El proceso de expresión génica está cuidadosamente regulado y varía según las condiciones que se dan en la célula. Los productos de ARN y proteínas de muchos genes sirven para regular la expresión de otros genes.

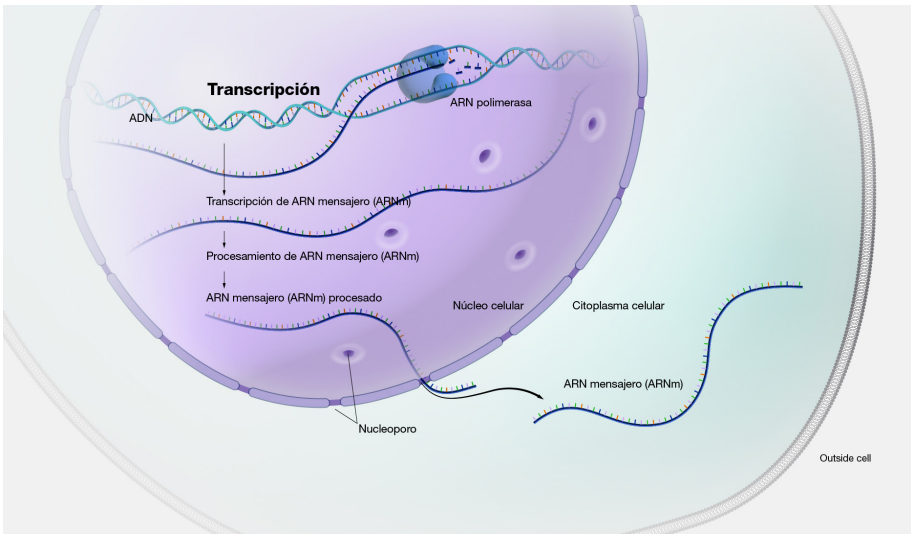


Figura 1.3. Mecanismo de transcripción. Fuente: National Human Genome Research Institute.

Para que se produzcan las proteínas, un conjunto de enzimas copia la información del ADN de un gen a una molécula llamada **ácido ribonucleico mensajero** (ARNm). A la copia le sigue la eliminación de segmentos no codificantes (intrones) mientras que se mantienen los codificantes (exones), que serán empalmados en una única pieza —corte y empalme o *splicing*. Este proceso se conoce como **transcripción** (figura 1.3).

El ARNm procesado sale del núcleo al citoplasma de la célula, donde es leído por una diminuta máquina molecular denominada *ribosoma*, y la información se utiliza para unir pequeñas moléculas llamadas *aminoácidos* en el orden correcto para formar una proteína específica, proceso denominado **traducción** (figura 1.4). Para ello es necesario el concurso del ARN de transferencia (ARNt), que se encarga de emparejarse con tres bases del ARN mensajero (codón). Como en el otro extremo de la molécula el ARNt porta un aminoácido específico que se corresponde con las tres bases del codón, se va produciendo una cadena de polipéptidos que tras plegarse dará lugar a las distintas proteínas.

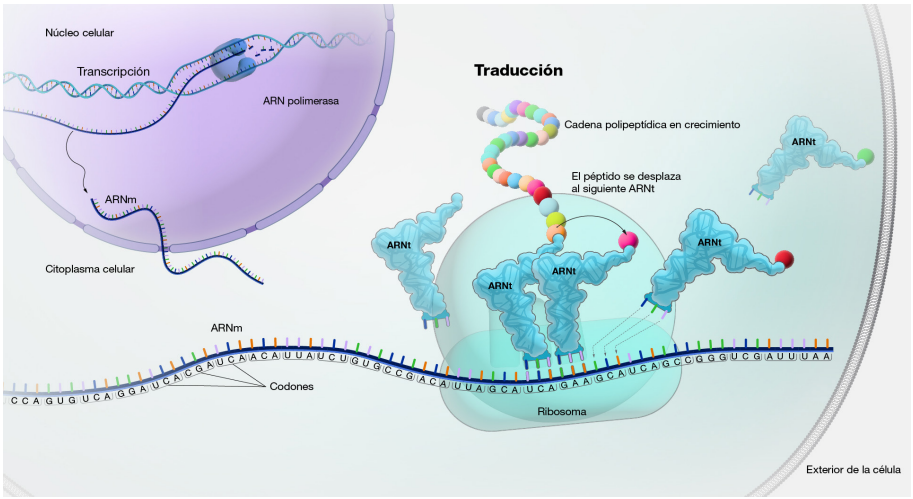


Figura 1.4. Mecanismo de traducción: síntesis de cadenas polipeptídicas a partir del ADN mensajero. Fuente: National Human Genome Research Institute.

Las proteínas forman estructuras corporales, tales como órganos y tejidos, y también controlan reacciones químicas y transportan señales entre una célula y otra. Si se produce una mutación (cambio de una base por otra) en el ADN de una célula, podría producirse una proteína anómala, que puede alterar los procesos fisiológicos habituales de la abeja.

Regulación génica

La regulación génica es el proceso que se usa para controlar el momento, la ubicación y el nivel de expresión de los genes. El proceso es complejo y se lleva a cabo mediante diversos mecanismos, que incluyen proteínas reguladoras y modificación química del ADN; además es clave para que un organismo pueda responder a cambios ambientales.

Mediante este proceso la célula determina qué genes estarán activos y cuáles no. En el fondo, la regulación de los genes es la que hace que una célula se convierta en una neurona, en una célula del intestino o en una célula muscular. Diferencias en la regulación génica darán lugar a diferentes programas genéticos donde se expresarán distintos genes. Hay varios tipos de regulación génica. Algunos genes, llamados genes *estructurales* o «domésticos», se expresan en casi todas las células, para lo cual requieren una red reguladora o una maquinaria celular que los mantenga activos. Es el caso de las enzimas para la síntesis del ADN, las que llevan a cabo la glucólisis y procesos metabólicos semejantes. Existen otros genes que se llaman genes *específicos de tejido*. Se trata de genes que solo se expresan en las células intestinales o en las neuronas, por poner dos ejemplos. Sobre los genes actúan los **factores de transcripción**, proteínas que se ensamblan con el ADN cerca de la zona donde se localiza el gen y ayudan a la maquinaria del ARN a llegar al gen y transcribirlo en células y tejidos. Los factores de transcripción pueden ser activadores (acción positiva) o represores (acción negativa).

Existe un grupo de genes que son regulados durante el desarrollo. En el caso de las abejas, un huevo puesto por una reina se convierte en una larva, luego en una pupa y finalmente en una abeja adulta mediante un complejo proceso de desarrollo. Además, un mismo genoma puede convertirse en una obrera o en una reina según la cantidad de jalea real que reciban. La reina deberá aparearse con varios machos y luego tendrá como única función poner huevos. La abeja obrera, en cambio, deberá desarrollar diversas funciones a lo largo de su vida, desde cuidar a la reina y a la cría hasta buscar alimento y agua fuera de la colmena y transformarlos luego en miel. Dado el amplio abanico de procesos descritos, cabe esperar que la regulación de los genes se lleve a cabo de formas muy diferentes y complejas en las tres castas (reina, obreras y zánganos) y en los distintos momentos vitales. Sobre esto volveremos con más amplitud en el siguiente capítulo.

Epigenética

La epigenética (denominada también *epigenómica*) es un campo de estudio centrado en modificaciones químicas del ADN que no implican alteraciones de su secuencia. Estas modificaciones —marcas epigenéticas— pueden afectar tanto a las bases como a las proteínas histónicas que interactúan con el ADN, así como al ARN, y producen la activación o la desactivación de genes. Constituirían, pues, otro mecanismo de regulación génica. El conjunto de todos los cambios epigenéticos de un genoma se llama *epigenoma*.

El paisaje epigenético se reprograma durante la gametogénesis y las etapas tempranas del desarrollo embrionario. No obstante, algunas marcas no se borran del todo en regiones específicas y pueden ser transmitidas a la descendencia.

Cualquier tipo de célula que miremos tiene patrones epigenéticos especializados. Hay dos tipos principales de modificaciones: la metilación del ADN y la modificación de las histonas. La metilación afecta directamente al ADN del genoma. En este proceso se añaden grupos metilo ($-CH_3$) a las bases de la molécula de ADN en sitios específicos. Estos grupos metilo activan y desactivan genes al afectar la interacción entre ADN y otras proteínas. La modificación de las histonas, en cambio, afecta al ADN solo indirectamente. El ADN de las células se enrolla en las histonas a modo de una bobina para formar cromosomas. Distintas proteínas pueden añadir marcas químicas a las histonas de forma que otras proteínas celulares puedan detectar esas marcas y determinar qué región del ADN debe ser utilizada o ignorada en la célula.

Descendiendo a un nivel más concreto, solo se pueden metilar dos de las bases: citosina y adenina, siendo la metilación de la citosina la más extendida, si bien puede ser muy variable entre especies. La metilación puede cambiar la actividad de un segmento de ADN sin cambiar la secuencia y puede heredarse epigenéticamente a través de la acción de la DNMt1 metiltransferasa, que mantiene el patrón de metilación dentro de dinucleótidos CG simétricos.

Hay factores ambientales que pueden desencadenar respuestas químicas en los organismos. Estas respuestas, a su vez, pueden dar lugar a cambios en el epigenoma y con ello influir la expresión de los genes y el desarrollo del organismo. El hecho de que los mecanismos epigenéticos se hayan encontrado en todos los reinos de la vida es un indicador de su valor adaptativo y quizás un indicio de que el control epigenético apareció tempranamente en la evolución.

Secuenciación del ADN

Secuenciar es determinar el orden exacto de las bases en una hebra de ADN. Debido a que las bases están emparejadas y a que la identidad de una de las bases del par determina la identidad de la otra base, solo hay que reportar una de las dos cadenas de la hebra.

Sanger utilizó una técnica que permitía la secuenciación de pequeños fragmentos utilizando didesoxinucleótidos radiactivos que interrumpen la síntesis de fragmentos de cadenas de ADN. Este método se automatizó usando didesoxinucleótidos fluorescentes y electroforesis capilar y supuso una gran revolución en la genómica. Después vendrían los secuenciadores de segunda generación (*next generation sequencing*), en los que se operaba a escala nanoscópica (un nanómetro es la millonésima parte de un metro) y permitía la lectura de millones de secuencias parciales.

Para concatenar la secuencia de todas las bases en un segmento grande de ADN tal como un gen, es necesario leer la secuencia de segmentos superpuestos (segmentos que tienen parte de la secuencia de ADN común), lo que hace posible que se arme una secuencia más larga a partir de segmentos superpuestos más cortos. En este proceso, no basta leer cada base solo una vez, sino que es necesario leerlas varias veces en los segmentos superpuestos para asegurar la exactitud, y todo ello requiere un considerable trabajo computacional.

En la actualidad se usan además tecnologías de tercera generación que permiten obtener secuencias mucho más largas que los métodos anteriores, entre las que cabe destacar la secuenciación en tiempo real usando nucleótidos fluorescentes (PacBio®) y la secuenciación por paso de una cadena sencilla de ADN por un nanoporo en el que se miden los cambios en la corriente eléctrica según sea la base que lo atraviesa (Oxford Nanopore®).[4]

ADN mitocondrial

Además del ADN nuclear, dentro de unas organelas celulares llamadas *mitocondrias* se encuentra un tipo de cromosoma circular llamado *ADN mitocondrial* (figura 1.5). Las mitocondrias se ubican en el citoplasma y son el lugar de producción de energía y otras funciones metabólicas de la célula. Dentro de las mitocondrias hay un tipo específico de ADN, un poco diferente del ADN del núcleo. Este ADN es pequeño y circular, solo tiene unos 16.500 pares de bases y codifica diferentes proteínas que son específicas de las mitocondrias.

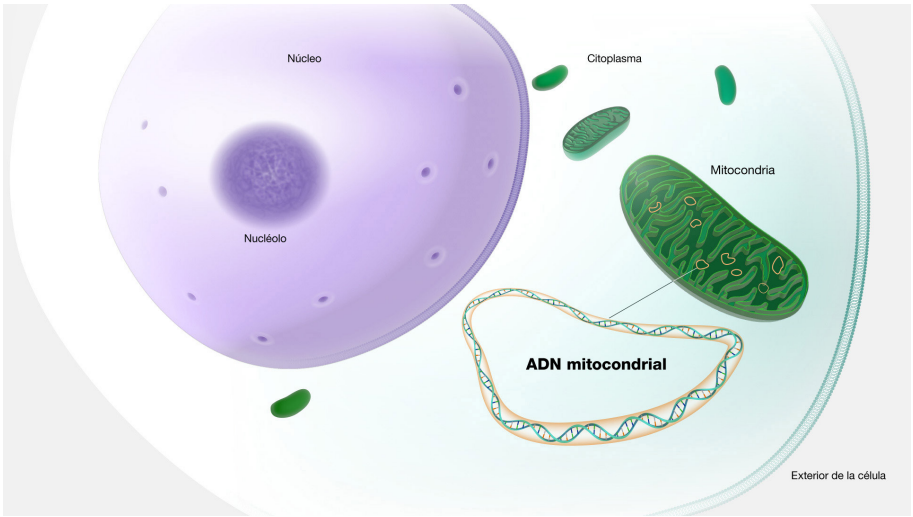


Figura 1.5. Representación del cromosoma circular que constituye el ADN mitocondrial. Fuente: National Human Genome Research Institute.

La madre transmite a su descendencia el material citoplásmico de sus óvulos, donde se encuentran las mitocondrias, y por tanto el ADN mitocondrial. Esto permite trazar el origen de ciertos bloques de genes (haplotipos) y establecer relaciones filogenéticas por la vía materna, lo cual se ha usado ampliamente para relacionar distintas poblaciones de abejas.

Polimorfismo de nucleótido sencillo o único: SNP

Un polimorfismo de nucleótido único (abreviado del inglés como *SNP*) es una variante genómica en la posición de una base única en el ADN nuclear (figura 1.6).

La detección de estas variantes se realiza mediante técnicas derivadas de la secuenciación del ADN. Gracias a los proyectos de secuenciación de distintas especies sabemos que los SNP se distribuyen a lo largo de todo el genoma. Sus posibles aplicaciones son numerosas y entre ellas cabe citar en las abejas *a*) análisis filogenéticos que permiten relacionar distintas poblaciones y razas de abejas, *b*) asignación de individuos a su subespecie o raza, *c*) identificación de genes implicados en caracteres productivos y de comportamiento, y *∂*) cálculo de los parentescos que luego se utilizan en los procedimientos de selección genómica.

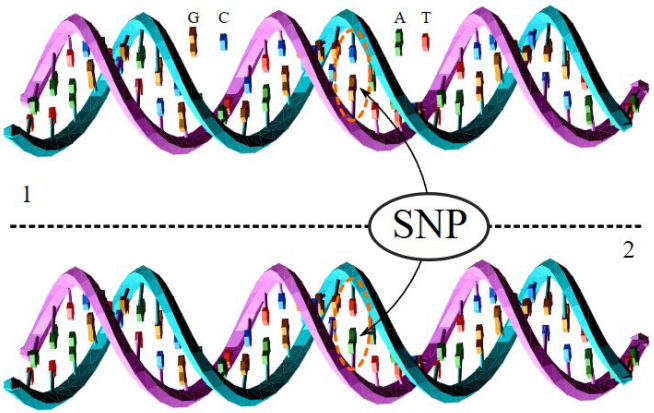


Figura 1.6. Representación gráfica de sendos fragmentos de las dos cadenas de ADN de una abeja en los que se observa una variante genómica distinta (SNP). Fuente: SNP model by David Eccles (Gringer).

GENÉTICA MENDELIANA

La genética sienta sus bases en los experimentos del monje agustino Gregor Mendel que se publicaron en 1866. Por aquel entonces no se conocía nada de lo que acabamos de exponer en las páginas previas acerca del material hereditario, por lo que las leyes que propuso Mendel se basaron en la observación de las proporciones que observaba en la descendencia de distintos tipos de cruzamientos realizados entre razas puras de guisantes. Estas razas puras eran completamente homogéneas y homocigotas para una variedad del carácter, las cuales había creado por la selección repetida de plantas que presentaban una misma variedad. Tras estos estudios, Mendel intentó confirmar las leyes de la herencia en las abejas, pero no llegó a ninguna conclusión debido a las diferencias genéticas entre guisantes y abejas que no pudo comprender.

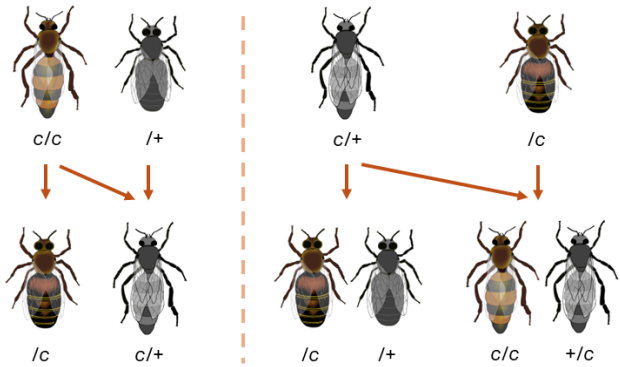
Para facilitar la descripción de las leyes de Mendel presentamos la tabla 1.1, que recoge los términos genéticos más importantes necesarios para entenderlas.

Término	Definición
Gen	Factor genético (región de ADN) que determina un carácter
Carácter	Atributo o cualidad
Fenotipo	Apariencia o manifestación de un carácter
Alelo	Cada una de las dos o más formas alternativas de un gen
Locus	Lugar específico ocupado por un alelo en un cromosoma; frecuentemente se utiliza de forma intercambiable con *gen*
Genotipo	Conjunto de alelos que posee un individuo; puede referirse a un locus o bien al conjunto del genoma
Homocigoto	Un individuo que posee dos alelos iguales en un determinado locus
Heterocigoto	Un individuo que posee dos alelos diferentes en un determinado locus
Hemicigoto	Individuo que solo posee un alelo en un determinado locus (caso de los zánganos)
Dominante (alelo)	Un individuo muestra uno de los dos fenotipos cuando es homocigoto o heterocigoto para el alelo; el alelo dominante oculta el efecto del alelo recesivo
Recesivo (alelo)	Un individuo solo muestra el fenotipo alternativo cuando es homocigoto

Tabla 1.1. Conceptos básicos para entender la genética mendeliana.

Las leyes de Mendel fueron definidas para organismos diploides, tanto machos como hembras, y un lector interesado puede encontrarlas en libros generales de genética.[5] No obstante, las abejas presentan haplodiploidía (se explicará con detalle en el siguiente capítulo) y ello hace que los principios de Mendel, basados en la meiosis (división celular que da lugar a los gametos), deban adaptarse a la determinación haplodiploide de los sexos.

Utilizaremos el gen cordobán a efectos ilustrativos. Se trata de un gen que hace que la abeja tenga un llamativo color dorado. Se descubrió en la abeja italiana (*Apis mellifera ligustica*) y ha constituido una variedad de la misma, con sus propias características productivas. Ha sido también utilizado para estudiar el comportamiento reproductivo de los zánganos, que describiremos más adelante. Se trata de un gen recesivo frente al color negro dominante.



+ : alelo normal (dominante); *c* : alelo cordobán (recesivo)

Figura 1.7. Ilustración de la transmisión mendeliana en abejas mediante dos apareamientos entre reinas y zánganos con distintos fenotipos y genotipos negro y cordobán. La descendencia se representa por un individuo de cada genotipo que se origina y en particular las hembras (reina y obreras) están representadas por una reina. Dibujos de abejas de Àlex Sirera.

En la parte izquierda de la figura 1.7 se presenta el apareamiento de una reina homocigota respecto al gen cordobán (cuyo genotipo representamos mediante *c*/*c*) que es fecundada por un macho hemicigoto de color negro (/+). La hembra producirá gametos que serán todos portadores del alelo que da el color dorado. En la descendencia diploide tendremos hembras (obreras y reinas) que serán todas heterocigotas, y su fenotipo será negro, al ser el negro dominante sobre cordobán. Los zánganos, al ser partenogenéticos, serán todos portadores del alelo que da el color dorado —recibido de su madre— y su fenotipo será cordobán.

En la parte derecha de la figura se representa el apareamiento de una reina heterocigota (+/*c*) con un macho cordobán. Este macho solo produce gametos portadores del alelo cordobán, mientras que la hembra produce alelos que codifican el color negro o el cordobán en idénticas proporciones, ½ y ½. En la descendencia podemos ver que los machos serán de color negro o cordobán en idéntica proporción, mientras que las hembras serán la mitad homocigotas cordobán (*c*/*c*) y fenotípicamente doradas, y la otra mitad heterocigotas (+/*c*) y fenotípicamente negras al haber recibido el alelo cordobán de la madre y el mismo alelo del padre, o bien haber recibido el alelo cordobán de la reina y el alelo negro del zángano.

Se han descrito otras múltiples variaciones (alelos) que producen efectos llamativos observables a simple vista. Las variaciones corresponden a

genes que afectan el color, la forma y la presencia de ojos, el color y pilosidad de los cuerpos, la forma y el tamaño de las alas y el comportamiento de limpieza del nido.[6] Muchos de los alelos son recesivos, por lo que la variante se observa fácilmente en los zánganos haploides. Estas variantes alélicas son muy útiles para identificar las abejas en trabajos experimentales sobre distintos aspectos de su biología, por lo que es conveniente disponer de pequeñas poblaciones de laboratorio donde se mantengan estos alelos.

CARACTERES CUANTITATIVOS

Hasta ahora hemos visto cómo la acción de un gen puede originar un fenotipo determinado, por ejemplo el fenotipo cordobán. Se trataría de un gen de los que habitualmente conocemos como genes mendelianos. No obstante, en las abejas se conocen pocos caracteres que se ajusten a este patrón de herencia. Otro ejemplo es el fenotipo ojos blancos, que también es recesivo. Pero la mayor parte de los caracteres (producción de miel, enjambrado, mansedumbre o resistencia a la varroa) son el resultado de múltiples y complejas interrelaciones de genes y de las proteínas enzimáticas que originan, las cuales actúan conjuntamente para dar un fenotipo concreto que habitualmente es cuantitativo, es decir, no se muestra como categorías alternativas (color cordobán ω color negro), sino como un continuo de valores que presentan distintas frecuencias. Cuando los representamos en un gráfico, se obtienen imágenes como las que recoge la figura 1.8.[7]

Los datos pertenecen a la abeja italiana. Se observa en la parte superior del gráfico que producciones de miel entre 4 y 24 kg son las más frecuentes y que las producciones más altas tienen una frecuencia que se va reduciendo, si bien pueden alcanzarse producciones que sobrepasan los 100 kg anuales en una colmena. En la parte inferior de la gráfica se ha representado la distribución de las valoraciones de comportamiento defensivo y de tendencia al enjambrado.

A principios del siglo XX se pensaba que los caracteres de este tipo no podían ser hereditarios y su variabilidad era debida solo al ambiente. Como había sugerido Mendel, diversos experimentos demostraron que estos caracteres cuantitativos estaban determinados por varios genes. Superada esta polémica, Fisher presentó su **modelo infinitesimal**, en el cual se supone que los caracteres están determinados por múltiples genes de pequeño efecto, así como por múltiples influencias ambientales. Este modelo fue desarrollado por otros autores y puede ser estudiado en detalle en el clásico libro de

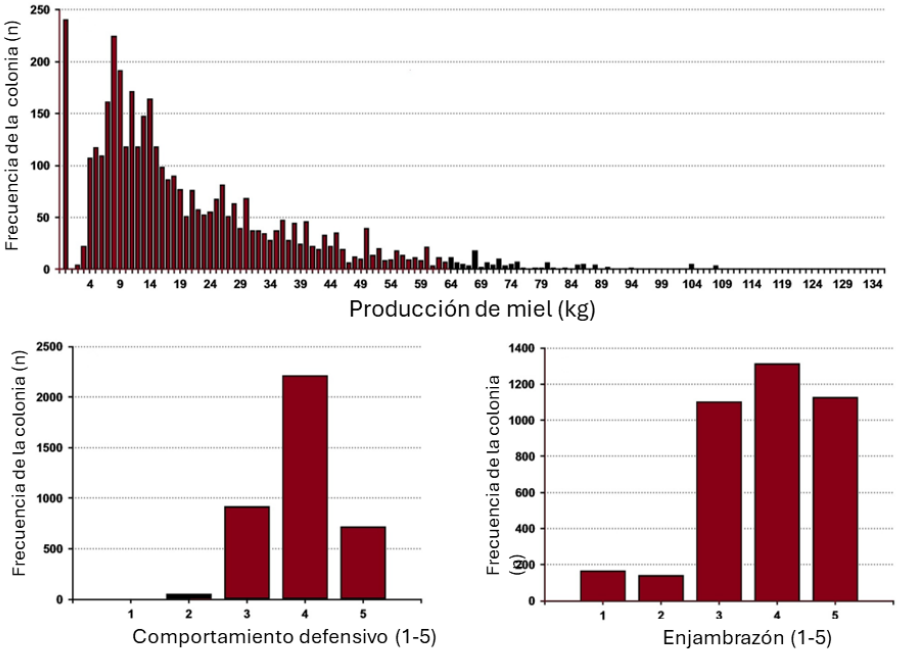


Figura 1.8. Distribución de los rendimientos en miel de las colonias, de su comportamiento defensivo y su tendencia a la enjambrazón en abeja italiana. Fuente: Andonov *et al.* (2019).

Falconer y Mackay.[8] Es de resaltar que en el modelo infinitesimal, al igual que en el contexto mendeliano, se asocia al gen un efecto concreto sobre el fenotipo, de pequeña magnitud o de gran magnitud, respectivamente. Este planteamiento es una simplificación de lo expuesto en el apartado de genómica, donde se ha presentado el gen como un molde que servía para iniciar un proceso de fabricación de proteínas que posteriormente actuaban en una cadena metabólica. A efectos de ilustrar la idea del modelo infinitesimal, en la figura 1.9 se representa esquemáticamente uno de los cromosomas con distintos genes que influyen la producción de miel. En principio, estos genes de pequeño efecto pueden encontrarse repartidos por todos los cromosomas.

El modelo infinitesimal define un modelo aditivo donde el fenotipo del carácter medido está determinado por los efectos de un elevado número de genes, teóricamente infinito, al que en conjunto llamamos *genotipo*, a los que se añaden también muchos pequeños efectos ambientales, tal como resume la figura 1.10 referida a la producción apícola.

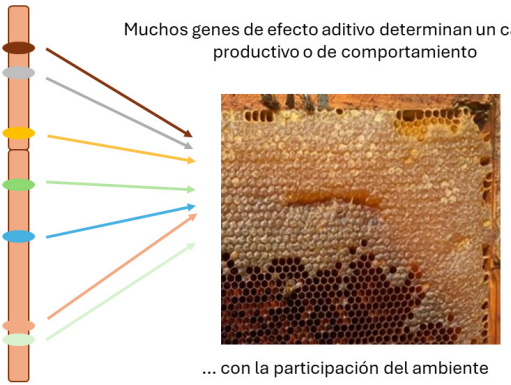


Figura 1.9. Representación del efecto de distintos genes de un cromosoma que actúan sobre la producción de miel. Fuente de la fotografía: Grupo UABee.

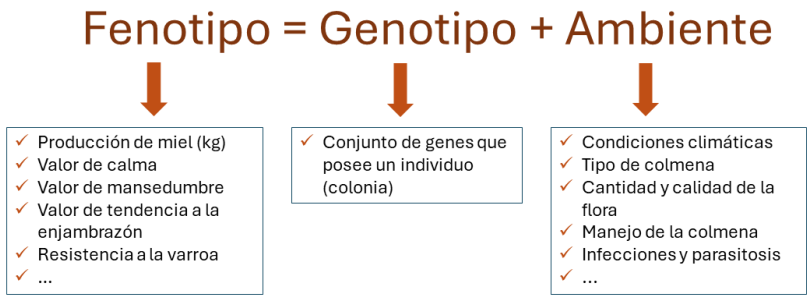


Figura 1.10. Elementos que pueden identificarse con el fenotipo, el genotipo y el ambiente en la producción apícola.

Heredabilidad

Mientras que los genes mendelianos se caracterizan por producir un efecto fenotípico reconocible con independencia del ambiente, los múltiples genes que influyen un carácter cuantitativo tienen un pequeño efecto en relación con la media del carácter. La herencia de los caracteres cuantitativos no es un fenómeno todo/nada, sino que presenta grados y el parámetro que mide estos grados se conoce como **heredabilidad**. Es la parte de la variación fenotípica que se debe al efecto aditivo de los genes (el efecto que se transmite a la descendencia). Cuando son importantes los efectos genéticos aditivos implicados en el carácter, la heredabilidad es alta, mientras que cuando estos efectos son poco importantes la heredabilidad es baja (figura 1.11).

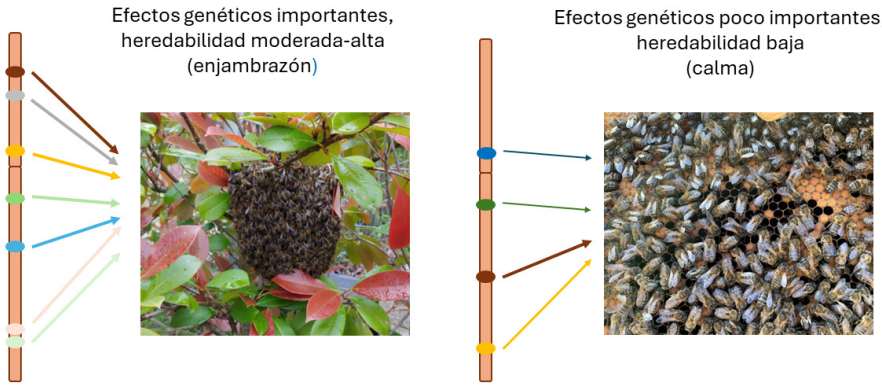


Figura 1.11. Heredabilidad de dos caracteres distintos y efectos implicados (solo se representa uno de los cromosomas). Fuente de las fotografías: Grupo UABee.

Acerca de la heredabilidad cabe señalar lo siguiente:

1. Su valor oscila entre 0 (caracteres no heredables) y 1 (caracteres mendelianos).
2. Se establecen tres rangos (en cierta medida arbitrarios) de heredabilidad:
   - > Baja: 0,05-0,20
   - > Moderada: 0,20-0,40
   - > Alta: > 0,40
3. Un valor alto de heredabilidad nos indicará que los parientes (en este caso las hijas y las madres) se parecerán respecto al carácter considerado (producción de miel, mansedumbre, etc.), mientras que una heredabilidad baja nos indicará que el componente ambiental es más importante que el genético y los parientes se parecerán poco.
4. La respuesta a la selección (medida del cambio genético) es proporcional a la heredabilidad.

Cuadro 1.1.

A pesar de la complejidad de la acción génica que se deriva de lo visto en el apartado de genómica, el análisis de los caracteres cuantitativos y de los genes que los determinan se reduce a un modelo muy simplificado, como acabamos de ver. La mayor virtud de este modelo simplificado es que nos permitirá calcular el valor de cría de nuestras abejas, es decir, la parte del valor fenotípico que se transmite a la descendencia.

El modelo P = G + E, donde P es el fenotipo, G el genotipo y E el ambiente (usaremos la inicial inglesa de *environment* para evitar confusiones), puede reducirse a P = A + E. En este modelo reducido, A es resultado del efecto aditivo de todos los genes (recordemos que tenemos dos alelos por cada gen en las hembras) que afectan al carácter, lo que denominamos *valor de cría* o *valor genético*. En términos genéticos, el efecto aditivo de cada alelo es el que se transmite a los descendientes. Hay que hacer notar que en el modelo P = A + E no se tienen en cuenta la posible interacción de los alelos de un gen (efecto conocido como *dominancia*) ni la posible interacción entre distintos genes (*epistasia*), ya que en las abejas se desconoce la importancia de estos efectos.

Este modelo permite subdividir la variación fenotípica total (V_P) en sus componentes genético aditivo, derivado de las diferencias entre los valores de cría de los individuos (V_A), y ambiental (V_E), de forma que podemos escribir $V_P = V_A + V_E$.

La heredabilidad se define como el cociente entre la varianza aditiva y la varianza fenotípica y se denota por h^2. Así tenemos que

$$h^2 = \frac{V_A}{V_P}$$

La heredabilidad representa, pues, la fracción de la varianza fenotípica que se debería a las diferencias en valor genético aditivo de los individuos. La importancia de la varianza aditiva se debe a que es un componente, junto al parentesco, del grado de parecido o similitud entre los individuos emparentados. Una mayor varianza aditiva implicará una mayor heredabilidad y, por tanto, un mayor parecido fenotípico entre los parientes. Este parecido entre parientes será la base de la selección, pues eligiendo las mejores abejas reinas (y zánganos), esperaremos obtener descendencia que se les parezca, es decir, mejor.

Correlación genética

Hay genes que intervienen en cadenas metabólicas que influyen sobre distintos caracteres cuyo fenotipo medimos. Como se ve en la figura 1.12, una parte más o menos importante de los mismos genes puede influir en dos caracteres cuantitativos. Es razonable pensar que el comportamiento defensivo y la calma sean el resultado de genes que actúan en cadenas metabólicas compartidas, lo cual origina que los valores presenten tendencias parecidas, que sean más o menos semejantes. Para calcular el grado en que dos caracteres varían conjuntamente usamos la correlación. Esta correlación puede calcularse a partir de los valores fenotípicos medidos (en nuestro ejemplo por una escala de valores de 1 a 4), sería la correlación fenotípica, r_P. También podemos pensar en la correlación entre los efectos aditivos de los genes que determinan ambos caracteres, en cuyo caso hablaríamos de **correlación genética** aditiva, r_A.



Figura 1.12. Efecto de genes que actúan simultáneamente sobre el comportamiento agresivo y la calma (solo se representa uno de los cromosomas de un par). Fuente de las fotografías: Hippopx y Grupo UABee.

Los valores extremos de la correlación genética son –1 y +1. Ambos valores indican una correlación perfecta, negativa en el primer caso (los dos caracteres están determinados por los mismos genes y todos los genes afectan de forma positiva a un carácter y de forma negativa al otro), y positiva en el segundo (+1), que indicaría que los genes afectan positivamente a ambos caracteres. Lo más frecuente es encontrar valores intermedios de correlación, más o menos alejados de los dos extremos. Cuanto más se apro-

ximen a 0 en valor absoluto estos valores, ello indicará que los caracteres están poco o nada correlacionados. Cuanto más se aproximen a –1 o a +1, hablaremos de correlaciones altas, si bien de sentidos contrapuestos.

El interés de conocer la correlación genética radica en que determina la respuesta correlacionada a la selección de un carácter cuando seleccionemos otro carácter relacionado con él. Si dos caracteres presentan una correlación genética alta (mansedumbre y calma, por ejemplo) podremos plantearnos si vale la pena hacer la selección sobre los dos o simplemente debemos seleccionar uno de ellos.

Respuesta a la selección

El objetivo de todo programa de mejora es el aumento de genes favorables de la población en relación con un carácter o varios que tengan relevancia productiva y económica y permitan aumentar la rentabilidad del apiario.

La herramienta más utilizada para la mejora es la selección genética, es decir, la elección de los mejores individuos (hablaremos de qué es «mejor» en el contexto apícola más adelante) de forma que al aparearlos obtengamos una descendencia mejor que la generación de los padres. La teoría se resume de forma sencilla en el cuadro 1.2.

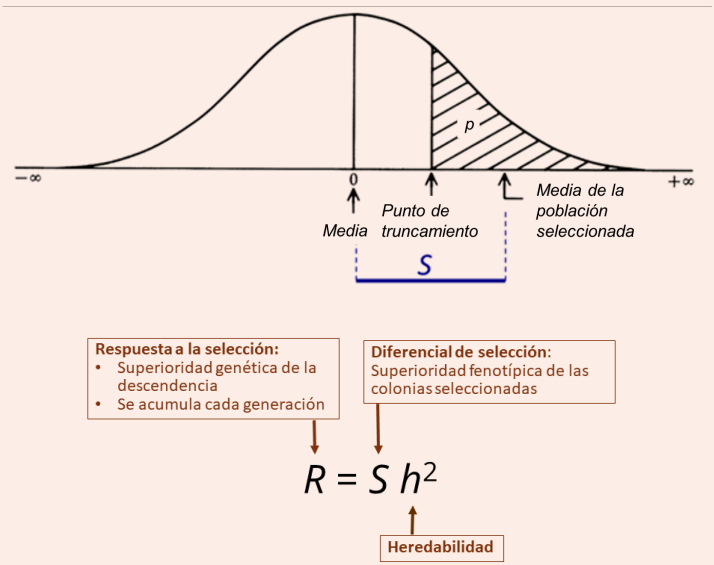
Cuadro 1.2

Sea un carácter como la producción de miel por colmena que se representa mediante una distribución en forma de campana, de forma que las mejores colmenas —o, de forma equivalente, las mejores reinas—, estarían situadas en el lado derecho. La selección fenotípica consistirá en elegir un porcentaje determinado de reinas (las de las mejores colmenas) para obtener las reinas de reposición.

A la superioridad fenotípica —superioridad en producción de miel de las colmenas de las reinas seleccionadas— se la denomina **diferencial de selección**, *S*. Esta superioridad fenotípica será en parte genética y nos dará una mejor descendencia, unas reinas hijas de mayor producción. El diferencial de selección está relacionado con la presión de selección (proporción de individuos seleccionados, *p*). Cuanto menor sea esta *p* (mayor presión de selección), mayor será el diferencial de selección, y al contrario.

La parte genética de la superioridad dependerá del grado de parecido que nos medía la heredabilidad. Heredabilidades altas indicarán que las madres

e hijas tenderán a dar producciones parecidas, de manera que, si seleccionamos las mejores reinas madres, esperaremos obtener buenas reinas hijas, de elevada producción.



A la diferencia entre la producción de la generación de las madres y la de las hijas la denominaremos **respuesta a la selección**, *R*. Por lo comentado anteriormente es razonable pensar —y puede demostrarse formalmente— que los factores determinantes de la respuesta serán el diferencial de selección y la heredabilidad. Así, si la heredabilidad es moderada o alta (superior a 0,3) y dejamos descendencia solo de las mejores reinas, tendremos una importante respuesta a la selección. Si, por el contrario, la heredabilidad o el diferencial de selección son bajos, la respuesta que esperaremos será baja. Diferenciales de selección bajos o nulos se corresponderían con elegir las reinas al azar, sin tener en cuenta su potencial productivo. Si eligiéramos reinas de bajo potencial productivo podríamos llegar a tener respuestas negativas, es decir, un retroceso en la producción.

La selección puede realizarse mediante métodos más complejos. Esto viene dado por el hecho de que en la selección fenotípica solo se seleccionan las reinas, sin hacer selección de los machos, lo cual limita teóricamente el potencial de respuesta a la mitad. Más adelante veremos métodos de selección que incrementen la respuesta mediante el control de las genealogías.

RESUMEN

- Las hembras (reinas y obreras) se desarrollan a partir de la unión de un óvulo y un espermatozoide. Son diploides, con dos dotaciones cromosómicas. Los machos (zánganos) son haploides y se desarrollan de un óvulo no fertilizado, un proceso conocido como partenogénesis.
- El genoma de la abeja tiene 236 millones de pares de bases y más de 10.000 genes. En comparación con otros insectos, la abeja tiene menos genes de inmunidad innata, enzimas de detoxificación, proteínas que forman la cutícula y receptores gustativos, pero tiene más genes de receptores del olor y genes específicos para la utilización del néctar y el polen.
- Un gen es un segmento de ADN que contiene las instrucciones para producir una proteína específica. El genoma es el conjunto de genes de un organismo que contiene todas las instrucciones para su desarrollo.
- El ADN se compone de dos hebras en forma de doble hélice, formadas por cuatro nucleótidos que contienen un azúcar (desoxirribosa), un grupo fosfato y una de las bases nitrogenadas: adenina (A), timina (T), guanina (G) y citosina (C). Las bases se emparejan de manera específica (A con T y C con G).
- El filamento de ADN se repliega sobre unas proteínas llamadas *histonas* para formar los cromosomas.
- La expresión génica es el proceso por el cual la información codificada por un gen se usa para producir moléculas de ARN que codifican proteínas o moléculas de ARN no codificantes que cumplen otras funciones.
- Para producir proteínas, la información del ADN de un gen se copia en una molécula de ARN mensajero (ARNm) en un proceso llamado *transcripción*. Luego, el ARNm es leído por un ribosoma en el citoplasma para formar una proteína en un proceso llamado *traducción*. Las proteínas forman estructuras corporales y controlan reacciones químicas y señales celulares. Una mutación en el ADN puede dar como resultado una proteína anómala, lo que puede afectar los procesos fisiológicos.
- La regulación génica es el proceso por el cual las células controlan qué genes se activan y cuáles no, lo cual les permite responder a cambios ambientales. Son fundamentales los factores de transcripción.

- La epigenética estudia las modificaciones químicas del ADN que no alteran la secuencia de bases, pero que pueden modular la expresión de los genes. Dos de las modificaciones epigenéticas principales son la metilación del ADN y la modificación de las histonas, que afectan la interacción del ADN con otras proteínas.
- Un polimorfismo de nucleótido único (SNP) es una variación en la posición de una sola base en el ADN. Se utilizan para análisis filogenéticos, asignación de individuos a subespecies, identificación de genes y cálculo de parentescos en las abejas.
- Además del ADN nuclear, existe el ADN mitocondrial, que es circular y se transmite por vía materna, lo que permite trazar las relaciones filogenéticas entre poblaciones de abejas.
- La genética mendeliana se basa en las leyes de la herencia establecidas por Mendel. Sin embargo, en las abejas, debido a la haplodiploidía, los principios de Mendel deben adaptarse.
- La mayoría de los caracteres de las abejas (como la producción de miel o la resistencia a enfermedades) no siguen un patrón mendeliano de fenotipos alternativos, sino que son caracteres cuantitativos, de grado, determinados por múltiples genes y factores ambientales.
- La heredabilidad es un parámetro que indica en qué medida se parecen los parientes y nos orienta sobre el grado en que un carácter se transmitirá a la descendencia.
- La respuesta a la selección (el cambio genético en la población) es directamente proporcional a la intensidad con que apliquemos la selección y a la heredabilidad.

Notas

1 https://www.genome.gov/genetics-glossary. Página web del National Health Genome Research Institute (NHGRI). [Acceso en varias ocasiones durante los meses de enero y febrero de 2024. Esta página web contiene excelente información y gráficos sobre genómica que pueden ser entendidos por un público amplio. Está orientada a la especie humana, pero lo que allí se dice puede extrapolarse a cualquier otra especie. Es bilingüe en inglés y español. Se ha utilizado ampliamente para escribir la parte de genómica de este capítulo.]

2 Honeybee Genome Sequencing Consortium. Insights into social insects from the genome of the honeybee *Apis mellifera*. *Nature* 443, 931-949 (2006)

3 Wallberg A, Bunikis I, Pettersson O, *et al*. A hybrid de novo genome assembly of the honeybee, *Apis mellifera*, with chromosome-length scaffolds. *BMC Genomics* 20(1) (2019)

4 Satam H, Joshi K, Mangrolia U, *et al*. Next-generation sequencing technology: current trends and advancements. *Biology* 12, 997 (2023)

5 Benito Jiménez CB, Espino Nuño FJ. *Genética. Conceptos esenciales*. Panamericana, Madrid (2021)

6 Rothenbuhler W, Kulincevic JM, Kerr WE. Bee genetics. *Annu Rev Genet* 2, 413-438 (1968)

7 Andonov S, Costa C, Uzunov A, *et al*. Modeling honey yield, defensive and swarming behaviors of Italian honey bees (*Apis mellifera ligustica*) using linear-threshold approaches. *BMC Genet* 20, 78 (2019)

8 Falconer DS, Mackay TFC. *Introducción a la genética cuantitativa*. Acribia, Zaragoza (2001)

2

Determinación de las castas y el sexo de las abejas

En una colonia de abejas se distinguen dos castas reproductoras: la reina y los zánganos; y una casta no reproductora, que son las abejas obreras. Estos y otros detalles serán explicados brevemente en el primer apartado, dedicado a la biología de las abejas. Además, a lo largo de este capítulo vamos a analizar en detalle aspectos genéticos y genómicos implicados en la diferenciación de dichas castas. Este análisis comprenderá el estudio del número cromosómico, qué factores genéticos y ambientales determinan las castas y asimismo los mecanismos moleculares implicados en su determinación y del sexo al que están asociadas.

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y DEL COMPORTAMIENTO DE LAS ABEJAS

Para conocer la genética de las abejas, debemos observar cómo es la organización interna de una colonia, así como los aspectos más sobresalientes de la biología reproductiva de las abejas. El lector interesado encontrará tratado este tema en profundidad en el libro de Koeniger *et al.*[1]

La colonia es un superorganismo, una organización eusocial en la cual el individuo en sí mismo carece de valor en favor de la colectividad de la colonia. Conviven abejas de dos generaciones y se distinguen una casta no reproductora (abejas obreras, de menor tamaño, izquierda de la imagen) y unas castas reproductoras (reina y zánganos, centro y derecha de la imagen de la figura 2.1).



Figura 2.1. Las tres castas de abejas: de izquierda a derecha, obrera, reina y zángano. Dibujos de Àlex Sirera.

Las obreras se encargan de todo el trabajo logístico y de mantenimiento de la colmena y van evolucionando de forma flexible en las tareas que desarrollan. Tras su emergencia, el día 2 se convierten en limpiadoras; el día 4 pasan a ser nodrizas, suministrando la jalea real a la reina y a la cría; una semana más tarde, el día 11 comienzan a producir cera y a reparar los panales; el día 16 se hacen almacenadoras de alimento (miel y polen); cuatro días más tarde, el día 20, se convierten en centinelas (controlan la entrada a la colmena, dan las señales de alarma y defienden la colmena); finalmente, el día 22 comienza su trabajo como pecoreadoras, es decir, recolectoras de miel y polen, trabajo muy exigente que hace que su vida solo se prolongue unas pocas semanas más.

La abeja reina es diferente de las abejas obreras (más larga) pero mantiene la capacidad de vuelo y navegación de una obrera. Esto es importante porque las reinas vírgenes tienen que volar para aparearse fuera de la colonia con machos de otras colonias (vuelos nupciales). Este apareamiento externo aumenta las probabilidades de producirse con machos que no tienen su origen en la propia colmena, reduciendo con ello las probabilidades de consanguinidad en las siguientes generaciones.[2]

Una reina virgen está preparada para aparearse en torno a los 7-8 días de vida. A tal fin emiten una feromona (9ODA) que atrae a los machos.[3] El apareamiento con 10-20 zánganos puede requerir varios vuelos nupciales (hasta el día 13 de vida) si contamos los de orientación y los de apareamiento propiamente dichos; además, la aportación de descendientes de los

distintos zánganos es variable. El vuelo de apareamiento de una reina dura entre 5 y 30 min (velocidad de vuelo de 20 km/h), dependiendo de las condiciones atmosféricas y de otros factores desconocidos. Una temperatura cálida permite que vuelen más zánganos y ello tiende a alargar el tiempo de apareamiento. De hecho, los zánganos suelen salir a mediodía en los días soleados y las hembras media hora después. Los apareamientos se producen en las áreas de congregación de zánganos que suelen ocupar lugares bastante fijos.[4] Dichas áreas pueden estar alejadas de sus colmenas de origen entre 2 y 5 km. De hecho, los zánganos prefieren áreas de congregación próximas, mientras que el 75 % de las hembras prefiere áreas de congregación de zánganos más alejadas. Esto hace disminuir la probabilidad de encontrarse parientes próximos y con ello la posibilidad de depresión consanguínea (será estudiada en un capítulo posterior).

La reina virgen es cubierta sucesivamente por los distintos zánganos. El macho vuela sobre la reina hasta posicionarse de forma que su tórax esté sobre el abdomen de la reina. El aparato copulador del zángano, llamado *endofalo*, está escondido en su abdomen. El zángano protrusiona su endofalo y lo inserta en la cámara de picado de la reina con una fuerza suficiente para que el semen la atraviese y pase hasta el oviducto donde será almacenado. El esperma del zángano entra en el aparato reproductivo de la reina con tal fuerza que permite que el endofalo se rompa y el zángano se desenganche de la reina. Con el endofalo y el abdomen rotos, el zángano muere.[5] La cópula dura unos 5 s y es audible por el oído humano. Deja una «señal» en la reina que deberá ser eliminada por el siguiente zángano. El resultado de la fecundación es que la reina almacena de 5 a 6 millones de espermatozoides (una pequeña parte de los que recibe) que permanecen en buenas condiciones en la espermateca hasta que la reina alcanza los cuatro años de vida. Una vez fecundadas, las reinas pueden poner huevos, hasta 2.000 en un solo día.

Cuando los óvulos (gametos femeninos) pasan de los ovarios a los oviductos la reina controla si se libera o no esperma (gametos masculinos). Si un óvulo es fertilizado el huevo se convierte en una obrera o en una abeja reina. Si no es fertilizado se convierte en un zángano. La reina y las obreras toman sus decisiones en función de las necesidades de la colonia. Las obreras son hembras y en ausencia de la reina pueden poner huevos, pero como no han sido fecundadas, los huevos no fertilizados solo producen machos (obreras zanganeras).

Cuando se ha acabado el esperma, la colonia comienza a crear una nueva reina. Sin embargo, esto puede suceder antes de que hayan transcurrido los cuatro años. Las colonias sustituyen a la reina vieja por una nueva

cuando notan que la reina vieja ha decelerado su puesta de huevos, porque la reina baja la producción de feromona o bien por otras causas. En todos los casos, la sustitución implica la eliminación de la reina vieja. La vida es dura en una colonia: su supervivencia debe estar garantizada.

MEIOSIS Y FECUNDACIÓN EN LAS ABEJAS

El número de cromosomas es diferente en hembras y en machos. Las hembras, reina y obreras, presentan una dotación diploide con dos juegos de 16 cromosomas ($2n$ = 32); cada cromosoma tiene su homólogo. Los machos, en cambio, solo presentan un juego de cromosomas (n = 16), son haploides. Esta dualidad se conoce como **haplodiploidía**.

¿Cuál es el mecanismo genético que permite que se transmita y mantenga un número adecuado de cromosomas en ambos sexos? La figura 2.2 da la respuesta. En dicha figura, para simplificar la visualización, se muestran solo 3 de los 16 pares cromosómicos. En ella se muestra la **meiosis**, divisiones celulares que permiten la formación de gametos por las reinas (óvulos), la formación de espermatozoides en los zánganos, así como la unión de los gametos para dar los huevos fecundados, también llamados *cigotos*.

