

Varroasis y mecanismos de defensa de la abeja melífera (*Apis mellifera*)

Diego Armando Masaquiza Moposita*, Lino Miguel Curbelo*, Byron Leoncio Díaz Monroy**, Amílcar Arenal Cruz***

* Centro de Estudios para el Desarrollo de la Producción Animal, Universidad de Camagüey “Ignacio Agramonte Loynaz”, Camagüey, Cuba

** Facultad de Ciencias Pecuarias, Escuela Superior Politécnica de Chimborazo, Chimborazo, Ecuador

*** Departamento de Morfofisiología, Universidad de Camagüey “Ignacio Agramonte Loynaz”, Camagüey, Cuba

diegomasaquiza@reduc.edu.cu

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5176-8261>

RESUMEN

Antecedentes: La abeja melífera se encuentra amenazada por varios factores que provocan lo que hoy en día se conoce a nivel mundial como el Síndrome de Colapso de las colmenas, entre los cuales destaca la presencia del ácaro *Varroa destructor*. El objetivo de la reseña es actualizar la información sobre la Varroasis en *Apis mellifera* y de algunos mecanismos de defensa de las abejas en su coevolución con el parásito.

Métodos: Se revisaron las bases de datos de Sciencedirect, Google-scholar, Scopus y NCBI con el empleo de las palabras claves: *Varroa destructor*, ciclo biológico, abejas, Apis, abejas africanizadas, apicultura y *Apis mellifera*. Se enfatizó en los artículos de los últimos cinco años.

Resultados: Se describen las características del ácaro y su ciclo biológico, así como sus efectos sobre las colonias de abejas y los factores que influyen en la prevalencia del parásito. Además, se refieren los mecanismos como el comportamiento higiénico, acicalamiento, supresión de la reproducción del ácaro. Se actualiza sobre el impacto de la Varroasis a nivel mundial.

Conclusiones: Ciertas poblaciones de abejas logran convivir con el ácaro varroa, pues sus mecanismos de defensa les permiten mantener tasas de infestación en rangos permisibles. En la actualidad existe la tendencia a incluir estos mecanismos en planes de mejoramiento.

Palabras clave: *Varroa*, *Apis*, abejas africanizadas, apicultura

Varroasis and Defense (*Apis mellifera*) Mechanisms of Honey Bees

ABSTRACT

Background: Honey bees are threatened by acaride *Varroa destructor*, which among other factors, causes what is known today in the world as Colony Collapse Disorder. The aim of this review is to publish updated information of Varroasis in *Apis mellifera*, as well as to study some defense mechanisms of bees during their co-evolution with the parasite.

Methods: The databases of Sciencedirect, Google-scholar, Scopus, and NCBI were reviewed under the following key words: *Varroa destructor*, biological cycle, bees, Apis, Africanized bees, apiculture, and *Apis mellifera*. Special emphasis was paid to papers published within the last five years.

Results: The features of the acaride and its biological cycle, its effects on bee colonies, and the factors that favor the presence of the parasite were described. Moreover, mechanisms like hygienic behavior, grooming, and suppression of acaride reproduction. The impact of Varroasis worldwide was updated.

Conclusions: Certain bee populations manage to live with acaride varroa, because their defense mechanisms allow for infestation rates at permissible ranges. The current trend is to include these mechanisms in breeding programs.

Key words: *Varroa*, *Apis*, Africanized bees, apiculture

INTRODUCCIÓN

La existencia de las abejas es amenazada en la actualidad por múltiples factores, como el uso de pesticidas en los cultivos, la fragmentación y la pérdida de hábitats, así como la presencia de patógenos y parásitos (Sánchez-Bayo *et al.*, 2016). Entre los parásitos, la presencia del ácaro *Varroa destructor* es

probablemente el principal enemigo de las abejas, y constituye la principal amenaza para la apicultura en Las Américas (Gutiérrez y Bautista, 2016; Reyes, 2016; Giménez *et al.*, 2017), lo cual es extensivo a otras partes del mundo (van Der Zee *et al.*, 2015; Smart *et al.*, 2016; Steinhauer *et al.*, 2018). La varroa reduce drásticamente la producción de miel y de los demás productos de las colonias (Khongphinitbunjong *et al.*, 2016), lo que provoca el deterioro y colapso a mediano plazo.

No obstante, luego del impacto desfavorable para *Apis mellifera* de los primeros encuentros con el ácaro, las abejas desarrollaron algunos mecanismos de defensa. En este sentido, el objetivo de la reseña es actualizar la información sobre la Varroasis en *Apis mellifera* y de algunos mecanismos de defensa de las abejas en su coevolución con el parásito.

DESARROLLO

La Varroasis de las abejas

La Varroasis es una parasitosis causada por el ácaro *V. destructor* (Anderson y Trueman, 2000), originalmente estaba restringido solo a su huésped natural *Apis cerana* (Nazzi y Le Conte, 2016) pero se extendió a colonias de *A. mellifera* luego de la introducción en Asia. Es considerado el agente etiológico más importante de los colmenares, por el daño que causa y su amplia distribución mundial (Roberts *et al.*, 2015), además afecta los indicadores productivos (Khongphinitbunjong *et al.*, 2016). La importancia de las pérdidas en poblaciones silvestres y domesticadas (Smith *et al.*, 2014; Kielmanowicz *et al.*, 2015) en Europea y América del Norte por parte del ácaro, atrajeron la atención de muchas investigaciones (Steinhauer *et al.*, 2018).

