

**Universidad Nacional
Facultad de Ciencias de la Salud
Escuela de Medicina Veterinaria**

**Reproducción del ácaro *Varroa destructor* (Mesostigmata:
Varroidae) en celdas de cría de obrera y zángano en abejas
africanizadas (*Apis mellifera*)**

Modalidad: Tesis de grado

**Trabajo Final de Graduación para optar por el Grado Académico
de Licenciatura en Medicina Veterinaria**

Susana Ureña Rivera

**Campus Pbro. Benjamín Núñez
2009**

TRIBUNAL EXAMINADOR

Decano: Dr. Jorge Quirós Arce

Firma:

Directora: Dra. Laura Castro Ramírez

Firma:

Tutor: Dr. Rafael A. Calderón Fallas, M.Sc.

Firma:

Lector: M.Sc. Ana Jiménez Rocha

Firma:

Lector: Dr. Johan van Veen, Ph.D.

Firma:

Lector: Dr. Luis G. Zamora Fallas, MQC

Firma:

Fecha:

DEDICATORIA

Dedico esta investigación a Dios, quien estuvo a mi lado en todo momento, brindándome las fuerzas necesarias para sobrellevar las dificultades que se presentaron a lo largo de la carrera. A mi mamá Rosa María y a mi papá Armando, por permitirme soñar y hacer posible que mis sueños se hicieran realidad. A todas mis mascotas, quienes llenaron de alegría mi vida y me hicieron ser lo que soy.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Rafael A. Calderón, por toda la ayuda y consejos brindados durante la realización de este trabajo. Le agradezco el compartir conmigo sus conocimientos, por infundirme el amor hacia la investigación y la búsqueda de la excelencia. Su dedicación y esfuerzo sin duda alguna es invaluable, muchas gracias.

A la Dra. Ana Jiménez, al Dr. Johan van Veen y al Dr. Gabriel Zamora, por su cooperación y apoyo brindado durante el desarrollo de esta investigación. Gracias por las recomendaciones y por influir en mi crecimiento profesional.

Al personal del CINAT y estudiantes de la Maestría en Apicultura Tropical (MAT), por los consejos y la ayuda que me brindaron. Igualmente, muchas gracias a los apicultores que compartieron sus conocimientos conmigo y que pusieron a disposición sus colmenas.

A mis padres, hermanos y amigos, quienes durante la carrera me brindaron su mano y me ayudaron a vencer los diferentes obstáculos, ¡muchas gracias!

Por último, a las abejas analizadas durante el desarrollo de este estudio. Muchas gracias por permitirme realizar mi trabajo de graduación.

Muchas gracias a todos, Susana.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

TRIBUNAL EXAMINADOR	i
DEDICATORIA	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
ÍNDICE DE CUADROS	vii
ÍNDICE DE FIGURAS	viii
GLOSARIO	ix
LISTA DE ABREVIATURAS	xi
RESUMEN	xii
ABSTRACT	xiii
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Antecedentes.....	1
<i>1.1.1. Las abejas melíferas</i>	1
<i>1.1.2. Ácaro Varroa destructor</i>	2
1.2. Justificación.....	6
<i>1.2.1. Importancia</i>	6
1.3. Objetivos.....	8
<i>1.3.1. Objetivo general</i>	8
<i>1.3.2. Objetivos específicos</i>	8
2. METODOLOGÍA: MATERIALES Y MÉTODOS	9
2.1. Ubicación geográfica.....	9
2.2. Diseño experimental.....	9

2.2.1. Tasa reproductiva del ácaro <i>V. destructor</i>	11
2.2.2. Mortalidad de la cría del ácaro	12
2.2.3. Comparación de la reproducción del ácaro	13
2.2.4. Comparación de la mortalidad de la cría	13
2.3. Análisis de los resultados	13
3. RESULTADOS	14
3.1. Tasa reproductiva del ácaro <i>V. destructor</i> en celdas con cría de obrera	14
3.1.1. Fertilidad y fecundidad.....	14
3.1.2. Hijas viables e hijas no viables.....	15
3.1.3. Producción de cría inmadura	17
3.1.4. Producción de únicamente hijas o sólo macho	17
3.1.5. Ausencia de reproducción	17
3.2. Mortalidad de los descendientes de la varroa en celdas con cría de obrera	17
3.2.1. Ausencia o muerte del macho y su efecto en la producción de hijas viables	18
3.3. Tasa reproductiva del ácaro <i>V. destructor</i> en celdas con cría de zángano	19
3.3.1. Fertilidad y fecundidad.....	19
3.3.2. Hijas viables e hijas no viables.....	19
3.3.3. Producción de cría inmadura	21
3.3.4. Producción de únicamente hijas o sólo macho	21
3.3.5. Ausencia de reproducción	22
3.4. Mortalidad de los estadios del ácaro de la varroa en celdas con cría de zángano	22
3.4.1. Ausencia o muerte del macho y su relación con la producción de hijas viables....	23
3.5. Comparación de la tasa reproductiva de la varroa en celdas de obrera y zángano.....	23

3.5.1. Fertilidad y fecundidad.....	23
3.5.2. Hijas viables e hijas no viables.....	24
3.5.3. Producción de cría inmadura	26
3.5.4. Producción de únicamente hijas o sólo macho	26
3.5.5. Ausencia de reproducción	26
3.6. Mortalidad de la cría del ácaro	26
3.6.1. Ausencia o muerte del macho y su impacto en la producción de hijas viables	27
4. DISCUSIÓN	29
4.1. Reproducción del ácaro <i>V. destructor</i> en celdas con cría de obrera.....	29
4.2. Reproducción del ácaro <i>V. destructor</i> en celdas con cría de zángano.....	34
4.3. Comparación de la reproducción del ácaro <i>V. destructor</i> en celdas con cría de obrera y cría de zángano	37
5. CONCLUSIONES	47
6. RECOMENDACIONES	49
7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	51
8. ANEXOS	61

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Parámetros reproductivos de la varroa en celdas con cría de obrera (n = 388).	15
Cuadro 2. Tasa reproductiva del ácaro <i>V. destructor</i> en celdas con cría de obrera.....	16
Cuadro 3. Mortalidad del ácaro <i>V. destructor</i> y de su progenie en celdas con cría de obrera.	18
Cuadro 4. Parámetros reproductivos del ácaro de la varroa en cría de zángano (n = 403).	20
Cuadro 5. Tasa reproductiva del ácaro <i>V. destructor</i> en celdas con cría de zángano.....	20
Cuadro 6. Mortalidad del ácaro y de sus diferentes estadios en celdas de zángano.....	22
Cuadro 7. Comparación de los parámetros reproductivos del ácaro de la varroa en cría de obrera y zángano.	24
Cuadro 8. Tasa reproductiva del ácaro <i>V. destructor</i> en celdas de obrera y zángano.	25
Cuadro 9. Comparación de la mortalidad del ácaro <i>V. destructor</i> y sus descendientes en celdas de obrera y zángano.	27
Cuadro 10. Ausencia o muerte del macho y la producción de hijas viables e hijas infértiles en celdas con cría de obrera y zángano.	28

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Fecundidad de la varroa en celdas con cría de obrera.....	16
Figura 2. Fecundidad del ácaro en celdas con cría de zángano	21
Figura 3. Fecundidad del ácaro <i>V. destructor</i> en celdas con cría de obrera y zángano.....	25

GLOSARIO

Abeja africana: abeja originaria de África perteneciente a la especie *Apis mellifera scutellata*, la cual fue introducida a Brasil en 1956.

Abeja africanizada: abeja híbrida que resultó del cruce entre abejas europeas y africanas.

Ácaro madre: hembra adulta de varroa con capacidad para reproducirse.

Apiario: grupo de colmenas establecidas para la explotación comercial.

***Apis cerana*:** especie de abeja originaria de las zonas templadas de Asia.

Celda: cada uno de los compartimientos de un panal, construido por las obreras a base de cera (poseen forma hexagonal).

Colmena: unidad de producción apícola.

Colonia: grupo de abejas constituido por la reina, obreras y zánganos, las cuales habitan en un nido formado por panales de cría y reservas alimenticias.

Control integrado: combinación de diferentes métodos o técnicas utilizados para el control de plagas y enfermedades.

Cría abierta: etapa de desarrollo de la cría, la cual no ha sido operculada (huevos y larvas).

Cría operculada (sellada): fase de desarrollo de la cría cuya celda fue operculada (prepupa y pupa).

Enjambrazón: proceso natural de reproducción de las colonias de abejas.

Enjambre: conjunto de abejas obreras que junto a la reina abandonan una colmena y se instalan en un nuevo sitio.

Eusocial: nivel más alto de organización social, el cual se presenta en ciertos animales.

Haplotipo: grupo de individuos que se pueden identificar genéticamente por poseer alelos comunes y distintivos de otros individuos de la misma especie.

Híbrido: descendiente del cruce entre razas, variedades, estirpes o líneas de la misma raza.

Opérculo: laminilla de cera que recubre la celda de cría o de miel.

Panal: conjunto de celdas hexagonales elaboradas con cera por las abejas, dentro de las cuales se desarrolla la cría o se almacena miel o polen.

Varroa: nombre común del ácaro *Varroa destructor*.

Varroosis: parasitosis externa y contagiosa causada por el ácaro *V. destructor*.

LISTA DE ABREVIATURAS

<i>A. cerana</i>	<i>Apis cerana</i>
<i>A. mellifera</i>	<i>Apis mellifera</i>
<i>A. m. scutellata</i>	<i>Apis mellifera scutellata</i>
CINAT	Centro de Investigaciones Apícolas Tropicales
Dif. medias	Diferencia entre medias
D.S.	Desviación estándar
h	Horas
IC 95%	Intervalo de confianza del 95%
msnm	Metros sobre el nivel del mar
<i>V. destructor</i>	<i>Varroa destructor</i>

RESUMEN

En esta investigación se determinó la reproducción del ácaro *Varroa destructor* en celdas con cría de obrera y zángano. Además se evaluó la mortalidad de los descendientes del ácaro, especialmente la muerte o ausencia del macho. El estudio se realizó de marzo a diciembre 2008, utilizando 15 colmenas de abejas africanizadas ubicadas en Barreal de Heredia y en Ciudad Colón (Mora), San José. Se examinaron 422 celdas de obrera y 417 celdas de zángano infestadas de manera natural con un ácaro adulto. La reproducción de cada ácaro se determinó analizando los siguientes parámetros: fertilidad, fecundidad, producción de hijas viables, producción de cría inmadura, producción de únicamente hijas o únicamente macho y la ausencia de reproducción.

La fertilidad de varroa en celdas de obrera fue de un 88.9%, con un promedio de 3.2 descendientes por ácaro. El 37.6% de los ácaros produjo hijas viables; mientras que el 4.6% produjo cría inmadura y el 32.0% cría de un solo sexo. Además, en cría de obrera se observó una alta mortalidad en los estadios de protoninfa móvil (66.4%), protoninfa inmóvil (45.2%), deutoninfa móvil (17.6%) y el macho adulto (23.9%). En el 40.0% de las celdas con reproducción, se registró la muerte o ausencia del macho. Por otra parte, la fertilidad del ácaro en celdas de zángano correspondió a un 93.1%, produciéndose 4.0 descendientes por ácaro. El 64.8% de los ácaros produjo hijas viables, el 1.0% cría inmadura; mientras que el 22.1% cría de un solo sexo. En cría de zángano la mortalidad se registró principalmente en el estadio de protoninfa móvil (78.4%) e inmóvil (42.6%). Además, la muerte o ausencia del macho se observó en el 21.3% de las celdas de zángano (ácaro con reproducción). La fertilidad del ácaro fue similar en celdas de obrera y zángano. Sin embargo, se determinó una diferencia considerable en el número de ácaros que produjo hijas viables, siendo la cría de zángano más apta para la reproducción del ácaro. El número de huevos e hijas viables producidos por varroa fue mayor en la cría de zángano comparado con la cría de obrera. Por otro lado, la mortalidad o ausencia del macho fue significativamente mayor en cría de obrera. Por lo anterior, se debe indicar que el ácaro *V. destructor* presentó un mejor éxito reproductivo en la cría de zángano, produciendo una mayor cantidad de hijas viables.

ABSTRACT

The reproduction of the mite *Varroa destructor* was studied in worker and drone brood cells of Africanized honey bee colonies, located at CINAT in Barreal of Heredia and Ciudad Colón (Mora), San José. In addition, the mortality of mite offspring was evaluated, a special attention was paid to the absence of male or male mortality. The study was carried out from March to December 2008 using 15 colonies, in which both worker and drone brood were reared. Mite reproduction was studied in 422 worker cells and 417 drone cells naturally infested by a single foundress mite. Several reproduction parameters were measured for foundress female mites: fertility, production of viable female offspring, fecundity, production of only immature offspring, production of only female or only male offspring and no reproduction at all.