La reproducción de los himenópteros es distinta de la de los animales domésticos y de los humanos debido a la condición de haplodiploidía. En la gónada de una reina los cromosomas están constituidos por dos cromátidas hermanas que contienen el material genético duplicado. En la primera división meiótica se produce un reparto de cromosomas homólogos entre las dos células hijas (meiosis reduccional), y estas ya solo contienen la mitad de los cromosomas. Posteriormente se produce una segunda división que separa las cromátidas hermanas de tal forma que por cada ovocito se producen cuatro óvulos (gametos o células sexuales), que son haploides. La gametogénesis de un zángano es mucho más sencilla, pues se reduce a producir por división celular (mitosis) espermatozoides haploides que contienen copias idénticas de sus cromosomas. Si el óvulo es fecundado por un espermatozoide, se produce una hembra, que podrá dar lugar a una obrera o a una reina. Si, por el contrario, el óvulo no es fecundado, podrá dar lugar a un zángano, proceso conocido como *partenogénesis*. Además, como se ha comentado, en ausencia de la reina alguna obrera de la colmena puede dar lugar a óvulos haploides que se desarrollen como zánganos. Tenemos de esta forma una colonia zanganera.

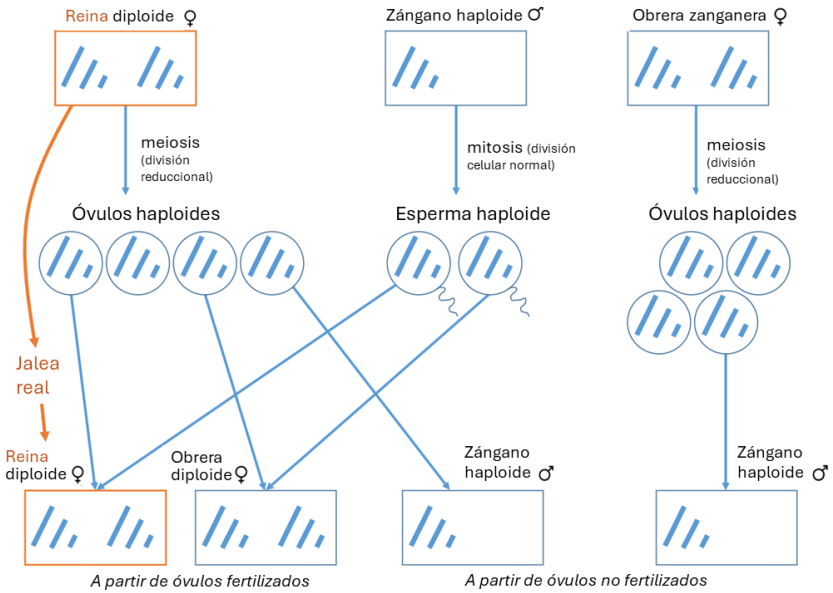


Figura 2.2. Determinismo genético de las castas en las abejas. Solo se han representado 3 de los 16 cromosomas para simplificar la explicación. Fuente: Ian Alexander, Wikimedia.

LOS ALELOS SEXUALES

Atendiendo a la dotación cromosómica, hemos asociado el sexo de las abejas con el fenómeno de haplodiploidía. En los mamíferos el sexo se relaciona con la presencia en doble dosis del cromosoma sexual X, que da lugar a hembras, o en la combinación del cromosoma X y el Y, el cromosoma masculino, que da lugar a machos. Afinando más, se ha demostrado que el gen *SRY* (*sex-determining region* Y) es el responsable de la generación de machos y asimismo se ha determinado su estructura.

De forma semejante se ha determinado la existencia de un gen sexual en abejas. Dicho gen fue propuesto a mediados del siglo pasado y es recogido en el libro de Ruttner.[6] El gen fue inicialmente conocido como locus X y se asignó al grupo de ligamiento (cromosoma) III. En la figura 2.3 se muestra a modo de ejemplo cómo una hembra heterocigota para el locus X, con los alelos X_2 y X_8, es fecundada por un macho portador del alelo X_3. La

descendencia es toda viable. En el lado derecho de la imagen se muestra el resultado del apareamiento de la misma hembra con un macho X_8. En este caso se producen cigotos diploides de genotipos X_2X_8 y X_8X_8. Estos últimos dan lugar a una descendencia masculina no viable que es eliminada por las obreras.[7] Aparece una imagen de cría dispersa, con celdas vacías intercaladas, que da lugar a que la colonia desarrolle pocas abejas. Como se ve, las hembras son siempre heterocigotas para el locus X, mientras que los machos viables son hemicigotos (solo tienen uno de los alelos). Cabe señalar, además, que es importante evitar que las reinas y los zánganos compartan el mismo alelo para controlar la aparición de cría homocigota. Esta situación tiende a producirse cuando aumenta el parentesco entre los individuos y con ello la consanguinidad de la descendencia. En un capítulo posterior se comentarán con más detalle los efectos negativos de la consanguinidad sobre las aptitudes productivas y reproductivas de las abejas y qué prácticas se pueden realizar para que ello no resulte un problema.

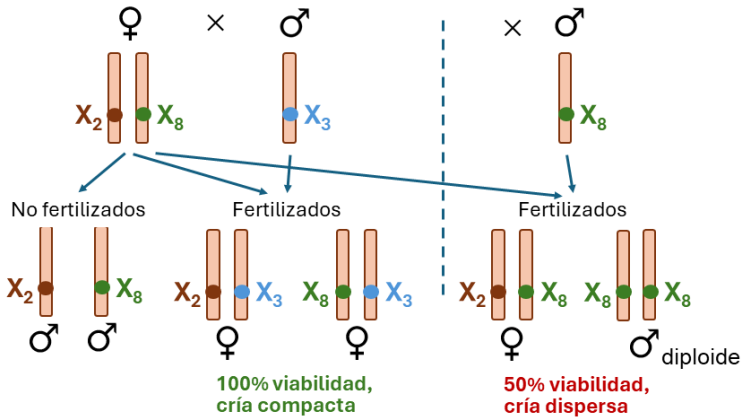


Figura 2.3. Herencia del locus X y sus consecuencias sobre la viabilidad de la cría.

En los últimos años se ha determinado la ubicación y la base molecular del locus X. Este locus ha pasado a llamarse *determinante complementario del sexo, csd*, el cual actúa sobre el empalme de los tránscritos (fragmentos de ARN mensajero) del gen feminizante, *fem*, un componente de la ruta conservada de determinación del sexo. El estado activo de la proteína csd dirige los transcritos de ARN mensajero del gen *fem* a la forma específica de hembra, mientras que la forma inactiva de la proteína csd asegura el ARN que da lugar al macho.[8]

¿OBRERA O REINA?

Vemos pues cómo las hembras, ya sean obreras o reinas, son diploides. Pero ¿qué hace que dos hermanas se desarrollen una como obrera o la otra como reina? Por otra parte, una obrera desempeña distintas funciones a lo largo de su vida. ¿Cómo se gobierna esta evolución? Desde hace tiempo, se han venido estudiando los mecanismos que regulan estos fenómenos, pero a pesar de ello no se conocen en su totalidad.



Figura 2.4. Reina rodeada de obreras en un panal. Fuente: Andy Sweet, copyright (Sweet-Apiaries UK).

En la diferenciación de las castas intervienen múltiples factores como son el tamaño y orientación de la celda en que se desarrolla la cría, la cantidad y calidad del alimento que recibe, hormonas, diferencias en expresión génica, metilación del ADN y el ARN, modificaciones de histonas, micro-ARN y la interacción entre cromosomas.[9]

Factores ambientales

El principal factor ambiental es la cantidad de jalea real con que son alimentadas las hembras durante su desarrollo embrionario hasta su emergencia. Mientras que las obreras solo son alimentadas con jalea real los tres primeros días de su vida larvaria, las hembras que van a ser reinas se alimentan de jalea real hasta su emergencia a los 16 días. La jalea real es una secreción compuesta que procede de dos glándulas de las abejas nodrizas: la glán-

dula mandibular, que produce principalmente ácidos grasos, y la glándula hipofaríngea, que aporta las proteínas, en particular la principal proteína de la jalea real (MRJP1). Las celdas reales o realeras se asemejan a un cacahuete cuando están plenamente desarrolladas. Empiezan como copas de reina, que son mayores que las celdas de un panal normal, y crecen en una posición vertical, a diferencia de las otras celdas, que presentan una disposición horizontal (figura 2.5). Las obreras desarrollan la celda real una vez que la reina ha puesto un huevo en la copa real. Como las realeras tienen la apertura hacia abajo, necesitan de la jalea real para mantener la larva dentro de las mismas. Esta viscosidad está determinada por una red fibrilar de proteínas.[10]



Figura 2.5. Celdas reales y cría operculada de obreras. Fuente: The BeeMD photo collection, Dewey M. Caron.

Base epigenética

Las reinas y las obreras proceden de un genoma diploide y, por ello, el desarrollo diferencial tiene que tener una base epigenética.[11] Ya en 2008 se sugirió que la **metilación** (adición del grupo $-CH_3$ al ADN) era el principal mecanismo que orquestaba el dimorfismo de las abejas.[12] Un huevo fertilizado de abeja se convertiría normalmente en una reina; no obstante, la dieta de menor volumen, menor contenido de ácidos grasos y, particularmente, menor contenido de carbohidratos que reciben las larvas de obreras en relación

con las larvas de reina conduciría a la metilación de genes cuya expresión genera el cambio hacia la morfología de obrera. La metilación está mediada por enzimas de la familia de las transferasas de ADN (DNMT). En general, el grado de metilación es mayor en obreras que en reinas y los genes que se metilan de forma diferencial están relacionados con la regulación metabólica. A su vez, la feromona de la reina influiría el grado de metilación de las obreras.[13]

Por otra parte, la metilación de las proteínas de la cromatina (histonas) influye el grado en el que estas se contraen o expanden, lo que influye a su vez en la expresión de los genes de la región. Las larvas de obreras y de reinas muestran una conformación específica de la metilación en miles de genes y ello se correlaciona con la expresión de genes específicos de cada casta. No obstante, la metilación de las histonas no es la única modificación implicada en la determinación de las castas. La acetilación (adición de un grupo acetilo, $–C_2H_3O$) de la histona H3 en el aminoácido lisina 27, modificación que se asocia con la activación de la transcripción, es distinta en las larvas de las reinas y las obreras. Mientras que en las larvas de reina se localiza en exones y alrededor de los sitios de transcripción, en las obreras se localiza en los intrones.[14]

Otros elementos que participan en la determinación de las castas son pequeños fragmentos no codificantes de ARN (micro-ARN o mi-ARN) que influyen en los ARN mensajeros y en la traducción a nivel ribosómico. En este sentido se han observado diferencias de perfiles en los mi-ARN y la transcripción entre hembras diploides respecto a los zánganos haploides, así como entre obreras y reinas. Las reinas y los zánganos presentan un enriquecimiento asociado a vías fisiometabólicas, mientras que las obreras, que han de desarrollar tareas más complejas, muestran un enriquecimiento de procesos asociados con el desarrollo neuronal, señales en las células y diferencias propias de las castas. Además, las dianas de los mi-ARN están asociadas con genes no metabólicos, especialmente dianas neuronales, lo que sugiere un mecanismo alternativo a la metilación del ADN que regula los procesos fisiometabólicos.[15] Por otra parte, distintos mi-ARN procedentes del polen, más frecuentes en el pan de abeja que en la jalea real, retrasan el desarrollo y disminuyen el tamaño corporal y de los ovarios, lo que previene la diferenciación hacia reinas e induce el desarrollo de obreras.[16]

Como hemos descrito anteriormente, las obreras experimentan a lo largo de su vida comportamientos muy distintos, desde nodrizas hasta pecoreadoras, sin cambiar su morfología. Estos cambios están asociados con reajustes de la fisiología y la expresión de los genes y pueden ser estimulados

ambientalmente manipulando la demografía de la colonia. Si, por ejemplo, se eliminan las pecoreadoras, las nodrizas maduran rápidamente y se convierten en pecoreadoras. Cada fenotipo de comportamiento está asociado con la metilación de regiones específicas, principalmente de genes con funciones reguladoras. Se ha visto que abejas pecoreadoras revertidas experimentalmente a nodrizas mostraron patrones de metilación más semejantes a los de las nodrizas que a los de las pecoreadoras.

El ADN no es el único ácido nucleico que puede ser metilado: también puede serlo el ARN, y ello incide en la expresión de los genes. Una modificación de este tipo viene dada por la N6-metiladenosina (m6A), que influye en la regulación del procesado del ARN y en la traducción a proteínas. En las abejas, esta modificación es mayor en las obreras que en las reinas. En particular afecta a la ruta metabólica de la hormona juvenil y de la vitelogenina, un antagonista de la hormona juvenil.[17]

Consecuencia de todos estos fenómenos y de la actuación concreta de determinados genes, en insectos eusociales como las abejas se observa que, en su fase adulta, y de acuerdo con las funciones que van a realizar, las obreras poseen cerebros de mayor tamaño y los ovarios están inactivados, mientras que las reinas tienen un menor tamaño cerebral, pero ovarios mucho más activos.

En conclusión, podemos decir que la diferenciación de las castas es un proceso esencial para la formación de la estructura de la colonia de abejas. Muchos son los factores que contribuyen a la determinación de las castas y, entre ellos, los mecanismos epigenéticos cobran la mayor importancia. El conocimiento de estos fenómenos, no obstante, está en sus inicios, por lo que necesitaremos mucha más investigación para entenderlos a fondo.

RESUMEN

- Una colonia de abejas es un superorganismo con tres castas: la reina y los zánganos (castas reproductoras), y las obreras (casta no reproductora).
- El sexo en las abejas se rige por un sistema de haplodiploidía: las hembras (reina y obreras) son diploides (32 cromosomas) mientras que los zánganos son haploides (16 cromosomas). La reina controla si un óvulo es fertilizado o no. Si es fertilizado, se convierte en una hembra; si no, se convierte en un zángano mediante un proceso conocido como partenogénesis.

- Además, las hembras son siempre heterocigotas para un gen sexual llamado *gen determinante complementario del sexo* (*csd*). Los cambios en el estado de la proteína csd determinan si el gen feminizante (*fem*) produce una hembra o un macho.
- Si una hembra y un zángano comparten el mismo alelo del gen *csd*, los cigotos diploides resultantes dan lugar a machos homocigotos diploides no viables, que son eliminados de la colmena. Ello se traduce en que la zona de cría presenta muchas celdas vacías.
- La diferenciación entre una obrera y una reina es un proceso gobernado por factores ambientales y epigenéticos.
  - El principal factor ambiental es el tipo y la cantidad de alimento recibido durante el desarrollo larvario. Las futuras reinas se alimentan exclusivamente de jalea real durante toda su etapa larvaria y pupal, mientras que las obreras solo la reciben durante los tres primeros días. La jalea real es una secreción de las glándulas mandibulares e hipofaríngeas de las abejas nodrizas.
  - Las futuras reinas se desarrollan en celdas especiales llamadas *celdas reales*, que son más grandes y se orientan verticalmente, a diferencia de las celdas de las obreras, que son horizontales.
  - Los mecanismos epigenéticos, como la metilación del ADN y del ARN, influyen en la expresión génica para determinar las castas. El grado de metilación es generalmente mayor en las obreras que en las reinas, lo que se relaciona con la regulación del metabolismo y los cambios en la expresión génica que inducen la morfología de obrera (mayor desarrollo cerebral y menor desarrollo del ovario).
  - La metilación de las histonas y otros elementos como los micro-ARN también participan en la determinación de las castas, influyendo en el desarrollo neuronal y la fisiología de cada tipo de abeja.
  - A lo largo de su vida, las obreras evolucionan en sus tareas (de limpiadoras a pecoreadoras), y estos cambios de comportamiento también están asociados con patrones específicos de metilación en el ADN.

Notas

1 Koeniger G, Koeniger N, Ellis J, *et al. Mating biology of honey bees* (*Apis mellifera*). Wicwas Press, Kalamazoo, EE. UU. (2015)

2 https://wildflowermeadows.com/tag/queen-bee-mating

3 Gary NE. Chemical mating attractants in the queen honey bee. *Science* 136(3518), *773-774* (1962)

4 Koeniger N, Koeniger G. Mating flight duration of *Apis mellifera* queens: As short as possible, as long as necessary. *Apidologie* 38, 606-611 (2007)

5 https://www.perfectbee.com/learn-about-bees/the-science-of-bees/how-honeybees-reproduce

6 Ruttner F. *Breeding techniques and selection for breeding of the honey bee*. British Isles Bee Breeders Association and Ehrenwirth Verlag, Múnich (1988)

7 Beye M. The dice of fate: the *csd* gene and how its allelic composition regulates sexual development in the honey bee, *Apis mellifera*. *Bioessays* 26(10), 1131-1139 (2004)

8 Otte M, Netschitailo O, Weidtkamp-Peters S, *et al.* Recognition of polymorphic Csd proteins determines sex in the honeybee. *Sci Adv* 9(40), eadg4239 (2023)

9 Jin M, Wang Z, Wu Z, *et al.* Phenotypic dimorphism between honeybee queen and worker is regulated by complicated epigenetic modifications. *iScience* 26, 106308 (2023)

10 Buttsted A, Muresxan CI, Lilie H, *et al.* How honeybees defy gravity with royal jelly to raise queens. *Curr Biol* 28, 1095-1100 (2018)

11 Oldroyd BP, Yagound B. The role of epigenetics, particularly DNA methylation, in the evolution of caste in insect societies. *Phil Trans R Soc B* 376, 20200115 (2021)

12 Kucharski R, Maleszka J, Foret S, *et al.* Nutritional control of reproductive status in honeybees via DNA methylation. *Science* 319, 1827-1830 (2008)

13 Holman L, Trontti K, Helanterä H. Queen pheromones modulate DNA methyltransferase activity in bee and ant workers. *Biol Lett* 12, 20151038 (2016)

14 Wojciechowski M, Lowe R, Maleszka J, *et al.* Phenotypically distinct female castes in honey bees are defined by alternative chromatin states during larval development. *Genome Res* 28(10), 1532-1542 (2028)

15 Ashby R, Forêt S, Searle I, *et al.* MicroRNAs in honey bee caste determination. *Sci Rep* 6, 18794 (2016)

16 Zhu K, Liu M, Fu Z, *et al.* Plant microRNAs in larval food regulate honeybee caste development. *PLoS Genet* 13(8), e1006946 (2017)

17 Sieber KR, Dorman T, Newell N, *et al.* (Epi)Genetic mechanisms underlying the evolutionary success of eusocial insects. *Insects* 12, 498 (2021)

3

Estructura poblacional de la colonia

Habitualmente tratamos la colonia de una colmena como una unidad productiva global, pero ello no implica que las abejas que la integran sean todas iguales. Sabemos que las abejas de una colonia son hijas de la misma reina, salvo las que entran equivocadamente por deriva, y también que la reina se ha apareado en su vuelo nupcial con 10-20 zánganos. En el presente capítulo vamos a analizar cómo se originan las diferencias entre los individuos, qué grupos de abejas podemos encontrar en la colonia y cuál es su parentesco, es decir, el promedio de genes que comparten. Los razonamientos se basarán en la exposición de nuevos detalles sobre la formación de gametos durante la meiosis, y también en establecer probabilísticamente los genotipos que se derivarán del apareamiento. El lector que esté interesado solo en los resultados de este análisis podrá ir directamente al resumen del final del capítulo.

MEIOSIS Y RECOMBINACIÓN

En el capítulo anterior hemos visto que la meiosis es un proceso de división celular que reduce a la mitad el número de cromosomas (de diploide a haploide) y produce cuatro células hijas genéticamente únicas (gametos). En este apartado vamos a detallar un poco más el proceso y mostraremos cómo la meiosis es una importante fuente de variabilidad genética. Otra fuente de variabilidad y de diferencias entre individuos es la mutación (cambio aleatorio y permanente en la secuencia de ADN), pero no será considerada debido a su baja frecuencia y a su escaso efecto en el espacio de tiempo en que operan los programas de selección.

En el proceso de formación de gametos (óvulos) de una reina diploide se recompone el material genético y se divide para formar ovocitos durante la meiosis I (reduccional). Cada par cromosómico de la reina, integrado por dos cromosomas homólogos –copia de uno del padre y de uno de la madre–, experimenta eventos de entrecruzamiento que dan lugar a la recombinación. Tras esta, los dos cromosomas del par se separan y cada cromosoma homólogo, ya recombinado, se distribuye de forma aleatoria entre cada uno de los dos ovocitos. Tanto la segregación aleatoria de los cromosomas como la recombinación son causa de que los ovocitos producidos sean diferentes entre sí.

A efectos de ver mejor lo que sucede desde el punto de vista genético en el entrecruzamiento, se representa lo que acontece en un solo par cromosómico (figura 3.1). En el inicio de la meiosis I se emparejan los cromosomas homólogos. El ADN de cada par cromosómico se encuentra duplicado, de forma que cada cromosoma tiene dos cromátidas hermanas, formando el par cromosómico una tétrada. Durante el emparejamiento se pueden producir uniones en forma de cruz (quiasmas) entre cromátidas no hermanas de los dos cromosomas homólogos. Los quiasmas tienen como consecuencia el intercambio de material cromosómico (recombinación) y, por lo tanto, de los genes que los fragmentos intercambiados contienen.

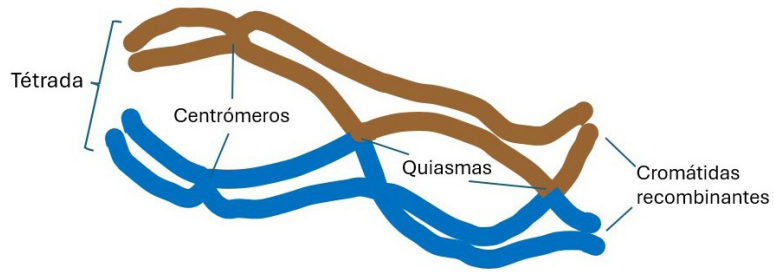


Figura 3.1. Emparejamiento de los dos cromosomas homólogos de un par con entrecruzamiento y recombinación. Se indican el punto de unión de las dos cromátidas hermanas de un cromosoma (centrómero), el punto de intercambio entre cromátidas no hermanas (quiasma) y las cromátidas recombinantes resultantes.

En la meiosis II (ecuacional) –que es de hecho una división mitótica– el ovocito se divide –las dos cromátidas de cada cromosoma se separan por el centrómero– y da lugar a dos óvulos. Consecuencia del proceso de meiosis con recombinación y dado que el número cromosómico de la abeja es 32, los óvulos producidos tienen 16 cromosomas que además son diferentes a los parentales.

En las abejas reinas los eventos de recombinación son muy frecuentes; de hecho, la frecuencia de recombinación es 20 veces superior a la de la especie humana.[1] Así, la meiosis en abejas se convierte en una potente fuente de variabilidad genética. En los zánganos, en cambio, no se produce la recombinación (son haploides) y, por lo tanto, todos los espermatozoides de un zángano son genéticamente idénticos y su patrimonio genético igual al de cualquier otra célula del zángano.

Las consecuencias que tiene la recombinación sobre el genotipo de las abejas de la siguiente generación se muestran en la figura 3.2. Un par cromosómico es representado por dos rectángulos romos de diferente color; en el caso de los machos haploides solo tenemos un rectángulo que corresponde a un cromosoma. La recombinación que se produce durante la meiosis se simboliza en gametos que alternan fragmentos de color claro y oscuro, según procedan de uno u otro cromosoma materno. Estos gametos pueden dar lugar a zánganos por la vía partenogenética o bien ser fecundados por un zángano (que no ha recombinado) y dar lugar a hembras (obreras o reinas). Es de resaltar que, como consecuencia de la segregación aleatoria de los cromosomas de cada par y la recombinación que tienen lugar en la meiosis, todos los descendientes son diferentes, tanto hembras como machos.

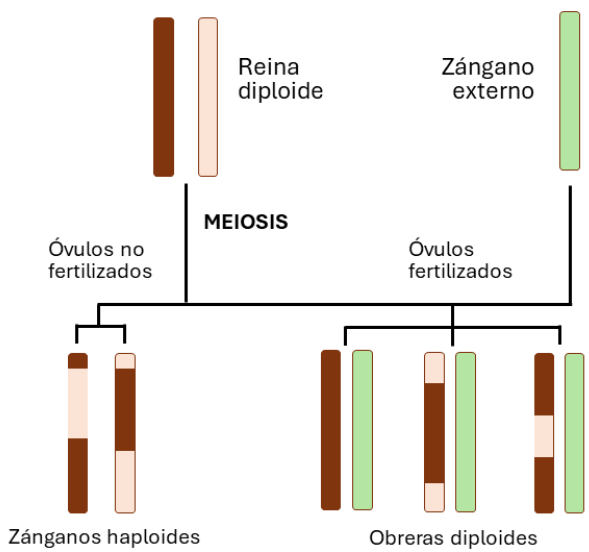


Figura 3.2. Meiosis y fecundación en las abejas. Para facilitar la comprensión se representa un solo par cromosómico.

FAMILIAS Y PARENTESCO

Hemos visto cómo la meiosis genera descendientes que son diferentes. Ello, no obstante, no significa que los individuos que procedan de una misma reina no tengan una buena parte de sus alelos comunes. En este contexto, el **coeficiente de parentesco** refleja la proporción de ADN (alelos) que tienen en común dos individuos debido a que tienen al menos un antepasado común.

En las abejas el coeficiente de parentesco (o simplemente parentesco) tiene peculiaridades que lo diferencian de otras especies domésticas debido a *a*) la estructura social y genética de una colonia y *b*) las relaciones entre colonias. En las dos figuras que siguen (figura 3.3 y figura 3.4) vamos a explicar estas peculiaridades del apareamiento entre abejas y cómo es la descendencia.

Una hembra se aparea con un número variable de zánganos, lo cual permite mantener la variabilidad genética de la población, a pesar de que cada uno de dichos zánganos aporta espermatozoides que son todos iguales entre sí. Ello se traduce en que en la gran familia de descendientes de la reina pueda distinguirse subfamilias de hembras, hijas cada una de ellas de un zángano.[2] Estas hembras evolucionarán mayoritariamente hacia obreras y solo algunas de ellas se convertirán en reinas. La reina también producirá zánganos que dependerán únicamente del genoma de la madre, al ser el resultado de partenogénesis.

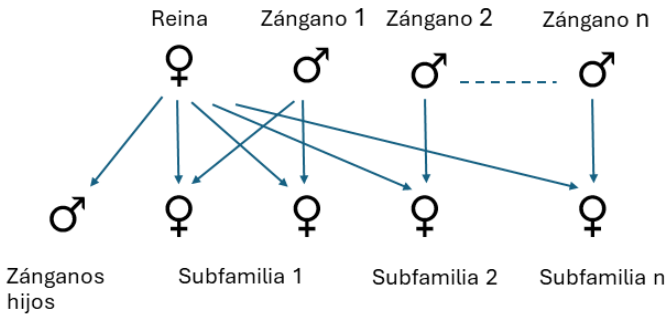


Figura 3.3. Generación de subfamilias debido al apareamiento con múltiples zánganos.

Como se ha dicho, una reina produce obreras que se quedan en la colonia, reinas que naturalmente o bien trasladadas por el apicultor pueden crear nuevas colonias después de haber sido fecundadas, y zánganos que

pueden ir a las áreas de congregación de zánganos a fecundar reinas vírgenes de otras colonias. En la nueva colonia la reina podrá producir obreras y reinas que tendrán la mitad de sus genes —la otra mitad provendrá de zánganos que con muy alta probabilidad no pertenezcan a la colonia de la reina— y que se representan enmarcadas en naranja, así como zánganos que derivarían de su propio genoma.[3]

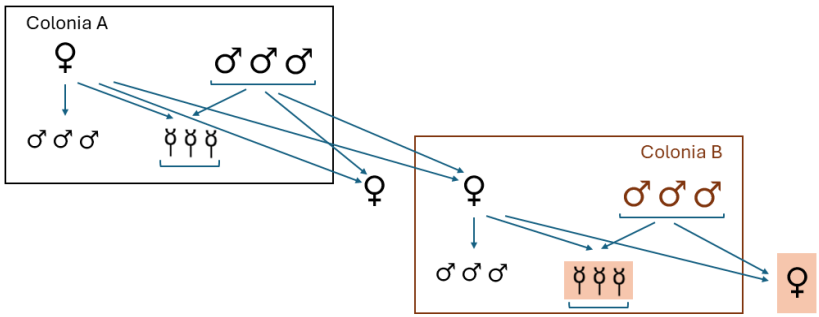


Figura 3.4. Dinámica poblacional de las colonias de abejas. Las obreras se representan por un círculo que tiene un arco en su parte superior y una corta línea vertical por debajo.

Coeficiente de parentesco

Una vez conocida la estructura y la dinámica poblacional analizaremos los tipos de parientes que pueden generarse y cuál es su coeficiente de parentesco. Para ello vamos a imaginar un gen de una reina y su localización en un determinado par cromosómico. En cada cromosoma habrá una copia del gen, y por lo tanto tendremos dos alelos que, para distinguirlos, coloreamos de forma diferente: marrón y verde (figura 3.5). Tras la meiosis, cada copia de uno de esos cromosomas irá a una hija distinta. Si tomamos dos de esas hijas al azar podrán tener el mismo alelo (marrón o verde) procedente de la madre en una proporción de 0,5, o bien distintos alelos, asimismo en una proporción de 0,5. Esto podríamos generalizarlo a todos los genes y ver con ello que la probabilidad de tener genes idénticos aportados por la madre en dos hijas es también 0,5.

Por la parte del macho, los descendientes recibirán siempre el mismo alelo. En función de la procedencia de los machos, tendremos tres posibles situaciones de parentesco en la población de hembras (reinas y obreras).

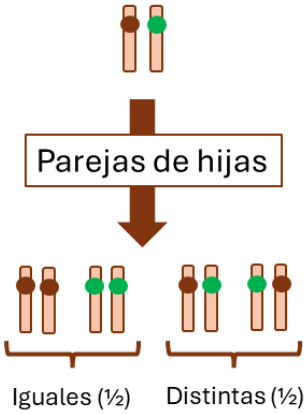


Figura 3.5. Parentesco aportado por la reina en términos de identidad por descendencia. Se representa un par cromosómico en el que cada uno de los alelos se muestra con diferente color.

1. Hijas (reina y obreras) de una misma reina y un mismo zángano (figura 3.6)

Como se ha dicho, la hembra se aparea con distintos zánganos, cada uno de los cuales aporta un elevado número de espermatozoides, pero ahora nos centramos en uno de ellos.

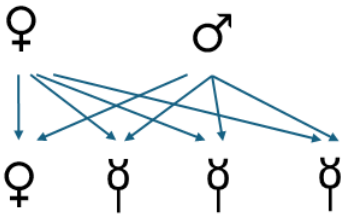


Figura 3.6. Descendencia de una reina y uno de los machos con los que se ha apareado. La reina hija representa a las posibles reinas que descenderán de la reina madre, mientras que las tres obreras representan a los miles de obreras descendientes de dicha madre.

La descendencia femenina está constituida por superhermanas, ya que tienen un parentesco de 0,75, o lo que es lo mismo, comparten el 75 % de sus genes. Ello se debe a que como por la vía de la reina la probabilidad de recibir el mismo alelo es 0,5 y por la vía del padre dicha probabilidad es 1 (los machos producen espermatozoides idénticos en todos sus genes), en promedio tenemos un parentesco que es ½(0,5 + 1) = 0,75. Hay que resaltar que este grado de parentesco entre hermanos no se da habitualmente en el resto de especies domésticas a menos que exista una elevada consanguinidad.

2. Hijas (reina y obreras) de una misma reina y de zánganos procedentes de una misma reina (figura 3.7)

Esta es una situación poco frecuente en las condiciones habituales de la apicultura comercial, pero podría darse en procesos de selección si en el área de congregación de zánganos se encontraran dos o más hermanos (hijos de la misma reina) que tuvieran éxito fecundando a la reina virgen, situación que se produce en las estaciones de apareamiento que se describirán en un capítulo posterior. También podría darse si se realizara inseminación instrumental con semen de varios zánganos hijos de una misma reina.

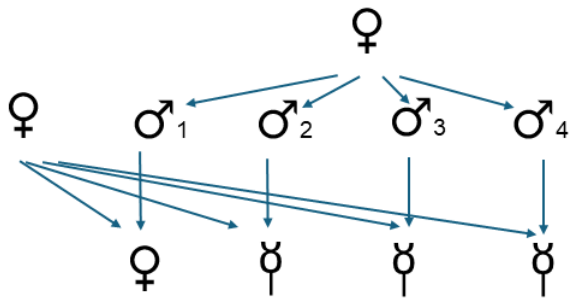


Figura 3.7. Fecundación de una reina por machos hermanos. El número de machos se ha simplificado, al igual que el número de descendientes.

Esta situación es semejante a la que se encontraría en muchas de nuestras especies domésticas en las que un macho produce espermatozoides que son distintos. En el caso de las abejas, cada zángano hijo de una reina podría equipararse a un espermatozoide producido por un macho diploide, un toro, por ejemplo, y la reina que ha dado lugar a los zánganos podría considerarse como un «padre» a efectos de calcular el parentesco. Esto es importante porque más adelante veremos que en las estaciones de apareamiento que se organizan para establecer la genealogía se fuerza el apareamiento de la reina virgen con zánganos que proceden de un reducido grupo de reinas.

El resultado final es que tenemos descendientes hembra con un grado de parentesco equivalente a lo que en otras especies domésticas diploides se denominan *hermanas*. Su parentesco es ½(0,5 + 0,5) = 0,5. La probabilidad aportada por la hembra ya se ha descrito; en los machos, la probabilidad de haber recibido el mismo alelo de su madre es 0,5. En conclusión, estas hermanas compartirían en promedio la mitad de sus genes.

3. Hijas (reinas y obreras) procedentes de distintos zánganos hijos de distintas reinas (figura 3.8)

Recordemos que en la colonia conviven grupos de hijas de la misma reina que difieren en el padre. Consideramos el parentesco que tendrían abejas de una misma colonia que sean hijas de dos zánganos distintos. El parentesco en este caso es 0,25, equivalente a medias hermanas de madre; es decir, abejas de dos subfamilias distintas tendrían en común solo el 25 % de sus genes, lo que viene de que la reina, como en los casos anteriores, tiene una aportación al parentesco de su descendencia del 50 % y los machos, suponiendo que no sean parientes, una aportación de 0. En conjunto, ½(0,5 + 0) = 0,25.

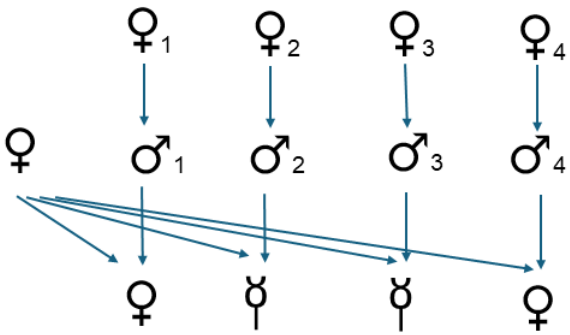


Figura 3.8. Fecundación de una reina con distintos zánganos no emparentados. En la imagen se ha limitado el número de zánganos a cuatro (en lugar de los 10-20 habituales) a efectos de simplificación.

Por otra parte, si tenemos en cuenta dos generaciones, por ejemplo reina y obrera o bien reina e hija reina, su parentesco es 0,5 (comparten la mitad de sus genes) suponiendo que el macho no aporte parentesco adicional, mientras que el parentesco de una reina con un zángano hijo suyo es 1 (todos los genes del zángano están en la reina).

En **conclusión**, la colonia de abejas se compone de 10 a 20 subfamilias de superhermanas (parentesco = 0,75) y las abejas de dos subfamilias diferentes serían entre sí medias hermanas (parentesco = 0,25). El equivalente a hermanas carnales de otras especies domésticas (parentesco = 0,5) sería infrecuente en condiciones de cría comerciales.

RESUMEN

- Una colonia de abejas se considera una unidad productiva, pero no todas las abejas que la componen son iguales.
- La meiosis (mecanismo de producción de gametos) que se da en la reina es una potente fuente de variabilidad genética, ya que la frecuencia de recombinación es 20 veces superior a la de la especie humana.
- Como resultado de la recombinación en la meiosis, todos los gametos de la reina son diferentes, lo que a su vez hace que todas las hembras y los machos que de ellos se deriven sean únicos.
- Los zánganos son haploides, por lo que no experimentan recombinación. Todos los espermatozoides de un zángano son genéticamente idénticos.
- Una reina produce entre 10 y 20 subfamilias de hembras (y de zánganos), cada una de las cuales es hija de un zángano diferente.
- El coeficiente de parentesco (o simplemente parentesco) indica la proporción de genes (ADN) que dos individuos comparten debido a que tienen al menos un ancestro común.
- Las hembras (reinas y obreras) hijas de la misma reina y del mismo zángano se denominan *superhermanas* y tienen un coeficiente de parentesco de 0,75.
- El parentesco entre hembras de la misma reina y zánganos que son hermanos entre sí es de 0,50, equivalente al parentesco de hermanas carnales en otras especies domésticas. Este tipo de parentesco es poco frecuente en la colonia de abejas.
- El parentesco entre abejas de la misma colonia que provienen de zánganos no emparentados es de 0,25. Se las considera medias hermanas de madre.
- El parentesco entre una reina y su hija obrera es de 0,50, mientras que el parentesco entre una reina y un zángano hijo es de 1 (todos los genes del hijo proceden de la madre).
- A nivel productivo, sin contar la deriva, la colonia de una colmena está compuesta principalmente por 10-20 subfamilias de obreras que son superhermanas (parentesco = 0,75), y las obreras de diferentes subfamilias son medias hermanas entre sí (parentesco = 0,25).

Notas

1 Wallberg A, Glémin S, Webster MT. Extreme recombination frequencies shape genome variation and evolution in the honeybee, *Apis mellifera*. *PLoS Genet* 11(4), e1005189 (2015)

2 Oldroyd BP, Thompson GJ. Behavioural genetics of the honey bee, *Apis mellifera*. *Adv Ins Physiol* 33, 1-49 (2007)

3 Ruttner F. *Breeding techniques and selection for breeding of the honeybee*. British Isles Bee Breeders Association – Ehrenwirth Verlag, Múnich (1988)

4

Programas de mejora: objetivos y criterios de selección

La producción de alimentos de origen animal ha aumentado de forma espectacular desde la segunda mitad del siglo pasado; este aumento se debe a mejoras en la alimentación, la sanidad, el manejo de las explotaciones y, en buena medida, a la intensa selección practicada dentro de programas de mejora genética bien estructurados.[1] En el mundo apícola, en cambio, han sido pocos los programas de mejora implementados, si bien cabe destacar entre ellos los esfuerzos de mejora de la abeja cárnica (también denominada *carniola*) que se vienen realizando en Alemania desde comienzos del siglo XX y más recientemente los de Italia y Canadá.

Si un apicultor quiere aumentar de forma rápida el rendimiento de sus colmenas puede hacer, por ejemplo, trashumancia, es decir, trasladarlas a lugares donde las condiciones ambientales y la floración sean favorables. Para rebajar la mortalidad invernal se puede dar alimento suplementario en las épocas de más frío y menos flores disponibles. El control sanitario se hace mediante compuestos químicos o biológicos que han demostrado su eficacia para combatir enfermedades comunes como la varroosis o la nosemosis. No obstante, la desventaja de todos estos métodos de manejo y ambientales es que deben aplicarse en cada uno de los momentos del ciclo de producción a lo largo del año, aparte de que hay caracteres, como el comportamiento defensivo, que difícilmente se mejoran mediante un manejo adecuado, a pesar del dicho «pica la abeja a quien mal la maneja».

Por otra parte, una vez optimizado el manejo, la única forma de progresar y mejorar la rentabilidad del colmenar es mediante la selección de las mejores colonias y sus reinas.[2] La mejora genética por selección es una tarea a medio y largo plazo, pero como contrapartida las mejoras obtenidas son acumulativas si se aplica a caracteres que son heredables. No obstante, la

selección requiere dedicación y constancia en el registro de datos productivos y genealógicos; además, obtener resultados eficaces por selección es una tarea que sobrepasa la dimensión de muchas de las explotaciones apícolas, razón por la cual los apicultores deben asociarse y recibir asesoramiento técnico de personal especializado para desarrollar los programas de mejora genética. Un aspecto crucial de los programas de mejora es la formación en los fundamentos y las prácticas utilizadas para la selección mediante una colaboración bidireccional entre apicultores y técnicos. Todo ello implica el uso de tecnología y de recursos humanos y, en consecuencia, un coste adicional que debemos valorar frente al beneficio económico de la mejora que se espera obtener.

Durante la aplicación de programas de mejora por selección genética la mejora de los caracteres que se obtiene es paulatina, de forma que podremos ir adaptando el manejo a las abejas mejoradas que vayamos obteniendo en sucesivas generaciones. A modo de comparación, los programas de mejora desarrollados en las especies de abasto han ido emparejados con una mejora de la gestión técnica y del manejo en general. Se ha adaptado la alimentación a los nuevos genotipos, se han adecuado las condiciones ambientales, se ha optimizado la gestión de los tiempos que requieren los procesos fisiológicos, se han ido mejorando las condiciones que permiten un mayor bienestar animal, etc., de forma que las producciones animales de hoy en día son resultado de un proceso altamente tecnificado que suministra alimentos baratos, nutritivos y seguros. La producción apícola, sin embargo, es altamente dependiente del medio ambiente y las posibilidades de cambiar dicho medio son limitadas, como se ha señalado anteriormente. Esta dependencia del medio hace aconsejable utilizar razas adaptadas a las condiciones locales,[3] lo cual está vinculado con una mayor supervivencia de las colmenas.

ESQUEMA DE UN PROGRAMA DE MEJORA GENÉTICA

Un programa de mejora genética está constituido por un conjunto de acciones basadas en conocimientos genéticos y genómicos que nos conducen al cambio de un grupo de caracteres de interés económico con la finalidad de aumentar la rentabilidad de las explotaciones. Un famoso ganadero del siglo XVIII, Robert Bakewell, resumía la mejora en «aparea lo mejor con lo mejor». Esta simple e intuitiva definición dejaba múltiples cuestiones abiertas como *a*) qué definimos como mejor, es decir, qué caracteres debe tener el

animal para ser mejor (objetivos de selección); *b*) cómo vamos a medir objetivamente lo que es mejor (criterios de selección), y *c*) cómo vamos a predecir lo que los individuos transmitirán a su descendencia (evaluación genética). Una vez definidas estas, una cuestión adicional —a la vez que muy importante— es si aparearemos los animales seleccionados en una población entre sí o bien lo haremos con animales de otras poblaciones igualmente seleccionadas.

El conjunto de preguntas que acabamos de hacer nos lleva a la definición formal de los elementos de un programa de mejora. Los programas de mejora actuales incluyen un conjunto de etapas secuenciales[4] que son las que vamos a seguir a lo largo de este y los siguientes capítulos. De forma esquemática se recogen en la figura 4.1.

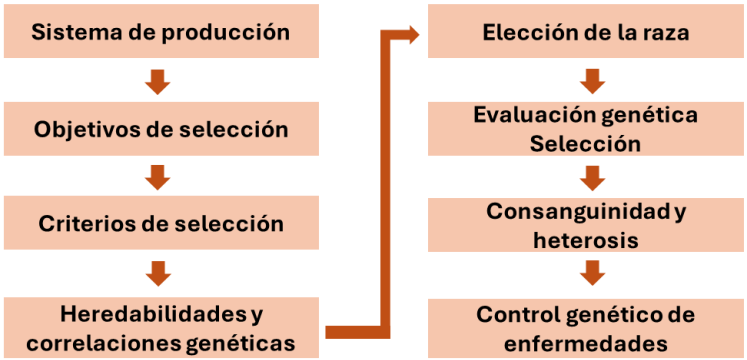


Figura 4.1. Etapas necesarias para implantar un programa de mejora.

Sistema de producción

El sistema de producción incluye tanto los productos como los medios necesarios para obtenerlos. Los conocimientos y la tecnología necesarios para desarrollar la actividad apícola están descritos en múltiples fuentes (libros, videos, páginas web) y no los trataremos aquí. Nos limitaremos a hablar de los productos obtenidos en la actividad apícola, que son múltiples, si bien en nuestras latitudes el producto más importante es la miel. Esta miel puede ser de distintas calidades dependiendo de sus características fisicoquímicas y organolépticas según regula el Real Decreto 1049/2003, por el que se aprueba la Norma de calidad relativa a la miel. Todas las mieles son multiflorales por su origen, si bien la presencia de ciertas proporciones de polen de flores concretas permite asignarles el calificativo de monoflorales.[5] Entre

estas podríamos citar, a modo de ejemplo y sin ser exhaustivos, las mieles de romero, tomillo, naranjo, eucalipto, castaño o acacia. Otros productos reseñables son el polen, la jalea real y los propóleos, así como las distintas formas de apiterapia y el apiturismo.

Por otra parte, conocido es el trabajo de polinización que realizan las abejas cuando pecorean. La polinización es crucial para la obtención de cosechas de un gran número de especies vegetales que consumen humanos y animales y, por tanto, su impacto biológico y económico es enorme. Esta actividad polinizadora se ha convertido en algunos países en un servicio que prestan los apicultores. En los Estados Unidos de América se ha observado en los últimos 30 años una tendencia creciente en la demanda de servicios de polinización, principalmente de almendros, que llegaron a suponer el 41 % de los ingresos totales de los apicultores norteamericanos en 2016,[6] aunque no se da el mismo caso en España.

Otro producto que puede ofrecer un apicultor son reinas mejoradas, vírgenes o fecundadas. Como ocurre en otras especies, solo una parte de los apicultores tiene vocación de mejorar genéticamente su apiario y vender las reinas seleccionadas. Esta venta de reinas es la forma en la que se produce mayoritariamente la difusión de la mejora.

Objetivos de selección

Una vez conocidos los productos que obtenemos de la actividad apícola debemos establecer cuáles serán los caracteres productivos, de comportamiento, de adaptación al medio y de resistencia a enfermedades que nos pueden hacer más rentable nuestra explotación apícola. A estos caracteres los denominamos **objetivos de selección**. A diferencia de otras especies en las que se han hecho detallados estudios económicos acerca de la incidencia de estos caracteres productivos sobre la rentabilidad final del proceso productivo, la bibliografía apícola carece de dichos estudios. A pesar de ello puede encontrarse en distintos programas de mejora, sin importar cuál de las aptitudes productivas se explota con más intensidad, los objetivos de selección siguientes:

1. Cantidad de miel producida (y en menor medida polen, cera y jalea real)
2. Mansedumbre (comportamiento defensivo) / Calma
3. Baja tendencia a la enjambrazón

4. Capacidad para superar el invierno
5. Comportamiento higiénico
6. Resistencia a enfermedades (varroosis)

Los cuatro primeros objetivos han sido tradicionalmente objeto de selección en el mundo apícola, si bien de diferentes maneras y con distinta intensidad. Más recientemente se han añadido el comportamiento higiénico y la resistencia a la varroa como caracteres a seleccionar. Además, en la bibliografía puede encontrarse una larga lista de caracteres que no se han mencionado. Tampoco se han incluido los parámetros de calidad de la miel, pues no suelen tener repercusión en el precio, aunque las mieles monoflorales suelen tener un precio más alto. No obstante, es muy conveniente reducir los objetivos a unos pocos caracteres que sean prioritarios para el apicultor, pues dispersar nuestros esfuerzos de selección en múltiples y variados objetivos es la vía para obtener débiles respuestas en un programa de mejora.

Los objetivos de selección deben ser dinámicos e ir adaptándose a las condiciones ambientales y al sistema de producción en general. Asimismo, cuando un carácter, por ejemplo la enjambrazón, ha alcanzado el nivel deseado, puede ponerse más énfasis en la selección de otro carácter. Por otra parte, en la actualidad hay consenso en que estamos entrando en una situación de cambio climático que puede hacernos reorientar el manejo y también qué caracteres seleccionar en nuestros apiarios. Se prevén situaciones de cambios extremos de temperatura y lluvias, cambios de estación, un aumento de las infestaciones e infecciones y una aportación floral reducida.[7] Ante esto podemos tomar medidas que mejoren el manejo productivo y sanitario y dar alimentación suplementaria, pero también debemos plantearnos qué características deberán tener nuestras abejas, todo ello en un marco de investigación y formación continuada de los profesionales apícolas, tanto apicultores como técnicos.

Criterios de selección

Definidos los objetivos de selección, debemos centrarnos en cómo medir los caracteres que los constituyen. Los apicultores han seleccionado abejas desde hace tiempo sobre la base de la propia experiencia y con gran componente de subjetividad, en muchas ocasiones de forma no sistemática. La invención de cuadros móviles hace un siglo supuso un cambio sustancial en la apicultura moderna, al permitir un mejor conocimiento de la biología de

las abejas y, en la vertiente práctica, la posibilidad de cambiar fácilmente la reina y también realizar distintas observaciones sobre dichos cuadros. No obstante, la evaluación sistemática de la expresión de los caracteres de interés no comenzó hasta hace poco más de medio siglo.[8] Más recientemente se publicó el libro BEEBOOK,[9] dentro del cual puede encontrarse un capítulo dedicado a la cría y mejora de reinas que trata con amplitud la metodología para medir un conjunto de criterios de selección.[10]

Es de suma importancia tener en cuenta que los métodos de evaluación genética se basan en valores numéricos o categorías claramente establecidas. Los **criterios de selección** son aquellos caracteres biológicos y productivos que nos permiten asignar valores numéricos o categorías a los objetivos de selección, para lo cual se han ideado distintas metodologías basadas bien en la medición objetiva de los pesos o en valoraciones subjetivas, como es el caso de los caracteres de comportamiento. En las páginas que siguen haremos un resumen del capítulo del BEEBOOK mencionado anteriormente. El lector interesado también puede encontrar información en el Protocolo de pruebas de rendimiento de los proyectos Smartbees[11] y EurBest[12] y en el *Manual de buenas prácticas para una apicultura sostenible* de la FAO.[13]

Cantidad de miel

La producción de miel de cada colmena se obtiene sumando la producción de todas sus alzas a lo largo de la temporada de cosecha. La producción de cada alza se obtiene como diferencia entre el peso antes y después de la extracción. La balanza debe tener una precisión de 100 g y la producción total debe expresarse en kg. Es conveniente anotar las producciones de cada una de las floraciones para conocer con más detalle el desarrollo de la colmena y la adaptación a diferentes plantas. Una forma precisa de hacer este seguimiento es la utilización de balanzas que puedan enviar a nuestros teléfonos móviles información en tiempo real de la evolución del peso de la colmena, que incluye tanto el consumo de alimento como la producción de miel, según la temporada.