Mediante estudios moleculares, se demostró que las abejas europeas estaban parasitadas por otra especie de ácaro distinta a la especie descrita por Oudemans en 1904, y recibió el nombre de *V. destructor* (Rodríguez, 2016). Este parásito se considera como uno de los factores más influyentes en el síndrome de despoblamiento de colmenas (Forfert *et al.*, 2015; Lightbody *et al.*, 2016). En la abeja *A. cerana*, el ácaro no causa daños graves, debido a que sólo se reproduce en celdas de cría de zángano, pero en *A. mellifera* lo hace tanto en celdas de zángano como de obreras (Beaurepaire *et al.*, 2015). Se conoce la existencia de dos haplogrupos capaces de infectar a las abejas melíferas, denominados coreano (K1) y japonés (J1) (Locke, 2016b).

Varroa destructor daña el tegumento de las abejas, de esta forma se convierten en susceptibles al desarrollo de enfermedades bacterianas, fúngicas, virales (Kuster *et al.*, 2014) entre otras. Se describe una disminución de las respuestas inmunitarias (Abbo *et al.*, 2017), lo que afecta a las abejas melíferas física y fisiológicamente (Annoscia *et al.*, 2015).

Biología del ácaro varroa (Varroa destructor)

El ciclo de vida del ácaro está estrechamente ajustado y altamente dependiente del de la abeja (Mondet *et al.*, 2014). *Varroa destructor* presenta aspectos morfológicos que demuestran su alta adaptación al parasitismo: su forma esférica aplanada; la situación de las extremidades en la mitad anterior para una mejor sujeción en su hospedador; la maduración de los espermatozoides que ocurre en las espermatecas del aparato reproductor femenino; los órganos sensoriales, que algunos extractos químicos de la cutícula de las larvas y de su alimento, estimulan la ovoposición y atracción de los ácaros (Dietemann *et al.*, 2013).

Cepero (2016) señala que existe un marcado dimorfismo sexual (haplodiploidía) entre los ácaros *V. destructor*; las hembras son diploides y los machos son haploides. El tamaño adulto del ácaro hembra es de 1,0 a 1,2 mm de largo y de 1,5 a 1,6 mm de ancho, visible para el ojo (cutícula esclerótica marrón rojizo), aplanado, de forma ovalada y tiene ocho patas (Rosenkranz *et al.*, 2010).

El tamaño adulto del ácaro varroa macho son relativamente más pequeños en comparación con la hembra (0,7 mm de largo por 0,7 mm de ancho), son pálidos o de color marrón claro. Generalmente, están presentes sólo en crías operculadas, antes de morir copulan con las hembras adultas dentro de las celdas de cría (Cassian *et al.*, 2014).

En las colonias de insectos sociales los procesos de reconocimiento se basan en la expresión y percepción de compuestos químicos específicos, ésteres de ácidos grasos (Cappa *et al.*, 2016) y predominantemente hidrocarburos cuticulares (HC). Los HC cubren la superficie corporal de cada individuo y sirven como señales para comunicarse entre los diferentes miembros de la colonia (Nazzi y Le Conte, 2016); por

lo que, si la presencia del parásito afecta a los HC de su hospedero, puede ser una señal para detectar individuos parasitados.

El ácaro emplea las señales químicas de su hospedero para promover su reproducción dentro de una colonia y su transmisión entre colmenas de abejas, utiliza los HC del hospedador para encontrar el estadio larvario más adecuado para infestar (Pernal *et al.*, 2005). El sistema altamente adaptativo es la estrategia que permite al ácaro optimizar su búsqueda para encontrar la larva más indicada, para infestar y seleccionar el portador adecuado durante su fase forética (Xie *et al.*, 2016).

El ácaro también muestra un mimetismo químico, respecto al perfil químico del hospedero con los HC del parásito, que parecen ser cualitativamente similares a los de su hospedero (Le Conte *et al.*, 2015).

El ciclo biológico del ácaro se compone de dos fases: forética (externa), y reproductiva (interna) (Fig. 1).

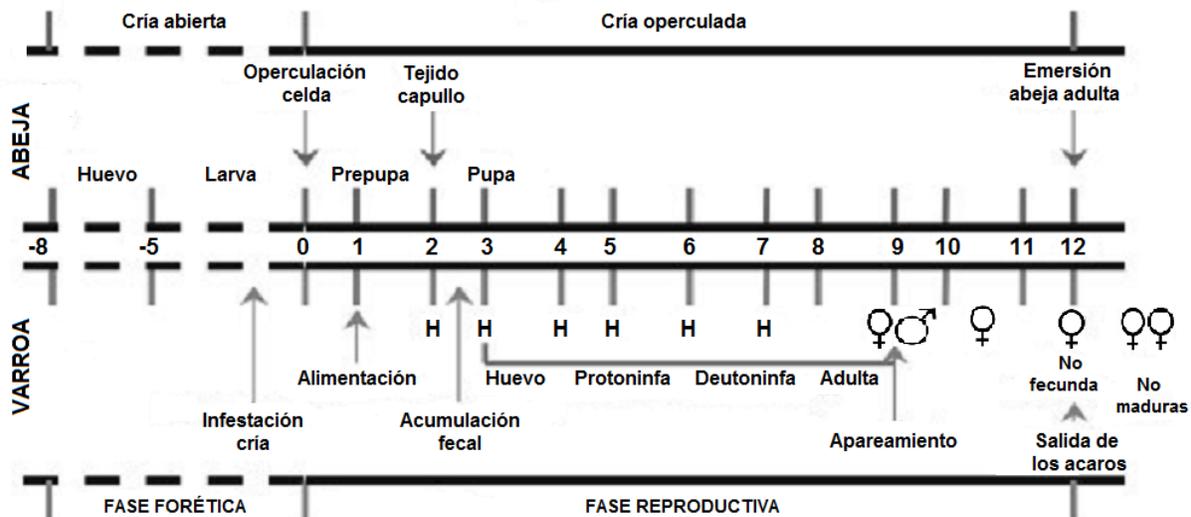


Fig. 1. Sincronización del ciclo de desarrollo de varroa con el ciclo de desarrollo de la abeja. Entre las dos líneas al centro se indica el número de días, tomando como día 0 la operculación de la celda. En la parte superior se presenta el desarrollo de la abeja. En la parte inferior, el desarrollo de varroa. H = puesta de los huevos (Vandame, 2001).

