

UNIVERSIDAD AUTONOMA CHAPINGO
DEPARTAMENTO DE ZOOTECNIA



" ENSEÑAR LA EXPLOTACION DE
LA TIERRA, NO LA DEL HOMBRE "

MEJORAMIENTO GENETICO DE LAS ABEJAS (Apis mellifera) EN POBLACIONES PEQUEÑAS

TERESA BEATRIZ-A PENICHE

T E S I S



DIRECCION ACADEMICA
DEPTO. DE SERVICIOS ESCOLARES
OFICINA DE EXAMENES PROFESIONALES

QUE COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRO EN CIENCIAS EN PRODUCCION
ANIMAL

PRESENTA

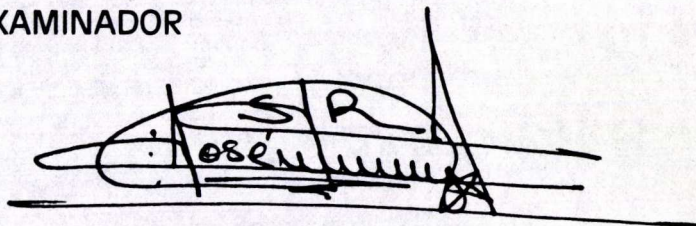
TERESA BEATRIZ } GARCIA PENICHE

CHAPINGO, MEXICO. 1995

dy 81545
-134146

ESTA TESIS FUE REALIZADA BAJO LA DIRECCION DEL MSc. JOSE SOLIS RAMIREZ, Y ASESORADA, REVISADA Y APROBADA POR EL JURADO EXAMINADOR ASIGNADO PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRIA EN CIENCIAS CON ENFASIS EN PRODUCCION ANIMAL.

JURADO EXAMINADOR

A handwritten signature in black ink, featuring a large, stylized 'SR' monogram and the name 'Jose Solis Ramirez' written below it.

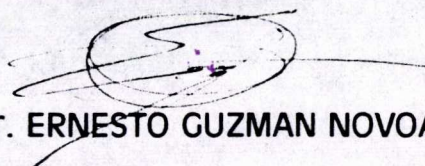
MSc. JOSE SOLIS RAMIREZ

PRESIDENTE:

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Rafael Nunez Dominguez'.

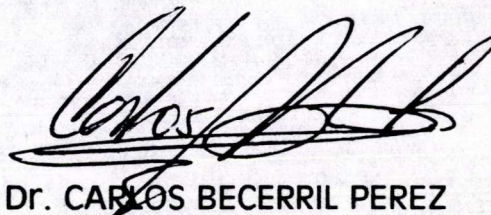
Dr. RAFAEL NUÑEZ DOMINGUEZ

ASESOR:

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Ernesto Guzman Novoa'.

Dr. ERNESTO GUZMAN NOVOA

ASESOR:

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Carlos Becerril Perez'.

Dr. CARLOS BECERRIL PEREZ

REPRESENTANTE DE LA
COORDINACION DE ESTUDIOS
DE POSTGRADO EN PRODUCCION
ANIMAL

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Felipe de Jesus Ruiz Lopez'.

Dr. FELIPE DE JESUS RUIZ LOPEZ

REPRESENTANTE DEL
DEPARTAMENTO DE ZOOTECNIA
DE LA UNIVERSIDAD AUTONOMA
CHAPINGO

Chapingo, Mex. a 9 de febrero de 1995

28457

AGRADEZCO SINCERAMENTE A LA UNIVERSIDAD AUTONOMA CHAPINGO POR HABERME AYUDADO A CRECER EN LO INTELECTUAL Y EN LO ESPIRITUAL.

ASIMISMO, DESEO EXPRESAR MI GRATITUD Y RESPETO AL ING. M.Sc. JOSE SOLIS RAMIREZ Y A LOS DRES. RAFAEL NUÑEZ DOMINGUEZ, ERNESTO GUZMAN NOVOA, FELIPE DE J. RUIZ LOPEZ Y CARLOS BECERRIL PEREZ, PORQUE EN ELLOS NO SOLO ENCONTRE A UNOS EXCELENTES PROFESIONISTAS, SINO ALGO QUE CARACTERIZA A LOS HOMBRES REALMENTE GRANDES: LA SABIDURIA Y LA NOBLEZA.

AL ING. RODOLFO R. Y A MARI, TAMBIEN UN SALUDO ESPECIAL. OJALA EN EL MUNDO HUBIERA MAS GENTE COMO USTEDES.
¡GRACIAS!

DEDICATORIA

**A MI MAMA: BEATRIZ PENICHE MONJE
POR SU APOYO Y CARÍÑO INCONDICIONALES.**

**A MIS AMADOS HIJOS: TANIA BEATRIZ, ISAIAS Y TERESA NATHALIA
QUIENES ME HAN ENSEÑADO LA BELLEZA DE LA
INOCENCIA, LA GRANDEZA DE LA FILOSOFIA, EL
AUTENTICO PERDON, LA CURIOSIDAD Y EL VERDADERO
SENTIDO DE SER HIJOS DE DIOS, ENTRE MUCHAS OTRAS
COSAS BELLAS.**

**A MI ESPOSO: ISAIAS LOPEZ GUERRERO
PORQUE DIOS PERMITIO (Y PARECE QUE LE AGRADA) QUE
SEA MI COMPAÑERO.**

CONTENIDO

	Página
LISTA DE FIGURAS	iv
LISTA DE CUADROS	v
RESUMEN	x
SUMMARY	xi
INTRODUCCION	1
REVISION DE LITERATURA	3
1. Haplodiploidia	3
2. Poliandría	4
3. Determinación de Castas	5
4. Naturaleza Social de la Abeja (<u>A. mellifera</u>)	6
5. Determinación Sexual	7
6. Tamaño de Muestra de la Población Original	10
7. Depresión Endogámica	10
7.1. Coeficiente de Consanguinidad	12
8. Tamaño Efectivo de la Población	17
9. Índice de Herencia	20
10. Respuesta a la Selección y Progreso Genético	22
MATERIALES Y METODOS	25
1. Localización del Area de Trabajo	25
2. Clima, Floración y Uso del suelo	26
3. Manejo de las Colmenas	26

4. Obtención de la Viabilidad Teórica de la Cría (V) y del Número de Alelos Sexuales (K) en la Población	28
4.1. Preparativos previos	29
4.2. Tamaño de Población y Procedimiento de Muestreo	29
4.3. Obtención de las Reinas Inseminadas	31
4.4. Mediciones	32
4.5. Cálculo Teórico del Número de Alelos Sexuales (K) en la Población (N)	32
5. Tamaño Efectivo de la Población (N_e)	33
6. Cálculo del Tamaño de Muestra de la Población	35
7. Estimación de la Viabilidad teórica de la cría en generaciones subsecuentes al inicio de la selección	35
8. Respuesta a la Selección	36
8.1. Tamaño de Familia	37
8.2. Coeficiente de Parentesco	37
8.3. Correlación Intraclase	38
8.4. Intensidad de Selección	38
8.5. Desviación Estándar Fenotípica	39
8.6. Heredabilidad	40
9. Estimación de la Depresión Endogámica por Consanguinidad	40
9.1. Cálculo del Coeficiente de Consanguinidad	40

10. Progreso Genético por Generación	41
RESULTADOS Y DISCUSION	
1. Estimación de la Viabilidad teórica de la Cría y Número de Alelos Sexuales en la Población	43
2. Número de Alelos sexuales y Viabilidad de la Cría (Cálculo Teórico)	48
3. Tamaño de Muestra de la Población	52
4. Tamaño Efectivo de la Población	54
5. Viabilidades en Generaciones Subsecuentes	55
6. Respuesta a la Selección	58
6.1. Desviación Estándar Fenotípica	59
6.2. Intensidad de Selección	61
7. Respuesta Inmediata a la Selección	63
8. Depresión Endogámica por Incremento en el Coeficiente de Consanguinidad	64
9. Progreso Genético	69
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	79
APENDICE	82
LITERATURA CITADA	91

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Genealogía de dos generaciones de <u>Apis mellifera</u> . En base a los individuos b'y c', se seleccionan sus hermanas B y C, respectivamente. 0 = reina; o = obrera; 0 = zángano.	6
2	Genealogía de la reina A para calcular la evolución del coeficiente de consanguinidad. 0 = reina; 0 = macho.	13
3	Genealogía de dos reinas, A y A' para calcular la evolución del coeficiente de coancestría.	15
4	Obtención de las reinas inseminadas con un solo zángano.	31
5	Núcleos para las reinas inseminadas con un solo zángano.	31
6	Cuadro de conteo de huevos y larvas sobrevivientes.	32
7	Relaciones entre el número de colmenas (C), el tamaño efectivo de la población (Ne), el número de alelos sexuales (K) y la viabilidad teórica de la cría (V) en apareamiento aleatorio.	51
8	Evolución del coeficiente de consanguinidad (F) para 75 colonias utilizando semen homogeneizado y no homogeneizado con cuatro porcentajes de individuos seleccionados, S.	65
9	Evolución del coeficiente de consanguinidad (F) para 85 colonias utilizando semen homogeneizado y no homogeneizado con cuatro porcentajes de individuos seleccionados, S.	66
10	Evolución del coeficiente de consanguinidad (F) para 100 colonias utilizando semen homogeneizado y no homogeneizado con cuatro porcentajes de individuos seleccionados, S.	67

11	Evolución de la depresión endogámica por consanguinidad en tres tamaños de población y cuatro porcentajes de individuos seleccionados, S.	68
----	---	----

LISTA DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Algunas ecuaciones para estimar la heredabilidad. propuestas por Cornuet (1987).	21
2	Respuesta a la selección en individuos diploides según tres métodos de selección.	23
3	Respuesta a la selección en individuos haplo-diploides por selección masal e intrafamiliar.	24
4	Número total de colmenas por apiario y colmenas muestreadas.	30
5	Ecuaciones para calcular N_e , según Page <u>et al.</u> (1982).	34
6	Ecuaciones para calcular N_e , según Moran (1984, citado por Pamilo, 1986) para reemplazo madre-hija.	34
7	Número de celdas, huevos, larvas y porcentajes de ocupación (Oc) y de sobrevivencia observada de la cría (A) de las colonias representantes de la población.	44
8	Número de celdas, huevos, larvas y porcentajes de ocupación (Oc) y de sobrevivencia observada de la cría (A) de las colonias con reinas inseminadas con un solo zángano.	45
9	Tamaño efectivo de la población (N_e), número de alelos sexuales (K) y viabilidad observada (A) y teórica (V) de la cría, obtenidos matemáticamente.	50
10	Número de reinas a seleccionar (M) con cuatro porcentajes de individuos seleccionados (S) en cuatro tamaños de población (N).	53
11	Número de zánganos (Z) que debe proporcionar cada reina seleccionada al pool de semen, según el porcentaje de individuos seleccionados.	54

Cuadro		Página
12	Estimación del tamaño efectivo de la población (N_e) a través de siete métodos de reproductores.	55
13	Número de generación máxima en que los N_e dan porcentajes de viabilidad de 82% o más.	58
14	Cosecha de junio de 1991 de las colmenas del CE La Posta. Miel en Kg.	60
15	Análisis de varianza para producción de miel (Kg) dentro de cosecha, usando miel como tratamiento.	61
16	Los 25 mejores valores de i para la Producción de miel de junio de 1991 de las colmenas del C.E. La Posta.	62
17	Intensidad de selección (I) para cuatro tamaños de población (N) y cuatro porcentajes de individuos seleccionados (S) en la primera generación de selección.	62
18	Respuesta a la selección para cuatro tamaños de población (N) y cuatro porcentajes de individuos seleccionados (S), con $h^2=0.30$ y $h^2=0.37$, para docilidad y producción de miel, respectivamente.	63
19	Coeficientes de parentesco para cuatro tamaños de población (N) y cuatro porcentajes de individuos seleccionados (S).	70
20	Tamaños de familia utilizados en selección intrafamiliar.	71
21	Progreso genético bajo selección intrafamiliar con h^2 de 0.37 y 0.30 para para las 83 colmenas del CE "La Posta".	73
21-A	Progreso genético bajo selección masal (M) con h^2 de 0.37 y 0.30 para las 83 colmenas del CE "La Posta".	73
22	Progreso genético en la selección intrafamiliar (I) con $h^2=0.30$ y 0.37, $N=75$.	74

Cuadro		Página
22-A	Progreso genético en la selección masal (M) con $h^2=0.30$ y 0.37 , $N=75$.	74
23	Progreso genético en la selección intrafamiliar (I) con $h^2=0.30$ y 0.37 , $N=85$.	75
23-A	Progreso genético en la selección masal con $h^2=0.30$ y 0.37 , $N=85$.	75
24	Progreso genético en la selección intrafamiliar (I) con $h^2=0.30$ y 0.37 , $N=100$.	76
24-A	Progreso genético en la selección masal (M) con $h^2=0.30$ y 0.37 , $N=85$.	76

LISTA DE CUADROS DEL APENDICE

Cuadro		Página
25	Viabilidad teórica de la cría en las generaciones (g) V a XV utilizando Ne 1.	82
26	Viabilidades teóricas de la cría, probables para las generaciones (g) V a XV de selección utilizando Ne 2.	82
27	Viabilidad teórica en Varias generaciones (g) utilizando Ne 3.	83
28	Viabilidades teóricas probables para varias generaciones (g) de selección, utilizando Ne4. %S = porcentaje de individuos seleccionados.	83
29	Viabilidades teóricas probables para varias generaciones (g) utilizando Ne 5. %S = porcentaje de individuos seleccionados.	84
30	Viabilidades teóricas en las generaciones 5a. a 15a. utilizando Ne 6.	84
31	Viabilidades teóricas de la cría probables en las generaciones 5-15a. con Ne 7.	85
32	Evolución de la consanguinidad en 15 generaciones de selección. Semen no homogeneizado.	86
33	Evolución de la consanguinidad en 15 generaciones de selección. Semen homogeneizado.	87
34	Evolución de la depresión endogámica en 15 generaciones de selección con N = 75.	88
35	Evolución de la depresión endogámica en 15 generaciones de selección con N = 83 y Ne = 85.	88
36	Evolución de la depresión endogámica en 15 generaciones de selección con N = 100.	89
37	Evolución de la heredabilidad inicial de 30% en 15 generaciones.	90
38	Evolución de la heredabilidad inicial de 37% en 15 generaciones.	90

RESUMEN

En el presente estudio se consideraron dos programas de mejoramiento genético, según la selección masal y la intrafamiliar, con el objetivo de predecir su efecto en la productividad en poblaciones de abejas (*Apis mellifera*) de 75, 85 y 100 colonias. Para estimar el número de generaciones de selección permitido por la determinación sexual, antes de que la viabilidad de la cría disminuya por debajo del 75%, límite permisible considerado, se utilizaron dos métodos, uno totalmente teórico y otro en el que se midió la viabilidad inicial de la cría. El progreso genético (W) se calculó por medio de $W = R - DE$, donde DE es la depresión endogámica y R es la respuesta a la selección, estimada en la selección intrafamiliar como: $R = I \sigma_p h^2 (1-r) * (2/3) \sqrt{((n-1)/n(1-t))}$, y en la masal como: $R = I \sigma_p h^2 (2/3)$, donde I es la intensidad de selección, σ_p es la desviación estándar fenotípica, obtenida en base a los datos de producción de miel de las colmenas del Campo Experimental "La Posta", INIFAP, SARH, de 1988 a 1991; h^2 son los valores de heredabilidad utilizados, iguales a 0.30 y 0.37; r es el coeficiente de parentesco intrafamiliar promedio; t es la correlación intraclase y n es el tamaño de familia. Tanto la σ_p como la h^2 fueron ajustadas para 15 generaciones de selección teórica. La DE fué calculada a partir de la probable evolución de la consanguinidad (F) en quince generaciones. Los resultados mostraron que la duración de los programas de selección depende de la viabilidad de la cría permitida por la determinación sexual, mientras que DE influyó poco en las generaciones estudiadas, aunque, por su carácter exponencial, empezaría a influir poco después; W se predijo más lento para la selección intrafamiliar, pero ofrece de dos a cuatro generaciones más de selección factibles que la selección masal. Se sugiere que la selección masal sea utilizada por productores de miel y la intrafamiliar por criadores de reinas.

PALABRAS CLAVE: Selección masal, selección intrafamiliar, abejas.

SUMMARY

In the present study two Animal Improvement Programs were considered, following Mass and Interfamily Selection, with the objective of predicting its effect on the productivity of honey bee (*Apis mellifera*) populations consisting of 75, 85 and 100 colonies. In order to estimate the number of generations of selection permitted by sexual determination, before the brood viability diminishes below the considered limit of 75%, two methods were used, one totally theoretical and another one that required the measurement of the initial brood viability. The genetic progress (W) was calculated by means of $W = R - DE$, where DE is the endogamic depression and R is the response to selection, estimated as: $R = I \sigma_p h^2(1-r)^{(2/3)} \sqrt{(n-1)/n(1-t)}$ in the interfamily selection, and as: $R = I \sigma_p h^2(2/3)$ in the mass selection, where I is the selection intensity, σ_p is the phenotypical standard deviation, obtained from the 1988 to 1991 information about honey yields of the colonies belonging to the Research Center "La Posta", INIFAP, SARH, h^2 were the heritability values considered, equal to 0.30 and 0.37; r is the mean interfamilial parentage coefficient; t is the intraclass correlation and n is the family size. Both σ_p and h^2 were adjusted for 15 generations of theoretical selection. DE was calculated from the probable evolution of the coefficient of inbreeding (F) in fifteen generations. The results showed that the length of the selection programs depend upon the brood viability permitted by the sexual determination, while DE had little influence in the generations studied, but, because it grows exponentially, DE would have a sensible effect soon; W was predicted to be slower for interfamily selection, but allowing two to four more generations of selection than mass selection. It was suggested that mass selection should be used by honey producers and interfamily selection by queen breeders.

KEY WORDS: Mass selection, interfamily selection, honey bees.

INTRODUCCION

En México la producción de miel se incrementó en un 160 % de 1966 a 1986, debido a la tecnificación de las prácticas apícolas por parte de algunas empresas importantes (Olea, 1987). En 1986, antes de la detección de la abeja africana (*Apis mellifera scutellata*) se produjeron alrededor de 73,200 toneladas de miel (Olea, 1987), aproximadamente el 7% del total mundial, con alrededor de 2,700,000 colmenas (González, 1990).

Para 1991, se reportó una producción de 60,000 toneladas de miel, con 2,600,000 colmenas (Cajero, 1991). Con lo cual, México continuó ocupando el cuarto lugar en cuanto a producción y el segundo en cuanto a la exportación de miel en el mundo; siendo esta actividad la segunda generadora de divisas del subsector pecuario en el país. Sin embargo, la presencia de la abeja africana (*A. m. scutellata*) dificulta aumentar o aún mantener la producción, no solo de miel sino también de reinas, así como tratar de obtener jalea real u ofrecer servicios de polinización; de hecho, ha desalentado la práctica apícola en la mayoría de los países donde se ha establecido por su alta tendencia a enjambrar, a migrar, a defenderse con mayor intensidad que las abejas europeas, y a producir menos miel que éstas, entre otras características negativas desde el punto de vista comercial (Spivak *et al.*, 1991).

Para evitar o al menos disminuir tales problemas, una alternativa viable es el mejoramiento genético de las abejas. En este sentido, los apicultores, concientes de que la única manera de mantenerse en el negocio es adoptar la tecnología más moderna, están cada vez más dispuestos a aprender métodos de producción de reinas, de selección y programas de cría, e inclusive, utilizar la inseminación instrumental. Sin embargo, para llevar a cabo lo anterior se requiere de pie de cría, que en muchas ocasiones se importa, aún cuando esas reinas probablemente no están adaptadas a las condiciones de México. Por lo anterior, el mejoramiento genético se debería iniciar primeramente con una evaluación de razas de abejas europeas y sus diferentes grados de cruzamiento con abejas africanas, así como con un programa de cría, selección y mantenimiento de las mismas, para posteriormente, de ser factible y deseable, efectuar selección en abejas africanas.

Considerando la situación actual de la apicultura nacional y sus necesidades, se planteó que en el Campo Experimental (C.E.) "La Posta", perteneciente al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, INIFAP, de la Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural, se iniciara un programa de selección para aumentar la producción de miel. Para coadyuvar a estos fines, se efectuó el presente trabajo, cuyos propósitos son determinar en forma teórica el momento adecuado para introducir genes provenientes de otras poblaciones para mantener una viabilidad de la cría aceptable por determinación sexual; así como evaluar los esquemas de selección masal e intrafamiliar que se utilizarían en las condiciones del C.E. "La Posta". Por lo anterior se señalan los siguientes objetivos:

1. Objetivo General

Predecir en forma teórica el efecto de la selección en la productividad y en el aumento de la depresión endogámica, tanto por homocigosis en el *locus* sexual como por consanguinidad en tres tamaños de población de *Apis mellifera*.

2. Objetivos Particulares

2.1 Para la población de abejas del C. E. "La Posta" del INIFAP:

A) Obtener el número probable de alelos sexuales.

2.2 Para las mismas y para poblaciones hipotéticas de 75, 85 y 100 colonias, con cuatro porcentajes de individuos seleccionados por su producción de miel y dos valores de heredabilidad de esta característica:

A) Estimar el número de generaciones de selección que permitiría la determinación sexual, con una viabilidad observable de la cría igual o mayor al 75%;

B) Desarrollar una propuesta de evolución de la consanguinidad y su correspondiente depresión endogámica, y

C) Predecir el progreso genético para producción de miel.

REVISION DE LITERATURA

Existen características exclusivas de las abejas (Haplodiploidía, poliandria, castas y el sistema de determinación sexual), que no poseen los demás animales domésticos, de las cuales depende el resultado de la selección en abejas (Moritz, 1986a), pero que por su naturaleza modifican el cálculo de algunos parámetros de la población, como lo son el tamaño efectivo (N_e), la heredabilidad (h^2), el coeficiente de parentesco (r) y la correlación intraclase (t), y por tanto se dificulta la planeación del mejoramiento genético.

Paralelamente, la naturaleza social de la especie ocasiona problemas en la medición de las características de comportamiento importantes para el productor (Chevalet y Cornuet, 1982a), las cuales también se encuentran fuertemente influidas por el ambiente, tanto interno como externo de la colmena (Rinderer, 1986b).

Excepto algunos casos, en abejas no han habido mejoras comparables con otros animales domésticos, debido principalmente a que la metodología de la selección en abejas había permanecido exterior al desarrollo de la genética cuantitativa hasta principios de la década pasada (Chevalet y Cornuet, 1982a,). A partir de entonces, el estudio de la teoría del mejoramiento genético se ha multiplicado, e inclusive, en 1986 se publicó un libro en los Estados Unidos, editado por Rinderer (1986a), sobre cría y genética de abejas, en donde colaboraron especialistas de todo el mundo. Posterior a esto, han existido otros avances importantes que pueden apoyar la elaboración de planes factibles de mejoramiento genético.

1. Haplodiploidía

En abejas, significa que las hembras tienen el número completo de cromosomas, es decir, 32, y los machos la mitad o número haploide, es decir, 16 cromosomas, esto es debido a que son producto de partenogénesis arrenotoca, en la cual un óvulo de la reina no necesita ser fecundado para dar origen a un individuo, siempre macho (Köeniger, 1986).

En cuanto a la teoría genética, una consecuencia de que los zánganos provengan directamente del huevo no fecundado de la reina, es que, en un pedigrí de abejas, los zánganos no cuentan, pues se considera que tienen solo dos funciones reproductivas: a) multiplicar el gameto femenino (huevo no fertilizado que se convierte en un zángano) en cerca de 10 millones de gametos masculinos idénticos, y b) servir como un vehículo para mover tales gametos en el acto del apareamiento (Harbo y Rinderer, s.f.). Como resultado, la progenie femenina recibe un gameto de la reina que produjo el huevo y el otro gameto de otra(s) reina(s) vía sus zánganos hijos, por lo cual el pedigrí contiene únicamente hembras (Harbo y Rinderer, s.f.).

Una consecuencia más es que las obreras hijas de un mismo zángano, al transmitirle éste una carga genética idéntica, están relacionadas entre sí más estrechamente que los Hermanos Completos (HC) en los organismos diploides, en donde la probabilidad de que en un *locus* dado tengan el mismo alelo (r) es del 50 %. En abejas esta probabilidad se eleva al 75 %, por lo que a las obreras hijas de un mismo zángano se les llama Superhermanas (SH); siendo HC las que sean hijas de zánganos que son, a su vez, hermanos, lo cual rara vez ocurre en forma natural, a menos que los apareamientos estén controlados (Collins, 1986). Las medias hermanas maternas (MH) tienen una r de 25 %, igual que en los organismos diploides.

