

MEJORAMIENTO GENETICO DE LAS ABEJAS

Las características genéticas que deseamos en una reina dependerán de los objetivos de producción y de la región. No existe una super abeja que presente todas las características deseables y que se desempeñe de forma uniforme en todos los ambientes.

En Argentina llevamos adelante un Programa de Mejoramiento Genético de abejas desde el año 1995. Los criterios de selección priorizados han sido: el comportamiento higiénico que ha permitido obtener abejas tolerantes a las enfermedades de la cría y evitar el uso de antibióticos; la prolificidad o capacidad de postura de las reinas y en forma indirecta la producción; la mansedumbre que ha permitido manejar las abejas de manera confortable aún en regiones subtropicales; y más recientemente la tolerancia a varroa que nos ha permitido obtener abejas adaptadas a ciertos climas que solo reciben tratamientos orgánicos en forma estratégica. La selección se ha llevado a cabo en diferentes ambientes -teniendo en cuenta en el esquema selectivo- la adaptación de cada material a su ambiente particular.

Para esto hemos tenido en cuenta ciertos principios de selección y criterios que compartimos.

PRINCIPIOS DE SELECCION

El conjunto de genes que se transmiten de una generación a otra, se llama GENOTIPO. Cualquier ser vivo en su apariencia externa e interna, en sus funciones y comportamiento, es un FENOTIPO. Para nosotros la abeja es un fenotipo y cada abeja es el resultado de la interacción de dos conjuntos de factores: los factores ambientales y los hereditarios.

FENOTIPO = GENOTIPO + AMBIENTE

Si podemos reducir el efecto ambiental a cero, el fenotipo reflejaría perfectamente al genotipo, pero esto no se da en la naturaleza. Cuando hablamos de ambiente, no solo nos referimos al lugar geográfico y condiciones climáticas (que también intervienen), sino que incluimos el tipo de manejo que realiza el apicultor, fortaleza de la colonia, etc.

Por otra parte, lo anterior es una simplificación, ya que el fenotipo no solo depende del efecto del genotipo y del ambiente, sino que también está afectando la interacción de ambos factores.

De esta manera: $F = G + A + (G \times A)$

Esto significa que no existe el mejor genotipo, sino que debemos hablar del mejor genotipo para un determinado ambiente o ciertas condiciones. Por ejemplo: si consideramos dos tipos de abejas diferentes (1. abeja africanizada y 2. abeja italiana) y dos tipos de clima diferentes (A. clima tropical y B. templado), la abeja africanizada tendrá una mejor performance en el clima tropical y lo contrario sucederá con la abeja italiana.(FIGURA.1)

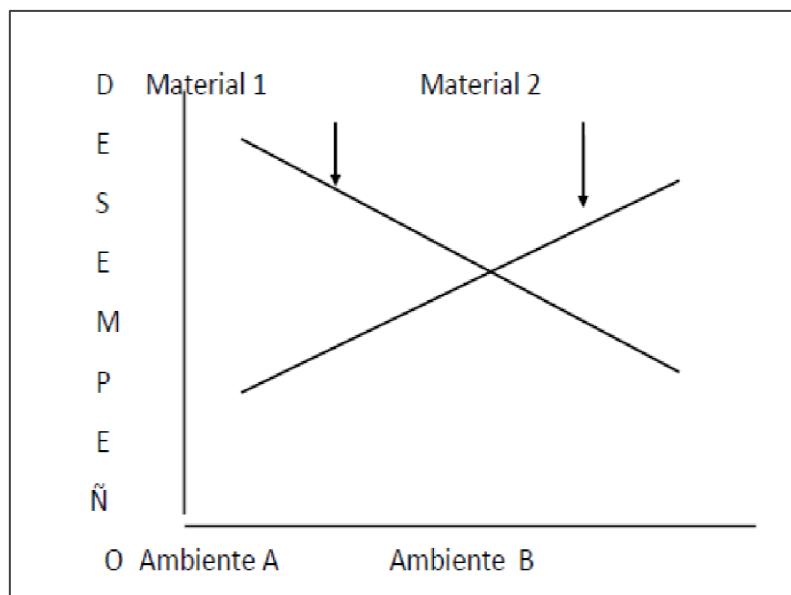


FIGURA.1. Materiales adaptados a diferentes ambientes

Lo anterior se refiere a un solo individuo. Cuando consideramos una población, existe variación entre los distintos individuos para cualquier característica que estudiemos. Por lo tanto, la fórmula anterior se transforma en: $VF = VG + VA + V(G \times A)$

Donde: VF = varianza fenotípica. VG = varianza genotípica. VA = varianza ambiental. $V(G \times A)$ = varianza de la interacción

A su vez, la varianza genotípica tiene varias componentes: Varianza aditiva (Relacionada con el valor que tienen los genes, es la porción de la varianza que es heredable), varianza de dominancia (relacionada con los efectos de dominancia de un gen - alelo - sobre otro) y varianza de epistasis (relacionada con los efectos que algunos genes tienen sobre otros).