Comportamiento defensivo y calma

La mansedumbre (ausencia de comportamiento defensivo o agresividad) y la calma (adhesión de las abejas al cuadro o panal) se evalúan mediante una escala que, de acuerdo con Apimondia, oscila entre 1 y 4. Pueden introducirse puntuaciones intermedias (0,5 puntos) que maticen estos cuatro

valores cuando lo observado se sitúa entre dos descriptores de la escala de puntuación. Los criterios para asignar las puntuaciones de comportamiento defensivo y calma se presentan en la tabla 4.1.

La evaluación del comportamiento debe repetirse de tres a seis veces durante la temporada y el valor asignado a cada colmena es la media de dichas valoraciones. El orden de valoración debe variarse entre sucesivas rondas para evitar la influencia de colmenas que tengan comportamiento defensivo.

Puntos	Comportamiento defensivo	Calma
4	No se necesita usar humo ni prendas de protección para evitar picaduras durante el trabajo en la colmena.	Las abejas se pegan a los cuadros sin ninguna reacción notable al ser manejadas.
3	La colonia puede manejarse fácilmente sin picaduras si se usa humo.	Las abejas se mueven, pero no dejan su cuadro durante el tratamiento.
2	Algunas abejas atacan y pican durante el trabajo en la colmena, incluso si se usa mucho humo.	Las abejas dejan su cuadro y se agrupan en los bordes de los cuadros de la cámara de cría y de las alzas.
1	A pesar del uso de humo, la colonia se defiende fuertemente al ser manejada o ser molestada.	Las abejas nerviosas abandonan los cuadros, se van de las alzas y se agrupan dentro o fuera de la colmena.

Tabla 4.1. Puntuación del comportamiento defensivo y de la calma.

Si se quieren obtener resultados cuantitativos, se pueden poner bolas de cuero del tamaño de una pelota de tenis marcadas con la feromona de alarma (acetato de isopentilo) delante de la entrada a la colmena (piquera) para provocar la picadura de las abejas guardianas. El número de picaduras que hay en la bola de cuero tras un tiempo definido (1 o 5 min de exposición) puede servir para medir las diferencias en comportamiento defensivo.

Tendencia a la enjambrazón

Al igual que en el comportamiento defensivo y la calma, la tendencia a la enjambrazón se mide en una escala de 1 a 4 (tabla 4.2). No deben considerarse las celdas de renovación de la reina como celdas de enjambrazón. La puntuación debe anotarse principalmente en la época de enjambrazón. Al final de la temporada se tomará la puntuación más baja registrada como expresión

más extrema del comportamiento de enjambrazón y se asignará como resultado final.

Puntos	Síntomas de tendencia a la enjambrazón
4	La colonia no muestra ninguna tendencia a enjambrarse. No hay realeras que contengan huevos, larvas o pupas.
3	Baja tendencia a enjambrarse: hay algunas realeras con cría, pero la condición global de la colonia no indica actividades de enjambrazón inmediatas. Las preparaciones de la enjambrazón pueden detenerse destruyendo las celdas de enjambrazón y ofreciendo más espacio en cuadros (alzas).
2	Fuerte tendencia a la enjambrazón indicada por la construcción repetida de realeras y síntomas avanzados de preparación para enjambrarse (reducción de cría abierta, reina delgada y debilitada, construcción limitada de panales).
1	Enjambrazón activa: la colonia enjambrada o la enjambrazón puede ser prevenida solo por una fuerte intervención (núcleo provisional).

Tabla 4.2. Puntuación de la tendencia a la enjambrazón.

Para diferenciar colonias que tengan la misma puntuación de tendencia a la enjambrazón pueden contarse todas las realeras observadas (y habitualmente destruidas) durante la temporada. Por otra parte, se puede usar un sensor de temperatura, humedad y frecuencia sonora colocado en el interior de la colmena. Picos de intensidad sonora elevados y anormales anuncian una próxima enjambrazón. El número de picos registrados en una temporada podría ser un indicador de la tendencia a la enjambrazón de la colmena.

Desarrollo y fortaleza de la colmena

El desarrollo de la población de abejas y la actividad de cría en las estaciones del año son indicadores importantes de la adaptación a las condiciones locales, la capacidad para superar el invierno y el potencial productivo de las colonias. Por ello es importante anotar el estado de las abejas y de la cría. La fortaleza de la colonia (población de abejas y extensión de la cría) debe evaluarse al menos antes y después del invierno (durante el primer fujo de polen, pero antes de que emerjan las abejas jóvenes), en el comienzo del flujo de miel y en el pico de desarrollo.

Población de abejas

Revisar cada caja o alza de la colmena desde arriba hacia abajo (no es necesario extraer los cuadros) inmediatamente después de abrir la colmena para estimar cuántos espacios entre cuadros están poblados por abejas. Sumar el número total de cuadros poblados. Los espacios entre cuadros completamente cubiertos cuentan como 1. Los cuadros parcialmente cubiertos pueden contarse como fracciones en cuartos (0,25, 0,50 o 0,75). Aparte de registrar los valores numéricos, es importante anotar la estación y el año en el que se han hecho.

Área de cría

Se determina contando el número de cuadros que contienen cría. Los cuadros que solo tienen cría por una cara contarán como 0,5. Además de este recuento, el área de cría de un cuadro central con cría da una información útil para valorar la actividad de la colmena. Se propone una escala de 4 puntos:

Puntos	Porcentaje que cubre la cría
4	Cría presente en más del 75 % del cuadro.
3	Cría presente entre el 50 % y el 75 % del cuadro.
2	Cría presente entre el 25 % y el 50 % del cuadro.
1	La cría cubre menos del 25 % del cuadro.

Tabla 4.3. Valoración del área de cría.

Comportamiento higiénico

El comportamiento higiénico es una defensa antiséptica natural contra las enfermedades de la cría (loque americana, pollo escayolado y varroosis), por lo que puede ser relevante en los programas de mejora de la resistencia a dichos agentes patógenos.

Para evaluar el comportamiento higiénico se han ideado tres pruebas estándar: *a*) eliminación de la cría muerta por congelación con nitrógeno líquido; *b*) VHS, o higiene sensible a la varroa, y *c*) prueba de la cría muerta por pinchado o perforación (*pin test*). Dado que el proyecto Smartbees recomienda esta última prueba como estándar para los programas de selección en Europa, la transcribiremos del trabajo de Buchler *et al.*, anteriormente mencionado. Las razones de esta elección son que existe una correlación

significativa entre el resultado de la prueba del pin y la eliminación de la cría infestada con varroa, que puede ser estandarizada y es fácil de realizar por los apicultores. Además, los valores registrados se utilizan para la estimación del valor de cría de la resistencia a la varroa.

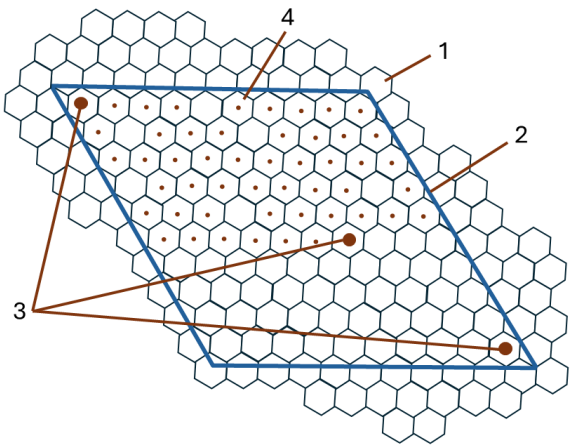


Figura 4.2. Prueba del pin. Fuente: Buchler *et al.* (2013).

Etapas de la prueba del pin (los números entre paréntesis se corresponden con los de la figura 4.2):

1. Se coloca sobre la cría que contenga pupas jóvenes (1) un marco con forma de rombo (2) de longitud de lado igual a 10 veces la medida de la celda operculada (5,4 cm en total).
2. Las celdas superior izquierda e inferior derecha (3) se marcan con un rotulador de color.
3. Se atraviesa el opérculo de cada celda con una aguja entomológica fina (del número 2), fila por fila y de izquierda a derecha, 50 celdas de cría operculada (4).
4. La celda 51 se marca (3) para identificar el área tratada.
5. El cuadro se marca en el listón superior y se retorna al nido de cría en su posición original.
6. Tras 7-15 h (el tiempo debe ser uniforme para todas las colonias que se comparan), se comprueba el progreso de la eliminación del contenido de la celda. Se cuentan todas las celdas que están todavía selladas o contienen restos de cría y se resta su número de 50. Se anota el porcentaje de celdas completamente limpias.

7. El máximo poder discriminatorio de la prueba se alcanza cuando todas las colmenas analizadas eliminan un promedio del 50 % de las pupas dentro del tiempo dado. Si la media de celdas limpias está muy por debajo del 50 %, debe prolongarse el intervalo de tiempo para poner de manifiesto las posibles diferencias entre colmenas de alto y bajo comportamiento higiénico. Si la eliminación del contenido de las celdas es muy superior al 50 % deberá acortarse el tiempo de duración de la siguiente prueba.
8. La prueba debe repetirse 2-3 veces durante la estación principal de cría.

En lugar de realizar el pinchado de forma manual, celda a celda, existen en el mercado herramientas que permiten pinchar simultáneamente 50 o 100 celdas operculadas de tamaño estándar (5,4 mm), lo cual simplifica la tarea del apicultor. Por otra parte, recientemente se ha estudiado la posibilidad de llevar a cabo un análisis automatizado de imágenes para valorar el comportamiento higiénico de las abejas, con resultados prometedores.[14]

Valoración de la infestación por varroa

El seguimiento regular de la población de varroa no solo es una condición para su control, sino una base importante para la selección de abejas resistentes al ácaro. La metodología para valorar la infestación por varroa está ampliamente desarrollada en el artículo de Dietemann *et al.* (2013).[15] En las siguientes líneas presentaremos un breve resumen de dicha metodología, así como la comparación de los principales métodos (tabla 4.4).

Recolección manual de varroas foréticas

Elegir un cuadro justo al lado del área de cría. Observar cuidadosamente que no contiene la reina. Se trata de tomar una muestra de al menos 100 abejas, para lo que se necesita una pluma o un cepillo que nos permita hacerlas caer en un frasco que contiene alcohol etílico (70-95 %). Las varroas así recogidas pueden mantenerse durante un largo tiempo. Una lupa (a poder ser binocular) facilita la observación de las varroas, que pueden ser contadas al igual que las abejas. Tras ello, se calcula el porcentaje de abejas infestadas.

Método del azúcar en polvo

De forma similar al método anterior, se recogen 300 abejas vivas en un frasco que contiene una cucharada colmada de azúcar en polvo. Dicho frasco

se cierra con una tapa equipada con una malla en el centro. Para que el azúcar envuelva bien a las abejas se hace rodar el frasco o se agita suavemente durante 2 min. El azúcar hace que las varroas se despeguen de las abejas. Transcurridos 2 min de descanso, se invierte el frasco (la tapa abajo) y se agita enérgicamente otros 2 min sobre una superficie blanca, de forma que caigan tanto varroas como azúcar. Solo queda contar las varroas y registrar su número en el cuaderno.

Método	Repetibilidad	Esfuerzo	Observaciones
Mortalidad natural del ácaro (se deja caer)	Baja	Bajo	Los resultados dependen de la cría emergente y del tamaño de la colonia; es sensible a la presencia de hormigas, polilla de la cera, etc.
Muestras de abejas: técnica del lavado	Media	Medio	No funciona con tasas de infestación bajas; es independiente del tamaño de la colonia; se sacrifican abejas.
Muestra de abejas: azúcar en polvo	Media	Bajo	Similar a la técnica del lavado, pero las abejas se mantienen vivas; evaluación directa en el apiario.
Muestras de cría	Baja	Alto	Consume mucho tiempo; puede combinarse con investigaciones sobre la reproducción del ácaro.

Tabla 4.4. Comparación de métodos para estimar la población de varroa.

Se recomienda hacer la valoración de la infestación de forma repetida. En periodos de baja infestación (principio de la primavera) el seguimiento de la mortalidad natural de los ácaros (número de ácaros muertos por día, 2-3 controles) da los mejores resultados. El muestreo de abejas, en cambio, es más eficaz cuando se dan altos niveles de infestación, como sucede al final de la estación.

La predicción de los valores de cría para resistencia a la varroa se basa en el crecimiento de la población de ácaros entre junio y el otoño. Dicho crecimiento se estima a partir de la mortalidad natural de los ácaros durante 3-4 semanas en la primera gran floración de la primavera (almendros, naranjos, acacias, avellanos, etc, dependiendo de las distintas regiones climáticas) y la infestación por ácaros en el verano.

La repetición de las medidas de infestación en intervalos de 3 a 4 semanas mejora la precisión de la prueba y permite la prolongación del periodo de prueba sin tratamiento contra la varroa hasta que se alcanzan los límites recomendados: 5-10 ácaros por cada 100 abejas, dependiendo de las condiciones ambientales y de manejo.

Otros caracteres

De acuerdo con necesidades específicas las abejas pueden ser valoradas y seleccionadas respecto a otros caracteres, como capacidad para recolectar polen o para producir jalea real, duración de la vida, la existencia de distintas enfermedades o caracteres morfológicos. Entre estos, la pigmentación siempre ha sido un carácter buscado por algunos apicultores pese a tener poca o ninguna relación con la producción.

Visión por computador e inteligencia artificial (IA)

Cuando hemos descrito el registro de los criterios de selección hemos hecho mención a elementos de la **apicultura de precisión**, como el pesado automático de las colmenas o los indicadores de enjambrazón. A estos desarrollos podrían sumarse las aplicaciones de la visión por computador conjugadas con programas de inteligencia artificial que ya se están ofertando comercialmente. Dichas aplicaciones podrían ser de interés en la detección temprana de enfermedades (como la detección de las varroas foréticas), la detección y clasificación de las flores que visitan las abejas a través de la detección del tipo de polen y la automatización de tareas como el recuento de abejas, entre otras. Todas estas actividades podrían controlarse en remoto sin necesidad de que el apicultor estuviera presente en el apiario. Si se demostrara su efectividad y su eficiencia económica constituirían un gran salto tecnológico de cara a la mejora de la productividad del colmenar.

HEREDABILIDADES Y CORRELACIONES GENÉTICAS

La condición para que un criterio sea útil para la selección es que sea heredable. Un carácter que sea heredable nos indica que los parientes tenderán a parecerse en cierta medida y que, por lo tanto, la descendencia de los padres seleccionados tenderá a ser mejor que la generación anterior. Como

hemos visto en el primer capítulo, esta condición se mide mediante un parámetro que se conoce como heredabilidad.

Por otra parte, hay pares de caracteres (por ejemplo, comportamiento defensivo y calma) que medimos como criterios de selección que son el resultado de la acción de genes que actúan en ambos caracteres. Esta acción conjunta de los efectos aditivos de los genes se mide como correlación genética y tiene como consecuencia que cuando seleccionemos uno de los caracteres y obtengamos respuesta (respuesta directa), también obtengamos respuesta en el otro (respuesta correlacionada).

Heredabilidad

Hemos comentado que la heredabilidad se mide como cociente entre la varianza que originaban los efectos aditivos de los genes y la varianza fenotípica (la que calculamos mediante mediciones). En palabras más sencillas, la heredabilidad mide en qué medida los efectos aditivos de los genes determinan el fenotipo de los individuos. Aunque el concepto es sencillo, la estimación de valores de heredabilidad es estadísticamente compleja, a pesar de lo cual el problema fue bien resuelto en la década de los noventa para las distintas especies de granja. En el caso de las abejas, dado que son poliándricas y que presentan haplodiploidía, la metodología solo se ha desarrollado de forma rigurosa en los últimos años y todavía está en discusión cuál debe ser el modelo de estimación más adecuado. A pesar de ello, recogemos de la bibliografía tres trabajos recientes que pueden orientarnos acerca del valor de la heredabilidad de seis criterios de selección. En todos los casos la heredabilidad se ha calculado definiendo como efecto genético el efecto de la reina como responsable del valor observado del criterio de selección (modelo reina).

Criterio de selección	*A. mellifera carnica*[16]	*A. mellifera ligustica*[17]	Población jalea real[18]
Rendimiento de miel	0,70	0,26	
Rendimiento de jalea real			0,32
Comportamiento defensivo	0,19	0,36	0,29
Calma	0,10		0,76
Enjambrazón	0,33	0,34	
Desarrollo en primavera			0,22

Tabla 4.5. Heredabilidades estimadas en seis caracteres de interés utilizando un modelo reina.

Aunque los valores de la tabla para un mismo carácter pueden ser heterogéneos, el rendimiento de miel y de jalea real tienen una heredabilidad que oscila entre 0,26 y 0,70 en las tres poblaciones analizadas, lo cual permite calificarla como moderada-alta. Los caracteres con heredabilidad moderada o alta dan una respuesta a la selección que suele justificar el esfuerzo empleado. Para el comportamiento defensivo tenemos valores menores (0,19-0,36), que sugieren un componente genético suficiente para obtener respuesta a la selección, pero teniendo en cuenta que el manejo también puede ser un componente significativo. La calma, por su parte, ha presentado valores muy alejados según la población de que se trate: muy poco heredable en la abeja cárnica y altamente heredable en la población seleccionada para producir jalea real. Es difícil saber la causa de esta discrepancia y tendremos que conocer las heredabilidades estimadas en el futuro en otras poblaciones para poder dar una valoración más certera. Tanto en la abeja cárnica como en la italiana, la heredabilidad de la enjambrazón es moderada, pero sugiere que debemos evitar como reproductoras aquellas reinas que han mostrado tendencia a la enjambrazón. Finalmente, solo disponemos de una estimación de la heredabilidad del desarrollo de la colmena en primavera, siendo moderada-baja (0,22).

Correlaciones genéticas

Al igual que en el caso de la heredabilidad, las estimaciones más fiables son las obtenidas en años recientes. Para facilitar la visualización de las relaciones genéticas entre los caracteres hemos confeccionado la figura 4.3, en la que se recogen los resultados de Brascamp *et al.*[19] y el anteriormente mencionado relativo a la abeja italiana.

En las abejas cárnicas vemos que la producción de miel es independiente del comportamiento defensivo y de la calma, mientras que está muy correlacionada y de forma negativa con la enjambrazón. Como los caracteres de comportamiento se evalúan en una escala que otorga las mayores puntuaciones a los comportamientos más favorables, estas correlaciones nos indican que las abejas que producen más miel tenderán a enjambrarse más, si bien la calma y el comportamiento defensivo no se verán afectados. Los dos caracteres de defensa (comportamiento defensivo y calma) presentan una correlación igual a 0,91, lo que nos indica que están determinados en muy alta medida por los mismos genes, por lo que se podrían considerar manifestaciones de un mismo carácter biológico.

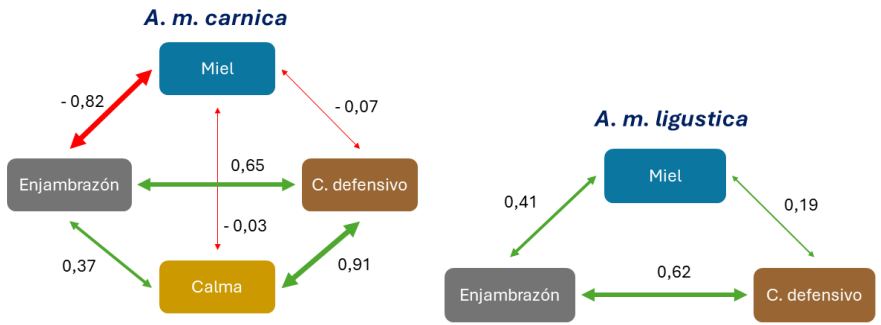


Figura 4.3. Correlaciones genéticas estimadas en abejas cárnicas e italianas.

Como sucedía en la abeja cárnica, en la abeja italiana el comportamiento defensivo y la enjambrazón están favorablemente asociados, en el sentido que abejas menos agresivas tienden a enjambrar menos. No obstante, a diferencia de la abeja cárnica, en la abeja italiana una mayor producción de miel está asociada con menores niveles de enjambrazón y, en menor medida, con un comportamiento defensivo menos agresivo. Vemos, pues, una importante diferencia entre las dos poblaciones en cuanto a la relación entre producción de miel y tendencia a la enjambrazón y comportamiento defensivo, cuya causa no se puede explicar por el momento. Puede tratarse de un

fenómeno biológico real (por ejemplo, una mayor explosividad de la cárnica que puede estar relacionada con la corta transición invierno-primavera), pero no se descarta que la estructura de los datos analizados en ambas poblaciones haya llevado a una estimación dispar.

Como en el caso de las heredabilidades, los valores de correlación genética estimados deben tomarse como orientativos, pues son resultados del análisis de datos de tres poblaciones. Sería interesante realizar estudios de este tipo en cada una de las razas de abejas distribuidas por todo el mundo que pudieran confirmar los resultados que se han mostrado. Las nuevas estimaciones de parámetros genéticos (heredabilidades y correlaciones) servirían, además, para llevar a cabo con mayor precisión las evaluaciones genéticas que se describirán en un capítulo posterior.

RESUMEN

- El número de programas de mejora de abejas ha sido limitado, con la notable excepción del programa de la abeja cárnica en Alemania, que ya se inició a principios del siglo XX, así como otros más recientes en Italia y Canadá.
- Las mejoras obtenidas a través del manejo o modificando el ambiente son rápidas, pero deben aplicarse constantemente y no mejoran fácilmente caracteres como el comportamiento defensivo. Una vez optimizado el manejo, la única forma de progresar y mejorar la rentabilidad es mediante la selección de las mejores colonias y sus reinas.
- La mejora genética es una tarea a medio y largo plazo, pero las mejoras obtenidas son acumulativas si la selección se aplica a caracteres heredables.
- Los apicultores deben asociarse y recibir asesoramiento técnico para desarrollar programas de mejora eficaces.
- Un programa de mejora genética es un conjunto de acciones basadas en conocimientos genéticos y genómicos para cambiar caracteres de interés económico y aumentar la rentabilidad. Los programas de mejora apícolas deben abordar los caracteres a mejorar, cómo se miden, cómo se predice lo que transmitirán a la descendencia y cómo se aparearán los reproductores.

- Los caracteres más comunes que son objeto de mejora (objetivos de selección) en las abejas son: cantidad de miel, mansedumbre/calma, baja tendencia a la enjambrazón, capacidad para superar el invierno, comportamiento higiénico y resistencia a la varroa.
- Es fundamental reducir los objetivos a unos pocos caracteres prioritarios, ya que dispersar el esfuerzo en demasiados caracteres da como resultado respuestas débiles en el programa de mejora. Los objetivos deben ser dinámicos y adaptarse a las condiciones ambientales y al sistema de producción.
- Los criterios de selección son los caracteres biológicos y productivos que permiten asignar valores numéricos o categorías a los objetivos de selección. Los más importantes son:
  - Cantidad de miel: se mide sumando la producción de todas las alzas de una colmena (diferencia de peso antes y después de la extracción) en las distintas cosechas de una temporada (suponiendo que son de la misma reina).
  - Comportamiento defensivo (mansedumbre) y calma: se evalúan a nivel de colonia mediante una escala de 1 a 4, repitiéndose la evaluación de tres a seis veces por temporada y usando el promedio.
  - Tendencia a la enjambrazón: también se mide con una escala de 1 a 4, registrándose principalmente en la época de enjambrazón y asignando la puntuación más baja (expresión más extrema) como resultado final.
  - Fortaleza de la colonia (población de abejas y extensión de la cría): es crucial para la adaptación y se evalúa anotando el número de espacios entre cuadros poblados y el área de cría.
  - Comportamiento higiénico: se evalúa con pruebas como el *pin test* (prueba de la cría muerta por pinchado), que mide el porcentaje de celdas completamente limpias tras un tiempo prefijado después de pinchar 50 celdas operculadas.
  - Infestación por varroa: se valora mediante métodos como la recolección y recuento manual de varroas foréticas (muestra de abejas en alcohol) o el método del azúcar en polvo.
- La heredabilidad es la condición para que un criterio sea útil para la selección. Valores de heredabilidad moderada-alta (rendimiento de miel) o moderada (enjambrazón, comportamiento defensivo) suelen justificar el esfuerzo de selección.

- Las correlaciones genéticas indican la acción conjunta de los genes en varios caracteres. En las abejas cárnicas, una mayor producción de miel se correlaciona con una mayor enjambrazón y es independiente del comportamiento defensivo. En abeja italiana la producción de miel se asocia a menor tendencia a la enjambrazón. Una menor enjambrazón se corresponde con un mejor comportamiento defensivo en ambas razas.

Notas

1 Thornton PK. Livestock production: recent trends, future prospects. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 365(1554), 2853-2867 (2010)

2 Guichard M, Phocas F, Neuditschko M, *et al.* An overview of selection concepts applied to honey bees. *Bee World* 100 (1), 2-8 (2023)

3 Büchler R, Costa C, Hatjina F, *et al.* The influence of genetic origin and its interaction with environmental effects on the survival of *Apis mellifera* L. colonies in Europe. *J Apic Res* 53(2), 205-214 (2014)

4 Harris DL, Stewart TS, Arboleda CR. Procedimiento sistemático para diseñar programas de mejora animal. *Zootechnia* 34(7-9), 124-139 (1985)

5 Orantes J, Gonell F, Torres C, *et al. Guía de mieles monoflorales ibéricas*. Gráficas Campás, Castellón (2018)

6 Ferrier MP, Rucker RR, Thurman WN, *et al.* Economic effects and responses to changes in honey bee health. *ERR-246, US Department of Agriculture, Economic Research Service* (2018)

7 Neumann P, Straub L. Beekeeping under climate change. *J Apic Res* 62 (5), 963-968 (2023)

8 Ruttner F. Technical recommendations for methods of evaluating performance of bee colonies. En F. Ruttner, ed. *Controlled mating and selection of the honey bee*, p. 87-92. Trabajo presentado en el International Apicultural Symposium, 31 julio - 5 agosto 1972, Lunz am See.

9 Dietemann V, Ellis JD, Neumann P (eds.). *The COLOSS BEEBOOK. Volume I: standard methods for Apis mellifera research*. International Bee Research Association (2013)

10 Büchler R, Andonov S, Bienefeld K, *et al.* Standard methods for rearing and selection of *Apis mellifera* queens. *J Apic Res* 52(1), 1-30 (2013)

11 Uzunov A, Büchler R, Bienefeld K. *Protocolo de pruebas de rendimiento. Una guía para los criadores de abeja europea* (trad. Iratxe Montes) (2015). www.smartbees-fp7.eu

12 Uzunov A, Büchler R, Costa C, *et al. Book of methods for performance testers*. EURBEST project (AGRI-2017-0346). Bee Institute in Kirchhain, Alemania (2021)

13 FAO, IZSLT, Apimondia y CAAS. *Good beekeeping practices for sustainable apiculture*. FAO Animal Production and Health Guidelines n.º 25. Roma (2021)

14 Paolillo G, Petrini A, Casiraghi E, *et al.* Automated image analysis to assess hygienic behaviour of honeybees. *PLoS ONE* 17(1), e0263183 (2022)

15 Dietemann V, Nazzi F, Martin SJ, *et al.* Standard methods for varroa research. *J Apic Res* 52(1), 1-54 (2013)

16 Brascamp EW, Willam A, Boigenzahn C, *et al.* Correction to: Heritabilities and genetic correlations for honey yield, gentleness, calmness and swarming behaviour in Austrian honey bees. *Apidologie* 49, 462-463 (2018)

17 Andonov S, Costa C, Uzunov A, *et al.* Modeling honey yield, defensive and swarming behaviors of Italian honey bees (*Apis mellifera ligustica*) using linear-threshold approaches. *BMC Genetics* 20(1), 78 (2019)

18 Basso B, Kistler T, Phocas F. Genetic parameters, trends, and inbreeding in a honeybee breeding program for royal jelly production and behavioral traits. *Apidologie* 55, 11 (2024)

19 Brascamp EW, Willam A, Boigenzahn C, *et al.* Heritabilities and genetic correlations for honey yield, gentleness, calmness and swarming behaviour in Austrian honey bees. *Apidologie* 47, 739-748 (2016)

5

Las razas de abejas

La relación del hombre con las abejas se remonta al Paleolítico (que acabó hace unos 10.000 años), tal como muestran las pinturas de la cueva de la Araña (Valencia, España), donde se observan humanos recolectando panales. Las abejas son asimismo figuras prominentes en distintas culturas humanas, mitologías y religiones.[1] No obstante, la recolección de cera y miel resultante de la actividad apícola no comenzó hasta hace unos 7.000 años.[2] A pesar de que la relación del hombre con las abejas está documentada desde hace milenios cabe preguntarse cómo fue el origen y la evolución de las abejas en el contexto de la historia, ya no del hombre, sino de la Tierra.

ORIGEN Y FILOGENIA DE LAS ABEJAS MELÍFERAS

La teoría de Michener,[3] ampliamente aceptada hasta la fecha y corroborada recientemente por Almeida *et al.* a partir de datos genómicos,[4] dice que las abejas se originaron en un grupo de avispas picadoras ya extintas (Aculeata, a su vez derivadas de las moscas de sierra) en las regiones áridas del oeste de

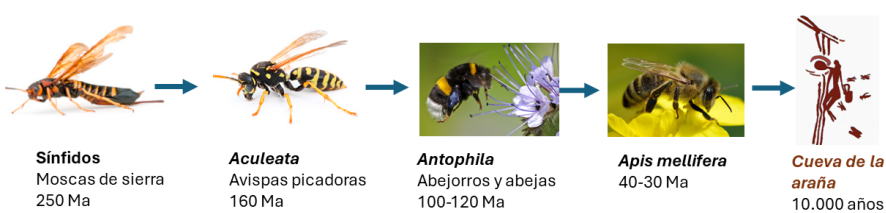


Figura 5.1. Evolución esquemática de las abejas melíferas.

Gondwana, un continente que se escindió durante el Jurásico y el Cretácico en las actuales África y América del Sur (aparte de otros continentes). El encuentro entre las angiospermas (plantas con flor) y las abejas y abejorros polinizadores (Antophila) se produjo bastante más tarde, hace unos 120 millones de años (Ma), durante el periodo Cretácico. Como anécdota, cabe recordar que las abejas ya fueron contemporáneas de los dinosaurios desaparecidos.

Las abejas son himenópteros (con alas en forma de membrana) cuya taxonomía (clasificación de seres en taxones, esto es, grupos con característica comunes) y evolución en el tiempo hasta el género *Apis* se presentan en la tabla 5.1.

El género *Apis* apareció hace entre 30 y 40 millones de años,[5] en el límite entre el Eoceno y el Oligoceno. Su origen evolutivo a partir de unas avispas picadoras ya extintas —tal como se ha sugerido antes— se ha visto confirmado por un estudio reciente basado en el análisis molecular de 800 loci ultraconservados.[6] Contiene al menos 10 especies distintas, todas las cuales se encuentran en Asia, salvo *Apis mellifera*, que se distribuyó históricamente por el África subsahariana, Europa, partes del oeste de Asia y el Oriente Medio, si bien, debido a la actividad de los apicultores, ya está extendida por todo el mundo.

Análisis filogenéticos basados tanto en el ADN nuclear como en el ADN mitocondrial apoyan la agrupación de las 10 especies del género *Apis* en tres grupos distintos:[7]

1. Abejas que anidan en cavidades: *A. mellifera*, *A. cerana*, *A. koschevnikovi*, *A. nuluensis*.
2. Abejas gigantes: *A. dorsata*, *A. laboriosa*, *A. binghami*, *A. nigrocincta*.
3. Abejas enanas: *A. florea*, *A. andreniformis*.

La evolución en las distintas especies de abejas está asociada con un aumento de la complejidad de la regulación génica. Además del control transcripcional, se ha observado selección positiva en genes relacionados con adaptaciones específicas de los grupos, tales como migración, inmunidad y comportamiento nidificatorio.[8] Dentro de la subfamilia Apinae se han detectado 9.310 genes comunes a abejas y abejorros. Las abejas enanas (*A. florea*) son las que primero divergieron de los otros dos grupos y son poseedoras del mayor número de genes específicos (2.130), seguidas por *A. mellifera* (1.144) y *A. dorsata* (584). Por su parte, *A. mellifera* se separó de otras abejas que hacían sus nidos en cavidades, se diversificó en subespecies

Categoría taxonómica	Taxón	Periodo en que apareció el taxón	Características
Reino	Animalia	Precámbrico	Organismos eucariotas, heterótrofos, pluricelulares y tisulares, con amplia capacidad de movimiento.
Filo	Arthropoda	Cámbrico	Animales invertebrados dotados de un esqueleto externo quitinoso y apéndices articulados.
Clase	Insecta	Ordovícico	Se originó a partir de crustáceos, hace 480 millones de años, al mismo tiempo que aparecieron las plantas terrestres.
Orden	Hymenoptera	Triásico	Insectos de alas membranosas. Inicialmente incluyó moscas de sierra y avispas parásitas. Estas fueron evolucionando a las actuales avispas, abejas y hormigas.
Suborden	Apocrita	Jurásico temprano	Cintura de avispa que separa los dos primeros segmentos del abdomen, el primero de los cuales está fusionado al tórax.
Infraorden	Aculeata	Jurásico tardío	El ovipositor de las hembras está transformado en un aguijón, aunque no todas pican.
Superfamilia	Apoidea	Cretácico temprano	Incluye avispas de la familia Crabronidae y el grupo monofilético Anthophila.
Grupo monofilético	Anthophila	Cretácico tardío	Abejas y abejorros «que aman las flores», libadores.
Familia	Apidae	Cretácico tardío	Abejas libadoras que pueden ser sociales, solitarias o parásitas.
Subfamilia	Apinae	Cretácico tardío	Abejas con corbícula (cesta del polen): abejas melíferas comunes, meliponas y abejorros.
Género	*Apis*	Límite Eoceno-Oligoceno	Abejas melíferas.

Tabla 5.1. Taxonomía del género *Apis*.

y colonizó diversas partes del mundo hasta alcanzar su distribución actual. Esta separación sucedió hace entre 6 y 9 millones de años.

Mediante estudios morfométricos, dentro de la especie *A. mellifera* se han diferenciado al menos 29 subespecies.[9] Estas subespecies se han incluido en cuatro grandes grupos o linajes sobre la base de estudios morfométricos y genéticos, así como de análisis ecológicos, fisiológicos y de comportamiento. El análisis filogenético realizado con datos de secuenciación ha permitido confirmar estos linajes y establecer sus relaciones genéticas[10] (figura 5.2).

- Linaje A, incluye subespecies africanas: *intermissa*, *monticola*, *scutellata*, *andansonii* y *capensis*.
- Linaje M, subespecies del oeste y norte de Europa: *mellifera* e *iberiensis*.
- Linaje C, subespecies del sur y este de Europa: *ligustica*, *carnica* y *caucasica*.
- Linaje O, subespecies de Turquía y el Oriente Medio: *anatoliaca* y *syriaca*.

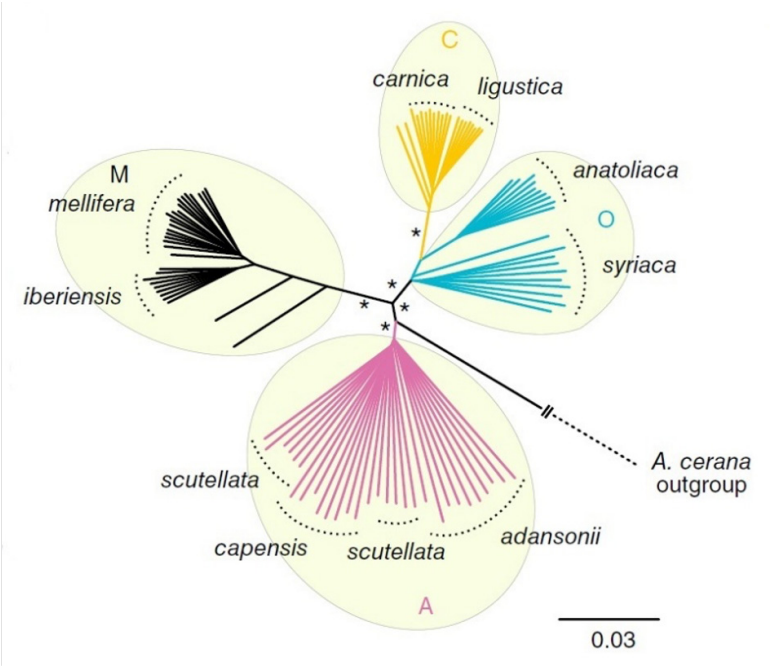


Figura 5.2. Árbol filogenético construido mediante el método de unión de vecinos (*neighbour joining*) a partir de la distancia calculada por alelos compartidos de SNP. Fuente: Wallberg *et al.* (2014).

Nuestra abeja negra ibérica (*A. m. iberiensis*) forma grupo claramente con la abeja negra europea (*A. m. mellifera*) dentro del linaje M, sin conexión con las abejas africanas que forman un grupo homogéneo. Asimismo, se observa la gran proximidad de las poblaciones europeas cárnica (*A. m. carnica*) e italiana (*A. m. ligustica*), que integran el linaje C, y a su vez de la abeja anatólica (*A. m. anatoliaca*) y siria (*A. m. syriaca*), que integran el linaje O.

La raíz del árbol, definido por la abeja asiática *A. cerana* (grupo externo o *outgroup*), se situó inequívocamente entre los cuatro linajes. Por ello no se sustentaría un origen africano de *A. mellifera*, si bien el árbol no permite identificar ninguno de los grupos como ancestral y por ello no se avala ningún modelo específico para el origen de *A. mellifera*, aunque el más sencillo apuntaría a un origen en Asia. Un reciente análisis ha corroborado la alta probabilidad del origen asiático de *A. mellifera*, en particular en el sudeste de Asia, desde donde se habría expandido por el resto del mundo.[11]

Respecto al tiempo de divergencia, se ha estimado que la diferenciación de los linajes A, C y M se produjo hace unos 300.000 años, casi 200.000 años antes de la aparición de la especie humana (*Homo sapiens*).[12] Los linajes C y O se han separado más recientemente, hace unos 165.000 años. Por su parte, las subespecies dentro de cada linaje se separaron hace entre 13.000 y 38.000 años.

Las abejas melíferas presentan una considerable variación fenotípica a lo largo de su rango de expansión. Mientras que las abejas europeas presentan adaptaciones morfológicas y de comportamiento para sobrevivir a inviernos fríos, las colonias africanas son más agresivas y muestran más tendencia a enjambrarse, así como una mayor resistencia a la varroa.

APTITUDES PRODUCTIVAS Y DE COMPORTAMIENTO DE LAS RAZAS DE ABEJAS

El Reglamento UE 2016/1012, de 8 de junio de 2016 sobre cría animal define como raza una «población de animales suficientemente uniforme como para que se la pueda considerar diferente de otros animales de la misma especie por una o varias agrupaciones de criadores que hayan acordado inscribir dichos animales en libros genealógicos con indicación de sus ascendientes conocidos, a fin de perpetuar sus características heredadas a través de la reproducción, el intercambio y la selección en el marco de un programa de cría». Visto así, las subespecies de abejas deberían considerarse razas

si estuvieran respaldadas por asociaciones reconocidas que desarrollaran un programa de cría. El problema que presenta el reglamento comunitario es que en la definición de *animales* no incluye a las abejas. Por otra parte, el registro genealógico en las abejas es más complicado al no controlarse los machos a menos que se organicen estaciones de apareamiento o se lleve a cabo inseminación instrumental (ambas se comentarán en el siguiente capítulo). A pesar de estas limitaciones legales, son distintos los autores y los ámbitos en los que se equiparan las subespecies de abejas a razas, y por ello en contextos productivos denominaremos raza a lo que veníamos denominando subespecie.

Las razas de abejas más utilizadas en el centro y oeste de Europa son la abeja negra europea (*A. m. mellifera*), la abeja cárnica o carniola (*A. m. carnica*), la abeja italiana (*A. m. ligustica*) y, ya en España y Portugal, la abeja negra ibérica (*A. m. iberiensis*). Ejemplares típicos de obreras de estas razas se presentan en la figura 5.3.



Figura 5.3. Principales razas de abejas melíferas de Europa. Fuente: BeeBreed.eu.

Las dos fuentes más citadas sobre las características de las razas de abejas son Brother Adam (Hermano Adam)[13] y Louveaux.[14] Esta información se encuentra resumida en la página web Apisite, a partir de la cual hemos confeccionado la tabla 5.2.

A diferencia de otras razas domésticas, la documentación que contiene datos cuantitativos de las distintas razas de abejas es muy escasa. Probablemente ello se deba a que los caracteres productivos de las abejas presentan una amplia variabilidad dependiendo del clima y los cambios meteorológicos, la vegetación, las prácticas de cría, las condiciones sanitarias y el manejo.

Raza	Origen / distribución	Morfología	Características
Cárnica	Carniola (Eslovenia) Austria, Italia, Yugoslavia y, en la actualidad, distintas áreas de Europa y EE. UU.	Abeja oscura con tomento voluminoso y grueso, pilosidad corta. La más grande y de lengua grande. Índice cubital 2,6 (machos de 1,8 a 2) (Tomento: cobertura de pelos densos, enmarañados y lanudos en tergitos abdominales)	*Fortalezas* Mansedumbre Poco pillaje Resiste a inviernos fríos Colonias de desarrollo rápido en primavera Pecoreadora eficaz gracias a su larga lengua Reina muy fecunda Propoliza poco Enfermedades de la cría raras *Debilidades* Mala cerera (irregular) Sensible a las variaciones de las estaciones Enjambra (a menudo de forma incontrolada)
Ligústica	Italia Distribuida por todo el mundo en la actualidad.	Única abeja europea que tiene una pigmentación amarilla (2 bandas amarillas sobre los tergitos 2 y 3, y grandes puntos amarillos sobre el tergito 4). Tinte amarillo sobre la pilosidad. Índice cubital relativamente elevado (2,325) (Tergito: parte dorsal de cada segmento abdominal y torácico)	*Fortalezas* Mansedumbre Cría abundante Propolizan poco Se adhieren bien a los cuadros Colonia fuerte en invierno Buenas pecoreadoras en distancia corta Buenas cereras Poco enjambradoras Resistentes a las enfermedades de la cría *Debilidades* Poca orientación, deriva Falta de vitalidad Poco eficiente en invierno y estación seca Pillaje en verano Alimentación ligada a su fuerte población fuera del periodo de producción de néctares *Observaciones*: adaptada a los climas cálidos, buena reproductora en clima mediterráneo; adaptada a las floraciones tardías.

Raza	Origen / distribución	Morfología	Características
Negra europea	Europa occidental	Talla fuerte, lengua corta.	*Fortalezas* Buena producción de miel Colonia fuerte en invierno e invernada fácil Enjambra moderadamente Poco pillaje Poca deriva Eficiente *Debilidades* Agresividad variable Sensible a las enfermedades de la cría y a la polilla de la cera *Observaciones*: desarrollo lento en primavera, lenguas adaptadas a floraciones tardías.
Negra ibérica	Península Ibérica	Pilosidad corta de tono pardo. Índice cubital: 1,84	*Fortalezas* Buena producción de miel Colonia fuerte en invierno Enjambra poco Poca inclinación al pillaje Deriva poco *Debilidades* Nerviosas y agresivas Sensible a la polilla de la cera *Observación*: preferencia por un clima suave, seco, de tipo mediterráneo.

Tabla 5.2. Origen, distribución, morfología y características productivas y de comportamiento de las razas de abejas más utilizadas en Europa y en la Península Ibérica. Fuente: Apisite.

En la tabla 5.3 se han resumido los valores publicados referidos a producción y caracteres de comportamiento de varias poblaciones de abejas cárnicas,[15] italianas[16] y negra europea.[17] Se tiene que recordar, no obstante, que en cada una de las razas se han desarrollado diversas variedades o ecotipos adaptados a sus condiciones ambientales (selección natural) que han podido además estar sometidos o no a un proceso de selección realizado por el hombre.

Carácter	*A. m. carnica*	*A. m. ligustica*	*A. m. mellifera*
Producción de miel (kg)	24,1	22,6	
Comportamiento defensivo*	2,78-3,4	3,07-3,15	2,45-3,35
Enjambrazón*	2,76-3,45	2,92-3,50	2,67-3,25
Comportamiento higiénico**	34,7-49,1	41,3-42,0	15,3-40,8
Producción de cera (kg)	0,86		
Desarrollo en primavera*	3,42		

Tabla 5.3. Promedios de caracteres productivos y de comportamiento en tres razas de abejas melíferas. *Carácter medido en una escala 1-4. **Tasa de celdas eliminadas en un *pin-test*. Los intervalos corresponden al promedio mínimo y máximo de las poblaciones locales estudiadas en cada raza.

Según se observa en la tabla, la producción de miel de abejas cárnicas fue ligeramente superior que la de abejas italianas, si bien en ambos casos debe tenerse en cuenta la gran variabilidad existente, pues el rango de producción osciló entre colmenas que no produjeron miel y colmenas que se situaron en el entorno o superaron los 100 kg. La amplia magnitud de los intervalos no permite diferenciar a las tres razas en comportamiento defensivo, enjambrazón y comportamiento higiénico, si bien algunas poblaciones de *A. m. mellifera* mostraron un comportamiento higiénico inferior.

¿CÓMO SÉ A QUÉ RAZA PERTENECEN MIS ABEJAS?

Las razas de abejas difieren en muchos caracteres, tanto productivos y de comportamiento, como morfológicos. Los caracteres morfológicos medibles muestran cambios graduales y sus rangos se solapan entre razas (subespecies biológicas), las cuales difieren solo ligeramente en los valores medios de varios caracteres corporales, por lo que se requieren métodos estadísticos avanzados para discriminar las razas.[18] Como alternativa se han desarrollado métodos que parten de la secuencia del ADN mitocondrial o del genoma completo. El lector interesado puede encontrar en la bibliografía una detallada relación de los métodos utilizados en distintos países europeos para

discriminar entre poblaciones de abejas,[19] si bien en estas páginas solo se van a indicar los métodos más recientes.

Morfometría

La discriminación de las razas se fundamentó originalmente en métodos descriptivos, pero se vio que eran insuficientes y fueron reemplazados por métodos morfométricos.[20] Estos métodos se basan en medidas múltiples de muchos individuos y la interpretación de las medidas requiere métodos estadísticos multivariantes. La morfometría clásica se basa en el análisis de 42 medidas morfológicas que incluyen distancias, ángulos y clases discretas de pigmentación.[21]

En los últimos años, no obstante, se ha avanzado hacia la metodología de la «morfometría geométrica» que, en lugar de distancias y ángulos, usa las coordenadas de 19 puntos de referencia en la venación del ala[22] (figura 5.4). Las medidas de la venación del ala pueden automatizarse y realizarse con gran precisión: solo requieren acceso a una cámara o un escáner y a un ordenador personal.[23] El material a estudiar consiste en una imagen de un ala anterior, la cual debe ser de calidad suficiente para no experimentar distorsiones al ser ampliada.

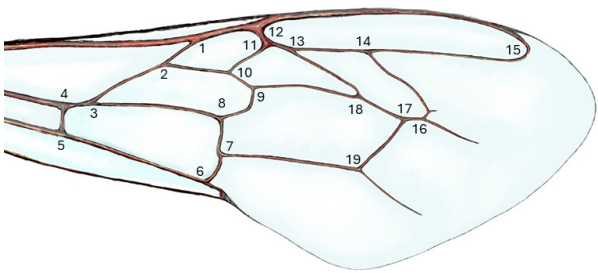


Figura 5.4. Puntos de referencia de un ala anterior. Dibujo de Àlex Sirera.

El enfoque de la morfometría geométrica, basado en la teoría de la forma, utiliza el análisis de Procrustes para estudiar las coordenadas cartesianas de los puntos anatómicos. En este análisis los datos se superponen matemáticamente por traslación, escalado y rotación, lo cual elimina la variación en tamaño, posición y orientación de los datos sobre las coordenadas del punto de referencia. Tras este análisis, los puntos pueden analizarse mediante métodos estadísticos multivariantes.

Para desarrollar los análisis mencionados existen varios programas como Morpheus, NTSYS, MorphoJ y DrawWing. En particular, el grupo Biofiter de la Universidad de Zaragoza desarrolló WingMarks, un programa específico para el posicionamiento de las coordenadas de los puntos de referencia de imágenes del ala en subespecies de *Apis mellifera*.[24] Más recientemente, el mismo equipo ha desarrollado una segunda versión del programa (WingMarks2), de acceso libre y gratuito, para el análisis morfométrico geométrico completo y totalmente automático de la estructura de la venación del ala anterior, utilizado para la identificación de subespecies de abejas melíferas. Este nuevo programa es capaz de identificar las subespecies de abejas con gran precisión, incluso utilizando la cámara de un teléfono inteligente para la adquisición de las imágenes de las alas. La tasa de identificaciones correctas fue del 97,4 % para el conjunto de las seis subespecies estudiadas y osciló entre el 94 y el 100 % para cada una de las subespecies. También existe una página web desarrollada en Portugal (DeepWings)[25] que permite la clasificación automática de las subespecies de abejas utilizando técnicas de inteligencia artificial (*deep learning*). Esta herramienta es complementaria al WingMarks2, resultando este último más eficiente cuando se utilizan imágenes obtenidas con un teléfono inteligente.[26]

Métodos genómicos

Se han realizado estudios de caracterización de especies y subespecies del género *Apis* utilizando distintas metodologías genómicas. Se comenzó estudiando microsatélites (secuencias cortas de ADN que se repiten en tándem un número determinado de veces), luego se pasó al estudio del ADN mitocondrial y recientemente se ha accedido a la secuenciación del genoma completo y el polimorfismo de nucleótido sencillo (SNP).

Uno de los objetivos del proyecto SmartBees fue el desarrollo de nuevas herramientas para describir y conservar la diversidad de abejas en Europa. Como resultado se ha obtenido un panel de marcadores genómicos SNP que permite asignar las abejas a su subespecie de origen.[27] El panel contiene un total de 4.165 SNP distribuidos en los 16 cromosomas a una distancia media de 64.000 pares de bases.

El gráfico de la figura 5.5 confirma la neta separación de los linajes, aunque no la separación de algunas subespecies dentro de los linajes. Las abejas ibéricas se agrupan diferenciándose de las demás subespecies muy claramente, incluso de las que pudieran ser más próximas (*mellifera* y *ruttneri*).