2. Poliandria

Varios zánganos fecundan a una sola reina, constituyéndose el fenómeno denominado poliandria; el número de aquellos varía entre 6 y 17 (Adams *et al.*, 1977; Currie, 1987), aunque lo más frecuente es entre 8 y 10 (Woyke, 1986). Cada zángano se aparee una sola vez y después muere (Witherell, 1965, citado por Currie, 1987).

En *A. mellifera* el control total de los apareamientos es posible solo con inseminación instrumental, porque en condiciones naturales, éstos ocurren en vuelo a cierta distancia, a uno o dos kilómetros de la colonia de origen de la reina, e involucran a zánganos que pueden provenir de cualquier colonia, sea ésta manejada o silvestre (Cale y Rothenbuhler, 1975),

Una reina que regresa de un vuelo nupcial trae unos 80 millones de espermatozoides en sus oviductos, de los cuales, aproximadamente 5 millones migrarán a la espermateca (estructura donde los espermatozoides se almacenan durante toda la vida reproductiva de la reina) durante los cuatro a cinco días posteriores al apareamiento (Woyke, 1986). La no migración, o la migración demasiado lenta de espermatozoides ocasiona la muerte de la reina (Woyke, 1983).

La consecuencia directa de la poliandria es que una colonia de abejas está formada por subfamilias de hijas de un mismo zángano, llamadas Super hermanas (SH), siendo la reina la madre de todas las subfamilias (Cale y Rothenbuhler, 1975). La relación entre las subfamilias puede ser de Hermanas completas (HC) o Medio hermanas (MH). La composición familiar de cada colonia, así como el grado de relación que exista, influye en el cálculo de algunos efectos genéticos, como se verá más adelante.

Todos los machos con los que la reina se apareó están representados por una proporción aproximadamente igual de sus espermatozoides en la espermateca (Woyke, 1983; Harbo, 1990), sin embargo, Moritz (1989) encontró que con inseminación instrumental, los espermatozoides del último zángano, colectados en la jeringuilla, entran en cantidad mayor, y si no se realiza la homogeneización del semen, las obreras tienden a nacer en grupos de SH, es decir, hijas de un mismo zángano, en frecuencias que tienden a ser constantes (Moritz, 1986d; Harbo, 1990).

La homogeneización del semen puede efectuarse mediante el método descrito por Kaftanoglu y Peng (1980), mejorado por Moritz (1983), y se lleva a cabo en forma rutinaria en experimentación.

3. Determinación de castas

La casta en abejas se refiere a los dos tipos de hembras que existen: reina y obrera. La determinación de las castas se da exclusivamente por el ambiente en que se desarrollen las larvas femeninas; las que estén destinadas a ser reinas, son alimentadas con jalea real (producto de las glándulas faríngeas de las abejas de entre 5 y 15 días de emergidas) durante todo su estado larvario, mientras que a las que serán obreras se

les cambia esa alimentación a una mezcla de miel y polen dos o tres días después de eclosionar el huevo (Jean-Prost, 1982). Es posible inducir a las obreras a que cuiden muchas celdas reales hasta su término, lo que constituye la cría artificial de reinas.

Una consecuencia de la presencia de castas es que, para las características con interés comercial, como por ejemplo, la producción de miel, la resistencia a enfermedades o la defensividad, la selección no se hace directamente en las reinas, individuos que pueden reproducirse, sino que se efectúa a través del comportamiento de sus obreras (Rinderer, 1977), por lo que, cuando de la reina elegida se obtienen reinas hijas, éstas son hermanas de las obreras que fueron quienes se seleccionaron verdaderamente. De las nuevas reinas también se efectúa la selección a través de sus hijas obreras, que son sobrinas de las obreras de la generación anterior. Por lo tanto, en abejas los sujetos de selección entre dos generaciones no tienen una relación madre-hija, sino tía-sobrino, como se esquematiza en la Figura 1 (Cornuet, 1987).

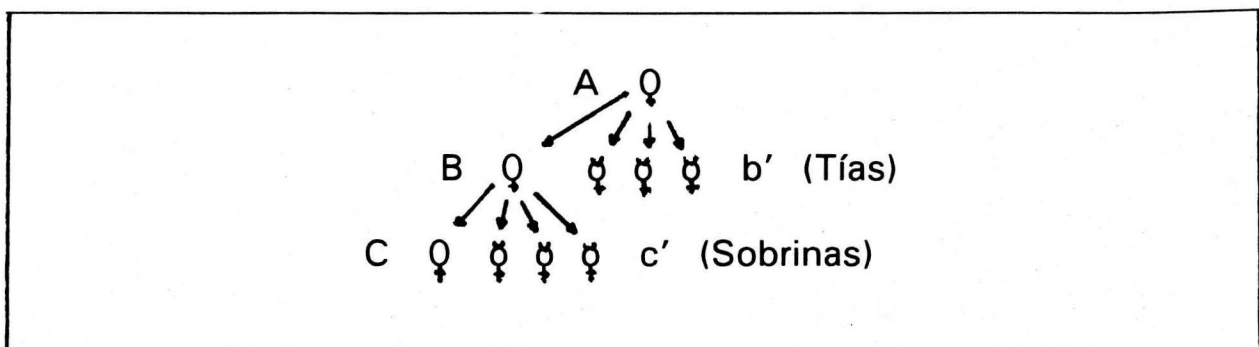


Figura 1. Genealogía de dos generaciones de *A. mellifera*. En base a los individuos b' y c', se seleccionan sus hermanas B y C, respectivamente. ♀ = reina; ♂ = obrera.

4. Naturaleza Social de la abeja (*Apis mellifera*)

Según Chevalet y Cornuet (1982a), la naturaleza social de la abeja es el problema más difícil de resolver en cuanto al mejoramiento genético de la especie porque no se pueden atribuir ciertos comportamientos, como la producción de miel, la actividad de polinización, uso del propóleo, temperamento, enjambrazón, etc. a un genotipo bien definido, sino a la interacción de una familia de genotipos que habitan cada colmena, lo cual complica el cálculo de los efectos genéticos (Cale y Rothenbuhler, 1975).

Por otra parte, la naturaleza social de las abejas presenta dificultades en la medición de la mayoría de las características de interés en el campo, porque éstas se ven modificadas grandemente por el factor "ambiente", que además puede influir de manera distinta en las colonias (Louveaux *et al.*, 1966; Cornuet y Louveaux, 1981).

En el caso de la heredabilidad por ejemplo, debido a la dificultad que entraña su cálculo en un comportamiento de grupo, se ha tratado de correlacionar los componentes de las varianzas genéticas de algunas características morfológicas y fisiológicas de obreras individuales, con el comportamiento de interés de la colonia (Hillesheim y Moritz, 1987); sin embargo, son varios los métodos de cálculo de la heredabilidad de que se dispone.

5. Determinación Sexual

Existen varias teorías respecto al sistema de determinación sexual en abejas, pero la más aceptada señala que el sexo en abejas se encuentra determinado en un solo *locus* con alelos múltiples (Mackensen, 1951, citado por Page y Marks, 1982). Las hembras son heterocigotas en este *locus*. Los homocigotos, que se producen cuando la reina se aparea con uno o varios zánganos con alelo sexual igual a uno de los de ella, son zánganos diploides, cuyas larvas son detectadas por las obreras poco después de su eclosión y son consumidas por ellas, haciendo que la homocigosis en el *locus* sexual sea letal. Los machos normales son haploides (Woyke, 1965).

Se han encontrado entre 6 y 19 alelos sexuales (K), pero el número más aceptado, por ser un intermedio bastante factible, es 12, encontrado por primera vez por Laidlaw *et al.* (1956; citado por Woyke, 1988). Obtener el número probable de K en la población ayuda a predecir el efecto que tendrá la selección sobre el porcentaje de sobrevivencia de la cría, y a planear por cuantas generaciones puede llevarse a cabo aquella.

Se ha calculado que una viabilidad observable de la cría menor del 75 % comienza a tener consecuencias económicas significativas en cuanto a producción de miel y cantidad de población en la colonia (Woyke, 1980, 1981), porque la reina ya no puede reponer con nuevos huevos las larvas que desaparecen.

La estimación de K se ha abordado por diferentes métodos que pueden clasificarse en tres grupos:

- a) Por conteo directo del número de larvas de zánganos diploides inmediatamente después de la eclosión, según Adams *et al.* (1977);
- b) Midiendo la viabilidad de la cría (Woyke, 1976), y
- c) Efectuando cálculos teóricos (Kimura y Crow, 1964; Cornuet, 1980).

El método de medir la viabilidad de la cría se basa en el hecho de que las hembras tienen dos alelos necesariamente diferentes en su *locus* sexual, y si una reina se apareara con un solo zángano cuyo alelo fuera igual a uno de los de ella, su cría diploide solo podría tener 50 % de probabilidad de supervivencia. Por el contrario, si se apareara con un solo zángano, con alelo sexual diferente a cualquiera de los de ella, el 100 % de su cría diploide sería viable, tomando en consideración solo al sistema de determinación sexual.

Los porcentajes de sobrevivencia de la cría no son 50 o 100% en forma natural porque las reinas se aparean con muchos zánganos, y además, la sobrevivencia observable de la cría no se debe exclusivamente a K, sino también a la influencia del ambiente, por ejemplo, puede ocurrir canibalismo cuando falta proteína en la alimentación de las abejas o cuando la cría es dañada por algún factor ambiental (Woyke, 1977).

El método de Woyke (1976) consiste básicamente en seleccionar un panal que contenga muchos huevos; en él se delimita un cuadro de conteo, es decir, una porción en la que se cuentan por hileras, el número de huevos presentes en el primer día, y el número de larvas sobrevivientes aproximadamente 78 horas después, que es cuando ocurre la mortalidad debida a homocigosis en el *locus* sexual (Woyke, 1963). De este modo se encuentra el porcentaje de mortalidad total en las larvas, constituida por la mortalidad debida al ambiente (MA) y la mortalidad debida a homocigosis en el *locus* sexual.

Para determinar cada una de ellas, se inseminan algunas reinas con un solo zángano, con lo cual se espera que los porcentajes de

sobrevivencia en su cría estén cercanos, y un poco menores al 50 ó 100 %, tomándose las desviaciones de esos valores como debidos al ambiente. En consecuencia, al porcentaje de sobrevivencia larvaria que se obtenga mediante los conteos, se le suma el valor de MA, y se considera que el resultado es el porcentaje de sobrevivencia permitido por la heterocigosidad en los *loci* sexuales de las abejas muestreadas, llamado aquí viabilidad teórica de la cría (V).

Estos hechos indican que en la determinación sexual ocurre un caso de sobredominancia, es decir, el heterocigoto es superior en aptitud a cualquiera de los homocigotos (Falconer, 1986); en este caso, los homocigotos tienen cero aptitud.

Cornuet (1984, 1986) señaló que el método de Woyke (1976) tiene dos grandes limitantes:

- a) Imprecisión en cuanto a la estimación de la pérdida de larvas debida únicamente a homocigosis en el *locus* sexual, y
- b) Pérdida de precisión de la ecuación utilizada cuando V se aproxima a 1, es decir, a mayor K, menor precisión.

Cornuet (1980) sostiene que un método puramente teórico tendría menos sesgo y propone una modificación a una ecuación de Kimura y Crow (1964), que permite estimar el número de K presentes en una población si se conoce el tamaño efectivo de la población (N_e) y la tasa de mutación (Cornuet, 1980, 1984).

El número de K en una población es un factor que determina el grado de heterocigosidad en el *locus* sexual de la población y por lo tanto, también el porcentaje de sobrevivencia de la cría.

La heterocigosidad en un *locus* cualquiera va disminuyendo generación tras generación en una población cerrada, debido a la deriva genética, la cual se manifiesta en las poblaciones pequeñas porque cada nueva generación recibe solo una muestra de los genes de la generación paternal, con lo cual las frecuencias génicas son susceptibles a un cambio aleatorio (Falconer, 1986).

La magnitud de la influencia de la deriva genética se encuentra determinada, principalmente, por N_e , pues sin selección (al menos, sin selección de los alelos de interés, que en el presente caso son los alelos sexuales), ni migración, ni mutación, aproximadamente $1/(2N_e)$ *loci* se fijan para un alelo en cada generación (Page *et al.*, 1983; Falconer, 1986), mientras que en el caso de los alelos sexuales, se dice que "se pierden".

Conociendo la V inicial, se puede calcular la probable V en una generación posterior.

6. Tamaño de Muestra de la Población Original

Cornuet y Aries (1980) discutieron el tamaño de la muestra que sería necesario tomar de una población dada para que en aquella estuvieran representados todos los K existentes en ésta, y llegaron a la conclusión de que se recuperan todos los K con una probabilidad del 99.5%, cuando la muestra contiene un número de reinas igual o mayor al número de K en la población, suponiendo:

- a) Que cada reina se aparee en promedio seis veces;
- b) Que tanto las reinas como los zánganos son tomados en forma aleatoria de la población;
- c) Que las frecuencias alélicas son iguales, y
- d) Que el número de alelos es menor o igual a 20.

7. Depresión Endogámica

La depresión endogámica (DE) se refiere a los aspectos deletéreos que se presentan en una población en donde los apareamientos no son aleatorios, y se manifiesta por un deterioro del comportamiento de los individuos. Si se considera no únicamente a cada una de las abejas que componen la colonia, sino a ésta misma como "individuo", se puede indicar que, en *A. mellifera*, la depresión endogámica se origina a partir de dos causas principales: la consanguinidad y la determinación sexual por homocigosis en el *locus* sexual (HK). El porcentaje de esta última

depende del número de alelos sexuales (Woyke, 1976), y no afecta al comportamiento de las abejas como individuos, sino a la colonia completa, ocasionando una disminución de la población y, en consecuencia, de la productividad.

Por otra parte, el incremento del coeficiente de consanguinidad (F) ocasiona un deterioro de las características morfológicas, fisiológicas y de comportamiento, tanto en obreras como en reinas y zánganos (Brückner, 1978, 1980; Cornuet, 1984; Moritz, 1981, 1982a, 1982b, 1986c; Pamilo, 1986), sin tener relación con el tamaño de población. Los valores que toma F conducen a diferentes valores de DE según el tipo de características, siendo las de comportamiento las más afectadas (Brückner, 1978, 1980; Moritz, 1982a, 1982b, 1984, 1986c), entre las cuales se han estudiado el vuelo de los zánganos, el cuidado de la cría, la construcción de panales, la termorregulación y la actividad de pecoreo.

Tanto F como HK tienen un umbral del 25%, a partir del cual se manifiestan sus efectos deletéreos (Woyke, 1980, 1981; Moritz, 1984), sin embargo, se definen en forma diferente. En F se trata de un par de alelos en un *locus* cualquiera, que son iguales por ascendencia, mientras que para HK basta que los alelos, en el *locus* sexual necesariamente, sean idénticos sin importar la ascendencia, por lo cual HK se presenta aún en poblaciones con apareamientos aleatorios; sin embargo, se incluye como causa de DE (Moritz, 1986c) porque al irse incrementando las relaciones de parentesco dentro de una población (apareamientos no aleatorios), especialmente si ésta es cerrada, proporcionalmente aumenta HK. Ambas causas de DE se revisan por separado, porque el comportamiento de los alelos en el *locus* sexual es diferente del de los demás *loci* (Pamilo, 1986).

En cuanto a DE por F, existe un ejemplo bien documentado por Plass (1953, citado por Moritz, 1984) en Alemania, en el que se probaron cinco niveles de consanguinidad que fueron relacionados con las DE que iban resultando, manifestadas por un detrimento en el desarrollo de la colonia; con esos datos, Moritz (1984) generó la ecuación siguiente:

$$DE = 21.6 F^{4.31}$$

La anterior fué desarrollada en base a registros de abejas Carniolas en Alemania, y no se encuentra ningún dato acerca de DE específico para producción de miel.

7.1. Coeficiente de Consanguinidad

Al incrementarse F se reduce la aptitud de las abejas, por lo que en la población de interés, el programa de cría debe ajustarse a mantener F en un nivel aceptable, que según Moritz (1984) es hasta 0.25.

El coeficiente de coancestría (θ) entre dos individuos, en organismos diploides equivale al F de la siguiente generación y se define como la probabilidad de que dos gametos tomados al azar, uno de cada uno de dos individuos, tengan alelos que sean idénticos por descendencia (Malecot, 1948 citado por Chevalet y Cornuet, 1982b). Sin embargo, en abejas θ no expresa el F de la generación siguiente debido a las características de las colonias: Los padres genéticos de la generación que se estudia, tienen su origen en generaciones diferentes, i.e. las reinas padres (reinas progenitoras de los zánganos padres), dos generaciones antes y las reinas madres, la generación anterior.

Por otra parte, en abejas, F solo tiene sentido en hembras, debido a que los machos son haploides, pero θ se puede aplicar a cualquier individuo de la colonia, aunque no se utiliza para las obreras porque éstas no se reproducen.

En cualquier programa de selección de los organismos diploides, la consanguinidad aumenta progresiva e inevitablemente, a una tasa de $1/(2N_e)$ (Falconer, 1986), fenómeno que puede denominarse "Evolución de la Consanguinidad", pero, en los organismos haplo-diploides, como lo es *A. mellifera*, la tasa es diferente.

Al respecto, Chevalet y Cornuet (1982b) desarrollaron una forma de estimar la evolución de la consanguinidad que se aplica durante el transcurso de generaciones sucesivas en una población de *A. mellifera* sometida a selección. Se basa en un par de ecuaciones de recurrencia, mismas que se presentan a continuación:

$$F_g = \frac{1}{2M} (F_{g-1} + \frac{1 + F_{g-2}}{2}) + (1 - \frac{1}{M}) * 1/2 (F_{g-1} + \theta_{g-2}), \text{ y}$$

$$\theta_g = 1/2 F_g + \frac{1}{4} (\frac{1 + F_{g-1}}{2M} + (1 - \frac{1}{M}) \theta_{g-1}) + \frac{1}{4MZ} +$$

$$\frac{1}{4} * (1 - \frac{1}{MZ}) (\frac{1 + F_{g-2}}{2M} + (1 - \frac{1}{M}) \theta_{g-2})$$

Donde: M = número de reinas seleccionadas;
 Z = número de zánganos que inseminan a cada reina;
 F = coeficiente de consanguinidad promedio intracolonia de la generación que se indique;
 g = generación que se estudia;
 g-1 = una generación anterior a la que se estudia;
 g-2 = dos generaciones anteriores a la que se estudia,
 y
 θ = coancestría de la generación que se indique.

En la Figura 2, siendo los zánganos haploides, se tiene la relación: $\theta_{c-B} = \theta_{PB}$, donde P es la madre del zángano c-, y B corresponde a otra hembra.

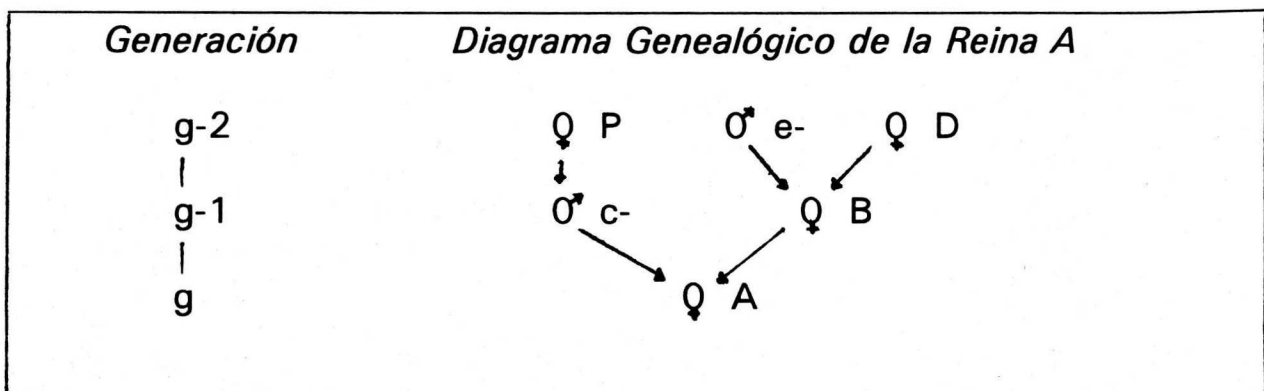


Figura 2. Genealogía de la reina A para calcular la evolución del coeficiente de consanguinidad. Q = reinas; ♂ = machos; g-2 = dos generaciones antes de la de interés; g-1 = una generación antes de la de interés; g = generación de interés. Las flechas indican relaciones de padres a hijos.

En la Figura 2, la reina A es tomada al azar de la generación g, por lo cual se requiere estimar el valor medio esperado de θ_{BP} .

El número de reinas seleccionadas es M, y producen, tanto las nuevas reinas de la generación siguiente como a los zánganos que las inseminan, pero, para fines de claridad, en la Figura 2, se le llama D a la reina que en particular produjo a la reina que se estudia, por ejemplo B, y P a la reina que en particular produjo al zángano o gameto a que se haga referencia, por ejemplo, c-, en consecuencia el número de M es igual al de P. La diferencia entre los sistemas de cría reemplazo madre-hija, para selección intrafamiliar, y elección aleatoria de los individuos reproductores, para selección masal, se encuentra entre las reinas D y B; en el primer caso, D es igual a n, el tamaño de familia, y en el segundo caso, es igual a M. En ambas circunstancias se presentan dos casos incompatibles:

a) Si B es hija de P (probabilidad $1/M$), lo que equivale a que P sea la misma reina que D y $\theta_{BP} = \theta_{BD}$ (Chevalet y Cornuet, 1982a; Falconer, 1986), o:

$$\theta_{BD} = 1/2 \theta_{e-D} + 1/2 \frac{1 + FD}{2}$$

La expresión θ_{e-D} es igual a FB, coeficiente de consanguinidad de una reina de la generación anterior a la que se estudia, g-1, y FD es el coeficiente de consanguinidad de una reina de la generación g-2, dos anteriores a la que se estudia.

b) O bien, B no es hija de P (Probabilidad $1 - 1/M$), y, en este caso:

$$\theta_{BP} = 1/2 \theta_{e-P} + 1/2 \theta_{DP}$$

Considerando que θ_{e-P} en promedio, es igual a $\theta_{e-D} = FB$, mientras que θ_{DP} es el coeficiente de coancestría entre dos reinas distintas, D y P, de la generación g-2. En resumen, la simbología se identificará de la siguiente manera:

Fg es el coeficiente de consanguinidad medio de una reina de la generación g, por ejemplo, A;

F_{g-1} es el coeficiente de consanguinidad medio de una reina de la generación $g-1$, por ejemplo, B;

F_{g-2} es el coeficiente de consanguinidad medio de una reina de la generación $g-2$, por ejemplo, D, y

θ_{g-2} es el coeficiente de coancestría medio entre dos reinas distintas de la generación $g-2$, por ejemplo, P y D;

Considerando lo anterior, la ecuación $FA = \theta PB$, se escribe:

$$F_g = \frac{1}{2M} (F_{g-1} + \frac{1 + F_{g-2}}{2}) + (1 - \frac{1}{2M}) * 1/2 (F_{g-1} + \theta_{g-2})$$

que corresponde a la primera ecuación de recurrencia (Chevalet y Cornuet, 1982a).

El desarrollo de la segunda ecuación de recurrencia correspondiente a θ_{g-2} , se apoya en la Figura 3, en donde θ_g equivale a $\theta_{AA'}$.