Mite fertility of varroa infesting worker brood was 88.9%. The average fecundity of all foundresses was 3.2 descendants per mite. The percentage of foundress mites that produced viable female offspring was 37.6%; while 4.6% of foundress mites produced immature offspring and 32.0% produced offspring of only one sex. A high mortality of the mobile protonymph (66.4%), immobile protonymph (45.2%), mobile deutonymph and adult male (23.9%) was observed in worker cells. Furthermore, the absence of the male or male mortality was determined in 40.0% of the worker cells (cells with reproduction). On the other hand, mite fertility in drone brood was 93.1%. The average fecundity of reproducing mites was 4.0 descendants. Of the mites that reproduced in drone brood, 64.8% produced viable female offspring, 1.0% immature offspring and 22.1% offspring of only one sex. Mite mortality was recorded mainly in the mobile protonymph (78.4%) and immobile protonymph (42.6%). The mortality or absence of the male was determined in 21.3% of the cells with reproduction. Mite fertility was similar between worker and drone brood. Nevertheless, a significant difference in the number of foundress mites producing viable female offspring was found, being drone brood more suitable for mite reproduction. The number of eggs and viable females produced per foundress mite was higher in drone brood compared to worker brood. The absence of the male or male mortality was significantly higher in worker cells. This indicates that the number of viable female offspring produced by invading mother mites depends, in part, upon the type of cell the mite enters, whether it is worker or drone.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Antecedentes

1.1.1. Las abejas melíferas

Las abejas melíferas, *Apis mellifera*, son insectos altamente eusociales, que forman colonias compuestas por la reina, de 10000 a 60000 obreras y aproximadamente unos 3000 zánganos, dependiendo de la época del año (Bailey y Ball, 1991). La reina es la única hembra fértil de la colmena, su principal función es la postura de huevos, siendo responsable de las características genéticas de la colonia, transmitiendo sus genes y portando el material genético paterno. Las obreras realizan diferentes actividades dentro y fuera de la colmena, como alimentación de la cría, construcción de panales, protección y defensa de la colmena, pecoreo (recolección de alimento), entre otras (Bailey y Ball, 1991). Los zánganos participan principalmente en la fecundación de la reina. La producción de zánganos aumenta durante la época seca, mientras que durante el periodo lluvioso (escasez de néctar), su población se reduce considerablemente. El desarrollo ontogénico de la abeja comprende cuatro estadios: huevo, larva, pupa y adulto. Además, la cría atraviesa por un periodo abierto (cría abierta) y un periodo sellado (cría sellada). La duración del ciclo biológico varía dependiendo del tipo de abeja, siendo para la reina de aproximadamente 16 días, la obrera 21 días y cerca de 24 días para el zángano (Winston, 1987) (Anexo 1).

Las abejas de origen africano (*A. mellifera scutellata*), fueron introducidas a Brasil en 1956 por el Dr. Kerr, con el objetivo de obtener una línea de abejas híbridas, altamente productivas, y mejor adaptadas a las condiciones tropicales de América (De Jong, 1996). Sin embargo, un

año más tarde 26 enjambres con sus respectivas reinas africanas, abandonaron el apiario experimental. Estos enjambres, se multiplicaron rápidamente y se cruzaron con las abejas de tipo europeo, las cuales ya estaban establecidas, originando un híbrido conocido como abeja africanizada. Debido a sus rasgos de dominancia genética, esta abeja se desplazó hacia otras zonas, dando inicio al proceso de africanización del trópico americano. En 1983, se determinó la presencia de los primeros enjambres africanizados en diferentes zonas apícolas de Costa Rica (Caron, 2001). El comportamiento altamente defensivo de la abeja africanizada, dificultó su manejo y explotación, por lo que una cantidad importante de productores debieron abandonar la actividad apícola, y aquellos que se mantuvieron realizaron cambios en la ubicación de apiarios, manejo de colmenas y equipo de protección. Lo anterior conllevó a una disminución en la producción de miel y a un aumento en los costos para producirla (Quesada, 2005).

1.1.2. Ácaro *Varroa destructor*

La Varroosis es una enfermedad parasitaria causada por el ácaro *Varroa destructor* (Mesostigmata: Varroidae) el cual causa serios problemas en la apicultura a nivel mundial (Arechavaleta y Guzmán, 2001; Carneiro et al., 2007). Este ácaro fue descrito en 1904 en la isla de Java (Indonesia), infestando celdas de zángano en su hospedero natural la abeja asiática *A. cerana*. Inicialmente se le denominó *V. jacobsoni* Oudemans (Bailey y Ball, 1991), posteriormente se determinó que *V. jacobsoni* parasita exclusivamente la abeja *A. cerana* en Asia; mientras que *V. destructor* parasita la abeja *A. mellifera* alrededor del mundo (Anderson y Trueman, 2000).

En Costa Rica, el primer reporte oficial de la presencia de varroa se realizó en setiembre de 1997, en muestras de cría y abejas adultas procedentes de la zona de los Santos (Calderón et al., 2003a). El ácaro *V. destructor* consta de seis haplotipos, siendo los más importantes el haplotipo Coreano y el haplotipo Japonés. En nuestro país se ha reportado la presencia del haplotipo Coreano, el cual es considerado como el más patógeno (Anderson y Trueman, 2000).

Se ha determinado que este ácaro causa daños de tipo físico e infeccioso. El daño físico se relaciona con una marcada reducción del peso de la abeja, cambios en la concentración y composición de las proteínas de la hemolinfa, alteraciones en el número y tipo de hemocitos y en los componentes antigénicos, provocando una reducción en la expectativa de vida de la abeja (Bailey y Ball, 1991). El daño infeccioso se considera como uno de los problemas más serios asociados a colmenas infestadas con varroa, ya que al alimentarse puede actuar como vector de agentes infecciosos, principalmente virus. Existe una relación directa entre la infestación de colmenas con *V. destructor* y la presencia del Virus de la Parálisis Aguda, el Virus que Deforma las Alas y el Virus Kashmir, entre otros (Bailey y Ball, 1991).

En la abeja melífera, el ácaro de la varroa se reproduce tanto en la cría de obrera, como en la de zángano, por lo que su población aumenta rápidamente, afectando la condición general de la colmena (Martín y Kryger, 2002; Kralj y Fuchs, 2006). Es importante indicar, que la varroa se reproduce estrictamente en la cría operculada (Martín y Kemp, 1997). El ciclo reproductivo inicia cuando el ácaro abandona la abeja adulta (fase forética) e ingresa a una celda con cría (obrero o zángano) unas horas antes de ser sellada (Moretto y Leonidas, 2003). Una vez

operculada la celda, el ácaro se traslada hacia la pupa para alimentarse de la hemolinfa e iniciar la oviposición. Se ha reportado que la oogénesis y la oviposición dependen directamente del inicio de la alimentación (Garrido et al., 2003). La hembra oviposita un máximo de seis huevos en la celda de obrera y siete en la celda de zángano (Ifantidis, 1983). La primera oviposición ocurre 60 a 70 horas después de la operculación de la celda, siendo los siguientes huevos colocados a intervalos de 30 horas entre ellos. Del primer huevo emerge un macho y del resto hembras (Martin, 1994). El período entre la eclosión del huevo y la etapa adulta (macho/hembra) se subdivide en la etapas de protoninfa y deutoninfa; estando compuesta cada etapa de una fase móvil e inmóvil (Ifantidis, 1983). Los machos se desarrollan en un período promedio de 6.4 días (154 h), mientras que las hembras lo hacen en 5.6 días (134 h) (Martin, 1995) (Anexo 2). Lo anterior permite que el macho esté sexualmente maduro cuando el primer ácaro hembra alcanza el estadio adulto. La cópula se realiza en el interior de la celda antes que la nueva abeja emerja como adulto (Donzé et al., 1998). Se ha determinado que en la cría de zángano, se producen aproximadamente tres hijas fértiles, mientras que en obrera se producen de una a dos hijas (Donzé y Guerin, 1994).

Se han observado diferencias reproductivas del ácaro *V. destructor* asociadas al tipo de abeja (Anexo 3). En la abeja *A. cerana*, el ácaro de la varroa no ocasiona la pérdida de colmenas. Se ha reportado que en esta especie de abeja, la reproducción se realiza de manera exclusiva en la cría de zángano, siendo en la obrera casi nula o ausente. La producción estacional de cría de zángano resulta en una disminución del crecimiento poblacional del ácaro en las colmenas de *A. cerana*. Lo anterior permite que el nivel de infestación de las colmenas permanezca leve (inferior a un 2.0%), existiendo un balance natural entre el ácaro y su hospedero (Rosenkranz

y Engels, 1994; Message y Gonçalves, 1995). En contraste, en la abeja *A. mellifera* este ácaro se reproduce tanto en la cría de obrera como de zángano, lo que ocasiona un rápido incremento en el nivel de infestación de las colmenas (Martin, 1998). En abejas de tipo europeo (*A. mellifera*) y bajo condiciones de clima templado (Anexo 4), la población de ácaros puede aumentar hasta causar la pérdida de la colmena (Medina y Martin, 1999; Martin y Kryger, 2002).

Por otra parte, reportes provenientes de Brasil indican que la abeja africanizada, presenta una mayor resistencia o tolerancia al ácaro de la varroa, comparado con la abeja de tipo europeo (Moretto y Leonidas, 2003; Junkes et al., 2007). Esta tolerancia se ha relacionado con diferentes factores, como el comportamiento higiénico de las abejas (remoción de cría afectada) (Spivak y Reuter, 2001; Harbo y Harris, 2005), el comportamiento de limpieza (eliminación de ácaros del cuerpo de la abeja) (Moretto y Leonidas, 1999), el menor tiempo que la celda de obrera permanece operculada (11.5 días), menor tamaño de las celdas (Message y Gonçalves, 1995) y el haplotipo del ácaro (Japonés o Coreano) (Garrido et al., 2003), entre otros. Sin embargo, uno de los principales aspectos asociados con la tolerancia de la abeja africanizada, es la limitada capacidad reproductiva de la varroa en celdas de obrera, relacionada con una baja fertilidad y una escasa producción de hijas viables (Medina y Martin, 1999; Harris et al., 2003; Carneiro et al., 2007). Lo anterior se considera como un factor determinante en el nivel de infestación de las colmenas (Corrêa-Marques et al., 2003; Mondragón et al., 2005; Junkes et al., 2007). Debido a que la fecundación de la varroa ocurre estrictamente dentro de la celda unas horas después de alcanzar el estadio adulto, la mortalidad

o ausencia del macho afecta de manera directa el número de hijas viables que se adicionan a la población del ácaro (Martin et al., 1997).

Estudios preliminares realizados en nuestro país, han determinado que en cría de obrera la habilidad reproductiva del ácaro de la varroa es limitada, debido a que un alto porcentaje de los ácaros que ingresan a las celdas no se reproduce o produce únicamente estadios inmaduros. Además, un número considerable de ácaros produce cría de un solo género, hembras o machos (Calderón et al., 2003b; Calderón y Zamora, 2007). Por otra parte, en la cría de zángano se ha determinado que el ácaro presenta una alta fertilidad (superior al 80.0%), observándose en la mayoría de celdas la presencia de hijas viables (hembras fértiles) (Calderón et al., 2007a). Sin embargo, una de las principales limitantes en los estudios realizados sobre la reproducción de la varroa, es que se han efectuado en celdas con cría infestada de manera artificial, lo cual podría afectar el ciclo reproductivo del ácaro (Calderón, 2009).

1.2. Justificación

1.2.1. Importancia

El ácaro *V. destructor* es uno de los problemas sanitarios más importantes de la apicultura (Calderón et al., 2007b; Carneiro et al., 2007). Se ha reportado que altos niveles de infestación pueden causar la pérdida de la colmena (Medina y Martin, 1999; Martin y Kryger, 2002). Por lo anterior, se requiere la aplicación de medidas de control adecuadas, que logren mantener tasas de infestación que no causen daños económicos (Medina y Martin, 1999; Garrido et al., 2003; Moretto et al., 2006).

Para el control de la varroa se han utilizado diferentes productos, principalmente acaricidas químicos. Sin embargo, el uso inadecuado de dichos productos, como la subdosificación y la utilización de preparaciones caseras, ha ocasionado la aparición de poblaciones de ácaros resistentes y la presencia de residuos químicos en los productos de la colmena, principalmente en la miel y el polen (Spivak y Reuter, 2001). Lo anterior ha conllevado al estudio de métodos de control integrado para el tratamiento de la varroa, disminuyendo la aplicación de acaricidas químicos, el desarrollo de resistencia y la contaminación de productos apícolas (Moreto et al., 1995). Actualmente, se investiga la selección de abejas resistentes a la varroa como un método de control a largo plazo (Martin et al., 1997; Arechavaleta y Guzmán, 2001).

La habilidad reproductiva del ácaro, es un factor fundamental que incide de manera directa en el nivel de infestación de las colmenas (Garrido et al., 2003; Calderón et al., 2007b). Por lo que investigar la biología reproductiva del ácaro *V. destructor* y su relación hospedero-parásito, permitirá conocer más en detalle su dinámica poblacional en la abeja africanizada (Garrido et al., 2003). Asimismo, el estudio de la tasa reproductiva (fertilidad y fecundidad) de la varroa y la mortalidad de sus crías, son aspectos fundamentales que permitirán establecer métodos de control integrado, seleccionando líneas de abejas resistentes. Líneas de abejas en las que el ácaro no se reproduzca o presente una reproducción deficiente, permitirán mantener niveles bajos de infestación en la colmena, disminuyendo el impacto negativo de la varroa sobre la actividad apícola (Martin et al., 1997; Arechavaleta y Guzmán, 2001).

1.3. Objetivos

1.3.1. Objetivo general

- Determinar la habilidad reproductiva del ácaro *V. destructor* en abejas africanizadas.

1.3.2. Objetivos específicos

- Analizar la tasa reproductiva del ácaro *V. destructor* en celdas con cría de obrera y zángano infestadas naturalmente.
- Determinar la tasa de mortalidad de estadios inmaduros del ácaro *V. destructor* en celdas con cría de obrera y zángano.
- Comparar la reproducción del ácaro *V. destructor* en celdas con cría de obrera y zángano.
- Comparar la mortalidad o ausencia del macho del ácaro *V. destructor* en celdas con cría de obrera y zángano.

2. METODOLOGÍA: MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudió la reproducción del ácaro *V. destructor* en celdas con cría de obrera y zángano, así como la mortalidad de los diferentes estadios del ácaro.

2.1. Ubicación geográfica

Para determinar la reproducción del ácaro *V. destructor*, se utilizaron 15 colmenas de abejas africanizadas (*A. mellifera*) infestadas de manera natural. Cinco colmenas estaban ubicadas en el Centro de Investigaciones Apícolas Tropicales (CINAT) en Barreal de Heredia (9° 58' N 84° 07' O, 1043 msnm) y las colmenas restantes en Ciudad Colón (Mora), San José (9° 53' N 84° 14' O, 866 msnm). El estudio se realizó de marzo a diciembre 2008. Los meses de marzo-abril y diciembre corresponden a la época seca, mientras que mayo-noviembre a la época lluviosa.