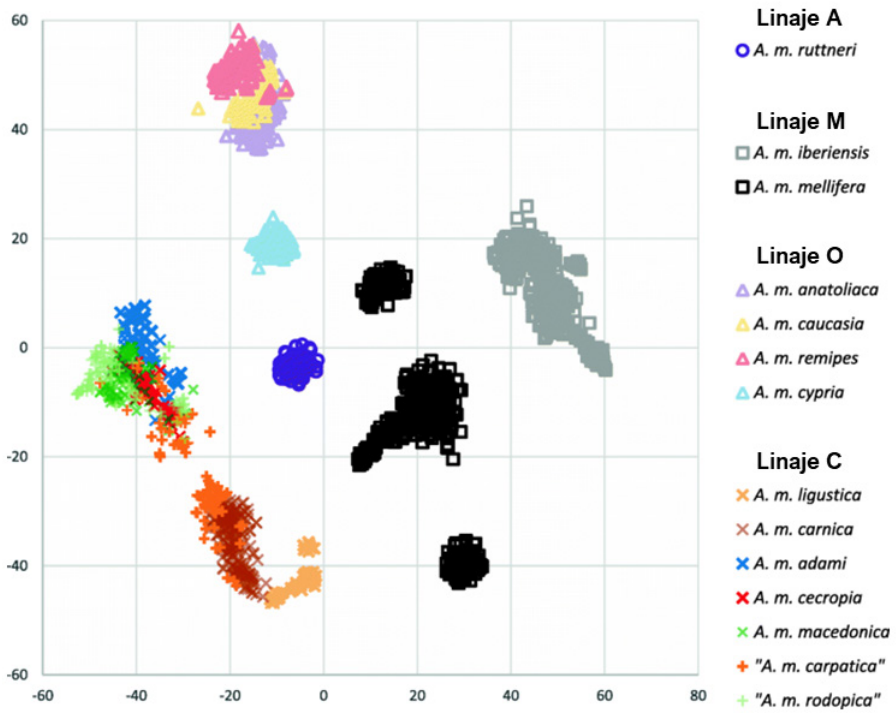


Figura 5.5. Representación de las muestras pertenecientes a las 14 subespecies genotipadas con 4.094 SNP pertenecientes a cuatro linajes. Fuente: Momeini *et al.* (2021).

La diferenciación dentro de los linajes O y C no sería tan obvia, dado el solapamiento de muestras de distintas subespecies.

Por otra parte, en el proyecto Smartbees se desarrolló un procedimiento de aprendizaje automático (*linear SVC*) que asignó correctamente la mayor parte de los individuos genotipados a una de las 14 subespecies con una precisión media del 96,2 %. La precisión osciló entre el 65 y el 100 % (el caso de la abeja ibérica), lo que indica que algunas subespecies son más fáciles de distinguir que otras. Solo un 3,8 % de los individuos se clasificaron incorrectamente, probablemente debido a la limitada diferenciación entre las subespecies causada por la proximidad geográfica o la interferencia humana.

Este estudio confirma que todavía existe mucha variabilidad genética en las abejas europeas, a pesar de la intervención humana de los últimos 150 años. En el aspecto práctico, esta herramienta puede ser útil a apicultores

que quieran conocer la raza que poseen, para los responsables de la conservación a través de la monitorización de la hibridación de subespecies, para veterinarios que controlan el comercio de reinas, para apicultores seleccionadores que quieran certificar la raza de sus reinas y para los apicultores en general que quieran autentificar sus productos apícolas.

RESUMEN

- Las abejas se originaron a partir de un grupo extinto de avispas picadoras en las regiones áridas del oeste del antiguo continente Gondwana, que se escindiría en África y Sudamérica. El género *Apis* (abejas melíferas) apareció hace entre 30 y 40 millones de años.
- El género *Apis* incluye al menos 10 especies distintas y todas se encuentran en Asia, a excepción de *Apis mellifera*, que históricamente se distribuyó por el África subsahariana, Europa, partes de Asia occidental y Oriente Medio. Ahora está extendida por todo el mundo.
- Las 10 especies del género *Apis* se agrupan en tres grupos: abejas que anidan en cavidades (*A. mellifera*, *A. cerana*, etc.), abejas gigantes (*A. dorsata*, etc.), y abejas enanas (*A. florea*, *A. andreniformis*).
- Dentro de la especie *A. mellifera*, se han diferenciado al menos 29 subespecies, agrupadas en cuatro grandes linajes sobre la base de estudios morfométricos y genéticos: linaje A (africanas), linaje M (oeste y norte de Europa), linaje C (sur y este de Europa), y linaje O (Turquía y Oriente Medio). La diferenciación de los linajes A, C y M se estima que ocurrió hace unos 300.000 años, mientras que los linajes C y O se separaron más recientemente, hace unos 165.000 años.
- El análisis filogenético basado en información genómica no avala un origen africano de *A. mellifera*, sino que sugiere un origen en el sudeste de Asia.
- En un contexto productivo, las subespecies de abejas pueden equipararse a las razas de otros animales domésticos. Las razas más usadas en Europa son la negra europea (*A. m. mellifera*), la cárnica (*A. m. carnica*), la italiana (*A. m. ligustica*), y, en España y Portugal, la negra ibérica (*A. m. iberiensis*).

- Características de estas razas:
  - Cárnica: es mansa, resistente a inviernos fríos, tiene colonias de rápido desarrollo en primavera y es eficaz en la recolección gracias a su larga lengua, pero tiene tendencia a enjambrar.
  - Italiana: es mansa, cría abundantemente, es poco enjambradora y buena cerera, pero tiene poca orientación (deriva) y es menos eficiente en invierno y estación seca.
  - Negra europea: colonia fuerte en invierno e invernada fácil, enjambra moderadamente, poco pillaje y deriva, eficiente, agresividad variable.
  - Negra ibérica: colonia fuerte en invierno, enjambra y deriva poco, nerviosas y agresivas, preferencia por un clima suave, seco, de tipo mediterráneo.
- Datos cuantitativos:
  - La cárnica muestra una producción de miel ligeramente superior a la italiana, con una gran variabilidad en ambos casos (rangos que oscilaron entre 0 y más de 100 kg).
  - La amplia magnitud de los intervalos no permite diferenciar a las tres razas en comportamiento defensivo, enjambrazón y comportamiento higiénico, si bien algunas poblaciones de *A. m. mellifera* muestran un comportamiento higiénico inferior.
- La morfometría geométrica moderna utiliza las coordenadas de 19 puntos de referencia (hitos) en lugar de distancias y ángulos, a menudo aplicados a la venación del ala para automatizar el proceso. Existen programas de acceso libre (WingMarks2, DeepWings) que permiten clasificar las subespecies de abejas con gran precisión a partir de imágenes del ala obtenidas con un teléfono inteligente. La tasa de identificaciones correctas fue en promedio del 97,4 % y osciló entre el 94 y el 100 % para cada una de las subespecies estudiadas.
- Recientemente, se ha desarrollado un panel de 4.165 marcadores genómicos (SNP) que permite asignar abejas a su subespecie de origen con una precisión media del 96,2 % (100 % para la abeja negra ibérica), confirmando la utilidad de esta herramienta para la práctica apícola y la conservación de poblaciones.

Notas

1 Engel MS. The taxonomy of recent and fossil honey bees (Hymenoptera: Apidae; *Apis*). *J Hymenopt Res* 8(2), 165-196 (1999)

2 Crane E. *The world history of beekeeping and honey hunting*. Routledge, Nueva York (1999)

3 Michener CD. *The bees of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore (2000)

4 Almeida EAB, Bossert S, Danforth BN, *et al.* The evolutionary history of bees in time and space. *Curr Biol* 33(16), 3409-3422 (2023)

5 Ruttner F. *Biogeography and taxonomy of honeybees*. Springer-Verlag, Berlín, Heidelberg y Nueva York (1988)

6 Branstetter MG, Danforth BN, Pitts JP, *et al.* Phylogenomic insights into the evolution of stinging wasps and the origins of ants and bees. *Curr Biol* 27(7), 1019-1025 (2017)

7 Han F, Wallberg A, Webster MT. From where did the Western honeybee (*Apis mellifera*) originate? *Ecol Evol* 2(8), 1949-1957 (2012)

8 Fouks B, Brand P, Nguyen HN, *et al.* The genomic basis of evolutionary differentiation among honey bees. *Genome Res* 31(7), 1203-1215 (2021)

9 Ruttner F. (1988) *op. cit*.

10 Wallberg A, Han F, Wellhagen G, *et al.* A worldwide survey of genome sequence variation provides insight into the evolutionary history of the honeybee *Apis mellifera*. *Nat Genet* 46(10), 1081-1088 (2014)

11 Dogantzis KA, Tiwari T, Conflitti IM, *et al.* Thrice out of Asia and the adaptive radiation of the western honey bee. *Sci Adv* 3, 7(49), eabj2151 (2021)

12 Ragsdale AP, Weaver TD, Atkinson EG, *et al.* A weakly structured stem for human origins in Africa. *Nature* 617(7962), 755-763 (2023)

13 Brother Adam. *In search of the best strains of bees*. Northerm Bee Books, Hebden Bridge, RU (1983)

14 Louveaux J. *Fiches techniques de l'Opida*, FT 11 BT (1994)

15 Bienefeld K, Pirchner F. Heritabilities for several colony traits in the honeybee (*Apis mellifera carnica*) *Apidologie* 21, 175-183 (1990)

16 Andonov S, Costa C, Uzunov A, *et al.* Modeling honey yield, defensive and swarming behaviors of Italian honey bees (*Apis mellifera ligustica*) using linear-threshold approaches. *BMC Genet* 20, 78 (2019)

17 Uzunov A, Costa C, Panasiuk B, *et al.* Swarming, defensive and hygienic behaviour in honey bee colonies of different genetic origin in a pan-European experiment. *J Apic Res* 53(2), 248-260 (2014)

18 Meixner MD, Pinto MA, Bouga M, *et al.* Standard methods for characterising subspecies and ecotypes of *Apis mellifera*. *J Apic Res* 52(4), 1-28 (2013)

19 Bouga M, Alaux C, Bienkowska M, *et al.* A review of methods for discrimination of honey bee populations as applied to European beekeeping. *J Apic Res* 50, 51-84 (2011)

20 Ruttner F. (1988) *op. cit*.

21 Ruttner F, Tassencourt L, Louveaux J. Biometrical-statistical analysis of the geographic variability of *Apis mellifera* L. *Apidologie* 9, 363-381 (1978)

22 Smith DR, Crespi BJ, Bookstein FL. Fluctuating asymmetry in the honey bee, *Apis mellifera*: effects of ploidy and hybridization. *J Evol Biol* 10, 551-574 (1997)

23 Tofilski A. Using geometric morphometrics and standard morphometry to discriminate three honeybee subspecies. *Apidologie* 39, 558-563 (2008)

24 Angel-Beamonte E, Martin-Ramos P, Santolaria P, *et al.* Automatic determination of landmark coordinates for honey bee forewing venation using a new MATLAB-based tool. *J Apic Res* 57(5), 605-610 (2018)

25 Rodrigues PJ, Gomes W, Pinto MA. DeepWings©: Automatic wing geometric morphometrics classification of honey bee (*Apis mellifera*) subspecies using deep learning for detecting landmarks. *Big Data Cogn Comput* 6, 70 (2022)

26 Ángel-Beamonte E, Santolaria P, Cortés-Calvo S, *et al.* Wing morphometric analysis using smartphone images and a free MATLAB-based tool: a case study with *Apis mellifera* from the Balearic Islands. *J Apic Res* 64(3), 971-980 (2025)

27 Momeni J, Parejo M, Nielsen RO, *et al.* Authoritative subspecies diagnosis tool for European honey bees based on ancestry informanative SNPs. *BMC Genomics* 22(1), 101 (2021)

6

Métodos de evaluación genética y selección

Como hemos comentado en el capítulo anterior, una vez conocidos los caracteres que debemos seleccionar y cómo podemos medirlos, debemos establecer la manera de predecir el **valor de cría** de los reproductores, es decir, realizar la evaluación genética. Esta es la primera etapa para obtener un cambio genético en las poblaciones (figura 6.1). Las reinas con mejores valores de cría serán seleccionadas y el apareamiento se hará con zánganos de la misma población. Estos apareamientos podrán realizarse también con machos de otras poblaciones o razas, si bien esto será explicado en un capítulo posterior.



Figura 6.1. Etapas de la mejora genética.

En apicultura, la **selección** implica la elección de las mejores reinas como progenitoras de la siguiente generación. Es decir, las reinas seleccionadas darán nuevas reinas, que sustituirán las reinas de las colmenas de menor producción o bien que hayan perdido la reina por cualquier causa. Para obtener un alto número de reinas hijas será clave la cría artificial de reinas, como se explicará posteriormente.

La palabra *mejor* aplicada a las reinas tiene doble acepción. Las reinas seleccionadas serán mejores en aquellos caracteres que determinan la productividad del colmenar, los cuales fueron definidos previamente: producción de miel, comportamiento en la colmena, enjambrazón, capacidad de superar el invierno y resistencia a enfermedades. Pero también significa que las abejas seleccionadas deben ser superiores genéticamente, de alto valor de cría, superioridad que se espera transmitan a sus descendientes. En particular, una reina transmite a su descendencia, bien sea obrera, reina o zángano, la mitad de su valor de cría, es decir, la mitad de la suma de los efectos de los genes que afectan al carácter que seleccionamos. La estimación del valor de cría recibe el nombre de **evaluación genética** y puede realizarse de distintas maneras según la información de que se disponga.

La selección puede aplicarse sobre un carácter, que puede ir variando en el tiempo en función de la evolución de la producción y el comportamiento del colmenar y de cuáles sean los caracteres que deban mejorarse (selección en *tándem*). Si una buena parte de las colmenas tiende a enjambrarse, el primer carácter a seleccionar sería rebajar dicha tendencia, para después seleccionar por ejemplo la producción y luego la mansedumbre o a la inversa. También pueden seleccionarse varios caracteres simultáneamente (y de hecho se hace en algunos programas avanzados de mejora), pero debemos recordar que la selección aplicada sobre uno o unos pocos caracteres en muchas ocasiones tendrá mayor efectividad en cada carácter individual.

En las líneas que siguen se describen los métodos de evaluación genética y de selección que se pueden aplicar en la mejora apícola, considerando que la selección se realizará dentro de una misma raza o población. En primer lugar, se describirá el método más sencillo (evaluación fenotípica) y después se irá incrementando el nivel de complejidad con métodos que incorporan información de individuos emparentados (métodos BLUP). En todos los métodos el punto de partida será la información fenotípica, es decir, los datos productivos, de comportamiento y de resistencia a enfermedades tomados en el apiario y después registrados informáticamente, tal y como se describió en el capítulo 4. Por ello, el control de rendimientos y el registro genealógico (éste solo en los métodos más complejos), son requisitos indispensables para realizar la evaluación genética y posteriormente la selección.

EVALUACIÓN POR LA PRODUCCIÓN PROPIA (selección fenotípica)

La selección fenotípica se aplica a la selección de reinas, ya que son las únicas que pueden identificarse individualmente en una colmena. La reina es la madre de todas las obreras de la colonia y, además, mantiene a través de las feromonas el orden de las actividades a realizar en la misma, por lo cual lo que sucede en una colmena se considera de forma simplificada mérito de la reina. Las obreras habrán recibido la mitad de los genes de su madre y la otra mitad de alguno de los 10-20 zánganos no identificados que en promedio se aparean con la reina. Por ello, la evaluación de la colmena es la evaluación de la reina.

Todos los apicultores están familiarizados con que hay unas pocas colmenas que tienen una alta o muy alta producción, otras colmenas que tienen baja o nula producción, y otras, la mayoría, que tienen producciones intermedias. Esto da lugar a que la distribución de los datos presente una forma de campana (estadísticamente hablaríamos de una distribución aproximadamente normal), tal y como puede apreciarse en la figura 6.2 en relación con la producción de miel de la abeja italiana.[1]

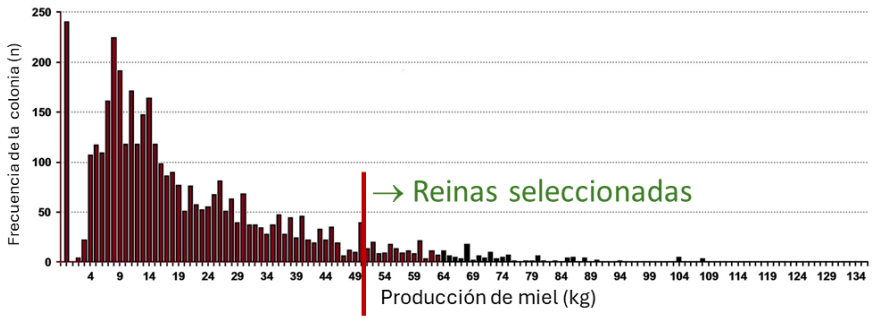


Figura 6.2. Selección de las colonias de mayor producción en una población de abeja italiana. Fuente: Andonov *et al.* (2019).

La selección fenotípica consiste en elegir como madres de la siguiente generación a un pequeño grupo de reinas que presenten la máxima producción (figura 6.2). En este caso no debemos preocuparnos por realizar la evaluación genética previamente, pues seleccionar por el fenotipo implica que la superioridad fenotípica media de las reinas seleccionadas (diferencial de selección, S) sea reflejo del valor de cría promedio, al ser este el producto del diferencial de selección por la heredabilidad del ca-

rácter (h^2), es decir $R = S\,h^2$. La superioridad genética de las abejas seleccionadas se verá plasmada en sus hijas, de forma que, si no han cambiado las circunstancias ambientales, se nos muestren más productivas que la generación de sus madres (respuesta a la selección,). Así, cuanto más alta sea la media de nuestras reinas seleccionadas y mayor sea la heredabilidad del carácter, la respuesta será mayor. Por ejemplo, si en una población de abejas italianas tenemos un colmenar cuya media de producción de miel son 40 kg, la h^2 es 0,26 y las reinas seleccionadas dan una media de 50 kg, S será igual a 10 kg y $R = 10 \times 0{,}26 = 2{,}6$ kg. Es decir, mientras que la superioridad fenotípica serán 10 kg, el promedio de sus valores de cría será 2,6 kg superior a la media.

Puede pensarse que si no se controlan los zánganos y, por lo tanto, renunciamos a su mejora, la población de nuestros apiarios no puede cambiar genéticamente, es decir, no puede ser mejorada. Es un pensamiento erróneo. Si no seleccionamos los machos es de esperar que el efecto de los genes que aportan sea el promedio de la población, no sean superiores genéticamente y, por tanto, no aporten mejora alguna. Pero los machos solo aportan la mitad de todos los genes de reinas y obreras y la otra mitad es aportada por la reina, por lo cual la respuesta a la selección de las reinas será la mitad de la que se esperaría si se seleccionaran por igual los dos sexos. Siguiendo con el ejemplo anterior, la respuesta global sería la mitad de la superioridad de las reinas (promedio de superioridad de reinas y zánganos), es decir, 1,3 kg. Esta respuesta se irá acumulando por cada ciclo de selección que hagamos con el mismo diferencial de selección. En la práctica, el cambio obtenido seleccionando reinas suele ser importante y reconocible en pocas generaciones, sobre todo en caracteres de heredabilidad media o alta.

El apicultor solo puede jugar con el diferencial de selección, haciendo que la respuesta pueda ser más o menos intensa, pues la heredabilidad es una propiedad del carácter, cuya modificación queda fuera del alcance del mejorador. Por otra parte, la ausencia de control de los padres hace que la selección fenotípica sea el método más sencillo de selección y, de hecho, puede realizarlo el apicultor sin la necesidad de apoyo técnico externo en cuestiones genéticas, siempre y cuando esté familiarizado con las tareas de registro y almacenamiento eficiente de los datos fenotípicos.

Una limitación técnica de este método es que la comparación de los valores fenotípicos de las reinas debe hacerse en las mismas condiciones ambientales para evitar sesgos en la estimación del valor de cría. Una reina podría ser mejor que otra no solo porque fuera genéticamente mejor, sino porque las condiciones ambientales, sanitarias y de manejo de su colme-

nar hubieran sido mejores. No obstante, hablar de las mismas condiciones ambientales en apicultura es difícil. Es frecuente que un mismo apicultor tenga distribuidas sus colmenas en apiarios que pueden estar más o menos alejados y en los cuales las condiciones climáticas, la flora disponible o incluso el manejo hayan sido distintos. En estos casos, la selección de las mejores reinas por su valor fenotípico debería realizarse dentro de cada apiario.

Cuando el apicultor parte colmenas para sustituir las bajas, suele elegir las más fuertes del colmenar en el momento de la partición. La fortaleza puede entenderse como un indicio de productividad y de valor genético superior, y por lo tanto sería una forma de realizar la selección, probablemente de baja intensidad. No obstante, dicha fortaleza puede estar condicionada por factores ambientales que enmascararen el verdadero valor de cría de la reina y esto llevarnos a no obtener respuesta. En cualquier caso, mediante este procedimiento de partición de colmenas el progreso puede ser limitado, puesto que necesitaremos bastantes reinas para la partición (limitado diferencial de selección).

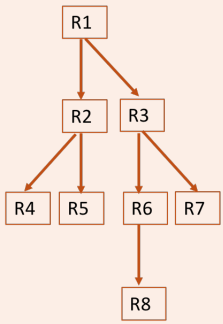
SELECCIÓN MEDIANTE BLUP CON INFORMACIÓN GENEALÓGICA POR LA VÍA MATERNA

Hay apicultores que, además de anotar los caracteres de interés para la mejora, anotan la identificación de la madre de cada reina que han seleccionado como reproductora. Como en el caso anterior, los machos no se controlan. Esta información genealógica es importante para llevar a cabo la evaluación genética y la subsiguiente selección.

En la abeja italiana se realizó un programa de mejora basado en la información genealógica por la vía materna.[2] La información productiva y genealógica se aprovecha conjuntamente para la evaluación genética mediante un procedimiento que se conoce como BLUP[3] (*best linear unbiased prediction* o mejor predicción lineal insesgada, si lo traducimos al español). Mediante la metodología BLUP se pueden comparar directamente reinas que pertenezcan a distintos colmenares y con producciones en distintos años y épocas del año. Además, esta evaluación gana en precisión respecto a la selección fenotípica por el hecho de considerar el parentesco entre las reinas (cuadro 6.1).

Cuadro 6.1.

Supongamos que tenemos una genealogía sencilla de ocho reinas cuya madre y/o reinas hijas son conocidas. Recordemos que el parentesco entre dos abejas se mide como la proporción de genes en común que tienen. Utilizando metodología estándar en genética cuantitativa se calcula la matriz de parentesco por vía materna.



	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8
R1	1	0,5	0,5	0,25	0,25	0,25	0,25	0,125
R2	0,5	1	0,25	0,5	0,5	0,125	0,125	0,0625
R3	0,5	0,25	1	0,125	0,125	0,5	0,5	0,25
R4	0,25	0,5	0,125	1	0,25	0,0625	0,0625	0,03125
R5	0,25	0,5	0,125	0,25	1	0,0625	0,0625	0,03125
R6	0,25	0,125	0,5	0,0625	0,0625	1	0,25	0,5
R7	0,25	0,125	0,5	0,0625	0,0625	0,25	1	0,125
R8	0,125	0,0625	0,25	0,03125	0,03125	0,5	0,125	1

En ella vemos que el parentesco entre madre e hija es 0,5, entre abuela y nieta 0,25 y entre hermanas de madre (medias hermanas) 0,25. Asimismo se calculan los coeficientes de parentesco entre otros tipos de parientes.

El modelo de evaluación viene definido por la siguiente ecuación matricial:

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Z}_R\mathbf{a}_R + \mathbf{e}$$

El conjunto de valores observados respecto a un carácter, **y**, se explica por efectos ambientales y genéticos. Entre los ambientales se encuentran el colmenar y el año en que se ha realizado el registro de los datos fenotípicos (**b**), siendo **X** un indicador que relaciona el valor observado con el colmenar y el año (matriz de 0 y 1). El efecto de la reina, su valor de cría, se incluye en **a** y se asume que el carácter medido es una propiedad de la reina, al igual que en la selección fenotípica. Por su parte $\mathbf{Z}_R$ incluiría el indicador de qué reina había dado el valor concreto de **y**.

¿Cómo se introduce la información genealógica y se calcula el valor de cría de cada reina? La respuesta está en las ecuaciones de modelo mixto, o ecuaciones BLUP:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{X'X} & \mathbf{X'Z}_R \\ \mathbf{Z'}_R\mathbf{X} & \mathbf{Z'}_R\mathbf{Z}_R+\alpha\mathbf{A}^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\mathbf{b}} \\ \hat{\mathbf{a}}_R \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X'y} \\ \mathbf{Z'}_R\mathbf{y} \end{bmatrix}$$

No comentaremos todos los detalles técnicos de estas ecuaciones, pero es importante señalar que la matriz de parentesco **A** forma parte de las ecuaciones de modelo mixto y su función consiste en relacionar las reinas entre sí y ponderar sus valores fenotípicos, corregidos por el efecto del colmenar y el año, en función de la información genealógica disponible (madres, hermanas y demás parientes por la línea materna). En esta ponderación también tiene su protagonismo la heredabilidad que está implícita en α. Una mayor heredabilidad y un mayor parentesco entre las reinas darán una evaluación genética más precisa, que a la vez estará libre de efectos ambientales, dando como resultado la posibilidad de comparar directamente el valor de cría de todas las reinas sometidas a evaluación sin tener que considerar el colmenar ni el año de la producción registrada, pues las ecuaciones BLUP se encargan de corregir las posibles diferencias ambientales.

Para el lector no acostumbrado a estas ecuaciones, debemos decir que los símbolos de la primera y tercera matrices se transforman en valores numéricos que dan un sistema de ecuaciones en el cual la solución de los efectos ambientales se encuentra en $\hat{\mathbf{b}}$ y los valores de cría de las reinas evaluadas están en $\hat{\mathbf{a}}_R$.

No debe escapársele al apicultor la idea de que este procedimiento de evaluación necesita una metodología matemática y computacional que está fuera de su alcance y, por ello, deberá recurrir a ayuda técnica externa. Esta ayuda puede encontrarla en distintos departamentos universitarios y centros de investigación esparcidos por todo el mundo.

EVALUACIÓN CON APAREAMIENTO CONTROLADO

El escalón siguiente en complejidad en la evaluación genética de las abejas es la utilización de la información de parientes tanto por la vía materna como por la vía paterna. Asimismo, la reina deja de considerarse como único efecto genético asociado a la colonia y se distingue el efecto de la reina del efecto de las obreras, todo ello en el contexto de unas ecuaciones BLUP más complejas que las que se acaban de describir. Como modelo BLUP, permite comparar reinas que se encuentren en distintos ambientes (colmenar y año, básicamente).

La información de parientes de ambas vías (materna y paterna) da una mayor precisión que la de las evaluaciones genéticas descritas previamente

y, por ello, más respuesta a la selección. La limitación fundamental para un apicultor es que no puede llevar a cabo por sí mismo las tareas de registro genealógico ni tampoco la evaluación genética. Para las primeras se debe organizar un sistema de control basado en estaciones de apareamiento o bien en la inseminación instrumental, mientras que para la evaluación genética existe un sistema europeo (BeeBreed)[4] abierto a aquellas asociaciones de apicultores que deseen realizar la evaluación genética de sus abejas. Tanto la complejidad de las ecuaciones BLUP como el registro genealógico materno y paterno requieren una detallada descripción que vamos a presentar a lo largo del capítulo.

El conjunto de etapas para realizar la evaluación y selección bajo apareamiento controlado constituye un ciclo de selección que se presenta en la figura 6.3.



Figura 6.3. Ciclo de evaluación y selección de reinas.

Control de los zánganos

El control de los zánganos tiene una larga tradición en Alemania y se realiza en estaciones de apareamiento, bien en tierra firme o en islas, pero también puede realizarse mediante la inseminación instrumental.[5] Tanto las estaciones de apareamiento como la inseminación instrumental requieren personal entrenado y experiencia para asegurar la densidad de zánganos necesaria en el primer método, y para no dañar las reinas en el segundo.

Estaciones de apareamiento

En tierra firme, el control de apareamientos depende del aislamiento por distancia, de barreras geográficas y de la saturación de los lugares de apareamiento con zánganos descendientes de reinas seleccionadas. Debe haber una distancia a otros apiarios de al menos 6 km o bien estar situadas a una altitud de al menos 1.200 msnm para asegurar la ausencia de zánganos no deseados. Las islas, por su parte, ofrecen una excelente oportunidad para disponer de zánganos totalmente controlados, pues estos evitan el vuelo sobre largos tramos de agua. En ambos casos, tierra firme e islas, debe haber recursos de néctar y polen en el entorno, condiciones meteorológicas adecuadas, zonas de abrigo para depositar las cajas de apareamiento y marcadores (piedras, árboles, matorrales y objetos instalados) para minimizar la deriva. Asimismo, deben estar libres de predadores, ser accesibles con vehículos o por barco y poseer infraestructuras tales como agua y electricidad. Otros aspectos que debemos tener en cuenta son los siguientes:

- Una estación de apareamiento incluye cajas de apareamiento y colmenas productoras de zánganos, que deben estar en las mejores condiciones higiénico-sanitarias. A veces también están presentes colmenas en las que las larvas injertadas se desarrollan hacia reinas y colonias seleccionadas para obtener las larvas a injertar. En cualquier caso, todas las colonias que no se usan como fuente de zánganos deben manejarse de manera que se impida su participación en los apareamientos, por ejemplo eliminando la cría de zánganos.
- Como se ha dicho, el principal objetivo de mantener colmenas productoras de zánganos de origen seleccionado es suministrar un adecuado número de zánganos para el apareamiento en un periodo determinado. Puede utilizarse un único grupo de reinas hermanas para el control genealógico de la vía paterna, pero es más frecuente utilizar varios grupos de reinas hermanas en una misma estación de apareamiento, cada uno de dichos grupos derivado de una colonia seleccionada. El número de colonias productoras de zánganos oscila entre 8 (para 50 reinas vírgenes) hasta un mínimo de 20 para 500 reinas vírgenes.
- La preparación de las colmenas productoras de zánganos debe iniciarse antes del periodo de apareamientos. El desarrollo de zánganos desde el periodo de huevo hasta la madurez sexual conlleva 40 días y la esperanza de vida de los zánganos es de solo tres semanas; por ello, las tareas encaminadas a la producción de zánganos deben comenzar al menos dos meses (ocho semanas) antes del periodo de apareamientos.

Si se necesitan los zánganos en la primavera temprana, los cuadros con cera estampada para zánganos (o bien cuadros de plástico) deben colocarse dentro de las colonias antes de acabar la invernada. Cualquiera de los tipos estándar de colmenas sirve para producir zánganos siempre que tengan espacio para soportar un desarrollo de la población óptimo.

- Pueden ponerse hasta dos cuadros de zánganos dentro de cada colmena para garantizar una producción de zánganos abundante y con semen de calidad. La colonia debe ser fuerte, libre de enfermedades y tener garantizado el suministro de miel (o de algún alimento azucarado complementario) y de polen. En cualquier caso, debe revisarse con frecuencia la colmena para comprobar que el desarrollo de los zánganos es el adecuado. Además, las colonias de zánganos son muy sensibles a las bajas y altas temperaturas, tanto para el desarrollo de sus larvas como por los efectos negativos en la calidad de sus espermatozoides; si la temperatura es elevada debe facilitarse la ventilación o dar un espacio extra (media alza).
- Los zánganos son muy sensibles a la varroa, la cual, junto a otros agentes patógenos, les disminuye la vitalidad y la aptitud reproductiva. Asimismo, la viabilidad del semen se ve afectada negativamente por los compuestos químicos usados en la agricultura y por los acaricidas (evitarlos durante la producción de zánganos). Esta baja viabilidad del semen puede ser causa de una tasa mayor de reposición de reinas.

Inseminación instrumental

En muchas partes de Europa las estaciones de apareamiento aisladas son todavía el modo predominante de control de apareamientos. No obstante, las exigencias geográficas y logísticas de una estación de apareamiento para que dé apareamientos fiables son altas y muchos programas de mejora tienen dificultades para encontrar ubicaciones adecuadas.

Los años veinte del siglo XX vieron la llegada de la inseminación instrumental de las reinas. Esta es una herramienta esencial que proporciona un control completo del apareamiento de las abejas, tanto para asegurar la calidad genética de los zánganos, como para tener un libro genealógico correcto. A pesar de estas ventajas, entre las hembras evaluadas en 2023 en BeeBreed, solo el 17 % fue inseminada, mientras que el uso de las estaciones fue la estrategia de apareamiento predominante.

La técnica requiere un equipo especializado para anestesiar e inmovilizar a la reina y para colectar y administrar el semen de los zánganos. Dicho semen se obtiene de zánganos maduros por eversión manual del endofalo y se recoge en una jeringa. La reina se coloca en una cámara y se mantiene anestesiada con CO_2 durante el proceso de inserción del semen en los oviductos. Las reinas se introducen en las colonias y su rendimiento puede ser igual al de las reinas que se han apareado de forma natural, si se realiza bien la técnica y se da la atención adecuada. Los detalles completos de esta técnica reproductiva se dan en Cobey *et al*.,[6] mientras que los criterios de calidad del semen han sido analizados en Yañiz *et al*.[7]

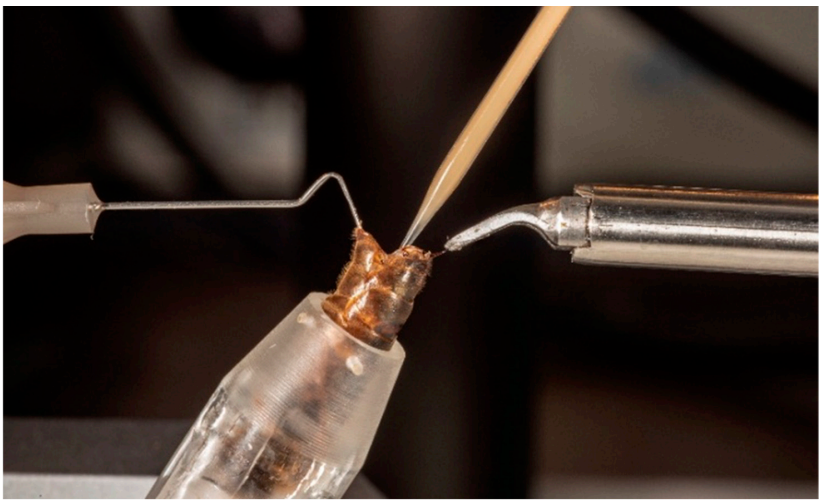


Figura 6.4. Inseminación instrumental de una reina. Fuente: Krispn Given, Universidad de Purdue (EE. UU.).

El semen de un único zángano puede inseminar una reina con el objetivo de mejorar un carácter específico, cosa que no podría lograrse con el apareamiento natural de múltiples zánganos. A su vez, el semen de cientos de zánganos puede mezclarse para inseminar un grupo de reinas, lo que aumenta el tamaño efectivo de la población de cara al mantenimiento de la diversidad de las poblaciones bajo selección. Es de destacar que la viabilidad del semen puede mantenerse a temperatura ambiente durante unas semanas, lo que da flexibilidad para la programación de los apareamientos.

Implicaciones genéticas del control de zánganos

Nos centraremos inicialmente en los aspectos genéticos del control de zánganos mediante estaciones de apareamiento que se lleva a cabo para el registro genealógico del programa de evaluación genética BeeBreed (figura 6.5)[8] y luego haremos la comparación con la inseminación instrumental.

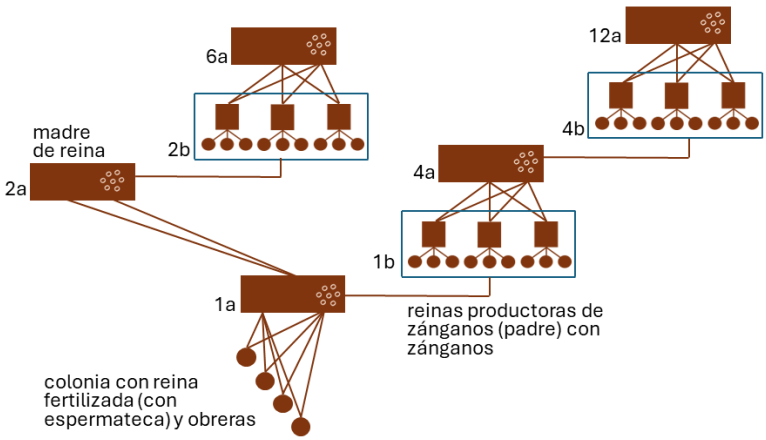


Figura 6.5. Los rectángulos indican reinas fertilizadas con espermatozoides en su espermateca. Los espermatozoides derivan de zánganos (pequeños círculos) producidos por reinas productoras de zánganos (cuadrados). La imagen ilustra la genealogía de la reina 1*a* en una colonia con obreras que derivan de la reina y de los espermatozoides de su espermateca. Los números 1*a*-12*a* dados a las reinas y 1*b*-4*b* de reinas productoras de zánganos son los utilizados en Beebreed. Fuente: Brascamp y Bijma (2014).

El lado materno (izquierda de la imagen) es sencillo, puesto que cada reina, por ejemplo 1*a*, tiene una única madre (2*a*), pero el lado paterno es más complejo. La reina 1*a* se aparea con múltiples zánganos que descienden de un grupo de reinas productoras de zánganos (1*b*). Estas reinas productoras de zánganos descienden a su vez de una madre (4*a*) que ha sido apareada con zánganos que descienden a su vez de un grupo de reinas productoras de zánganos (4*b*), con madre 12*a*. Recordemos que la reina produce zánganos que contienen únicamente genes de ella misma, no de los zánganos con los que se aparea.

Bajo este esquema no es posible hacer el seguimiento individual de los zánganos, por lo que se desconoce cuántos y cuáles son los zánganos que

han cubierto a la reina. Como consecuencia, la aportación de cada reina productora de zánganos a la descendencia es desconocida. Por esta razón, el grupo de reinas productoras de zánganos puede considerarse como un solo individuo, que será denominado «padre» de las obreras de la colonia. En la figura, las tres reinas productoras de zánganos de 1*b* constituyen el padre de las obreras de la colonia de la reina 1*a*. Al agrupar las reinas productoras de zánganos como padre único, cada individuo de la genealogía tiene dos progenitores: una reina y un padre (grupo de reinas). Esta agrupación facilita el seguimiento de la genealogía.

Si se aplica la inseminación instrumental, el seguimiento genealógico puede ser más preciso. Por la línea materna las cosas suceden igual a como hemos visto en la figura 6.5. En cambio, por el lado paterno, los zánganos derivan directamente de los gametos que producen las reinas. Los zánganos serían equiparables a los espermatozoides producidos en un macho diploide, y por tanto la reina de la que proceden podría identificarse como «padre» (equiparable a un macho de una especie diploide), que en este caso sería único, a diferencia del caso de las estaciones de apareamiento en las que un padre está compuesto por varias reinas productoras de zánganos y no es posible distinguir de qué reina ha procedido un zángano en concreto. Debemos recordar en este punto que los zánganos no generan nueva variabilidad genética al ser haploides y el genoma de sus espermatozoides es el mismo para todos (clónicos) y asimismo igual al genoma del zángano. Con la inseminación instrumental, tendríamos, pues, un control absoluto y preciso de la genealogía.

Es importante entender que los zánganos son solo unos intermediarios cuya función es transmitir y multiplicar la información genética que heredaron de su madre. Con cualquier modo de apareamiento no tendríamos padres en el sentido de las especies diploides, sino que toda la información genética se canalizaría a través de las reinas. La dotación genética (genoma) de una reina procedería a su vez, y por partes iguales, de dos reinas. Como conclusión, en genética apícola lo que cuenta **son las reinas**.

Manejo del apiario en selección vía BLUP

La comparación directa de valores de cría que permite la metodología BLUP necesita realizar una prueba de rendimientos específica en apiarios en los cuales se coloquen las reinas que se han de valorar genéticamente, previamente producidas en estaciones de apareamiento o mediante insemi-

nación instrumental (estaciones de prueba o de testaje). Es obvio que deben buscarse ubicaciones representativas de las condiciones locales en las cuales esté asegurado el aporte de néctar y polen, así como una baja exposición a factores estresantes, buenas condiciones sanitarias y fácil acceso para realizar las tareas de control.[9] Otras condiciones a tener en cuenta son:

- El número de apiarios puede ser en torno a 30, mientras que el número de colmenas en prueba es flexible y depende de las condiciones del apiario y del apicultor. El número de colmenas en el apiario de prueba oscila entre 10 y 20. Debido a la sustitución de reinas, el enjambrado y la pérdida de colonias, el número recomendado asegura un número suficiente de colmenas controladas para una estación.
- Para una buena comparación, las reinas deben pertenecer a diferentes orígenes. En cada apiario de prueba debe haber al menos tres grupos de reinas de origen diferente. Cada grupo consiste en reinas hermanas, preferiblemente criadas en la misma serie y apareadas en las mismas condiciones.
- Cada reina debe marcarse con el color del año y su código correspondiente, de forma que se asegure su inequívoca identificación. El color del año depende de la cifra de terminación de este: 1 o 6, blanco; 2 o 7, amarillo; 3 o 8, rojo; 4 o 9, verde; y 5 o 0, azul.
- Las colmenas deben distribuirse al azar dentro de la estación de prueba para que la comparación sea objetiva. Puede añadirse a esto la orientación y la asignación del color al azar, de forma que se minimice la deriva.
- El tipo de colmena debe ser el mismo para todas las colonias de la estación y debe tener partes móviles (cuadros) y un sistema de identificación inequívoco. Además, deben contar con fondo sanitario para evaluar la muerte natural de varroas.
- El manejo de las colmenas debe basarse en métodos tradicionales y locales, lo que permite el desarrollo de cada colonia de acuerdo con sus necesidades. El número de operaciones debe reducirse al mínimo necesario: añadir alzas, recolecta de miel, alimentación, manejo para asegurar el clima interno, etc. Es obligatorio anotar todas las operaciones.
- Para establecer las colonias de prueba se recomienda utilizar paquetes de abejas (1,2-2 kg), también conocidos como enjambres artificiales. Este método reduce el riesgo de contaminación con diferentes enfermedades. Otra alternativa es cambiar la reina de la colmena o

hacer un núcleo con 2-3 cuadros de cría. En todos los casos, cuando se establezcan las colonias (primavera o principios de verano) todas deben tratarse contra la varroa.

- Se intentará controlar la enjambrazón dando suficiente espacio para el desarrollo de la colonia y buena ventilación. Si es evidente la tendencia a la enjambrazón (presencia de numerosas realeras en la colmena) deben usarse los métodos locales de prevención para reducir las consecuencias negativas de perder reinas y abejas. Puede separarse temporalmente una parte de la colmena, pero no deben extraerse abejas ni cría con el fin de mantener la colonia.
- Para realizar el seguimiento y el control de las enfermedades deben usarse los principios comunes de bioseguridad y buenas prácticas de manejo. Algunas de las acciones a tener en cuenta son:
-
  - Restringir el intercambio de material entre colonias y estaciones de prueba.
  - Evitar ubicaciones con alta densidad de colmenas.
  - Usar equipos y herramientas desinfectadas.
  - Prevención del pillaje y la deriva.
  - Asegurar un mínimo de alimento (5-8 kg por colonia) en la estación de actividad.
  - Inspección periódica y reconocimiento de las colonias con condición sanitaria atípica.
  - Eliminación de colonias infestadas o altamente infestadas. Si se establece algún tratamiento debe hacerse dentro de lo acordado en el programa de manejo.
  -
- Los controles de rendimiento son obligatorios y deben realizarse según las metodologías expuestas en el capítulo 4. Comenzarán en el otoño y no antes de 40 días tras el establecimiento de la colonia (periodo necesario para el reemplazo de las abejas viejas por las de la nueva reina). Durante la siguiente estación activa (primavera / verano), la prueba continúa con inspecciones de valoración. Se requieren al menos tres valoraciones durante el ciclo anual para estimar el valor de cría de las reinas y realizar su selección. En particular, el nivel de infestación de varroa debe estimarse mediante el seguimiento de la mortalidad natural del ácaro al principio de la primavera y luego cada mes durante el verano. La prueba de rendimiento finaliza con la última recolección de miel. No obstante, las colonias valoradas y sus rei-

nas deben mantenerse hasta que se haga la selección a fin de propagar las reinas hijas para el siguiente ciclo de prueba.

Evaluación genética

Hemos visto que la medida de los distintos caracteres se realiza en el conjunto de la colonia. Igualmente hemos avanzado que la producción y el comportamiento de una colonia son el resultado de los efectos genéticos conjuntos de miles de obreras (efecto obrera) y el efecto genético de la reina (efecto reina). La producción de una colmena es el resultado de la acción e interacción entre obreras, pero también de los efectos de la reina sobre las obreras, bien sea por el número de obreras producidas o por las feromonas que afectan su comportamiento. A su vez, las obreras también afectan al comportamiento de la reina. Distintos estudios han demostrado que el efecto de la reina es considerable, aunque menor que los efectos de las obreras. La descomposición del genotipo en efecto obrera y efecto reina permite un modelo de evaluación genética más sofisticado que lleva a unas ecuaciones de modelo mixto más complejas, como se muestra en el cuadro 6.2.

Cuadro 6.2.

De acuerdo con los efectos que acabamos de mencionar, la ecuación que define el conjunto de valores fenotípicos de una colmena para un carácter (**y**), integra el efecto de la estación de prueba y de distintos factores ambientales (**b**). Asimismo, incluye los efectos aditivos de las obreras ($\mathbf{a}_O$) y de la reina ($\mathbf{a}_R$) y también los efectos no contemplados en el modelo (**e**). Las matrices **X**, $\mathbf{Z}_O$ y $\mathbf{Z}_R$ incluyen ceros y unos y relacionan los valores observados con los efectos (como en el anterior modelo BLUP).

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Z}_O\mathbf{a}_O + \mathbf{Z}_R\mathbf{a}_R + \mathbf{e}$$

Para estimar los efectos reina y obrera se debe recurrir de nuevo a las ecuaciones BLUP, que en esta ocasión son como sigue:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{X'X} & \mathbf{X'Z}_O & \mathbf{X'Z}_R \\ \mathbf{Z'}_O\mathbf{X} & \mathbf{Z'}_O\mathbf{Z}_O+\alpha_1\mathbf{A}^{-1} & \mathbf{Z'}_O\mathbf{Z}_R+\alpha_2\mathbf{A}^{-1} \\ \mathbf{Z'}_R\mathbf{X} & \mathbf{Z'}_R\mathbf{Z}_O+\alpha_2\mathbf{A}^{-1} & \mathbf{Z'}_R\mathbf{Z}_R+\alpha_3\mathbf{A}^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\mathbf{b}} \\ \hat{\mathbf{a}}_O \\ \hat{\mathbf{a}}_R \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X'y} \\ \mathbf{Z'}_O\mathbf{y} \\ \mathbf{Z'}_R\mathbf{y} \end{bmatrix}$$

Estas ecuaciones incluyen elementos descritos anteriormente y algunos elementos nuevos. En primer lugar, la matriz de parentesco **A**. Al ser distinta la información que disponemos en las abejas respecto a la de los animales domésticos diploides en los que se puede identificar de forma individual el padre y la madre de cada miembro de la genealogía, las reglas para confeccionar la matriz de parentesco son distintas, tal y como describieron Bienefeld *et al.*[10] y Brascamp y Bijma.[11] Estas reglas están adaptadas al control de zánganos en estaciones de apareamiento y tienen en cuenta de forma probabilística la incertidumbre que produce el número variable de reinas productoras de zánganos (padres). Por su parte, los valores α_1, α_2 y α_3 se derivan de las heredabilidades del efecto obrera, efecto de la reina y de la correlación entre ambos efectos, respectivamente.[12] Los valores de interés para la selección se encuentran en $\hat{\mathbf{a}}_O$ y $\hat{\mathbf{a}}_R$, que son las soluciones de los efectos obrera y reina (valores de cría) respectivamente.

Los candidatos a la selección son las reinas de las colonias, bien para producir la siguiente generación de reinas o bien de padres. Es importante recordar que las reinas se aparean muy jóvenes (a partir de los 7-8 días de vida) y que no se pueden volver a aparear, lo que significa que la selección se centra en la combinación de una reina y los zánganos que la cubrieron. Esta situación difiere claramente de la situación en otras especies domésticas en las que se seleccionan machos y hembras por separado y luego se aparean. En nuestro caso, el criterio para seleccionar reinas es el valor de cría de la reina, sumando el componente directo (obrera) y materno (reina).

Cuando se evalúan varios caracteres puede establecerse un valor de cría total. Es el resultado de sumar los valores de cría de cada uno de los caracteres ponderados por unos coeficientes adecuados a cada criador en función de la importancia que dé a cada uno de los caracteres. A modo de ejemplo podemos citar un índice aplicado en Canadá en el que se da la máxima importancia al comportamiento higiénico (50 %), seguido de la producción de miel (30 %) y del desarrollo en primavera (20 %).[13]

EVALUACIÓN CON APAREAMIENTO CONTROLADO E INFORMACIÓN GENÓMICA

La matriz de genealogías que se construye a partir de la información obtenida en estaciones de apareamiento es solamente aproximada por el hecho de utilizar padres que son en realidad un grupo de reinas hermanas producto-

ras de zánganos. De igual manera, cuando se realiza la inseminación instrumental, la información genealógica aportada, consistente en la identificación de la reina que se fecunda y los zánganos todos hijos de otra reina, tampoco permite identificar lo que hemos definido como superhermanas, cuyo parentesco es 0,75, mientras que la información aportada permite inferir solamente un parentesco de 0,5.

La alternativa que se nos ofrece es construir la matriz de parentesco a partir de información genómica. El conocimiento de la secuencia del ADN de la abeja y la identificación de múltiples genes relacionados con diferentes funciones ha permitido reunir en un chip de ADN un conjunto de sondas que permite identificar variantes de dichos genes. Estas variantes se analizan en el nivel de nucleótido sencillo (SNP). Se ha desarrollado recientemente un chip para el genotipado en alta densidad de abejas que contiene 103.270 SNP.[14] Los SNP se seleccionaron por su localización en regiones o genes relacionados con el comportamiento higiénico, la capacidad de pecoreo, la producción de miel, la mansedumbre y la resistencia a la varroa y asimismo la variación de las distintas razas.