Existen cuatro orígenes igualmente probables para los alelos tomados al azar de A y A', de donde proviene la relación:

$$\theta_{AA'} = 1/4(\theta_{c-c'} + \theta_{c-B'} + \theta_{Bc'} + \theta_{BB'})$$

Donde se considera que $\theta_{c-B'}$ y $\theta_{Bc'}$ equivalen en promedio a θ_{c-B} ó θ_{c-B} , es decir, F_g ; mientras que $\theta_{BB'}$ puede tener dos valores, dependiendo de si B y B' es la misma reina o no; la probabilidad de que lo sea es $1/M$, y en este caso, $\theta_{BB'}$ es igual a $(1 + F_{g-1})/2$. En el caso contrario, donde B y B' son dos reinas distintas tiene una probabilidad de $1 - (1/M)$, $\theta_{BB'}$ es igual a θ_{g-1} , según la siguiente definición:

$$\theta_{BB'} = 1/M \frac{1 + F_{g-1}}{2} + (1 - 1/M) \theta_{g-1}$$

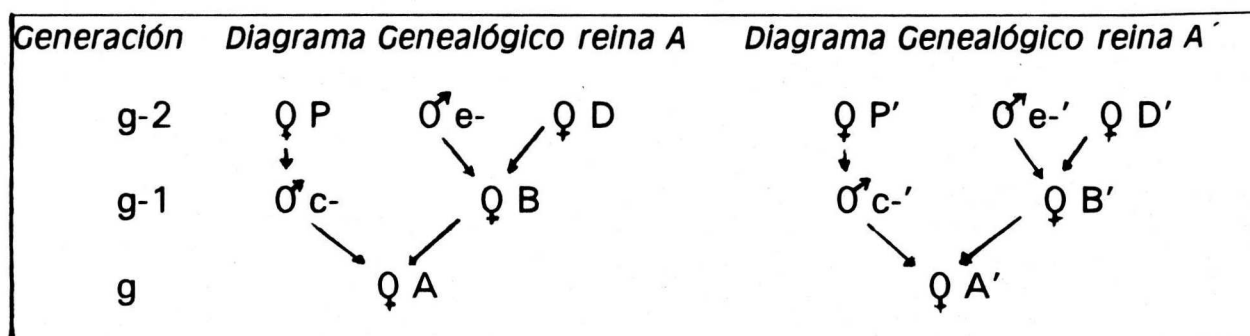


Figura 3 . Genealogía de dos reinas, A y A', para calcular la evolución del coeficiente de coancestría. Q = reinas; ♂ = machos; g-2 = dos generaciones antes de la de interés; g-1 = una generación antes de la de interés; g = generación de interés. Las flechas indican relaciones de padres a hijos.

Por último, en $\theta_{c-c'}$, la identidad de los zánganos, es decir, de los gametos, no es posible a menos que B y B' sea la misma reina, en consecuencia, son dos las posibilidades:

a) Si B y B' son la misma reina (probabilidad = $1/M$), también hay dos posibilidades incompatibles: Una cuando los dos zánganos son idénticos con la probabilidad $1/Z$, donde Z es el número de zánganos que participan en el depósito de semen, y la identidad de los genes es segura, y otra cuando los dos zánganos (gametos) son distintos con la probabilidad $1 - 1/Z$, y son idénticos con la probabilidad $\theta_{PP'}$.

b) Si las reinas B y B' son distintas, la única posibilidad de identidad de los genes C- y C-' es el parentesco de sus madres, por tanto, $\theta_{c-c'}$ se escribe:

$$\theta_{c-c'} = 1/M (1/Z + (1 - 1/Z) \theta_{PP'}) + (1 - 1/M) \theta_{PP'}$$

Por un razonamiento análogo al de BB', se obtiene la relación:

$$\theta_{PP'} = 1/P \frac{1 + F_{g-2}}{2} + (1 - 1/P) \theta_{g-2}$$

Conociendo que el número de P es igual al de M, y reemplazando $\theta_{AA'}$ por θ_g , se obtiene la segunda ecuación de recurrencia:

$$\theta_g = 1/2F_g + \frac{1}{4} \left(\frac{1 + F_{g-1}}{2M} + \left(1 - \frac{1}{M}\right) \theta_{g-1} \right) + \frac{1}{4MZ} +$$

$$\frac{1}{4} * \left(1 - \frac{1}{MZ}\right) \left(\frac{1 + F_{g-2}}{2M} + \left(1 - \frac{1}{M}\right) \theta_{g-2} \right)$$

Los coeficientes θ y F que utilizan en sus ecuaciones, están definidos para un *locus* independiente del *locus* sexual y de los *loci* que contribuyen a la expresión de los caracteres seleccionados; lo único que se toma en cuenta es la selección sobre los animales reproductivos (Chevalet y Cornuet, 1982b).

8. Tamaño Efectivo de la Población

Cualquier cambio en las varianzas génicas de una población, únicamente puede ser estimado suponiendo que ésta se encuentra en equilibrio de tipo Hardy-Weinberg, es decir, una población "grande", con ausencia de selección, mutación y migración. Puesto que lo anterior rara vez ocurre en forma natural, toda situación particular debe expresarse en términos del N_e , el cual Falconer (1986) lo define como el número de individuos que daría lugar a la varianza de muestreo o a la tasa de endogamia, si dichos individuos se reprodujeran como se haría en la población ideal de tipo Hardy-Weinberg.

El N_e para una población sin selección, migración o mutación y en equilibrio, se calcula de la manera siguiente, según Kerr (1967), conociendo el número de colonias (C) que la componen:

$$N_e = 15 C/7$$

Después de iniciar un plan de cría, desde la primera generación el N_e se calcula en forma diferente según las condiciones de la población de interés. En abejas, se han considerado los casos de la elección aleatoria de los reproductores y del reemplazo madre por hija:

a) Elección Aleatoria de Reproductores. Si la selección al azar no se refiere a *loci* sexuales, sino a *loci* con genes que afectan a caracteres económicamente importantes, se podría considerar que es el sistema de cría que se utiliza en la selección individual o masal. En estas condiciones, Chevalet y Cornuet (1982a), Page *et al.* (1983) y Pamilo (1986) propusieron que N_e en poblaciones cerradas y con selección aleatoria de reproductores machos y hembras, puede ser estimado como:

$$1N_e = \frac{9 Z M}{Z + 2M} \quad (1)$$

Donde: Z = número de zánganos que intervienen, y
M = número de reinas que intervienen.

Por ejemplo, el N_e para una población de 35 reinas, con 10 zánganos que se aparean con cada una de ellas, sería:

$$N_e = \frac{9 \times 350 \times 35}{(4 \times 350) + 70} = 75$$

b) Reemplazo madre-hija. De cada reina reproductora se selecciona una de sus reinas hijas, para que la reemplace como reproductora en la generación siguiente, método característico de la selección intrafamiliar. Page *et al.* (1983) proponen las siguientes ecuaciones para el cálculo de N_e en poblaciones cerradas de abejas: con semen homogeneizado (ecuación 2), en la cual todos los zánganos del depósito de semen inseminan a todas las nuevas reinas; y con apareamiento aleatorio (ecuación 3), es decir, las nuevas reinas son inseminadas con cualquier zángano, en forma aleatoria, dentro de los seleccionados:

$$N_e = \frac{9ZM}{3Z + M} \quad (2)$$

$$N_e = \frac{9 Z M}{3Z + 2M} \quad (3)$$

Las ecuaciones 2 y 3 toman en cuenta el número de reinas y el número de zánganos que las inseminan, suponiendo que éstos provienen de la población en forma aleatoria, es decir, son hijos de las reinas seleccionadas, pero no se especifica cuantos zánganos provee cada reina.

Un enfoque diferente para obtener Ne para reemplazo madre-hija, presentó Moran (1984, citado por Pamilo, 1986), en donde se toma en consideración no solo las cantidades de reinas y de zánganos que las inseminan, sino también, como se transmiten los genes via zánganos: De las reinas progenitoras a sus zánganos hijos (Vía "femenino a masculino": fm) y de tales zánganos a la progenie, compuesta por las obreras que son los sujetos de selección (Vía "masculino a femenino": mf), y que es de donde provienen las nuevas reinas, progenitoras de la generación siguiente. La vía fm puede tener distribución de frecuencia Constante o Poisson, mientras que la mf, Poisson o Bernoulli.

Moran (1984, citado por Pamilo, 1986), propuso que cuando las reinas contribuyen con un número aleatorio de zánganos hijos al depósito de semen, y éste es homogeneizado (Distribuciones: Poisson-Poisson), el Ne puede ser estimado como:

$$Ne = \frac{9M}{3 + (2/Z)} \quad (4)$$

mientras que cuando cada reina aporta la misma cantidad de zánganos al depósito de semen, y éste es homogeneizado (Distribuciones Constante-Poisson), la ecuación es:

$$Ne = \frac{9M}{3 + (1/Z)} \quad (5)$$

Por otra parte, si las reinas aportan a sus zánganos hijos en forma aleatoria y el semen no se homogeneiza (Distribuciones Poisson-Bernoulli), Ne se simplifica a:

$$Ne = \frac{9M}{3} \quad (6)$$

Pero, si cada reina contribuye con un número idéntico de zánganos al depósito y el semen no se homogeneiza (Distribuciones Constante-Bernoulli), la estimación es:

$$Ne = \frac{9M}{3-(1/Z)} \quad (7)$$

Donde Z es el número de zánganos que inseminaron a las reinas reproductoras en los Ne de las ecuaciones 1, 2 y 3, o el número promedio de zánganos que aporta cada reina reproductora al depósito de semen con que se inseminarán todas las nuevas reinas en los Ne de las ecuaciones 4, 5, 6 y 7, mientras que M representa al número de reinas reproductoras.

9. Índice de Herencia

El índice de herencia o heredabilidad es un indicador de la confiabilidad de como el valor fenotípico representa el valor reproductivo o genético, por lo tanto, tiene un papel predictivo indispensable en cualquier plan de selección (Falconer, 1986).

En abejas, los métodos más utilizados para calcular la heredabilidad son: regresión progenie-progenitor (Cornuet, 1987); regresión de la progenie-progenitor hembra, dentro del progenitor "macho", donde, el progenitor "macho" se refiere a la reina que produce los zánganos que fecundan al progenitor hembra (Rinderer, 1977); análisis de varianza (Soller y Bar-Cohen, 1967; Milne, 1985; Collins, 1986); y correlación intraclase intracolmena (Moritz, 1985). Sin embargo, todos ellos pueden dar resultados más o menos precisos según la situación en la que se utilice. Rinderer (1977) señala que los caracteres medidos pueden variar según la casta.

Por otro lado, Oldroyd y Moran (1983, citados por Hillesheim y Moritz, 1987) encontraron que la correlación intraclase intracolmena entre obreras para estimar heredabilidad puede sesgarse en caracteres determinados por fuertes interacciones de dominancia o efectos maternos,

o por similitudes entre miembros de la colonia por una covarianza debida al ambiente común de colmena, mientras que Chevalet y Cornuet (1982a) y Cornuet (1987), indicaron que en características sociales, los comportamientos no pueden atribuirse solo a las obreras o solo a la reina, sino a la interacción entre ellas, lo cual debe tenerse en cuenta al calcular heredabilidad.

Cornuet (1987) considera la estimación de la heredabilidad en un esquema directo, en el cual los genes pasan a la progenie a través de reinas hijas, y en un esquema indirecto, en donde lo hacen a través de los zánganos hijos. Las ecuaciones que propone, para regresión madre-hija, y para correlación intraclase se presentan en el Cuadro 1. No se tienen datos de heredabilidad para producción de miel ni para defensividad en las colonias locales, sin embargo, Collins (1986) presentó los principales reportes de valores de heredabilidad para producción de miel, que se habían efectuado hasta 1986; en base a un compendio similar, Moritz (1984) propuso que un valor aceptable sería de 0.37. El mismo autor y colaboradores (1987) obtuvieron una h^2 igual a 0.30 para defensividad.

Cuadro 1. Algunas ecuaciones para estimar la heredabilidad propuestas por Cornuet (1987)

Método de Estimación		
Esquema	Regresión madre-hija	Correlación Intraclase
Directo	$h^2 = (1/\theta m)\beta d/m$	$h^2 = (2/\theta i)t$
Indirecto	$h^2 = 8 \beta d/m$	$h^2 = 4 t$
Donde:	θm = coeficiente de coancestría promedio entre las hijas de la reina madre; θi = coeficiente de coancestría entre las reinas madres de las obreras en las cuales se estimará la correlación intraclase $\beta d/m$ = coeficiente de regresión entre las obreras hijas de la reina hija sobre las hijas de la reina madre. t = correlación intraclase	

10. Respuesta a la Selección y Progreso Genético

Los cambios de la media de la población bajo selección, que se manifiestan por una superioridad promedio del valor fenotípico de la progenie de los individuos seleccionados, en relación a la población total, es lo que constituye la respuesta a la selección (R) (Falconer, 1986), y su más simple expresión es:

$$R = h^2D$$

Donde h^2 es la heredabilidad del carácter en cuestión y D es el diferencial de selección, el cual se define como el valor fenotípico medio de los individuos seleccionados como progenitores (Falconer, 1986); la D se expresa como desviación de la media de la población.

Para obtener R, se pueden seguir cuatro esquemas de selección básicos, que son: Individual o Masal, Familiar, Intrafamiliar y Combinada.

En el esquema de selección individual o masal, se eligen como reproductores de la siguiente generación a los individuos de mayor valor fenotípico de la población considerada, sin tomar en cuenta su parentesco entre sí, mientras que en la selección familiar, lo que se elige son las familias enteras que tienen el mejor promedio de los individuos que las componen; En el caso de la selección intrafamiliar, se eligen los mejores individuos dentro de cada familia considerada, y en la combinada, se toma en cuenta, el valor fenotípico de los individuos dentro de las mejores familias.

Falconer (1986), señaló que el método de selección que ofrece respuestas más rápidas es el combinado, seguido del individual, en la mayoría de los casos; sin embargo, la selección intrafamiliar tiene la ventaja que favorece reducidas tasas de endogamia, además es mejor que la individual o masal en el caso de heredabilidades bajas. Asimismo, Moritz (1986a), luego de comparar la selección masal con la intrafamiliar por medio de simulaciones en computadora para diferentes tamaños de población y duración de los programas, obtuvo la misma conclusión que Falconer (1986).

En abejas, el esquema de selección familiar no se toma en cuenta, porque una sola colonia no puede considerarse como una familia ya que

la mayoría de sus integrantes, las obreras, no pueden reproducirse, por tanto, tendría que elegirse toda una familia de colonias para que sus reinas fueran los "padres" de la siguiente generación, lo cual no sería práctico.

Así mismo, por motivos de factibilidad y eficiencia, los métodos más utilizados son intrafamiliar e individual, aunque el combinado también ha sido estudiado (Cornuet, 1981, 1984), pero requiere de muchas colmenas.

La R para organismos diploides, según los esquemas de selección individual, intrafamiliar y combinado, se muestran en el Cuadro 2, (Falconer, 1986).

Cuadro 2. Respuesta a la Selección en individuos diploides, según tres métodos de selección.

Método de selección	Respuesta Esperada
Individual	$R = I \sigma_p h^2$
Intrafamiliar	$R = I \sigma_p h^2 (1-r) \sqrt{\frac{n-1}{n(1-t)}}$
Combinada	$R = I \sigma_p h^2 \sqrt{\left(1 + \frac{(r-t)^2}{(1-t)} * \frac{(n-1)}{1+(n-1)t}\right)}$

Donde: n = tamaño de la familia, constante;
I = intensidad de selección;
t = correlación intraclase;
r = coeficiente de parentesco;
 σ_p = desviación estándar fenotípica;

No obstante la universalidad de las ecuaciones del Cuadro 2, para su aplicación en abejas obreras, es necesario realizar algunas modificaciones, que se señalan en el Cuadro 3; asimismo, se aclara que

para que la R sea neta, y pueda denominársele Progreso Genético (W), es preciso restarle la depresión endogámica, de manera que en todos los casos W se expresa como:

$$W = R - DE$$

Cuadro 3. Respuesta a la selección en individuos haplo-diploides por selección masal e intrafamiliar

METODO DE SELECCION	RESPUESTA ESPERADA	AUTOR
Individual:		
Esquema Directo:	$R = I \theta h^2 \sigma_p$	Cornuet (1987)
Esquema Indirecto:	$R = I (1/8) h^2 \sigma_p$	Cornuet (1987)
Sin especificar:	$R = I \sigma_p h^2 (2/3)$	Moran (1984)
Intrafamiliar:	$R = I \sigma_p h^2 (1-r) (2/3) \sqrt{\frac{n-1}{n(1-t)}}$	Moran (1984)
Donde:		
R	= respuesta a la selección en una generación dada;	
I	= intensidad de selección;	
σ_p	= desviación estándar fenotípica;	
h^2	= heredabilidad;	
r	= coeficiente de parentesco intrafamiliar promedio;	
t	= correlación intraclase = $h^2 * r$, y	
n	= tamaño de familia.	

MATERIALES Y METODOS

Todos los datos fueron calculados con la ayuda del programa computacional Lotus 1,2,3, excepto los especificados en forma particular, llevando los cálculos, suponiendo apareamientos dentro de una población cerrada, hasta la XV generación, porque se consideró que corresponde a un tiempo de vida aceptable a cualquier programa de selección.

Los procesos analizados fueron:

- a) Obtención de la viabilidad teórica (V) inicial de la cría en forma directa o por medio de una ecuación;
- b) Obtención del tamaño efectivo de la población (N_e);
- c) Obtención de la pérdida de heterosis en el *locus* sexual y las consiguientes V de la cría por generación (g);
- d) Obtención de la evolución del coeficiente de consanguinidad hasta la generación (g) 15;
- e) Estimación de la depresión endogámica (DE) por consanguinidad hasta la g 15, y
- f) Estimación del progreso genético por selección intrafamiliar y selección masal, restándole la DE.

1. Localización del Area de Trabajo

Los datos de campo provienen de las colmenas pertenecientes al C.E. "La Posta", INIFAP, que se encuentran dentro del Mpio. de Medellín, Ver., aproximadamente en los Km 22 y 26 de la carretera Veracruz-Córdoba, y los Km. 4, 6 y 8 de la carretera Paso del Toro-Jamapa. Todas las colmenas se encuentran ubicadas dentro de predios particulares.

2. Clima, Floración y Uso del Suelo

El clima corresponde a los cálidos subhúmedos con lluvias en verano, AW2 (García, 1981), cuyos meses de sequía van desde diciembre hasta mayo. y los lluviosos desde junio hasta noviembre, con precipitaciones promedio de 2,000 mm, y temperaturas máxima, media y mínima anuales de 30, 25 y 20 grados Celsius, respectivamente; la temporada de "nortes" (rachas de vientos huracanados provenientes del norte) se presentan entre los meses de septiembre y diciembre.

La zona es eminentemente ganadera, no habiendo grandes extensiones de cultivos o flores silvestres, ni excesiva competencia en cuanto a sitios para colocar apiarios, debido a que tampoco las cosechas de miel suelen ser abundantes; sin embargo, de apiarios pequeños es posible cosechar por lo menos dos veces al año, si se cuidan las condiciones sanitarias de las colonias y si se les ofrece alimentación en las épocas de mayor escasez de néctar.

La vegetación es perennifolia, de tipo subselelvático, en cuya flora melífera, predominan las plantas silvestres: Uvero (*Cocolobis sp.*), Campanilla (*Convolvulus spp*), Centroceas (*Centroceas spp.*), Cocuite (*Gliricidia sepium*) y Bejuco (*Berchemia scandens*), y los pastizales (familias *Gramineae* y *Legumionosae*). También existen áreas de cultivos de maíz (*Zea maiz*), cítricos (*Citrus spp*, mango (*Manguifera indica L.*), frijol (*Phaseolus vulgaris*), chile (*Capsicum annum*) y pepino (*Cucumis spp.*

3. Manejo de las Colmenas

El C.E. "La Posta" cuenta con colmenas desde 1986. A partir de ese año y hasta 1988, los reemplazos se adquirieron en criaderos de los estados de Veracruz (Córdoba, Xalapa, Las Trancas y Veracruz, Ver.), y Morelos (Cuernavaca).

En,1988 se inició la cría de reinas, por lo que la mayoría de los reemplazos, desde entonces, provienen de las mismas colonias de "La Posta"; sin embargo, hasta 1991, aún se introdujeron algunas reinas "europeas puras" provenientes de Islas Marías, Hawaii, Nayarit, Chihuahua y Morelos.

Las reinas se cambian aproximadamente cada año desde 1986, eliminando primero a las reinas de las colonias que tengan postura escasa o temperamento muy defensivo. Los apiarios son visitados generalmente cada 15 días y se chapean los terrenos, se alimentan, revisan y medican las colonias, y se cosecha, un apiaro tras otro.

Todas las colmenas se encuentran numeradas, y se lleva una tarjeta de registro que contiene los siguientes datos:

- | | |
|---------------------|-------------------|
| 1. Fecha | 6. Postura |
| 2. Hora de revisión | 7. Reservas |
| 3. Apiario | 8. Salud |
| 4. No. de Colmena | 9. Enjambrazón |
| 5. Temperamento | 10. Observaciones |

De los números 5 al 9 se dan calificaciones del 1 al 5 (Laidlaw, 1958; Cobey y Lawrence, 1987, comunicación personal; García, 1994) siendo el 1 la peor calificación, i.e. excesiva defensividad; nula postura; sin reservas de alimento; con enfermedad grave; con celdas reales sin estar huérfana la colonia, y el 5 es la calificación máxima.

En las cosechas, se anota el número de bastidores con miel que se extraen de cada colmena, lo cual permite estimar la cantidad de miel producida, al multiplicar el número de bastidores por 1.2 Kg, que es, en promedio, lo que se obtiene de miel de cada bastidor de alza lleno con miel operculada con el material existente en el C.E. "La Posta", según un estudio efectuado en 1986 (datos no publicados) en el cual se pesó el 25% de todos los bastidores de una cosecha, antes y después de la extracción; en 1988 a 1991, también se efectuaron muestreos para corroborar la cifra.

Las tarjetas no se llenan de rutina en cada revisión, sino únicamente en épocas específicas, por ejemplo, cuando se va a efectuar cría de reinas o cuando se verifica si las reinas continúan marcadas. Durante las cosechas se anota la producción de miel estimada; ésta se utiliza para seleccionar a las reproductoras. Sin embargo, no se sigue una metodología apropiada, pues no se toman en consideración las medias por apiarios, únicamente se eligen las reinas que encabezan las colonias que se consideran más dóciles y que produjeron más miel en la temporada anterior.

4. Obtención de la Viabilidad Teórica de la Cría (V) y del Número de Alelos Sexuales (K) en la Población

La Viabilidad teórica de la cría (V), permitida por los alelos sexuales (K) de la población, se estimó como (Woyke, 1976):

$$K = 100 / (100 - V) \quad (1)$$

De la cual se deriva:

$$V = (100K - 100) / K \quad (2)$$

Donde: K = No. de alelos sexuales en la población, y
V = viabilidad teórica:

$$V = A + MA \quad (3)$$

En esta última ecuación, MA = mortalidad debida al ambiente, y A = porcentaje de sobrevivencia, o viabilidad observada en la cría.

Para obtener A, se cuentan los huevos presentes en un área encuadrada dentro de un panal recién puesto, y tres días después, las larvas sobrevivientes.

$$A = (L * 100) / H \quad (4)$$

Donde: H = huevos contados el 1er. día, y
L = larvas encontradas el 3er. día

Para determinar la mortalidad debida al ambiente (MA), se inseminan algunas reinas con un solo zángano; si su alelo sexual es igual a uno de la reina, la cría tendrá una V = 50 %, pero si es diferente, la cría tendrá una V = 100 %. Cualquier desviación de esas cantidades debe ser por MA. Esa MA se le suma a la A y el resultado debe ser la V (Ecuación 3).

El porcentaje de Ocupación (Oc) se estimó como el porcentaje de celdas (c) ocupadas por huevos el 1er. día de conteo, dentro del área encuadrada.

$$Oc = (H * 100) / c \quad (5)$$

4.1 Preparativos Previos

Las mediciones se llevaron a cabo en septiembre de 1991, previo ensayo efectuado en febrero del mismo año. Primero se proporcionó a todas las colmenas entre dos y cuatro bastidores de cera estampada a cambio de panales viejos, para que tuvieran panales claros, en donde es más fácil efectuar los conteos.

Para evitar que ovoposite en las celdas en donde no lo había hecho o en las que quedan vacías por homocigosis en el alelo sexual, se aisló a la reina mediante un excluidor horizontal, para lo cual, en febrero, a todas las colmenas se les colocó una segunda cámara de cría, y en septiembre, las reinas de las colonias muestreadas se aislaron en la parte inferior, mientras que el bastidor de conteo, junto con otros, algunos conteniendo cría, quedaron en la parte de arriba.

4.2. Tamaño de Población y Procedimiento de Muestreo

Los cálculos se efectuaron en una "población pequeña", definida como la que tiene frecuencias génicas inestables, es decir, en ella ocurren procesos dispersivos (Falconer, 1981). En el presente trabajo, se trata de cien o menos colonias de *A. mellifera*, que es lo máximo que puede, en trabajo rutinario, atender un solo apicultor en las condiciones del C.E. "La Posta", que en 1991 contaba con una población total de 83 colmenas, ubicadas en cinco apiarios fijos.

La producción de miel se tomó como punto de referencia para determinar si había diferencias ambientales importantes entre los cinco apiarios, para lo cual, se realizó un análisis de varianza totalmente al azar con diferente número de repeticiones (colonias), con localidad (apiario) como tratamiento y producción de miel como variable de respuesta, utilizando el GLM de SAS.