La etapa forética es el período de tiempo en que una hembra fecundada está sobre las abejas adultas o zánganos, con una duración de 7-8 días, hasta varios meses, depende principalmente de la presencia o ausencia de cría en los panales (Nazzi y Le Conte, 2016).

La etapa reproductiva se inicia cuando una o varias hembras fecundadas del ácaro entran en la celda de obrera o zángano antes de ser operculada. Los factores que provocan que varroa se instale en las celdas, se cree pueden depender por componentes químicos de naturaleza hormonal propia de las larvas, que inciden en la penetración del ácaro al interior de la celda (Salamanca *et al.*, 2012). Esta infestación interfiere con el desarrollo de la cutícula del hospedero, lo que afecta el perfil de HC de abejas obreras emergentes, que se desarrollan junto con el parásito (McDonnell *et al.*, 2013).

Una varroa fundadora puede producir un promedio de tres crías en la larva de obrera, y de cuatro a cinco en los zánganos, que generalmente depende del genotipo de las abejas melíferas (Khongphinitbunjong *et al.*, 2014). La primera ovoposición ocurre entre 60 y 70 h después de operculada la celda; los siguientes huevos se colocan con intervalos de 30 h entre cada uno (Calderón *et al.*, 2014). Del primer huevo emerge un macho y del resto hembras, los machos alcanzan la madurez sexual antes que las hembras y se localizan en el lugar de acumulación fecal hasta que la primera hembra llegue al estado adulto (Rosenkranz *et al.*, 2010).

El ácaro pasará por varias fases de desarrollo: huevo, larva, pre-pupal, pupa y adulto joven; el tiempo de desarrollo es de aproximadamente 5,8 y 6,6 días para los ácaros hembras y machos, respectivamente

(Rehm y Ritter, 1989). Las formas inmaduras del ácaro no pueden atravesar la superficie del cuerpo de la pupa para succionar su hemolinfa. Por lo que utilizan “una zona de alimentación”, que consiste en un único orificio localizado en la parte ventral del quinto segmento de la cutícula de la pupa, perforado por la hembra fundadora. Esto provoca la organización de los ácaros para alimentarse por turnos dentro de la celdilla (Garrido-Bailón, 2012).

La reproducción del ácaro sólo se puede producir en el interior de la celda de cría, por ello los machos comienzan a aparearse tan pronto como se desarrolle la primera hembra (Cepero, 2016). Por lo tanto, la duración de la etapa posterior al operculado de las celdas de crías, y la mortalidad de la descendencia de los ácaros en estas celdas son factores que pueden influir en el éxito reproductivo (Ardestani, 2015). Los ácaros se consideran no reproductivos cuando mueren en la celda sin reproducirse, no producen descendencia, producen solo descendencia masculina, o producen descendencia que no alcanza la madurez antes de que la pupa de abeja en desarrollo nazca como adulto (Harbo y Harris, 1999).

Varroa destructor se alimenta de la hemolinfa de las pupas en desarrollo y causa modificaciones en la morfología y fisiología (Genersch y Aubert, 2010), después que la fundadora emerge de las celdas junto con la descendencia femenina madura continúan alimentándose de la abeja melífera adulta, aunque Ramsey (2018) menciona que el ácaro se alimenta principalmente del tejido corporal graso de la abeja melífera, un órgano en los insectos que cumple una función similar al hígado humano. La infestación se caracteriza por reducción en el peso de las abejas que emergen, disminución del tiempo de vida de las abejas, deformaciones de las alas, patas, tórax, abdomen, reducción del volumen de las glándulas hipo faríngeas de las abejas adultas (Froylán *et al.*, 2011).

Impacto actual de la Varroasis en las abejas (Apis mellifera)

En los últimos años, las poblaciones de abejas experimentan grandes fluctuaciones y declinaciones regionales (Dietemann *et al.*, 2013); y es un problema para las producciones que requieren polinización de insectos, así como sostenibilidad de los negocios apícolas (van Der Zee *et al.*, 2015).

Los ácaros pueden dispersarse de abeja a abeja, colonia a colonia y distancias de largo alcance de varias maneras; movimiento de las colonias de abejas melíferas, manipulaciones normales del apiario y a través de las abejas a la deriva (Cassian *et al.*, 2014). Además, la expansión de la plaga es favorecida por la dificultad que presenta su erradicación, la mala manipulación de las abejas, y su rápida reproducción. Por otra parte, el ácaro es vector de varios agentes infecciosos.

Se conoce que la mortalidad de colonias inducida por varroa se deben al resultado de virus secundarios e infecciones transmitidas por el ácaro (Locke *et al.*, 2014). Las enfermedades son las causas probables del desorden del colapso de las colmenas. Las colonias de abejas melíferas europeas en Europa, Asia y América del Norte sufren grandes pérdidas de poblaciones, en comparación con abejas de ciertas partes del mundo que logran sobrevivir satisfactoriamente al patógeno (Coelho *et al.*, 2015).

Los híbridos de diferentes especies de abejas exhiben comportamientos diferenciados, con cierta resistencia y tolerancia al ácaro, lo que sugiere que algunas abejas son capaces de utilizar mecanismos de defensa para enfrentarse satisfactoriamente contra la infestación (Harbo y Harris, 2005). Se desconoce la severidad del impacto causado por varroa sobre los haplotipos de abejas de una zona determinada; algunos estudios que correlacionan los genotipos, indican que están en función de la fertilidad del parásito en diferentes entornos (Salamanca *et al.*, 2012).