Con la información aportada por el chip se calcula la matriz de parentesco genómico.[15] Ello permite la definición de unas nuevas ecuaciones BLUP (denominadas *BLUP de una sola etapa*) basadas en el modelo que incluye los efectos obrera y reina, y en las cuales la matriz de parentesco genealógico **A** del modelo anterior se sustituye por una nueva matriz **H** que combina la información genealógica contenida en **A** con la nueva información genómica (matriz de parentesco genómico, **G**).[16] Como resultado se obtienen valores de cría genómicos, indicando con este adjetivo que se ha utilizado información genómica en su cálculo.

La eficacia de este modelo genómico en comparación con el BLUP que usa solo genealogía se ha medido a través de la precisión en la predicción del componente genético del fenotipo en ambas metodologías. Dicha precisión aumentó un 10-15 % para la producción de miel, prácticamente no varió en los caracteres de mayor heredabilidad (mansedumbre, calma y comportamiento higiénico) y fue menor para la medida de desarrollo de infestación de varroa.[17]

ELEMENTOS DE OPTIMIZACIÓN DE LA RESPUESTA

En los programas de mejora genética competitivos, no solo se trata de obtener la mayor respuesta generacional, sino que esta respuesta sea máxima por unidad de tiempo. Para ello la respuesta generacional o superioridad genética media de las reinas y los padres seleccionados (R_R, R_P) se debe dividir por el intervalo generacional promedio de reinas y padres (L_R, L_P). Así, si se seleccionan los dos sexos, la respuesta anual, R_a, es como sigue:

$$R_a = \frac{R_R + R_P}{L_R + L_P}$$

Recordemos que la superioridad genética de los progenitores seleccionados es igual a la respuesta a la selección esperada. En la selección fenotípica hemos visto que dependía de la superioridad fenotípica de los individuos seleccionados y de la heredabilidad ($R = Sh^2$). De forma más general, la respuesta generacional depende de la intensidad de selección (i), la precisión con la que se predice el valor de cría de los animales (r_{AI}) y de la variabilidad genética (σ_A). La intensidad será mayor cuanto menor sea la proporción seleccionada, mientras que la variabilidad genética suele ser bastante constante para una población. En el caso del BLUP, la precisión varía en función de la información aportada por la genealogía y el genotipado, pero siempre es superior a la precisión de la selección fenotípica y por tanto preferible en términos de respuesta. En un trabajo de simulación, es decir mediante programas informáticos que tratan de representar situaciones reales, aunque de forma simplificada, se puso de manifiesto que el apareamiento controlado que aprovecha la evaluación BLUP es crucial para generar respuesta mantenida a lo largo de varias generaciones.[18] Según estos autores, esto es especialmente importante cuando los mejoradores son una minoría entre los apicultores (que es lo más frecuente), y sugieren que el apareamiento controlado debería ser obligatorio.

Si pasamos al denominador de la ecuación, usando estaciones de apareamiento como método de control genealógico, la diferencia entre la edad de una madre y una hija, es decir, el intervalo generacional materno (de las reinas) suele ser dos años ($L_R = 2$), de acuerdo con la secuencia presentada en la figura 6.3. En cambio, el intervalo generacional paterno suele ser tres años ($L_p = 3$). Las colonias son evaluadas en el año siguiente al que la reina ha comenzado a criar, de forma que las reinas se seleccionan tras dos años de vida. Si una reina se selecciona para producir padres, se necesita otro año hasta que las colmenas productoras de zánganos puedan suministrar

el número de zánganos necesario. Si los zánganos se usan en inseminación instrumental pueden tomarse directamente de colmenas seleccionadas de forma que su intervalo generacional se reduce a dos años (L_p = 2), con el consiguiente aumento del progreso genético anual.[19]

La inseminación instrumental y las estaciones de apareamiento se usan en paralelo en distintos programas de mejora. No obstante, se ha de tener en cuenta que la inseminación instrumental no requiere determinadas condiciones geográficas y las estaciones de fertilización pueden albergar un gran número de padres. Los resultados indican que estas estaciones de fertilización podrían sustituir a las estaciones de apareamiento, sin necesidad de emular las prácticas de apareamiento de estas, y que incluso los zánganos podrían tomarse de la misma colonia, dando un mayor progreso genético.

Número de zánganos con los que se insemina una reina

Este número se ha investigado mediante simulación por computador en programas de mejora cuya evaluación se basa en la metodología BLUP.[20] En un periodo de 20 años, diversas estrategias de inseminación con un único zángano dieron una respuesta mayor entre un 5,5 y un 14 % que la que se obtendría con la inseminación de múltiples zánganos, pero con el coste de aumentar la tasa de consanguinidad entre un 6 y un 30 %. Además, el número de zánganos usados en una inseminación múltiple tuvo solo un impacto marginal sobre los resultados si el número de zánganos usados por inseminación era superior a cinco. Puede concluirse que la oportunidad de mejora que ofrece jugar con el número de zánganos usados en inseminación es muy limitada.

Por otra parte, la inseminación con un único zángano puede ser una estrategia viable en situaciones en las que los mejoradores están interesados en obtener descendencia genéticamente homogénea o información genealógica precisa (recordamos que los espermatozoides de un zángano son genéticamente todos iguales). Pero no debemos olvidar que el semen de un único zángano es insuficiente para llenar la espermateca de una reina, por lo que una reina inseminada con semen de un único zángano no creará colonias fuertes.

Información genómica

En un esquema clásico, sin información genómica, las reinas dedican los primeros meses de su vida a la formación de la colonia. Cuando llegan al

año comienzan a producir zánganos que pueden usarse para inseminar otras reinas vírgenes o bien ser puestas en control para ser seleccionadas como reinas cuando llegan a los dos años. Un estudio sugiere que se genotipen las reinas productoras de zánganos antes de usarse y se elijan solo aquellas con mejores valores de cría genómicos. Esto requiere que las reinas fenotipadas sean genotipadas para obtener una alta precisión de la selección. Además, se necesitaría genotipar al menos 1.000 reinas por año para que el incremento de ganancia genética fuera considerable.[21] Es obvio que deberá ponderarse el coste de esta alternativa genómica frente al coste de otras alternativas de similar precisión.

Por otra parte, la recogida de datos genómicos en abejas es compleja. Se dispone de métodos no letales para genotipar reinas. Al emerger, las reinas vírgenes dejan exuvios, uno por cada reina, cuyo ADN es de baja calidad en bastantes casos. Si se usan estos exuvios se debe aceptar que falle el genotipado de ciertas reinas y no puedan usarse en selección. Una alternativa es recoger zánganos de una colonia para genotipar la reina, pero obtener un número suficiente de zánganos en los primeros meses tras la eclosión de la reina es imposible de forma rutinaria, ya que la reina joven pone solo huevos de obrera para hacer crecer su colonia. Otra alternativa sería usar un corte del extremo del ala obtenido antes de la inseminación.[22]

RESPUESTAS OBSERVADAS

Dado que la aplicación de programas de mejora en las abejas es relativamente reciente, en comparación con otras especies, existen pocas publicaciones donde se muestren resultados de respuesta a la selección. Los apicultores que han realizado selección han visto cómo sus abejas iban evolucionando en el sentido de la selección practicada, pero no han llegado a cuantificar la respuesta.

Cuando se hace una evaluación BLUP, la respuesta a la selección puede cuantificarse a través de la evolución de los valores de cría medios a lo largo de los años, en lo que se conoce como tendencia genética. La evolución de los valores de cría medios estimados por BeeBreed relativos a la abeja cárnica se presentan en la figura 6.6.[23] Se aprecia que a partir del año 2000 se aceleró la respuesta en los distintos caracteres seleccionados, lo que dio lugar a una considerable ganancia en la producción de miel y en otros caracteres de interés. El éxito en la abeja cárnica muestra el potencial de los valores de cría estimados mediante BLUP como soporte de los programas de mejora.

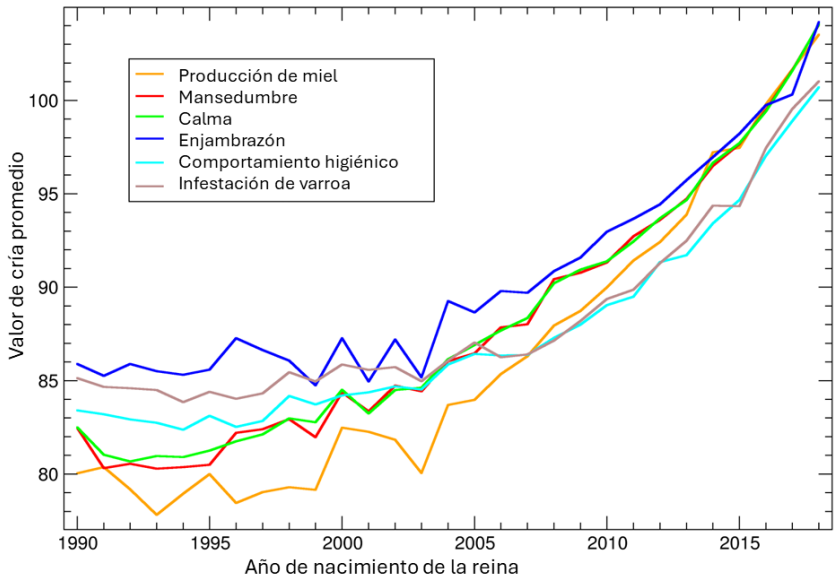


Figura 6.6. Tendencia genética en caracteres seleccionados en *A. m. carnica*. Fuente: Hoppe *et al.* (2020).

Por otra parte, en un experimento de selección realizado en Canadá durante 10 años, los seis primeros con selección fenotípica y los cuatro últimos estimando valores de cría mediante BLUP, se obtuvo una mejora de 0,3 % en el comportamiento higiénico, 0,63 kg por año en producción de miel y 164 celdas de cría en desarrollo de primavera.[24] Tanto este experimento como el estudio anterior demuestran la eficacia de la selección genética en las abejas.

RESUMEN

- Las etapas claves de la mejora genética son la evaluación genética, la selección y el apareamiento de los progenitores. La evaluación genética es la predicción del valor de cría de los reproductores y es la primera etapa para obtener un cambio genético en las poblaciones apícolas. La selección consiste en elegir las reinas con mejores valores de cría como progenitoras de la siguiente generación.

- La superioridad de las reinas seleccionadas significa que son mejores en caracteres de productividad (por ejemplo, producción de miel, resistencia a enfermedades) y también genéticamente superiores, transmitiendo su alto valor de cría a la descendencia: en concreto una reina transmite a su descendencia la mitad de su valor de cría.
- La evaluación genética puede realizarse de distintas maneras, desde la evaluación fenotípica (la más sencilla), hasta métodos BLUP que incorporan información de parientes y/o genómica. En cualquiera de los casos debemos disponer de datos productivos, de comportamiento y resistencia a enfermedades, en función del carácter o caracteres que queramos seleccionar.
- La selección fenotípica consiste en elegir como madres de la siguiente generación a un pequeño grupo de reinas con la máxima producción. Su superioridad genética es proporcional a lo superiores que sean en fenotipo y a la heredabilidad. La selección fenotípica no requiere apoyo técnico externo si el apicultor está familiarizado con la recogida de datos, pero tiene como limitación técnica que la comparación de las reinas debe hacerse en las mismas condiciones ambientales (mismo colmenar o grupo de colmenares próximos con manejo semejante).
- La metodología BLUP aprovecha la información productiva y genealógica para la evaluación genética. Permite comparar directamente los valores de cría de reinas de distintos colmenares y con producciones en distintos años/épocas si se realizan pruebas de rendimientos en apiarios distintos y con reinas de diferentes orígenes. Gana en precisión respecto a la selección fenotípica al considerar el parentesco entre las reinas.
- Un modelo sencillo BLUP incorpora la matriz de parentesco vía reinas (no se controlan machos). El apicultor mejorador necesita registrar los fenotipos y la genealogía de las reinas.
- Un modelo BLUP con apareamiento controlado incluye información de parientes por las vías materna y paterna, y distingue el efecto de la reina del efecto de las obreras en la producción. La información de parientes de ambas vías da mayor precisión y, teóricamente, más respuesta a la selección, sobre todo a largo plazo.
- En el modelo BLUP de una sola etapa la información genómica se combina con la genealógica en una nueva matriz de parentesco. Puede ser más preciso que el modelo anterior de BLUP, pero hay que tener en cuenta las dificultades para obtener ADN de una reina emergente y el coste del genotipado mediante marcadores SNP.

- El control de los zánganos se realiza en estaciones de apareamiento (en tierra firme o en islas) o mediante la inseminación instrumental.
  - En las estaciones de apareamiento, un grupo de reinas productoras de zánganos se considera un solo individuo denominado «padre» de las obreras de la colonia.
  - Si se hace inseminación instrumental, el seguimiento genealógico puede ser más preciso; los zánganos son equivalentes a espermatozoides producidos por la reina, la cual se identifica como «padre» único.
- Para tener muy presente: los zánganos son solo intermediarios que transmiten la información genética heredada de su madre; en genética apícola, lo que cuenta son las reinas.
- Para implementar los distintos modelos BLUP es conveniente que el apicultor forme parte de un grupo o asociación de apicultores que cuente con apoyo técnico y científico para realizar las evaluaciones genéticas y guiar el registro estandarizado de datos.
- El progreso genético anual se optimiza dividiendo la superioridad genética media de reinas y padres por el intervalo generacional promedio de reinas y padres. La superioridad genética depende del método y la intensidad de la selección. Por su parte, la inseminación instrumental puede reducir el intervalo generacional paterno de tres a dos años, lo que aumenta el progreso genético anual. El intervalo generacional de reinas no se ve modificado, y es en torno a dos años.
- La selección puede aplicarse sobre un carácter y luego a otros de forma sucesiva (selección en tándem) o sobre varios caracteres simultáneamente. Es importante recordar que seleccionar uno o unos pocos caracteres suele ser más efectivo para cada uno de ellos que seleccionar muchos caracteres a la vez.
- Un experimento de selección realizado en Canadá, seis años con selección fenotípica y cuatro estimando valores de cría mediante BLUP, constató mejora en comportamiento higiénico, producción de miel y desarrollo en primavera. En la abeja cárnica, a partir del año 2000, con la implementación del BLUP se aceleró la respuesta en los distintos caracteres seleccionados, lo que dio lugar a una considerable ganancia en la producción de miel y en otros caracteres de interés. Ambos resultados demuestran la eficacia de la selección genética en las abejas.

Notas

1 Andonov S, Costa C, Uzunov A, *et al.* Modeling honey yield, defensive and swarming behaviors of Italian honey bees (*Apis mellifera ligustica*) using linear-threshold approaches. *BMC Genet* 20, 78 (2019)

2 Andonov S *et al.* (2019) *op. cit*.

3 Henderson CR. Sire evaluation and genetic trends. *Proc. Animal Breeding and Genetics Symposium in Honor of Dr. J. L. Lush*, ADSA Am. Soc. Anim. Sci., Champaig, IL (1973)

4 https://www2.hu-berlin.de/beebreed/ZWS/ Institute for Bee Research, Hohen Neuendorf, Alemania.

5 Büchler R, Andonov S, Bernstein R, *et al.* Standard methods for rearing and selection of *Apis mellifera* queens 2.0. En V Dietemann, P Neumann, NL Carreck, JD Ellis (eds.). The COLOSS BEEBOOK 2.0, Volume I: Standard methods for *Apis mellifera* research. *J Apic Res* 63(1) (2024)

6 Cobey SW, Tarpy DR, Woyke J. Standard methods for instrumental insemination of *Apis mellifera* queens. En V Dietemann; J D Ellis; P Neumann (eds.) The COLOSS BEEBOOK, Volume I: standard methods for *Apis mellifera* research. *J Apic Res* 52(4) (2013)

7 Yániz JL, Silvestre MA, Santolaria P. Sperm quality assessment in honey bee drones. *Biology* 9(7), 174 (2020)

8 Brascamp EW, Bijma P. Methods to estimate breeding values in honey bees. *Genet Sel Evol* 46, 53 (2014)

9 Uzunov A, Büchler R, Bienefeld K. *Protocolo de pruebas de rendimiento. Una guía para los criadores de abeja europea* (trad. Iratxe Montes) (2015). www.smartbees-fp7.eu

10 Bienefeld K, Ehrhardt K, Reinhardt F. Genetic evaluation in the honey bee considering queen and worker effects - A BLUP-animal model approach. *Apidologie* 38, 77-85 (2007)

11 Brascamp EW, Bijma P (2014) *op. cit*

12 Brascamp EW, Willam A, Boigenzahn C, *et al.* Correction to: Heritabilities and genetic correlations for honey yield, gentleness, calmness and swarming behaviour in Austrian honey bees. *Apidologie* 49, 462-463 (2018)

13 Maucourt S, Fortin F, Robert C, *et al.* Genetic progress achieved during 10 years of selective breeding for honeybee traits of interest to the beekeeping industry. *Agriculture* 11 (6), 535 (2021)

14 Jones JC, Du ZG, Bernstein R, *et al.* Tool for genomic selection and breeding to evolutionary adaptation: development of a 100K single nucleotide polymorphism array for the honey bee. *Ecol Evol* 10, 6246-6256 (2020)

15 Van Raden PM. Efficient methods to compute genomic predictions. *J Dairy Sci* 91, 4414-4423 (2008)

16 Legarra A, Christensen OF, Aguilar I, *et al.* Single step, a general approach for genomic selection. *Livest Sci* 166, 54-65 (2014)

17 Bernstein R, Du M, Du ZG, *et al.* First large-scale genomic prediction in the honey bee. *Heredity* 30(5), 320-328 (2023)

18 Plate M, Bernstein R, Hoppe A, *et al.* The importance of controlled mating in honeybee breeding. *Genet Sel Evol* 51, 74 (2019)

19 Du M, Bernstein R, Hoppe A. The potential of instrumental insemination for sustainable honeybee breeding. *Genes* 14, 1799 (2023)

20 Du M, Bernstein R, Hoppe A. The number of drones to inseminate a queen with has little potential for optimization of honeybee breeding programs. *Hereditas* 161(1), 28 (2024)

21 Bernstein R *et al.* (2023) *op. cit.*

22 Châline N, Ratnieks FLW, Raine NE, *et al.* Non-lethal sampling of honey bee, *Apis mellifera*, DNA using wing tips. *Apidologie* 35 3, 311-318 (2004)

23 Hoppe A, Du M, Bernstein R, *et al.* Substantial genetic progress in the international *Apis mellifera carnica* population since the implementation of genetic evaluation. *Insects* 11(11), 768 (2020)

24 Maucourt S *et al.* (2021) *op. cit.*

7

Sistemas de apareamiento: consanguinidad y cruzamiento

Una vez que han sido evaluadas genéticamente las reinas, debemos decidir si las apareamos con zánganos de la misma raza o línea o bien con zánganos de otra raza. En el primer caso, dentro de raza, se suele trabajar con líneas (*line breeding*),[1] es decir, poblaciones de tamaño limitado en las que los machos proceden de la misma población. Para comenzar un programa de selección se recomienda un mínimo de 5-10 reinas que no sean hermanas. Siendo la población inicial pequeña, debemos esperar un incremento de la consanguinidad y por ello de los efectos negativos asociados. En el caso de cruzar reinas con zánganos de otra raza, la teoría y la experiencia en otras especies domésticas sugieren una superioridad de los individuos cruzados («híbridos») debido al aumento de la heterocigosis (abejas con dos alelos distintos en un mismo locus). Este resultado también se ha observado en abejas, pero con una importante particularidad que comentaremos más adelante.

CONSANGUINIDAD Y DEPRESIÓN CONSANGUÍNEA

La consanguinidad (también denominada *endogamia* o *inbreeding*), es el resultado del apareamiento entre parientes, más o menos cercanos, lo cual implica que tienen algún antepasado común que, en el caso de las abejas, es una reina (figura 7.1). Es una consecuencia inevitable de trabajar con poblaciones de tamaño limitado como son las poblaciones de selección de abejas. La descendencia de individuos emparentados puede heredar alelos idénticos por la vía paterna y por la vía materna. La presencia de estos alelos idénticos por descendencia en un individuo es la consanguinidad.

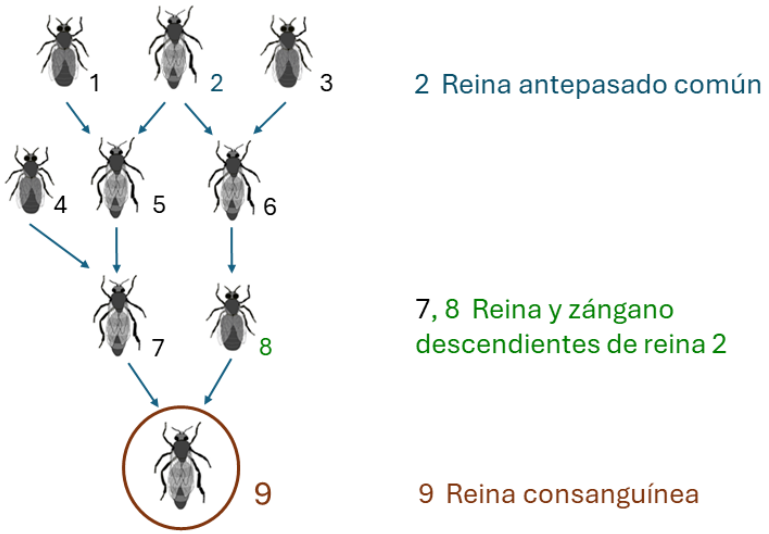


Figura 7.1. Genealogía que muestra cómo puede originarse una reina consanguínea. Dibujos de abejas de Àlex Sirera.

Consanguinidad genealógica

El **coeficiente de consanguinidad**, *F*, estima el grado de consanguinidad de un individuo. Puede calcularse a partir de una genealogía como la mostrada en la figura 7.1. Es la probabilidad de tener alelos idénticos por descendencia (procedentes de un mismo antepasado o ancestro) para un determinado locus. Cuando conocemos la genealogía, en función de los antepasados comunes y de la proximidad o lejanía de estos antepasados, los valores de *F* oscilan entre 0 (ausencia de consanguinidad) y 1 (en cada uno de los loci los dos alelos son idénticos). Estos valores se suelen presentar como tantos por ciento. Debido a la haploidía de los zánganos y la poliandria de las reinas, el cálculo de la matriz de parentesco a partir de la cual se deduce la consanguinidad es más compleja que en las especies domésticas.[2,3,4]

Un estudio realizado en abejas alemanas y austriacas a lo largo de 30 años mostró que el coeficiente de consanguinidad aumentó un 0,15 % en reinas y un 0,06 % en obreras en promedio anual. Comenzó en alrededor del 1 % y llegó a alcanzar casi un 5 % al final del periodo analizado. Los valores máximos de consanguinidad fueron 44 % en reinas y 45 % en grupos de obreras.[5]

Consanguinidad genómica

La homocigosis que origina la consanguinidad también puede medirse mediante la proporción de segmentos de homocigosis de marcadores SNP que puede detectarse en un individuo. Dichos segmentos se originan por la transmisión de haplotipos (grupos de genes o marcadores) que proceden de un antepasado común. Usaremos el acrónimo ROH (*run of homozygosity*) para denominar a estos segmentos, y *consanguinidad genómica*, F_{ROH}, para referirnos a la consanguinidad medida mediante este método.

Un estudio realizado en 265 colonias de abeja negra y abeja cárnica de Suiza y Francia encontró que, a pesar de los esfuerzos de conservación, 79 reinas presentaban genes de ambas razas, es decir, en un momento u otro alguno de sus antepasados no perteneció a la raza. Por otra parte, la consanguinidad genómica (F_{ROH}) varió de forma notable entre las razas. Las abejas negras conservadas en Suiza presentaron la media más alta de F_{ROH} (3,39 %), mientras que las reinas originarias de un área de conservación de Francia, que fueron las más mezcladas, mostraron una F_{ROH} significativamente más baja (0,45 %). La mayoría de las reinas cárnicas estaban altamente mezcladas, excepto 12 reinas de raza pura con una F_{ROH} media de 2,33 %.[6]

Efectos negativos de la consanguinidad

Los efectos negativos de la consanguinidad se conocen desde hace tiempo en las especies domésticas.[7] El conjunto de efectos negativos que origina la consanguinidad se denomina **depresión consanguínea**. Normalmente se calcula como la disminución que experimenta la media de un carácter en una población como consecuencia de la consanguinidad de sus miembros. Se suele expresar en tanto por ciento de la media.

La teoría de genética cuantitativa nos dice que para que se genere depresión consanguínea, además de la homocigosis, debe darse también el fenómeno de dominancia en los genes que determinan el carácter. Los caracteres más afectados por la dominancia y, por tanto, los que sufren más depresión consanguínea, son los relacionados con la aptitud reproductiva y la supervivencia.

En el contexto apícola, Ruttner[8] afirma que deben evitarse los apareamientos consanguíneos durante un largo periodo de tiempo puesto que, en caso contrario, se producen daños especialmente en la disminución de la

tasa de desarrollo. Las colonias altamente consanguíneas producen poca cría y no prosperan, por lo que a pesar de que puedan ser excelentes en el resto de caracteres heredables, las producciones se deterioran gravemente. Esta idea pone sobre la mesa el posible conflicto entre la selección que proporciona mejoras en distintos caracteres y el efecto negativo de la consanguinidad que se deriva de hacer la selección en poblaciones pequeñas. Por ello, cuando se comparan distintos esquemas de selección se tiene en cuenta la tasa de consanguinidad que originan.

Son pocos los estudios que han estimado los efectos de la depresión consanguínea en términos cuantitativos en abejas. El más completo relativo a caracteres productivos y de comportamiento es el trabajo mencionado anteriormente.[9] Los caracteres estudiados fueron producción de miel y de cera, agresividad, calma, desarrollo en primavera y tendencia a la enjambrazón. Las reinas consanguíneas mostraron menor calma, pero los demás caracteres no se vieron afectados, mientras que las obreras consanguíneas dieron menos miel y cera y tuvieron un comportamiento agresivo menor, así como una mayor tendencia a la enjambrazón. Sería interesante realizar nuevos estudios para contrastar si con los datos recogidos en los últimos años en distintas razas se confirman los resultados que acabamos de comentar porque, además, estos efectos se vieron afectados por el colmenar y el año.

Gen complementario determinante del sexo (*csd*)

La determinación del sexo no solo depende del fenómeno de haplodiploidía, sino que es clave el genotipo del gen *csd* (capítulo 2). En dicho gen existe una región hipervariable que da lugar a un gran número de alelos diferentes debido a que codifican un número variable de los aminoácidos tirosina y asparagina.[10] Recordemos que en heterocigosis (dos alelos distintos del gen *csd* en el mismo individuo) producen hembras, reinas u obreras, mientras que los óvulos no fecundados evolucionan a zánganos. Por su parte, los homocigotos se convierten en zánganos diploides estériles que son canibalizados por las obreras ya en la fase larvaria, lo cual genera la imagen de una cría dispersa, con celdas salteadas (apariencia de tapa de pimentero), que está asociada con una menor eficacia reproductiva de la reina y una menor fortaleza de la colmena.

La eliminación de los homocigotos, junto con la poliandria de las hembras, ayudan a mantener un alto número de alelos *csd*. El número de estos alelos detectados hasta la fecha oscila entre 16 en razas locales, y más de 200

considerando distintas poblaciones de abejas melíferas de todo el mundo. Esta diversidad se mantiene incluso bajo selección, pues en una base de datos de secuencias de más de 100 abejas de una población de selección de Italia se encontraron 47 alelos del gen *csd*.[11]

Control de la consanguinidad

Cuando no se controlan los apareamientos, las abejas intentan evitar la consanguinidad visitando áreas de congregación de zánganos que pueden contener machos procedentes de hasta 240 colonias.[12] Cuando desarrollamos programas de mejora con apareamiento controlado debemos evitar, o al menos contener, el incremento de la consanguinidad; de hecho, es una de las utilidades que ofrece el programa BeeBreed. Una forma de hacerlo es evitar el apareamiento de zánganos y reinas estrechamente emparentadas con sus madres. En general, se trataría de encontrar un subconjunto de reinas y padres que minimizaran la consanguinidad de la hipotética descendencia. Por otra parte, dado que la cría se realiza dentro de subpoblaciones de la misma raza, esto es, líneas que han sido seleccionadas de forma semejante, una alternativa comúnmente utilizada es la introducción de reinas de otras líneas.

En relación con el gen *csd*, un programa de mejora sostenible debería promover el conocimiento de la diversidad alélica de dicho gen para tratar de evitar la pérdida de alelos. Una alta diversidad alélica del gen *csd* es vital para la supervivencia de la colonia de abejas, ya que se minimiza la probabilidad de machos homocigotos. De hecho, la producción de machos homocigotos es inversamente proporcional al número de alelos *csd* de la población. Otro factor importante es el tamaño de la población, ya que las poblaciones pequeñas tienden a mantener un menor número de alelos *csd*, y con ello mayor frecuencia de machos homocigotos en comparación con las poblaciones grandes.[13]

Para conocer el genotipo del gen *csd* se ha desarrollado un procedimiento de secuenciación del ADN que permite genotipar una reina recién emergida a partir de un corte de un ala trasera antes de que sea inseminada. El ADN puede extraerse también de las patas o incluso de la miel, en caso de estar interesado por los alelos de la población.[14]

CRUZAMIENTO

Cuando apareamos reinas con machos de una raza distinta hablamos de **cruzamiento**, si bien en las abejas —al igual que en otras especies— se denomina frecuentemente *hibridación*. Ha tenido gran éxito en las distintas especies domésticas, pues permite una mejora rápida de los caracteres reproductivos (fertilidad, prolificidad, supervivencia de las crías) y en menor medida de los productivos. Los individuos cruzados (también llamados *híbridos*) se muestran superiores al promedio de los de las dos razas parentales, fenómeno que se conoce como **heterosis**. La heterosis es consecuencia del aumento de la heterocigosis en los individuos cruzados. Para que surja efectos, la teoría de genética cuantitativa nos dice que el incremento de la heterocigosis debe ir acompañada de dominancia en los genes que determinan el carácter (al igual que sucedía en la depresión consanguínea). Sería, pues, el reverso de ésta. Por otra parte, con el cruzamiento se intentan complementar las deficiencias de una raza con la superioridad de la otra en ciertos caracteres. **Complementariedad** y heterosis dan como resultado unos animales con mayor eficiencia productiva. Estos mismos principios se han aplicado a las abejas y se ha observado aumentos de la producción de miel en cruzamientos de dos y tres razas, aunque no todos los cruces manifiestan la misma superioridad e incluso se ha visto que colonias con reina híbrida no incrementaban la producción de miel, pero sí la de cría y la longevidad.[15]

Se espera mayor heterosis cuando las razas o estirpes cruzadas presenten la mayor diferenciación genética. Como contrapartida negativa del cruzamiento, la segunda generación F2, nacida de un cruce al azar entre reinas y zánganos de la primera generación del cruce (F1), ve reducida la heterosis a la mitad. En la práctica supone tener que reponer siempre reinas híbridas, por lo que para mantener la productividad deben criarse las razas parentales de forma separada a fin de producir las reinas híbridas de las colonias de producción. Para lograr una producción creciente, en paralelo al uso de reinas híbridas debemos seguir realizando selección en cada una de las razas parentales. Este es un trabajo que escapa a las posibilidades de la mayoría de los apicultores.

Otra consecuencia negativa de la hibridación es el empeoramiento del comportamiento defensivo de las colonias. Este fenómeno se ha observado incluso en generaciones sucesivas de cruces *A. m. carnica* × *A. m. mellifera*[16] y el híbrido de tres razas (*A. m. ligustica* × *A. m. caucasica*) × *A. m. mellifera*.[17]

Existen dos casos paradigmáticos de cruzamiento que describiremos a continuación: se trata de la raza sintética Buckfast y de las abejas africanizadas.

Abeja Buckfast

Fue creada por el monje Karl Kehrle, hermano Adam, en la abadía benedictina de Buckfast.[18] En 1917 el hermano Adam se convirtió en responsable del colmenar del monasterio, teniendo que hacer frente a una catástrofe apícola sin precedentes, el mal de la isla de Wight, que posteriormente fue identificado como acarapisosis, enfermedad producida por el parásito traqueal *Acarapis woodi*, que causaba una gran mortandad en las abejas del colmenar. Muy pronto se vio que las colmenas supervivientes albergaban una reina extranjera —o descendiente directa de ella— cruzada con zánganos locales de raza negra británica. Las reinas extranjeras de color dorado (cordobán) habían sido importadas desde Liguria (Italia) justo antes de la epidemia.

El hermano Adam conocía muy bien la bibliografía de la época y estaba al corriente de las leyes de Mendel a través de la obra de Ludwig Armbruster. Superada la epidemia, ambos contemporáneos estuvieron de acuerdo en que era esencial el desarrollo de una variedad de abejas que pudiera dar el máximo rendimiento con la mínima aportación de trabajo humano. Un fin así, según el hermano Adam, no podía alcanzarse sino a través de cruzamientos que permitieran tener en una sola línea el mayor número de cualidades favorables procedentes de diversas razas: «el Hombre debe intervenir juiciosamente para realizar lo que la naturaleza no puede hacer.»[19] Según el hermano Adam, la naturaleza hace un primer trabajo de selección dirigido a la reproducción de la especie, mientras que el apicultor debe buscar la rentabilidad y, por tanto, el máximo rendimiento de miel, principal objetivo de la selección.

Con estas ideas en mente constituyó la primera abeja Buckfast a partir de reinas italianas (*A. m. ligustica*) que apareó con los últimos zánganos de abeja negra europea (*A. m. mellifera*) que quedaban en el colmenar, los cuales habían perdido variabilidad debido a la insularidad. Este primer cruzamiento se realizó en 1917 y fue seguido de una fuerte selección que intentó fijar ciertos caracteres y que duró hasta el año 1929, año en el que se consideró que la nueva raza estaba fijada. Técnicamente, la raza Buckfast fue una **raza sintética**, es decir, una población procedente del cruce de dos razas sometida a un proceso de selección en la dirección deseada.



Figura 7.2. Reinas y obreras Buckfast. Fuente: Becky's Beezzzs Blog y Melita Bees.

El hermano Adam no se contentó con este cruzamiento inicial, sino que viajó por diversas partes del mundo, principalmente a partir de los años cincuenta del siglo XX, para encontrar nuevas razas que pudieran enriquecer la abeja Buckfast. El protocolo de incorporación de una nueva raza fue siempre el mismo. Se trata de un proceso largo y complejo según se resume en las siguientes líneas.

1. Búsqueda y descubrimiento de una raza de abejas interesante (en general en un país extranjero).
2. Control y selección de esta raza en el colmenar del monasterio Buckfast.
3. Cruzamiento de individuos de esta raza con una o varias líneas de la abeja Buckfast (suministrando bien los machos o la reina).
4. Selección de los mejores elementos cruzados (F1).
5. Cruzamiento entre sí de los F1: reina (tía) con zángano (sobrino) para obtener los F2.
6. Selección estricta de los F2 para obtener un número importante de reinas.
7. Apareamiento de los mejores F2 entre ellos o con la Buckfast para obtener una F3 estabilizada.
8. Selección estricta de los mejores F3.
9. Dos posibilidades:
   a. Cruzar F3 y F4, los mejores elementos y los más homogéneos.
   b. Cuando la nueva combinación presente características notables pero acompañadas de un defecto importante se vuelven a cruzar las F3 y/o las F4 con la raza Buckfast.

10. Estabilización y selección de esta nueva combinación durante cinco a diez años.
11. Incorporación de la nueva combinación estabilizada en la raza Buckfast, siempre que sea superior a esta (más resistente a enfermedades, menos enjambrazón, mejor rendimiento, etc.). En caso contrario, se abandona esta combinación.

Siguiendo este protocolo el hermano Adam fue incorporando nuevas razas. El resumen de los cruces realizados con las principales razas se presenta en la tabla 7.1 (adaptado de Zimmer).[20]

Año de cruzamiento	Razas incorporadas	Año de estabilización	Resultado (Buckfast)
1917	Abeja italiana (**It**) y abeja negra inglesa (**Ni**)	1929	(**It. Ni.**)
1930	Abeja negra francesa (**Nf**)	1939	(**It. Ni. Nf.**)
1952	Abeja griega (**Gr**)	1959	(**It. Ni. Nf. Gr.**)
1955	Abeja anatólica (**An**)	1961	(**It. Ni. Nf. An.**)
1967	Abeja egipcia (**Eg**)	1974	(**It. Ni. Nf. Gr. An. Eg.**)

Tabla 7.1. Evolución de la composición de la raza Buckfast según los cruzamientos realizados.

Aparte de estos cruzamientos también realizó otros que combinaban los cruces señalados, como por ejemplo (**It. Ni. Nf. Gr.**) × (**It. Ni. Nf. Gr. Eg.**), (**It. Ni.**) × (**It. Ni. Nf.**) e (**It. Ni. Nf. Gr.**) × (**It. Ni. Nf. Gr. An.**).

Debe quedar claro que la abeja Buckfast puede presentar distinta composición dependiendo del momento y los cruzamientos de procedencia. En el mercado pueden encontrarse reinas Buckfast de líneas poseedoras de distintos orígenes que habitualmente no se concretan; las características de dichas líneas se enumeran a grandes rasgos. En cualquier caso, debe tenerse en cuenta que la abeja Buckfast es una raza sintética, fruto del cruce inicial de dos o más razas de abejas, que después se ha ido estabilizando por selección.

Las características positivas que se asocian con la abeja Buckfast son las siguientes:

- Comportamiento calmado, lo cual la hace una abeja fácil de manipular y que se mantiene sobre el cuadro.

- Prolífica en primavera, mantiene una colonia grande en verano.
- Poca tendencia a enjambrarse.
- Resisten bien el clima frío y húmedo, y hacen una buena gestión de los recursos en invierno.
- Gran pecoreadora, de lengua larga que le permite llegar a una gran variedad de flores, incluso a las de corola profunda.
- Trabajadora, reputada por su producción de miel y polen.
- Comportamiento higiénico y más resistente a las enfermedades que la abeja negra; excelente limpiadora.

Como características negativas cabe mencionar:

- Baja cantidad de cría en invierno.
- Necesidad de reponer las reinas con nuevas reinas Buckfast debido a que la segunda generación puede presentar un fuerte comportamiento defensivo.

Abejas africanizadas

La abeja africanizada (*africanized honey bee*, AHB) es una amalgama de varias subespecies propia del Nuevo Mundo (América). Apicultores, cooperativas y agencias brasileñas iniciaron proyectos con el fin de aumentar la baja producción de miel de las colonias de origen europeo (principalmente de abeja negra europea, ibérica e italiana) que no se adaptaron bien al clima tropical. Se decidió que la mejor abeja a introducir era *A. m. scutellata,* precisamente por su buena reputación como productora de miel en los trópicos, aunque se conocía su fuerte comportamiento defensivo. En 1956, Warwick E. Kerr viajó a África para seleccionar reinas de los mejores apiarios. Llegaron con vida a Brasil 47 reinas que formaron el núcleo de población que hibridaría con las abejas europeas. Esas abejas híbridas africanizadas se escaparon del apiario experimental y se dispersaron inicialmente por los territorios vecinos hasta llegar a colonizar años más tarde una buena parte de Latinoamérica y el sur de los Estados Unidos.

La clave para entender el éxito de las abejas africanizadas es reconocer que incluyen una subespecie que evolucionó en los trópicos, *A. m. scutellata*, y que trabajan mejor en ellos que las abejas europeas, sus parientes evolucionadas en climas templados. La razón subyacente de estas diferencias se basa en el clima, la distribución de los recursos y la abundancia de predado-

res en sus respectivos hábitats. En climas templados, las condiciones frías del invierno han seleccionado abejas que construyen colonias grandes, cargadas de miel que suministra energía para la supervivencia invernal. En el trópico, la estacionalidad viene determinada por el ritmo de las lluvias y sus efectos sobre la floración y con ello la disponibilidad de polen y néctar. Las abejas tropicales hacen pequeños nidos que abandonan rápidamente si los recursos florales disminuyen. Además, la abundancia de predadores en hábitats tropicales es mucho mayor que en zonas templadas, lo que ha tenido un considerable impacto en el desarrollo exagerado de su comportamiento defensivo y de las altas tasas de enjambrazón y abandono.[21]

Inicialmente se supuso que se cruzarían entre sí las abejas africanas y europeas, dando lugar a la abeja africanizada de Latinoamérica. No obstante, aunque se produce una hibridación importante cuando las abejas africanas invaden áreas con poblaciones europeas, las características de estas últimas tienden a perderse, de forma que la población africanizada es esencialmente africana en la biología del nido, enjambrazón y abandono del nido en masa, pecoreo y selección de la dieta. Como se acaba de decir, las colonias híbridas africano-europeas responden más agresivamente a las perturbaciones externas que las colonias de ancestro europeo, lo que ha creado problemas de manejo a los apicultores y también de salud pública,[22] hasta el punto de que en los medios de comunicación se ha llegado a denominarlas abejas asesinas (*killer bees*).



Figura 7.3. Abeja africanizada (oscura) y europea (clara) y abejas africanizadas que rodean a una reina europea. A simple vista, aparte de por el color, es difícil distinguir las abejas africanizadas de las europeas. Fuente: Scott Bauer, USDA Agricultural Research Service, Bugwood.org

Diferencias entre las abejas africanizadas y las de origen europeo

Para tener una idea de las diferencias entre las abejas africanizadas y las de razas europeas se hará un resumen de lo descrito por Winston[23], tomando como referencia comparativa las características de las abejas europeas.

Nido

El nido es más pequeño y almacenan menos cantidad de miel que la abeja europea, lo que les permite vivir en pequeñas cavidades externas o bien colgadas de las ramas de los árboles. En los climas templados las cavidades deben ser suficientemente grandes para almacenar la miel necesaria para sobrevivir al invierno, mientras que las abejas tropicales no necesitan cantidades de miel tan grandes. Por otra parte, en las áreas templadas mantienen la temperatura agrupándose y consumiendo la miel almacenada para generar calor. Para ello se necesita una mayor población, y por lo tanto un nido más grande y dentro de una cavidad bien aislada. Las abejas tropicales no padecen una estación fría prolongada, por lo que su nido es menor, contiene menos miel y puede sobrevivir fuera de una cavidad. Además, si es destruido por un depredador, su recomposición es menos costosa.

Características de las obreras

La primera fase de la vida de una obrera africanizada ya muestra el ritmo rápido que caracteriza la vida de una abeja tropical. Los tiempos de eclosión, emergencia y desarrollo de la reina se acortan. Las obreras son más pequeñas que las abejas europeas y su longevidad es menor (12-18 días *vs* 15-38 días) en el verano. Estas diferencias tienen dos consecuencias principales: *a*) las abejas africanizadas generan más cría debido a su menor tiempo de desarrollo, menor peso de la obrera y la mayor proporción de panal y recursos de la colonia dedicados a la cría, y *b*) entre las obreras africanizadas tiende a haber más número de obreras jóvenes; esto mismo sucede también en los enjambres. Además, las abejas africanizadas comienzan a pecorear a edades más tempranas y mueren también más jóvenes. Aunando ambos fenómenos se entiende que las abejas africanizadas tiendan a enjambrarse más.

Reproducción de la colonia y tasas de crecimiento poblacional

Las abejas de zonas tropicales y templadas difieren en el número de zánganos producidos, de forma que las abejas africanizadas crían proporcionalmente más zánganos que las abejas europeas y los mantienen más tiempo.

La tasa de enjambrazón de las abejas africanizadas salvajes es muy elevada. En la Guayana francesa (América del Sur) se ha observado que una colonia de abejas africanizada produce entre 6 y 12 enjambres cada año; si se incluye la producción de las colonias hijas, pueden alcanzarse los 60 enjambres en un año. Esta tasa de reproducción excepcional puede reducirse cuando las abejas africanizadas comienzan a saturar un área. Como contraste, la tasa de enjambrado de poblaciones europeas salvajes osciló entre 1,0-3,6 enjambres anuales.

En los climas templados, la enjambrazón repetida durante el año dejaría a las colonias con insuficiente miel y obreras adultas que pudieran soportarlas durante el invierno. En los trópicos, en cambio, no hay momentos de baja temperatura y las abejas pueden derivar los recursos alimenticios a la reproducción en vez de almacenar miel para mantener una alta población de obreras. Asimismo, la depredación puede seleccionar colonias que se enjambren mucho para contrarrestar las altas tasas de mortandad de las colonias.

Abandono

En este proceso toda la colonia abandona el nido, forma un enjambre y se establece en algún otro lugar. Difiere del enjambrado en que en la colonia original no quedan ninguna obrera ni reina que puedan reconstruir la colonia. Normalmente se da como respuesta a una perturbación inducida (depredador, fuego, incapacidad para regular la temperatura por frío, excesiva luz solar o lluvia o bien trabajo en el colmenar) o a falta de recursos (néctar, polen y agua), y en ambos casos es más frecuente en las colonias africanizadas. El abandono se produce en horas o en pocos días tras la perturbación. En Latinoamérica se han observado tasas de abandono de abejas africanizadas que oscilan entre el 24 y el 79 %.

El abandono no es una estrategia viable para las abejas de zonas templadas, ya que sus enjambres no pueden recolectar suficiente néctar para sobrevivir el siguiente invierno. En zonas tropicales las abejas abandonan en las épocas de escasez, buscando mejor alimento, en vez de utilizar la miel para sobrevivir. Las abejas que abandonan la colonia llevan casi dos veces la cantidad de miel que las abejas de los enjambres reproductivos, lo que les da energía para dispersarse hasta largas distancias. Mientras viajan no exploran nuevos sitios —como hacen los enjambres reproductivos— hasta haber recorrido una distancia indeterminada —que puede llegar a 160 km—, cuando hacen un nuevo nido en una zona rica en recursos florales.

Defensa

La característica que ha merecido más atención mediática ha sido el excepcionalmente alto nivel de comportamiento defensivo. Aunque la picadura de una abeja africanizada es casi idéntica a la de una abeja europea, las colonias africanizadas son capaces de hacer ataques repentinos a gran escala inducidos por mínimas perturbaciones (aunque algunas colonias pueden ser mansas). Estos ataques extremos son desconocidos en las subespecies europeas. Por otra parte, las abejas africanizadas responden a un estímulo experimental estándar en 1-5 s, mientras que las abejas europeas necesitan 10 s o más, y asimismo —a nivel experimental— el número medio de picadas en una superficie estándar de cuero fue 80 en abejas africanizadas y solo 10 en europeas. Otras características de este comportamiento defensivo es que presentan una mayor actitud defensiva de los enjambres en descanso, guardan la colmena agresivamente, con una zona de alarma más grande alrededor de la colmena, y tienen una mayor proporción de guardianas dentro de la colmena que se asocia con el despliegue de un gran número de abejas para la defensa. Además, persiguen lo que perciben como amenazas (persona, animal) hasta distancias de la colonia mucho más largas. Esta mayor respuesta defensiva reduciría la depredación, lo que explicaría en parte el éxito en términos ecológicos de las abejas africanizadas.

En el plano genómico, se han detectado genes relacionados con el picado rápido, la actividad de guarda y la producción de feromonas de alerta.[24] Un trabajo reciente identificó 65 genes asociados con el comportamiento defensivo de colonias que divergían en su respuesta defensiva y demostró que contenían alelos africanos y europeos que interactuaban.[25] Asimismo, se vio que las abejas africanizadas mansas de Puerto Rico difieren en estructura poblacional de las de los Estados Unidos continentales, lo que sugiere que se haya producido un proceso de selección y evolución en la isla.[26] Se puede concluir que los genes que afectan el comportamiento defensivo de las abejas africanizadas sean diferentes en distintas poblaciones como consecuencia de la selección regional y la interacción de alelos africanos y europeos. A modo de ejemplo, en Méjico, el comportamiento defensivo de las abejas africanizadas es variable, pero es claramente más pronunciado que el de las poblaciones europeas y está influido por efectos genéticos, ambientales y complejas interacciones entre las obreras y sus nidos.[27]

Pecoreo

El comportamiento en pecoreo es similar en las abejas africanizadas y europeas. Ambas envían abejas exploradoras que localizan flores y usan el bien

conocido lenguaje de danza para reclutar compañeras de nido para aprovechar los recursos. No obstante, las abejas africanizadas tienden a pecorear individualmente, mientras que las obreras europeas usan el reclutamiento para coordinar el pecoreo en grupo, particularmente cuando recolectan néctar. En climas templados la producción de néctar suele ser predecible según la estación, ya que incluye pocas especies de plantas a la vez y cubre una amplia área geográfica. Las flores producen copiosas cantidades de néctar con concentraciones de azúcar relativamente altas (flujo de miel). En condiciones tropicales el néctar es más acuoso y la floración impredecible por zonas e incluye más especies de plantas.

Las abejas africanizadas son capaces de aprovechar mejor los flujos de miel pobres y dispersos. En estas condiciones son capaces de mantener el peso de la colonia e incluso incrementarlo ligeramente, mientras que las colonias europeas pierden peso y llegan a morir de hambre. Asimismo, tienden a recoger pequeñas cargas, mientras que las abejas europeas no salen de la colmena hasta que les avisan las exploradoras, aunque suelen volver con una gran carga de néctar. Por otra parte, las abejas africanizadas gastan menos tiempo inspeccionando flores y cambian de flores más fácilmente cuando la producción de néctar declina. Finalmente, las abejas africanizadas tienen un mayor número y proporción de abejas recolectando polen, lo que les permite un mayor almacenamiento de polen en sus nidos y con ello generar más cría y enjambrarse más a menudo que las abejas europeas.

Otras características

Además de las ventajas que ofrecen los climas tropicales a las abejas africanizadas, existen ventajas añadidas,[28] como la ventaja de los zánganos africanos en el apareamiento, lo que desplaza a las líneas paternas europeas tanto en poblaciones comerciales como en las salvajes. Asimismo, el apareamiento con zánganos africanos origina un desarrollo y una emergencia más rápida de las reinas híbridas, lo cual les concede más oportunidades de eliminar rivales de desarrollo más lento, sobre todo europeas, confinadas en las realeras. Otro fenómeno a tener en cuenta es la usurpación del nido: forma de parasitismo reproductivo social que lleva al reemplazo de la reina residente europea y a la pérdida de dicha línea materna. Las tasas de usurpación anuales en Centroamérica puedan variar entre el 0 y el 40 %.