Todas las colmenas se identificaron del 1 al 83, y en mayo de 1991, se eligió en forma aleatoria un 20 % de la población, es decir, 17 colmenas. Woyke (1976, 1988) solo utilizó aproximadamente el 10% de sus poblaciones de interés, pero éstas eran mayores que la del presente trabajo. De las 17 colonias, también en forma aleatoria, cinco se destinaron a efectuar los conteos de las reinas inseminadas con un solo

zángano, y las 12 restantes se utilizaron para encontrar la supervivencia larvaria observada (A), de las cuales en forma aleatoria, cuatro colonias quedaron en los apiarios 1 y 2, tres en el tercer apiario y solo una colmena en el apiario cuatro. De las colonias con reinas inseminadas, estuvieron distribuidas, dos en el apiario 1, y una en cada uno de los apiarios 2, 3 y 5 (Cuadro 4).

Cuadro 4. Número total de colmenas por apiario y colonias muestreadas

Colmenas muestreadas			
No. de Apiario	colonias	De la población Gral. Con reinas inseminadas	
1	25	4	2
2	23	4	1
3	15	3	1
4	12	1	0
5	8	0	1
TOTAL	83	12	5

Cada una de las 17 colmenas se muestreó dos veces, en días diferentes, obteniéndose en consecuencia, 34 observaciones repartidas en los cinco apiarios. Cada día se muestreaban solo tres colonias; por lo tanto, al azar también se elegían las colmenas que iban a medirse cada día, para que no influyera el efecto de tiempo.

4.3 Obtención de las reinas inseminadas

En julio de 1991 se efectuó cría de reinas y se obtuvieron 15 reinas vírgenes mediante el procedimiento de enjaular las celdas reales poco antes del día previsto para la emergencia de las mismas.

Las reinas vírgenes se mantuvieron enjauladas 10 días en un banco, que consistía en una colonia huérfana con muchas abejas jóvenes, las

cuales se agregaban al banco de reinas cada tercer día en forma de cría operculada.

El décimo día, en una jaula hecha exprofeso se colectaron zánganos de los panales más extremos de las cámaras de cría de varias colonias y se trasladaron inmediatamente, junto con las 15 reinas vírgenes, a Córdoba, Veracruz, en donde éstas fueron inseminadas, cada una, con el semen de un solo zángano (Figura 4).

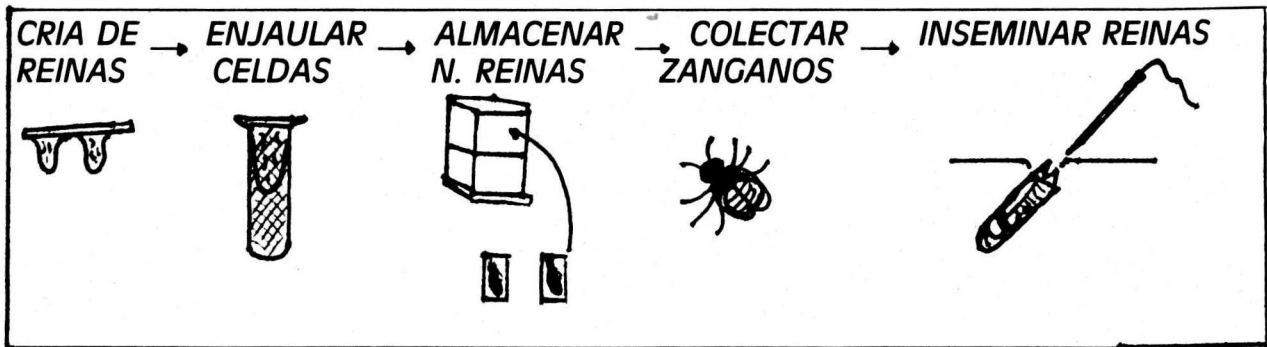


Figura 4. Obtención de las reinas inseminadas con un solo zángano

De regreso al CE "La Posta", se mantuvieron doce días más en el banco de reinas, y luego, las 9 reinas sobrevivientes, fueron liberadas en núcleos hechos a partir de cámaras de cría modificadas de tal forma, que cada una de ellas contenía tres reinas (Figura 5).

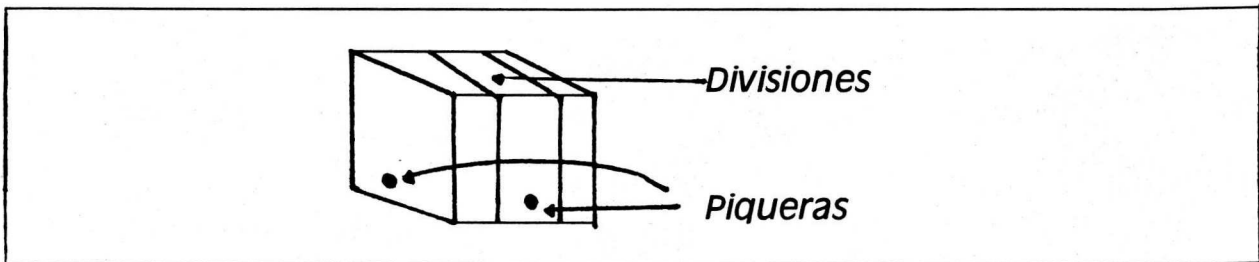


Figura 5. Núcleos para las reinas inseminadas con un solo zángano

Al iniciarse la postura, se eligieron las cinco reinas que ponían más, y, cuando tuvieron su turno en el conteo, el bastidor elegido se trasladó a una colmena preparada como se explicó en 4.1., página 29.

4.4. Mediciones

Para delimitar el cuadro de conteo, en ausencia de las cintas descritas por Woyke (1976), se utilizó hilo de nylon para pescar No. 030, conocido como "Tamsa Alemana 030", que se fijó al bastidor amarrándolo a tachuelas hasta formar un cuadro (Figura 6). El tamaño de cada cuadro dependió de la cantidad de huevos juntos que se encontraron el día del muestreo. Se contó y anotó el número de hileras, el número de celdas en cada hilera y el número de huevos por hilera el primer día, y el número de larvas sobrevivientes, poco más de 78 horas después de realizado el primer conteo.

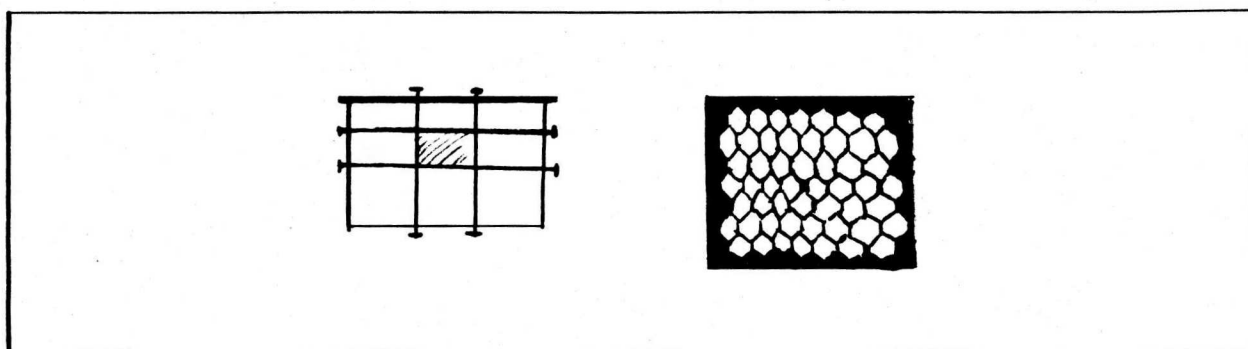


Figura 6. Cuadro de conteo de huevos y larvas sobrevivientes.

Todos los conteos de los huevos se realizaron entre 8 y 9 de la mañana del día 1, y el de las larvas entre 2 y 4 de la tarde del día 4. No se tomó en cuenta la hilera de celdas adyacente a la Tamsa para evitar cualquier efecto de orilla. Se cuidó que todo el proceso, desde la apertura hasta el cerrado de la colmena no tomara más de 10 minutos, para que no hubiera ningún efecto en la cría (Free *et al*, 1989) que pudiera incrementar MA.

4.5. Cálculo Teórico del Número de Alelos Sexuales (K) en la Población (N)

Para el cálculo teórico de K, se utilizó la fórmula de Kimura y Crow (1964), mejorada por Cornuet (1980).

$$K = \sqrt{-2N_e / \text{Log}_e(\alpha \sqrt{8\pi N_e})} \quad (6)$$

Donde: N_e = Tamaño Efectivo de la Población
 K = número efectivo de Alelos Sexuales
 α = tasa de mutación = 0.00001 por generación
 π = 3.14159, y
 Log_e = logaritmo natural del número dado a continuación.

Para obtener el N_e , que se requiere, se utilizó la aproximación propuesta por Kerr (1967):

$$N_e = 15C/7 \quad (7)$$

Donde: C = número de colmenas en la población

Una vez obtenido K , se volvió a utilizar la ecuación de Woyke (1976) para estimar V y comparar los resultados con los obtenidos en forma directa, mediante la ecuación 2.

5. Tamaño Efectivo de la Población (N_e)

Para determinar el método de cría que permita el mayor N_e a través de las generaciones, se efectuaron los cálculos de las ecuaciones de N_e , que se presentan en los Cuadros 5 y 6.

Page y Marks (1982); Page y Laidlaw (1982) y Page *et al.* (1983) propusieron las tres primeras ecuaciones para la obtención de N_e (1982), las cuales consideran el número de zánganos (Z) que fecundan a las reinas reproductoras (M), donde $Z = M \cdot 10$ puesto que cada reina debe inseminarse con el semen de un promedio de 10 zánganos (Cuadro 5). No se toman en cuenta los zánganos que provienen de M para fecundar a las reinas hijas (P), las cuales son los objetos de selección.

La primera ecuación se utiliza para la selección aleatoria de reproductores, y las otras dos para reemplazo madre por hija, que pueden corresponder a los tipos de selección Masal e intrafamiliar.

Cuadro 5. Ecuaciones para calcular Ne según Page y Marks (1982) y Page *et al.* (1983)

SELECCION MASAL Sel. Aleat. de Reprods.	SELECCION INTRAFAMILIAR (Reemplazo Madre-Hija)	
	Semen No Homog.	Semen Homog.
Ne 1 = $\frac{9ZM}{4Z+2M}$ (8)	Ne 2 = $\frac{9ZM}{3Z+2M}$ (9)	Ne 3 = $\frac{9ZM}{3Z+M}$ (10)

* Números entre paréntesis corresponden al número de ecuación.

Otras formas de estimar Ne para el reemplazo madre por hija (selección intrafamiliar), fueron propuestas por Moran (1984, citado por Pamilo, 1986), en las cuales, Z es el número de zánganos, ya sea exacto o en promedio, que aporta cada reina reproductora (M) al depósito de semen con que se inseminarán las nuevas reinas (P) (Cuadro 6). Se consideró que cada P necesita 10 zánganos como mínimo, en consecuencia:

$$Z = (P * 10)/M \quad (11)$$

Cuadro 6. Ecuaciones para calcular Ne, según Moran (1984, citado por Pamilo, 1986) para reemplazo madre por hija.

Ne 4	Ne 5	Ne 6	Ne 7*
Elecc. de Z: ALEATORIA Semen: Homogeneizado	CONSTANTE	ALEATORIA No Homogeneizado	CONSTANTE
$\frac{9M}{3 + (2/Z)}$	$\frac{9M}{3 + (1/Z)}$	$\frac{9M}{3}$	$\frac{9M}{3 - (1/Z)}$
(12)	(13)	(14)	(15)

* Nei = Tamaño Efectivo de la población, estimada según las diferentes ecuaciones.

Z = Número de zánganos utilizados.

M = Número de reinas reproductoras utilizadas.

6. Cálculo del Tamaño de Muestra de la Población

Para obtener el número mínimo de reinas (M) que pueden extraerse de una población con K alelos, teniendo una probabilidad alta (mayor o igual del 99.5 %) de que en M se encuentren los K alelos, suponiendo que el número de zánganos (Z) que inseminan a las reinas es en promedio por lo menos de seis, se utilizó la aproximación propuesta por Cornuet y Aries (1980), que afirma que es suficiente que M sea igual o mayor a K.

Se consideraron tres tamaños de población (N): 75, 85 y 100 colmenas, con cuatro porcentajes (aproximados) de reinas reproductores seleccionados (S): 15, 20, 25 y 30 %. Para obtener M por cada N y S, se efectuaron ecuaciones de razones y proporciones:

$$M = (N * S)/100 \quad (16)$$

Donde: M = número de reinas reproductoras;

N = tamaño de la población, y

S = porcentaje de individuos seleccionados.

Por ejemplo, para obtener el número de reinas reproductoras a seleccionar en la población de 85 colonias con S = 15%:

$$\begin{aligned} 85 * 15 &= 1275 \\ 1275/100 &= 12.75, \text{aproximando}, M = 13. \end{aligned}$$

7. Estimación de la Viabilidad Teórica de la Cría en las Generaciones Subsecuentes al Inicio de la Selección

La viabilidad teórica de la cría (V) se calculó hasta la generación número 15 de selección, con base en la heterocigosidad (H), y la viabilidad teórica de la cría en la generación original (Vo):

$$V_g = H_g * V_o \quad (17)$$

Donde: V_g = viabilidad teórica de la cría en la g-ésima generación
 H_g = heterocigosidad en la g-ésima generación, (g = 1, 2, ..., 15) estimada por Falconer (1986) como: $H_g = 1 - (1/2Ne)^2$

Para obtener la viabilidad observable de la cría en la g-ésima generación (Ag), a Vg se le resta el MA:

$$Ag = Vg - MA \quad (18)$$

8. Respuesta a la Selección

Las ecuaciones para estimar la respuesta a la selección (R), en los tipos de selección masal e intrafamiliar, respectivamente, son:

a) Selección Masal (Moran, 1984, citado por Moritz, 1985):

$$R = h^2 l \sigma_p (2/3) \quad (19)$$

b) Selección Intrafamiliar:

$$R = h^2 l \sigma_p (1-r)(2/3) * \sqrt{\frac{n-1}{n(1-t)}} \quad (20)$$

Donde: n = tamaño de familia;

r = coeficiente de relación o parentesco;

t = correlación intraclase

l = intensidad de selección;

σ_p = desviación estándar fenotípica del carácter, y

h^2 = heredabilidad del carácter.

En ambos métodos las nuevas reinas pueden inseminarse con semen homogeneizado proveniente de zánganos hijos de todas las reinas seleccionadas, de tal modo que, en la línea masculina, los apareamientos son idénticos.

En la selección masal se eligen, sin importar parentesco, un porcentaje dado de reinas, y en la intrafamiliar, en la que las familias están compuestas por reinas hermanas, se elige una sola reina para reemplazar a su madre como reproductora de la generación siguiente.

La selección intrafamiliar se implementa a partir de la segunda generación, pues en la primera aun no se forman las familias.

8.1. Tamaño de familia

El tamaño de familia, n , es el número de reinas hijas (P) que cada reina reproductora (M) debe aportar para que de entre ellas se elija una que la reemplace como reina reproductora para la siguiente generación. En el presente caso, se pretende que el total de reinas hijas no exceda el tamaño de población correspondiente (N), portanto, n , se calcula:

$$n = N/M \quad (21)$$

Donde: N = tamaño de población;
 M = número de reinas reproductoras; depende del porcentaje de individuos seleccionados

8.2. Coeficiente de parentesco

Los coeficientes de parentesco (r) para medio hermanas (MH), hermanas completas (HC) y superhermanas (SH), respectivamente, según Rinderer y Collins (1986) son iguales a: 0.25, 0.50 y 0.75, para dos obreras cualesquiera de una misma colonia, es decir, hijas de una sola reina. En el presente trabajo, tales valores se ponderaron según el siguiente razonamiento:

Considerando que las obreras de una misma colonia, todas hijas de la misma reina, son entre ellas, HC las hijas de zánganos que son hermanos; SH aquellas hijas de un mismo zángano y MH, las hijas de zánganos no hermanos, se puede notar que las proporciones de r en la población, están en función del número de reinas reproductoras (M), puesto que se supone que cada una de ellas aporta, aproximada o exactamente, la misma cantidad de zánganos (Z) al depósito de semen que inseminará a todas las reinas de la siguiente generación, y, especialmente si el semen es homogeneizado, todos estarán presentes en la muestra que se toma para inseminar a cada nueva reina.

En consecuencia, las probabilidades de los parentescos entre dos obreras de la población, serán:

$$\begin{aligned} SH &= 1/M * Z \\ HC &= (1/M) - (1/M * Z) \end{aligned}$$

$$MH = 1-(1/M)$$

Y por tanto, para obtener la r promedio en cada caso, se utilizó la ecuación siguiente, en donde los Z se obtienen como en la Ecuación 11.:

$$r = 0.75 * (1/MZ) + 0.50 * ((1/M) - (1/MZ)) + 0.25 * (1-(1/M)) \quad (22)$$

8.3 Correlación intraclase

La correlación intraclase, t , se obtuvo de acuerdo a la propuesta de Falconer (1986), Oldroy y Moran (1984, citado por Moritz, 1985) y Collins (1986):

$$t = h^2 * r \quad (23)$$

Donde: t = correlación intraclase;

h^2 = heredabilidad, y

r = coeficiente de parentesco promedio, calculado según la Ecuación 22.

8.4 Intensidad de selección

La intensidad de selección (I) es igual al diferencial de selección (D) estandarizado: D/σ_p ; y éste último se refiere a la diferencia que existe entre la media de la población total en comparación con la media de los individuos seleccionados, pero en el presente caso, la población total se encuentra subdividida en cinco partes o apiarios, por lo cual, el procedimiento para encontrar I es diferente.

Se utilizaron los datos de producción de miel de cada una de las 83 colonias con que se cuenta, mismos que, originalmente, se encontraban expresados como número de panales con miel extraídos durante la cosecha de 1991; éstos se multiplicaron por 1.2, para estimar los Kg de miel que se obtuvieron en cada colmena, según datos empíricos no publicados provenientes del C.E. La Posta.

Con el propósito de elegir a las colonias fenotípicamente mejores, independientemente del apiario en que se encuentren, los Kg de miel

fueron estandarizados recurriendo a la Ecuación 24, según Rinderer (1986a) e Infante y Zárate (1984), de tal forma que se considera que la media poblacional es igual a cero, y las evaluaciones se expresan en términos de desviación estándar:

$$i = (\mu_i - \mu_a)/SDa \quad (24)$$

Donde: μ_i = Kg de miel obtenidos en cada colonia;
 μ_a = promedio de Kg de miel obtenido en el apiario;
 SDa = desviación estándar de la producción de miel en el apiario, e
 i = valor estandarizado de la colonia en cuestión.

En las ecuaciones de la respuesta a la selección, no se utilizan las i directamente, sino el promedio estandarizado de las i más altas, lo que corresponde a la intensidad de selección (I), y se calcula mediante la Ecuación 25:

$$I = \frac{\sum i}{\sigma_p} \quad (25)$$

Donde: $\sum i$ = sumatoria de las i ;
 i = valores estandarizados de los individuos que se seleccionaron como reproductores;
 σ_p = desviación estándar poblacional, e
 I = intensidad de selección.

Las i se ordenan en forma descendente, y se elige el número de reinas que corresponda al S . Por ejemplo, si son 15 reinas las que deben seleccionarse, se toman las 15 i más altas, y se estandarizan.

Para las 83 colonias de 1991, se utilizaron los datos reales para encontrar la I , pero en las poblaciones proyectadas las I se obtuvieron de las tablas presentadas por Becker (1986).

8.5. Desviación estándar fenotípica

La desviación estándar fenotípica se calculó directamente de las producciones de miel de 1988 a 1991 (7 cosechas en total).

8.6. Heredabilidad

Se utilizó un valor teórico de 0.37 para la heredabilidad (h^2) de producción de miel, tal como lo propuso Moritz (1986), por ser un intermedio de los valores encontrados por otros autores. También se incluyó una h^2 igual a 0.30, que, según Moritz *et al.*, 1987, correspondería a docilidad, o su contraparte, defensividad, sin variar el resto de los datos (medias y desviaciones estándares), porque se desconocen.

La primera generación de selección tiene que ser exclusivamente masal porque aún no se forman las familias compuestas por colonias encabezadas por reinas hijas de una sola reina reproductora que se requieren para la selección intrafamiliar.

9. Estimación de la Depresión Endogámica por Consanguinidad

La depresión endogámica (DE) debida a la consanguinidad, fué calculada utilizando la ecuación de Moritz (1984), la cual se obtuvo en base al desarrollo de la colonia en abejas carniolas en Alemania (Sección 7. en Revisión de Literatura, página 10):

$$21.6(F)^{4.31} \quad (26)$$

No se cuenta con ecuaciones exprofeso para producción de miel o para defensividad pero ambas características dependen en gran medida de la cantidad de abejas en la colonia, que se encuentra relacionada con el desarrollo de la colonia, por lo que en el presente trabajo de tesis, se supondrá que la ecuación es válida en los casos de interés.

9.1. Cálculo del Coeficiente de Consanguinidad

Para el cálculo de la consanguinidad que se vaya generando durante el programa de selección, se utilizaron las siguientes ecuaciones propuestas por Chevalet y Cornuet (1982a):

$$F_g = \frac{1}{2M} (F_{g-1} + \frac{1 + F_{g-2}}{2}) + (1 - \frac{1}{M}) * 1/2 (F_{g-1} + \theta_{g-2}) \quad (27)$$

$$\theta_g = 1/2 F_g + \frac{1}{4} (\frac{1 + F_{g-1}}{2M} + (1 - \frac{1}{M}) \theta_{g-1}) + \frac{1}{4MZ} +$$

$$\frac{1}{4} * (1 - \frac{1}{MZ}) (\frac{1 + F_{g-2}}{2M} + (1 - \frac{1}{M}) \theta_{g-2}) \quad (28)$$

Donde: M = número de reinas seleccionadas;
 Z = número de zánganos que inseminan a cada reina;
 F = coeficiente de consanguinidad promedio intracolonia de la generación que se indique;
 g = generación que se estudia;
 g-1 = una generación anterior a la que se estudia;
 g-2 = dos generaciones anteriores a la estudiada, y
 θ = coancestría de la generación que se indique.

Con respecto a Z, si se trata de semen no homogeneizado, corresponde en promedio a diez zánganos por cada reina, pero, si se utiliza un depósito de semen homogeneizado para inseminar a todas las nuevas reinas, entonces el semen de todos los zánganos estará representado en el depósito y la línea masculina será igual. En este último caso, para calcular Z, se multiplica M por el número de zánganos que aporta cada una al depósito, y el resultado es entre 700 y más de 1000, según el caso.

10. Progreso Genético por Generación

El progreso genético (W) por generación, se obtuvo mediante la ecuación:

$$W = R - DE \quad (29)$$

Donde: R = respuesta a la selección en una generación dada, y
DE = depresión endogámica.

Para obtener la respuesta a la selección por generación, se requiere de:

a) La estimación del valor de la heredabilidad en cada generación, debido a que éste disminuye progresivamente.

Moritz (1984), propuso que este valor de heredabilidad sea estimado mediante la ecuación:

$$h^2(g) = \frac{(1-F) * h^2}{1-(h^2 * F)} \quad (30)$$

Donde: $h^2(g)$ = heredabilidad en la generación (g) de interés;
 h^2 = heredabilidad original, y
F = coeficiente de consanguinidad en la generación de interés.

b) Calcular en cada generación la correlación intraclase, t, en el caso de la selección intrafamiliar, puesto que la h^2 disminuida la afecta también, según la Ecuación 23, en la cual r permanece constante.

c) Asimismo, la σ_p por generación (g), según Moritz (1986b), puede ser calculada como:

$$\sigma^2_p(g) = \frac{\sigma^2_p(o) * h^2(o) * (1-F_g)}{h^2_g} \quad (31)$$

Donde: $\sigma^2_p(o)$ = cuadrado de la desviación estándar fenotípica que se estima directamente de las cosechas de miel;

$\sigma^2_p(g)$ = varianza fenotípica por generación;

$h^2(o)$ = heredabilidad original;

h^2_g = heredabilidad en la generación en cuestión, y

F_g = coeficiente de consanguinidad en la generación en cuestión.

RESULTADOS Y DISCUSION

1. Estimación de la Viabilidad Teórica de la Cría y Número de Alelos Sexuales.

Los porcentajes de ocupación (Oc) y de viabilidad observada (A) de las colonias muestreadas, se presentan en los Cuadros 7 y 8, que corresponden a las colonias representantes de la población y a las colonias con reinas inseminadas con un solo zángano, respectivamente; asimismo, se presentan los datos del número de celdas, huevos y larvas que se utilizaron en los cálculos de A (Ecuación 4) y Oc (Ecuación 5). La cantidad de celdas incluidas dentro del recuadro de conteo dependió de la cantidad de huevos juntos presentes el día del muestreo.