2.2. Diseño experimental

Se examinaron 422 celdas de obrera y 417 celdas de zángano infestadas naturalmente con el ácaro de la varroa. La cantidad de celdas analizadas por colmena, dependió de la disponibilidad de cría y del nivel de infestación de varroa. Se debe aclarar que se revisaron más de 1000 celdas de obrera y zángano; sin embargo la mayoría de ellas no presentó infestación con varroa o mostraron infestación múltiple (más de dos ácaros por celda). Por lo anterior, únicamente se tomaron en cuenta para este estudio, la cantidad de celdas anteriormente indicada. La mayoría de celdas de obrera se analizaron entre los meses de junio-agosto; mientras que las celdas de zángano se revisaron en diciembre.

Se analizaron únicamente celdas de obrera y zángano con pupas de una edad aproximada de 18-20 días. Lo anterior se realizó con el fin de diferenciar los ácaros madre de sus hijas en fase adulta, ya que la pigmentación rojiza de las hijas era menos intensa (rojizo claro). La edad de la pupa se determinó por el tamaño y desarrollo, así como por la coloración negra de los ojos y la pigmentación oscura del cuerpo. En algunas pupas, se observaron ciertos movimientos de las extremidades. Asimismo, sólo se evaluaron aquellas celdas infestadas con un ácaro adulto. Infestaciones múltiples, dos o más ácaros adultos por celda, podrían afectar de manera negativa la reproducción de la varroa (Medina et al., 2002).

La tasa reproductiva de cada ácaro se determinó analizando los siguientes parámetros reproductivos:

- Fertilidad: producción de cría (Corrêa-Marques et al., 2003).
- Fecundidad: cantidad total de progenie producida por hembra adulta en un ciclo reproductivo (Mondragón et al., 2006).
- Producción de hijas viables: celdas con presencia del macho y de al menos una hija adulta (ambos vivos). Este parámetro corresponde a los ácaros que contribuyen al crecimiento de la población del ácaro en la colmena (Boot et al., 1995).
- Hijas no viables: celdas con presencia de macho e hija adulta, pero uno de ellos o ambos se encuentran muertos (Martin y Kryger, 2002).
- Producción de cría inmadura: corresponde a las celdas en las que se determinó la presencia de únicamente estadios inmaduros de la varroa (Medina et al., 2002).
- Producción de únicamente hijas: celdas con presencia de hembra(s) adulta(s) y ausencia del macho adulto (hijas infértiles) (Boot et al., 1995).

- Producción de únicamente macho: celdas con presencia de macho adulto (ausencia de hembras adultas, con posibilidad de observar cría inmadura) (Corrêa-Marques, 2000).
- Ausencia de reproducción: son aquellas celdas con un ácaro adulto (saludable: locomoción y movimiento de apéndices) sin presencia de cría (Boot et al., 1995).

Se debe aclarar que la condición necesaria para considerar una hija adulta viable, es la presencia del macho (vivo). Por otro lado, la producción de cría inmadura en celdas de obrera incluyó la presencia de huevo-larva, protoninfa y deutoninfa; mientras que en celdas con cría de zángano se consideraron únicamente los estadios de huevo-larva y protoninfa. Además, se debe indicar que para determinar la cantidad de hijas fértiles producidas en la cría de zángano, se consideró el estadio de deutoninfa (móvil e inmóvil), debido a que en condiciones naturales las celdas de zángano permanecen selladas por 72 horas más, tiempo suficiente para que la deutoninfa alcance el estadio adulto (Ifantidis, 1983).

*2.2.1. Tasa reproductiva del ácaro *V. destructor**

La reproducción del ácaro se analizó en cría operculada de obrera y zángano infestada naturalmente. Panales con cría sellada (obrero y/o zángano) provenientes de colmenas infestadas se analizaron en el laboratorio. Se removió el opérculo de la celda utilizando una pinza de punta fina. Posteriormente, se retiró la pupa de la celda y se colocó en una placa de petri. Utilizando una fuente luminosa, se revisó el fondo de la celda para determinar la presencia de ácaros (maduros e inmaduros). Los ácaros se examinaron usando un estereoscopio (10X). Para clasificar la etapa de desarrollo (estadios maduros e inmaduros), se tomó como referencia el desarrollo ontogénico reportado por Martin (1994). Los estadios del ácaro se clasificaron de acuerdo a lo indicado por Ifantidis (1997) como huevo-larva,

protoninfa (móvil e inmóvil), deutoninfa (móvil e inmóvil), macho e hija adulta. Para cada celda analizada, se registró la etapa de desarrollo de la pupa, el total de hembras adultas y la cantidad y estadio de desarrollo de la cría.

2.2.2. Mortalidad de la cría del ácaro

Paralelamente al estudio de la habilidad reproductiva de la varroa, se determinó la mortalidad de los diferentes estadios (maduros e inmaduros) en celdas de obrera y zángano. Para la mortalidad de los estadios del ácaro, se tomaron como referencia los siguientes parámetros indicados por Ifantidis (1997):

- Se consideró que el ácaro estaba muerto (cualquier estadio) si presentaba deformaciones o alteraciones en el cuerpo.
- Los estadios móviles (protoninfa móvil, deutoninfa móvil, macho, hija adulta y ácaro adulto) que no presentaban movimiento en las extremidades, se consideraban muertos.
- La mortalidad de los estadios inmóviles, especialmente la deutoninfa, se estableció por la pérdida de movimiento peristáltico en los túbulos de Malpighi. En condiciones normales, los túbulos se encontraban bien formados y eran visibles a través del integumento, utilizando un estereoscopio (7X).
- La muerte de la deutoninfa inmóvil durante el proceso de muda, se reconoció por la ausencia de movimiento en las extremidades, las cuales se observaban contraídas contra el opistoma.
- Si la muerte del ácaro ocurría al final del proceso de muda (hija adulta), se observaba una remoción incompleta de la cutícula (exuvia).

Para determinar la mortalidad del estadio de deutoninfa en celdas con cría de zángano, se consideró su etapa de desarrollo (no siendo evaluadas como hijas adultas).

2.2.3. Comparación de la reproducción del ácaro

El estudio de la habilidad reproductiva del ácaro *V. destructor* en celdas de obrera y zángano, permitió comparar parámetros reproductivos como fertilidad, fecundidad y producción de hijas viables, entre otros. Lo anterior para establecer si el tipo de cría (obrero o zángano) influye en la reproducción de este ácaro en abejas africanizadas.

2.2.4. Comparación de la mortalidad de la cría

La mortalidad de los diferentes estadios del ácaro en celdas de obrera y zángano, se comparó para determinar diferencias en la producción de hijas viables. Debido a que la fecundación de la varroa ocurre únicamente dentro de la celda operculada, se enfatizó en la mortalidad del macho, ya que su pérdida afecta directamente la producción de hijas viables.

2.3. Análisis de los resultados

Los datos se analizaron utilizando el programa estadístico R. Con dicho programa se determinó el intervalo de confianza para cada parámetro con un nivel de confianza del 95%. Las diferencias en los parámetros reproductivos del ácaro en celdas de obrera y zángano, así como la mortalidad de los diferentes estadios, se analizaron con este programa estadístico, lo que permitió obtener el intervalo de confianza (IC 95%) para la diferencia de proporciones, así como una prueba de hipótesis (significancia $P < 0.05$).

3. RESULTADOS

3.1. Tasa reproductiva del ácaro *V. destructor* en celdas con cría de obrera

Para determinar la reproducción del ácaro *V. destructor*, se analizaron 422 celdas con cría de obrera infestadas naturalmente. Se encontró una mortalidad del 8.1% de los ácaros (ácaro madre). Debido a que no se conoce la etapa del ciclo reproductivo en la que el ácaro murió, no fueron considerados al estimar la tasa reproductiva. Por lo anterior, los parámetros reproductivos de la varroa se evaluaron en 388 ácaros.

3.1.1. Fertilidad y fecundidad

En celdas de obrera, el ácaro de la varroa presentó una fertilidad del 88.9% (n = 388) (Cuadro 1). El promedio de cría producida por ácaro fue de 3.2 ± 1.6 (n = 388); si se considera únicamente las hembras con reproducción, la fecundidad corresponde a 3.6 ± 1.2 (n = 345) (Cuadro 2).

En la mayoría de celdas de obrera se observaron de 4 a 5 descendientes, lo cual corresponde a un 58.2% de los ácaros que se reprodujeron (n = 345). El máximo de individuos producidos fue de seis, correspondiendo a un 2.0% de los ácaros (Figura 1). En total se produjeron 1249 descendientes; sin embargo, debe considerarse que únicamente 523 (hembras y machos) estaban vivos al alcanzar el estadio adulto; el resto de los descendientes correspondió a estadios inmaduros o estadios muertos.

3.1.2. Hijas viables e hijas no viables

En el 37.6% de las celdas ($n = 388$) se observó la presencia del macho y de al menos una hija adulta (ambos vivos), produciéndose en promedio 1.4 ± 0.6 hijas por hembra ($n = 146$) (Cuadro 2), originando 210 hijas viables.

En el 14.7% de las celdas se determinó la presencia del macho y de al menos una hija adulta; sin embargo, uno de ellos (macho o hija adulta) o ambos se encontraban muertos, por lo que en este estudio se clasificaron como hijas no viables. Se debe considerar que en ciertos casos, la fecundación de la hembra pudo ocurrir antes de la muerte del macho.

Cuadro 1. Parámetros reproductivos de la varroa en celdas con cría de obrera ($n = 388$).

Parámetro	Porcentaje (IC 95%*)
Fertilidad	88.9 (85.4–91.9)
Ausencia de reproducción	11.1 (8.1–14.6)
Hijas viables	37.6 (33.8–42.7)
Hijas no viables	14.7 (11.3–18.6)
Cría inmadura	4.6 (2.8–7.2)
Únicamente macho	17.8 (14.1–22.0)
Únicamente hembras	14.2 (10.9–18.0)

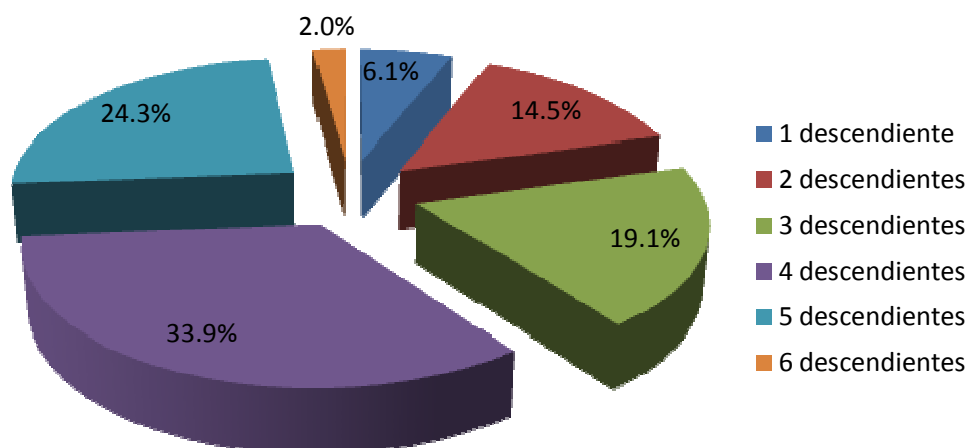
*IC 95% = intervalo de confianza del 95%

Cuadro 2. Tasa reproductiva del ácaro *V. destructor* en celdas con cría de obrera.

Característica	Media \pm D.S. (IC 95%)	n
Huevos producidos por ácaro*	3.2 (3.1–3.4) \pm 1.6	388
Huevos producidos por ácaro fértil**	3.6 (3.5–3.8) \pm 1.2	345
Hijas viables por ácaro que produjo descendencia viable	1.4 (1.3–1.5) \pm 0.6	146
Hijas viables producidas por ácaro fértil**	0.6 (0.5–0.7) \pm 0.8	345
Hijas viables producidas por ácaro*	0.5 (0.5–0.6) \pm 0.8	388

* Se consideraron todos los ácaros

** Se consideraron únicamente los ácaros fértiles

**Figura 1.** Fecundidad de la varroa en celdas con cría de obrera (n = 345).

3.1.3. Producción de cría inmadura

En celdas de obrera, 4.6% (n = 388) de los ácaros produjo únicamente estadios inmaduros (Cuadro 1), siendo en su mayoría protoninfas (70.5%). Asimismo se observó la presencia de deutoninfas móviles (6.8%) e inmóviles (13.6%).

3.1.4. Producción de únicamente hijas o sólo macho

En 14.2% de las celdas se determinó la presencia de hijas adultas, no observándose ninguna evidencia de la presencia del macho (hembras infértiles). Mientras que en un 17.8% de las celdas (n = 388), se estableció únicamente la presencia del macho, observándose en algunas celdas cría inmadura (Cuadro 1).

3.1.5. Ausencia de reproducción

Un 11.1% de los ácaros analizados en la cría de obrera no se reprodujo (n = 388) (Cuadro 1). Estos ácaros, aún cuando se observaron con condiciones para reproducirse (pupa con buen desarrollo, sitio de defecación, ácaro saludable/locomoción), no produjeron progenie.

3.2. Mortalidad de los descendientes de la varroa en celdas con cría de obrera

La mortalidad del macho en celdas de obrera fue de 23.9%, mientras que la mortalidad en hijas adultas correspondió a un 14.1%. La mayor mortalidad se observó en los estadios inmaduros, principalmente en las protoninfas móviles (Cuadro 3). Se debe indicar, que debido a las características de tamaño y forma del huevo-larva, no fue posible determinar lesiones que afectaran su viabilidad, por lo que no se estableció mortalidad en este estadio.

Cuadro 3. Mortalidad del ácaro *V. destructor* y de su progenie en celdas con cría de obrera.

Cría del ácaro	Porcentaje (IC 95%)	n
Ácaros	8.1 (5.6–11.1)	422
Total descendientes	23.3 (21.0–25.7)	1249
Huevo-larva	No se estableció	13
Protoninfa móvil	66.4 (56.7–75.1)	110
Protoninfa inmóvil	45.2 (37.3–53.4)	157
Deutoninfa móvil	17.7 (9.5–28.8)	68
Deutoninfa inmóvil	6.9 (4.1–10.7)	261
Hijas adultas	14.1 (10.7–18.1)	368
Machos	23.9 (19.0–29.4)	272

3.2.1. Ausencia o muerte del macho y su efecto en la producción de hijas viables

En el 40.0% de las celdas que la varroa presentó reproducción (n = 345), se determinó la ausencia o muerte del macho. Debido a que la producción de hijas viables se establece en relación con la presencia de al menos una hija y el macho (ambos vivos), la ausencia o muerte del macho afecta de manera directa la cantidad de hijas viables. En 229 celdas con reproducción (n = 345), se observó la presencia de al menos una hija viva; sin embargo en el 36.2% de las celdas el macho estaba muerto o ausente, provocando que de 316 hijas vivas, únicamente 210 fueran consideradas hijas viables.