Akinwande *et al.* (2014) señalan que la utilización de productos químicos en el manejo de las enfermedades y parásitos de las abejas tiene efectos negativos. Se informan la pérdida de la inmunidad natural, incremento de la susceptibilidad a la toxicidad agroquímica y efectos sinérgicos de las enfermedades y los productos insecticidas químicos, dentro y fuera de la colmena, como también la varroa en interacción con insecticidas reducen la capacidad de vuelo de las abejas (Blanken *et al.*, 2015).

Cruzat y Baasch (2016) comentan que los acaricidas químicos pueden contaminar los productos de la colmena, como la miel y la cera, con residuos que pueden afectar la salud del consumidor. La adquisición de estos productos representa un valor elevado para los apicultores, lo que aumenta los costos de producción.

Sin embargo, la industria apícola necesita alguna solución para mantener productivas sus colonias con bajos niveles de infestación. Una solución puede ser métodos de manejo integrado para el tratamiento de varroa, con la finalidad de reducir la aplicación de acaricidas químicos.

De esta forma, la única solución posible contra la Varroasis es la identificación y uso de poblaciones resistentes de abejas melíferas. Su selección para una mayor resistencia a esa enfermedad, que podría ser adquirida con estimulación de los comportamientos higiénicos y aseo; sin perder las características productivas y reproductivas de las colonias de abejas (Vaziritabar *et al.*, 2016).

Reportes recientes evalúan la tolerancia de las abejas melíferas hacia el ácaro y atribuyen su tolerancia a su alto comportamiento higiénico (Coelho *et al.*, 2015). Es importante encaminar estudios detallados de las interacciones ecológicas del parásito y trazar estrategias para manejar de manera sostenible este parásito, como métodos para interrumpir la capacidad del ácaro para detectar la abeja.

Factores que influyen en la tasa de infestación

La tasa de invasión del ácaro a la cría todavía es un tema que necesita investigación; sin embargo, el conocimiento de las tasas de invasión es muy valiosa en las simulaciones de crecimiento de la población de *V. destructor* y, por lo tanto, podría ser incluida en los programas de selección de las abejas para resistencia a los ácaros (Vaziritabar *et al.*, 2016).

Varios son los factores que pueden influir en la tasa de infestación. Entre ellos el manejo, susceptibilidad de las especies, la ubicación regional, que incluyen no solo las condiciones de temperatura y humedad, sino también el uso de la tierra, la carga de pesticidas o la disponibilidad de recursos (Giacobino *et al.*, 2014; Beaurepaire *et al.*, 2015).

Además, se describe que la abeja melífera europea es dos veces más atractiva para *V. destructor* que la abeja africanizada (Coelho *et al.*, 2015). Sin embargo, estas últimas son más resistentes a ciertas enfermedades debido a factores como el comportamiento higiénico (Nganso *et al.*, 2017), el cual es cuatro veces mayor que en las europeas. Los híbridos africanizados son más eficientes en el acicalamiento de ácaros, así como una menor susceptibilidad a la invasión (Medina-Flores *et al.*, 2014), menor atracción de la cría hacia el ácaro, el número de ácaros hembras infértiles en las celdas de obreras, y el tiempo de operculado de las celdillas de obreras (Bahreini y Currie, 2015).

Por su parte, Vaziritabar *et al.* (2016) indicaron que las condiciones ambientales desempeñan un papel en el desarrollo de la población de ácaros de varroa. No obstante, es más probable que esto sólo se observe a través del efecto indirecto de factores ambientales que regulan las cantidades de cría de abejas o la actividad de ciertos comportamientos de defensa del anfitrión. Se informa en algunos países que las infestaciones de ácaros crecen de una manera más lenta, como en el caso de las abejas de Sudáfrica en donde hay ausencia del uso de acaricidas (Seeley y Smith, 2015; Peck *et al.*, 2016).

Mecanismos biológicos o estrategias de defensa de la abeja melífera

Se conoce que algunas poblaciones de *A. mellifera* muestran mecanismos que le permiten coexistir con el ácaro durante períodos más largos, sin requerir ningún tratamiento acaricida en la colmena (Strauss *et al.*, 2016). Estos coadyuvan a reducir la prevalencia de enfermedades infecciosas y mantener bajos índices de infestación de ectoparásitos como el ácaro varroa.

Los mecanismos más útiles para los programas de selección y mejoramiento son el comportamiento higiénico, la baja atractividad de la cría, la supresión de la reproducción del ácaro, aunque existen otros de más difícil evaluación e incierta heredabilidad (Verde *et al.*, 2013). Los comportamientos de defensa de las abejas son muy variables entre las especies de abejas y las razas y la cuantificación del rasgo depende exactamente de los métodos utilizados.

En el acicalamiento las abejas se defienden de la varroa que tiene adheridas con sus patas, mandíbulas o movimientos, mordiéndola, dañándola y quitándosela de encima o al frotarse con otra superficie (Pritchard, 2016).

El comportamiento higiénico es un rasgo genético heredable y suficientemente alto (> 0,5) para ser tomado en cuenta en los programas de crianza de *A. mellifera* para mejorar la vitalidad de las estirpes (Lin *et al.*, 2016). Este comportamiento es la habilidad que tienen las obreras para detectar debido a su mayor sensibilidad olfatoria (Plettner *et al.*, 2017), con lo cual logran discriminar entre crías normales y anormales a una baja intensidad de estímulo (Xonis *et al.*, 2015), desopercular y remover crías enfermas (muertas

o parasitadas) del interior de las celdas de un panal desde la cámara de cría hacia el exterior de la colonia (Rothenbuhler, 1964a; Vaziritabar *et al.*, 2016).