En promedio los recuadros contenían alrededor de 300 celdas, las cuales no se encontraban puestas en su totalidad, pues los Oc (razón entre huevos sobre celdas) estuvieron en un rango entre 41.11 y 97.35%, correspondientes a las colonias 9 y 10, respectivamente, ambas ubicadas en el Apiario 3.

Clínicamente, todas las colonias estaban sanas y las reinas tenían aproximadamente la edad de un año y medio, por lo cual, debían ser reemplazadas en breve tiempo, según SARH (1986), que recomienda sustituirlas por lo menos anualmente; sin embargo, se puede notar en el Cuadro 7 la gran variabilidad de Oc, siendo algunos valores definitivamente bajos, lo que refleja, por una parte, un manejo inadecuado, porque algunas reinas con oviposición escasa, probablemente por vejez, no habían sido cambiadas, y por otra parte, los resultados indican que, al menos alrededor del año y medio de edad, la capacidad de postura abundante entre las reinas, es sumamente variable. Si esta variabilidad tuviese un componente genético importante, quizá sería una característica a considerar en la selección, puesto que reinas más duraderas reducen los costos de los reemplazos. Al respecto, Cobey y Lawrence (Vaca Valley Apiaries, 1987, comunicación personal) dan una calificación a la calidad de postura durante la preselección, pues, aunque no se conoce si ésta es una característica altamente heredable o no, sí facilita efectuar traslarves múltiples para una cría de reinas intensiva.

Cuadro 7. Número de celdas, huevos, larvas, y porcentajes de ocupación (Oc) y de sobrevivencia observada de la cría (A), de las colonias representantes de la población.

Apiario	Colmena	Celdas	Huevos	Larvas	Oc	A
1	1	378	365	343	96.56	93.97
	2	299	254	234	84.95	92.13
	3	330	241	215	73.03	89.21
	4	391	347	286	88.75	82.42
Promedio					85.82 \pm 9.80	89.43 \pm 5.07
2	5	280	251	212	89.64	84.46
	6	300	275	232	91.67	84.36
	7	162	83	61	51.23	73.49
	8	148	111	72	75.00	64.86
Promedio					76.88 \pm 18.65	76.79 \pm 9.47
3	9	264	257	236	97.35	91.83
	10	360	148	126	41.11	85.14
	11	360	205	165	56.94	80.49
Promedio					65.13 \pm 29.00	85.82 \pm 5.70
4	12	348	218	107	62.64	49.08
TOTAL		3620	2755	2289	76.10	83.08

Se hace notar, que en las reinas inseminadas con un solo zángano (Cuadro 8) sí son entendibles los bajos Oc, porque tienen muy pocos espermatozoides en su espermateca, y, de hecho, fueron substituidas en unas cuantas semanas en sus colonias.

Lo anterior es importante, porque según Woyke (1980; 1981; 1986; 1988), con un porcentaje de viabilidad observada (A) del 75% una colonia puede ser tan buena productora de miel como otra con un A

mayor, porque la reina es capaz de ir ovopositando en los espacios que van quedando vacíos por homocigosis del *locus* sexual, compensando así la población perdida, pero, si la reina tiene una postura escasa, probablemente no pueda substituir tales larvas perdidas, y se requiera un umbral mayor de A para que no influya la DE por determinación sexual en la producción de miel y puedan compararse las colonias entre sí.

Cuadro 8. Número de celdas, huevos, larvas y porcentajes de ocupación (Oc) y de sobrevivencia observada de la cría (A) de las colonias con reinas inseminadas con un solo zángano.

Colmena	Celdas	Huevos	Larvas	Oc	A
13	396	280	266	70.71	95.00
14	264	183	173	69.32	94.54
15	276	177	163	64.13	92.09
16	386	269	247	69.69	91.82
17	184	113	91	61.41	80.53
TOTAL	506.00	1022.00	940.00	67.86	91.98

Siguiendo la metodología desarrollada por Woyke (1976, 1988), para obtener el A, sin considerar los apiarios se tomó el número total de larvas sobrevivientes después de tres días y se dividió entre el número total de huevos encontrados originalmente (Ecuación 4), por lo cual se aleatorizaron tanto las colonias utilizadas como los períodos de las tomas de muestra.

Este criterio se utilizó porque el objetivo fué encontrar los porcentajes de sobrevivencia y el número de alelos sexuales de la población total de colonias del C.E. "La Posta", y no lo relativo a cada apiario en particular; de hecho, los apiarios, aunque son fijos y se trata de mantenerlos con el mismo número de colonias, éstas suelen trasladarse de un apiario a otro, por ejemplo durante la cría de reinas, por otra parte, siempre mueren algunas colonias cada año y otras se dividen para reemplazarlas, y en general, en el trabajo rutinario se intercambian panales con abejas con mucha frecuencia, por ejemplo para homogeneizar

poblaciones o para reforzar una colonia en particular que tenga una reina nueva durante el período en que no pone, de hecho, la apicultura en México se basa en la transhumancia, con la cual se siguen las floraciones principales para cosechar en cada una de ellas.

Además, los apiarios se encuentran relativamente cercanos entre sí y para la cosecha del año en que se efectuaron las observaciones (1991) no hubo diferencias significativas, como se verá en 6.1, Cuadro 15, página 61; por otra parte, se efectuó un análisis de varianza tomando como tratamiento la localidad (apiarios) y como resultado el A, y no se encontraron diferencias significativas ($P \geq 0.10$) cuando no se consideró al apiario 4, del cual solo se muestreó una colonia y por lo tanto, no aportaba repeticiones ni tenía varianza.

En el Apiario 4 (Cuadro 7), la única colmena muestreada tuvo en la primera repetición un A igual a 57.48 y en la segunda, un A de 37.36; tomando el total de huevos y larvas sobrevivientes, resulta un A de 49.08, mucho menor que en cualquier otra colonia; de hecho, ese resultado parece característico de una población que tuviera únicamente dos o tres K, es decir, una V esperada de 50 o 66.66%, respectivamente, según Woyke (1976) (Figura 6, página 51).

Al observar la información del Cuadro 7, se puede verificar que seis colonias (la mitad del total) tuvieron un A de entre 80 y 90%, tres sobrepasaron el 90% y solo tres tuvieron A menor al 80%, una de las cuales fué la colonia del apiario 4, la cual, probablemente tuvo una MA excesivamente elevada que hizo disminuir anormalmente el A; Ese dato disminuyó mucho los porcentajes finales, pero es imposible conocer si se trató de un caso aislado, o si algún factor estuvo afectando el A en ese apiario.

En el Cuadro 7 puede verse que A fué igual a 83.08 %, y considerando los datos del Cuadro 8, el MA fué igual a 8.02% (Ecuación 3: $V = A + MA$ ó $MA = V - A$: $100-91.98 = 8.02$), con lo cual, la sobrevivencia teórica (V) es igual a 91.1% (Ecuación 3: $V = A + MA = 83.05 + 8.02$), que corresponde, según la Ecuación 1: $K = 100/(100-V)$, a 11.20 alelos sexuales (K) en la población.

Woyke (1988) reportó 47.6 alelos sexuales (número no factible) para una submuestra, suponiendo que los mismos estaban en equilibrio; él

atribuyó los elevados A encontrados a factores ambientales que disminuyeron la MA. En el mismo estudio, además encontró porcentajes de viabilidad muy bajos en dos colmenas, parecido a lo que sucedió con la colmena del Apiario 4. Woyke (1988) indica que tales colonias no deberían utilizarse para producción de miel. Sin embargo tomando en cuenta su población total, reportó 12 alelos sexuales, aunque mencionó que hubo diferencias entre los apiarios de diferentes dueños (no efectuó análisis estadísticos), quizá por diferencias de manejo, especialmente nutricional, ya que una falta de proteína en la dieta de las obreras nodrizas suele provocar canibalismo (Woyke, 1978), y tal vez, las condiciones de manejo óptimas reduzcan mucho el MA. Lo anterior significa que el medio ambiente puede tener efectos muy grandes en algunas colmenas, pero, si el tamaño de la muestra es suficientemente grande, no afectará al resultado final.

El rango de A fué amplio, variando entre 49 y 94 %, y de manera aparentemente independiente del Oc. Cobey y Lawrence (1987 comunicación personal) opinan que la selección de colonias con postura compacta, es decir, con un elevado OC, en cría operculada, después de que pasó el efecto de la homocigosis del *locus* sexual, ayuda a mantener dentro de la población de interés el mayor número posible de alelos sexuales. Se podría esperar una elevada correlación positiva entre el Oc en los tres primeros días después de la postura y durante el período de operculación, cuando ya se estabilizaron las pérdidas de cría por MA, consecuentemente, se esperaría una correlación positiva entre A y Oc, que no se detectó en el presente trabajo tal vez por el tamaño pequeño de la muestra o porque en realidad no exista tal correlación.

La investigación acerca de si la capacidad de una postura abundante y duradera tiene una elevada heredabilidad, podría ser útil para reducir los costos de los insumos, debido a que con el alargamiento del intervalo de generación, es más factible la elaboración de un programa de selección práctico para los apicultores productores de miel, que dedicarían únicamente su tiempo menos ocupado, por ejemplo, después de cada cosecha, al mejoramiento genético de sus abejas. Actualmente, los apicultores seleccionan las colonias que en cada cosecha parecen producir más miel, pero debido a que cambian únicamente las reinas que ponen poco (encuesta efectuada entre apicultores del centro del estado de Veracruz, 1992, datos no publicados), la comparación es entre reinas de diferentes edades y como consecuencia, la selección resulta irrealizable

porque las reinas más jóvenes generalmente ponen más y tienen por tanto poblaciones más fuertes, con una mayor capacidad de recolección de néctar, independientemente de las características genéticas que posean.

También sería importante para los apicultores productores de reinas porque aunque ellos preferirían ciclos más cortos de selección y cría para aumentar el número de generaciones por año (y por tanto, hacer que el mejoramiento genético sea más rápido), se requiere que las reinas pasen por una prueba de comportamiento, por ejemplo, producción de miel en una temporada de néctar, para elegir a las nuevas reproductoras, las cuales deben producir, primero, las reinas hijas para el siguiente período de prueba, y después, reinas comerciales de fecundación libre, y considerando que en un programa de selección se están utilizando reinas inseminadas, las cuales tienden a deteriorarse rápidamente, se comprende la importancia de una selección hacia una vida productiva larga.

Los porcentajes de mortalidad debida al ambiente (MA) obtenidos en este trabajo (entre 8 y 9%), son muy superiores al 6 ó 6.5 % que se reporta en la literatura (Woyke, 1963; 1976; 1978; 1986; 1989) y, si fueran consecuencia de un manejo inadecuado, pondría en seria desventaja a la población de interés para ser objeto de un plan de mejoramiento genético.

Puesto que no es razonable que una población con problemas de manejo se someta a selección, sin antes resolverlos, para las proyecciones a generaciones subsecuentes, en éste (83 colonias) y en los otros tamaños de población considerados (75, 85 y 100 colonias), se supuso que el MA es igual a 7 %, que debe ser un valor fácilmente alcanzable y aún ampliamente superable; asimismo, se consideró $k = 11$, y $V = 91$ %.

2. Número de Alelos Sexuales y Viabilidad de la Cría (Cálculo Teórico)

Utilizando la Ecuación 7 (Kerr, 1967), se tiene, con $C = 83$, un N_e igual a 178, substituyendo esta cifra en la Ecuación 6 (Cornuet, 1980), se obtiene que:

$$\begin{aligned}
 k &= \sqrt{-356 / \text{Log}_e 0.000668852} \\
 &= \sqrt{-356 / -3.17466997} = \sqrt{112.3} \\
 k &= 10.59 \text{ Alelos Sexuales}
 \end{aligned}$$

Como puede apreciarse, el resultado es muy semejante al encontrado utilizando la metodología propuesta por Woyke (1976), y tiene la ventaja de que se eliminan muchos de los factores de error ambientales que se manifestaron en la sección anterior.

El número de alelos sexuales encontrados, entre 10 y 11, es ligeramente inferior al promedio de 12 que se reporta en la literatura y que se ha tomado como base para la mayoría de las ecuaciones "modelo" que se dan, lo que puede deberse a que por mucho tiempo no se introdujeron reinas provenientes de otros apiarios a la población de "La Posta". No obstante lo anterior, de esa población original y considerando la propuesta de Cornuet y Aries (1980) (Sección 6 de Revisión de Literatura), se deberán obtener las 11 mejores reinas, y las restantes, hasta llegar al número que complete el porcentaje de individuos seleccionados (e.g., 9 reinas más, para un 20% de individuos seleccionados en una población de 100 colonias), provendrán de otros apiarios de modo que se incrementen las probabilidades de aumentar el número de K.

En el presente trabajo, el conocer el número de K en la población permite estimar la viabilidad de la cría en las generaciones futuras de tal población bajo selección. Si se considera el $K = 10.59$, utilizando la Ecuación 2 de Woyke (1976), el V es igual a 90.56 %, menos 7 % de MA, el A es igual a 83.56%.

Siguiendo el mismo procedimiento, para otras poblaciones proyectadas, los valores se dan en el Cuadro 9, cuya información es válida únicamente bajo ciertas suposiciones que incluyen: a) que las colmenas no se encuentren emparentadas entre sí, y que b) el número de alelos sexuales sea infinito. Ambas son poco probables en la práctica, de modo que la ecuación de Cornuet (1980) (Ecuación 6) puede utilizarse solo dentro de ciertos límites.

Cuadro 9. Tamaño efectivo de la población (N_e), número de alelos sexuales (K), y viabilidades real (A) y teórica (V), obtenidos matemáticamente.

C	N_e	K	V	A
10	21.43	3.43	70.85	63.85
20	42.86	4.96	79.84	72.84
30	64.28	6.15	83.74	76.74
40	85.71	7.17	86.05	79.05
50	107.14	8.08	87.62	80.62
60	128.57	8.90	88.76	81.76
75	160.71	10.03	90.03	83.03
83	177.86	10.59	90.56	83.56
85	182.14	10.72	90.67	83.67
100	214.29	11.69	91.45	84.45
110	235.71	12.30	91.87	84.87
120	257.14	12.89	92.24	85.24
130	278.57	13.45	92.56	85.56
140	300.00	14.00	92.86	85.86
150	321.43	14.53	93.12	86.12
500	1071.43	27.74	96.39	89.39

Según los resultados el número mínimo de K que permite una aceptable sobrevivencia de la cría es 6, después del cual, cada aumento en un K más, progresivamente tiene menos efecto sobre la V , la cual nunca será igual a 100, debido al " - 100 " del numerador.

El comportamiento de las relaciones de C con K , N_e y V se aprecia mejor en la Figura 7.

Las relaciones entre C y N_e es totalmente lineal, y entre C y K , es casi lineal, pero ésta última se trata de una relación con limitaciones porque es muy poco probable que existan más de unos 14 K y los 12 K que generalmente se han tomado como base en los estudios de dinámica de poblaciones en abejas, se encuentran con entre 100 y 120 colonias en apareamiento aleatorio. Los apiarios generalmente constan de alrededor de 30 colmenas, en consecuencia, se tendrían que mezclar las poblaciones de unos cuatro apiarios, aunque en forma natural se debe

considerar el material genético de los enjambres silvestres, poblaciones migratorias que coadyuvan a distribuir los K, así como los zánganos que pueden cambiar de colonia.

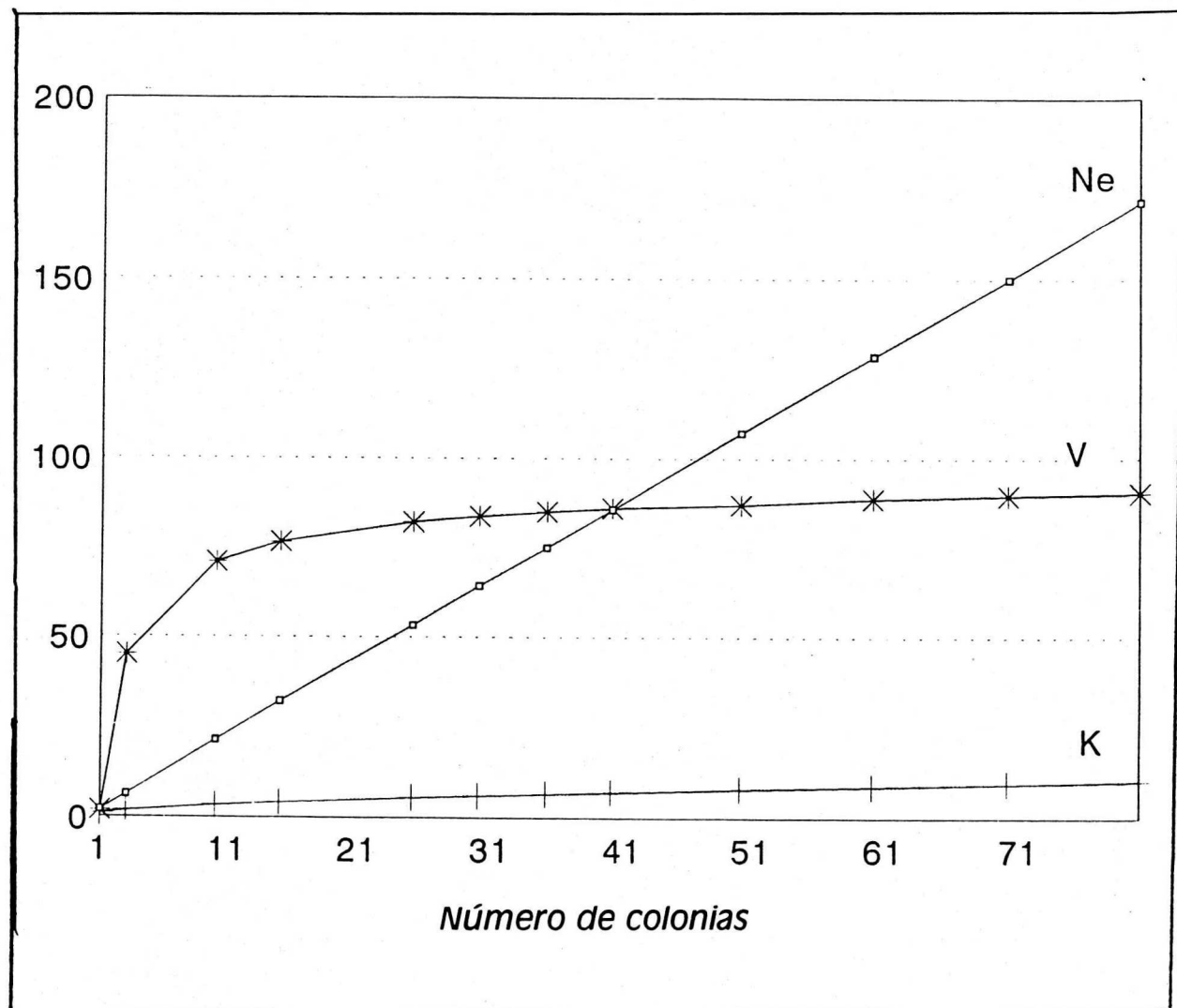


Figura 7. Relaciones entre el número de colmenas (C) y el tamaño efectivo de la población (Ne), el número de alelos sexuales (K) y la viabilidad teórica de la cría (V), en apareamiento aleatorio.

Entre C y V, la curva es pronunciada al principio y luego se hace rápidamente asintótica entre los C 20, que corresponde a un Ne de alrededor de 40. Esto es importante porque los resultados presentados se suponen sin selección por la forma de obtención de Ne, pero como éste puede ajustarse durante el programa de selección, esta gráfica puede

ayudar a decidir cuantas colonias habría que introducir para elevar V, desde luego, provenientes de otras poblaciones, porque servirían para incrementar los K de la nueva población mezclada.

Para simplificar los cálculos posteriores en el presente trabajo, se asumió un valor para V de 91 %, porque al redondear las cifras de V (Cuadro 9), en los tamaños de población (N) que se consideraron: 75, 83, 85 y 100 c, es la moda.

3. Tamaño de Muestra de la Población Original

Siguiendo la propuesta de Cornuet y Aries (1980), que indica que en las condiciones del presente trabajo, sería suficiente tomar de la población original (que corresponde a 83 colonias), una muestra de las mejores once reinas ($S \geq K$) para iniciar un programa de mejoramiento genético, con la "garantía" de que en aquella estarían representados todos los alelos existentes en la población; sin embargo, "después del primer estadio de selección, el muestreo ya no es aleatorio" (Cornuet y Aries, 1980) y el número de K disminuye de generación en generación, lo cual se refleja en la reducción de V; a tal punto que puede nulificar y aún sobrepasar los efectos de la selección.

Se consideró conveniente averiguar que es lo que probablemente sucedería con poblaciones un poco menores o un poco mayores de la que actualmente se tiene, pues durante el transcurso de un programa de selección, el tamaño de población de prueba tiende a variar, aunque sea ligeramente, y debido a que el CE "La Posta" tiene acceso a cinco apiarios, en cada uno de los cuales caben entre 15 y 20 colmenas, además de efectuarlos para las 83 colonias con que se contaba en 1991, todos los cálculos se hicieron utilizando la Ecuación 17, para tamaños de población (N) y de porcentaje de individuos seleccionados (S) iguales a $N = 75, 83, 85$ y 100 colonias con 15, 20, 25 y 30% de S, como se aprecia en el Cuadro 10.

Debido a que el menor porcentaje de S que se decidió utilizar fué 15 %, para obtener una primera muestra de once reinas reproductoras, la menor N factible es de 75 colonias. Para los otros N y S, se consideraron más de once reinas reproductoras, según lo requerían los mismos N y S (Cuadro 10).

Las reinas seleccionadas (M) deben proporcionar no solo las nuevas reinas (P), de entre las cuales se seleccionarán las reproductoras de la siguiente generación, sino también los zánganos cuyo semen debe cubrir a las mismas P, cada una de las cuales necesita el semen de, en promedio, diez zánganos (Z). Se estima (Ecuación 11) que cada M debe proporcionar el número de Z que se presenta en el Cuadro 11, en donde P es igual a N, el tamaño de población.

Cuadro 10. Número de reinas a seleccionar (M) con cuatro porcentajes de individuos seleccionados (S) en cuatro tamaños de población (N)

No. de Colmenas Disponibles	No. de Reinas a Seleccionar				No. de Colmenas por Apiario
	15%	20%	25%	30%	
75	11	15	19	23	15
83	12	17	21	25	variable, 8-25
85	13	17	21	25	17
100	15	20	25	30	20

Como puede observarse, las M deben aportar entre 33 y 70 Z, lo cual en la práctica deriva a valores aún más elevados porque se requiere capturar más zánganos de los que se han de utilizar, previendo que muchos mueren durante el almacenamiento previo a la inseminación y muchos otros, no tienen semen maduro. En consecuencia, quizá sería preferible efectuar recolecciones de semen durante varios días y, recurrir a prácticas de conservación como la de Harbo (1974), muy sencilla, en la que el semen se conserva biéna temperatura ambiente durante varios días, con solo sellar la jeringuilla colectora con vaselina.

El tamaño de la población casi no influye en el número de Z aportados por cada M, sino que el factor determinante lo constituye el porcentaje de individuos seleccionados (S), y, como puede observarse en el Cuadro 11, a mayor S, las diferencias de Z disminuyen. Por ejemplo, entre 15 y 20 % de S, hay unos 19 Z de diferencia; entre 20 y 25 % existen unos 10 Z de diferencia, y entre 25 y 30 %, la diferencia es de unos 6 Z.

Cuadro 11. Número de zánganos que debe proporcionar cada reina seleccionada (M) al depósito de semen según el porcentaje de individuos seleccionados (S)

Nuevas reinas a inseminar	S			
	15%	20%	25%	30%
75	69	50	40	33
83	70	49	40	34
85	66	50	41	34
100	67	50	40	34
Promedio \pm SD	68.25 \pm 2.06	49.75 \pm 0.5	40.25 \pm 0.5	33.75 \pm 0.5

4. Tamaño Efectivo de la Población

Si, para el caso de las Ecuaciones 8, 9 y 10 de los métodos de obtención de N_e , aquí identificados con los números del 1 al 3, se fija $Z = 10M$, y para los N_e del 4 al 7 (Ecuaciones 12 a 15), se utilizan las Z del Cuadro 11 para todas las M que se consideran, se pueden obtener los tamaños efectivos de población, que se presentan en el Cuadro 12, en donde, con excepción de $S = 15\%$, en que M es 12 con $N = 83$ y 13 con $N = 85$, en los demás S , $N=83$ y $N=85$ tuvieron M y N_e exactamente iguales por lo que se omitió repetir las cifras dentro del cuadro.

Puede observarse que el método N_e 1, de selección aleatoria de reproductores posee valores significativamente inferiores a cualquiera de los otros seis, en cuanto a capacidad de obtener el mayor tamaño de N_e , los que corresponden a reemplazo madre-hija, mismos que fueron ordenados, según sus resultados, de menor a mayor.