3.3. Tasa reproductiva del ácaro *V. destructor* en celdas con cría de zángano

Se analizaron 417 celdas con cría de zángano, infestadas naturalmente. Se determinó una mortalidad del 3.4% de los ácaros (ácaro madre), por lo que los parámetros reproductivos se evaluaron en 403 celdas.

3.3.1. Fertilidad y fecundidad

La fertilidad del ácaro de la varroa en celdas de zángano correspondió a un 93.1% (n = 403) (Cuadro 4), observándose un promedio de 4.0 ± 1.9 descendientes por ácaro. Considerando únicamente las hembras fértiles, la fecundidad fue de 4.3 ± 1.6 (n = 375) (Cuadro 5). El máximo de cría producida en celdas de zángano fue de siete, correspondiendo a un 2.4% de los ácaros (Figura 2). Se produjeron 1605 descendientes, de los cuales 1352 se determinaron vivos al alcanzar el estadio adulto (hembras/machos); mientras que 253 correspondió a estadios inmaduros o estadios muertos.

3.3.2. Hijas viables e hijas no viables

En el 64.8% de las celdas (n = 403) se observó la presencia de hijas viables, produciéndose en promedio 3.3 ± 1.2 hijas adultas por ácaro (Cuadro 5), originando 862 hijas viables. En el 5.2% de las celdas se determinó la presencia de hijas no viables (el macho y/o la hembra se encontraban muertos).

Cuadro 4. Parámetros reproductivos del ácaro de la varroa en cría de zángano (n = 403).

Parámetro	Porcentaje (IC 95%)
Fertilidad	93.1 (90.1–95.3)
Ausencia de reproducción	6.9 (4.7–9.9)
Hijas viables	64.8 (59.9–69.4)
Hijas no viables	5.2 (3.3–7.9)
Cría inmadura	1.0 (0.3–2.5)
Únicamente macho	8.7 (6.1–11.9)
Únicamente hembras	13.4 (10.2–17.1)

Cuadro 5. Tasa reproductiva del ácaro *V. destructor* en celdas con cría de zángano.

Característica	Media ± D.S. (IC 95%)	n
Progenie producida por hembra adulta*	4.0 (3.8–4.2) ± 1.9	403
Huevos producidos por hembra fértil**	4.3 (4.1–4.4) ± 1.6	375
Hijas viables por hembra que produjo descendencia viable	3.3 (3.2–3.5) ± 1.2	261
Hijas viables producidas por hembra fértil**	2.3 (2.1–2.5) ± 1.8	375
Hijas viables producidas por hembra*	2.1 (2.0–2.3) ± 1.9	403

* Se consideraron todos los ácaros analizados

** Se consideraron únicamente aquellos ácaros con reproducción

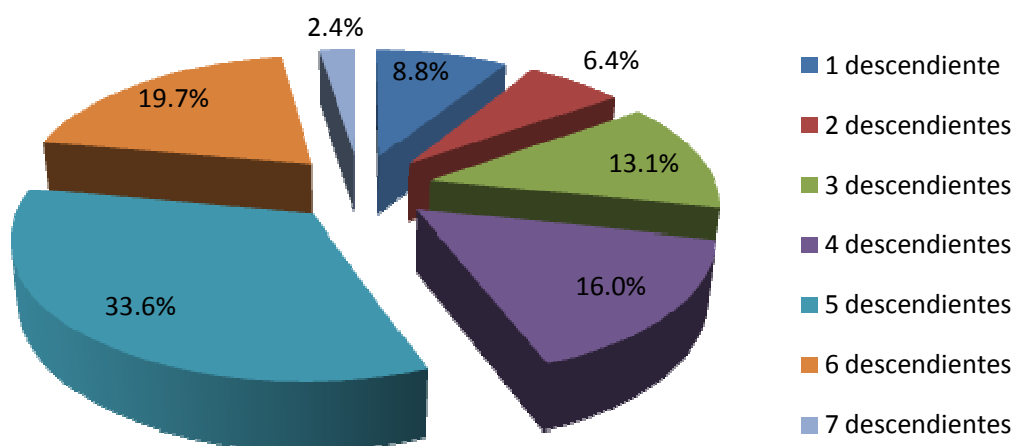


Figura 2. Fecundidad del ácaro en celdas con cría de zángano (n = 375).

3.3.3. Producción de cría inmadura

En celdas de zángano únicamente el 1.0% (n = 403) de los ácaros produjo cría inmadura (Cuadro 4). Se debe indicar que para establecer la presencia de cría inmadura, no se consideró el estadio de deutoninfa (móvil e inmóvil), debido a que en condiciones naturales la cría de zángano permanece sellada por 72 horas más, tiempo suficiente para que la deutoninfa logre alcanzar el estadio adulto.

3.3.4. Producción de únicamente hijas o sólo macho

En cría de zángano el 13.4% de las celdas presentó únicamente hijas adultas. Mientras que en un 8.7% de las celdas (n = 403) se determinó únicamente la presencia de macho, observándose en algunas celdas cría inmadura (Cuadro 4).

3.3.5. Ausencia de reproducción

La cantidad de ácaros que no se reprodujo en celdas con cría de zángano correspondió a un 6.9% (n = 403) (Cuadro 4). Al igual que en la cría de obrera, estos ácaros contaban con condiciones aptas para su reproducción, sin embargo no produjeron progenie.

3.4. Mortalidad de los estadios del ácaro de la varroa en celdas con cría de zángano

En el 6.9 % de las celdas de zángano, se determinó la mortalidad del macho; mientras que en el 10.3% de las celdas se observó mortalidad de hijas adultas. En el estadio de protoninfa (móvil e inmóvil) se estableció la mayor mortalidad (Cuadro 6).

Cuadro 6. Mortalidad del ácaro y de sus diferentes estadios en celdas de zángano.

Cría del ácaro	Porcentaje (IC 95%)	n
Ácaros	3.4 (1.8–5.6)	417
Total descendientes	12.5 (10.9–14.2)	1605
Huevo-larva	No se determinó	7
Protoninfa móvil	78.4 (64.7–88.7)	51
Protoninfa inmóvil	42.6 (30.0–55.9)	61
Deutoninfa móvil*	5.9 (0.7–19.7)	34
Deutoninfa inmóvil*	7.3 (4.2–11.5)	220
Hijas	10.3 (8.4–12.4)	915
Machos	6.9 (4.4–10.3)	317

* La mortalidad se estableció considerando su etapa de desarrollo

3.4.1. Ausencia o muerte del macho y su relación con la producción de hijas viables

En un 21.3% de las celdas en las que el ácaro se reprodujo ($n = 375$), se determinó la ausencia o muerte del macho. Un aspecto que se debe considerar es que en 331 celdas se estableció la presencia de al menos una hija adulta (viva); sin embargo en el 21.3% de dichas celdas el macho estaba muerto o ausente, ocasionando que de 1057 hijas, 862 fueran consideradas hijas viables.

3.5. Comparación de la tasa reproductiva de la varroa en celdas de obrera y zángano

Los parámetros reproductivos del ácaro *V. destructor* analizados en cría de obrera y zángano (apartados anteriores), se compararon para determinar si el tipo de cría (obrero o zángano) influye en el éxito reproductivo de este ácaro en abejas africanizadas. Para lo anterior, se evaluaron 388 ácaros en cría de obrera y 403 ácaros en cría de zángano. Al comparar la mortalidad del ácaro en ambos tipos de cría, se encontraron diferencias significativas ($P = 0.01$), observándose una mayor mortalidad en cría de obrera.

3.5.1. Fertilidad y fecundidad

La fertilidad de la varroa en celdas de obrera y zángano fue similar, no encontrándose diferencias significativas; sin embargo fue levemente mayor en la cría de zángano (Cuadro 7). Asimismo, el promedio de cría producida por ácaro en celdas de zángano fue mayor a la observada en celdas de obrera ($P < 0.05$) (Cuadro 8). El máximo de individuos producidos en cría de obrera fue de seis, siendo cuatro descendientes lo más frecuente; mientras que en celdas de zángano el máximo fue de siete, observándose con mayor frecuencia cinco individuos (Figura 3).

3.5.2. Hijas viables e hijas no viables

Una de las principales diferencias observadas en este estudio, fue la relacionada con la producción de hijas viables. En la cría de zángano, la mayoría de ácaros produjo hijas viables, mientras que en cría de obrera menos del 40% de los ácaros logró producir hijas viables ($P < 0.05$). Al considerar los ácaros con hijas viables, se determinó que en celdas de obrera se produjo aproximadamente una hija viable por ácaro, mientras que en celdas de zángano se observaron más de tres ($P < 0.05$) (Cuadro 8). Igualmente, se observaron diferencias en la producción de hijas no viables, encontrando que en celdas de obrera casi un 15% de los ácaros produjo hijas no viables, mientras que en celdas de zángano fue de un 5.2% ($P < 0.05$) (Cuadro 7).

Cuadro 7. Comparación de los parámetros reproductivos del ácaro de la varroa en cría de obrera y zángano.

Parámetro	Obrera (%)	Zángano (%)	Dif. Medias	P
	(n = 388)	(n = 403)	IC 95%	
Fertilidad	88.9	93.1	-4.2 (-8.4–0.1)	0.06
Ausencia de reproducción	11.1	6.9	4.2 (-0.1–8.4)	0.06
Hijas viables	37.6	64.8	-27.2 (-34.1– -20.2)	< 0.05
Hijas no viables	14.7	5.2	9.5 (5.1–13.9)	< 0.05
Cría inmadura	4.6	1.0	3.6 (1.1–6.2)	< 0.05
Únicamente macho	17.8	8.7	9.1 (4.2–14.0)	< 0.05
Sólo hembras	14.2	13.4	0.8 (-4.3–5.8)	0.83

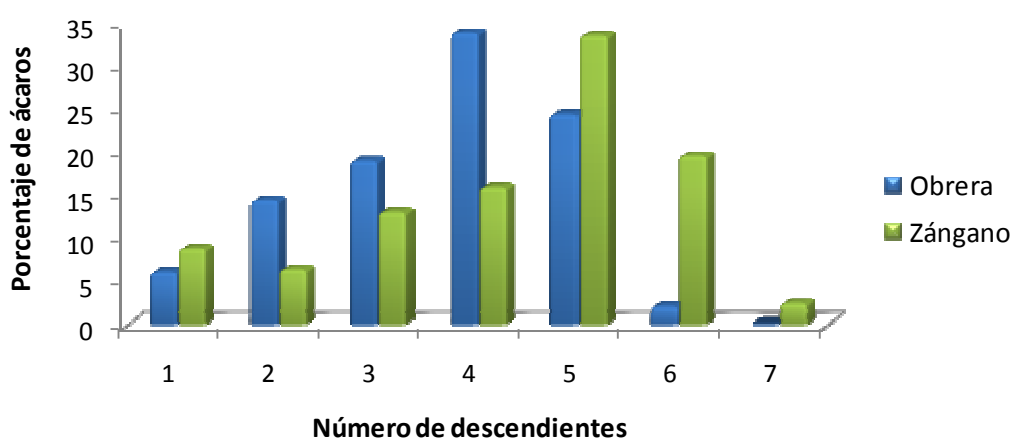
Cuadro 8. Tasa reproductiva del ácaro *V. destructor* en celdas de obrera y zángano.

Característica	Obrera	Zángano	Dif. medias IC 95%	P
Huevos producidos por ácaro*	3.2	4.0	-0.8 (-1.0– -0.5)	< 0.05
Huevos producidos por ácaro fértil**	3.6	4.3	-0.7(-0.9–0.5)	< 0.05
Hijas viables por ácaro que produjo descendencia viable	1.4	3.3	-1.9 (-2.0–1.7)	< 0.05
Hijas viables producidas por ácaro fértil**	0.6	2.3	-1.7 (-1.9–1.5)	< 0.05
Hijas viables producidas por ácaro*	0.5	2.1	-1.6 (-1.78– -1.4)	< 0.05

Los datos reproductivos se presentan como medias

* Se consideraron todos los ácaros

** Se consideraron únicamente los ácaros fértiles

**Figura 3.** Fecundidad del ácaro *V. destructor* en celdas con cría de obrera y zángano.

3.5.3. Producción de cría inmadura

La presencia de únicamente cría inmadura de la varroa fue menor al 5.0% en ambos tipos de celda, siendo mayor en las celdas de obrera ($P < 0.05$) (Cuadro 7).

3.5.4. Producción de únicamente hijas o sólo macho

La producción de únicamente hijas fue muy similar en los dos tipos de cría ($P = 0.83$). Sin embargo, al comparar la producción de únicamente macho, se observaron diferencias significativas, siendo casi el doble en celdas de obrera ($P < 0.05$) (Cuadro 7).

3.5.5. Ausencia de reproducción

No se observaron diferencias en el porcentaje de ácaros que no se reprodujo en ambos tipos de cría; sin embargo fue levemente mayor en celdas con cría de obrera ($P = 0.06$) (Cuadro 7).

3.6. Mortalidad de la cría del ácaro

La mortalidad de los diferentes estadios del ácaro *V. destructor* fue mayor en celdas de obrera que la observada en celdas de zángano ($P < 0.05$). Una de las mayores diferencias fue la mortalidad del macho, siendo en celdas de obrera del 23.9%, mientras que en celdas de zángano fue de aproximadamente un 7.0% ($P < 0.05$). En los estadios de protoninfa y deutoninfa inmóvil no se observaron diferencias significativas en la mortalidad (Cuadro 9).

Cuadro 9. Comparación de la mortalidad del ácaro *V. destructor* y sus descendientes en celdas de obrera y zángano.