La velocidad con la que una colonia elimina la cría muerta se correlaciona con su capacidad de eliminar el brote enfermo y del parásito (Akinwande *et al.*, 2014). Sin embargo, la remoción de la cría infestada de ácaros no incluye necesariamente la muerte del ácaro y la mayoría de los ácaros escapan durante el proceso de remoción (Vaziritabar *et al.*, 2016), por lo que resulta en una interrupción del ciclo reproductivo, del ácaro que en última instancia podría retrasar el crecimiento de la población de ácaros en la colonia.

Arathi *et al.* (2000) indicaron que el comportamiento higiénico se realiza predominantemente por las abejas obreras de mediana edad que aún no pecorean, y que el 18 % de las abejas en la colonia están realmente involucradas en la tarea en un momento dado. El comportamiento higiénico según Rothenbuhler (1964b) es controlado por dos genes recesivos independientes: uno responsable de desopercular la cría enferma (gen *u*) y el otro responsable de remover la cría enferma fuera del nido de cría (gen *r*), la homocigosis permite que las abejas sean higiénicas.

Posteriormente, Arechavaleta-Velasco *et al.* (2011), con marcadores moleculares tipo RAPD, mostraron siete *loci* de rasgos cuantitativos (QTL), que influyen sobre la expresión de dicho rasgo conductual a nivel de colmena.

Sin embargo, todavía existen preguntas sin responder relacionadas con la higienización, las que incluyen la influencia de factores extrínsecos, tales como la condición de la colonia, alimento disponible, tipo de panal. Además, la expresión del comportamiento higiénico puede estar influenciado por factores como el requerimientos de espacio de la colonia, estructura, composición de la edad de las obreras, factores medio ambientales, técnicas de manejo apícola (Büchler *et al.*, 2013), proporción y edad de las abejas que realizan tareas higiénicas, la entrada de néctar y polen colectados por las obreras y la fortaleza de la colonia. Sin embargo, algunos autores indican que el factor más importante es su componente genético (Medina-Flores *et al.*, 2014).

Algunas investigaciones revelan que las abejas son dependientes de la autodefensa o la resistencia natural para contrarrestar las enfermedades y plagas (Akinwande *et al.*, 2014), por lo que la evaluación del comportamiento higiénico es la clave de la tolerancia y resistencia general de las abejas a las mismas.

El comportamiento higiénico se evalúa mediante varios métodos, entre ellos la remoción de la cría artificialmente infestada con *V. destructor* (Vaziritabar *et al.*, 2016), el congelamiento con nitrógeno líquido de una sección del panal con la cría operculada (Spivak y Downey, 1998), mediante el sacrificio de la cría con el pinchazo de una aguja o alfiler (Newton y Ostasiewski, 1986). Este último método es recomendado en Europa como estándar en programas de selección, pues muestra una correlación significativa con la eliminación de las crías infestadas de varroa. Puede estandarizarse y es fácil de manejar por los apicultores (Büchler *et al.*, 2013); además la punción es el más eficiente, pues además de pinchar la larva, el fluido corporal que se derrama constituye el estímulo que induce la desoperculación y remoción de la cría.

La supresión del éxito reproductivo del ácaro varroa en las celdas de cría por parte de las poblaciones de *A. mellifera* es otro mecanismo que se considera crucial en la resistencia adaptativa (Mondragón *et al.*, 2006). Este mecanismo se traduce en baja fertilidad, fecundidad y éxito reproductivo de los ácaros, y explica la resistencia de las abejas melíferas hacia los ácaros en varias poblaciones. Así tenemos, *A. m. scutellata* en Sudáfrica (Strauss *et al.*, 2016), abejas africanizadas en Brasil (Giacobino *et al.*, 2014) y poblaciones de abejas de origen europeo de ciertas partes del mundo como: en la isla de Fernando de Noronha en el noreste de Brasil la *Apis m. ligustica*; la abeja rusa de la región de Primorsky (Rinderer *et al.*, 2001), en la región de Gotland-Suecia (Lattorff *et al.*, 2015; Locke, 2016a), poblaciones de abejas melíferas noruegas (Oddie *et al.*, 2017).

CONCLUSIONES

La solución para el control y tratamiento de varroa de forma sostenible está ligada al conocimiento de la biología del ácaro y de los mecanismos innatos de defensa que les permiten a las abejas tolerar la presencia del parásito.

Las poblaciones de abejas resistentes al ácaro proporcionan información valiosa y brindan esperanza para una solución sostenible a través de la resistencia al parásito. Estos mecanismos de defensa de las abejas, deben ser considerados en los programas de selección y mejoramiento genético para obtener abejas tolerantes o resistentes a la plaga.