Los modelos que dan mayores N_e son el 6 y 7, ambos caracterizados, porque diferentes zánganos inseminan a diferentes nuevas reinas, es decir, el semen no se mezcla u homogeneiza. Este resultado es contrario a lo que sucede entre los modelos 2 y 3 de Page *et al.* (1982), en los cuales, el método que utiliza la homogeneización del semen es mejor, correspondiendo ésto al método No. 3.

Cuadro 12. Estimación del tamaño efectivo de la población (N_e), a través de siete métodos de selección de reproductores.

S	N	Ne 1	Ne 2	Ne 3	Ne 4	Ne 5	Ne 6	Ne 7
15%								
	75	23.57	30.92	31.93	32.69	32.84	33.00	33.16
	83	25.71	34.84	33.75	35.66	35.83	36.00	36.17
	85	27.86	36.56	37.74	38.61	38.60	39.00	39.20
	100	32.14	42.19	43.55	44.56	44.78	45.00	45.22
20%								
	75	32.14	42.19	43.55	44.41	44.70	45.00	45.30
	83/85	36.43	47.81	49.35	50.33	50.66	51.00	51.34
	100	42.86	56.25	58.06	59.21	59.60	60.00	60.40
25%								
	75	40.71	53.44	55.16	56.07	56.53	57.00	57.48
	83/85	45.00	59.06	60.97	61.99	62.49	63.00	63.52
	100	53.57	70.31	72.58	73.77	74.38	75.00	75.63
30%								
	75	49.28	64.69	66.77	67.63	68.31	69.00	69.70
	83/85	53.57	70.31	72.58	73.56	74.27	75.00	75.74
	100	64.28	84.37	87.10	88.27	89.13	90.00	90.89

S = Porcentaje de individuos seleccionados; N = Tamaño de población, en número de colmenas.

5. Viabilidades en Generaciones Subsecuentes

Suponiendo que con 75 % de A, la reina aun es capaz de substituir la cría que se pierde por homocigosis en el *locus* sexual, con una MA de 7%, se estará buscando no rebasar el límite de $V = 82$ %.

El valor de 75 % de A es en promedio, el límite inferior aceptable para las colonias en selección, pero puede encontrarse aún en colonias de libre fecundación, como el caso del Apiario 2, en donde, las colmenas No.

7 y 8 del Cuadro 7, tienen viabilidades observables de 73.49 y 64.86 %, lo cual probablemente influyó a que en la cosecha de junio de 1991 (Cuadro 14), en donde se identifican como las colmenas 42 y 48, sus producciones de miel resultaron menores que el promedio de su apiario.

Los V esperados hasta la 15a. generación para las ecuaciones de Ne, se presentan en los Cuadros 25 al 31 del Apéndice como referencia, pero en ellos se puede observar como va disminuyendo la V en generaciones subsecuentes, y sus resultados se pueden relacionar con los del Cuadro 9 y la Figura 7 (Páginas 50 y 51).

Por ejemplo, en el Cuadro 25, que corresponde a la ecuación de Ne1, que se utilizaría en la selección masal, con 15% de S en una población de 75 colonias, se espera que en la generación 14 se encuentre una $V = 67.40\%$, que es característica de una población con alrededor de tres alelos sexuales únicamente, es decir, que a partir de las generaciones 4a. y 5a. entre las cuales se encontró el límite permisible de $V = 82\%$, característico de unos seis alelos sexuales, se perdieron tres K en diez generaciones, en cambio, utilizando reemplazo madre por hija, que es un esquema de cría para la selección intrafamiliar, en el Cuadro 31, con las mismas indicaciones que las especificadas para el Cuadro 25, se observa que la generación 14 tendría una V esperada de 73.56%, que correspondería a unos 3 ó 4 K, es decir, la pérdida de alelos sexuales probablemente sería similar en los dos sistemas de cría considerados, aunque un poco más lenta en la selección intrafamiliar.

El Cuadro 13 es un resumen de los Cuadros 25 al 31, e indica la máxima generación en la cual la V es igual o mayor a 82%. Los asteriscos indican que en esa generación, V fué mayor a 81.75%. En generaciones posteriores, se hace necesario introducir alelos sexuales nuevos en forma de reinas o semen de zánganos provenientes de otras poblaciones para elevar la V.

La V buscada igual a 82 % ($A = 75\% + MA = 7\%$), probablemente no sea, en la práctica, diferente de 80 u 85 %, pues en México no se tienen estudios relativos a en que momento la viabilidad reducida empieza a afectar la productividad de las colonias, y por tanto, puede contrarrestar los efectos de la selección, lo cual correspondería a Depresión Endogámica por Homocigosis en el *Locus* Sexual (HK). Sin embargo, las proyecciones presentadas acerca de la generación máxima

permitida antes que la HK ocasione problemas, suponiendo una A límite de 75 %, son una buena guía para predecir cuando se deberán introducir nuevos genes a la población, siendo necesario únicamente utilizar la ecuación teórica de Cornuet (1980) para conocer el número de K con que se cuenta al principio.

Sin embargo, si en alguna generación hubiere sospechas de que se está rebasando el límite permisible, se puede efectuar el método de Woyke (1976) para medir A, y tomar una decisión. Para esto es indispensable: a) cuidar mucho el proceso, porque con panales oscuros los conteos son difíciles, y b) tratar de mantener un buen manejo, de lo contrario los MA se elevan.

Como puede apreciarse claramente (Cuadro 13), dentro de una población cerrada, cualquier variante en el sistema de cría reemplazo madre-hija (Ne 2 al 7), ofrece resultados similares, y por lo menos permite dos generaciones más de apareamientos (que en este caso se interpreta como dos generaciones más de selección), que con la utilización de la selección aleatoria de reproductores (Ne1). El tomar en cuenta la transmisión de los genes por vía masculina (Ne 4 al 7) proporciona resultados ligeramente mejores.

Para efectuar las comparaciones entre la selección masal e intrafamiliar, se utilizaron los sistemas de cría correspondientes a los Ne 1, para masal y cualquiera de los Ne del 2 al 7, para intrafamiliar, puesto que sus resultados son prácticamente iguales y dejan la opción de que las reinas provean un número fijo de zánganos o de que en ocasiones alguna aporte al depósito de semen menos o más zánganos de los que le correspondan, puesto que se ha comprobado que en la práctica en ocasiones es difícil de que alguna reina en particular produzca suficientes zánganos.

En los sistemas de cría mencionados, la homogeneización del semen tendría la ventaja de que los apareamientos en la línea masculina serían todos idénticos y en consecuencia, la comparación entre las reinas sería más fácil.

Cuadro 13. Número de generación máxima en que los Nei dan porcentajes de viabilidad teórica (V) de 82% o más.

S	N	M	Ne 1	Ne 2	Ne 3	Ne 4	Ne 5	Ne 6	Ne 7
15%									
	75	11	4	6	6	6	6	7*	7*
	83	12	5	7	7*	7	7	7	7
	85	13	5	7	8*	8	8	8	8
	100	15	6	8	9	9	9	9	9
20%									
	75	15	6	9	9	9	9	9	9
	83/85	17	7	10*	10	10	10	10	10
	100	20	9*	12*	12	12	12	12	12
25%									
	75	19	8	11	11	11	12*	12*	12
	83/85	21	9	12	13*	13*	13*	13	13
	100	25	11	15*	15	15	15	15	15
30%									
	75	23	10	13	14*	14	14	14	14
	83/85	25	11	15*	15	15	15	15	15
	100	30	13	15	15	15	15	15	15

S = Porcentaje de individuos seleccionados;

N = Tamaño de población;

Nei = Ecuación para calcular el Tamaño efectivo de la población (Ne1, Ne2, ... Ne7), y

M = Número de Reinas Seleccionadas.

6. Respuesta a la Selección

La respuesta a la selección se calculó mediante las Ecuaciones 19 y 20, correspondientes a selección masal y selección intrafamiliar, respectivamente, las cuales son diferentes de las comunmente utilizadas para los organismos diploides, unicamente porque se encuentran ponderadas por (2/3); sus componentes se desglosan a continuación.

6.1 Desviación estándar fenotípica

La cantidad de miel obtenida en 1991 y su desviación estándar fenotípica (σ_p) (Cuadro 14) fueron estimadas tal como se indicó en "Materiales y Métodos" en: 3. "Manejo de las Colmenas", en la página 27, y 8.5 "Desviación Estándar Fenotípica" en la página 39.

Para cada año de 1988 a 1991, se efectuó un análisis de varianza completamente al azar para determinar si había diferencia significativa entre apiarios en cuanto a producción de miel, por lo que se utilizó apiario como tratamiento, las colmenas (cuyo número varió año con año) como repeticiones y la miel cosechada como variable de respuesta (Cuadro 15).

Debido a que en 1991, año en que se efectuó el presente trabajo, no se encontraron diferencia significativa entre apiarios ($P \geq 0.53$) en la cosecha de Junio, única de ese año y que se efectuó en los cinco apiarios antes de iniciar los muestreos para encontrar A, se utilizó la σ_p de la población total, redondeada a 8.5, cantidad que se tomó como base para todos los cálculos posteriores, porque resultó ser la moda en las cosechas efectuadas de 1988 a 1990; Moritz (1984) incluyó para sus resultados, una $\sigma_p = 15$, la cual es casi el doble de la obtenida en la población local de *A. mellifera*; ésto es muy importante porque la respuesta predicha a la selección es directamente proporcional a la σ_p .

Una razón de estas σ_p locales tan estrechas podría ser el medio ambiente en que se encuentran los apiarios, poco propicio para la apicultura, que quizá no permita la expresión de todo el potencial de pecoreo de las abejas, tal como se manifiesta en el hecho de que las cosechas son relativamente pobres, pues, como puede observarse (Cuadro 14), la mayor producción estimada de una colmena fué de 38.4 Kg, en el apiario 3, siendo que de zonas con abundante flora melífera suelen cosecharse hasta 50 o más Kg de miel de cada colmena, en marcado contraste con los promedios reportados aquí, que están en alrededor de 12 Kg por colmena; de hecho, muchas de ellas no produjeron ni un solo bastidor de miel.

En algunas de las cosechas consideradas sí se encontraron diferencias significativas entre apiarios, como puede verse en el Cuadro 15, en donde se reportan una cosecha en 1988, dos en 1989, tres en 1990 y una en 1991.

Cuadro 14. Cosecha de junio de 1991 de las colmenas del C.E. "La Posta". Miel en Kg.

Apiario:	1	2	3	4	5
	Col. Miel	Col. Miel	Col. Miel	Col. Miel	Col. Miel
1	28.8	26 32.4	49 38.4	64 28.8	76 19.2
2	21.6	27 31.2	50 28.8	65 19.2	77 16.8
3	19.2	28 27.6	51 19.2	66 19.2	78 9.6
4	19.2	29 24.0	52 19.2	67 19.2	79 9.6
5	19.2	30 22.8	53 14.4	68 19.2	80 8.4
6	19.2	31 19.2	54 14.4	69 9.6	81 4.8
7	16.8	32 19.2	55 9.6	70 9.6	82 0.0
8	16.8	33 19.2	56 9.6	71 9.6	83 0.0
9	14.4	34 18.0	57 9.6	72 9.6	
10	14.4	35 16.8	58 9.6	73 0.0	Prom. 8.55
11	14.4	36 13.2	59 9.6	74 0.0	SD ± 7.01
12	9.6	37 9.6	60 9.6	75 0.0	
13	9.6	38 9.6	61 8.4		
14	9.6	39 9.6	62 7.2	Prom. 12.00	
15	9.6	40 9.6	63 4.8	SD ± 9.27	
16	9.6	41 8.4			
17	9.6	42 7.2	Prom.14.16		
18	8.4	43 7.2	SD ± 9.05		
19	6.0	44 6.0			
20	6.0	45 4.8			
21	4.8	46 3.6			
22	2.4	47 0.0			
23	0.0	48 0.0			
24	0.0				
25	0.0	Prom.13.87			
		SD ± 9.42			
	Prom.11.57				
	SD 7.46				

Se observaron diferencias significativas entre apiarios, en 1988, una cosecha de 1989 y en dos cosechas de 1990. En la cosecha de 1990 en

que no se observaron diferencias, solo 3 apiarios se cosecharon, en consecuencia, probablemente sí hubo diferencias reales entre esos y los apiarios donde no pudo obtenerse miel. En los casos en que hubo diferencia significativa entre apiarios, la producción de miel fué un poco mayor, Es posible que las diferencias entre localidades son menores durante los flujos pobres de néctar o cuando las condiciones ambientales son adversas, por ejemplo, cuando la lluvia lava las flores, o cuando los vientos no permiten el vuelo de las abejas, se afectan igualmente los sitios con abundante o con escasa flora melífera.

Cuadro 15. Análisis de Varianza para producción de miel (Kg) dentro de cosecha, usando apiario como tratamiento.

Año	No. Col.	G.L.	S.C.	C.M.	F	Pr F
1988	81	76	1154.49	288.62	9.28	0.0001 ^^
1989a	76	71	99.43	24.86	0.91	0.4640 ^
1989b	88	82	628.19	125.64	2.13	0.0697 ^^^
1990a	76	71	1502.35	375.59	12.00	0.0001 ^^
1990b	47*	44	92.21	46.10	1.74	0.1869 ^
1990c	72	67	1352.68	338.17	5.15	0.0011 ^^^
1991	83	78	234.34	58.58	0.80	0.5299 ^

* Solo se cosecharon tres apiarios.

^ rendimiento pobre, en general.

^^ rendimiento medio, en general.

^^^ rendimiento abundante, en general.

6.2. Intensidad de Selección

Para la intensidad de selección (Ecuación 26), las i , o puntuaciones estandarizadas de cada colonia (Ecuación 24) fueron ordenadas en forma descendente por apiario en el Cuadro 16.

Cuadro 16. Los veinticinco mejores valores de i para la producción de miel de junio de 1991 de las colmenas del CE "La Posta".

No.	Col.	Ap.	i	No.	Col.	Ap.	i	No.	Col.	Ap.	i	No.	Col.	Ap.	i
1	49	3	2.68	8	28	2	1.46	15	6	1	1.02	22	8	1	0.70
2	1	1	2.31	9	2	1	1.34	16	30	2	0.95	23	31	2	0.57
3	26	2	1.97	10	77	5	1.18	17	65	4	0.78	24	32	2	0.57
4	27	2	1.84	11	29	2	1.08	18	66	4	0.78	25	33	2	0.57
5	64	4	1.81	12	3	1	1.02	19	67	4	0.78				
6	50	3	1.62	13	4	1	1.02	20	68	4	0.78				
7	76	5	1.52	14	5	1	1.02	21	7	1	0.70				

No. = Identificación ordinal descendente de las puntuaciones; Ap = Apiario del cual proviene la colmena punteada; Col. = Colonia evaluada, y i = Puntuación estandarizada de la colonia.

En el Cuadro 17 se presentan las I utilizadas. Para las 83 colonias, se calculó, promediando los 12, 17, 21 y 25 primeros valores, para dar los I correspondientes a las S de 15, 20, 25 y 30%, respectivamente, y para los demás tamaños de población, los I fueron extraídos de cuadros de libros.

Cuadro 17. Intensidad de Selección (I) para cuatro tamaños de población (N) y cuatro porcentajes de individuos seleccionados (S) en la primera generación de selección.

S/N	75*	83	85*	100*
15	1.52	1.65	1.53	1.54
20	1.35	1.45	1.37	1.39
25	1.24	1.32	1.25	1.26
30	1.12	1.20	1.14	1.16

* Falconer (1981) y Becker (1984)

Como puede observarse, entre las poblaciones de 83 y 85 colonias las I son muy diferentes, siendo la de tablas (85) bastante menor, aun cuando en cualquier otro cálculo, como por ejemplo, en el de N_e , los $N = 83$ y $N = 85$ arrojan resultados prácticamente iguales, lo cual lleva a

pensar o que las extrapolaciones en las cifras de I no son confiables, o que la estimación teórica de I fué inexacta, quizá debido a alguna característica especial de *A. mellifera*, como el no poder tratar con individuos sino con colonias de individuos. De cualquier forma, es más recomendable efectuar el cálculo directo, y, de hecho, en la práctica, en cada generación de selección se obtendrá la I verdadera, *sine qua non*. De cualquier manera, en la teoría, la I de tablas ofrece una predicción aceptable de lo que sucederá a través de las generaciones de selección.

7. Respuesta Inmediata a la Selección

En la población original no existen aun familias, en consecuencia, la respuesta en la primera generación de selección solo es posible ofrecerla para selección masal, y se presenta en el Cuadro 18, en donde se utilizaron dos valores de h^2 : 0.37 y 0.30, seleccionados de la información disponible a nivel mundial para producción de miel y para docilidad, respectivamente, aunque tales valores no han sido estimados en México.

Cuadro 18. Respuesta esperada en la primera generación de selección para cuatro tamaños de población (N) y cuatro porcentajes de individuos seleccionados (S), con $h^2 = 0.30$ y $h^2 = 0.37$.

N:	75		83		85		100	
S	0.30	0.37	0.30	0.37	0.30	0.37	0.30	0.37
15%	2.58	3.18	2.81	3.46	2.59	3.21	2.60	3.21
20%	2.29	2.83	2.47	3.04	2.33	2.87	2.33	2.87
25%	2.11	2.60	2.24	2.77	2.13	2.62	2.14	2.64
30%	1.90	2.35	2.04	2.52	1.94	2.39	1.97	2.43

La relación de las heredabilidades 0.37/0.30 es alrededor de 1.23, que es la misma razón que existe entre sus R 's, ya sea en la selección masal como en la intrafamiliar. Este 1.23 es el que favorecería a la R para producción de miel, en relación a la docilidad, si se pretendiera efectuar selección simultánea de las características mencionadas, utilizando un índice de selección como el propuesto por Rinderer (1986), siempre que

la desviación estándar fuera igual a la de producción de miel. Las diferencias entre ambos valores de h^2 disminuyen al aumentar S, sin influir el N.

Utilizando solo los datos provenientes de tablas, las R aumentan al incrementarse N, independientemente de S; sin embargo, dentro de cada S, esta mejoría de R no excede nunca el 2.5% y a veces es nula, como en el caso de $S = 15\%$ y 20% con $h^2 = 0.37$ entre las $N = 85$ y 100 . Sin embargo, habría que estudiar lo que sucede cuando se obtienen las R directamente de los datos de producción o docilidad.

El S influye más que N en cuanto a mejoría genética relativa, debido probablemente a que se compararon N's similares.

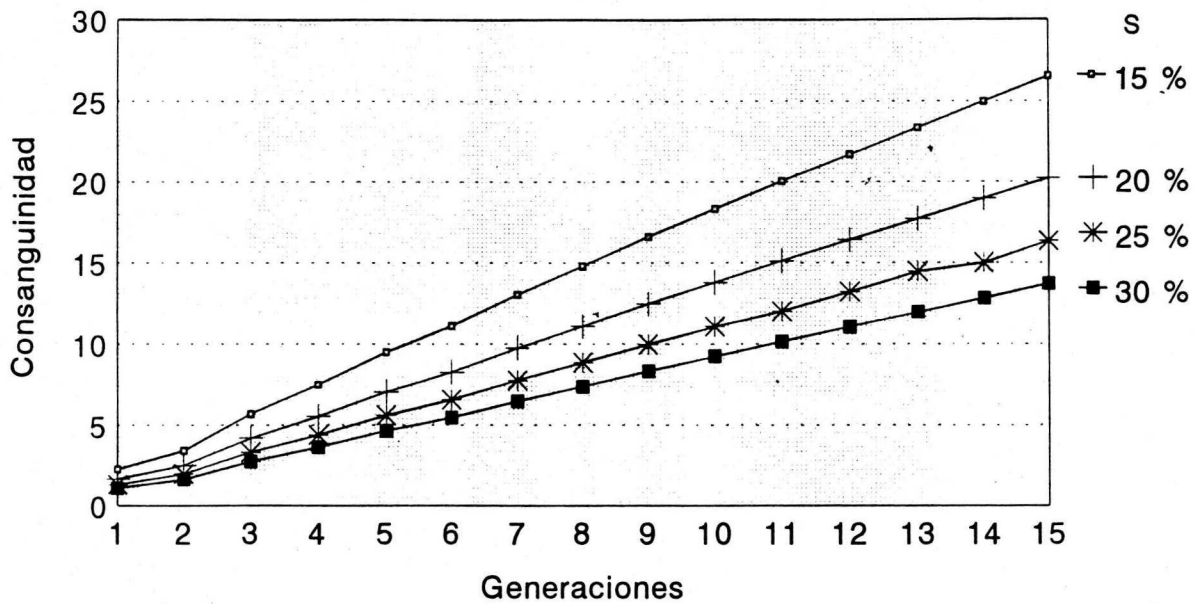
8. Depresión Endogámica por incremento del coeficiente de consanguinidad

Después de la primera generación de selección, se tiene que empezar a considerar el coeficiente de consanguinidad (F) por su correspondiente depresión endogámica (DE), misma que, por generación, se calculó mediante la Ecuación 26, que requiere de conocer F en cada generación de selección. Moritz (1986) obtiene F por medio de un programa de cómputo basado en las mismas ecuaciones utilizadas en el presente trabajo (Ecuaciones 27 y 28, según Chevalet y Cornuet, 1982), con datos característicos de las poblaciones que desea investigar: El programa efectúa muchas iteraciones, las promedia, y de ese modo obtiene sus F's, que son distintas para la selección masal y la intrafamiliar, solo cuando se trata de menos de siete reinas reproductoras, siendo la segunda opción la que eleva los valores de F un poco más lentamente.

En el presente estudio se efectuaron los cálculos con la ayuda del programa computacional Lotus 1 2 3 para calcular el F que probablemente se iría generando durante el programa de selección.

La evolución de F y de DE para las N proyectadas y para las 83 colonias de 1991, en quince generaciones de selección, sin especificar, si es masal o intrafamiliar, se presentan a continuación en las Figuras 7 y 8, y los datos numéricos en los Cuadros 32 al 35 del Apéndice.

SEMEN NO HOMOGENEIZADO



SEMEN HOMOGENEIZADO

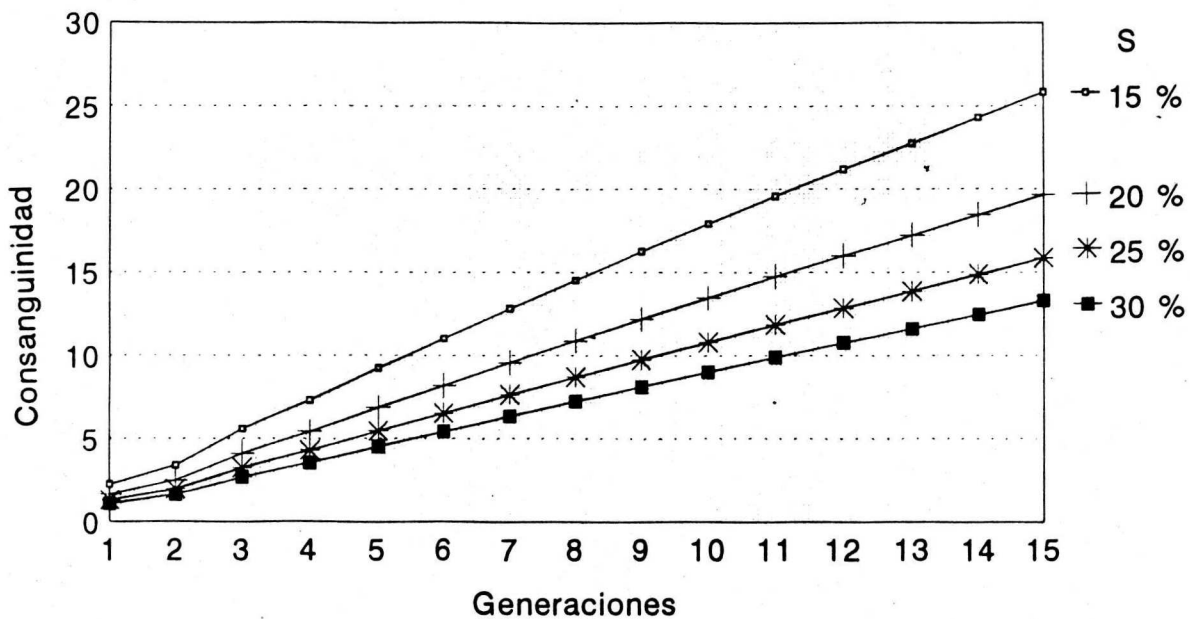
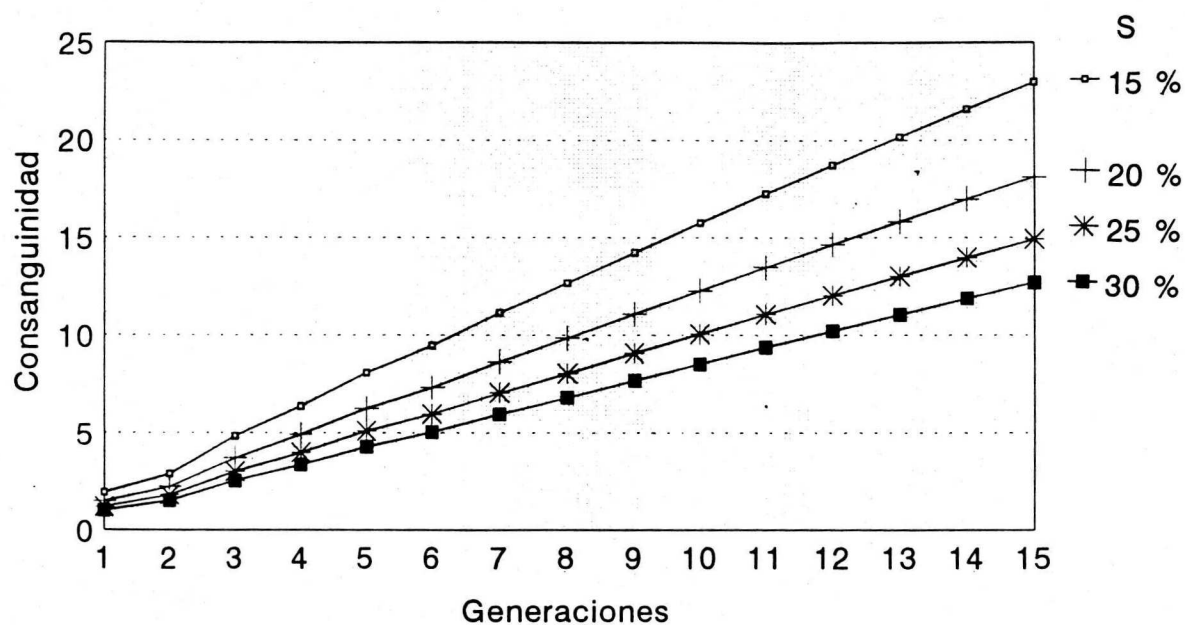


Figura 8. Evolución del Coeficiente de consanguinidad (F) para 75 colonias, utilizando semen homogeneizado y no homogeneizado, con cuatro porcentajes de individuos seleccionados, S.