Cría del ácaro	Obrera (%)	Zángano (%)	Dif. medias IC 95%	P
Ácaros	8.1	3.4	4.7 (1.3–8.1)	0.01
Total descendientes	23.3	12.5	10.8 (7.9–13.8)	< 0.05
Protoninfa móvil	66.4	78.4	12.0 (-27.8–3.7)	0.17
Protoninfa inmóvil	45.2	42.6	2.6 (-13.2–18.4)	0.85
Deutoninfa móvil	17.6	5.9	11.7 (-2.5–26.0)	0.19
Deutoninfa inmóvil	6.9	7.3	-0.4 (-5.4–4.6)	1.0
Hijas adultas	14.1	10.3	3.8 (-0.4–8.1)	0.06
Machos	23.9	6.9	17.0 (10.8–23.1)	< 0.05

3.6.1. Ausencia o muerte del macho y su impacto en la producción de hijas viables

Se determinó que la muerte o ausencia del macho se presentó en un número considerable de celdas en ambos tipos de cría, observándose en mayor cantidad en la cría de obrera ($P < 0.05$). A pesar de que en el 66.4% de las celdas de obrera se observó la presencia de hijas adultas (vivas), solamente el 42.3% eran viables, debido a la ausencia o muerte del macho. Esta condición fue igualmente observada en las celdas de zángano, pero en menor proporción (Cuadro 10). En las celdas de obrera analizadas ($n = 388$), se observó 316 hijas (vivas); sin embargo solamente 210 se consideraron viables. Por otro lado, en las celdas con cría de zángano ($n = 403$), se determinó la presencia de 1057 hijas adultas (vivas), produciéndose 862

hijas viables; observándose una diferencia considerable (relación 3:1) al comparar la producción de hijas viables en ambos tipos de cría.

Cuadro 10. Ausencia o muerte del macho y la producción de hijas viables e hijas infértiles en celdas con cría de obrera y zángano.

Característica	Obrera (%)	Zángano (%)	Dif. medias	P
Ausencia/muerte del macho*	40.0	21.3	18.7	< 0.05
Celdas con hijas vivas*	66.4	88.3	-21.9	< 0.05
Celdas con hijas viables*	42.3	69.6	-27.3	< 0.05
Celdas con hijas no viables*	24.1	18.7	15.1	< 0.05
Hijas viables**	66.5	81.6	-15.1	< 0.05

*Se consideraron las celdas con reproducción, en obrera (n = 345) y en zángano (n = 375).

**Se consideró el total de hijas vivas en celdas de obrera (n = 316) y zángano (n = 1057).

4. DISCUSIÓN

Reportes sobre la reproducción del ácaro *V. destructor* en abejas africanizadas bajo condiciones tropicales, han provenido principalmente de Brasil, en los cuales se indica cierta tolerancia de esta abeja hacia el ácaro (Moretto y Leonidas, 2003; Junkes et al., 2007). La tolerancia se ha relacionado principalmente con la baja fertilidad que presenta la varroa en cría de obrera (Corrêa-Marques et al., 2003; Carneiro et al., 2007; Junkes et al., 2007). Algunas investigaciones realizadas en nuestro país han reportado que en celdas de obrera, la reproducción de la varroa es irregular, debido a que una cantidad considerable de los ácaros no se reproduce o produce cría de un solo género (Calderón y Zamora, 2007). Mientras que en cría de zángano el ácaro presenta una alta fertilidad y producción de hijas viables (Calderón et al., 2007b). No obstante, la mayoría de estudios se han efectuado en celdas infestadas de manera artificial, lo que podría afectar el ciclo reproductivo de la varroa. En este estudio, se determinó la habilidad reproductiva de la varroa en celdas de obrera y zángano infestadas naturalmente.

4.1. Reproducción del ácaro *V. destructor* en celdas con cría de obrera

En este estudio la fertilidad del ácaro *V. destructor* en celdas de obrera fue de un 88.9%, siendo similar al 88.0% de fertilidad reportado en abejas africanizadas en México (Medina y Martín, 1999). Por otra parte, Calderón et al. (2007b) determinó que el 76.0% de los ácaros se reprodujo en celdas de obrera infestadas artificialmente. En Brasil se ha reportado en los últimos años un incremento en la fertilidad de la varroa, pasando de un 50.0% (Rosenkranz y Engels, 1994) a un 78.0% (Corrêa-Marques et al., 2003). Asimismo, Garrido et al. (2003)

indicó una fertilidad de la varroa del 82.0%. Este cambio en la reproducción, se ha asociado con la reciente detección en Brasil del haplotipo Coreano. Anteriormente se reportaba únicamente la presencia del haplotipo Japonés, el cual es considerado menos patógeno que el Coreano. Es importante resaltar que la fertilidad del ácaro obtenida en esta investigación, es muy similar a la observada en abejas de tipo europeo, en las cuales el 87.0% de los ácaros se reproduce en cría de obrera (Ghamdi y Hoopingarner, 2003).

El promedio de cría producido por ácaro de 3.2 descendientes, es similar a lo reportado para abejas africanizadas en Brasil de 3.1 descendientes (Corrêa-Marques et al., 2003). Por otra parte, en abejas de tipo europeo, se ha observado que se produce un promedio de 3.6 crías (Martin, 1994). Al considerar únicamente los ácaros fértiles, se produjeron 3.6 descendientes. Corrêa-Marques et al. (2003) y Medina y Martin (1999), establecieron un promedio de 4.1 y 4.4 crías por ácaro fértil, respectivamente. Mientras que Martin (1994), indicó que en la abeja europea se producen 4.0 crías por ácaro fértil. En este estudio se determinó un máximo de seis descendientes en celdas de obrera, lo cual es similar a lo reportado en otros estudios (Ifantidis, 1983; Martin, 1994; Quesada, 2005).

La producción de hijas viables, es uno de los principales aspectos relacionados con el éxito reproductivo del ácaro y su dinámica poblacional en la colmena. Asimismo, se considera uno de los factores involucrados en la tolerancia de la abeja hacia el ácaro (Medina, 2000). En esta investigación, en el 37.6% de las celdas se observó la presencia de hijas viables (presencia del macho y de al menos una hija; ambos vivos). Medina (2000) y Corrêa-Marques (2000), establecieron que en abejas africanizadas, el 40.0% de los ácaros producen hijas viables;

mientras que en abejas de tipo europeo aproximadamente el 75.0% de los ácaros producen hijas viables (Medina y Martin, 1999). Los ácaros con descendencia viable produjeron en promedio 1.4 hijas viables. Lo anterior, es similar a lo reportado en Brasil (1.5 hijas) (Moretto et al., 1995) y México (1.3 hijas) (Vandame et al., 2000). Por otro lado, en la abeja europea, Ghamdi y Hoopingarner (2003) reportaron 1.8 hijas viables por ácaro.

Es importante indicar que en el 51.3% de las celdas no se determinó la presencia de hijas viables, observándose únicamente estadios inmaduros del ácaro, ácaros adultos de un solo sexo o la mortalidad del macho y/o hija adulta. En México, Medina y Martin (1999) reportaron que un 48.0% de los ácaros no produjeron hijas viables; mientras que en Brasil fue de un 38.0% (Corrêa-Marques, 2000). En un 14.7% de las celdas se observó la presencia del macho y de al menos una hija adulta; sin embargo estas hijas se consideraron no viables debido a la muerte de uno de ellos o ambos. Martin (1994) estableció que en la abeja europea el 16.0% de los ácaros producen hijas no viables, atribuyéndolo principalmente a la muerte prematura del macho. En esta investigación el porcentaje de ácaros que produjo únicamente cría inmadura fue menor al 5.0%, mientras que Corrêa-Marques et al. (2003) y Calderón et al. (2003a), reportaron que casi el 40% de los ácaros produce cría inmadura.

Anteriormente, la presencia de únicamente hijas se asociaba a un fallo reproductivo del ácaro, el cual producía exclusivamente hembras; estudios recientes lo atribuyen a la muerte temprana del macho (en estadios inmaduros) (Martin et al., 1997, Calderón et al., 2009). En un 14.2% de las celdas de obrera, se observó únicamente la presencia de hijas, las cuales debido a la ausencia del macho permanecerán infértiles en ciclos sucesivos. Calderón et al. (2007b)

reportó que en celdas infestadas de manera artificial un 7.2% de los ácaros produjo sólo hijas. Por otra parte, en un 17.8% de las celdas, se encontró la presencia de únicamente macho. Algunos autores han mencionado que ácaros infértiles, producen sólo machos, mientras que otros investigadores indican que la presencia de macho adulto (ausencia de hijas adultas), se debe a que el ácaro inició la oviposición de manera tardía (Quesada, 2005). Medina y Martin (1999) y Calderón et al. (2003a) reportaron en abejas africanizadas que un 11.0% y un 16.4% de los ácaros produjeron únicamente macho, mientras que Martin y Kryger (2002) observaron que en *A. m. scutellata* fue de un 15.0%.

En esta investigación, el 11.1% de los ácaros en celdas de obrera no se reprodujo. Aún cuando se observaron condiciones adecuadas para la reproducción (ácaro activo, sitio de defecación, pupa saludable) no se determinó la presencia de progenie. La ausencia de reproducción del ácaro en cría de obrera, ha sido considerado como un factor de resistencia en abejas africanizadas en Brasil, ya que aproximadamente el 50.0% de los ácaros no se reproducen (Corrêa-Marques et al., 2003). En abejas africanizadas en México, Medina y Martin (1999) reportaron que un 12.0% de los ácaros no presentaban progenie, mientras que en abejas de tipo europeo en Inglaterra, se determinó que el porcentaje de ácaros que no se reprodujo fue de un 10.0% (Martin, 1994).

Se ha reportado que la mortalidad de los estadios inmaduros de la varroa, afecta de manera negativa el crecimiento poblacional (Ifantidis et al., 1999), ya que reduce el número de ácaros que alcanzan el estadio adulto y que podrían aumentar los niveles de infestación en la colmena. Existen pocos reportes relacionados con la mortalidad de los diferentes estadios de la

varroa, limitándose principalmente a la muerte de los estadios adultos (macho–hembra). Al analizar la viabilidad de los diferentes estadios del ácaro en celdas de obrera, se determinó una mortalidad del 23.3%, ocurriendo principalmente en las etapas de protoninfa y deutoninfa móvil, y macho adulto. Corrêa-Marques (2000), determinó una mortalidad del 34.1% en los diferentes estadios. La mortalidad puede estar relacionada con la competencia que se da entre los diferentes estadios por el sitio de alimentación, siendo los estadios inmaduros los más afectados (Martin, 1994). Por otro lado, se indica que el tamaño de la celda de obrera influye en la viabilidad de la cría inmadura, debido a que el espacio disponible dentro de la celda es reducido (Donze y Guerin, 1994).

La mortalidad de las hijas adultas correspondió a un 14.1%; mientras que en un 40.0% de las celdas se determinó la muerte o ausencia del macho. Debido a que la producción de hijas viables se establece en relación con la presencia de al menos una hija y el macho (ambos vivos), la muerte o ausencia del macho afecta de manera negativa la cantidad de hijas viables. Estas hembras no podrán ser fecundadas posteriormente, por lo que no producirán descendencia (Martin et al., 1997). Lo anterior ocasionó que un número considerable de ácaros produjeran hijas infértiles. Medina (2000) y Corrêa-Marques (2000), establecieron que en México y en Brasil, únicamente el 40.0% de los ácaros produjo hijas viables, debido principalmente a la muerte del macho. Por otra parte, Martin (1995) estableció que en abejas europeas solamente el 21.0% de las hijas emerge de las celdas sin fecundar.

4.2. Reproducción del ácaro *V. destructor* en celdas con cría de zángano

Diferentes reportes indican que el ácaro de la varroa presenta una buena habilidad reproductiva en la cría de zángano, principalmente relacionada con una alta fertilidad y fecundidad. En este estudio, se determinó que la fertilidad de la varroa en celdas de zángano correspondió a un 93.1%. Calderón et al. (2007a) estableció una fertilidad del 95.1% en celdas de zángano infestadas artificialmente; mientras que en un estudio con abejas africanizadas en Brasil, Garrido et al. (2003) reportó una fertilidad del 77.0%. En la abeja europea la fertilidad en celdas de zángano oscila entre 84.0–93.0% (Fuchs y Langenbach, 1989; Garrido et al., 2003; Ghamdi y Hoopingartner, 2003).

El promedio de cría producida por ácaro en celdas de zángano fue de 4.0 descendientes. Martin y Kriger (2002) reportaron la producción de 4.9 descendientes, mientras que Calderón et al. (2007a) indicó la presencia de 3.9 crías por ácaro. Por otro lado, al considerar únicamente los ácaros fértiles, se obtuvo un promedio de 4.3 descendientes. En abejas de tipo europeo, Martin (1994) indicó la producción de 4.0 crías por ácaro fértil. El número máximo de siete descendientes determinado en esta investigación corresponde con lo reportado en otros estudios (Ifantidis, 1983; Calderón et al., 2007a).

En este estudio, el 64.8% de los ácaros produjo hijas viables en cría de zángano. Se debe aclarar que para determinar el número de hijas viables en celdas de zángano, se incluyó el estadio de deutoninfa (móvil e inmóvil), debido a que en condiciones naturales las celdas de zángano permanecen selladas por más tiempo que las de obrera, permitiendo que estos estadios alcancen la fase adulta. Medina et al. (2002) y Corrêa-Marques (2000) reportaron que

en abejas africanizadas en México y en Brasil, aproximadamente un 53.0% de los ácaros produjo descendencia viable, mientras que en abejas de tipo europeo, un 63.0% de los ácaros presentó descendencia viable en cría de zángano (Martin, 1994). Al considerar únicamente los ácaros con descendencia viable, se determinó un promedio de 3.3 hijas por ácaro. Corrêa-Marques (2000) y Calderón et al. (2007a), reportaron en abejas africanizadas, un promedio de 3.0 y 2.6 hijas viables, respectivamente. Mientras que en abejas de tipo europeo, se estableció 2.8 hijas viables por ácaro (Ghamdi y Hoopingarner, 2003).