Se ha reportado también una mayor resistencia a la varroa de las abejas africanizadas de Colombia; no obstante, esta resistencia no previene la dispersión del parásito en la población, pero restringe el crecimiento del ácaro y elimina la prevalencia y patogenicidad de los virus asociados con la varroa.[29]

Expansión de la abeja africanizada

La capacidad de la abeja africana para desplazar a las subespecies europeas en el nuevo mundo les permitió la colonización en menos de 50 años de gran parte del hemisferio oeste, en particular de la zona tropical del continente americano. Hasta principios del siglo XXI fue la invasión biológica por insectos más rápida y espectacular conocida.[30] Aparte de Brasil y Centroamérica se ha reportado la expansión de abejas africanizadas principalmente hacia el oeste de los Estados Unidos. Se pueden encontrar ahora en Arizona, California, Nevada, Nuevo Méjico y Tejas. Si bien se han descubierto colonias africanizadas aisladas en otras regiones de Estados Unidos, no han prosperado. La expansión hacia el sur ha llegado hasta la zona norte de Argentina.

En un amplio estudio que abarcó abejas desde California hasta Argentina se vio que la invasión había alcanzado una barrera climática de similar latitud en el norte y en el sur. La ventaja competitiva del ancestro africano (*scutellata*) en bajas latitudes (zonas tropicales) tendría una base poligénica. Dentro del rango de esos límites se observaron clinas del genoma, es decir, zonas de mayor o menor proporción de genes de ascendencia africana —y también clinas paralelas respecto a la longitud del ala— que abarcaban cientos de kilómetros, lo que apoya una transición suave desde climas que favorecen a las abejas africanizadas a climas donde estas no pueden sobrevivir en el invierno;[31] es decir, los genes de origen africano predominarían en las zonas más estrictamente tropicales y su importancia decrecería a medida que las abejas se aproximan a zonas templadas.

Impacto de la abeja africanizada

A pesar de las aparentes ventajas de la abeja africanizada en condiciones tropicales, se ha observado que la producción de miel ha disminuido en todos los países en los que la abeja africanizada se ha establecido en al menos la mitad del territorio. En un experimento realizado en una región templada de Méjico se observó que las abejas europeas rendían un 30 % más de miel que las abejas africanizadas y las de ancestro materno africano. Por su parte, las colonias híbridas de ancestro materno africanizado produjeron resultados similares en rendimiento de miel a las colonias de abejas africanizadas. Estos resultados sugieren efectos maternos o de dominancia en la producción de miel y también demuestran que la africanización disminuye la producción de miel, al menos en el ambiente templado donde se hizo el estudio.

Por otra parte, la calificación de abejas asesinas dada a las abejas africanizadas ha creado un clima de temor en la población de ciertas regiones

debido a que en unos pocos incidentes —de bajísima frecuencia— picaduras masivas han llegado a causar la muerte de personas y animales. Los apicultores han sido capaces de tomar precauciones en el colmenar para evitar incidentes de picado graves, pero no siempre es posible prevenir interacciones entre el público y abejas africanizadas explotadas por apicultores, particularmente en áreas densamente pobladas. Esto ha hecho que en Méjico hayan dejado la actividad apicultores comerciales con un alto número de colmenas y que los que se han mantenido en la actividad hayan adaptado el manejo a las nuevas abejas para hacer frente a algunos de los comportamientos más pronunciados de las mismas: su extremo comportamiento defensivo, el enjambrado y el abandono.[32]

RESUMEN

- Una vez realizada la evaluación genética de las reinas se debe decidir si se aparean con zánganos de la misma raza/línea, en el caso de los programas de selección, o de otra raza (cruzamiento).
- La consanguinidad es el resultado del apareamiento entre parientes y es inevitable en poblaciones de selección de abejas de tamaño limitado. Implica la presencia de alelos idénticos por descendencia, heredados por vía paterna y materna, procedentes de un antepasado común (una reina, en el caso de las abejas).
- El coeficiente de consanguinidad (F) estima el grado de consanguinidad de un individuo y es la probabilidad de tener alelos idénticos por descendencia para un gen. La consanguinidad puede medirse también como proporción de segmentos de homocigosis detectados mediante marcadores SNP.
- La depresión consanguínea es el conjunto de efectos negativos que origina la consanguinidad, calculada como la disminución de la media de un carácter en la población.
- Ruttner enseña que las colonias altamente consanguíneas producen poca cría, no prosperan y sufren un grave deterioro de la producción, especialmente por la disminución de la tasa de desarrollo. Otro estudio mostró una menor calma de las reinas consanguíneas mientras que las obreras consanguíneas dieron menos miel y cera, tuvieron un comportamiento agresivo menor y mayor tendencia a la enjambrazón.

- La determinación del sexo en abejas, además de la haplodiploidía, depende del gen *csd* (complementario determinante del sexo). Una alta diversidad alélica del gen *csd* es vital para la supervivencia de la población, ya que minimiza la probabilidad de aparición de machos homocigotos que son eliminados por las obreras.
- El cruzamiento (o hibridación) es el apareamiento de reinas con machos de una raza distinta. En el cruzamiento se conjugan la heterosis (superioridad de los individuos cruzados sobre el promedio de las razas parentales consecuencia del aumento de la heterocigosis y la dominancia) y la complementariedad (paliar las deficiencias de una raza con la superioridad de la otra en ciertos caracteres).
- Una característica limitante del cruzamiento es que la heterosis se reduce a la mitad en la segunda generación (F2) lo que hace que el apicultor deba mantener dos líneas para producir la F1, la generación más productiva, o bien comprar continuamente la reposición. Otra es el aumento del comportamiento defensivo que en general muestran las colonias híbridas.
- La raza Buckfast es una raza sintética creada por el hermano Adam a partir del cruce inicial de abejas italianas con zánganos de abeja negra europea. Las abejas resultantes del cruce (F1) se estabilizaron por selección durante varias generaciones. En etapas posteriores se hicieron cruces con otras razas, lo que ha dado lugar a las distintas líneas de abejas Buckfast que se ofertan en el mercado.
- Características de la abeja Buckfast: comportamiento calmado, prolífica en primavera, poca tendencia a enjambrarse, resisten bien el clima frío y húmedo, gran pecoreadora, lengua larga, reputada por su producción de miel y polen, buen comportamiento higiénico y más resistente a las enfermedades que la abeja negra; no obstante, la producción de cría en invierno es baja y la segunda generación puede presentar fuerte comportamiento defensivo, con la necesidad de reponer continuamente reinas comerciales.
- La abeja africanizada es un híbrido de varias subespecies, originada por el cruce de 47 reinas de la subespecie africana *A. m. scutellata* con zánganos europeos en Brasil. Extendida por Latinoamérica, desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Argentina, en particular por la zona tropical del continente americano.

- Las abejas africanizadas presentan un excepcionalmente alto nivel de comportamiento defensivo, de rápida respuesta, y con ataques en masa ante mínimas perturbaciones, un comportamiento desconocido en las europeas.
- La abeja africanizada se caracteriza además por un nido más pequeño, menor almacenamiento de miel, mayor tasa de enjambrazón, mayor tendencia al abandono de la colonia y mayor número de obreras jóvenes.

Notas

1 Ruttner F. *Breeding techniques and selection for breeding of the honeybee*. British Isles Bee Breeders Association – Ehrenwirth Verlag, Múnich (1988)

2 Bienefeld K, Reinhardt F, Pirchner F. Inbreeding effects of queen and workers on colony traits in the honey bee. *Apidologie* 20 (5), 439-450 (1989)

3 Brascamp EW, Bijma P. Methods to estimate breeding values in honey bees. *Genet Sel Evol* 46(1), 53 (2014)

4 Bernstein R, Plate M, Hoppe A, *et al.* Computing inbreeding coefficients and the inverse numerator relationship matrix in large populations of honey bees. *J Anim Breed Genet* 135, 323-332 (2018)

5 Bienefeld K *et al.* (1989) *op. cit.*

6 Gmel AI, Guichard M, Dainat B, *et al.* Identification of runs of homozygosity in western honey bees (*Apis mellifera*) using whole-genome sequencing data. *Ecol Evol* 13(1), e9723 (2023)

7 Dickerson GE. Inbreeding and heterosis in animals. *J Animal Sci Issue Proc Animal Breeding in honor of JL Lush* 54-77 (1973)

8 Ruttner F. (1988) *op. cit.*

9 Bienefeld K *et al.* (1989) *op. cit.*

10 Lechner S, Ferretti L, Schöning C, *et al.* Nucleotide variability at its limit? Insights into the number and evolutionary dynamics of the sex-determining specificities of the honey bee *Apis mellifera*. *Mol Biol Evol* 31, 272-287 (2014)

11 De Iorio MG, Lazzari B, Colli L, *et al.* Variability and number of circulating complementary sex determiner (Csd) alleles in a breeding population of Italian honeybees under controlled mating. *Genes* 15(6), 652 (2024)

12 Baudry E, Solignac M, Garnery L, *et al.* Relatedness among honeybees (*Apis mellifera*) of a drone congregation. *Proc R Soc Lond Ser B Biol Sci* 265, 2009-2014 (1998)

13 Zayed A. Bee genetics and conservation. *Apidologie* 40(3), 237-262 (2009)

14 Kolics É, Parrag T, Házi F, *et al.* An alternative, high throughput method to identify *csd* alleles of the honey bee. *Insects* 30 11(8), 483 (2020)

15 Oldroyd BP, Goodman RD. Inbreeding and heterosis in queen bees in relation to brood area and honey production. *Australian J Agric Res* 39(5), 959-964 (1988)

16 Ruttner F. (1988) *op. cit.*

17 Fresnaye J, Lavie P. Selection et hybridation de l'abeille en France. *Symp. Génétique, selection et reproduction de l'abeille. Bulletin Technique Apicole OPIDA* 3, 15-20 (1976)

18 Zimmer R. *L'abeille Buckfast en question(s)*. Edición por cuenta del autor (1985)

19 Brother Adam. *In search of the best strains of bees*. Northern Bee Books, West Yorkshire (1983)

20 Zimmer R. (1999) *op. cit.*

21 Winston ML. The biology and management of africanized honey bees. *Annu Rev Entomol* 37, 173-193 (1992)

22 Calfee E, Agra MN, Palacio MA, *et al.* Selection and hybridization shaped the rapid spread of African honey bee ancestry in the Americas. *PLoS Genet* 16(10), e1009038 (2020)

23 Winston ML. (1992) *op. cit.*

24 Guzman-Novoa E, Morfin N, De la Mora A, *et al.* The process and outcome of the africanization of honey bees in Mexico: lessons and future directions. *Front Ecol Evol* 8:608091 (2020)

25 Harpur BA, Kadri SM, Orsi RO, *et al.* Defense response in Brazilian honey bees (*Apis mellifera scutellata* x spp.) is underpinned by complex patterns of admixture. *Genom Biol Evol* 12, 1367-1377 (2020)

26 Acevedo-Gonzalez JP, Galindo-Cardona A, Avalos A, *et al.* Colonization history and population differentiation of the honey bees (*Apis mellifera* L.) in Puerto Rico. *Ecol Evol* 9, 1-8 (2019)

27 Guzman-Novoa *et al.* (2020) *op. cit.*

28 Schneider SS, DeGrandi-Hoffman G, Smith DR. The African honey bee: factors contributing to a successful biological invasion. *Annu Rev Entomol* 49, 351-376 (2004)

29 Tibatá VM, Sanchez A, Palmer-Young E, *et al.* Africanized honey bees in Colombia exhibit high prevalence but low level of infestation of *Varroa* mites and low prevalence of pathogenic viruses. *PLoS ONE* 16(5), e0244906 (2021)

30 Schneider SS *et al.* (2004) *op. cit.*

31 Calfee E, Agra MN, Palacio MA, *et al.* Selection and hybridization shaped the rapid spread of African honey bee ancestry in the Americas. *PLoS Genet* 16(10), e1009038 (2020)

32 Guzman-Novoa *et al.* (2020) *op. cit.*

8

Organización y difusión de la mejora

El elemento clave para desarrollar un programa de mejora es un grupo de apicultores motivados e interesados en ello. La mejora es una actividad que debe tener su compensación económica, pero siempre es una dedicación vocacional. Supone compartir con otros apicultores el material biológico mejorado, en este caso reinas seleccionadas o semen de zánganos hijos de reinas seleccionadas.

En capítulos anteriores se han expuesto diversas acciones que dan como resultado la mejora de las poblaciones de abejas. Todas estas acciones necesitan una coordinación, ya que el sector apícola está constituido por múltiples apicultores que deben unirse para desarrollar la mejora. Incluso aquellos que tienen como objetivo únicamente la mejora de su colmenar, necesitarán conocer en qué caracteres fijarse, cómo medirlos y cómo realizar la selección. Para ello necesitarán el apoyo externo de una asociación de criadores que les aportarán conocimientos y servicios que les serán de gran ayuda.

PIRÁMIDE DE MEJORA

A semejanza de lo que sucede en otras especies ganaderas, existe un amplísimo grupo de apicultores cuyo interés principal es la producción de miel aprovechando el material biológico selecto que aportan un reducido grupo de apicultores, los seleccionadores. Este reducido grupo, que podríamos situar en la cúspide de la clásica pirámide de mejora-producción (figura 8.1), y que constituye el núcleo de selección, suministra reinas seleccionadas directamente a otros apicultores o bien a través de apicultores que realizan la

multiplicación del material seleccionado. Estos dos estratos de la pirámide de mejora suelen estar fusionados. En ambos casos la cría de reinas es el instrumento indispensable para la difusión de la mejora.

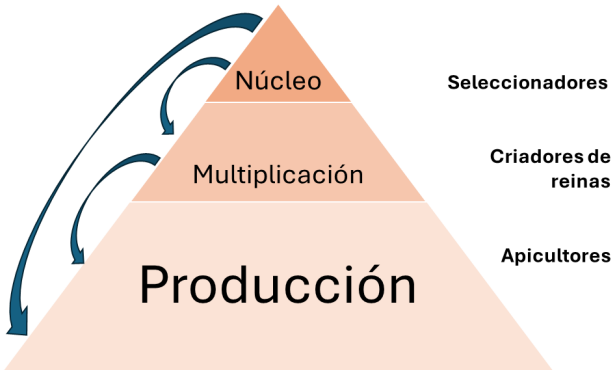


Figura 8.1. Pirámide de mejora.

En paralelo a esta estructura existe un amplio grupo de apicultores que hace la selección dentro de su propio apiario mediante la creación de enjambres de las colonias que han demostrado tener mejores características productivas, de comportamiento y de resistencia a enfermedades. Esta vía de mejora puede ser mucho más lenta, pero puede dar también resultados relevantes.

ORGANIZACIÓN DEL PROGRAMA DE MEJORA

A diferencia de otras especies ganaderas (cerdos y aves, por ejemplo), en las abejas no se han desarrollado grandes empresas de mejora que tengan implantación mundial, si bien existen en el mercado múltiples empresas que comercializan sobre todo reinas de distintas razas y cruces. Las empresas de mejora apícola son habitualmente de pequeño tamaño, en muchos casos apicultores particulares, y por ello es necesario que se organicen de forma mancomunada.

Un programa cooperativo de mejora apícola que funcione bien requiere la aportación coordinada de múltiples actores o grupos de interés que incluyen *a*) políticos y personal de la administración pública local o estatal, apicultores y sus grupos regionales, *b*) una asociación de criadores con una

junta directiva que marque los objetivos de mejora y la organización de las actividades, y *c*) el apoyo de expertos en mejora genética y otros temas que tengan incidencia en la mejora. Los tres grupos de interés deben trabajar de forma colaborativa para la implementación del programa (figura 8.2).[1]

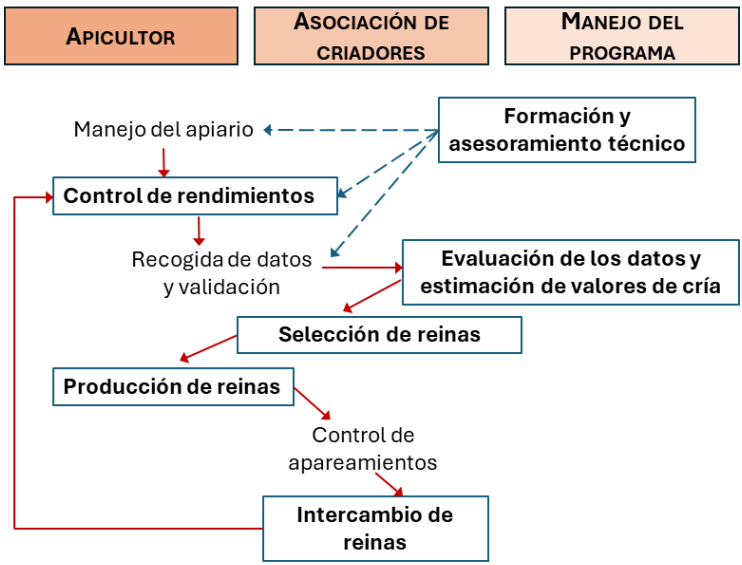


Figura 8.2. Actores y actividades implicados en la mejora.

Sería conveniente que la administración regional o estatal fuera la responsable de asegurar la financiación y la sostenibilidad de dichos programas, así como fomentar la mejora y la conservación de las razas locales. Los apicultores son responsables de las actividades en el apiario y del manejo de las colonias, incluyendo las actividades de manejo de los apiarios de testaje, el control de rendimientos y, algunos de ellos, de la producción de reinas. Finalmente, la asociación de apicultores tiene una posición central en la infraestructura de mejora y sus actividades incluyen:

- Diseño y organización del programa de mejora de acuerdo con los principios y métodos que se han expresado en capítulos anteriores.
- Programación y organización de los apareamientos, bien mediante estaciones de apareamiento o estaciones de fertilización (en inseminación instrumental).
- Organización del control de rendimientos, informatización de los datos y su control de calidad.

- Evaluación genética de las reinas para su posterior selección e intercambio. Este trabajo en general es realizado por expertos y científicos externos.
- Valoración de la consecución de los objetivos del programa de mejora.
- Actividades de formación permanente de los apicultores:
  - > Formación práctica de las tareas a realizar en los apiarios para el control de rendimientos y evaluación de caracteres de comportamiento y resistencia a enfermedades.
  - > Explicación de los resultados de la evaluación genética y el seguimiento de la consanguinidad.
  - > Jornadas y cursos de presentación de nuevos conocimientos técnicos y científicos relacionados con la mejora.
- Sincronización y armonización de todas las actividades citadas.

CRÍA DE REINAS

Una colonia de abejas puede generar una nueva reina sin la necesidad de intervención humana en la medida en que haya huevos fertilizados en los panales que darán como resultado abejas hembra. A pesar de ello, desde el trabajo pionero de Doolittle,[2] los apicultores han desarrollado técnicas para crear un gran número de reinas que reemplacen la reina de forma regular cuando esta no ofrezca el rendimiento deseado, para hacer enjambres o bien cuando la colonia haya perdido la reina por accidente o depredadores. Siendo estas aplicaciones importantes, la cría de reinas es fundamental para difundir la mejora obtenida por selección. Una reina seleccionada puede dar lugar a un gran número de reinas hijas que se distribuyan entre otros apiarios, tanto de selección como de producción.

La etapa clave en la cría de reinas es comenzar con una colonia densamente poblada de abejas jóvenes. Tales colonias tienen una alta tendencia a la enjambrazón y quieren producir reinas. El apicultor debe tomar la larva (de 12-24 h de vida) de una celda de obrera y colocarla en una copa de reina que contiene jalea real; posteriormente las copas se colocan suspendidas verticalmente en una colmena. Este proceso se conoce como traslarve. La larva es alimentada por las abejas nodrizas con abundante jalea real 8,5 días hasta que su celda es operculada y dejada en reposo para que la ninfa realice la metamorfosis durante 7,5 días. Nacerá como reina virgen inmadura a los 16 días (figura 8.3). Entonces se transfiere a colmenas sin reina

o bien núcleos de apareamiento. Dichos núcleos deben contener cría en todas las etapas del desarrollo para aumentar la aceptación de la celda real. El éxito y la calidad de la producción de reinas depende de una colonia de nodrizas bien alimentada y sana, así como de un equipamiento y manejo adecuados.



Figura 8.3. Crías de reina obtenidas tras el traslarve a copas de reina artificiales. Fuente: Xavier d'Arquer (izquierda) y Ángel Bergua (derecha)

Las técnicas desarrolladas por los apicultores para producir reinas han sido variadas y no se expondrán aquí. Los interesados podrán recurrir a obras que las cubren con amplitud.[3,4,5]

Control de calidad de las reinas

Una reina de alta calidad debe reunir las siguientes características:[6]

- Elevado peso corporal. En abejas africanizadas una población de reinas seleccionadas por su peso al emerger dio una respuesta en producción de miel un 40 % superior a poblaciones no seleccionadas, lo que sugiere una correlación entre ambos caracteres.[7] Por otra parte, el peso de una reina fertilizada puede variar considerablemente debido a la subespecie y la intensidad de la puesta de huevos y los factores ambientales que la afectan. Es recomendable pesar reinas no fertilizadas y cumplir las siguientes condiciones:
  - Balanza con precisión de 0,1 mg calibrada antes del uso.
  - Pesarlas lo antes posible, ya que pueden perder 1-2 mg/día tras la emergencia. El pesado puede facilitarse introduciendo la reina en una pequeña caja. En este caso hacer doble pesada (vacía y con reina) y obtener la diferencia.

  - Debe conocerse el origen genético de la reina, pues influye en el peso medio.
  - Pesar al menos 10 reinas por línea y apiario.
- En apreciación visual, las mejores reinas tienden a tener un gran tórax con patas ramificadas. La tibia es amplia en las reinas superiores.
- Gran número de ovariolas en cada ovario (según la subespecie oscila entre 130 y 175).
- Espermateca grande con diámetro mayor que 1,2 mm.
- Alto número de espermatozoides.

La valoración de los tres últimos puntos supone, por desgracia, la muerte de la reina.

Una vez que la reina está activa en la colonia deben evaluarse los siguientes criterios:

- Alta producción de cría (número de huevos por día) y población de abejas. La fecundidad de la reina en 24 h se estima bien una vez, cuando la puesta de huevos está en su máximo, o varias veces durante el periodo reproductivo. La reina debe poner más de 2.000 huevos diarios, aunque esto puede depender de la raza y la época del año. Una forma simple de hacer esta estimación es usando un marco con una red de 2 × 2 cm.
- Solidez de la cría. Se expresa mediante el porcentaje de celdas vacías de una mancha de cría de un área predeterminada. Un nivel aceptable de celdas vacías debe estar por debajo del 10 %. Niveles altos pueden indicar una mortalidad aumentada debida a la consanguinidad o deficiencias genéticas.
- Resistencia a enfermedades.
- Alta producción de miel.
- Mansedumbre (bajo comportamiento defensivo).
- Baja tendencia a la enjambrazón.
- Comportamiento higiénico intenso.

La evaluación de los cinco últimos criterios fue descrita en el capítulo 4, mientras que para más detalles de los demás criterios y de cómo se evalúa la calidad de las reinas en distintos países europeos el lector interesado puede ver Hatjina *et al.*[8]

ÁREAS DE CRÍA EN RAZA PURA

Uno de los objetivos de las estaciones de apareamiento era crear una zona en la cual el apareamiento estuviera limitado a los zánganos hijos de unas pocas reinas seleccionadas. Esta idea puede extenderse a áreas más amplias, tal como nos enseñó Ruttner en su clásico libro.[9] Se trata de realizar un «cordón» que permita el apareamiento únicamente con machos que sean hijos de reinas seleccionadas. Este cordón puede lograrse mediante el aislamiento por condiciones orográficas o simplemente por distancia de un grupo de colonias (mínimo de 300) en las cuales se realice la selección, o bien se haga hace la reposición de reinas únicamente con reinas seleccionadas de una misma línea, aunque también podría realizarse con reinas de varias líneas que estuvieran sometidas a un mismo programa de selección.

Aun sin hacer el control de los apareamientos, los machos descenderían de reinas seleccionadas, lo cual haría que la mejora no solo se realizara por la vía de las hembras, sino que también los machos podrían hacer una aportación significativa. A medida que avanzasen las generaciones, la selección de las reinas en el área o bien la introducción de reinas seleccionadas iría mejorando progresivamente la calidad genética de las colonias del área.

Las ventajas de estas áreas son evidentes y la única prevención que debería tenerse desde el punto de vista genético sería el control de la consanguinidad, lo cual podría llevarse a cabo realizando una selección menos intensa de las reinas (mayor número de reinas seleccionadas) o bien introduciendo reinas de otras líneas sometidas a selección con los mismos objetivos.

Establecer un área de cría en pureza no está al alcance de todos los apicultores, ya que apicultores interesados en mejorar su apiario pueden tener en su entorno próximo a otros apicultores que no lo estén o, en el peor de los casos, incluso utilicen distinta raza. En estos casos el apicultor tendrá que limitarse a seleccionar sus reinas o introducir reinas seleccionadas y aceptar que la mejora será mucho más lenta debido a que por la vía de los machos la aportación genética a la mejora probablemente sea irrelevante. Si en el vecindario existen colonias de distinta raza es posible que sus zánganos puedan contaminar genéticamente su colmenar.

RESUMEN

- Un programa de mejora requiere una empresa o bien un grupo de apicultores interesados; en este caso, aunque debe haber una compensación económica, es en buena medida una actividad vocacional.
- Las acciones de mejora requieren coordinación debido a que la mejora apícola está en manos de múltiples apicultores que deben unirse para tener éxito. Incluso los que seleccionan para su propio colmenar necesitan apoyo de una asociación de criadores.
- La mejora apícola tiene una estructura piramidal clásica con el núcleo en la cúspide y dos estratos inferiores, el de multiplicación y el de producción. El núcleo de selección está integrado por un reducido grupo de apicultores (seleccionadores) que suministra reinas mejoradas al resto de apicultores.
- Un programa de mejora cooperativo que funcione bien requiere la coordinación de *a*) políticos/administración pública, *b*) una asociación de criadores motivados, activos y comprometidos, y *c*) el soporte de expertos en mejora genética y otras ciencias que puedan apoyar la mejora.
- La administración regional o estatal es responsable de asegurar la financiación, sostenibilidad y fomentar la mejora y conservación de las razas locales.
- Los apicultores son responsables de las actividades en el apiario y el manejo de las colonias, incluyendo el manejo de los apiarios de testaje, control de rendimientos, y la producción de reinas.
- La asociación de criadores ocupa una posición central y sus actividades, asesoradas por expertos, incluyen: diseño del programa, organización de apareamientos, control e informatización de datos de rendimiento, evaluación genética y selección de reinas, y formación permanente de los apicultores.
- La cría de reinas es el instrumento indispensable para difundir la mejora obtenida por selección. Se realiza principalmente mediante la técnica de traslarve: transferencia de una larva de 12-24 h de vida a una copa de reina artificial con jalea real en la que se desarrolla la reina.
- Los criterios de calidad de las reinas incluyen: elevado peso corporal en la emergencia, alta producción de cría (más de 2.000 huevos diarios),

solidez de la cría (celdas vacías por debajo del 10 %), resistencia a enfermedades, alta producción de miel, mansedumbre y baja tendencia a la enjambrazón.

- Se pueden establecer áreas de cría en raza pura mediante aislamiento o distancia. Su objetivo es limitar el apareamiento a zánganos hijos de reinas seleccionadas, lo que mejora progresivamente la calidad genética de las colonias. Puede tener riesgo de consanguinidad, que se controla con una selección menos intensa o introduciendo reinas de otras líneas.

Notas

1 Uzunov A, Büchler R, Bienefeld K. *Protocolo de pruebas de rendimiento. Una guía para los criadores de abeja europea* (trad. Iratxe Montes) (2015) www.smartbees-fp7.eu

2 Doolittle GM. *Scientific queen rearing*. Northern Bee Books (1901, facsímil 2010)

3 Woodward D. *Queen bee: biology, rearing and breeding*. Northern Bee Books (2010)

4 Fert G. *Cría de reinas*. Paraninfo, Madrid (2013)

5 Büchler R, Andonov S, Bernstein R, *et al.* Standard methods for rearing and selection of *Apis mellifera* queens 2.0. *J Apic Res* 64(2), 555-611 (2024)

6 Büchler *et al.* (2024) *op. cit.*

7 Costa Maia F, Lourenco D, Tsuruta S, *et al.* Selection criteria for improving honey production in Africanized honey bees. *J Anim Sci* 96, Suppl 3, 115 (2018)

8 Hatjina F, Bieńkowska M, Charistos L, *et al.* A review of methods used in some European countries for assessing the quality of honey bee queens through their physical characters and the performance of their colonies. *J Apic Res* 53(3), 337-363 (2014)

9 Ruttner F. *Breeding techniques and selection for breeding of the honeybee*. British Isles Bee Breeders Association – Ehrenwirth Verlag, Múnich (1988)

9

Conservación sostenible de las abejas

La conservación sostenible de las abejas equivale a proteger el potencial adaptativo de la especie. Con este fin, debemos conservar distintas poblaciones (subespecies o razas) adaptadas a diferentes ambientes de forma que nos permitan afrontar desafíos futuros relacionados con el cambio climático, nuevos agentes patógenos y cambios en las necesidades del mercado. Tales poblaciones deben servir como reservorio genético que contenga genes beneficiosos en las condiciones del futuro, algo fundamental para el desarrollo sostenible de la apicultura, pues se sabe que una alta diversidad genética (variabilidad de alelos de los distintos loci de una población) conlleva abejas más resilientes.[1]

DOS CONSIDERACIONES PREVIAS

Antes de describir las formas en las que se puede llevar a cabo la conservación de las abejas se van a presentar de forma resumida dos aspectos de la especie, uno ligado a la naturaleza de los himenópteros y cómo luchan para mantener la diversidad, y otro a la dificultad de mantener poblaciones cerradas y estables, bien por circunstancias naturales o por la acción del hombre.

Declive de los polinizadores y reducción de la diversidad

Si bien en España el número de colmenas ha crecido desde los 2,4 millones en el 2010 a los casi 2,8 millones actuales,[2] existe clara evidencia de la

disminución del número de abejas y otros polinizadores a nivel mundial. El declive puede explicarse por factores extrínsecos como la fragmentación y pérdida de los hábitats, la intensificación de la agricultura, el uso de pesticidas, agentes patógenos como la varroa, especies invasoras, depredadores (avispa velutina) y cambio climático. No obstante, hay factores genéticos propios de las abejas (y de los himenópteros en general) que podrían contribuir de forma natural a este declive.[3]

La haplodiploidía implica una reducción del tamaño efectivo de la población (el número de individuos que generan variabilidad) en relación con las poblaciones de insectos diploides como la mosca de la fruta (*Drosophila* sp.), ya que los machos tienen solo una dotación cromosómica y no generan variabilidad. A esto se añade la condición de eusocialidad de las abejas, la cual lleva a que solo una pequeña proporción de la población sea reproductora y, de esta, solo las abejas reinas (una por colonia) generen variabilidad. Este tamaño reducido se asocia con un menor número de alelos *csd*, que llevaría a un aumento del número de machos homocigotos y con ello se reduciría la viabilidad de la población.

Por otra parte, en una población que se aparea al azar, —como puede ser una en la que no se realiza el control de apareamientos—, la frecuencia de machos diploides en el locus *csd* es inversamente proporcional al número de alelos *csd* de la población. Este número viene dado por la frecuencia de equilibrio que resulta de la acción conjunta de la mutación y la selección. La producción de machos diploides supone un gran coste genético para las poblaciones de abejas, ya que son, como vimos, inviables o estériles, y son eliminados por las obreras. Por ello, mantener un elevado número de alelos *csd* en la población sería un objetivo prioritario.

Además, y como ya se apuntó, en los programas de mejora genética apícola la diversidad genética de las poblaciones seleccionadas puede ir decreciendo gradualmente si poco a poco vamos eliminando mediante selección alelos no deseables para la producción y el manejo. En algunos casos una selección intensa puede acarrear los efectos negativos de la depresión consanguínea que se comentaron en el capítulo 7. Por esta razón, cuando se comparan programas de mejora alternativos, la valoración de la respuesta debe estar modulada por el incremento de la consanguinidad, siendo el programa óptimo aquel que dé una respuesta máxima descontando los efectos negativos de la depresión consanguínea. El mantenimiento de la diversidad genética sería clave de cara al futuro.

Como se ha dicho, la diversidad genética podría estar disminuyendo, probablemente por alguna de las causas que acabamos de mencionar. Para

contrastar esta especulación, un estudio reciente ha comparado la secuencia del genoma de 40 abejas recogidas en colecciones de museos europeos de historia natural con el genoma de 40 especímenes de poblaciones actuales recogidos a partir de 2006. Los resultados son consistentes con la existencia de los cinco linajes evolutivos descritos previamente y muestran una disminución de la diversidad genética entre individuos históricos y actuales del mismo linaje, así como altos niveles de mezcla en especímenes históricos. Estos resultados confirman que a lo largo del siglo pasado se ha ido perdiendo diversidad genética, lo que aumentaría la vulnerabilidad de las abejas melíferas a los actuales agentes ecológicos y antropogénicos estresantes.[4]

Hibridación e introgresión

Prácticas apícolas actuales tales como el comercio de reinas seleccionadas entre países y la apicultura trashumante contribuirían a la hibridación e incluso a la introgresión de las poblaciones nativas. El término *introgresión* hace referencia a la introducción de genes de otras poblaciones en las poblaciones locales, en mayor o menor extensión, siendo el límite la sustitución de la población local original. Si esto sucede a gran escala, y particularmente cuando las poblaciones nativas son pequeñas, puede conducir a la pérdida de adaptaciones específicas a las condiciones locales o incluso a la puesta en riesgo de la población.

Estudios basados en ADN mitocondrial y microsatélites (secuencias cortas repetidas de ADN) indican que las abejas del norte de Europa (linaje M) tendrían su origen en una población ancestral de la península Ibérica; esta población ocupó el área entre los Pirineos y el centro de España, la cual sirvió como refugio durante la última glaciación, y después de la misma se dispersó hacia el norte.[5] Ya en tiempos más recientes, la intensa diseminación de las abejas italianas y cárnicas por todo el continente europeo ha dado como resultado la casi completa sustitución de *A. m. mellifera* por *A. m. carnica* en los países de la Europa central (Alemania) y la hibridación de las tres subespecies en los países escandinavos y las islas Británicas. En Italia, como consecuencia de la mejora intensiva de reinas y la apicultura trashumante se ha producido una amalgama de las poblaciones locales de la península dando como resultado un acervo genético mezclado.

Volviendo a España, las poblaciones nativas de abejas de las islas mediterráneas han sufrido también la introgresión de subespecies foráneas. De las islas Baleares, solo Mallorca parece poseer una población de abejas re-

lativamente bien preservada, mientras que Formentera, Ibiza y Menorca muestran evidencia de eventos de introgresión reciente que han cambiado el acervo genético de las poblaciones locales, hasta el punto de haber desaparecido las abejas nativas de Formentera por el efecto conjunto de un bajo tamaño poblacional y enfermedades.[6]

FORMAS DE CONSERVACIÓN

En los párrafos precedentes se acaban de presentar algunos aspectos de la genética de la conservación. En lo que resta de capítulo se describirán formas y procedimientos de llevar a cabo la misma. Las decisiones sobre cómo llevar a cabo la conservación deben analizarse e instaurarse caso por caso y siempre deben basarse en una profunda comprensión de la biología de los ecosistemas implicados. Por ello, los esfuerzos de conservación pueden variar en distintos países caracterizados por diferentes condiciones ambientales.[7]

Existen tres formas principales de conservación: conservación *in situ*, conservación *ex situ in vivo* y crioconservación.[8] Se explican resumidamente a continuación.

Conservación *in situ*

Hace referencia a la conservación de las poblaciones de abejas en sus regiones de distribución natural. Una forma común de conservar abejas es el establecimiento de **áreas de conservación**. Estas áreas protegen a las colonias locales de la entrada de material genético externo y son a menudo iniciadas por apicultores locales. Consisten en una zona de protección donde solo se mantienen colonias del origen genético local bajo protección y donde se prohíbe la introducción de colonias de abejas no propias, bien sea mediante la producción apícola o mediante migraciones. Estas áreas de conservación implican no solo la protección de plantas y polen que son cruciales para la supervivencia de la colonia, sino que evitan la hibridación con poblaciones no locales mediante el aislamiento reproductivo. Tal aislamiento puede ser una barrera física (agua o montañas altas), o bien, si esto no fuera practicable, la distancia geográfica. En este caso se recomienda mantener a las poblaciones foráneas alejadas en un radio de al menos 6-7 km de la población

bajo protección. Un ejemplo exitoso sería la conservación de la casi extinta abeja siciliana, *A. m. siciliana*, iniciada por apicultores y continuada por el gobierno local.[9]

Además de mediante áreas protegidas, la conservación de las razas locales puede realizarse mediante su uso productivo por los apicultores, lo que se conoce como **conservación por utilización**. Este sería el caso de la abeja negra ibérica, que es utilizada en nuestro país por un gran número de apicultores.

El uso de una población local (raza) no se contrapone con la implementación de un programa de selección que mejore los rendimientos productivos, de comportamiento y, en lo posible, la resistencia a enfermedades. Esto debería ser la opción prioritaria de los apicultores que, en caso contrario, se verían abocados a importar material genético (reinas fertilizadas) de otras razas altamente seleccionadas. Esta importación podría llevar a la competición de la abeja importada con la raza local y a la hibridación de esta con el material genético introducido. Si la introducción de material genético externo fuera recurrente se podría llegar al extremo de que la raza local fuera sustituida por la raza foránea, algo que debemos evitar.

Cuando usamos razas locales es recomendable hacer el seguimiento de su diversidad genética y de su integridad, es decir, que no se hayan introducido genes de otras poblaciones. Este seguimiento puede hacerse mediante los métodos morfométricos o moleculares que fueron descritos en el capítulo 5. Dichos métodos pueden proporcionar información importante sobre el estado actual de la población y servir de base para tomar decisiones, así como de las acciones requeridas si la población llega a encontrarse en riesgo.

La Organización para la Agricultura y la Alimentación de las Naciones Unidas (FAO) define un programa de mejora como sostenible si el incremento generacional de la consanguinidad está por debajo del 1 %. En función de este umbral y de las características reproductivas de la especie, se definen los tamaños poblacionales mínimos de las distintas poblaciones ganaderas para evitar el riesgo de extinción. No sucede lo mismo con las abejas. Como hemos visto, la consanguinidad, además de sus efectos propios, aumenta la probabilidad de homocigotos para el gen *csd* que son eliminados, lo cual debilita más las colonias. Por otra parte, los efectos de la consanguinidad pueden verse reducidos al expresarse los genes deletéreos en los zánganos haploides, lo cual puede purgar (eliminar) dichos genes. Por ello resulta poco claro que el umbral de consanguinidad del 1 % sea adecuado para las abejas, aunque puede ser una referencia hipotética para comparar esquemas de mejora apícola.[10]

Conservación *ex situ in vivo*

Consiste en el mantenimiento de abejas vivas fuera de su rango habitual, cuyo ambiente difiere de su ambiente nativo. Siempre es preferible la conservación *in situ*, pero la conservación *ex situ in vivo* puede complementarla. Es especialmente útil cuando las poblaciones tienen un tamaño muy pequeño y se encuentran en peligro de extinción debido a la pérdida de diversidad genética a causa de enfermedades infecciosas, desastres naturales o el reducido censo efectivo poblacional. En tales circunstancias, la conservación *ex situ in vivo* puede restablecer la población original. No obstante, esta forma de conservación puede ser onerosa y requiere soporte financiero a largo plazo para una aplicación exitosa.

Crioconservación

La crioconservación es otra forma de conservación *ex situ* que implica el mantenimiento de material genético congelado en criobancos. Requiere técnicas y medios especializados, pero una vez establecido el criobanco, el coste de mantenimiento de los materiales preservados es relativamente bajo. De manera similar a la conservación *ex situ in vivo*, la crioconservación sirve también como salvaguarda de la diversidad genética contra enfermedades infecciosas y desastres naturales.



Figura 9.1. Colecta de semen de un zángano. Fuente: Maryna Lipatova, Dreamstime.com.

El material genético puede recogerse y luego preservarse durante muchas generaciones, siendo posible la reutilización de material de generacio-

nes antiguas que ya no están vivas. Estas generaciones pueden albergar alelos que están ausentes en las poblaciones actuales y su preservación puede enriquecer la diversidad genética del futuro.

Debido a que se usa semen para la crioconservación de abejas, la reconstitución de la población requiere reinas vivas que pueden proceder de otras formas de conservación. Por ello, es posible combinar la crioconservación con la conservación *in situ* o *ex situ in vivo*.

La crioconservación de abejas es un campo emergente y solo hay activos unos pocos criobancos. No obstante, ya se han desarrollado y validado métodos de criopreservación del semen de zánganos, lo cual ha llevado a iniciar proyectos para almacenar a medio y largo plazo semen de recursos genéticos apícolas valiosos y/o en peligro de extinción. El más importante es el localizado en Pekín (China National Bee Gene Bank), que recoge material de abejas y otros polinizadores, aunque también existe el banco estadounidense (National Bee Genebank) y el proyecto piloto alemán (German Gene Bank sperm cryo-conservation). También se está investigando la criopreservación de embriones de abeja, pero no se dispone de momento de un método validado.

Aparte de los bancos de esperma, existen numerosas colecciones científicas que incluyen tanto muestras de abejas como datos, principalmente mantenidas por instituciones de investigación.

CONSERVACIÓN DE LA ABEJA NEGRA IBÉRICA

Como modelo para proponer un programa de conservación de la abeja negra ibérica se ha seguido la propuesta elaborada por un grupo de expertos para la conservación de una raza evolutivamente muy próxima, la abeja nórdica negra europea (*A. m. mellifera*).[11] Dicho programa presenta las acciones a desarrollar en una serie de ámbitos, las cuales hemos adaptado a las condiciones de nuestra abeja negra ibérica.

El conjunto de acciones incluye el desarrollo de un programa de mejora sostenible para la conservación por utilización de la abeja ibérica. Como ya se comentó en el capítulo anterior, el desarrollo del programa supondría un esfuerzo conjunto de distintos grupos de interés, los cuales necesitarán del apoyo de las administraciones (central y regional). Un primer paso importante sería el reconocimiento de la abeja negra ibérica como raza de ganado autóctona (o estatus equiparable), con su propio programa de cría, el cual supusiera un compromiso entre la mejora y el mantenimiento a largo plazo

de la diversidad genética. Este reconocimiento debería implicar el apoyo de la Administración a muchas de las acciones y actividades que, agrupadas por ámbitos temáticos, se detallan a continuación.

Red temática

Las acciones de conservación requieren de la cooperación entre todos los actores implicados. Los estudios comparativos de diversidad genética se basan en muestras de un amplio rango de poblaciones, sin las cuales no tendría sentido. El intercambio de material genético para mejorar ciertas características o mitigar los efectos de la endogamia solo puede realizarse si se tiene un conocimiento de las poblaciones disponible en un formato común. Las acciones recomendadas son las siguientes:

1. Promover y mantener una red de colaboración entre apicultores de las distintas regiones, intercambiando conocimientos y material genético, reinas principalmente.
2. Establecer un centro nacional y varios regionales que sirvan como nodo para el intercambio de conocimiento y promoción de la abeja negra ibérica.
3. Asegurar reuniones recurrentes donde los apicultores de la raza negra ibérica se puedan encontrar y aprender entre ellos.

Programa de selección

La selección es una herramienta poderosa para la mejora de las abejas. Tiene el potencial de originar respuestas en distintos caracteres, pero siempre va de la mano de la pérdida de diversidad genética. Por ello, las decisiones de selección deben ponderarse cuidadosamente. La abeja negra ha sido sometida a una selección menos intensa que otras razas. Esto es una ventaja, pues puede estar asociado una mayor diversidad genética, pero también es una desventaja debido a que la abeja ibérica no presenta caracteres mejorados deseables para la práctica apícola.

Es importante allanar el camino para el intercambio de material genético, para mejorar ciertos caracteres o mitigar los efectos de la endogamia. De nuevo estamos ante la necesidad de información en formato comparable entre poblaciones. Acciones requeridas son las siguientes:

4. Criar abejas con cualidades atractivas para los apicultores, para lo cual se requiere el registro de rendimientos y la consiguiente evaluación genética y selección.
5. Facilitar el intercambio de material genético de raza pura entre regiones para contrarrestar la consanguinidad y la introgresión por otras razas. Para evitar consecuencias negativas, el material mejorado debe ser caracterizado genética y fenotípicamente antes de tomar decisiones.
6. Fomentar la producción comercial de reinas, pues es posible que la demanda de reinas seleccionadas sea superior a la oferta.
7. Establecer expertos en inseminación instrumental en las distintas regiones. No son muchos los apicultores españoles que puedan manejar con destreza y aplicar esta técnica; el aumento de apicultores expertos en inseminación abriría nuevas posibilidades al intercambio de material genético.
8. Evaluar las implicaciones de guardar reinas de colonias infectadas por bacterias y evaluar rutinas para llevarlo a cabo a fin de evitar la pérdida de diversidad genética.



Figura 9.2. Formación en la cría de reinas. Fuente: Ángel Bergua.

Nuevos apicultores

El éxito de la conservación *in situ* de la abeja negra se basa en el aumento del número de apicultores implicados en las tareas de registro y selección. Esto puede lograrse mediante una asociación nacional de criadores de abeja negra ibérica fuerte que vele por la raza y combata la baja reputación que para algunos apicultores tiene la abeja negra. Acción recomendada:

9. Captación de nuevos apicultores integrados en las asociaciones de mejora de la raza mediante la promoción de esta por las asociaciones de cría y mejora, investigadores y apicultores de reconocida reputación. La promoción de la abeja negra incluye presentaciones en conferencias científicas, reuniones de apicultura, ferias agrícolas y publicaciones dirigidas al público en general. El intercambio de experiencias e ideas para la captación de nuevos apicultores puede ayudar a tener mejores resultados de los esfuerzos de promoción.

Investigación

Nuestro conocimiento sobre la fisiología específica, la genética y el comportamiento de la abeja negra ibérica presenta múltiples lagunas. Se necesita la cooperación con instituciones de investigación y universidades para llenar dichas lagunas y hacer posible la toma de decisiones basada en la evidencia científica. En particular, se recomienda:

10. Llevar a cabo un estudio sobre la diversidad genética de la abeja ibérica entre y dentro de poblaciones de distintas áreas geográficas, y asimismo evaluar el número de alelos del gen *ωd*. Este estudio puede realizarse a partir del chip de ADN para el análisis de SNP ya desarrollado y dar información relevante sobre el grado de consanguinidad y de parentesco entre las poblaciones, lo cual sería valioso para el intercambio de material genético (reinas y semen de zánganos).
11. Estudiar las cualidades productivas de la abeja negra que incluyen la actividad voladora en distintas estaciones y localizaciones, el desarrollo en primavera, el temperamento, la tendencia a la enjambrazón y la necesidad de miel para las exigencias del invierno. Este estudio debería incluir experimentos donde se evalúe la relación entre el efecto genético y el impacto ambiental (heredabilidad), así como su posible interacción.

Caracterización

La caracterización de la población incluye medidas morfométricas, análisis genéticos, de rendimientos y comportamentales. La venación de las alas se utiliza a menudo para caracterizar morfológicamente razas de abejas.

Programas informáticos específicos pueden ayudarnos a clasificar las poblaciones como pertenecientes a una raza basándonos en unas medidas de referencia. Tanto la información morfométrica como la genómica pueden aportar perspectivas sobre el grado de introgresión por otras razas y sobre el grado de consanguinidad. El control de rendimientos de caracteres productivos y de comportamiento (como se ha resaltado en múltiples ocasiones) es clave para desarrollar programas de mejora. Las acciones a realizar son:

12. Establecer un método estándar para caracterizar las colonias de abejas, que incluya datos morfométricos, marcadores genómicos, de comportamiento y de producción. Para realizar esto es fundamental que actúen conjuntamente apicultores, investigadores y representantes de las asociaciones de apicultores con el fin de llegar a un consenso sobre los métodos y la valoración de los caracteres (sería conveniente seguir los establecidos por Apimondia).
13. Establecer un repositorio común para los datos de caracterización (podría evaluarse la utilización de la base de datos de *beebreed.eu*). Para facilitar el trabajo, podría traducirse a los idiomas oficiales de España.

Marketing

El *marketing* de los productos de la abeja negra, así como de las mismas abejas, puede dar un valor añadido a los apicultores, así como instruir al público sobre las propiedades de la raza. Se recomienda:

14. Crear una hoja que pueda adherirse a los tarros de miel o bien un código QR que explique la historia de la abeja negra ibérica y su conservación. Esto podría dar un valor añadido a los apicultores de abeja negra y haría llegar a los consumidores conocimientos sobre la abeja negra y su situación.

Conservación *ex situ*

Complementar los esfuerzos de conservación *in situ* con medidas *ex situ*, particularmente la criopreservación de semen, aumenta las posibilidades de éxito a largo plazo. Por una parte, la criopreservación de semen puede

verse como una salvaguarda a largo plazo de la diversidad genética, y por ello representa una copia de seguridad para las medidas de conservación *in situ*. Por otra parte, el semen de zángano criopreservado puede usarse en inseminación instrumental de reinas en la mejora, siendo asimismo una herramienta útil para el intercambio de material genético. Se recomienda:

15. Establecer una colección de semen criopreservado de abeja negra de distintas regiones como copia de seguridad de la conservación *in situ*.

Formación

Un manejo adecuado puede ayudar a mejorar la producción y supervivencia de las colonias de abeja negra y mejorar su reputación frente a razas foráneas. Formar a los apicultores en métodos de caracterización estandarizados mejorará la calidad de los datos y la comparabilidad de los mismos. Se recomiendan dos acciones más:

16. Ofrecer cursos de formación teórico-práctica en el registro estandarizado de los caracteres de las colonias de abeja negra para minimizar las posibles diferencias entre observadores. Esto asegurará que los datos recogidos en distintas asociaciones de apicultores sean comparables y también aumentará la percepción de la importancia del registro de datos para el éxito de los programas de mejora en el sector apícola.
17. Generar materiales docentes específicos que cubran temas tales como control de rendimientos, selección, cría de reinas, inseminación instrumental, manejo de las diferencias, *marketing* de los productos de la abeja negra, así como de captación de nuevos apicultores.

RESUMEN

- La conservación de los recursos genéticos apícolas es fundamental para proteger el potencial adaptativo de la especie y permitir afrontar desafíos futuros como el cambio climático y nuevos agentes patógenos. Una alta

diversidad genética en las poblaciones de abejas conduce a una mayor resiliencia.