Esto es importante, pues a partir de esta fórmula surge el concepto de heredabilidad (h^2) que nos indica la proporción de la varianza fenotípica que se debe a efectos genéticos y es fundamental cuando se pretende seleccionar para una determinada característica.

Cuando se pretende iniciar un programa de mejoramiento en abejas con el objetivo de tener líneas seleccionadas debemos tener en cuenta ciertas consideraciones:

Origen haplodiploide de los sexos: Normalmente los huevos de insectos y otros animales no se desarrollan sino hasta que haya tenido lugar la fertilización. Sin embargo, en casi todos los insectos del Orden Hymenoptera (incluidas las abejas) los huevos no fecundados pueden dar origen a un adulto perfecto. Este tipo de reproducción, sin la intervención masculina, se llama partenogénesis. Las hembras (obreras y reinas) se desarrollan a partir de huevos fecundados, conservando el número $2n$ de cromosomas de la especie (poseen 32 cromosomas), mientras que los machos, que se desarrollan a partir de huevos no fecundados, poseen solamente el número haploide (n) de cromosomas, proveniente de la madre (16 cromosomas). De esta manera, en los zánganos los genes que controlan un carácter no se encuentran de a pares sino que siempre encontramos un alelo.

Determinación de la casta: Hemos visto que en *Apis mellifera* la reina y las obreras provienen de huevos fecundados que pueden tener las mismas combinaciones de material genético (igual genotipo), sin embargo, sus características son muy diferentes (fenotipo). Esta determinación se hace con base en la cantidad y calidad de alimentos consumidos por las larvas. Es decir, es un efecto ambiental que nada tiene que ver con el genotipo.

Características del apareamiento: La abeja melífera copula en el aire, preferentemente de 8 a 12 metros de altura y a una distancia de 1km o más de su apiario de origen. Cada reina puede aparearse con varios machos (7 a 17), en uno o más vuelos nupciales. Estas características hacen difícil el control parental en forma natural, siendo necesario recurrir a la técnica de Inseminación Instrumental.

Composición genética de la colonia: Debido a las características del apareamiento natural una colonia de abejas es una super-familia (con una madre común: la reina) formada por varias sub-familias (que tienen el padre en común: cada uno de los zánganos que se aparean con la reina). De esta manera, en un mismo momento, hay dentro de la colonia individuos (obreras) con diferente grado de parentesco (FIGURA.2).

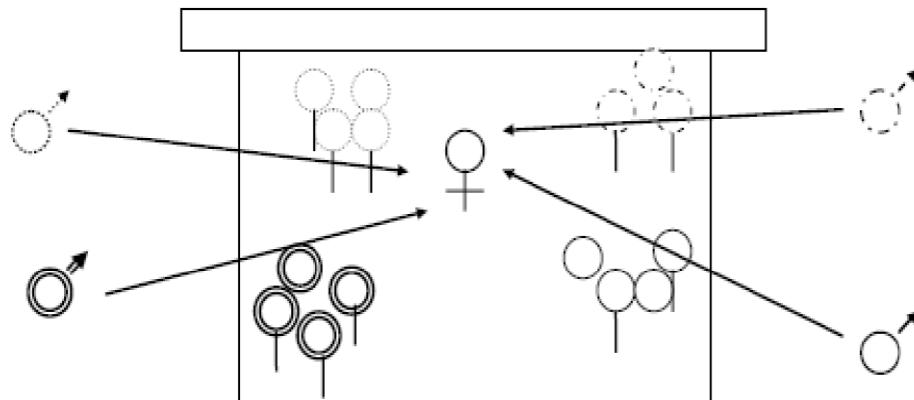


FIGURA 2.. Composición genética de la colmena

Es importante conocer también la estructura genética de la población de abejas. Las obreras de las diferentes subfamilias presentan diferentes grados de parentesco, y se puede ejemplificar con una situación en la que una reina se apareja con tres zánganos, dos de ellos hijos de una misma reina (1 y 2) y un tercer zángano de origen diferente (3) (FIGURA.3).