En el 28.3% de las celdas de zángano, se observó estadios inmaduros del ácaro, ácaros adultos de un solo sexo o la mortalidad del macho y/o hija adulta (cría no viable). Se reporta que en la abeja africana un 31.0% de las celdas presenta cría no viable (Martin y Kryger, 2002); mientras que en abejas europeas fue de un 29.0% (Martin, 1995). Un aspecto importante de resaltar, es que en aproximadamente el 5.0% de las celdas, se determinó la presencia de hijas adultas; sin embargo se consideraron como hijas no viables debido principalmente a la muerte del macho. Martin y Kryger (2002), reportaron que en abejas africanas en Sudáfrica un 13.0% de los ácaros produjo hijas no viables.

En este estudio solamente en el 1.0% de las celdas de zángano, se determinó la presencia de cría inmadura. Se debe indicar, que para establecer la cría inmadura no se consideró el estadio de deutoninfa (móvil e inmóvil). Debido a que las celdas de zángano permanecen selladas por más tiempo, la mayoría de deutoninfas alcanzan la fase adulta. Por lo anterior, la cantidad de celdas con cría inmadura podría ser superior a lo determinado. Calderón et al. (2007b), reportó que en un 13.2% de las celdas de zángano infestadas artificialmente, se observó cría inmadura.

En aproximadamente un 15.0% de las celdas se observó únicamente hijas adultas (ausencia de macho), lo cual es similar a lo reportado por Calderón et al. (2007b). La muerte prematura del macho en estadios inmaduros, es uno de los principales factores asociados con la presencia de sólo hijas. Por otro lado, en el 8.7% de las celdas se observó la presencia del macho adulto (ausencia de hijas adultas), lo anterior ha sido relacionado con ácaros infértiles (producen únicamente macho) (De Ruijter, 1987) o al inicio tardío de la oviposición. Calderón et al. (2007a) estableció en celdas de zángano, la presencia de sólo macho en el 7.6% de las celdas. Martin (1994) señaló que en la abeja europea un 14.0% de los ácaros produjo sólo macho; mientras que Ghamdi y Hoopingarner (2003) indicaron un 3.0%.

El porcentaje de ácaros que no se reprodujo en cría de zángano, es similar a lo indicado por Calderón et al. (2007a) en abejas africanizadas y a lo establecido por otros autores en abejas de tipo europeo, quienes han determinado niveles de infertilidad entre 4.0–8.0% (Ghamdi y Hoopingarner, 2003). Mientras que en abejas africanizadas en Brasil se reporta un 16.0% de ácaros infértiles (Garrido et al., 2003).

Poco se ha investigado sobre la mortalidad de los diferentes estadios de la varroa. Se debe considerar, que dicha mortalidad, especialmente en las primeras oviposiciones, afecta de manera negativa el crecimiento poblacional del ácaro (Ifantidis et al., 1999). En celdas de zángano, se determinó una mortalidad del 12.5%, ocurriendo principalmente en los estadios de protoninfa e hija adulta. En Brasil, Corrêa-Marques (2000) determinó en abejas africanizadas, una mortalidad del 25.2% para los diferentes estadios. Algunos autores, mencionan que la muerte de estadios inmaduros, está relacionada con el acceso y la disponibilidad del sitio de

alimentación. Se debe indicar que la varroa establece en la mayoría de casos un único sitio de alimentación en la pupa, el cual es utilizado en forma repetida por el ácaro madre y su progenie. Lo anterior conlleva a una competencia entre los diferentes estadios del ácaro, siendo afectados en mayor proporción, aquellos estadios que están en una etapa temprana de desarrollo (estadio de protoninfa) (Ghamdi y Hoopingarner, 2003).

Aún cuando en la cría de zángano, la varroa presentó una alta fertilidad y se determinó un alto porcentaje de hijas viables, uno de los principales factores que afectó su tasa reproductiva, fue la muerte o ausencia del macho (21.3% de las celdas), provocando que un 18.4% de las hijas resultaran infértiles. Donze et al. (1996) y Martin (1995) establecieron que en celdas de zángano en abejas europeas, entre un 10.0–15.0% de las hijas emerge de las celdas sin fecundar.

4.3. Comparación de la reproducción del ácaro *V. destructor* en celdas con cría de obrera y cría de zángano

En su hospedero natural, la abeja asiática *A. cerana*, el ácaro *V. destructor* se reproduce principalmente en la cría de zángano (Rosenkranz y Engels, 1994). Mientras que en la abeja *A. mellifera*, se reproduce tanto en la cría de obrera como de zángano, observándose una mejor reproducción en las celdas de zángano (Fuchs, 1990; Boot et al., 1991). Lo anterior ha sido relacionado con diferentes factores, como el tamaño de la celda, existiendo una fuerte correlación entre el tamaño y la tasa de infestación (Message y Gonçalves, 1995; Piccirillo y De Jong, 2003). Asimismo la celda de zángano permanece sellada por un periodo mayor que la celda de obrera, lo que permite que más ácaros alcancen la fase adulta. Se debe mencionar

que en condiciones tropicales, la presencia de cría zángano en las colmenas es estacional, presentándose principalmente en la época de floración (época seca) (Martin, 1995); mientras que la cría de obrera está presente en la colmena durante todo el año, variando la cantidad de acuerdo a la época (Martin, 1994).

Diversos autores señalan que la varroa presenta una mayor fertilidad en celdas con cría de zángano, tanto en abejas europeas como en abejas africanizadas (Ifantidis, 1983; Garrido et al., 2003). Uno de los principales factores asociados con la tolerancia de la abeja africanizada hacia la varroa, es su baja fertilidad en celdas de obrera comparado con las de zángano (Medina y Martin, 1999; Carneiro et al., 2007), lo cual es un factor que limita de manera considerable el aumento de la población del ácaro en la colmena (Corrêa-Marques et al., 2003; Junkes et al., 2007). Por ejemplo, en Brasil se indica que más de un 50.0% de los ácaros no se reproduce en cría de obrera (Rosenkranz, 1999). En esta investigación, se estableció que la fertilidad del ácaro fue superior al 85.0% en ambos tipos de cría, lo cual indica que la fertilidad determinada en este estudio, no fue influenciada de manera directa por el tipo de cría, aún cuando fue levemente superior en celdas de zángano.

En este estudio el porcentaje de ácaros que no se reprodujo fue menor al 15.0% en ambos tipos de cría. Las causas por las que algunos ácaros no se reproducen no se conocen con exactitud. Algunos autores mencionan que la edad del ácaro es uno de los factores que afecta directamente su capacidad reproductiva. Ácaros de edad avanzada, presentan una menor posibilidad de reproducirse, ya que el número de huevos y espermatozoides es limitado, pudiendo agotarse en ciclos previos (Martin y Kemp, 1997). Martin et al. (1997), reporta que

la varroa en condiciones naturales puede completar de dos a tres ciclos reproductivos durante su vida. Mientras que De Ruijter (1987), indica que en condiciones artificiales el ácaro es capaz de realizar hasta siete ciclos sucesivos, produciendo más de 30 huevos. Además, se ha determinado que la presencia de únicamente cría de obrera en la colmena, puede prolongar de manera excesiva la fase forética de los ácaros (debido a que es menos atractiva que la de zángano), limitando su capacidad reproductiva al infestar nuevamente la celda (ácaro de edad avanzada) (Martin et al., 1997).

Con respecto a la fecundidad del ácaro *V. destructor*, se ha establecido que depende en parte del tipo de cría que infesta (obrero-zángano) (Ghamdi y Hoopingarner, 2003). En esta investigación se estableció que el ácaro presentó una mayor fecundidad en cría de zángano, produciendo en promedio 0.8 descendientes más por ácaro que en cría de obrera. La duración del periodo sellado de la celda es uno de los principales factores asociados con el número de descendientes producidos por ácaro (Oldroyd, 1999). En obrera, la cría permanece sellada un promedio de 12 días, mientras que en zángano se mantiene operculada por aproximadamente 14 días. Rosenkranz (1999) indica que esta diferencia en el periodo sellado, limita la cantidad de descendientes producidos en celdas de obrera. Observaciones recientes utilizando celdas artificiales de obrera en abejas africanizadas, mostraron ciertos movimientos de desplazamiento de la larva, los cuales interfieren con la alimentación del ácaro, retrasando el inicio de la oviposición (Calderón et al., 2009). Este retraso en el ciclo reproductivo de la varroa, afecta directamente la cantidad de progenie producida. Se ha indicado que el ácaro activa su oogénesis inmediatamente después de invadir la celda de cría y alimentarse, lo cual es necesario para el éxito reproductivo (Garrido y Rosenkranz, 2003). Se debe mencionar, que

el comportamiento de desplazamiento no ha sido estudiado en celdas con cría de zángano. Investigaciones realizadas en abejas europeas, indican que el ácaro de la varroa, interrumpe la oviposición en cría de obrera a las 170 horas luego de sellada la celda, mientras que en zángano finaliza a las 200 horas. Lo anterior permite que el ácaro oviposite un máximo de seis huevos en cría de obrera y siete en cría de zángano (Martin, 1994, 1995). A la fecha no está claro cuales factores intervienen en la finalización de la postura. Se reporta que la composición de la hemolinfa en un determinado momento de desarrollo de la pupa, suspende la oviposición del ácaro (Martin y Cook, 1996).

El número de hijas viables producidas por ácaro, es uno de los principales parámetros relacionados con la dinámica poblacional, ya que únicamente los ácaros fértiles contribuyen con el crecimiento de la población (Ifantidis, 1997; Mondragón et al., 2005). La tolerancia/resistencia de las abejas, se ha asociado anteriormente con la fertilidad de los ácaros (Martin et al., 1997) y más recientemente con la producción de hijas viables (Calderón et al., 2007a). En este estudio, una de las principales diferencias observadas al comparar la reproducción del ácaro en cría de obrera y zángano, fue que un número considerable de ácaros produjo hijas viables en celdas de zángano. Asimismo la cantidad de hijas viables fue superior en cría de zángano, produciéndose 2.1 hijas por ácaro, mientras que en cría de obrera fue de 0.5 hijas viables. La baja producción de hijas viables en la cría de obrera, podría ser considerado como un factor de resistencia presente en la abeja africanizada. Diferentes estudios, reportan una cantidad limitada de hijas viables en cría de obrera en abejas africanizadas (Calderón et al., 2003a; Calderón et al., 2007b). Por otro lado, la elevada producción de hijas viables en la cría de zángano, podría relacionarse con el aumento en el

nivel de infestación de las colmenas observado en abejas africanizadas en nuestro país. Lo anterior indica que el tipo de cría, obrera o zángano, afecta de manera directa la producción de hijas viables (Boot et al., 1991).

Anteriormente, algunos estudios indican que un alto porcentaje de ácaros producen cría inmadura en celdas de obrera, estableciéndose como un parámetro que limita la reproducción de la varroa en abejas africanizadas (Quesada, 2005). En esta investigación el porcentaje de ácaros que produjo únicamente cría inmadura fue menor al 5.0%, observándose en mayor proporción en la cría de obrera. Se ha establecido que la presencia de únicamente cría inmadura al finalizar el periodo de sellado de la celda (al emerger la abeja), se debe a que los ácaros inician la oviposición tardíamente, lo cual causa que los estadios inmaduros no tengan tiempo suficiente para alcanzar la fase adulta. Se ha indicado que la cría de zángano, presenta un mayor estímulo (composición de la hemolinfa) que favorece el inicio de la oviposición, lo que permite que la mayoría de descendientes alcancen el estadio adulto (Martin et al., 1997). Asimismo, el mayor periodo de sellado de la cría de zángano beneficia la producción de estadios adultos.

Es importante señalar que otros aspectos negativos como la producción de cría de un solo sexo (macho o hembra), ocasionan una reducción en la habilidad reproductiva de la varroa (Calderón et al., 2007b). En esta investigación, se determinó que el porcentaje de celdas con sólo macho fue significativamente mayor en cría de obrera. Como se mencionó anteriormente, algunos autores han reportado que ácaros infértiles producen sólo machos (De Ruijter, 1987). Por otro lado, se menciona que algunos ácaros fértiles (presencia de espermatozoides) que sólo

producen machos, lo continúan haciendo en ciclos sucesivos, lo cual indica algún defecto en su fisiología (Martin et al., 1997). Otros investigadores atribuyen la presencia de sólo macho, a un inicio tardío en la oviposición, produciendo el macho adulto y hembras en estadio inmaduro. Adicionalmente, en este estudio se estableció que el porcentaje de ácaros que produjo únicamente hijas fue muy similar en ambos tipos de cría. Se reporta que la presencia de sólo hijas se debe principalmente a la muerte del macho en estadios inmaduros. Se debe resaltar que los ácaros que sólo producen descendencia de un sexo (macho o hembra) no favorecen el crecimiento poblacional de la varroa (Martin et al., 1997).

Se ha establecido que la mortalidad de los diferentes estadios de la varroa durante su desarrollo en las celdas de cría (obrero o zángano), es un factor que afecta directamente la producción de hijas viables (Martin, 1994, 1995; Donzé et al., 1996). En esta investigación la mortalidad de los estadios del ácaro, se presentó tanto en cría de obrera como de zángano, siendo significativamente mayor en la cría de obrera. Específicamente, se observó en ambos tipos de cría una alta mortalidad de la protoninfa (móvil e inmóvil). Mientras que en la cría de obrera, se registró adicionalmente una alta mortalidad de la deutoninfa móvil y el macho, estadios que por su etapa de desarrollo avanzado tenían una alta posibilidad de alcanzar la fase adulta. Como se indicó anteriormente, la inanición es un aspecto relacionado con la mortalidad de la descendencia de la varroa. El ácaro (madre) establece un único sitio de alimentación, el cual es utilizado por los diferentes estadios, cuyos quelíceros no son lo suficientemente fuertes para atravesar la cutícula de la pupa y establecer un sitio donde alimentarse. Se ha reportado, que los estadios del ácaro que no logran ubicar el sitio de alimentación o que son desplazados de dicho sitio por individuos en etapas más avanzadas de desarrollo, eventualmente mueren

(Martin et al., 1997). Adicionalmente, algunos autores mencionan que la presencia de enfermedades infecciosas (bacterianas), pueden ocasionar la muerte de la cría del ácaro (Ifantidis, 1997). Lo anterior podría estar relacionado con lo determinado en algunas celdas, donde se observó ácaros y sus descendientes con una coloración oscura y apariencia flácida (acuosa). La presencia de bacterias en estos ácaros debe confirmarse mediante pruebas específicas de laboratorio.