- El declive de los polinizadores se explica por factores extrínsecos (pérdida de hábitats, pesticidas, patógenos, cambio climático) y factores genéticos propios de las abejas como la haplodiploidía y la eusocialidad.
- La pérdida de diversidad genética se ha confirmado en el último siglo, lo que aumenta la vulnerabilidad de las abejas melíferas a los agentes estresantes actuales.
- Prácticas apícolas como el comercio de reinas de distintas razas y la trashumancia contribuyen a la hibridación y la introgresión (introducción de genes foráneos) en las poblaciones nativas. La introgresión puede llevar a la pérdida de adaptaciones locales e incluso poner en riesgo a la población nativa.
- Existen tres formas principales de conservación: *in situ*, *ex situ in vivo* y crioconservación.
  - La conservación *in situ* (en su ambiente natural) incluye el establecimiento de áreas de conservación para proteger a las colonias locales de la entrada de material genético externo mediante aislamiento reproductivo. Otra forma de conservación *in situ* es la conservación por utilización, que implica el uso productivo de las razas locales por los apicultores.
  - La conservación *ex situ in vivo* (fuera del ambiente habitual) consiste en el mantenimiento de abejas vivas y es útil para poblaciones pequeñas en peligro de extinción, aunque es costosa.
  - La crioconservación (otra forma *ex situ*) implica el mantenimiento de material genético congelado (semen) en criobancos, siendo una salvaguarda a largo plazo de la diversidad genética.
- Se propone un programa de conservación de la abeja negra ibérica basado en un programa de mejora sostenible (conservación por utilización), que incluye el reconocimiento de la abeja ibérica como raza autóctona española.
- Las acciones para la conservación de la abeja negra ibérica se agrupan en ámbitos temáticos como red temática, programa de selección, nuevos apicultores, investigación, caracterización, *marketing*, conservación *ex situ* y formación

Notas

1 FAO, IZSLT, Apimondia y CAAS. *Good beekeeping practices for sustainable apiculture.* FAO Animal Production and Health Guidelines n.º 25. Roma (2021)

2 El sector apícola español en 2024. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación (MAPA) https://www.mapa.gob.es/dam/mapa/contenido/ganaderia/temas/produccion-y-mercados-ganaderos/sectores-ganaderos-2/apicultura/informacion-del-sector/indicadores-economicos/indicadores-2024-final_rev.pdf

3 Zayed A. Bee genetics and conservation. *Apidologie* 40, 237-262 (2009)

4 Espregueira Themudo G, Rey-Iglesia A, Robles Tascón L, *et al.* Declining genetic diversity of European honeybees along the twentieth century. *Sci Rep* 10, 10520 (2020)

5 Miguel I, Iriondo M, Garnery L, *et al.* Gene flow within the M evolutionary lineage of *Apis mellifera*: role of the Pyrenees, isolation by distance and post-glacial re-colonization routes in the western Europe. *Apidologie* 38, 141-155 (2007)

6 De la Rúa P, Jaffé R, Dall'olio R, *et al.* Biodiversity, conservation and current threats to European honeybees. *Apidologie* 40, 263-284 (2009)

7 Carreck NL. Are honey bees (*Apis mellifera* L.) native to the British Isles? *J Apic Res* 47, 318-322 (2008)

8 FAO, IZSLT, Apimondia y CAAS (2021) *op. cit.*

9 Muñoz I, Dall'Olio R, Lodesani M, *et al.* Estimating introgression in *Apis mellifera siciliana* populations: are the conservation islands really effective? *Insect Conserv Divers* 7(6), 563-571 (2014)

10 Du M, Bernstein R, Hoppe A. The potential of instrumental insemination for sustainable honeybee breeding. *Genes* 14, 1799 (2023)

11 NordGen. *The second plan of action for the conservation of the Nordic Brown bee.* Bee NordGen publication series 2019:02, Nordic Genetic Resource Center (2019)

10

Resistencia a enfermedades: varroosis

La salud de las colmenas es fundamental para obtener una buena productividad y también para el bienestar de las abejas.[1,2] Factores externos como la pérdida de hábitats, deficiencias nutricionales, pesticidas y agentes patógenos dan como resultado el debilitamiento y la pérdida de colonias. Los agentes patógenos originan distintas enfermedades infecciosas y parasitarias que afectan a las abejas.[3] Las bacterias son causantes de la loque europea y americana, mientras que los hongos causan pollo escayolado y nosemosis. Los ácaros son responsables de importantes parasitosis como la acariosis traqueal o acarapisosis, varroosis y tropilaelapsosis.

El principal causante de la pérdida de colonias en el mundo es, no obstante, el ácaro varroa (*Varroa destructor*) causante de la varroosis.[4] Además, la varroa se considera el vector de numerosas enfermedades víricas en las abejas, como las producidas por el virus de las alas deformes (DWV) y los virus de la parálisis crónica (CBPV) y la parálisis aguda israelí (IAPV), entre otros. En ausencia del ácaro, estos virus pueden persistir en las colonias de forma asintomática. En este capítulo nos centraremos únicamente en el análisis de la lucha genética contra la varroa, al ser la más estudiada a través de distintas aproximaciones (cuantitativas y ómicas) y ofrecer la posibilidad de actuar sobre la resistencia o tolerancia a la misma con herramientas genéticas, aunque no estén exentas de limitaciones.

ANTECEDENTES

La varroa tiene su origen en el sudeste de Asia y mudó desde su hospedador original *Apis cerana* a *Apis mellifera* en los comienzos del siglo XX, cuando

esta última se llevó al este de Rusia y entraron en contacto ambas especies. El ácaro se diseminó rápidamente por todo el mundo[5,6] debido al comercio global de reinas y enjambres de *A. mellifera*. Australia, considerado el último país libre de varroa, detectó las primeras infestaciones en colonias centinelas en 2022 y en 2023 declaró la imposibilidad de erradicar la varroa a la vez que dictaba normas para su manejo y contención.[7]



Figura 10.1. Ejemplar de hembra de varroa (izquierda) y obrera parasitada por dos varroas y afectada por el virus de las alas deformes (derecha). Fuente: G. San Martín y The BeeMD photo collection.

El ácaro varroa no es letal para *A. cerana* debido a que ambas especies han coevolucionado, de manera que la reproducción del parásito está circunscrita a la cría de los zánganos, lo cual limita el crecimiento poblacional del ácaro. Hablaríamos en este caso de tolerancia a la varroa. Como contraste, en *A. mellifera* la varroa parasita también la cría de obreras, lo que conlleva un alto nivel de infestación de la colonia que implica su debilitamiento al tener que alimentar al ácaro tanto durante la fase de pupa como ya en las abejas adultas mediante su grasa corporal.[8] Otro efecto devastador lo causarían virus oportunistas de las abejas de los que el ácaro es un vector biológico. Como resultado de la interacción entre ambos agentes, la varroa y los virus, la colonia se debilita y ve amenazada su reproducción y supervivencia.

Con el fin de prevenir pérdidas de colonias por causa de la varroa, los apicultores intentan limitar la presión del parásito sobre sus colonias aplicando distintas estrategias de control que incluyen tratamientos con productos químicos como son los acaricidas sintéticos (piretroides y amitraz), ácidos orgánicos (oxálico, fórmico) o aceites esenciales (timol). No obstante, los residuos de los acaricidas sintéticos pueden contaminar los productos de la colmena y probablemente favorecer la emergencia de poblaciones resistentes de varroa, mientras que se han demostrado efectos colaterales negativos

sobre la salud de las abejas de los tratamientos con ácidos orgánicos (oxálico, por ejemplo).

Recientemente se ha probado la eficiencia en condiciones de campo de la tecnología de interferencia por ARN (ARNi) como alternativa sostenible. Se suministra a las abejas jarabe suplementado con ARN de doble cadena (ARNds), que se une al gen de la proteína calmodulina de la varroa y silencia su expresión,[9] dando como resultado la reducción de la supervivencia y la fertilidad de la varroa. En las condiciones de campo habituales reduce un tercio la tasa de infestación de varroas foréticas, sin afectar a otros caracteres de la colonia.[10] Esta tecnología ha sido aprobada como método de lucha contra la varroa por la Agencia de Protección Ambiental (EPA) de los Estados Unidos en septiembre de 2025.[11] Estamos a la espera de que la aplicación comercial del producto (Vadescana®) en distintas condiciones ambientales, de manejo y raza, confirme su utilidad como refuerzo o alternativa para la bioseguridad de los colmenares.

Como consecuencia de los estudios de ARN de interferencia se han desarrollado también tratamientos con sales de litio (utilizadas en los reactivos de precipitación del ARN) en jarabes y pastas azucaradas, con resultados prometedores.[12,13] No obstante, es importante optimizar la dosis, ya que el cloruro de litio reduce la supervivencia de las abejas de forma dependiente de la dosis y altera la expresión de genes relacionados con la salud de las mismas.[14]

Las varroas se hacen resistentes a los tratamientos

El uso repetido de piretroides redujo su eficacia por la resistencia que mostraron las varroas, lo que llevó al uso de un nuevo compuesto: amitraz. Se trata de una formamidina que se une a los receptores de la octopamina y tiramina en insectos y ácaros. Ambas son neurotransmisores y neuromoduladores específicos de los artrópodos. La unión con la octopamina altera el sistema nervioso de las varroas, provocando parálisis y posteriormente la muerte.

El uso continuado del amitraz en los apiarios en los últimos años ha supuesto también una alta presión de selección sobre las varroas que ha favorecido, como ya sucedió con anteriores acaricidas, la aparición de resistencia de la varroa al tratamiento tanto en Europa como en América. En particular, las mutaciones *N87S* e *Y215H* en el receptor de octopamina Octβ2R, diana del amitraz, se han asociado con la resistencia al amitraz en Francia y los

Estados Unidos, respectivamente. Recientemente se ha encontrado en poblaciones de varroa españolas una nueva mutación de este receptor asociada con la resistencia a amitraz, *F290L*.[15]

La alternativa genética

Los métodos aludidos implican tratar las colmenas de forma repetida dos o más veces al año. Algunos de los métodos de control presentan problemas para las abejas y la aparición de resistencias a los tratamientos es una constante consecuente con el tratamiento repetido. Por todo ello se ha intentado reducir la dependencia de los tratamientos químicos señalando la necesidad de estrategias alternativas sostenibles para controlar el parásito, como la selección de líneas de abejas que sobrevivan a su infestación. Esta selección se ha dirigido a favorecer la expresión de caracteres que potencien la supervivencia de la colonia y reduzcan las intervenciones humanas para el control de la población de parásitos.[16]

Muy pronto surgió la idea se seleccionar colonias menos susceptibles a la invasión por varroa, al observar que subespecies del África subsahariana y las abejas africanizadas podían sobrevivir en presencia del ácaro sin necesidad de tratamientos. A esto se añadió descubrir que algunas poblaciones europeas de *A. mellifera* podían sobrevivir a la infestación por varroa,[17] lo cual sugería el uso de caracteres de resistencia para la selección, entendiendo como resistencia que la abeja redujese la eficacia reproductiva del parásito para mantener su población por debajo de un umbral perjudicial. Tanto en Europa como en Estados Unidos se iniciaron programas de selección contra la varroa ya en la década de los ochenta del siglo XX, aunque hasta la fecha no hay evidencias de que dichos programas hayan dado como resultado a gran escala un equilibrio sostenible entre el parásito (varroa) y el hospedador (nuestras abejas) que merme la pérdida de colonias. Una posible causa es la complejidad de factores que influyen en la infestación y el control de la varroa,[18] como podemos apreciar de forma resumida en la figura 10.2.

En este tiempo, el conocimiento de los mecanismos de resistencia, no obstante, ha aumentado, y han sido muchos los caracteres que se han estudiado como criterios ligados a la supervivencia de las colonias infestadas. Por otra parte, el conocimiento de los genes asociados con la resistencia podría utilizarse en un esquema de selección asistida por marcadores para la mejora de nuestras colonias a gran escala. En lo que queda de capítulo haremos una revisión sobre dichos caracteres y genes y las estrategias de selección que pueden usarse.



Figura 10.2. Complejidad de factores que determinan la resistencia a la varroa y su medida. A la derecha, comportamiento de operculado y desoperculado. Fuente: Fotografía de fondo de Àlex Sirera y lateral derecha de Steve Gomes.

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LA VARROA

Para entender los distintos caracteres medidos vamos a recordar antes el ciclo de la varroa (figura 10.3). Durante el periodo de pupa de la abeja obrera, desde el operculado de la celda hasta su emergencia o nacimiento, la fase reproductiva de la varroa tiene una duración de 12 días. La varroa fundadora, una hembra, entra en la celda larvaria de la abeja un día o dos antes del operculado, momento en el que comienza la fase reproductiva. Pone su primer huevo unos tres días tras el operculado y continúa poniendo un huevo cada 30 h hasta que ha puesto 5-6 huevos. El primer huevo que eclosiona es un macho, fácilmente identificable porque es redondo y de menor

tamaño que las hembras. El macho espera a que eclosionen las hembras, sus hermanas, y maduren antes de aparearse con ellas. Por entonces, la obrera madura emerge en el día 12, una o dos varroas hijas habrán alcanzado la madurez y salen con la nueva abeja junto con la varroa fundadora. El macho y las hembras inmaduras de varroa que quedan en la celda mueren. La abeja emergida, ya infestada, transmite la varroa a otras abejas de la colmena y comienza el ciclo de nuevo.[19]

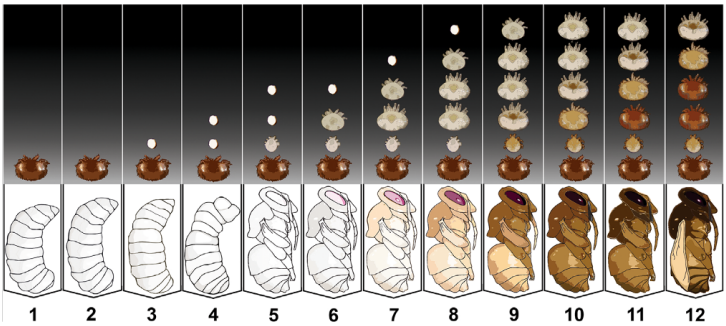


Figura 10.3. Ciclo de la varroa. Fuente: McGruddy *et al.* (2024).

Las colmenas con alto nivel de infestación pueden contaminar a otras abejas del mismo colmenar o de otros colmenares a través del movimiento de cuadros y de abejas que realiza el apicultor, pero también por la deriva y las prácticas de pillaje. Asimismo, abejas y zánganos infestados pueden llevar varroas a las áreas de congregación de zánganos. Por otra parte, se especula que las abejas podrían infestarse a través de las flores en las que pecorean.[20]

CARACTERES RELACIONADOS CON LA RESISTENCIA A LA VARROA Y SU COMPONENTE GENÉTICO

De entre la larga lista de caracteres que han sido medidos, se va a hacer referencia solamente a los más relevantes y que han sido estudiados más a fondo desde un punto de vista genético. Se supone que algunos de estos caracteres conducen a la reducción de la reproducción y/o supervivencia del ácaro dentro de la celda de la cría de abeja, si bien otros podrían llevar a la reducción de los niveles de infestación de las abejas adultas. La técnica concreta de valoración de algunos de estos caracteres ya fue expuesta con detalle en el capítulo 4.

Caracteres de resistencia medidos

No reproducción del ácaro (*mite non reproduction* o *MNR*)

Inicialmente se llamó *supressed mite reproduction* (SMR) y se cuantifica contando el número de descendientes apareados viables producidos por cada varroa que infesta la cría de obreras. La presencia de descendencia de ambos sexos (machos y hembras) se registra en celdas de cría infestada que contienen pupas de obrera entre los 7 y los 11 días tras el operculado (16 y 20 días de edad de la cría de obrera). Se diagnostica MNR cuando la hembra fundadora bien no produce descendencia, bien solo un macho o un macho muerto que no se aparea con las hembras del ácaro, o cuando un retraso en la oviposición previene la producción de hembras apareadas adultas antes de la emergencia del hospedador (la abeja).

Higiene específica contra la varroa (*varroa sensitive hygiene* o *VSH*)

Indica la capacidad de las obreras adultas de eliminar cría infestada por el ácaro. Se ha medido de varias maneras:

- El método más preciso, aunque también el que consume más tiempo, es la medida de la eliminación de celdas infestadas manualmente con varroa.
- Un segundo método, menos intensivo en esfuerzo, mide los cambios en la tasa de infestación de cuadros de cría insertados transitoriamente en colonias altamente infestadas.
- Pueden usarse también fotografías del cuadro de cría insertado antes y después de haberlo pasado por la colonia infestada. Con fines de investigación, el análisis de videos puede identificar las obreras que realizan la tarea.

Desoperculado y posterior operculado

Evalúa el número de celdas en las que el opérculo fue abierto y luego cerrado por las obreras. Se ha asociado con la supervivencia de la colonia.

Se utilizan varios métodos para medir la frecuencia de desoperculado-operculado. Algunos estudios registran el porcentaje de ácaros eliminados sin extraer la pupa en experimentos de infestación artificial, si bien estudios más recientes utilizaron la ausencia de seda de protección en la parte interna del opérculo como marcador de este comportamiento, ya que

la falta de seda indica que la célula ha sido abierta y luego sellada por las obreras.

Comportamiento higiénico con la cría muerta

Evalúa la eliminación de la cría congelada o pinchada (*pin test*) por las obreras adultas, lo cual se utiliza como indicador de la eliminación de cría infestada de varroa, siendo este segundo método menos exigente en términos de material y tiempo. El grado de comportamiento higiénico de una colonia se mide como tasa de eliminación de pupas muertas por las obreras adultas tras un cierto tiempo. Ambos métodos son similares en efectividad para cuantificar el comportamiento higiénico, con correlaciones que oscilan entre 0,54 y 0,96 obtenidas en distintos estudios comparativos. La elección de uno u otro método depende de la facilidad de aplicación, pues el resultado de la selección sería independiente del método usado.

Reducción de la duración de la etapa posoperculado

La duración de la etapa posoperculado indica el tiempo de que dispone el ácaro para reproducirse. Se busca obtener etapas cortas con el ánimo de reducir el número de descendientes del ácaro producidos por la hembra fundadora en cada ciclo reproductivo. Tras el sellado de las celdas de obreras, se controla la duración de la etapa posoperculado en intervalos de tiempo cortos, bien en la colmena o en una incubadora. La frecuencia de dichas observaciones determina la precisión de la evaluación de la duración del posoperculado. El método de la colmena ofrece la ventaja de incluir en el análisis el efecto que las compañeras de colmena tienen en el comportamiento, fisiología y dinámica de la colonia, así como del ambiente de la colmena.

Despioje

Es la capacidad que tienen las obreras de eliminar y potencialmente herir y matar ácaros que están infestando a la propia abeja o a las compañeras de colonia. En el laboratorio se cuantifica la proporción de ácaros caídos de obreras adultas y también de ácaros heridos. Puede medirse asimismo en el campo donde, debido a la presencia de mortalidad natural del ácaro, solo puede registrarse la cantidad de ácaros heridos. En el campo el despioje se evalúa muestreando los ácaros que caen de la colonia sobre la placa del fon-

do sanitario que es inaccesible a las abejas mediante una malla. Se recogen los ácaros y se registran los daños corporales tales como patas faltantes o heridas en el escudo. El porcentaje de ácaros dañados se utiliza como indicador de la capacidad de despioje de la colonia.

Nivel de infestación por varroa

Es un fenotipo que incluye el efecto acumulado de los caracteres de resistencia mencionados anteriormente, y por ello el nivel de infestación de una colonia puede ser la base de la selección. Puede ser evaluado mediante medidas de la tasa de infestación obtenidas por el lavado de los ácaros de abejas adultas o por la inspección de celdas de cría, y también por conteos de ácaros en el exterior de las abejas (varroa forética) o muestras de cría. Otra posibilidad es medir la tasa de crecimiento de la población de ácaros, por ejemplo entre la primavera y el final del verano.

Variabilidad de los caracteres medidos

Para lograr una selección eficaz, la medida de los caracteres debe ser precisa y estable en el tiempo, lo cual permitirá una estimación fiable de los valores de cría de la colonia en cualquier momento. Por desgracia, es algo que no se da en los caracteres que se miden, pues se ven afectados por un elevado número de factores de la colonia, ambientales, de manejo y capacidad reproductiva de la varroa. Las evidencias experimentales que se tienen son numerosas, por lo que en los próximos párrafos solo citaremos algunas.

La cantidad de cría de una colonia influye directamente los niveles de infestación. El enjambrado y las fluctuaciones en la producción de cría hacen variar la población de la colonia y el nivel de infestación, lo cual influye en la expresión de VSH. Por su parte, MNR se ve influido por la capacidad reproductiva del ácaro que entra en la celda y por caracteres de la pupa específicos de la colonia.

La expresión de los caracteres de resistencia puede fluctuar según el nivel de infestación de la colonia. El número de descendientes por cada ácaro puede descender cuando crece el nivel de infestación. Además, la amplitud y el tiempo de aparición de los picos de infestación pueden variar entre colonias, incluso dentro del mismo apiario, lo cual dificulta el establecimiento del momento óptimo para registrar la infestación y comparar valores obtenidos en diferentes colonias.

La temperatura y la humedad son probablemente los factores ambientales más importantes en la expresión de los caracteres de resistencia. Las tasas de crecimiento de la infestación registradas temprana o tardíamente en la estación de cría están correlacionadas negativamente con la temperatura y positivamente con la humedad relativa. El despioje se ve afectado también por las condiciones climáticas, siendo menor en primavera que en verano.

La disponibilidad de recursos afecta al comportamiento higiénico, que se expresa más frecuentemente cuando dicha disponibilidad es alta. Así, MNR fue menor en periodos de gran disponibilidad de polen. Como contraste, en periodos de escasez de polen que originan deficiencia proteica, se produce eliminación de las crías por canibalismo, lo cual sesga la medida de VSH.

Otro factor a tener en cuenta sería las variantes y la patogenicidad de los virus que padecen las colmenas. A modo de ejemplo, se ha conjeturado que el virus de la parálisis israelí manipula el comportamiento de las abejas dependiendo del contexto social.[21]

Repetición de las medidas

La realización de varias medidas de un carácter de resistencia a lo largo del ciclo productivo de las abejas podría aumentar la confiabilidad de nuestras estimaciones. La repetibilidad (correlación entre medidas repetidas de un carácter) es a menudo entre baja y media. Oscila entre 0 y 0,4 para MNR, entre 0,21 y 0,33 para el comportamiento higiénico con la cría muerta, mientras que reoperculado y despioje están en un rango ligeramente superior (0,35 y 0,48 respectivamente).

Cuando la repetibilidad es baja nos hace dudar de las mediciones que se hacen una sola vez y se debe buscar la mejor manera de combinar las medidas múltiples. Una forma sería conocer los factores que influyen cada media y corregirlos adecuadamente, pero esto no es posible al no poder identificar en la práctica dichos factores. Dada esta situación, la medición de los caracteres debe hacerse cuando tengan el mayor efecto sobre la supervivencia, por ejemplo durante el tiempo de producción o en abejas invernadas.

Heredabilidad

La medida precisa de los caracteres es muy necesaria, pero ello no garantiza el éxito de la selección. Los caracteres deben ser suficientemente heredables

para que exista respuesta a la selección contra la varroa. El conocimiento del valor de heredabilidad es variable según los caracteres. Solo disponemos de un valor estimado de heredabilidad para VSH y desoperculado-operculado, por lo que es difícil determinar si estos caracteres son relevantes para la selección de la resistencia a la varroa. En la tabla 10.1 (adaptada de Guichard *et al*. 2020) se observa que las heredabilidades varían fuertemente entre caracteres y dentro del mismo carácter. Un rasgo común fue el bajo número de colonias (muchas veces inferior a 100) que se controlaron para realizar la estimación. Esto hace que el valor de heredabilidad hallado sea muy impreciso (técnicamente se dice que tienen un alto error estándar, incluso superior al de la heredabilidad estimada) y no sabemos si realmente el carácter es heredable o no, es decir, si su valor de heredabilidad es real o es nulo. A modo de ejemplo, el carácter más estudiado, el comportamiento higiénico, ha mostrado heredabilidades que oscilan entre 0,02 y 0,65, lo cual nos hace sospechar que no en todas las poblaciones vamos a tener respuesta a la selección contra la varroa usando este carácter.

Carácter de resistencia	Número de estimaciones	Rango de valores de h^2
No reproducción del ácaro, MNR	3	0,06-0,61
Higiene específica contra la varroa, VSH	1	0,18
Desoperculado-operculado	1	0,11
Comportamiento higiénico con la cría muerta	18	0,02-0,65
Reducción de la etapa posoperculado	6	0,22-0,89
Despioje	3	0,00-0,71
Nivel de infestación por varroa	7	0,00-0,54

Tabla 10.1. Valores estimados de heredabilidad (h^2) de caracteres de resistencia a la varroa.

Relación de los caracteres de resistencia con la supervivencia de la colonia

La relación causal entre los caracteres de resistencia que se miden y el nivel de infestación o la tasa de supervivencia de las colonias no es siempre

conocida y ello nos lleva a no poder generalizar las observaciones hechas en la celda de cría o la abeja al fenotipo de la colonia. MNR se esperaría que hiciera decrecer el nivel de infestación de la colonia, si bien esto no se ha podido observar en todas las poblaciones. En cambio, el desoperculado-operculado, que no tiene impacto directo sobre la reproducción del ácaro en la celda, se ha encontrado asociado con la supervivencia de la colonia en varias poblaciones. Curiosamente, estos dos caracteres son los evaluados en el programa BeeBreed.

El comportamiento higiénico con la cría muerta (*pin test*) se sabe que está asociado con la resistencia al pollo escayolado y la loque americana, pero su efecto en la eliminación de la varroa no está garantizado, aunque se han observado correlaciones positivas entre ambos caracteres en varias poblaciones de abejas. Además, el comportamiento higiénico se estimularía en casos de alto nivel de infestación, cuando sería demasiado tarde para favorecer la supervivencia de la colonia. Por ello se recomienda que este carácter se utilice para preseleccionar colonias, siendo necesaria la medida de otros caracteres más específicos para valorar el potencial de resistencia de una determinada población.

Cuando el despioje se mide como número de varroas heridas que caen, algunas deformaciones del escudo dorsal pueden ser propias del desarrollo del ácaro y no efecto de la mandíbula de las abejas. De forma similar, la falta de patas puede ser consecuencia de la descomposición *post mortem* y no del comportamiento defensivo de las abejas hacia la varroa. En ambos casos podemos sobreestimar la eficacia del despioje.

Respecto a acortar la duración de la etapa posoperculado, los efectos no han sido concluyentes en distintos estudios. Un tiempo más corto de desarrollo puede dar como resultado más ciclos de cría por año, pero esto iría asociado con un mayor número de generaciones del ácaro. Asimismo, se podría obtener por selección una reducción del 17 % de la duración de la etapa, pero esto podría verse compensado por un alargamiento de la misma debido a los efectos fisiológicos del parasitismo.

En conclusión, podemos decir que, dada la variabilidad en la intensidad de la relación entre el carácter de resistencia y la supervivencia de la colonia, el mayor desafío de los programas de selección contra la varroa es definir los caracteres más relevantes a seleccionar en una determinada población.

ESTRATEGIAS DE SELECCIÓN

La selección genética de abejas con mayor resistencia a la varroa sería beneficiosa para la apicultura y reduciría la dependencia de los acaricidas. En el apartado anterior se han analizado los caracteres de resistencia y asimismo su componente hereditario, sentando las bases para programas de mejora tal y como se describieron en un capítulo anterior, aunque existen programas alternativos como son los que vamos a comentar en primer lugar.

Selección de los supervivientes de colonias no tratadas (*Bond test*)

Implica infestar las colonias en condiciones de aislamiento de otras colonias, no tratarlas y recuperar aquellos reproductores que hayan sobrevivido. Es un planteamiento arriesgado, aún sin entrar en los problemas de ética y bienestar que origina, pero se ha desarrollado con éxito en Francia y en Suecia.

En otros casos no hubo intervención humana y las poblaciones desarrollaron resistencia o tolerancia natural a la varroa por sí mismas: solo se reprodujeron las abejas resistentes. El caso conocido más antiguo fue el de la población de abejas europeas llevadas al este de Rusia a partir de la mitad del siglo XIX, las cuales entraron en contacto con *A. cerana* y podrían ser resistentes al ácaro por selección natural. Asimismo, en el oeste y el sudeste de Francia existen pequeñas poblaciones silvestres de abejas que repoblaron el área tras haber sido casi destruidas en la primera invasión de la varroa partiendo de los pocos individuos que quedaron. Colonias semejantes se han encontrado también en Arnot Forest, en el nordeste de los Estados Unidos.

Por otra parte, se ha visto que las colonias de abejas resistentes a la varroa tienen características poco adecuadas para la producción apícola, como la enjambrazón frecuente, tamaño reducido de la colonia y baja productividad. Como contrapartida, contribuyen a la diversidad genética de la especie y a la biodiversidad al participar en la polinización de áreas donde no están presentes las abejas melíferas. Además, esas colonias pueden ser buenos modelos para estudiar los mecanismos de una relación estable entre la abeja y la varroa y con ello caracterizar los fenotipos específicos que puedan seleccionarse como soporte a las actividades apícolas.

Selección a partir de datos de la práctica apícola

Para obtener respuesta a la selección por resistencia a la varroa pueden utilizarse los métodos que se describieron en el capítulo 6, en particular aquellos más sofisticados que implican la evaluación BLUP. Esta metodología se ofrece, como hemos visto, en la plataforma BeeBreed. No obstante, para que un programa sea efectivo debe basarse en caracteres de fácil medida, no demasiado tediosos o poco prácticos para el apicultor y, en definitiva, no excesivamente costosos. Estas características son fundamentales para ser aceptados por los apicultores que quieran iniciar un programa de mejora. Desafortunadamente no es el caso para la mayor parte de los caracteres de resistencia que hemos descrito. Otro problema es la aparente debilidad de las relaciones entre la expresión de los caracteres de resistencia y la supervivencia de las colonias ya comentada. Esta debilidad puede limitar el alcance del objetivo de selección, esto es, aumentar la supervivencia de las colonias.

Además de resistentes a la varroa, las colonias seleccionadas deben ser productivas. Abejas naturalmente resistentes importadas de Rusia a Alemania mostraron menor producción de miel, menor tamaño de colonia, menos calma y mayor comportamiento defensivo que las del control, lo cual hizo que no se recomendara este material importado a los apicultores alemanes.

La relación negativa entre caracteres de resistencia y de producción también se ha descrito como resultado de la selección contra la varroa: líneas seleccionadas por VSH presentaron peores patrones de cría, colonias seleccionadas por MNR fueron de menor tamaño y, finalmente, en una población alemana seleccionada por comportamiento higiénico y despioje se observó menor tamaño de la colonia, abejas menos calmadas y ligera menor producción de miel en primavera que en la población control no seleccionada.

Consideraciones a tener en cuenta

A partir de todo lo que hemos comentado en párrafos anteriores, cuando se quiere establecer un programa de selección contra la varroa debemos recordar como hechos importantes:

1. La expresión de los caracteres de resistencia está influida por efectos ambientales incontrolables, lo cual hace que el éxito de un programa de selección dado no pueda ser replicado en otras circunstancias.

2. Las limitaciones prácticas en la medida de los caracteres pueden hacer el proceso de selección tedioso y con ello limitar una eficiente aplicación en la práctica apícola.
3. En los programas de selección por resistencia a la varroa debe hacerse un seguimiento de la evolución de los demás caracteres productivos y de comportamiento.
4. La selección de caracteres productivos y de comportamiento ha sido exitosa incluso con métodos de selección elementales. En cambio, la selección de la resistencia a la varroa es mucho más compleja y desafiante y probablemente deberíamos reconsiderar la relevancia de los caracteres de resistencia medidos.

APORTACIONES «ÓMICAS» A LA SELECCIÓN POR RESISTENCIA A LA VARROA Y LA SUPERVIVENCIA DE LAS COLONIAS

Cuando hablamos de «ómicas» nos referimos a técnicas que detectan variabilidad en el genoma, principalmente SNP (genómica), en la expresión de los genes a través del ARN (transcriptómica) y en la abundancia de proteínas (proteómica). El objetivo es identificar marcadores que puedan ser utilizados en la selección y que permitan comprender los mecanismos moleculares en los que subyace la resistencia a la varroa y la supervivencia de las colonias.

Genes que sustentan la resistencia a la varroa

Aunque los marcadores de resistencia a la varroa encontrados en los estudios realizados hasta la fecha son distintos, las funciones asociadas con los distintos marcadores presentan una cierta coherencia entre las diferentes poblaciones fenotipadas. Estos marcadores están distribuidos por todo el genoma (figura 10.4, tomada de Mondet *et al.*).[22] De forma general, las funciones asociadas a la sensibilidad neuronal, la transmisión de señal, la percepción sensorial, olfato, actividad transportadora, procesos metabólicos y fosforilación oxidativa se han relacionado con VSH y el comportamiento higiénico. Esto sugiere que las funciones neuronales y las rutas olfativas juegan un papel clave como modeladores del comportamiento de resistencia a la varroa, muy probablemente debido a la potenciación de capacidades

para detectar la cría infestada. La coherencia de los resultados observados, aún a pesar de las diferentes poblaciones y metodologías usadas (técnicas genómicas, tejidos estudiados, etc.) es muy notable y demuestra una fuerte relación entre dichas funciones biológicas y la resistencia a la varroa medida mediante VSH y comportamiento higiénico.

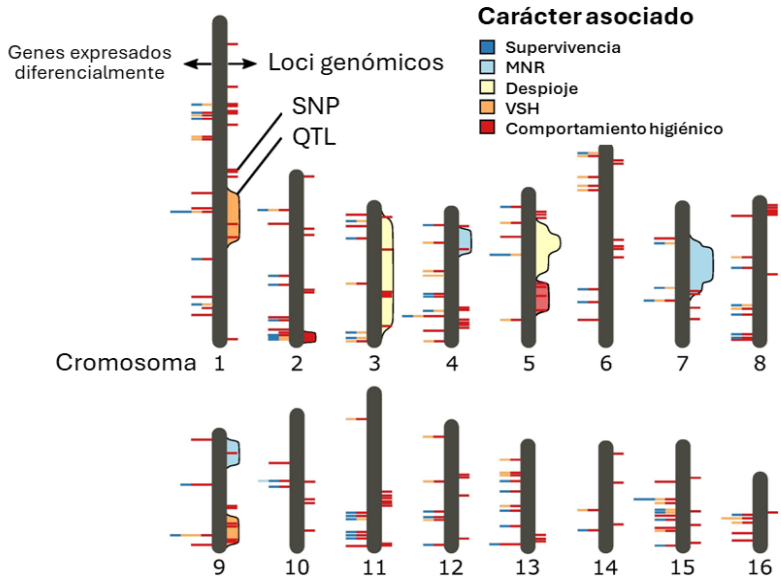


Figura 10.4. Regiones genómicas identificadas en estudios genómicos y transcriptómicos. Sobre cada uno de los 16 cromosomas se muestra la localización aproximada de los marcadores. QTL se refiere a una región genómica asociada con el carácter. Fuente: Mondet *et al.* (2020).

Por otra parte, en un experimento reciente se seleccionaron colonias de abejas con bajo y alto crecimiento de la población de varroa. Ello permitió estudiar el autodespioje —ligero *vs* intenso— entre genotipos extremos, obteniendo cuatro categorías en las que se estudió la expresión génica y la carga viral del cerebro de las abejas. Se encontraron genes de cuatro proteínas ligadas al olfato y un receptor gustativo que presentaban expresión diferencial. Este hecho sugiere una posible relación entre dichos genes y la percepción de cuerpos irritantes que estimulan el autodespioje. Además, las abejas de la línea de bajo crecimiento de varroa mostraron menores niveles de virus de parálisis crónica (CBPV) y de las alas deformes (DWV-A), en comparación con la línea con alto crecimiento de varroa.[23]

Selección asistida por marcadores (*marker assisted selection* o *MAS*)

Otra posible utilidad de los marcadores genómicos es aumentar la frecuencia del alelo favorable del marcador, entendiendo como alelo favorable aquel relacionado con un incremento de la resistencia. Este procedimiento requiere un trabajo de fenotipado y genotipado previo que debe realizarse dentro de las poblaciones. Debido a la alta frecuencia de recombinación que se observa en *A. mellifera*, no es fácil encontrar en distintas poblaciones que el alelo asociado con la resistencia sea el mismo. En una población de abejas italianas se encontró un alelo de un determinado marcador que estaba asociado con el comportamiento VSH. Cuando este estudio se hizo en una población de abejas rusas, el alelo que estaba asociado con una alta actividad VSH en la población italiana estuvo asociado en cambio con una menor actividad en la población rusa.[24]

La aplicación de la selección asistida por marcadores necesitaría la validación de las asociaciones en distintas poblaciones, es decir, se debería encontrar marcadores alélicos fiables que pudieran ser utilizados en distintas poblaciones. Es muy probable que no exista un alelo que tenga el mismo efecto en todas las poblaciones, ya que estas han evolucionado de forma divergente en lo que se refiere a resistencia a la varroa, y por ello la selección asistida por marcadores debería hacerse dentro de cada población. Esta idea sería coherente con el hecho de que los resultados de los estudios ómicos presenten un pobre solapamiento.

Por otra parte, los estudios proteómicos se están haciendo cada vez más accesibles en términos técnicos y económicos. En este sentido, en Canadá han desarrollado un panel de biomarcadores que incluye 13 proteínas (nueve asociadas con el comportamiento higiénico, dos con VSH y dos con el despioje) y han demostrado que usando este panel como criterio de selección se obtendrían abejas resistentes a la varroa con una supervivencia semejante a la de abejas seleccionadas por comportamiento higiénico medido tras congelar la cría; además, la producción de miel no se vería afectada.[25] Estos resultados, como en el caso de los marcadores genómicos, deberían validarse en otras poblaciones antes de incluir los valores proteómicos en programas de selección concretos.

RESUMEN

- La varroosis, causada por el ácaro *Varroa destructor*, es el principal causante de la pérdida de colonias de abejas, superando a otros agentes patógenos como virus, bacterias y hongos. La lucha genética contra la varroa es la más estudiada y ofrece la posibilidad de actuar sobre la resistencia o tolerancia con herramientas genéticas.
- La varroa tiene su origen en el sudeste de Asia y mudó desde su hospedador original *Apis cerana* a *Apis mellifera* en los comienzos del siglo XX, cuando esta última se llevó al este de Rusia y entraron en contacto ambas especies. Posteriormente se diseminó globalmente debido al comercio de reinas.
- A diferencia de *A. cerana*, donde la reproducción del ácaro está limitada a la cría de zánganos, en *A. mellifera* la varroa parasita también la cría de obreras, causando debilitamiento de la colonia y sirviendo como vector de virus devastadores, como el de las alas deformes.
- La varroa hembra entra en la celda larvaria de la abeja uno o dos días antes del operculado, pone su primer huevo a los tres días y continúa poniendo un huevo cada 30 h. El macho eclosiona primero y espera para aparearse con las hembras hermanas antes de la emergencia de la abeja obrera. Esta emergencia se produce a los 12 días, y con la abeja emergida se van una o dos varroas, así como la fundadora, que posteriormente comienzan de nuevo el ciclo.
- Las estrategias de control incluyen tratamientos con acaricidas sintéticos (que pueden dejar residuos y generar resistencia) o ácidos orgánicos (con posibles efectos colaterales negativos sobre las abejas).
- Una alternativa sostenible recientemente aprobada en los Estados Unidos (septiembre de 2025) es la tecnología de interferencia por ARN, que reduce la supervivencia y fertilidad de la varroa al silenciar en esta la expresión del gen de la proteína calmodulina.
- La aplicación repetida de tratamientos antivarroa con amitraz ha llevado emparejada la aparición de resistencias de la varroa a dicho producto. Esta resistencia se ha asociado al receptor de la octopamina, un neurotransmisor específico de los artrópodos.
- La selección de líneas de abejas resistentes, inspirada en la resistencia natural de subespecies africanas y abejas africanizadas, busca reducir la

dependencia de tratamientos químicos favoreciendo caracteres que potencien la supervivencia.

- La selección contra la varroa comenzó en los años ochenta en Europa y los Estados Unidos, pero aún no hay evidencias de un equilibrio sostenible a gran escala entre el parásito (varroa) y el hospedador (nuestras abejas) que merme la pérdida de colonias debido en parte a la complejidad de factores que influyen en la infestación y el control.
- Los principales caracteres de resistencia estudiados genéticamente son: la no reproducción del ácaro (MNR), la higiene específica contra la varroa (VSH), el desoperculado y posterior operculado, el comportamiento higiénico con la cría muerta (*pin test*), la reducción de la duración de la etapa posoperculado, el despioje y el nivel de infestación por varroa.
- La expresión y medición de los caracteres de resistencia es inestable y se ve afectada por factores ambientales, de manejo, cantidad de cría de la colonia y potencial reproductivo de la varroa.
- La repetibilidad de las medidas de los caracteres de resistencia (correlación entre medidas repetidas) es baja a media (oscila, por ejemplo, entre 0 y 0,4 para MNR y 0,21 y 0,33 para el comportamiento higiénico con la cría muerta), lo que genera dudas sobre las mediciones únicas.
- Las heredabilidades de los caracteres varían ampliamente (por ejemplo, la del comportamiento higiénico oscila entre 0,02 y 0,65), y la baja cantidad de colonias controladas hace que estas estimaciones sean en general imprecisas, lo cual genera incertidumbres sobre la eficacia de la selección.
- Las funciones asociadas con la resistencia a la varroa, particularmente VSH y el comportamiento higiénico, a menudo se relacionan con la sensibilidad neuronal, la transmisión de señal y las rutas olfativas que potenciarían la capacidad para detectar cría infestada.
- Un inconveniente en la selección asistida por marcadores (MAS) es que el alelo favorable para la resistencia en una población puede no serlo en otra, haciendo necesaria la validación de las asociaciones en distintas poblaciones.

Notas

1 González González S, Caja G, Giménez Candela T, *et al.* Problemas e indicadores para la valoración del bienestar en colmenas y abejas de la miel. *Actas 10 Congreso Nacional de Apicultura*, p. 103 (2022)

2 Formato G, Giannottu E, Lorenzi V, *et al.* Definition and identification of honey bee welfare practices within the five domains framework for sustainable beekeeping. *Appl Sci* 14, 11902 (2024)

3 Gonell F, Pitarch M, Gómez-Pajuelo A. Buenas prácticas en sanidad y alimentación de las colmenas. (2025, 4ª ed.) https://pajueloapicultura.com/wp-content/uploads/2025/09/Buenas-practicas-en-sanidad-y-alimentacion._original_4a-edicion-2025_prova-5.1.pdf

4 Dietemann V, Pflugfelder J, Anderson D, *et al. Varroa destructor*: research avenues towards sustainable control. *J Apic Res* 51(1), 125-132 (2012)

5 Traynor KS, Mondet F, de Miranda JR, *et al. Varroa destructor*: a complex parasite, crippling honey bees worldwide. *Trends Parasitol* 36(7), 592-606 (2020)

6 Wilfert L, Long G, Leggett HC, *et al.* Deformed wing virus is a recent global epidemic in honeybees driven by *Varroa* mites. *Science* 351(6273), 594-597 (2016)

7 https://www.outbreak.gov.au/current-outbreaks/varroa-mite, acceso el 20/10/2025

8 Ramsey SD, Ochoa R, Bauchan G, *et al. Varroa destructor* feeds primarily on honey bee fat body tissue and not hemolymph. *Proc Natl Acad Sci USA* 116(5), 1792-1801 (2019)

9 McGruddy RA, Smeele ZE, Manley B, *et al.* RNA interference as a next-generation control method for suppressing *Varroa destructor* reproduction in honey bee (*Apis mellifera*) hives. *Pest Manag Sci* 80(9), 4770-4778 (2024)

10 Bortolin F, Rigato E, Perandin S, *et al.* First evidence of the effectiveness of a field application of RNAi technology in reducing infestation of the mite *Varroa destructor* in the western honey bee (*Apis mellifera*). *Parasit Vectors* 18(1), 28 (2025)

11 https://www.epa.gov/pollinator-protection/epa-registered-pesticide-products-approved-use-against-varroa-mites-bee-hives, acceso el 20/10/2025

12 Ziegelmann B, Abele E, Hannus S, *et al.* Lithium chloride effectively kills the honey bee parasite *Varroa destructor* by a systemic mode of action. *Sci Rep* 8(1), 683 (2018)

13 Caja G, Elhadi A, Blanch J, *et al.* Uso del cloruro de litio para el control por vía sistémica de varroosis en abejas en condiciones de campo españolas. *Actas XXI Jornadas sobre Producción Animal* de AIDA, p. 222 (2025)

14 Esmaeily M, Sevin S, Begna T, *et al.* Behavioral and molecular disruptions in honey bees induced by lithium chloride exposure. *Sci Rep* 15(1), 37439 (2025)

15 Hernández-Rodríguez CS, Moreno-Martí S, Emilova-Kirilova K, *et al.* A new mutation in the octopamine receptor associated with amitraz resistance in *Varroa destructor*. *Pest Manag Sci* 81(1), 308-315 (2025)

16 Guichard M, Dietemann V, Neuditschko M, *et al.* Advances and perspectives in selecting resistance traits against the parasitic mite *Varroa destructor* in honey bees. *Genet Sel Evol* 52(1), 71 (2020). [Esta publicación y la de Mondet *et al.* han sido utilizadas extensamente para la confección del presente capítulo.]

17 Le Conte Y, Meixner MD, Brandt A, *et al.* Geographical distribution and selection of European honey bees resistant to varroa destructor. *Insects* 11(12), 873 (2020)

18 Mondet F, Beaurepaire A, McAfee A, *et al.* Honey bee survival mechanisms against the parasite *Varroa destructor*: a systematic review of phenotypic and genomic research efforts. *Int J Parasitol* 50(6-7), 433-447 (2020)

19 McGruddy *et al.* (2024) *op. cit.*

20 Reams T, Rangel J. Understanding the enemy: a review of the genetics, behavior and chemical ecology of *Varroa destructor*, the parasitic mite of *Apis mellifera*. *J Insect Sci* 22(1), 18 (2022)

21 Geffre AC, Gernat T, Harwood GP, *et al.* Honey bee virus causes context-dependent changes in host social behavior. *Proc Natl Acad Sci* 117(19), 10406-10413 (2020)

22 Mondet *et al.* (2020) *op. cit*

23 Morfin N, Harpur BA, De la Mora A, *et al.* Breeding honey bees (*Apis mellifera* L.) for low and high *Varroa destructor* population growth: Gene expression of bees performing grooming behavior. *Front Insect Sci* 3, 951447 (2023)

24 Tsuruda JM, Harris JW, Bourgeois L, *et al.* High resolution linkage analyses to identify genes that influence *Varroa* sensitive hygiene behavior in honey bees. *PLoS One* 7, e48276 (2012)

25 Guarna MM, Hoover SE, Huxter E, *et al.* Peptiiode biomarkers used for the selective breeding of a complex polygenic trait in honey bees. *Sci Rep* 7(1), 8381 (2017)

11

Las bacterias buenas de las abejas

La relevancia de los sistemas microbianos para la producción y la salud de nuestros animales domésticos es ampliamente reconocida en la actualidad. Un microbioma estable (conjunto completo de microorganismos que viven en un entorno específico incluyendo todos sus genes y sus interacciones con el hospedador y el ambiente) está intrínsecamente asociado con la salud de las abejas: ayuda a digerir los alimentos, detoxifica moléculas dañinas, suministra nutrientes esenciales, da protección contra otros agentes patógenos invasores y asimismo modula el desarrollo de inmunidad innata. Además, afecta a vías de desarrollo claves como la que regula el comportamiento alimentario y la ganancia de peso, el aprendizaje olfativo y la adquisición de memoria.

Por otra parte, se ha demostrado el valor potencial de los datos de la microbiota (comunidad de microorganismos) a efectos de aumentar la precisión de la predicción de caracteres complejos, entre otros la obesidad en humanos y la eficiencia alimentaria en vacas lecheras y cerdos. Por ello, combinar la información del genoma del hospedador con la información de su microbiota es la siguiente etapa natural para mejorar la predicción de caracteres complejos como el comportamiento, la producción y la resistencia a enfermedades, razón por la cual esta metodología está recibiendo mucha atención en los últimos años en las distintas especies ganaderas,[1] aunque todavía no en las abejas. Otra aplicación de futuro es la modificación del microbioma a efectos de mejorar la producción y la salud de las abejas, campo en continuo desarrollo. En este capítulo se hará una revisión de lo que se conoce sobre el microbioma y más específicamente sobre la microbiota de las abejas, cuya composición, funciones y factores que la afectan han sido estudiados en los últimos años,[2,3] así como de las posibles aplicaciones derivadas de este conocimiento.

DETECCIÓN DE LAS COMUNIDADES BACTERIANAS

La microbiota incluye distintos grupos de microorganismos como bacterias, arqueas, protistas, hongos y virus. No obstante, los estudios de microbiota se han centrado principalmente en las bacterias. Los estudios microbiológicos tradicionales —ya desde los tiempos de Pasteur— se han basado en el cultivo y aislamiento en laboratorio de cepas de microorganismos que se caracterizaban por su morfología o sus propiedades metabólicas y bioquímicas. No obstante, muchos de dichos microorganismos no pueden ser cultivados en el laboratorio o bien requieren condiciones especializadas que todavía se desconocen, lo que hacía imposible su identificación. La solución a este problema vino de la mano de las técnicas de secuenciación del ADN. El uso de estas técnicas permitió saber que las bacterias cultivadas no eran más que el 1 % de las especies que realmente existían en un determinado ambiente. Otra técnica clave fue la hibridación *in situ* por fluorescencia (FISH), la cual permitió identificar en qué puntos del intestino de las abejas se encontraban los distintos microorganismos.