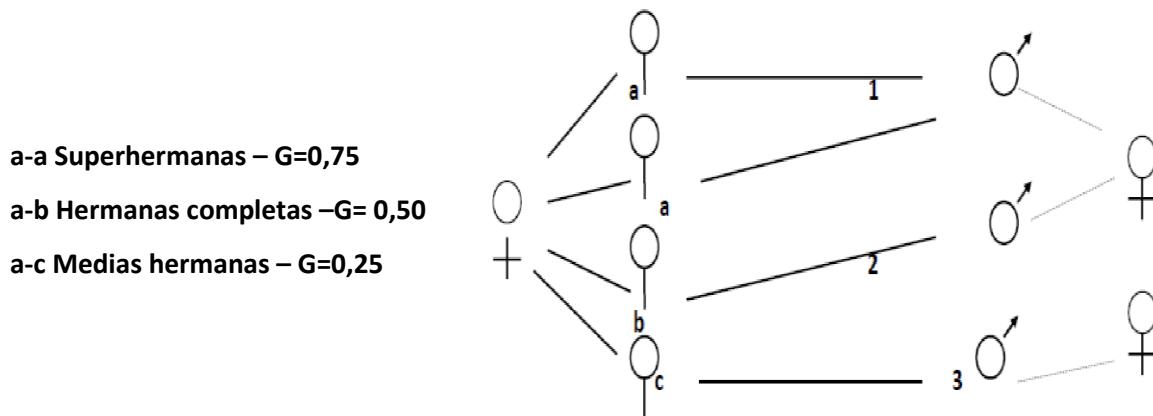


FIGURA.3. Estructura genética de la colmena

SISTEMA DE DETERMINACION DEL SEXO: En la abeja melífera existen unos alelos, llamados alelos sexuales (X) que son complementarios de la determinación del sexo. Como vimos anteriormente los individuos haploides son machos (ellos presentarán sólo un alelo X, por ejemplo X3). Los individuos diploides son hembras, pero sólo si presentan una combinación heterozigótica para esos alelos sexuales (por ejemplo X3/X5). En el caso de un individuo proveniente de un huevo fecundado pero homozigótico para tales alelos (por ejemplo: X3/X3) será un macho diploide que es comido por las obreras pocas horas después de eclosionar. Esto presenta una limitante en el mejoramiento pues al realizar cruzamientos de individuos emparentados, se llega a altos grados de consanguinidad y parte de la progenie no es viable a

causa de esos machos diploides. Por ejemplo, si usamos semen de un zángano para inseminar una reina hermana de este el 50 % de la progenie es inviable (Figura.4)

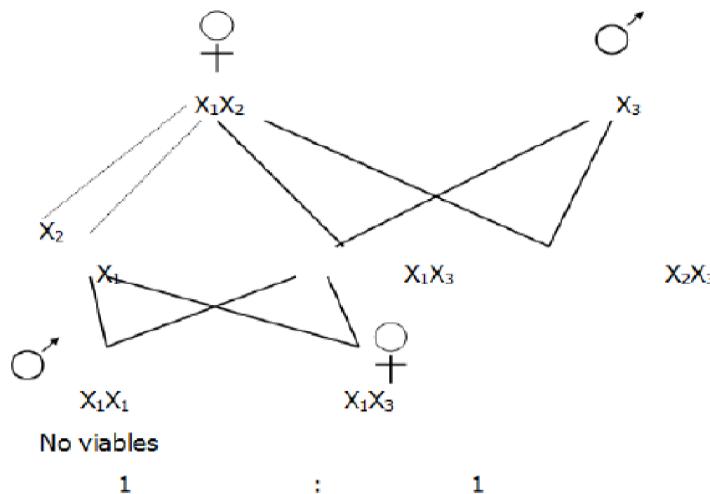


Figura.4. Sistema de determinación del sexo en las abejas

¿CUÁL ES LA UNIDAD DE SELECCIÓN? Una colonia es un conjunto de abejas que interactúan intercambiando alimentos y otras sustancias necesarias para su vida, y llevando a cabo diferentes actividades (defensa de la colonia, alimentación de la cría, búsqueda de alimentos, etc). Las características que nos interesan mejorar son el resultado de toda la colonia y no pueden ser medidas sobre un simple individuo. Muchas características de interés se expresan sólo en las obreras (por ejemplo, producción de miel) y no en las reinas. Por esto la colonia debe ser tratada como una unidad genética.

Pero como dijimos la colonia no es un individuo ni una población sino que es una super-familia compuesta por varias sub-familias.

Trabajos realizados en Brasil indican que los espermatozoides de los distintos zánganos que copularon con la reina quedan agrupados en la espermateca en "paquetes" en el interior de la espermateca y que los genotipos, y consecuentemente los fenotipos de las obreras se modifican cada vez que cambia el paquete. Esto explicaría la razón por la cual las abejas hijas de una misma reina cambian su comportamiento en un período relativamente corto sin haber cambio de reina o cambios importantes en el clima.