Uno de los hallazgos más importantes de este estudio, fue la alta mortalidad del macho (estadio adulto) en celdas de obrera, comparado con la mortalidad en celdas de zángano. En investigaciones previas se ha determinado que la muerte del macho es un fenómeno que se presenta con cierta frecuencia, afectando la producción de hijas viables y la dinámica poblacional del ácaro (nivel de infestación de la colmena) (Martin, 1994; Donzé et al., 1996). Se reporta que la cantidad de espacio disponible en el interior de la celda, es uno de los factores que intervienen en la reproducción del ácaro (Martin y Kryger, 2002). Por lo anterior, se considera que el tamaño de las celdas de obrera (menor que las de zángano) repercute en la viabilidad de la cría, principalmente en el macho. Por otro lado, Martin y Kryger (2002) indican que el macho de la varroa requiere para su mantenimiento alimentarse de la hemolinfa de la pupa (otros investigadores reportan que no se alimenta) (Ifantidis, 1983, 1997), y que aquellos que mueren, se debe principalmente a que no alcanzan el sitio de alimentación. Además, algunos machos son dañados por los apéndices de la abeja, cuando se dirigen al sitio de alimentación (Martin et al., 1997).

Otro aspecto relacionado con el macho y a la fecha poco reportado, es su ausencia. Al comparar ambos tipos de cría, se determinó que el macho no estaba presente en un número considerable de celdas de obrera, provocando que las hijas emerjan de la celda sin fecundar, permaneciendo infértiles en ciclos sucesivos. Por otro lado, en cría de zángano, la ausencia del macho se observó en un número menor de celdas, lo cual favoreció la producción de hijas viables. Se ha establecido que la ausencia del macho, puede relacionarse con su muerte en estadios inmaduros (Martin et al., 1997). Estudios recientes han determinado que los movimientos de la larva durante la muda a pupa, causan lesiones al primer huevo (el cual origina al macho), ocasionando en algunos casos su muerte (Calderón et al., 2009). La ausencia del macho, es un factor que afecta de manera directa el crecimiento poblacional de la varroa, ya que disminuye la producción de hijas viables. Se debe aclarar que en cada ciclo reproductivo se produce únicamente un macho, el cual es responsable de fertilizar a las hembras que recién alcancen el estadio adulto (Calderón, 2009).

En abejas europeas se ha determinado una relación estrecha entre el número de celdas de obrera con ausencia del macho (10.0–25.0%) y la cantidad de celdas de obrera en las que el ácaro no se reproduce (ácaros infértiles) (14.0%) (Martin et al., 1997). Asimismo, Harris y Harbo (1999), indican que los ácaros que no se reproducen corresponden a ácaros sin fecundar. Confirmando que los ácaros sólo pueden ser fecundados unas horas después de alcanzar la fase adulta y que en aquellas celdas que presentan ausencia del macho, se producen ácaros infértiles. Por otra parte, Garrido et al. (2003), estudió en abejas africanizadas que presentaban una alta tasa de ácaros sin reproducción, la fertilidad de los ácaros en la fase forética (abejas adultas). Determinando que la mayoría de ácaros en la fase forética eran

fértiles (presentaban espermatozoides viables), por lo que sugiere que las hembras sin fecundar desaparecen eventualmente de la población.

La producción de hijas viables en celdas de obrera fue significativamente menor que en la cría de zángano, debido principalmente a la ausencia del macho, lo cual podría ser considerado como un factor de resistencia presente en la abeja africanizada. Harbo y Hoopingarner (1997), señalan que algunas líneas de abejas mantienen bajos niveles de infestación, debido principalmente a la limitada reproducción del ácaro en la cría de obrera. En colmenas con supresión reproductiva del ácaro (SMR, por sus siglas en inglés), la varroa no se reproduce o no produce hijas viables. Es importante señalar que de acuerdo al modelo poblacional desarrollado por Martin (1998), pequeñas diferencias en la reproducción del ácaro y en la viabilidad de la progenie, generan diferencias considerables en el número de hijas viables que se producen.

Aún cuando, en abejas africanizadas la ausencia del macho en celdas de obrera reduce de manera significativa la cantidad de hijas viables, se considera que el número de ciclos realizados por el ácaro en la cría de obrera (presente en la colmena durante todo el año), favorece el aumento gradual de la infestación. Asimismo, en la cría de zángano, cuya presencia en la colmena es estacional (época seca), la mayoría de ácaros produce hijas viables, beneficiando de manera directa el aumento en la población de ácaros. Estas observaciones están relacionadas con los altos niveles de infestación determinados en colmenas de abejas africanizadas en diferentes estudios; así como en muestreos realizados en zonas apícolas del país, siendo necesaria la aplicación anual de medidas de control contra la varroa. Debido al

éxito reproductivo de la varroa determinado en cría de zángano, se debe considerar su eliminación como una medida de control biológico.

5. CONCLUSIONES

– Se determinó una alta fertilidad del ácaro *V. destructor* en celdas con cría de obrera. Sin embargo, algunos factores como la producción de únicamente estadios inmaduros, cría de un solo género (hembras o machos), ácaros sin reproducción y la mortalidad de estadios, limitaron la tasa reproductiva. Lo anterior ocasionó una reducción considerable en la producción de hijas viables en celdas de obrera. Por otra parte, en celdas con cría de zángano el ácaro de la varroa presentó una elevada fertilidad y aún cuando se determinó ácaros con producción de cría inmadura, cría de un solo sexo y ácaros sin reproducción, la mayoría de ácaros produjo hijas viables, mostrando un alto éxito reproductivo.

– Al comparar la reproducción del ácaro *V. destructor* en celdas de obrera y zángano, se determinó que la fertilidad fue similar en ambos tipos de cría. Sin embargo, en cría de zángano la mayoría de ácaros produjo hijas viables, mientras que en cría de obrera menos del 40.0% logró producirlas. Además, la cantidad de ácaros con cría inmadura, cría de un solo sexo y sin reproducción fue mayor en cría de obrera. Asimismo, el número de hijas viables fue superior en cría de zángano, produciéndose 2.1 hijas por ácaro, mientras que en cría de obrera fue de 0.5 hijas viables. Por lo anterior, se debe indicar que la cría de zángano es más adecuada para la reproducción de la varroa, siendo esencial para el crecimiento de la población de este ácaro dentro de la colmena.

– La mortalidad de estadios inmaduros del ácaro *V. destructor* se observó en ambos tipos de cría. En la cría de obrera se determinó una alta mortalidad en los estadios de protoninfa

(móvil/inmóvil), deutoninfa móvil y macho adulto. Mientras que en celdas de zángano, se estableció una mortalidad considerable en los estadios de protoninfa e hija adulta. Al comparar la mortalidad de los estadios inmaduros de la varroa en cría de obrera y zángano, se debe indicar una mayor mortalidad en las celdas de obrera, siendo uno de los principales factores que afecta el éxito reproductivo de la varroa.

– La mortalidad o ausencia del macho del ácaro *V. destructor* se presentó tanto en celdas de obrera como de zángano, siendo significativamente mayor en cría de obrera. En este estudio, uno de los principales factores relacionados con la baja producción de hijas viables en celdas de obrera fue la muerte o ausencia del macho, la cual se determinó en el 40.0% de las celdas en las que el ácaro mostró reproducción. Por otra parte, a pesar de observarse una menor ausencia del macho en la cría de zángano (21.0%), es un factor que afecta negativamente la producción de hijas viables en este tipo de cría.

6. RECOMENDACIONES

- Estudiar el comportamiento reproductivo del ácaro *V. destructor* en celdas artificiales con cría de obrera y zángano, para determinar los factores que intervienen en la mortalidad de los diferentes estadios, específicamente la ausencia o muerte del macho.

- Debido a la presencia de ácaros (adultos e inmaduros) que mostraban una condición alterada (coloración oscura y apariencia blanda), atribuida por algunos autores a la presencia de agentes bacteriales, se requiere la identificación de los posibles agentes causantes de dicha condición (análisis bacteriológico) y determinar su nivel de patogenicidad contra la varroa.

- Tomando en cuenta que un número considerable de apicultores de nuestro país mantiene colmenas de abejas híbridas (introduce de manera periódica reinas de tipo Europeo), se sugiere estudiar la reproducción de la varroa en este tipo de abeja y comparar los resultados con los obtenidos en este estudio.

- Estudiar la época del año con mayor presencia de cría de zángano en la colmena y su relación con el crecimiento poblacional de este ácaro. Además, se propone implementar el uso de panales con cría de zángano, como método de control biológico, para reducir el uso excesivo de productos químicos y disminuir el riesgo de contaminación de la miel.

- Considerando los diferentes estudios realizados sobre la biología reproductiva de la varroa en abejas africanizadas, se recomienda construir un modelo estadístico, que permita proyectar la dinámica poblacional de este ácaro bajo condiciones tropicales.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Anderson, D. L. & J. W. H. Trueman. 2000. *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) is more than one species. *Exp. Appl. Acarol.* 24: 165–189.

Arechavaleta, E. M. & E. Guzmán. 2001. Relative effect of four characteristics that restrain the population growth of the mite *Varroa destructor* in honey bees (*Apis mellifera*) colonies. *Apidologie.* 32: 157–174.

Bailey, L. & B. V. Ball. 1991. Honey bee pathology, 2nd ed. Academic Press Inc., London, U.K.

Boot, W. J., J. Calis & J. Beetsma. 1991. Invasion of varroa mites into honeybee brood cells; when do brood cells attract varroa mites?. *Proc. Exp. Appl. Entomol. N.E.V. Amsterdam.* 2:154–156.

Boot, W., J. Schoenmayer, J. Calis & J. Beetsma. 1995. Invasion of *Varroa jacobsoni* into drone brood cells of the honey bee, *Apis mellifera*. *Apidologie.* 26: 109–118.

Calderón, R. A. 2009. Entrevista con el Dr. Rafael A. Calderón. Coordinador del Laboratorio de Patología Apícola del Centro de Investigaciones Apícolas Tropicales, Universidad Nacional, Heredia, C.R. 18 de mayo.

- Calderón, R. A., N. Fallas, L. G. Zamora, J. Veen & L. A. Sánchez. 2009. Behavior of varroa mites in worker brood cells of Africanized honey bees. *Exp. Appl. Acarol.* 49: 415–421.
- Calderón, R. A., M. Sommeijer, A. De Ruijter & J. Veen. 2003a. The reproductive ability of *Varroa destructor* in worker brood of Africanized and hybrid honey bees in Costa Rica. *J. Apic. Res.* 42: 65–67.
- Calderón, R. A., J. Veen, H. G. Arce & M. E. Esquivel. 2003b. Presence of deformed wing virus and Kashmir bee virus in Africanized honey bees in Costa Rica infested with *Varroa destructor*. *Bee World.* 84: 112–116.
- Calderón, R. A. & L. G. Zamora. 2007. Reproduction of *Varroa destructor* in Africanized honey bees under the tropical conditions of Costa Rica. *Apiacta.* 42: 31–38.
- Calderón, R. A., L. G. Zamora & J. Veen. 2007a. The reproductive rate of *Varroa destructor* in drone brood of Africanized honey bees. *J. Apic. Res.* 46: 140–143.
- Calderón, R. A., L. G. Zamora, J. Veen & M. V. Quesada. 2007b. A comparison of the reproductive ability of *Varroa destructor* (Mesostigmata: Varroidae) in worker and drone brood of Africanized honey bees (*Apis mellifera*). *Exp. Appl. Acarol.* 43: 25–32.

- Carneiro E. F., R. Torres, R. Strapazzon, S. Ramirez, J. Guerra, D. Koling & G. Moretto. 2007. Changes in the reproductive ability of the mite *Varroa destructor* (Anderson & Trueman) in Africanized honey bees (*Apis mellifera* L.) (Hymenoptera: Apidae) colonies in Southern Brazil. *Neotrop. Entomol.* 36: 949–952.
- Caron, D. M. 2001. Africanized honey bees in the Americas. A.I. Root Co. Medina, Ohio, USA.
- Corrêa-Marques, M. H. 2000. Reproduction of the mite *Varroa jacobsoni* in Africanized honey bee colonies in Brazil (Thesis abstract). *Genet. Mol. Res.* 3: 463–464.
- Corrêa-Marques, M. H., L. Medina, S. Martin & D. De Jong. 2003. Comparing data on the reproduction of *Varroa destructor*. *Genet. Mol. Res.* 2: 1–6.
- De Jong, D. 1996. Africanized honey bees in Brazil, forty years of adaptation and success. *Bee World.* 77: 67–70.
- De Ruijter, A. 1987. Reproduction of *Varroa jacobsoni* during successive brood cycles of the honeybee. *Apidologie.* 18: 321–326.
- Donzé, G., P. Fluri & A. Imdorf. 1998. A look under the cap: the reproductive behaviour of varroa in the capped brood of the honey bee. *Am. Bee. J.* 7: 528–532.

- Donzé, G. & P. M. Guerin. 1994. Behavioral attributes and parental care of varroa mites parasitizing honey bee brood. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 34: 305–319.
- Donzé G., M. Herrmann, B. Bachofen & P. M. Guerin. 1996. Effect of mating frequency and brood cell infestation rate on the reproductive success of the honeybee parasite *Varroa jacobsoni*. *Ecol. Entomol.* 21: 17–26.
- Fuchs, S. 1990. Preference for drone brood cells by *Varroa jacobsoni* Oud. in colonies of *Apis mellifera carnica*. *Apidologie.* 21: 193–199.
- Fuchs, S. & K. Langenbach. 1989. Multiple infestation of *Apis mellifera* L. brood cells and reproduction in *Varroa jacobsoni* Oud. *Apidologie.* 20: 257–266.
- Ghamdi, A. & R. Hoopingarner. 2003. Reproductive biology of *Varroa jacobsoni* Oud. in worker and drone brood of the honey bee *Apis mellifera* L. under Michigan conditions. *Pak. J. Biol. Sci.* 6: 756–761.
- Garrido, C. & P. Rosenkranz. 2003. The reproductive program of female *Varroa destructor* mites is triggered by its host, *Apis mellifera*. *Exp. Appl. Acarol.* 31: 269–273.
- Garrido, C., P. Rosenkranz, R. Paxton & L. Gonçalves. 2003. Temporal changes in *Varroa destructor* fertility and haplotype in Brazil. *Apidologie.* 34: 535–541.