REFERENCIAS

- Abbo, P., Kawasaki, J., Hamilton, M., Cook, S., DeGrandi-Hoffman, G., Li, W. y Chen, Y. (2017). Effects of Imidacloprid and *Varroa destructor* on survival and health of European honey bees, *Apis mellifera*. *Insect Science* 24(3), 467-477.
- Akinwande, K., Badejo, M. y Ogbogu, S. (2014). Hygienic behavioural mechanism of resistance to diseases and parasites in west african honey bee colonies *Apis mellifera adansonii* (Hymenoptera: apidae). *International Journal of Entomology Research* 2(2), 73-79.
- Anderson, D. y Trueman, J. (2000). *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) is more than one species. *Experimental and Applied Acarology* 24(3), 165-189.
- Annoscia, D., Del Piccolo, F., Covre, F. y Nazzi, F. (2015). Mite infestation during development alters the in-hive behaviour of adult honeybees. *Apidologie* 46(3), 306-314.
- Arathi, H., Burns, I. y Spivak, M. (2000). Ethology of hygienic behavior in the honey bee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae): behavioral repertoire of hygienic bees. *Ethology* 106(4), 365-379.
- Ardestani, M. M. (2015). Investigating the influence of postcapping period on varroa mite infestation. *Journal of Apicultural Research* 54(4), 335-341.
- Arechavaleta-Velasco, M., Hunt, G., Spivak, M. y Camacho-Rea, C. (2011). Loci de rasgos binarios que influyen en la expresión del comportamiento higiénico de las abejas melíferas. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, 2(1), 238-298.
- Bahreini, R. y Currie, R. (2015). The influence of Nosema (Microspora: Nosematidae) infection on honey bee (Hymenoptera: Apidae) defense against *Varroa destructor* (Mesostigmata: Varroidae). *Journal of Invertebrate Pathology*, 132(1), 57-65.
- Beaurepaire, A. L., Truong, T.A., Fajardo, A.C., Dinh, T. Q., Cervancia, C. y Moritz, R.F.A. (2015). Host Specificity in the Honeybee Parasitic Mite, *Varroa* spp. in *Apis mellifera* and *Apis cerana*. *PLOS ONE*, 10(2), 33-40.
- Blanken, L., Van Langevelde, F. y Van Dooremalen, C. (2015). *Interaction between Varroa destructor and imidacloprid reduces flight capacity of honeybees*. London, UK: Royal Society B.
- Büchler, R., Andonov, S., Bienefeld, K., Costa, C., Hatjina, F., Kezic, N., et al. (2013). Standard methods for rearing and selection of *Apis mellifera* queens. *Journal of Apicultural Research*, 52(3), 1-30.
- Calderón, R., Ureña, S., Sánchez, L. y Calderón, R. (2014). Comparación de la habilidad reproductiva y mortalidad del ácaro *Varroa destructor* en celdas con cría de obrera y zángano en abejas africanizadas de Costa Rica. *Revista de Ciencias Veterinarias*, 30(1), 7-24.
- Cappa, F., Bruschini, C., Protti, I., Turillazzi, S. y Cervo, R. (2016). Bee guards detect foreign foragers with cuticular chemical profiles altered by phoretic varroa mites. *Journal of Apicultural Research*, 55(1), 268-277.
- Cassian, T., Mwakatobe, A., Hamisi, I., Richard, A., y Machumu, R. (2014). Parasitic mite, *Varroa* species (Parasitiformes: Varroidae) infesting the colonies of African honeybees, *Apis mellifera scutellata* (Hymenoptera: Apidae) in Tanzania. *J. Entomol. Zool. Stud.*, 2(3), 188-196.
- Cepero, A. (2016). *Monitorización de los principales patógenos de las abejas para la detección de alertas y riesgos sanitarios*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, España.
- Coelho, F., Santos, J. y Bliman, P. (2015). Behavioral modulation of the coexistence between *Apis mellifera* and *Varroa destructor*: A defense against colony collapse? *Peer J. PrePrints*, 17(3), 39-44.
- Cruzat, R. y Baasch, V. (2016). *Resultados y Lecciones en Productos en Base a Aceites Esenciales Microencapsulados para el Control del Ácaro Varroa*. Región del Maule, Chile: Instituto Pecuário/Apicultor.
- Dietemann, V., Nazzi, F., Martin, S. J., Anderson, D. L., Locke, B., Delaplane, K. S., et al. (2013). Standard methods for varroa research. *Journal of Apicultural Research*, 52(1), 1-54.
- Forfert, N., Natsopoulou, M., Frey, E., Rosenkranz, P., Paxton, R. y Moritz, R. (2015). Parasites and pathogens of the honeybee (*Apis mellifera*) and their influence on inter-colonial transmission. *PLOS ONE*, 10(2), 41-48.
- Froylán, M., Alcalá, E., Leal, H., Rodríguez, A. y Martínez, A. (2011). *Manual de capacitación. Prevención de Varroosis y suplementación*. Cuajimalpa, México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias-Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Microbiología Animal.
- Garrido-Bailón, E. (2012). *Repercusión potencial en la cabaña apícola española de agentes nosógenos detectados en colonias de Apis mellifera iberiensis*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, España.