CRITERIOS DE SELECCIÓN. Hay quienes consideran que una abeja superior es aquella buena productora de miel. Otros preferirán líneas de abejas que polinicen determinada especie o abejas resistentes a alguna enfermedad, o tal vez, abejas muy mansas. Nuevamente vemos que no existe la mejor abeja, pues es imposible pensar en una abeja que reúna todas las

características deseadas. Es posible, también, que al tratar de mejorar una determinada característica, se descuide o se seleccione en contra para otra que también puede ser de fundamental importancia. La superioridad dependerá de los objetivos del apicultor y de la zona donde se encuentre.

Además, algunas características son más afectadas por el ambiente en la manifestación de su genotipo, por esto no todas las características responden de igual forma a un programa de selección. De esta manera, surge el concepto de heredabilidad, que es uno de los índices genéticos más importante. La heredabilidad nos indica la proporción de la varianza fenotípica que es debida a efectos genéticos.

La heredabilidad en sentido amplio indica cuánto de la varianza fenotípica se debe a la varianza genética;

$$h^2 = \frac{VG}{VF}$$

La heredabilidad en sentido estricto indica cuánto de la varianza fenotípica se debe a la varianza aditiva (efecto de los genes);

$$h^2 = \frac{VA}{VF}$$

Simplificando, la heredabilidad nos indica cuánto de las diferencias entre los individuos de una población se deben a efectos genéticos. Por ejemplo, en un apiario de 20 colmenas donde todas ellas presentaron diferentes rendimientos de miel, la medida de heredabilidad nos indica que proporción de esa diferencia se debe a la base genética y por lo tanto qué probabilidad hay que esa superioridad se herede.

Si la heredabilidad es baja, las diferencias en rendimiento se debían a causas ambientales y si elegimos las mejores para producir reinas no habrá una mejora importante en el rendimiento promedio de las hijas. Si la heredabilidad es alta, indica que además del efecto ambiental en esas diferencias de rendimiento hay un efecto genético y el rendimiento de la población de hijas se verá aumentado con respecto a la población original.

Por todas las características de *Apis mellifera* no resulta fácil la medición de la heredabilidad y los métodos que se utilizan varían dependiendo de la característica de que se trata. Es diferente si la característica de interés se mide sólo en las obreras (producción de miel), o en la reina (prolíficidad), o en todas las castas.

En general, la superioridad de las abejas se relaciona con un conjunto de características importantes económicamente, por lo tanto cada una de esas características deberá ser

cuantificada. Sin embargo, dicha cuantificación no es exacta, por varias razones que ya se enumeraron y fundamentalmente porque las condiciones ambientales difícilmente pueden ser controladas en su totalidad. Por ejemplo, la producción de miel depende de la fortaleza de la colonia, condiciones sanitarias de la misma, prácticas de manejo que recibió durante la temporada y también del flujo de néctar que a su vez depende de la disponibilidad de flores, condiciones climáticas, etc. Es conveniente, por lo tanto realizar pruebas en condiciones donde las variables pueden controlarse por lo menos parcialmente. Además, la medida de las características de valor económico, a veces no es muy fácil o consume mucho tiempo. Por eso, en algunos casos se recurre a observaciones de otras características que se pueden medir más fácilmente y que están correlacionadas con aquellas de difícil medición. Por ejemplo, algunos autores observaron que la producción de miel estaba altamente correlacionada con la tasa de postura de huevos, que se determinaba contando la cantidad de cría sellada en la colonia antes del flujo de néctar. De esta manera, aquellas colmenas que tengan una alta tasa de postura antes del flujo de néctar tendrán una buena producción de miel. En otro sentido, sabemos que otra característica correlacionada significativamente con la producción es la capacidad que presentan grupos de abejas de almacenar jarabe de azúcar en condiciones de laboratorio, y de esta manera la característica que se mide no está tan afectada por las condiciones ambientales.

¿CÓMO SELECCIONAMOS?

Sabemos que hay características que deben ser medidas sobre toda la colonia, otras sólo sobre las reinas o sobre las obreras. Pero todos los individuos son igualmente importantes en el mejoramiento. Por desconocimiento de principios de genética, los zánganos no han sido considerados por mucho tiempo en el mejoramiento y las colonias seleccionadas eran utilizadas exclusivamente para la cría de reinas. Hoy sabemos que debemos también seleccionar colonias que nos permitan criar zánganos. Para incrementar la producción de zánganos se agregan a la colmena cuadros de cera labrada con celdas para zánganos y dietas alimentarias a base de proteína (si la entrada de polen no es suficiente) y en momentos de buena entrada de néctar (o mediante la estimulación con jarabe de azúcar). De esta manera aumentamos la frecuencia de zánganos deseables para los cruzamientos libres y ellos son portadores de la mitad de los genes que serán transmitidos a la descendencia.