El ADN de un homogeneizado de abeja puede fragmentarse en segmentos muy pequeños que luego se secuencian y ensamblan (se hace una secuencia única a partir de secuencias con bases solapadas). Una parte de estos fragmentos corresponde a sus bacterias intestinales y permite identificar las diferentes especies bacterianas. No obstante, la tecnología más utilizada para estimar la diversidad biológica y verificar identidades bacterianas es el estudio del gen del ARN ribosómico 16S (ARNr 16S). Este ARN forma parte de la subunidad menor del ribosoma bacteriano. Está presente en todas las células bacterianas y proporciona un código de barras molecular que permite determinar cualquier taxón (grupo de microorganismos relacionados). Frente a las técnicas tradicionales de cultivo en laboratorio presenta la ventaja de que puede estudiarse el genoma de cada elemento de la microbiota (es decir, el metagenoma) de un determinado ambiente, como el suelo, el agua o, en nuestro caso, el intestino de una abeja, así como las interrelaciones entre los grupos de bacterias, más allá de su sola identificación.[4]

El gen que codifica el ARNr 16S es un componente altamente conservado de los genomas bacterianos, pero también contiene regiones que varían y pueden discriminar entre géneros y especies. Con el fin de detectar esta variabilidad se suelen utilizar las regiones V3-V4 y V1-V2, dependiendo del objetivo del estudio. Para determinar la comunidad microbiana del intestino de una abeja se extrae ADN y se amplifican (se obtienen millones de copias) los genes ARNr 16S presentes en la muestra a través de una reacción en

cadena de la polimerasa (PCR). Acto seguido se realiza la secuenciación (Illumina®, Oxford Nanopore Technologies® o PacBio® entre otros sistemas). Una vez obtenida la secuencia se utilizan técnicas bioinformáticas para comparar el resultado con las secuencias identificadas previamente que se encuentran en bancos de datos de disposición pública.[5] Entre estos bancos cabe citar SILVA, Greengenes, Human Microbiome Project (HMP) y Mass Identification of Metagenomics tests (MIMt).

COMUNIDADES BACTERIANAS DE LAS ABEJAS

La microbiota de las abejas presenta similitudes con la de otras especies ganaderas, pero es mucho más simple. El intestino de obreras adultas contiene una microbiota especializada dominada por solo nueve grupos de especies bacterianas, cada uno de los cuales representa una serie de cepas bacterianas relacionadas. Se trata de bacterias anaerobias (intolerantes a los niveles de oxígeno atmosférico) cuya transmisión se produce mediante interacciones sociales entre las abejas dentro de la colmena.

Composición de las comunidades

Cinco son las especies o grupos de especies que componen el núcleo de la microbiota de la abeja melífera (microbiota principal o *core microbiota*). Por orden de abundancia (cantidad de microorganismos generalmente estimada mediante PCR cuantitativa)[6] citaremos dos grupos de *Firmicutes*, *Lactobacillus*[7] y *Bombilactobacillus, Gilliamella apis*, *Snodgrassella alvi* y, en menor medida, el grupo *Bifidobacterium asteroides*. Menos abundantes son las especies *Frischella perrara*, *Bombella apis*, especies del grupo *Gluconobacter* y *Bartonella apis*. Estas especies menos abundantes están en nichos restringidos del intestino de la abeja (*F. perrara*) o bien pueden ser generalistas que se encuentran en el ambiente de la colmena (*B. apis* y *Gluconobacter*), lo que explica su baja frecuencia comparativa en el intestino de la abeja.

En conjunto, los cinco grupos de especies bacterianas y los cuatro miembros menos abundantes constituyen los miembros dominantes de la microbiota intestinal de las abejas de todo el mundo, con diferencias según la localización geográfica. Aunque puede haber otras bacterias, los nueve grupos bacterianos citados comprenden entre el 95 % y el 99 % de las bac-

terias de cada abeja, según los estudios basados en el gen ARNr 16S y del total del ADN. Estos grupos bacterianos se han adaptado a las condiciones vitales a la vez que lo hacían sus hospedadoras, las abejas, en un claro ejemplo de coevolución (evolución recíproca de dos especies que interactúan).[8]

Además de estos grupos bacterianos, pueden encontrarse bacterias ambientales del género *Fructobacillus* y bacterias patógenas oportunistas como *Serratia marcescens*, *Hafnia alvei* y otras enterobacterias, con baja abundancia.

Ubicación de las comunidades en el tracto intestinal

La composición de la microbiota del intestino de la abeja ha sido estudiada en profundidad en obreras y en menor medida en la reina, zánganos y el ambiente de la colmena. En el buche melario de una obrera se encuentran muy pocas bacterias (figura 11.1). El buche se encuentra en el abdomen, al final de un largo esófago que lo conecta con la probóscide, y se utiliza para el transporte de néctar para alimentar las larvas y la producción de miel. Es el nexo entre el ambiente floral y el ambiente de la colmena. El número reducido de bacterias del buche está integrado por bacterias que habitan el néctar y los materiales de la colmena como *Apilactobacillus kunkeei* y *Bombella apis*.

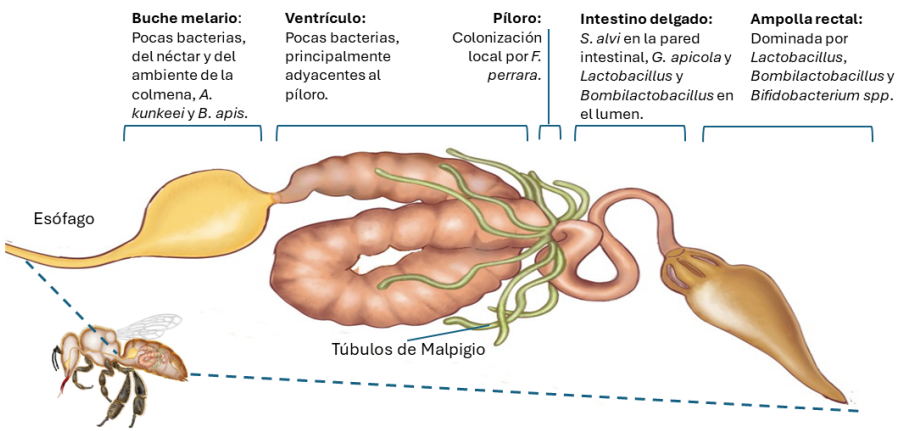


Figura 11.1. Bacterias que se encuentran en los distintos tramos intestinales de las obreras. Dibujos de Àlex Sirera.

También hay algunas bacterias en el ventrículo que funciona como estómago realizando la digestión y la absorción de alimentos. El ventrículo está

recubierto por una capa (membrana peritrófica secretada por las células epiteliales) que no provee un sustrato estable para la colonización bacteriana. Representa menos del 5 % de las bacterias intestinales y estas proceden principalmente del buche en su tramo inicial y del intestino delgado en su tramo final.

El ventrículo se une a la parte posterior del intestino mediante el píloro, una estrecha región que coincide con la evacuación de los desechos nitrogenados por los túbulos de Malpigio. *F. perrara* coloniza el píloro donde induce la formación de una costra de melanina, pigmento oscuro que es capaz de encapsular y matar microorganismos invasores y activar fuertemente el sistema inmunitario de la abeja.

Como contraste, la parte posterior del intestino está recubierta por una capa estable de cutícula y contiene una gran comunidad bacteriana. Se divide en dos regiones: el intestino delgado y la ampolla rectal, cada una de las cuales tiene una composición microbiana distinta. El intestino delgado, un tubo estrecho con seis pliegues longitudinales, alberga *S. alvi*, que forma una capa directamente en la pared intestinal sobre la cual se forma otra capa de *G. apis*. Estas especies bacterianas mantienen una relación simbiótica al aportar la segunda energía a partir de la fermentación de carbohidratos, que da ácidos grasos de cadena corta, mientras que *S. alvi* puede aportar aminoácidos, purinas y pirimidinas de ácidos nucleicos y algunas vitaminas del grupo B.[9]

La última región del intestino es la ampolla rectal. En ella se almacenan los desechos antes de la defecación y funciona reabsorbiendo agua y sales. Su comunidad microbiana supone en torno al 95 % de las bacterias de una obrera adulta. Está dominada por bacterias fermentadoras como *Lactobacillus*, *Bombilactobacillus* y el grupo *B. asteroides*, este con mucha menor abundancia. Los dos grupos de *Lactobacillus* pueden encontrarse también en el intestino delgado, pero son más abundantes en la ampolla rectal.

Hasta ahora no se ha podido determinar los mecanismos que permiten la colonización del intestino de la abeja, pero se ha visto que son prevalentes en el genoma de varias especies de bacterias intestinales genes implicados en la adhesión y la formación de biofilms (las capas antes citadas, es decir, una comunidad de bacterias que se adhieren a una superficie y se rodean de una matriz extracelular que ellas mismas producen).

Por otra parte, además de *A. mellifera*, otros corbiculados (con cesta del polen), como distintas especies de abejas y abejorros, albergan comunidades microbianas estables que incluyen la mayoría de los grupos de especies bacterianas que se acaban de citar.[10]

Comunidades de la colmena

Dos importantes componentes para la supervivencia de la colonia son la miel almacenada y el pan de abeja, que es la principal fuente de proteínas de las abejas adultas y sus larvas, compuesto de polen, miel y diversas enzimas añadidas por las abejas que transforman el producto a través de una fermentación láctica. Las dos especies dominantes son *A. kunkeei* y *B. apis*. Se trata de dos especies extremófilas que pueden superar las propiedades antisépticas de la miel. Cepas de *A. kunkeei* de los almacenes de alimento contienen secuencias de flores que se inocularían como resultado del pecoreo.

Variación con la edad, la casta y la estación

Las larvas más jóvenes carecen de bacterias, por lo que la colonización bacteriana en las distintas etapas del desarrollo se debe a las interacciones entre obreras adultas con larvas, obreras jóvenes, zánganos y la reina (figura 11.2).[11]

Las larvas son alimentadas por obreras durante su desarrollo. Los primeros días todas reciben jalea real, pero si van a ser obreras, pasan a ser alimentadas por pan de abeja (miel, néctar y polen). Estas interacciones pueden conducir a la acumulación de especies bacterianas de los materiales de la colmena en sus intestinos, así como de algunas especies que se encuentran en los intestinos de las abejas adultas. La composición y abundancia de estas especies bacterianas en este periodo no sigue un patrón definido (figura 11.3).

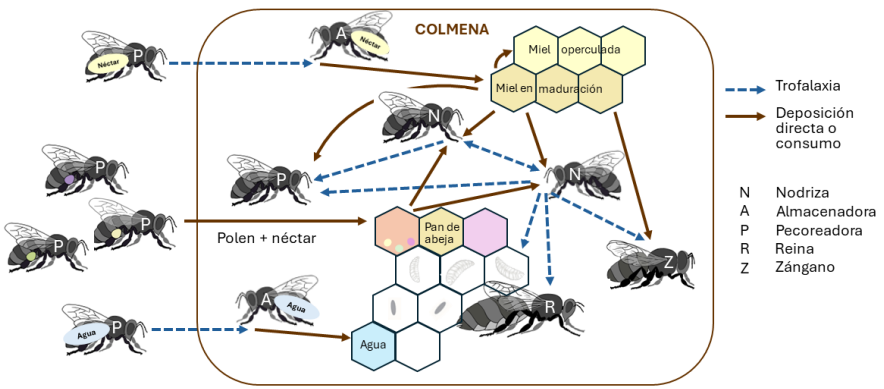


Figura 11.2. Interacciones que se producen entre larvas y abejas de distintas edades y castas dentro de la colmena. Dibujos de abejas de Àlex Sirera.

Durante la metamorfosis de larva a pupa y hacia abeja adulta el epitelio intestinal (capa interna del intestino) muda, de manera que las abejas que emergen no tienen bacterias o tienen muy pocas, pero adquieren la comunidad bacteriana normal en los primeros días de vida adulta por medio de la alimentación boca a boca (trofalaxia) entre abejas antes de salir al exterior de la colmena.

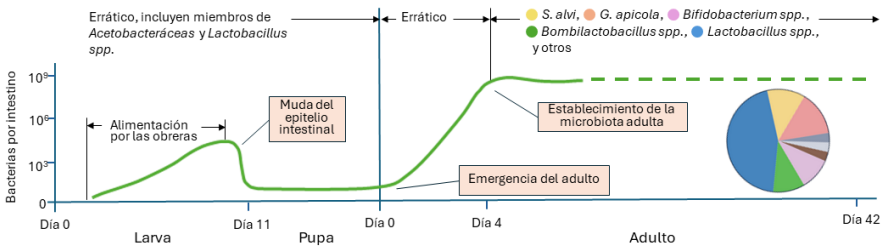


Figura 11.3. Comunidades bacterianas según la edad de la abeja.

Los perfiles de las comunidades microbianas de las reinas adultas muestran notables diferencias con los de las obreras. La microbiota de una reina está dominada a menudo por *B. apis* y el grupo *Gluconobacter*. Esta diferencia se debe a la especial fisiología y dieta de las reinas, que se alimentan exclusivamente con secreciones altamente nutritivas (jalea real) producidas por las obreras que las asisten. Por su parte, los zánganos tienen una microbiota más semejante a la de las obreras, aunque más variable y con alta abundancia de diversas especies de *Lactobacillus*. Las obreras adultas tienen un conjunto relativamente estable de especies bacterianas en su intestino en comparación con las reinas o los zánganos. No obstante, incluso obreras de la misma edad y de la misma colonia pueden albergar diferentes proporciones de bacterias de la microbiota principal.

En lo que respecta a la estación, las abejas de invierno tienen una carga bacteriana más alta que pecoreadoras y nodrizas, particularmente de *Bartonella* y la bacteria acética *Commensalibacter*, aunque menos bacterias oportunistas, y asimismo una menor diversidad de especies. Por otra parte, la dieta es responsable de parte de las diferencias observadas: la dieta con polen conlleva un incremento en el peso del intestino y la carga bacteriana en general, mientras que una dieta pobre en polen como la de las pecoreadoras hace decrecer la abundancia de *F. perrara* en su intestino.[12]

¿QUÉ FUNCIONES TIENE LA MICROBIOTA DE LAS ABEJAS?

En primer lugar hay que conocer qué no hacen las bacterias intestinales de las abejas: no intervienen directamente en la producción de miel. Se sabe que la enzima invertasa es utilizada por las abejas para transformar la sacarosa del néctar en glucosa y fructosa, azúcares simples que utilizan para obtener energía. Este proceso, llamado inversión, también ayuda a la conservación de la miel, ya que los azúcares invertidos son menos propensos a la cristalización y a la fermentación. Las abejas producen su propia invertasa, que es segregada por las glándulas hipofaríngeas de las obreras. Si no interviene la microbiota en la producción de la miel, sus funciones deben estar relacionadas con distintos aspectos de la fisiología y la salud de las abejas, tal y como se resume a continuación.

Papel en la nutrición y la detoxificación

La microbiota coloniza principalmente el intestino delgado y la ampolla rectal. Los nutrientes fácilmente accesibles como los azúcares del néctar y los aminoácidos del polen son procesados y absorbidos principalmente en el ventrículo, dejando entrar en el intestino delgado solo los materiales de la cubierta del polen (pectina y lignina) resistentes a una primera digestión. Estos materiales se juntan en el píloro con los productos de desecho nitrogenados de los túbulos de Malpigio.[13] La degradación de la cubierta del polen permite el acceso a las proteínas que contiene, aunque la medida en que dicha degradación contribuye a la nutrición de la abeja no se conoce en la actualidad. Por otra parte, el análisis genómico ha demostrado que miembros específicos de la microbiota (*Bifidobacterium*, *Bombilactobacillus*, *Gilliamella* y *Lactobacillus*) tienen capacidad para la digestión de polisacáridos y el transporte y metabolismo de los azúcares que se generan.

La proteína es a menudo limitada en las dietas de las abejas. La microbiota tiene el potencial de aportar nitrógeno reciclando los desechos que aportan los túbulos de Malpigio. Al comparar abejas con microbiota con otras en las cuales se les ha eliminado (mediante un tratamiento antibiótico o cría en condiciones asépticas), las primeras contienen una mayor cantidad de aminoácidos tanto en la parte final del intestino como en la hemolinfa. Esto se debe a que *S. alvi* y *G. apis* tienen genes para la utilización de urea y varias especies bacterianas poseen vías metabólicas completas para la biosíntesis de aminoácidos.

Las bacterias intestinales también juegan su papel en la desglicosilación (escisión de glucósidos) de compuestos cianogénicos y otros metabolitos secundarios de las plantas. Por ejemplo, el metabolismo completo de la amigdalina, un glucósido cianogénico que se encuentra en los almendros, es solo posible en presencia de la microbiota. Las enzimas de las abejas pueden metabolizar la amigdalina a prunasina que se acumula en el intestino si no hay microbiota. Cepas específicas de algunas especies microbianas metabolizan la prunasina y dan cianuro de hidrógeno, un compuesto químico tóxico para organismos aerobios. No se sabe si este metabolismo completo es tóxico para las abejas, pero parece que las concentraciones de amigdalina que se dan naturalmente en el néctar y el polen no afectan a la microbiota e incluso pueden prevenir la proliferación de parásitos en las condiciones de la colmena.

Papel en el desarrollo y el comportamiento

El desarrollo de la abeja implica ganancia de peso y cambios comportamentales que están ligados a la expresión de genes clave como los de la hormona juvenil, señalización de la insulina y vitelogenina. Estos cambios están influidos por la microbiota. Abejas cuya microbiota se eliminó experimentalmente presentaron una menor ganancia de peso e intestinos anormales, con elevada cantidad de oxígeno y nivel de pH. Estos cambios fueron originados por la ausencia de *S. alvi*, que reduce la cantidad de oxígeno, y por la producción de ácidos grasos de cadena corta por distintas especies de *Gilliamella* y otras bacterias fermentadoras.

Abejas carentes de microbiota mostraron asimismo supresión de la expresión de genes del desarrollo (vitelogenina y vía de la insulina), así como cambios en los niveles de prostaglandina y derivados de la hormona juvenil. En particular, *B. asteroides* eleva la concentración intestinal de esta última hormona que gobierna la transición de abeja nodriza a obrera pecoreadora.

En lo que respecta al comportamiento, se han utilizado ensayos de respuesta de extensión de la probóscide a estímulos gustativos u olfativos. Abejas con microbiota nativa completa respondieron mejor al estímulo con dosis bajas de sacarosa. Por otra parte, una microbiota completa está asociada con una mayor tasa de aprendizaje al actuar como mediadores los metabolitos de la hemolinfa, los cuales presentan mayores niveles en abejas con microbiota. Asimismo, abejas colonizadas con microbiota convencional aumentaron las interacciones cabeza-cabeza con las compañeras de colonia y exhibieron más

lazos sociales con compañeras de colmena en comparación con abejas sin microbiota. Una posible consecuencia de estos fenómenos es que la microbiota contribuye a la división en el trabajo en un insecto social como la abeja y está relacionada con la modulación de la intensidad pecoreadora.[14]

En el plano molecular, los transcriptomas (conjunto de moléculas de ARN o transcritos) de cerebro de abejas convencionales y abejas con monocolonias de *Bifidobacterium*, *Bombilactobacillus* o *Lactobacillus* exhibieron expresiones elevadas de genes relacionadas con funciones olfativas y genes que afectan la determinación de castas y el polietismo (variación del comportamiento según las diferentes edades).

Efectos sobre la salud de la abeja

Distintos experimentos han demostrado que la microbiota intestinal puede proteger a las abejas frente a agentes patógenos como bacterias oportunistas, hongos y virus ARN. Los mecanismos de protección son a menudo desconocidos, pero el aumento de la resistencia puede ser el resultado de la estimulación del sistema inmunitario innato, la competición por el espacio y/o los nutrientes, barreras físicas (biofilms) que protegen el intestino de la invasión de agentes patógenos o la producción de metabolitos antimicrobianos.

El sistema inmunitario innato de las abejas incluye tanto inmunidad humoral (anticuerpos) como celular. Ambos se inician con receptores que reconocen moléculas de la parte externa de la pared bacteriana (peptidoglicanos y lipopolisacáridos). La inmunidad humoral implica la producción de péptidos antimicrobianos (AMP) que circulan por distintas regiones corporales. Por su parte, la inmunidad celular incluye la fagocitosis, nodulación y encapsulación a menudo acompañadas por melanización.

Más allá de este conocimiento básico, los detalles sobre cómo la microbiota intestinal influye el sistema inmunitario no se conocen completamente. A pesar de ello se han descubierto algunos hechos sobre cómo las bacterias protegen a las abejas de distintos agentes patógenos, como vamos a ver a continuación.

Protección frente a otras bacterias patógenas

Las abejas con microbiota intestinal convencional muestran mayor supervivencia tras la exposición a enterobacterias patógenas oportunistas como *S. marcescens*, *H. alvei* y potencialmente *Escherichia coli*. *S. marcescens* es una

bacteria que puede matar obreras tras su ingestión o contagio mediante heridas. En contraste con los patógenos que afectan a las larvas, los que afectan a las obreras no son fácilmente visibles pues estas, cuando están enfermas, abandonan la colonia para evitar propagar la enfermedad, la cual podría causar la muerte de la colonia.

Paenibacillus larvae y *Melissococcus plutonius* son los agentes causales de la loque americana y la loque europea, respectivamente. Son patógenos de las larvas que pueden propagarse entre colmenas en el intestino de abejas adultas. Se ha visto que bacterias no pertenecientes a la microbiota principal y en baja abundancia en el intestino adulto, tal como *A. kunkeei*, pueden contribuir a la protección contra ambos tipos de loque.

Protección contra agentes patógenos eucariotas

Los organismos eucariotas están constituidos por células complejas que, a diferencia de los procariotas (por ejemplo, bacterias), tienen su ADN encerrado dentro de un núcleo y poseen diversos orgánulos membranosos. Las primeras evidencias de protección contra eucariotas se constataron en abejorros. Posteriormente se ha visto que *B. apis*, un simbionte asociado con las larvas de abeja, inhibe *in vitro* dos agentes patógenos fúngicos, *Beauveria bassiana* y *Aspergillus flavus*. El primero es un patógeno que afecta a muchas especies de insectos y se utiliza como agente de control biológico, mientras que el segundo causa la aspergilosis, la cual origina pequeñas momias (larvas secas deshidratadas) de aspecto calcáreo. La protección contra hongos es probablemente debida a metabolitos antifúngicos generados por la microbiota.

No está claro que la microbiota intestinal proteja contra *Nosema apis* y *Nosema ceranae*. El género fúngico *Nosema* es el parásito eucariota unicelular más común en las abejas. Invade el hospedador a través de la pared del ventrículo limitando la protección por las comunidades del intestino delgado y la ampolla rectal. La monocolonización con *S. alvi* ha mostrado alguna reducción de las esporas de *N. ceranae* e incrementado la supervivencia de las abejas, mientras que la disrupción de la microbiota utilizando antibióticos ha aumentado la carga de esporas. En sentido contrario, la infección por *N. ceranae* puede conducir por sí misma a un desequilibrio de la comunidad bacteriana intestinal.

Protección contra virus

Los virus ARN son comunes y afectan negativamente a las abejas. Se tiene experiencia limitada, pero esta sugiere que la microbiota del intestino juega su papel en la tolerancia a los virus. Así, abejas carentes de microbiota tienen menores tasas de supervivencia que las abejas convencionales cuando se exponen al virus de las alas deformes, aunque los títulos virales no se ven afectados en dichas abejas. El mecanismo de dicha tolerancia es desconocido.

IMPACTO DE LAS PRÁCTICAS APÍCOLAS Y AGRÍCOLAS

Las abejas se ven expuestas a menudo a compuestos agroquímicos utilizados en la cría apícola (antibióticos y acaricidas) o a pesticidas usados en la agricultura. Algunos pesticidas hacen daño a las abejas directamente o bien causan efectos subletales entre los que se incluye la disrupción de la microbiota.

Antibióticos y acaricidas

Los antibióticos se han usado para el tratamiento de infecciones larvarias como las loque europea y americana. Estos antibióticos, además, pueden causar impacto en la microbiota larvaria o adulta. La tetraciclina hace decrecer la abundancia de bacterias de la microbiota principal (*S. alvi*, *Bifidobacterium, Lactobacillus* y *Bombilactobacillus*) e incrementa las tasas de mortalidad dentro de la colmena y la susceptibilidad a *S. marcescens*. Por su parte, mezclas de penicilina y estreptomicina aumentan la susceptibilidad a *N. ceranae* y hacen disminuir la expresión de los AMP bajo condiciones de laboratorio. Por estas razones, además de por los residuos en miel y otros productos apícolas, los antibióticos deben ser evitados en apicultura.[15]

El uso de algunos acaricidas como timol y ácido oxálico, entre otros, también puede alterar la microbiota. El ácido oxálico inhibe el crecimiento *in vitro* de algunos *Lactobacillus* y reduce la riqueza de cepas en abejas adultas.

Agroquímicos encontrados por las pecoreadoras

En sus vuelos de recogida de néctar y polen las abejas están expuestas a agroquímicos como insecticidas, herbicidas y fungicidas utilizados para el

cultivo de las plantas. Las pecoreadoras los recogen, los llevan a la colmena y se van acumulando en los almacenes de alimento. Consecuencia de ello es la exposición a los mismos de larvas y abejas jóvenes.

Los insecticidas son directamente tóxicos, aunque también se han detectado efectos subletales y perturbaciones de la microbiota intestinal. Los neonicotinoides, insecticidas menos tóxicos para los mamíferos y la especie humana que otros utilizados anteriormente (organofosforados, piretroides), pueden afectar la diversidad microbiana, si bien los efectos pueden deberse a otros impactos en la fisiología de la abeja (apetito, supervivencia).

Algunos herbicidas tienen propiedades antimicrobianas. El glifosato inhibe una enzima que se requiere para la producción de aminoácidos esenciales en plantas y muchos microorganismos. También afecta a la microbiota principal, en particular a *S. alvi*, siendo este efecto dependiente de la dosis. La disrupción de la microbiota por exposición a glifosato impacta negativamente la respuesta humoral (AMP) y lleva a un aumento de la susceptibilidad a *S. marcescens*. Además, el glifosato tiene impacto negativo en la fisiología de la abeja, en concreto en los sistemas antioxidante y detoxificante, en la memoria y el aprendizaje y en el comportamiento, aunque se desconoce la medida en que esos efectos son directos o mediados por la microbiota intestinal.

Finalmente, el fungicida de contacto clorotalonil (prohibido en la UE desde 2020) puede perturbar las comunidades bacterianas de la abeja. Por su parte, la exposición crónica a la azoxistrobina, un fungicida de amplio espectro, impacta tanto a las comunidades bacterianas como fúngicas del intestino de la abeja y puede aumentar la abundancia relativa de *S. marcescens*.

Impacto de la nutrición en la microbiota

Está ampliamente documentado que la dieta afecta la composición de la microbiota intestinal en los animales. Las abejas experimentan una amplia variación en sus dietas debido a la variabilidad de la flora disponible y a la suplementación alimenticia por los apicultores. En este sentido, la suplementación con sacarosa rebaja la abundancia de las especies de la microbiota principal del intestino en relación con especies patógenas de *Serratia*. Por otra parte, abejas alimentadas con suplementos proteicos presentaron mayores comunidades en números absolutos, pero fueron menos diversas, menos equilibradas y con más bacterias atípicas como estreptococos y estafilococos.

Respecto a abejas alimentadas con polen multifloral, las que recibieron polen de baja calidad tuvieron menor abundancia de especies de *Bombilactobacillus*, *Lactobacillus* y *Bifidobacterium*, aumentando la de especies no principales como *Bartonella apis*. Asimismo, una dieta con polen de baja calidad da como resultado una menor expresión de los genes de inmunidad y el de la vitelogenina, aumentando la proliferación de *Nosema*.

APLICACIONES

Consideraciones prácticas

Los conocimientos que se acaban de describir ponen de manifiesto la necesidad de una microbiota completa y estable para obtener un buen funcionamiento fisiológico y productivo, así como una buena salud de las abejas. Por ello, el trabajo del apicultor debe orientarse a evitar prácticas que pongan en peligro el equilibrio de la microbiota. A partir de lo que acabamos de presentar en apartados anteriores, se proponen las siguientes recomendaciones elementales:

1. Cuidar que la nutrición sea equilibrada y que las abejas tengan acceso a una buena calidad de polen.
2. Evitar tratamientos antibióticos.
3. Tener en cuenta los posibles efectos que puedan tener sobre la microbiota algunos tratamientos contra la varroa.
4. Evitar o al menos limitar la colocación de colmenas en zonas en las que se utilicen de forma intensiva insecticidas y herbicidas.

Probióticos

Los probióticos son microorganismos vivos (bacterias y levaduras) que, administrados oralmente en cantidades adecuadas, aportan beneficios para la salud, principalmente digestiva, al equilibrar la microbiota intestinal, mejorar la digestión y fortalecer el sistema inmunitario. Los resultados obtenidos en diversos experimentos en los que se dieron probióticos a las abejas fueron dispares y sugieren que se debe priorizar el uso de cepas de bacterias adaptadas a las abejas en la composición de los microbiomas que se incluyen

en la suplementación de probióticos. Los beneficios de los probióticos parecen ser debidos a interacciones complejas entre los microbios añadidos, los ya presentes en la colmena, los propios de las abejas y su genética, y factores ambientales. Por otra parte, se ha visto que las abejas aumentan la abundancia de lactobacilos en las flores que visitan, posiblemente por el depósito de sus microorganismos intestinales, lo que puede dar como resultado la dispersión y contagio de probióticos con consecuencias ecológicas desconocidas.[16]

EN UN FUTURO

Matrices de parentesco metagenómico

Se ha planteado al principio del capítulo que el paso natural para aumentar la precisión de las evaluaciones genéticas sería la introducción de la información de la microbiota. En este sentido, se ha sugerido la inclusión de matrices de parentesco metagenómico (a partir de datos genómicos de la microbiota intestinal), análogas a las matrices usadas en predicción genómica, y se ha demostrado su utilidad en la predicción de dos enfermedades humanas y de la producción de gas con efecto invernadero por las vacas lecheras.[17] Como se ha mencionado anteriormente, esta metodología todavía no se ha estudiado en el contexto apícola.

Predicción de la supervivencia de las colmenas

Estudios recientes realizados con abejas de Virginia (USA) demuestran que la abundancia y la composición de la comunidad de la microbiota de las abejas están asociadas con las pérdidas invernales de colmenas y pueden utilizarse como herramienta diagnóstica para evaluar la salud de la colmena antes del comienzo del invierno.[18] A partir del tracto intestinal entero de cada una de las abejas de la muestra se extrajo el ADN, se amplificó la región hipervariable V1-V2 del gen ARNr 16S y se realizó una PCR cuantitativa que permitió estimar la abundancia de cada taxón. Para predecir la condición de cada colmena (sobrevive o no sobrevive) se desarrolló un procedimiento de inteligencia artificial sobre la base de la abundancia estimada al nivel de género. El área bajo la curva ROC indica que se predecirá correctamente si una muestra de

abeja procede de una colmena que no sobrevivió el 67 % de las veces. Habría que valorar la capacidad predictiva en otras poblaciones y condiciones para dilucidar el valor práctico de esta metodología.

Modificación genética de especies del microbioma

El silenciado de genes (bloqueo de su expresión) por ARN de doble cadena (ARNds) ha sido un descubrimiento clave para el control de plagas. A menudo se usan para este control biológico secuencias de ARN que se emparejan con genes esenciales de los organismos parásitos. La interferencia del ARN (ARNi) puede mediarse a través de simbiontes (organismos que viven en una relación cercana y a largo plazo con otro de distinta especie, beneficiándose de la convivencia, como las especies de la microbiota), a través de la alimentación (como vimos en el caso del producto antivarroa mencionado en un capítulo anterior), o a través de la inyección de ARNds.

En la interferencia del ARN mediada por microorganismos simbiontes (ARNi-sm) se utilizan bacterias modificadas genéticamente —mediante el uso de plásmidos habitualmente— para producir y liberar ARNds de forma continua en un hospedador. En el contexto apícola, *S. alvi* ha sido modificada para inducir por ARNi respuestas inmunitarias de eucariotas. Los simbiontes modificados genéticamente pueden colonizar de forma estable el intestino de las abejas y producir ARNds que reprimen la expresión génica en el hospedador, alterando con ello la fisiología, el comportamiento y el crecimiento de las abejas. Además, la metodología ARNi se ha utilizado para proteger abejas contra el virus de las alas deformes adquirido por inoculación oral. También se ha demostrado que puede reducirse la supervivencia de las varroas parásitas de las abejas por medio de la colonización con bacterias *S. alvi* productoras de ARNds que se emparejan con ocho genes esenciales de la varroa. La varroa incorpora probablemente este ARNds al alimentarse de la grasa corporal y la hemolinfa de las abejas.[19]

Otro ejemplo de ARNi-sm es la supresión de infecciones intestinales por el hongo *Nosema*. Para ello se ha modificado *S. alvi* con secuencias génicas de los mecanismos de defensa antioxidante de *Nosema*, el cual ve aumentada su susceptibilidad al estrés y con ello se inhibe su infección. Aunque *S. alvi* reside principalmente en el intestino delgado de las abejas, parece que es capaz de transferir suficiente ARNds al parásito *Nosema* para desencadenar respuestas autodestructivas por ARNi.[20]

Algunas observaciones finales

La modificación del microbioma es una disciplina que está madurando en diversos hospedadores y ecosistemas. En general no se espera que la introducción de genes de otras especies bacterianas perturbe las interacciones normales entre las bacterias y sus hospedadores (a menos que sea el objetivo de la modificación). En la mayoría de las bacterias intestinales modificadas, no obstante, no se ha contrastado esta posibilidad en el contexto de comunidades completas de bacterias o en competición con cepas naturales.

La modificación de las bacterias intestinales de la abeja se ha visto limitada hasta ahora a la administración de mezclas de probióticos de bacterias naturales y la colonización de abejas con cepas únicas de simbiontes genéticamente modificados en el laboratorio. Serán necesarios más experimentos para tener constancia de que las modificaciones del microbioma son seguras en la colmena y en las condiciones de campo. El control de las bacterias y del ADN modificado es un problema todavía por resolver. El ADN recombinante presente en cepas modificadas tiene el potencial para ser transferido horizontalmente y dispersarse por otras cepas de bacterias residentes en la colmena o en el ambiente.

Una oportunidad de la modificación del microbioma es la producción de moléculas bioactivas distintas del ARNds, por ejemplo metabolitos que influyan el comportamiento de las abejas o bien la expresión y secreción de proteínas por sus bacterianas intestinales.

El uso de microorganismos modificados genéticamente en la apicultura y en la agricultura en general requiere la aprobación por distintas agencias gubernamentales, sobre todo cuando un microorganismo incorpora ADN de una especie no emparentada. También existen desafíos prácticos para resolver cómo se fabrican y distribuyen a escala comercial los productos de los microorganismos que incorporan células vivas. A pesar de ello el potencial terapéutico basado en el microbioma es inmenso y continuará desarrollándose en diferentes organismos. Con nuevas investigaciones a nivel de colmena y en las condiciones de producción, la modificación del microbioma puede ser una estrategia flexible para combatir las amenazas a la salud de las abejas.[21]

RESUMEN

- Una microbiota intestinal estable está asociada intrínsecamente con la salud de las abejas. La microbiota ayuda a digerir alimentos, detoxifica moléculas dañinas, suministra nutrientes esenciales, protege contra patógenos invasores y modula la inmunidad innata.
- Las técnicas de secuenciación de ADN, especialmente el estudio del gen ARNr 16S, han permitido identificar una gran diversidad de microorganismos que no podían ser cultivados en laboratorio.
- La microbiota del intestino de las obreras adultas es más simple que la de otras especies animales y está dominada por solo nueve grupos de especies bacterianas. Estos grupos constituyen entre el 95 % y el 99 % de las bacterias de cada abeja.
- Cinco grupos de especies componen la microbiota principal (*core microbiota*): *Lactobacillus* spp., *Bombilactobacillus* spp., *Gilliamella apis*, *Snodgrassella alvi* y, en menor medida, *Bifidobacterium asteroides*. Estos taxones se encuentran en abejas de todo el mundo y son fruto de la coevolución de las abejas con sus bacterias.
- La parte posterior del intestino (intestino delgado y ampolla rectal) contiene la mayor parte de la microbiota. La ampolla rectal almacena los desechos y su comunidad microbiana supone en torno a un 95 % de las bacterias de una obrera adulta. El intestino delgado alberga a *S. alvi* y *G. apis*, mientras que la ampolla rectal está dominada por bacterias fermentadoras como *Lactobacillus* spp. y *Bombilactobacillus* spp.
- Las especies dominantes en los almacenes de alimento de la colmena (miel y pan de abeja) son *Apilactobacillus kunkeei* y *Bombella apis*. Son dos especies que pueden superar las propiedades antisépticas de la miel. Cepas de *A. kunkeei* de los almacenes de alimento contienen secuencias de ADN de flores que se inocularían como resultado del pecoreo.
- Las larvas carecen de bacterias y la colonización bacteriana ocurre por interacciones sociales. Las abejas emergen sin bacterias (o con muy pocas) debido a la muda del epitelio intestinal durante la metamorfosis, y adquieren la microbiota normal en los primeros días de vida adulta.
- La microbiota de las reinas difiere de la de las obreras debido a su dieta exclusiva de jalea real. A menudo está dominada por *Bombella apis* y *Gluconobacter*.

- La microbiota contribuye a la digestión de polisacáridos y al transporte y metabolismo de azúcares. También puede aportar nitrógeno reciclando desechos y es crucial para la detoxificación de compuestos vegetales como la amigdalina.
- El desarrollo de la abeja implica ganancia de peso y cambios comportamentales que están ligados a la expresión de genes clave (hormona juvenil, vitelogenina). Estos cambios están influidos por la microbiota.
- La microbiota intestinal protege a las abejas de agentes patógenos como bacterias oportunistas (*Serratia marcescens*, *Hafnia alvei*), hongos y virus ARN, posiblemente mediante la estimulación del sistema inmunitario innato y la producción de metabolitos antimicrobianos.
- Antibióticos como la tetraciclina reducen la abundancia de bacterias de la microbiota principal e incrementan la susceptibilidad a *S. marcescens*.
- Insecticidas y herbicidas pueden afectar la diversidad microbiana. El glifosato, en particular, daña la microbiota, lo que impacta negativamente en la respuesta humoral y aumenta la susceptibilidad a *S. marcescens*.
- Una dieta desequilibrada (calidad del polen, suplementos proteicos y azucarados) también puede alterar la composición de la microbiota.
- Los hechos resumidos ponen de manifiesto la necesidad de una microbiota completa y estable para obtener un buen funcionamiento fisiológico y productivo de la colmena, así como una buena salud de las abejas. Por ello, el trabajo del apicultor debe orientarse a evitar prácticas que pongan en peligro el equilibrio de la microbiota.
- Con nuevas investigaciones a nivel de colmena y en las condiciones de producción la modificación del microbioma puede ser una estrategia para combatir las amenazas a la salud de las abejas.

Notas

1 Pérez-Enciso M, Zingaretti LM, Ramayo-Caldas Y, *et al.* Opportunities and limits of combining microbiome and genome data for complex trait prediction. *Genet Sel Evol* 53(1), 65 (2021)

2 Kwong WK, Moran NA. Gut microbial communities of social bees. *Nat Rev Microbiol* 14(6), 374-384 (2016)

3 Motta EVS, Moran NA. The honeybee microbiota and its impact on health and disease. *Nat Rev Microbiol* 22(3), 122-137 (2024)

4 Romero S, Nastasa A, Chapman A, *et al.* The honey bee gut microbiota: strategies for study and characterization. *Insect Mol Biol* 28(4), 455-472 (2019)

5 Engel P, James RR, Koga R, *et al.* Standard methods for research on *Apis mellifera* gut symbionts. *J Apic Res* 52(4), 1-24 (2013)

6 Martinson VG, Moy J. Moran NA. Establishment of characteristic gut bacteria during development of the honeybee worker. *Appl Environ Microbiol* 78, 2830-2840 (2012)

7 Zheng J, Wittouck S, Salvetti E, *et al.* A taxonomic note on the genus *Lactobacillus*: Description of 23 novel genera, emended description of the genus *Lactobacillus* Beijerinck 1901, and union of *Lactobacillaceae* and *Leuconostocaceae*. *Int J Syst Evol Microbiol* 70(4), 2782-2858 (2020)

8 Martinson VG, Danforth BN, Minckley RL, *et al.* A simple and distinctive microbiota associated with honey bees and bumble bees. *Mol Ecol* 20, 619-628 (2011)

9 Kwong WK, Engel P, Koch H, *et al.* Genomics and host specialization of honey bee and bumble bee gut symbionts. *Proc Natl Acad Sci* USA 111(31), 11509-11514 (2014)

10 Kwong WK, Medina LA, Koch H, *et al.* Dynamic microbiome evolution in social bees. *Sci Adv* 29 3(3), e1600513 (2017)

11 Wright GA, Nicolson SW, Shafir S. Nutritional physiology and ecology of honey bees. *Annu Rev Entomol* 63, 327-344 (2018)

12 Kešnerová L, Emery O, Troilo M, *et al.* Gut microbiota structure differs between honeybees in winter and summer. *ISME J* 14(3), 801-814 (2020)

13 Kešnerová L, Mars RAT, Ellegaard KM, *et al.* Disentangling metabolic functions of bacteria in the honey bee gut. *PLoS Biol* 15(12), e2003467 (2017)

14 Vernier CL, Nguyen LA, Gernat T, *et al.* Gut microbiota contribute to variations in honey bee foraging intensity. *ISME J* 18(1), wrae030 (2024)

15 FAO e IZSLT. 202. Uso responsable de antimicrobianos en la apicultura. FAO: Producción y sanidad animal – Directrices n.º 26, Roma (2023)

16 Piché-Mongeon V, Guzman-Novoa E. Pathogen spillover from honey bees (*Apis mellifera* L.) to wild bees in North America. *Discover Animals* 1(1), 33 (2024)

17 Ross EM, Moate PJ, Marett LC, *et al.* Metagenomic predictions: from microbiome to complex health and environmental phenotypes in humans and cattle. *PLoS ONE* 8(9), e73056 (2013)

18 Carlini DB, Winslow SK, Cloppenborg-Schmidt K, *et al.* Quantitative microbiome profiling of honey bee (*Apis mellifera*) guts is predictive of winter colony loss in northern Virginia (USA). *Sci Rep* 14, 11021 (2024)

19 Leonard SP, Powell JE, Perutka J, *et al.* Engineered symbionts activate honey bee immunity and limit pathogens. *Science* 367(6477), 573-576 (2020)

20 Lang H, Wang H, Wang H, *et al.* Engineered symbiotic bacteria interfering *Nosema* redox system inhibit microsporidia parasitism in honeybees. *Nat Commun* 14, 2778 (2023)

21 Navarro-Escalante L, Ashraf AHMZ, Leonard SP, *et al.* Protecting honey bees through microbiome engineering. *Curr Opin Insect Sci* 72, 101416 (2025)

Páginas web y licencias de las figuras y de las tablas

Figura 1.1. Representación gráfica de la doble hebra de ADN y de los elementos que la integran. Fuente: National Human Genome Research Institute, https://www.genome.gov/es/genetics-glossary/Doble-helice, dominio público.

Figura 1.2. Empaquetamiento del ADN en torno a las histonas para formar un cromosoma. Fuente: National Human Genome Research Institute, https://www.genome.gov/es/genetics-glossary/Cromosoma, dominio público.

Figura 1.3. Mecanismo de transcripción. Fuente: National Human Genome Research Institute, https://www.genome.gov/es/genetics-glossary/Transcripcion, dominio público.

Figura 1.4. Mecanismo de traducción: síntesis de cadenas polipeptídicas a partir del ADN mensajero. Fuente: National Human Genome Research Institute, https://www.genome.gov/es/genetics-glossary/Traduccion, dominio público.

Figura 1.5. Representación del cromosoma circular que constituye el ADN mitocondrial. Fuente: National Human Genome Research Institute, https://www.genome.gov/es/genetics-glossary/ADN-mitocondrial, dominio público.

Figura 1.6. Representación gráfica de sendos fragmentos de las dos cadenas de ADN de una abeja en los que se observe una variante genómica distinta (SNP). Fuente: SNP model by David Eccles (Gringer), https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Dna-SNP.svg, CC BY.

Figura 1.8. Distribución de los rendimientos en miel de las colonias, de su comportamiento defensivo y su tendencia a la enjambrazón en abeja italiana. Fuente: Andonov S, Costa C, Uzunov A, et al. Modeling honey yield, defensive and swarming behaviors of Italian honey bees (Apis mellifera ligustica) using linear-threshold approaches. BMC Genet 20, 78 (2019), cambiado el color por el autor, CC BY.

Figura 1.11. Heredabilidad de dos caracteres distintos y efectos implicados. Fuente de las fotografías: cortesía del Grupo UABee, Universitat Autònoma de Barcelona.

Figura 1.12. Efecto de genes que actúan simultáneamente sobre el comportamiento agresivo y la calma. Fuente de las fotografías: Hippopx, https://www.hippopx.com/es/free-photo-xgfui y Grupo UABee.

Figura 2.2. Determinismo genético de las castas en las abejas. Fuente: Ian Alexander, Wikimedia, modificado con traducción del autor, https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=59851914, CC BY SA.

Figura 2.4. Reina rodeada de obreras en un panal. Fuente: Andy Sweet, copyright (Sweet-Apiaries UK), con permiso del autor, https://www.instagram.com/p/DLnYinXsxOM/.

Figura 2.5. Celdas reales y cría operculada de obreras. Fuente: The BeeMD photo collection, foto de Dewey M. Caron, https://idtools.org/thebeemd/index.cfm?pageID=1779&page=5&perPage=32#gallery-29, dominio público.

Figura 5.1. Evolución esquemática de las abejas melíferas. Fuentes de izquierda a derecha: Los dos primeros dibujos corresponden al artículo de Brandsteter et al (Branstetter MG, Danforth BN, Pitts JP, et al. Phylogenomic insights into the evolution of stinging wasps and the origins of ants and bees. Curr Biol 27(7), 1019-1025 (2017)), CC sin restricciones. La tercera es un abejorro, foto de Kathy Büscher, https://pixabay.com/es/photos/abejorro-insecto-naturaleza-animal-2392223/, con permiso de la autora tras donación. La cuarta imagen está en https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Apis_mellifera_-_Brassica_napus_-_Valingu.jpg#filelinks, con licencia CC BY-SA 4.0. Finalmente, la quinta imagen es Drawn of a painting from the caves of Cueva de la Araña by fr:Utilisateur:Achillea, en https://es.wikipedia.org/wiki/Archivo:Cueva_arana.jpg, licencia pública GNU.

Figura 5.2. Árbol filogenético construido mediante el método unión de vecinos (neighbor joining) a partir de la distancia calculada por alelos compartidos de SNP. Springer Nature License number 6192430991213.

Figura 5.3. Principales razas de abejas melíferas de Europa. Fuente: BeeBred.eu, https://www2.hu-berlin.de/beebreed/ZWS/, dominio público.

Tabla 5.2. Origen, distribución, morfología y características productivas y de comportamiento de las razas de abejas más utilizadas en Europa y en la Península Ibérica. Fuente: Apisite, http://apisite.online.fr/races2.htm.

Figura 5.5. Representación de las muestras pertenecientes a las 14 subespecies genotipadas con 4.094 SNP pertenecientes a cuatro linajes. Fuente: Momeni J, Parejo M, Nielsen RO, et al. Authoritative subspecies diagnosis tool for European honey bees based on ancestry informative SNPs. BMC Genomics 22(1), 101 (2021), se ha traducido lineages a linajes, CC BY.

Figura 6.2. Selección de las colonias de mayor producción en una población de abeja italiana. Fuente: Andonov S, Costa C, Uzunov A, et al. Modeling honey yield, defensive and swarming behaviors of Italian honey bees (Apis mellifera ligustica) using linear-threshold approaches. BMC Genet 20, 78 (2019), CC BY.

Figura 6.5. Los rectángulos indican reinas fertilizadas con espermatozoides en su espermateca. Fuente: Brascamp EW, Bijma P. Methods to estimate breeding values in honey bees. Genet Sel Evol 46, 53 (2014), CC0 1.0 Universal.

Figura 6.6. Tendencia genética en caracteres seleccionados en A. m. carnica. Fuente: Hoppe A, Du M, Bernstein R, et al. Substantial genetic progress in the international Apis mellifera carnica population since the implementation of genetic evaluation. Insects 11(11), 768 (2020), CC BY, con traducción del autor.

Figura 7.2. Reina y obreras Buckfast. Fuente: Beckys Beezzzs Blog, https://beckybees.blog/2020/09/25/what-is-the-best-queen-strain/, con permiso de la autora y Melita bees, https://www.melitabees.com/store/p16/mediterranean-buckfast-queen-bees-for-sale.html#/, dominio público.

Figura 7.3. Abeja africanizada (oscura) y europea (clara) y abejas africanizadas que rodean a una reina europea. A simple vista, aparte de por el color, es difícil distinguir las abejas africanizadas de las europeas. Fuente: Scott Bauer, USDA Agricultural Research Service, Bugwood.org, https://www.invasive.org/browse/subject/2629?tab=image-details, CC BY.

Figura 9.1. Colecta de semen de un zángano. ID 142663907, Drone Penis Sperm © Maryna Lipatova, Dreamstime.com, con licencia

Figura 10.1. Ejemplar de hembra de varroa (izquierda) y obrera parasitada por dos varroas y afectada por el virus de las alas deformes (derecha). Fuentes: G. San Martín, https://www.flickr.com/photos/sanmartin/5048099307, CC BY, y The BeeMD photo collection https://idtools.org/thebeemd/index.cfm?packageID=1180&entityID=8528#galleryfs-10, dominio público.

Figura 10.2. Complejidad de factores que determinan la resistencia a la varroa y su medida. Fotografía de fondo de Àlex Sirera, cortesía del autor, y lateral derecha de Steve Gomes, https://idtools.org/thebeemd/index.cfm?packageID=1180&entityID=8435#galleryfs-5, dominio público.

Figura 10.3. Ciclo de la varroa. John Wiley and Sons License Number 6212541046998.

Figura 10.4. Regiones genómicas identificadas en estudios genómicos y transcriptómicos. Sobre cada uno de los 16 cromosomas se muestra la localización aproximada de los marcadores. Elsevier License Number 6212530977398, con traducción del autor.

El libro surge de la carencia de bibliografía en castellano sobre la genética y la mejora de las abejas. Compendia la información aparecida en la bibliografía científica internacional, sobre todo la de los últimos veinte años, que no se encuentra al alcance de los técnicos apícolas ni de los apicultores. Siguiendo el esquema clásico de los programas de mejora, se definen los objetivos y criterios de selección, las razas que se deben utilizar, los métodos de evaluación genética y selección, la depresión consanguínea y el cruzamiento, y cómo se estructuran los programas de mejora. Para entender el núcleo central, el libro recuerda en unos capítulos iniciales la transmisión del material genético, la genética de las castas y del sexo, y los parentescos de las abejas de una colonia. Para finalizar, se presentan la conservación de recursos apícolas, en particular de la abeja negra ibérica, así como el papel de la genética en la lucha contra la varroosis y las funciones de la microbiota de las abejas.