SEMEN NO HOMOGENEIZADO



SEMEN HOMOGENEIZADO

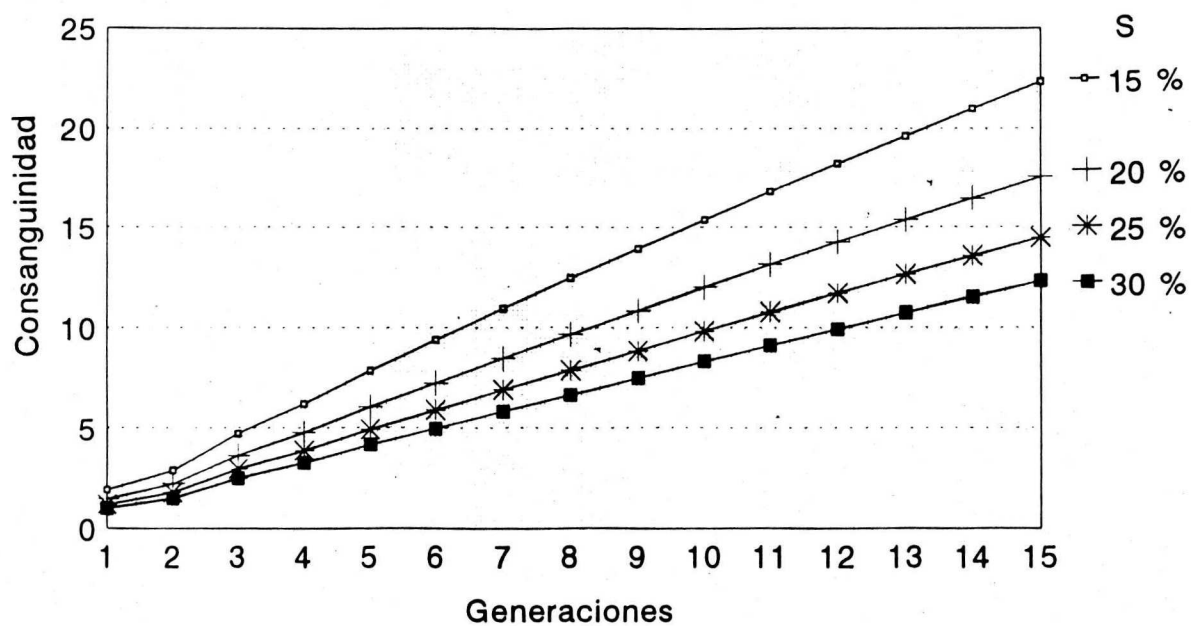
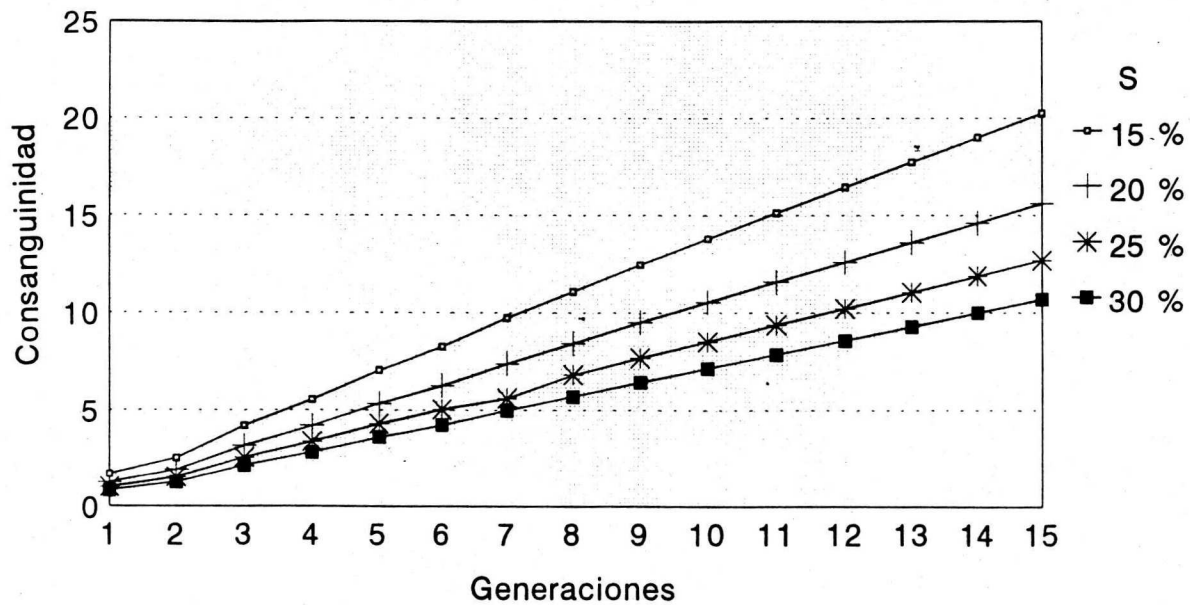


Figura 9. Evolución del Coeficiente de consanguinidad (F) para 85 colonias utilizando semen homogeneizado y no homogeneizado, con cuatro porcentajes de individuos seleccionados, S.

SEMEN NO HOMOGENEIZADO



SEMEN HOMOGENEIZADO

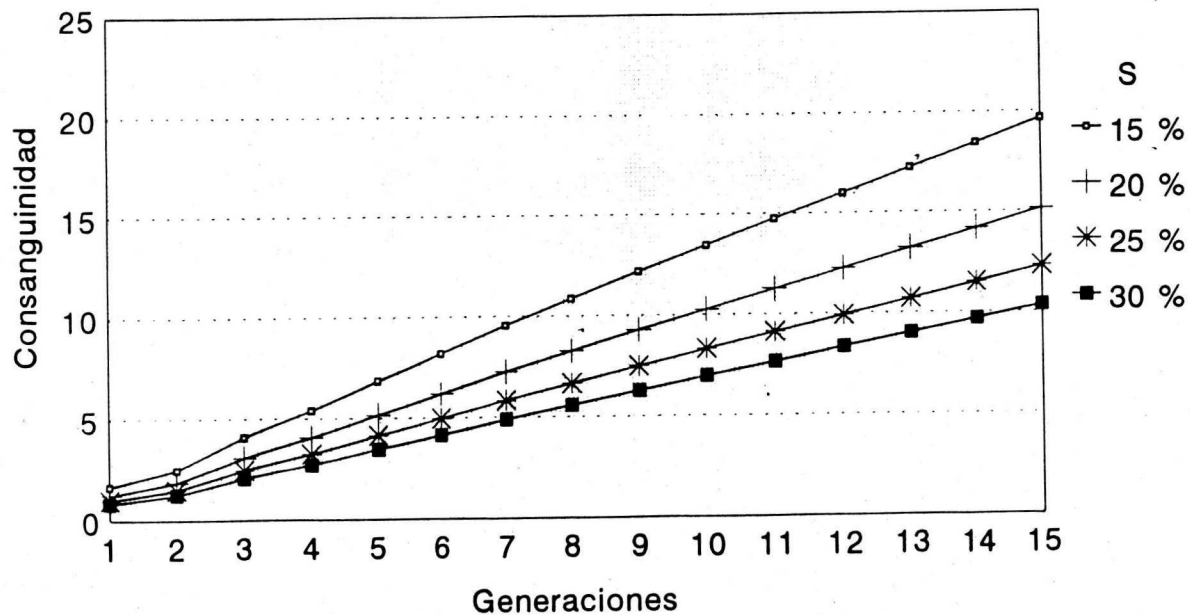
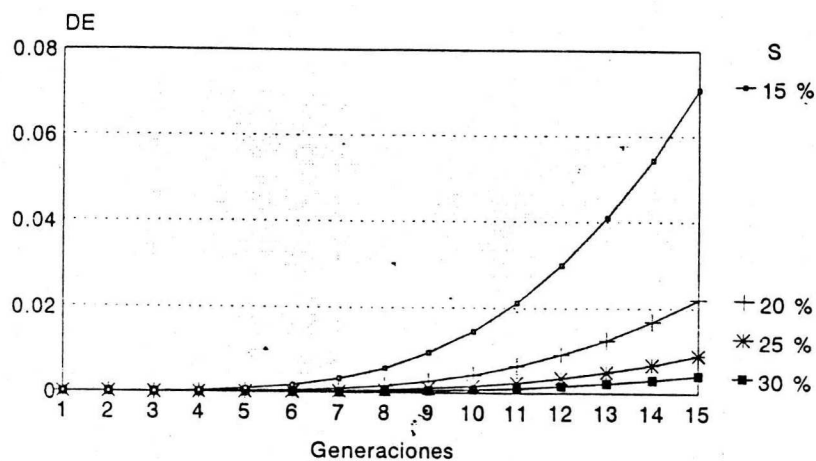
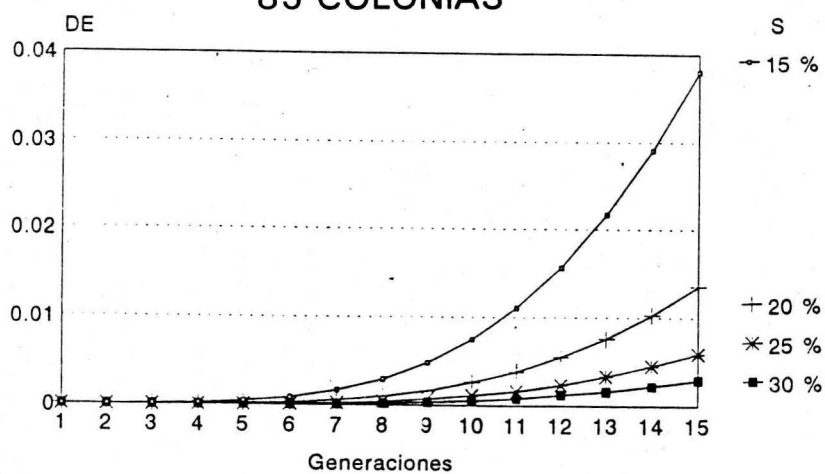


Figura 10. Evolución del Coeficiente de consanguinidad (F) para 100 colonias utilizando semen homogeneizado y no homogeneizado con cuatro porcentajes de individuos seleccionados, S.

75 COLONIAS



85 COLONIAS



100 COLONIAS

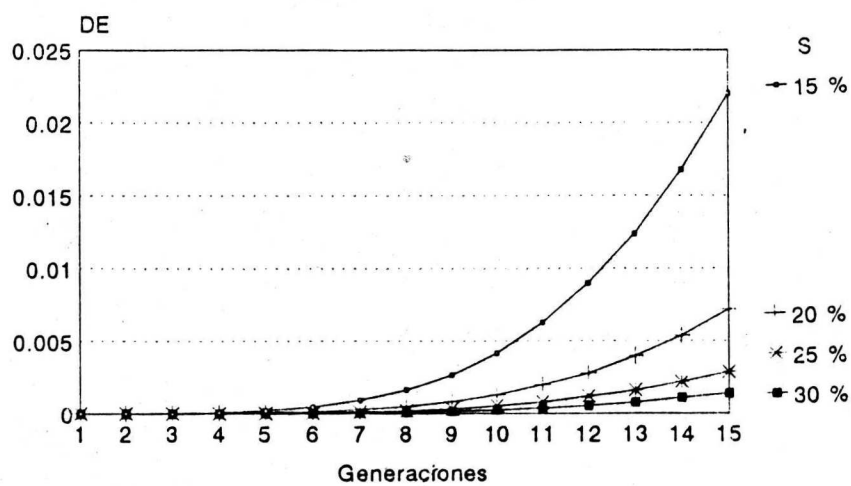


Figura 11. Evolución de la Depresión endogámica por consanguinidad en tres tamaños de población y cuatro porcentajes de individuos seleccionados, S.

Como se puede observar en las Figuras 8, 9 y 10, aún con pocas reinas, F permanece dentro de límites tolerables (F menor que 0.25, según Moritz, 1984), al menos durante 15 generaciones, y lo mismo se observa para DE, aun cuando en éste, después de las primeras generaciones, su crecimiento es exponencial (Figura 11). En consecuencia, lo que limita principalmente el continuar con la selección es la determinación sexual que permite que las V sean mayores a 82%, solo en las primeras generaciones, cuando aún la DE es insignificante.

Puesto que V depende de N_e y de K , los resultados están de acuerdo con lo propuesto por Yokoyama y Nei (1979), quienes advierten una rapidez de pérdida de los alelos sexuales, y por lo tanto, de la viabilidad de la cría inversamente proporcional a N_e . Asimismo, los resultados también concuerdan con los de Pamilo (1986), quien encontró que, el tiempo requerido para perder un alelo en un *locus* polimórfico, sea en el *locus* sexual o en cualquier otro *loci*, es aproximadamente proporcional al tamaño efectivo de la población.

El presente estudio también está de acuerdo con Moritz (1986), quien previó crecimientos de F prácticamente iguales para selección masal e intrafamiliar durante 40 generaciones para 7, 10, 15 y 25 reinas reproductoras (Comparó desde 1 hasta 25 reinas), pero él no tomó en cuenta los efectos de HK cuando sugirió que la selección masal daba mejores resultados en las primeras 15 generaciones, y la intrafamiliar en las siguientes 15, sino que consideró únicamente la DE por F .

La homogeneización del semen, es decir, el hecho de si están representados en la espermateca de cada reina un promedio de diez (semen no homogeneizado) o de 800 zánganos (semen homogeneizado), casi no influye en la evolución de F , como puede observarse en las Figuras 8, 9 y 10.

9. Progreso Genético

En las generaciones subsecuentes en la respuesta a la selección se tomó en cuenta la disminución progresiva de: la heredabilidad, la cual se muestra en los Cuadros 37 y 38 del Apéndice, y la de la desviación estándar fenotípica. De esta R generacional, se desprende el progreso genético (W), al restarle a R la depresión endogámica (DE, cuyos valores

se encuentran en los Cuadros 34 al 36, y sus curvas o tendencias aparecen en la Figura 11) debida al incremento del coeficiente de consanguinidad (Cuadros 32 y 33 del Apéndice, y Figuras 8, 9 y 10). Todo fué obtenido por generación, según las ecuaciones 26, 27 y 28, 29, 30, y 31, para el cálculo de DE, F, W, h^2g , y σ_{pg} , respectivamente.

A partir de la segunda generación, se puede iniciar la selección intrafamiliar, para la cual, se calcularon los coeficientes de parentesco, r , y los tamaños de familia, n , cuyos resultados se presentan a continuación.

I) Coeficiente de Parentesco. Los coeficientes de parentesco (r) se calcularon utilizando la Ecuación 23 y se incluyen en el Cuadro 19.

Los r se mantienen constantes a través de las generaciones, y son útiles para predecir la R de la selección intrafamiliar, únicamente de la 2a. generación en adelante.

Cuadro 19. Coeficientes de parentesco para cuatro tamaños de población (75, 83, 85 y 100 colonias) y cuatro porcentajes de individuos seleccionados (S).

S	75	83	85	100
15%	0.2727	0.2711	0.2692	0.2667
20%	0.2667	0.2647	0.2692	0.2625
25%	0.2632	0.2619	0.2619	0.2600
30%	0.2609	0.2600	0.2600	0.2583

La mayor parte de las obreras de cada colonia corresponde a medio-hermanas, pero no es la totalidad, pues, como se aaprecia, la cifra de 0.25 se eleva ligeramente. Sin embargo, al aumentar el número de reinas reproductoras, M , el cual depende de N y S , las r van disminuyendo con tendencia a estabilizarse en 0.25, existiendo muy poca variación en los valores de r .

II) Tamaño de familia. En la selección intrafamiliar, cada M debe aportar a la siguiente generación el número de reinas hijas que se presenta en el Cuadro 20, y que corresponde al "tamaño de familia" (n), según la

Ecuación 21. En ningún caso los n , difieren en tamaño en más de una reina.

Cuadro 20. Tamaños de familia utilizados en selección intrafamiliar, para cuatro tamaños de población (75, 83, 85 y 100 colonias) con cuatro porcentajes de individuos seleccionados (S).

S	75	83	85	100
15%	6.8	6.9	6.5	6.6
20%	5.0	4.8	5.0	5.0
25%	3.9	3.9	4.0	4.0
30%	3.3	3.3	3.4	3.3

III) Correlación Intraclase. La correlación intraclase, t (calculada a partir de la Ecuación 24), también interviene en la ecuación para encontrar la R intrafamiliar, y su disminución paralela a la reducción de h^2 fué considerada en el cálculo de la R .

IV) Intensidad de Selección. Falconer (1986) y Moritz (1986) señalan que, considerando igual número de animales para selección, cuando los tamaños de familia, n , son muy grandes, las I de la selección masal y las de la selección intrafamiliar, son casi iguales, pero en poblaciones pequeñas, la I es menor en la selección intrafamiliar, debido a que, en la primera, se elige solo algún(os) miembro(s) de cada familia; en el caso presente, se trata de una reina seleccionada de entre sus hermanas, y en consecuencia, la SD (desviación estándar) dentro de cada familia será menor que la σ_p , desviación estándar poblacional.

Sin embargo, debido a que no se cuenta con datos empíricos de ninguna familia de colonias encabezadas por reinas hermanas, se supondrá en el presente trabajo que las I , tanto para selección masal como intrafamiliar, son las mismas, haciendo notar, sin embargo, que las R obtenidas con selección intrafamiliar deben ser probablemente algo menores que las que aquí se presenten.

V) Progreso Genético. En los Cuadros 21 al 24-A se presentan los progresos genéticos (W) con selección intrafamiliar y masal. Las porciones en negritas corresponden a las generaciones que, según el Cuadro 13, no mantienen una V mínima aceptable (82%) por causa de los alelos sexuales, y en consecuencia, teóricamente, no se debería continuar la selección sin antes introducir "nuevos" alelos sexuales a través de individuos pertenecientes a poblaciones no emparentadas. Se pueden observar las siguientes tendencias:

a) Mientras mayor sea la ganancia inicial, mayor será la pérdida de W en generaciones subsecuentes, lo cual puede observarse al notar las diferencias entre la primera y la última generación considerada.

b) Las diferencias entre los métodos M e I son aproximadamente constantes: Son del orden de 0.6 y 0.7 con $h^2 = 0.30$ y entre 0.7 y 0.9 para $h^2 = 0.37$; las diferencias fueron más grandes con el mayor índice de herencia, pero muy lentamente fueron disminuyendo de generación en generación.

c) La tasa de W va disminuyendo por generación, pero, al menos dentro de los rangos estudiados, una mayor S, ocasiona una disminución más lenta.

d) Asimismo sucede con el tamaño de población, N; mientras mayor sea éste, hay una disminución más lenta del mejoramiento genético, W.

S y N parecen determinar la respuesta a la selección, siendo ésta mayor a menores S, y dentro de cada S, a mayor N, mayor W. Se hace notar que en el Cuadro 24-A, selección masal con $h^2 = 0.30$, la respuesta fué mayor para S = 30%, que para S = 25%. Esto pudo deberse a que a menor S, mayor es la pérdida de h^2 (Cuadros 37 y 38, en el Apéndice) y de σ_p a través de las generaciones. Por ejemplo, si de una N = 75 colonias se selecciona 11 reinas (S = 15%), en la generación 15 se esperan h^2 cercanas al 24% y al 30% para h^2 iniciales de 30% y 37%, respectivamente, mientras que, seleccionando 23 reinas (S = 30%), se esperarían h^2 cercanas a 27% y 34% para las h^2 iniciales de 30% y 37%, respectivamente.

En la selección intrafamiliar, el tamaño de familia, n, parece influir de manera importante en W.

Cuadro 21. Progreso genético bajo selección intrafamiliar con h^2 de 0.37 y 0.30 para las 83 colmenas del CE "La Posta".

Gen/S	$h^2 = 0.30$				$h^2 = 0.37$			
	15%	20%	25%	30%	15%	20%	25%	30%
2	1.94	1.66	1.47	1.30	2.41	2.07	1.83	1.62
3	1.92	1.65	1.46	1.29	2.39	2.05	1.83	1.61
4	1.88	1.63	1.45	1.28	2.34	2.03	1.81	1.60
5	1.85	1.61	1.44	1.27	2.31	2.01	1.79	1.59
6	1.82	1.59	1.42	1.26	2.27	1.98	1.76	1.57
7	1.79	1.57	1.41	1.25	2.24	1.96	1.76	1.56
8	1.76	1.55	1.39	1.24	2.20	1.94	1.74	1.55
9	1.73	1.53	1.38	1.23	2.16	1.92	1.73	1.54
10	1.69	1.51	1.37	1.22	2.12	1.89	1.71	1.53
11	1.66	1.49	1.35	1.21	2.09	1.87	1.69	1.51
12	1.63	1.47	1.34	1.20	2.05	1.85	1.67	1.50
13	1.59	1.45	1.33	1.19	2.00	1.82	1.66	1.49
14	1.56	1.44	1.31	1.18	1.96	1.80	1.64	1.48
15	1.52	1.41	1.30	1.17	1.92	1.77	1.63	1.46

Gen=generación; S=porcentaje de individuos seleccionados.

Cuadro 21-A. Progreso genético bajo selección masal con h^2 de 0.37 y 0.30 para las 83 colmenas del CE "La Posta".

Gen/S	$h^2 = 0.30$				$h^2 = 0.37$			
	15%	20%	25%	30%	15%	20%	25%	30%
2	2.75	2.43	2.22	2.02	3.40	3.00	2.74	2.49
3	2.73	2.42	2.21	2.01	3.37	2.99	2.73	2.48
4	2.68	2.39	2.19	1.99	3.31	2.95	2.70	2.46
5	2.64	2.36	2.17	1.98	3.26	2.92	2.68	2.45
6	2.59	2.33	2.15	1.96	3.21	2.88	2.64	2.43
7	2.56	2.31	2.13	1.95	3.17	2.86	2.63	2.41
8	2.51	2.28	2.11	1.93	3.11	2.82	2.61	2.39
9	2.47	2.26	2.09	1.92	3.06	2.79	2.58	2.37
10	2.42	2.23	2.07	1.90	3.01	2.76	2.56	2.36
11	2.38	2.20	2.05	1.88	2.96	2.73	2.54	2.34
12	2.34	2.17	2.03	1.87	2.90	2.69	2.51	2.32
13	2.29	2.15	2.01	1.85	2.85	2.66	2.49	2.30
14	2.24	2.12	1.99	1.84	2.80	2.63	2.46	2.28
15	2.19	2.09	1.97	1.82	2.74	2.60	2.44	2.27

Gen=generación; S=porcentaje de individuos seleccionados.