- Genersch, E. y Aubert, M. (2010). Emerging and re-emerging viruses of the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Vet. Res.*, 41(1), 54-59.
- Giacobino, A., Bulacio, C., Merke, J., Orellano, E., Bertozzi, E., Masciangelo, G., et al. (2014). Risk factors associated with the presence of *Varroa destructor* in honey bee colonies from east-central Argentina. *Prev. Vet. Med.*, 115(1), 280-287.
- Giménez, P., Mendoza, Y., Invenizzi, C., Fuselli, S., Alonso, R., Fernández, P. y Maggi, M. (2017). Morphometric correlation between *Apis mellifera* morphotypes (Hymenoptera) and *Varroa destructor* (Acari) from Uruguay. *Journal of Apicultural Research*, 56(1), 122-129.
- Gutiérrez, B. y Bautista, G. (2016). Diagnóstico de enfermedades parasitarias en abejas africanizadas *Apis mellifera* en el municipio de Marsella, Risaralda, Colombia. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 7(1), 12-19.
- Harbo, J. R. y Harris, J. W. (1999). Selecting honey bees for resistance to *Varroa jacobsoni*. *Apidologie*, 30(1), 183-196.
- Harbo, J. R. y Harris, J. W. (2005). Suppressed mite reproduction explained by the behaviour of adult bees. *Journal of Apicultural Research*, 44(1), 21-23.
- Khongphinitbunjong, K., De Guzman, L., Rinderer, T. E., Tarver, M. R., Frake, A. M., Chen, Y., et al. (2016). Responses of Varroa-resistant honey bees (*Apis mellifera* L.) to deformed wing virus. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 19(1), 921-927.
- Khongphinitbunjong, K., De Guzman, L., Tarver, M., Rinderer, T., Chen, Y. y Chantawannakul, P. (2014). Differential viral levels and immune gene expression in three stocks of *Apis mellifera* induced by different numbers of *Varroa destructor*. *Journal of Insect Physiology*, 72(1), 28-34.
- Kielmanowicz, M. G., Inberg, A., Lerner, I. M., Golani, Y., Brown, N., Turner, C. L., et al. (2015). Prospective large-scale field study generates predictive model identifying major contributors to colony losses. *PLoS pathogens*, 11(1), 33-39.
- Kuster, R., Oncristiani, H., y Rueppell, O. (2014). Immunogene and viral transcript dynamics during parasitic *Varroa destructor* mite infection of developing honey bee (*Apis mellifera*) pupae. *J. Exp. Biol.*, 217(1), 1710-1718.
- Lattorff, H., Buchholz, J., Fries, I. y Moritz, R. (2015). A selective sweep in a *Varroa destructor* resistant honey bee (*Apis mellifera*) population. *Infect. Genet. Evol.*, 31(1), 169-176.
- Le Conte, Y., Huang, Z., Roux, M., Zeng, Z., Christidès, J. y Bagnères, A. (2015). *Varroa destructor* changes its cuticular hydrocarbons to mimic new hosts. *Biology Letters*, 11(2), 1-10.
- Lightbody, K., Davis, P. y Austin, C. (2016). Validation of a novel saliva-based ELISA test for diagnosing tapeworm burden in horses. *Veterinary Clinical Pathology*, 30(3), 50-58.
- Lin, Z., Page, P., Li, L., Qin, Y., Zhang, Y., Hu, F., et al. (2016). Go east for better honey bee health: *Apis cerana* is faster at hygienic behavior than *A. mellifera*. *PloS one*, 11(1), 100-107.
- Locke, B. (2016a). Inheritance of reduced *Varroa* mite reproductive success in reciprocal crosses of mite-resistant and mite-susceptible honey bees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 47(2), 583-588.
- Locke, B. (2016b). Natural *Varroa* mite-surviving *Apis mellifera* honeybee populations. *Apidologie*, 47(2), 467-482.
- Locke, B., Forsgren, E. y De Miranda, J. (2014). Increased tolerance and resistance to virus infections: a possible factor in the survival of *Varroa destructor*-resistant honey bees (*Apis mellifera*). *PloS one*, 9(2), 33-39.
- McDonnell, C., Alaux, C., Parrinello, H., Desvignes, J., Crauser, D., Durbesson, E., et al. (2013). Ecto and endoparasite induce similar chemical and brain neurogenomic responses in the honey bee (*Apis mellifera*). *BMC Ecology*, 13(2), 25-30.
- Medina-Flores, C., Guzmán-Novoa, E., Hamiduzzaman, M., Aréchiga-Flores, C. y López, M. (2014). Africanized honey bees (*Apis mellifera*) have low infestation levels of the mite *Varroa destructor* in different ecological regions in México. *Genetics and Molecular Research*, 13(1), 7282-7293.
- Mondet, F., De Miranda, J., Kretschmar, A., Le Conte, Y. y Mercer, A. (2014). On the Front Line: Quantitative Virus Dynamics in Honeybee (*Apis mellifera* L.) Colonies along a New Expansion Front of the Parasite *Varroa destructor*. *PLoS Pathog.*, 10(1), 33-37.
- Mondragón, L., Martin, S. y Vandame, R. (2006). Mortality of mite offspring: a major component of *Varroa destructor* resistance in a population of Africanized bees. *Apidologie*, 37(2), 67-74.
- Nazzi, F. y Le Conte, Y. (2016). Ecology of *Varroa destructor*, the major ectoparasite of the western honey bee, *Apis mellifera*. *Annual review of entomology*, 61(1), 417-432.
- Newton, D. y Ostasiewski, N. (1986). A Simplified Bioassay for Behavioral Resistance to American Foulbrood in Honey-Bees (*Apis mellifera* L.). *American Bee Journal*, 126(2), 278-281.
- Nganso, B. T., Fombong, A. T., Yusuf, A. A. y Pirk, C. W. (2017). Hygienic and grooming behaviors in African and European honeybees-New damage categories in *Varroa destructor*. *PLoSOne*, 12(1), 45-53.