Por otra parte los zánganos tienen una especial importancia ya que al ser haploide (presentan sólo un juego de cromosomas) no hay reducción en el número de cromosomas en el proceso de formación de las gametas (como en cualquier individuo diploide). De esta manera el conjunto total de cromosomas de los zánganos pasa a los espermatozoides y así, en este paso, no se produce variación genética entre los espermatozoides de cada zángano. Esto quiere decir

que todos los espermatozoides de un zángano son genéticamente iguales (aproximadamente 10 millones en cada zángano), lo cual es muy importante para los trabajos sobre genética.

Una vez que se define la característica que nos interesa y su forma de cuantificación se realiza la selección, que es la elección de los individuos que serán usados como progenitores. Mediante selección, lo que hacemos es aumentar la frecuencia de los alelos que nos interesan. La respuesta a selección depende, por lo tanto, de la heredabilidad de la característica y la superioridad de los padres que elegimos.

En general, la selección es un mecanismo que tiende a purificar los individuos a través de la homocigosis de los genes. La efectividad en el proceso de selección y su continuidad en el tiempo va a depender del grado en que se logre evitar los efectos nocivos de la consanguinidad. En todos los organismos, la consanguinidad desencadena la disminución de la vitalidad de la cría, aumenta la esterilidad y reduce la capacidad de adaptación. En abejas tenemos además la agravante del sistema de determinación del sexo con los alelos X.

Cuando nos interesa más de una característica se pueden realizar distintos tipos de selección:

Selección en tandem: se utiliza cuando se selecciona primero para una característica y cuando se logra el nivel deseado para ese atributo se inicia la selección para la segunda característica de interés. El problema que enfrentamos es que al seleccionar para la segunda característica dejamos de aplicar presión de selección para la primera y perdemos parte de la respuesta obtenida.

Selección independiente: es cuando se selecciona paralelamente para todas las características deseadas, escogiendo como progenitores aquellos individuos que superen los umbrales que hemos determinado previamente para cada característica. En este tipo de selección no hay importantes avances pues existen muy pocos individuos “superiores” para todas las características de interés.

Índice de selección, permite ponderar cada característica a seleccionar (su valor fenotípico estandarizado) por su valor económico relativo. Los valores obtenidos para cada característica son sumados y se obtiene un número que es el Índice de selección, seleccionando aquellos individuos que presenten los mayores índices. En algunos casos pueden incluirse en la fórmula del Índice de Selección las heredabilidades de las características y las correlaciones genéticas entre ellas.

Luego de realizar la selección se llevan a cabo los cruzamientos deseados. Son muy variados los cruzamientos posibles en abejas y en algunos casos imposibles de llevar a cabo en otras especies animales. Aquí presentamos algunos casos a modo de ejemplo:

En estos tipos de cruzamientos entre parientes aumenta la probabilidad de endogamia que es el cruzamiento de individuos que están más estrechamente emparentados entre sí que con la media de la población. Esa endogamia permite la expresión de los alelos recesivos, aumenta la probabilidad que los alelos estén en homocigosis y disminuye el fitness (aptitud) de los individuos, complicando los avances en mejoramiento.

Bibliografía

- Bedascarrasbure, E; Bailez, O; Palacio, M.A; Ruffinengo, S; Cuenca Estrada, G. Guía de Apicultura. Facultad de Ciencias Agrarias. UNMdP. Pag. 293. 1984- 2000.
- Dade, H.A. 1985. Anatomy and dissection of the honeybee. Int. Bee Research Association. London. 158 p.
- Pickard, R.S. 1979. The thinking bee. In: Honeybee Biology, by J.B.Free. Central Association of beekeepers publications. p 35-44.
- Seeley, T.D. 1985. Honeybee Ecology. Princeton. Univ. Press.
- Snodgrass, R.E. 1956. Anatomy of the honeybee. Cornell Univ. Press. Ithaca, NY. 334 p.
- Winston, M.L. 1987. The biology of the honeybee. Harvard.Univ.Press. Cambridge. 281 p.

Autores :

Dra. María Alejandra Palacio
Dr. Sergio Ruffinengo
Ing Agrº. Cristina García
Lic Alim. María Soledad Varela
Tec. Analía Noelia Martínez