- Harbo, J. R. & J. W. Harris. 2005. Suppressed mite reproduction explained by the behaviour of adult bees. *J. Apic. Res.* 44: 21–23.
- Harbo, J. R. & R. A. Hoopingarner. 1997. Honey bees (Hymenoptera: Apidae) in the United States that express resistance to *Varroa jacobsoni* (Mesostigmata: Varroidae). *J. Econ. Entomol.* 90: 893–898.
- Harris, J. W. & J. R. Harbo. 1999. Low sperm counts and reduced fecundity of mites in colonies of honey bees (Hymenoptera: Apidae) resistant to *Varroa jacobsoni* (Mesostigmata: Varroidae). *J. Econ. Entomol.* 92: 83–90.
- Harris, J. W., J. R. Harbo, J. D. Villa & R. G. Danka. 2003. Variable population growth of *Varroa destructor* (Mesostigmata: Varroidae) in colonies of honey bees (Hymenoptera: Apidae) during a 10-year period. *Environ. Entomol.* 32: 1305–1312.
- Ifantidis, M. D. 1983. Ontogenesis of the mite *Varroa jacobsoni* in worker and drone honeybee brood cells. *J. Apic. Res.* 22: 200–206.
- Ifantidis, M. D. 1997. Ontogenesis of *Varroa jacobsoni* Oud. p. 13–21. *In* Cahiers Options Méditerranéennes. Vol. 21. Varroosis in the Mediterranean region. CIHEAM, ES.

- Ifantidis, M. D., A. Karamanidou & P. Katikou. 1999. Juvenile mortality of the female descendants in the ectoparasitic mite *Varroa jacobsoni* in worker brood of *Apis mellifera*. *J. Apic. Res.* 38: 25–32.
- Junkes, L., J. Vieira, J. Guerra & G. Moretto. 2007. *Varroa destructor* mite mortality rate according to the amount of worker brood in Africanized honey bee (*Apis mellifera* L.) colonies. *Acta Sci. Biol. Sci.* 29: 305–308.
- Kralj, J. & S. Fuchs. 2006. Parasitic *Varroa destructor* mites influence flight duration and homing ability of infested *Apis mellifera* foragers. *Apidologie.* 37: 577–587.
- Le Conte Y. 2006. La vie sociale de la colonie. p. 57–63. *In*: H. Clément (ed.). *La traité rustica de l' apiculture*. Éditions Rustica, Paris.
- Martin, S. J. 1994. Ontogenesis of the mite *Varroa jacobsoni* Oud. in worker brood of the honeybee *Apis mellifera* L. under natural conditions. *Exp. Appl. Acarol.* 18: 87–100.
- Martin, S. J. 1995. Ontogenesis of the mite *Varroa jacobsoni* Oud. in drone brood of the honeybee *Apis mellifera* L. under natural conditions. *Exp. Appl. Acarol.* 19: 199–210.
- Martin, S. J. 1998. A population model for the ectoparasitic mite *Varroa jacobsoni* in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Ecol. Model.* 109: 267–281.

- Martin, S. J. & C. Cook. 1996. Effect of host brood type on the number of offspring laid by the honeybee parasite *Varroa jacobsoni*. *Exp. Appl. Acarol.* 20: 387–390
- Martin, S. J., K. Holland & M. Murray. 1997. Non-reproduction in the honey bee mite *Varroa jacobsoni* in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *J. Apic. Res.* 36: 113–123.
- Martin S. J. & D. Kemp. 1997. Average number of reproductive cycles performed by *Varroa jacobsoni* in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *J. Apic. Res.* 36: 113–123.
- Martin, S. J. & P. Kryger. 2002. Reproduction of *Varroa destructor* in South African Honey bees: does cell space influence *Varroa* male survivorship?. *Apidologie.* 33: 51–61.
- Medina, M. L. 2000. Reproducción del ácaro *Varroa jacobsoni* y factores de tolerancia hacia este parásito en abejas Africanizadas (*Apis mellifera*) en Yucatán, Mexico. p. 164–171. *In: Anais do IV encontro sobre Abelhas, 2000. Riberao Preto, Bra.*
- Medina, L. & S. Martin. 1999. A comparative study of *Varroa jacobsoni* reproduction in worker cells of honey bees (*Apis mellifera*) in England and Africanized bees in Yucatan, Mexico. *Exp. Appl. Acarol.* 23: 659–667
- Medina, L., S. Martin, L. Espinosa & F. Ratnieks. 2002. Reproduction of *Varroa destructor* in worker brood of Africanized honey bees (*Apis mellifera*). *Exp. Appl. Acarol.* 27: 79–88.

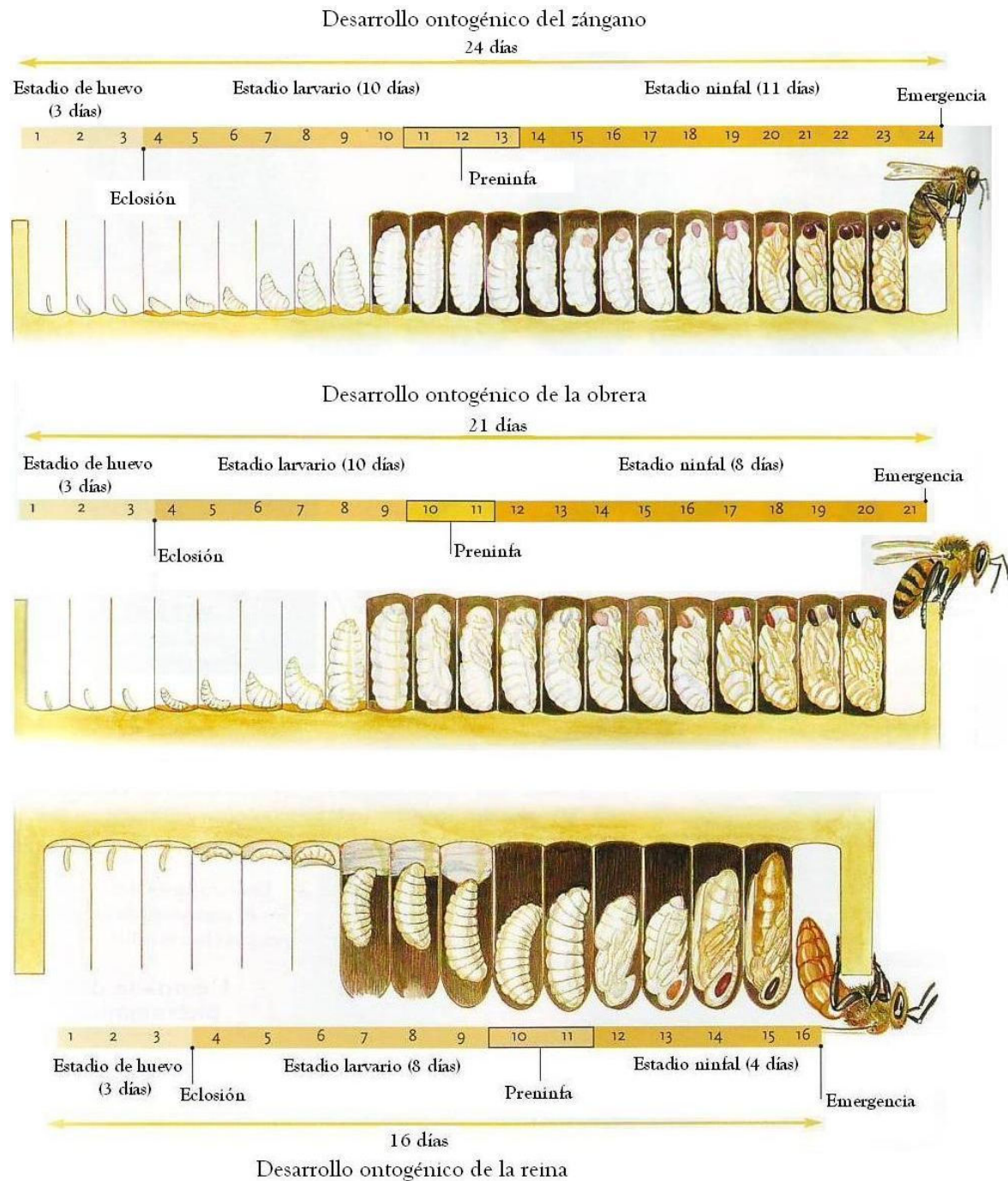
- Message, D. & L. Gonçalves. 1995. Effect of the size of worker brood cells of Africanized honey bees on infestation and reproduction of the ectoparasitic mite *Varroa jacobsoni* Oud. *Apidologie*. 26: 381–386.
- Mondragón, L., S. Martin & R. Vandame. 2006. Mortality of mite offspring: a major component of *Varroa destructor* resistance in a population of Africanized bees. *Apidologie*. 37: 67–74.
- Mondragón, L., M. Spivak & R. Vandame. 2005. A multifactorial study of the resistance of honey bees *Apis mellifera* to the mite *Varroa destructor* over one year in Mexico. *Apidologie*. 36: 345–358.
- Moretto, G., J. Guerra & C. Bittencourt. 2006. Uncapping activity of *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae) towards worker brood cells infested with the mite *Varroa destructor* Anderson & Trueman (Mesostigmata: Varroidae). *Neotrop. Entomol.* 35: 299–301.
- Moretto, G. & J. Leonidas. 1999. *Varroa jacobsoni* infestation of adult Africanized and Italian honey bees (*Apis mellifera*) in mixed colonies in Brazil. *Genet. Mol. Biol.* 22: 321–323.
- Moretto, G. & J. Leonidas. 2003. Infestation and distribution of the mite *Varroa destructor* in colonies of Africanized bees. *Braz. J. Biol.* 63: 83–86.

- Moretto, G., A. Pillati, D. De Jong, L. S. Gonçalves & F. L. Cassini. 1995. Reduction of varroa infestation in the state of Santa Catarina, in Southern Brazil. *Am. Bee J.* 135: 498–500.
- Oldroyd, B. P. 1999. Coevolution while you wait: *Varroa jacobsoni*, a new parasite of western honeybees. *Trends Ecol. Evol.* 14: 312–315.
- Piccirillo, G. A. & D. De Jong. 2003. The influence of brood comb cell size on the reproductive behavior of the ectoparasitic mite *Varroa destructor* in Africanized honey bee colonies. *Gen. Mol. Res.* 2: 36–42.
- Quesada, V. M. 2005. Comparación de la habilidad reproductiva del ácaro *Varroa destructor* (Mesostigmata: Varroidae) en celdas con cría de obrera y celdas con cría de zángano en abejas africanizadas (*Apis mellifera*) en Costa Rica. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional, C.R.
- Rosenkranz, P. 1999 Honey bee (*Apis mellifera* L.) tolerance to *Varroa jacobsoni* Oud. in South America. *Apidologie.* 30: 159–172.
- Rosenkranz, P. & W. Engels. 1994. Infertility of *Varroa jacobsoni* females after invasion into *Apis mellifera* worker brood as a tolerance factor against varroatosis. *Apidologie.* 25: 402–411.

- Spivak, M. & G. Reuter. 2001. *Varroa destructor* infestation in untreated honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies selected for hygienic behaviour. *J. Econ. Entomol.* 94: 326–331.
- Vandame, R., M. Colin, S. Morand & G. Otero-Colina. 2000. Levels of compatibility in a new host-parasite association: *Apis mellifera/Varroa jacobsoni*. *Can. J. Zool.* 78: 2037–2044.
- Winston, M. 1987. *The biology of the honey bee*. Harvard University Press. Massachusetts, U.S.

8. ANEXOS

Anexo 1. Desarrollo ontogénico del zángano, la obrera y la reina en abejas *A. mellifera* (Le Conte, 2006).



Anexo 2. Desarrollo ontogénico del ácaro *V. destructor* en celdas con cría de obrera y cría de zángano en abejas *A. mellifera*.

Sexo del huevo	Estadio	Duración obrera (h)*	Duración zángano (h)*
Macho	Huevo-larva	30	28
	Protoninfa	52	68
	Deutoninfa	72	54
	Total	154	150
Hembra	Huevo-larva	22	28
	Protoninfa	32	40
	Deutoninfa	76	68
	Total	130	136

*Duración de las diferentes etapas del ciclo de desarrollo de la varroa (Martin, 1995).

Anexo 3. Parámetros reproductivos de la varroa en celdas con cría de obrera en abejas africanizadas y abejas europeas.

Parámetro reproductivo	Abeja africanizada* (%)	Abeja africanizada** (%)	Abeja europea*** (%)
Fertilidad	88.9	88.0	87.0
No reproducción	11.1	12.0	10.0
Hijas viables	37.6	40.0	75.0
Hijas no viables	14.7	-	16.0
Sólo macho	17.8	11.0	8.0

* Datos obtenidos en abejas africanizadas en esta investigación.

** Datos reportados en abejas africanizadas (Medina y Martin, 1999, Corrêa-Marques, 2000).

*** Datos reportados en abejas europeas (Martin, 1994, Medina y Martin, 1999, Ghamdi y Hoopingarner, 2003).

Anexo 4. Tasa reproductiva del ácaro *V. destructor* en celdas con cría de obrera en abejas africanizadas y abejas europeas.

Parámetro	Abeja africanizada*	Abeja africanizada**	Abeja europea***
Huevos por ácaro	3.2	3.1	3.6
Huevos por ácaro fértil	3.6	4.1	4.0
Hijas viables	1.4	1.5	1.8

* Datos obtenidos en esta investigación.

** Datos reportados en abejas africanizadas (Moretto et al., 1995, Corrêa-Marques et al., 2003).

*** Datos reportados en abejas europeas (Martin, 1994, Ghamdi y Hoopingarner, 2003).