- Oddie, M.A., Dahle, B. y Neumann, P. (2017). Norwegian honey bees surviving *Varroa destructor* mite infestations by means of natural selection. *Peer J.*, 5(1), 39-49.
- Peck, D., Smith, M. y Seeley, T. (2016). *Varroa destructor* mites can nimbly climb from flowers onto foraging honey bees. *PLoS one*, 11(3), 98-106.
- Pernal, S., Baird, D., Birmingham, A., Higo, H., Slessor, K. y Winston, M. (2005). Semiochemicals influencing the host-finding behavior of *Varroa destructor*. *Experimental and Applied Acarology*, 37(2), 11-26.
- Plettner, E., Eliash, N., Singh, N., Pinnelli, G. y Soroker, V. (2017). The chemical ecology of host-parasite interaction as a target of *Varroa destructor* control agents. *Apidologie*, 48(2), 78-92.
- Pritchard, D. J. (2016). Grooming by honey bees as a component of varroa resistant behavior. *Journal of Apicultural Research*, 55(2), 38-48.
- Ramsey, S. (2018). *The acari varroa feeds mainly of the fatty corporal fabric of the melliferous bee*. Thesis of Doctorate. University of Maryland, USA.
- Rehm, S. y Ritter, W. (1989). Sequence of the sexes in the offspring of *Varroa jacobsoni* and the resulting consequences for the calculation of the developmental period. *Apidologie*, 20(1), 339-343.
- Reyes, F. (2016). *Efectividad de cuatro acaricidas en el control del ácaro (Varroa destructor) en abejas (Apis mellifera L.)*. Tesis de Maestría en Producción animal, Universidad Nacional Agraria, Lima, Perú.
- Rinderer, T. E., De Guzman, L. I., Delatte, G., Stelzer, J., Lancaster, V., Kuznetsov, V., et al. (2001). Resistance to the parasitic mite *Varroa destructor* in honey bees from far-eastern Russia. *Apidologie*, 32(3), 381-394.
- Roberts, J., Anderson, D. y Tay, W. (2015). Multiple hostshifts by the emerging honeybee parasite, *Varroa jacobsoni*. *Molecular Ecology*, 24(1), 2379-2391.
- Rodríguez, A. (2016). *Monitorización de los principales patógenos de las abejas para la detección de alertas y riesgos sanitarios*. Madrid, España: Universidad Complutense de Madrid.
- Rosenkranz, P., Aumeier, P. y Ziegelmann, B. (2010). Biology and control of *Varroa destructor*. *Journal of invertebrate pathology*, 103(1), 96-103.
- Rothenbuhler, W. C. (1964a). Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. IV. Responses of F 1 and backcross generations to disease-killed brood. *American Zoologist*, 4(2), 111-123.
- Rothenbuhler, W. C. (1964b). Behaviour genetics of nest cleaning in honey bees. I. Responses of four inbred lines to disease-killed brood. *Animal Behaviour*, 12(1), 578-583.
- Salamanca, G., Osorio, M., y Rodríguez, N. (2012). Presencia e incidencia forética de *Varroa destructor* (Mesostigma: Varroidae) en colonias de abejas *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae), en Colombia. *Zootecnia Tropical*, 30(1), 183-195.
- Sánchez-Bayo, F., Goulson, D., Pennacchio, F., Nazzi, F., Goka, K. y Desneux, N. (2016). Are bee diseases linked to pesticides? A brief review. *Environment International*, 89(90), 7-11.
- Seeley, T. y Smith, M. (2015). Crowding honeybee colonies in apiaries can increase their vulnerability to the deadly ectoparasite *Varroa destructor*. *Apidologie*, 46(6), 716-727.
- Smart, M., Pettis, J., Rice, N., Browning, Z. y Spivak, M. (2016). Linking measures of colony and individual honey bee health to survival among apiaries exposed to varying agricultural land use. *PLoS one*, 11(1), 15-26.
- Smith, K. M., Loh, E. H., Rostal, M. K., Zambrana-Torrel, C. M., Mendiola, L. y Daszak, P. (2014). Pathogens, pests, and economics: drivers of honey bee colony declines and losses. *EcoHealth*, 10(4), 434-445.
- Spivak, M. y Downey, D. L. (1998). Field assays for hygienic behavior in honey bees (Hymenoptera: Apidae). *Journal of economic entomology*, 91(1), 64-70.
- Steinhauer, N., Kulhanek, K., Antúnez, K., Human, H., Chantawannakul, P. y Chauzat, M. (2018). Drivers of colony losses. *Current opinion in Insect science*, 26(1), 142-148.
- Strauss, U., Dietemann, V., Human, H., Crewe, R. M. y Pirk, C. W. (2016). Resistance rather than tolerance explains survival of savannah honeybees (*Apis mellifera scutellata*) to infestation by the parasitic mite *Varroa destructor*. *Parasitology*, 143(3), 374-387.
- Van Der Zee, R., Gray, A., Pisa, L. y De Rijk, T. (2015). An observational study of honey bee colony winter losses and their association with *Varroa destructor*, neonicotinoids and other risk factors. *PloS one*, 10(2), 13-16.
- Vandame, R. (2001). *Control alternativo de Varroa destructor*. Chiapas, México: Colegio de la Frontera Sur.
- Vaziritabar, S., Aghamirkarimi, A. y Mehdi, S. (2016). Evaluation of the defensive behavior in two honeybee races Iranian honeybee (*Apis mellifera meda*) and Carniolan honeybee (*Apis mellifera carnica*) and grooming behavior of different bee races in controlling *Varroa destructor* mite in honey. *Journal of Entomology and Zoology Studies* 4(5), 586-602.
- Verde, M., Demedio, J. y Gómez, T. (2013). *Apicultura, Salud y Producción: Guía Técnica para el Apicultor*. La Habana, Cuba: Consejo Científico Veterinario de Cuba.
- Xie, X., Huang, Z. y Zeng, Z. (2016). Why do Varroa mites prefer nurse bees? *Scientific Reports*, 6(1), 28-34.

Xonis, C., Thrasyvoulou, A. y Taj, H. (2015). Variability of hygienic behavior in bee *Apis mellifera macedonica*. *Bulgarian Journal of Agricultural Science* 21(3), 674-679.

Recibido: 8-2-2019

Aceptado: 26-3-2019

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

La participación de los autores fue la siguiente (señalar con las iniciales de cada autor separados por comas): Concepción y diseño de la investigación: DAMM, LMC, BLDM, AAC, análisis e interpretación de los datos: LMC, BLDM, AAC, redacción del artículo: DAMM, revisión del manuscrito: LMC, AAC, aprobación de la versión final: DAMM, LMC, BLDM, AAC.

CONFLICTO DE INTERESES

Ninguno