Cuadro 22. Progreso genético en la selección intrafamiliar (I) con $h^2=0.30$ y 0.37 en poblaciones de 75 colmenas.

Gen/S	$h^2=0.30$				$h^2=0.37$			
	15%	20%	25%	30%	15%	20%	25%	30%
2	1.77	1.56	1.38	1.17	2.21	1.95	1.71	1.45
3	1.73	1.54	1.36	1.15	2.15	1.91	1.69	1.44
4	1.70	1.51	1.34	1.14	2.11	1.88	1.67	1.42
5	1.66	1.49	1.32	1.13	2.06	1.85	1.65	1.41
6	1.63	1.47	1.31	1.12	2.03	1.83	1.63	1.40
7	1.59	1.44	1.29	1.11	1.98	1.80	1.61	1.38
8	1.56	1.42	1.28	1.10	1.94	1.77	1.59	1.37
9	1.52	1.40	1.26	1.09	1.90	1.74	1.57	1.35
10	1.49	1.38	1.24	1.07	1.86	1.71	1.55	1.34
11	1.46	1.35	1.23	1.06	1.82	1.69	1.53	1.32
12	1.43	1.33	1.21	1.05	1.78	1.66	1.51	1.31
13	1.40	1.31	1.20	1.04	1.74	1.63	1.49	1.30
14	1.37	1.29	1.18	1.03	1.70	1.61	1.47	1.28
15	1.34	1.27	1.17	1.02	1.66	1.58	1.45	1.27

Gen=generación; S=porcentaje de individuos seleccionados.

Cuadro 22-A. Progreso genético en la selección masal (M), con $h^2=0.30$ y 0.37 en poblaciones de 75 colmenas.

Gen/S	$h^2=0.30$				$h^2=0.37$			
	15%	20%	25%	30%	15%	20%	25%	30%
2	2.53	2.29	2.08	1.82	3.12	2.85	2.56	2.24
3	2.47	2.25	2.05	1.80	3.05	2.82	2.53	2.22
4	2.43	2.22	2.03	1.78	3.00	2.77	2.50	2.20
5	2.37	2.18	2.00	1.76	2.93	2.69	2.47	2.17
6	2.33	2.15	1.98	1.75	2.87	2.66	2.44	2.15
7	2.28	2.12	1.96	1.73	2.81	2.61	2.41	2.13
8	2.23	2.09	1.93	1.71	2.75	2.57	2.38	2.11
9	2.19	2.06	1.91	1.69	2.70	2.53	2.35	2.09
10	2.14	2.02	1.89	1.68	2.64	2.49	2.33	2.07
11	2.10	1.99	1.86	1.66	2.58	2.46	2.30	2.05
12	2.05	1.96	1.84	1.64	2.53	2.42	2.27	2.03
13	2.01	1.93	1.82	1.63	2.48	2.38	2.24	2.01
14	1.97	1.90	1.80	1.61	2.43	2.34	2.21	1.99
15	1.95	1.87	1.77	1.59	2.37	2.31	2.18	1.97

Gen=generación; S=porcentaje de individuos seleccionados.

Cuadro 23. Progreso genético en la selección intrafamiliar (I) con $h^2=0.30$ y 0.37 en poblaciones de 85 colmenas.

Gen/S	$h^2=0.30$				$h^2=0.37$			
	15 %	20 %	25 %	30 %	15 %	20 %	25 %	30 %
2	1.76	1.57	1.40	1.26	2.20	1.96	1.75	1.56
3	1.73	1.55	1.39	1.24	2.15	1.93	1.73	1.55
4	1.70	1.53	1.37	1.23	2.11	1.91	1.71	1.53
5	1.66	1.51	1.36	1.22	2.07	1.88	1.69	1.52
6	1.64	1.49	1.34	1.21	2.04	1.86	1.67	1.51
7	1.61	1.47	1.33	1.20	2.00	1.83	1.65	1.49
8	1.58	1.45	1.31	1.19	1.97	1.80	1.63	1.48
9	1.55	1.43	1.30	1.18	1.93	1.78	1.61	1.46
10	1.52	1.41	1.28	1.16	1.90	1.75	1.60	1.45
11	1.49	1.39	1.27	1.15	1.86	1.73	1.58	1.44
12	1.47	1.37	1.25	1.14	1.83	1.70	1.56	1.42
13	1.44	1.35	1.24	1.13	1.79	1.68	1.54	1.41
14	1.41	1.33	1.22	1.12	1.76	1.66	1.53	1.40
15	1.39	1.31	1.21	1.11	1.73	1.63	1.51	1.38

Gen=generación; S=porcentaje de individuos seleccionados.

Cuadro 23-A. Progreso genético en la selección masal (M) con $h^2=0.30$ y 0.37 , en poblaciones de 85 colmenas.

Gen/S	$h^2=0.30$				$h^2=0.37$			
	15 %	20 %	25 %	30 %	15 %	20 %	25 %	30 %
2	2.53	2.29	2.10	1.94	3.10	2.83	2.60	2.39
3	2.47	2.26	2.08	1.92	3.04	2.79	2.57	2.37
4	2.43	2.23	2.06	1.91	2.99	2.76	2.54	2.35
5	2.38	2.20	2.04	1.89	2.94	2.72	2.51	2.33
6	2.35	2.18	2.02	1.87	2.89	2.69	2.49	2.31
7	2.30	2.15	2.00	1.85	2.84	2.65	2.46	2.29
8	2.26	2.12	1.98	1.84	2.79	2.61	2.44	2.27
9	2.22	2.09	1.95	1.82	2.74	2.58	2.41	2.24
10	2.18	2.06	1.93	1.80	2.69	2.54	2.38	2.22
11	2.14	2.03	1.91	1.79	2.64	2.51	2.34	2.20
12	2.11	2.00	1.89	1.77	2.60	2.47	2.33	2.18
13	2.07	1.98	1.87	1.75	2.55	2.44	2.30	2.16
14	2.03	1.95	1.85	1.74	2.51	2.41	2.28	2.14
15	2.00	1.92	1.83	1.72	2.46	2.37	2.25	2.12

Gen=generación; S=porcentaje de individuos seleccionados.

Cuadro 24. Progreso genético en la selección intrafamiliar (I) con $h^2=0.30$ y 0.37 , en poblaciones de 100 colmenas.

Gen/S	$h^2=0.30$				$h^2=0.37$			
	15 %	20 %	25 %	30 %	15 %	20 %	25 %	30 %
2	1.79	1.59	1.41	1.36	2.23	1.98	1.75	1.55
3	1.76	1.57	1.39	1.35	2.19	1.95	1.73	1.53
4	1.73	1.55	1.38	1.34	2.16	1.93	1.72	1.52
5	1.70	1.53	1.36	1.33	2.12	1.91	1.70	1.51
6	1.68	1.51	1.35	1.32	2.10	1.89	1.69	1.50
7	1.65	1.50	1.34	1.31	2.06	1.86	1.67	1.49
8	1.63	1.48	1.33	1.30	2.03	1.84	1.65	1.47
9	1.60	1.46	1.31	1.29	1.99	1.82	1.64	1.46
10	1.58	1.44	1.30	1.28	1.96	1.80	1.62	1.45
11	1.55	1.43	1.29	1.27	1.93	1.78	1.61	1.44
12	1.53	1.41	1.28	1.26	1.90	1.75	1.59	1.43
13	1.50	1.39	1.27	1.25	1.87	1.73	1.58	1.42
14	1.48	1.38	1.25	1.24	1.84	1.71	1.56	1.41
15	1.46	1.36	1.24	1.23	1.81	1.69	1.55	1.39

Gen=generación; S=porcentaje de individuos seleccionados.

Cuadro 24-A. Progreso genético en la selección masal (M) con $h^2=0.30$ y 0.37 , en poblaciones de 100 colmenas.

Gen/S	$h^2=0.30$				$h^2=0.37$			
	15 %	20 %	25 %	30 %	15 %	20 %	25 %	30 %
2	2.55	2.31	2.11	2.11	3.14	2.85	2.60	2.38
3	2.50	2.28	2.09	2.10	3.08	2.81	2.57	2.36
4	2.47	2.26	2.07	2.08	3.04	2.78	2.55	2.34
5	2.43	2.23	2.05	2.06	2.99	2.75	2.53	2.32
6	2.40	2.21	2.03	2.05	2.95	2.72	2.51	2.31
7	2.36	2.18	2.01	2.03	2.91	2.69	2.48	2.29
8	2.32	2.16	1.99	2.02	2.86	2.66	2.46	2.27
9	2.29	2.13	1.98	2.00	2.82	2.63	2.44	2.25
10	2.25	2.11	1.96	1.99	2.77	2.60	2.41	2.24
11	2.22	2.08	1.94	1.97	2.73	2.57	2.39	2.22
12	2.18	2.06	1.92	1.96	2.69	2.54	2.37	2.20
13	2.15	2.04	1.90	1.94	2.65	2.51	2.35	2.18
14	2.12	2.01	1.89	1.93	2.61	2.48	2.33	2.17
15	2.08	1.99	1.87	1.91	2.57	2.45	2.30	2.15

Gen=generación; S=porcentaje de individuos seleccionados.

En estos tamaños de población, que ya se pueden considerar como "pequeños", la depresión endogámica por determinación sexual, que ocasiona la pérdida de viabilidad de la cría por homocigosis de los alelos en el *locus* sexual, tiene un efecto más inmediato que la DE, como se puede apreciar en los Cuadros 13 y del 21 al 24-A. La DE, dentro de las generaciones consideradas tuvo un efecto insignificante (Cuadros 34 a 36, en el Apéndice), pero, si fuera posible continuar con la selección, su efecto llegaría a ser sumamente importante en pocas generaciones por su característico crecimiento exponencial (Figura 11).

Los resultados, en general, están de acuerdo con Moritz (1986), quien al comparar el progreso genético obtenido después de selección masal y de selección intrafamiliar, encontró que el número óptimo de reinas a seleccionar cada generación es menor en la selección intrafamiliar.

Para proveer a las colonias de un ambiente más homogéneo, facilitar el manejo de las tarjetas de registro, en donde se lleva el control de cada colonia, y para que la selección se centre en una sola característica, es preferible efectuar una preselección antes de la prueba de comportamiento, para que a ésta acudan solo las mejores colonias.

Moran (1984, citado en comunicación personal por Cobey y Lawrence, Vaca Valley Apiaries, 1987) señala que es conveniente considerarla calidad de la postura: solidez y arreglo, entre las características deseables de la preselección, porque es una forma indirecta de seleccionar para un número mayor de alelos sexuales.

Oldroy *et al.* (1985) mencionan que existe una relación entre la ganancia de peso de la colmena al principio de la floración, y el rendimiento total de miel de cada colonia, por lo cual, después de cada preselección, es posible efectuar una prueba de producción de miel que sea fácilmente cuantificable al pesar cada colmena dos o tres veces, con algunos días de intervalo, al principio de la floración, como se hacía en Vaca Valley Apiaries desde 1982 (Vaca Valley Apiaries, 1987).

Pechhacker (1985a y 1985b) indica que la cantidad de la miel acopiada por las abejas puede evaluarse con buenos resultados por conteo

de los panales llenos, por apreciación subjetiva de la cantidad de miel, o por pesaje; lo más importante es llevar un control y que sea siempre la misma persona la que efectúe las valoraciones.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Se concluye que:

1. La mortalidad debida al ambiente podría constituir un factor de confusión al calcular la viabilidad teórica de la cría, la cual, también puede estimarse teóricamente, sin necesidad de efectuar mediciones.

2. De una población de abejas, se debe elegir, en promedio, un mínimo de 10 a 12 reinas para iniciar un programa de mejoramiento genético, pudiendo las otras que se requieran, provenir de poblaciones no emparentadas.

3. Las viabilidades teóricas de la cría en las generaciones subsecuentes al inicio de la selección dependen del tamaño efectivo de la población, el cual es más pequeño cuando se eligen al azar los reproductores, como en la selección masal, que si se efectúa cualquiera de las variantes consideradas de reemplazo madre por hija, métodos de cría a elegir en la selección intrafamiliar.

4. La selección intrafamiliar permite entre dos a cuatro generaciones más de selección que la masal, pero ésta última permite un mejoramiento genético, dentro de las especificaciones del presente trabajo, de alrededor de un 30% más que lo que se obtendría con la selección intrafamiliar.

5. Dentro de la selección intrafamiliar, cualquier variante en el método de cría de reemplazo madre por hija ofrece resultados similares.

6. El factor limitante a un programa de selección de larga duración no es la elevación del coeficiente de consanguinidad, sino la depresión endogámica debida a homocigosis en el *locus* sexual, en consecuencia, es necesario introducir nuevos genotipos cuando se estime que el número de alelos sexuales se ha reducido demasiado, lo cual puede predecirse según el Cuadro 13.

Con base a lo concluido, se recomienda lo siguiente:

En cualquiera de los dos métodos de cría que se elija: reemplazo madre-hija (selección intrafamiliar) o selección masal, es posible inseminar a todas las reinas con semen homogeneizado, proveniente de zánganos hijos de todas las reinas seleccionadas, de tal manera que en la línea masculina los apareamientos sean idénticos y se simplifique la comparación de las reinas. Sin embargo, el uso de semen homogeneizado o no, influye poco en la evolución del coeficiente de consanguinidad, y con la segunda opción, sin homogeneizar, el manejo de las inseminaciones es más sencillo y probablemente sea preferible que los productores inicien de esa forma mientras adquieren experiencia.

Se considera que el método a elegir depende del tipo de productor:

a) Si se trata de un productor de miel que cuenta con muchas colonias y únicamente utiliza algunas (las mejores) para efectuar mejoramiento genético, quizá le convenga más la selección masal, porque puede efectuar pruebas con reinas de otras poblaciones en sus apiarios y elegir los reemplazos después de pocas generaciones de selección sin detrimentar la calidad genética obtenida.

b) Si se trata de un criador de reinas reproductoras, que tiene todas sus colonias en selección, entonces quizá la opción sería la selección intrafamiliar porque podría mantener sus generaciones originales durante más tiempo, siendo su limitante principal para operar el hecho de que la mayoría de las reinas provenientes de otras poblaciones no están adaptadas a las condiciones imperantes de la población bajo selección, y de entre muchas reinas solo pueden elegirse unas cuantas.

Un obstáculo para renovar los alelos sexuales de la población bajo selección, es que existen relativamente pocos productores de reinas para pie de cría en México, lo cual limitaría la obtención de nuevos alelos para renovar la variabilidad, cuando así lo requiera el programa de cría que se haya elegido. Quizá la respuesta se encuentre en la importación de semen.

En todo caso, se sugiere que antes de iniciar los cálculos para la(s) características de mayor interés, que no deben ser más de una o dos, se efectúe una preselección, tomando en cuenta otros factores como la sanidad y la baja tendencia a enjambrar, por ejemplo, y únicamente las

reinas con las mejores características vayan a una prueba de comportamiento, en este caso, de productividad o de docilidad.

La preselección es útil principalmente por la limitante de espacio, pues mientras menos sitios de prueba se tengan, será más sencillo obtener una σp válida (además de que cada vez es más difícil que se faciliten predios para instalar apiarios, criaderos o sus similares). Una opción es tener varios apiarios de prueba, pero lo más cerca posible unos de otros para que la localidad no sea un factor de error.

A través de estudios teóricos como el presente, se pone de manifiesto que existen numerosas lagunas que aún deben llenarse para poder predecir con gran confiabilidad lo que sucederá en los planes de selección y mejoramiento genético con abejas nacionales. Quizá lo que primero habría que estudiar es la heredabilidad de los caracteres que sean de interés a los productores, así mismo, son indispensables estudios acerca de como afecta la depresión endogámica en las características de interés, especialmente porque la selección preferentemente se debe efectuar en poblaciones cerradas por el peligro de africanización incontrolada de las colonias.

APENDICE

Cuadro 25. Viabilidades teóricas de la cría, probables para las generaciones (g) 5a. a 15a. de selección, utilizando Ne 1, con cuatro porcentajes de individuos seleccionados (S) y cuatro tamaños de población (N).

S:		15%				20%			25%			30%		
g	N:	75	83	85	100	75	83/85	100	75	83/85	100	75	83/85	100
5		81.75	82.49	83.12	84.14	84.14	84.92	85.81	85.55	86.06	86.83	86.48	86.83	87.52
6		80.01	80.88	81.63	82.83	82.83	83.76	84.81	84.50	85.10	86.02	85.60	86.02	86.83
7		78.32	79.31	80.17	81.54	81.54	82.61	83.82	83.46	84.15	85.22	84.73	85.22	86.16
8		76.66	77.77	78.73	80.27	80.27	81.46	82.85	82.43	83.22	84.42	83.87	84.42	85.49
9		75.03	76.26	77.31	79.02	79.02	80.36	81.88	81.42	82.29	83.64	83.02	83.64	84.82
10		73.44	74.77	75.93	77.79	77.79	79.25	80.72	80.42	81.38	82.85	82.18	82.85	84.16
11		71.88	73.32	74.56	76.58	76.58	78.17	79.98	79.43	80.48	82.08	81.34	82.08	83.51
12		70.36	71.89	73.23	75.39	75.39	77.09	79.05	78.46	79.58	81.32	80.52	81.32	82.86
13		68.86	70.50	71.91	74.22	74.22	76.04	78.13	77.49	78.70	80.56	79.70	80.56	82.22
14		67.40	69.12	70.62	73.07	73.07	74.99	77.21	76.54	77.82	79.80	78.89	79.80	81.58

Cuadro 26. Viabilidades teóricas de la cría, probables para las generaciones (g) 5a. a 15a. de selección, utilizando Ne 2, con cuatro porcentajes de individuos seleccionados (S) y cuatro tamaños de población (N).

S:		15%				20%			25%			30%		
g	N:	75	83	85	100	75	83/85	100	75	83/85	100	75	83/85	100
5		83.88	84.65	84.95	85.73	85.73	86.34	87.03	86.82	87.21	87.81	87.54	87.81	88.34
6		82.52	83.44	83.78	84.72	84.72	85.44	86.25	86.01	86.47	87.19	86.86	87.19	87.81
7		81.19	82.24	82.64	83.71	83.71	84.54	85.49	85.20	85.74	86.77	86.19	86.77	87.29
8		79.87	81.06	81.51	82.72	82.72	83.66	84.73	84.41	85.02	85.95	85.52	85.95	86.77
9		78.58	79.90	80.39	81.74	81.74	82.78	83.97	83.62	84.30	85.34	84.86	85.34	86.26
10		77.31	78.75	79.29	80.77	80.77	81.92	83.23	82.84	83.58	84.73	84.21	84.73	85.75
11		76.06	77.62	78.21	79.82	79.82	81.06	82.49	82.06	82.88	84.13	83.56	84.13	85.24
12		74.83	76.51	77.14	78.87	78.87	80.21	81.75	81.29	82.17	83.53	82.91	83.53	84.74
13		73.62	75.41	76.08	77.93	77.93	79.38	81.03	80.53	81.48	82.94	82.27	82.94	84.23
14		72.43	74.33	75.04	77.01	77.01	78.55	80.31	79.78	80.79	82.35	81.63	82.35	83.73
15		71.26	73.26	74.02	76.10	76.10	77.72	79.59	79.03	80.10	81.76	81.00	81.76	83.24

Cuadro 27. Viabilidad teórica de la cría, probables para las generaciones (g) 5a. a 15a. de selección, utilizando Ne 3, con cuatro porcentajes de individuos seleccionados (S) y cuatro tamaños de población (N).

S:	15%				20%			25%			30%		
g N:	75	83	85	100	75	83/85	100	75	83/85	100	75	83/85	100
5	84.09	84.46	85.13	85.89	85.89	86.48	87.15	86.95	87.33	87.91	87.64	87.91	88.42
6	82.78	83.20	84.00	84.91	84.91	85.61	86.40	86.16	86.61	87.30	86.99	87.30	87.91
7	81.48	81.97	82.89	83.93	83.93	84.74	85.65	85.38	85.90	86.70	86.34	86.70	87.41
8	80.21	80.76	81.79	82.97	82.97	83.88	84.92	84.61	85.20	86.10	85.69	86.10	86.90
9	78.95	79.56	80.71	82.02	82.02	83.03	84.19	83.84	84.50	85.51	85.05	85.51	86.41
10	77.71	78.38	79.64	81.08	81.08	82.19	83.46	83.08	83.81	84.92	84.41	84.92	85.91
11	76.50	77.22	78.58	80.14	80.14	81.36	82.74	82.33	83.12	84.34	83.78	84.34	85.42
12	75.30	76.08	77.54	79.22	79.22	80.53	82.03	81.58	82.44	83.76	83.15	83.76	84.93
13	74.12	74.95	76.51	78.32	78.32	79.32	81.32	80.84	81.76	83.18	82.53	83.18	84.44
14	72.96	73.84	75.55	77.42	77.42	78.91	80.62	80.11	81.09	82.62	81.91	82.62	83.95
15	71.82	72.75	74.50	76.53	76.53	78.11	79.93	79.38	80.43	82.04	81.30	82.04	83.47

Cuadro 28. Viabilidades Teóricas de la cría, probables para las generaciones (g) 5a. a 15a. de selección, utilizando Ne 4, con cuatro porcentajes de individuos seleccionados (S) y cuatro tamaños de población (N).

S:	15%				20%			25%			30%		
g N:	75	83	85	100	75	83/85	100	75	83/85	100	75	83/85	100
5	84.25	84.80	85.26	85.99	86.01	86.57	87.22	87.01	87.39	87.95	87.69	87.96	88.45
6	82.96	83.61	84.15	85.02	85.04	85.71	86.49	86.24	86.68	87.35	87.04	87.36	87.95
7	81.69	82.44	83.06	84.07	84.09	84.86	85.76	85.47	85.98	86.76	86.39	86.77	87.45
8	80.44	81.28	81.99	83.12	83.14	84.01	85.03	84.71	85.29	86.17	85.76	86.18	86.96
9	79.21	80.14	80.93	82.18	82.21	83.18	84.31	83.95	84.60	85.58	85.12	85.60	86.46
10	78.00	79.02	79.88	81.26	81.29	82.35	83.60	83.20	83.92	85.00	84.49	85.02	85.97
11	76.81	77.91	78.84	80.34	80.38	81.53	82.90	82.46	83.24	84.42	83.87	84.44	85.49
12	75.63	76.82	77.82	79.44	79.47	80.72	82.20	81.73	82.57	83.85	83.25	83.87	85.00
13	74.48	75.74	76.82	78.54	78.58	79.92	81.50	81.00	81.91	83.28	82.63	83.30	84.52
14	73.34	74.68	75.82	77.66	77.70	79.13	80.81	80.27	81.25	82.71	82.02	82.74	84.04
15	72.22	73.63	74.84	76.79	76.83	78.34	80.13	79.56	80.59	82.15	81.41	82.17	83.57

Cuadro 29. Viabilidades Teóricas de la cría, probables para las generaciones (g) 5a. a 15a. de selección, utilizando Ne 5, con cuatro porcentajes de individuos seleccionados (S) y cuatro tamaños de población (N).

S:	15%				20%			25%			30%		
g N:	75	83	85	100	75	83/85	100	75	83/85	100	75	83/85	100
5	84.28	84.83	85.29	86.03	86.02	86.60	87.25	87.05	87.42	87.98	87.72	87.98	88.47
6	83.00	83.64	84.19	85.07	85.06	85.74	86.51	86.28	86.72	87.39	87.08	87.39	87.98
7	81.73	82.47	83.10	84.12	84.11	84.90	85.79	85.51	86.02	86.80	86.44	86.80	87.48
8	80.49	81.32	82.03	83.18	83.17	84.06	85.07	84.76	85.34	86.22	85.81	86.21	86.99
9	79.26	80.19	80.97	82.25	82.24	83.23	84.36	84.01	84.65	85.64	85.18	85.63	86.50
10	78.06	79.07	79.93	81.33	81.32	82.41	83.65	83.26	83.98	85.06	84.55	85.06	86.02
11	76.87	77.97	78.90	80.43	80.41	81.59	82.95	82.53	83.30	84.49	83.94	84.48	85.53
12	75.70	76.88	77.88	79.53	79.51	80.79	82.25	81.80	82.64	83.92	83.32	83.91	85.05
13	74.55	75.81	76.88	78.64	78.62	79.99	81.56	81.07	81.98	83.36	82.71	83.35	84.57
14	73.41	74.75	75.89	77.76	77.74	79.20	80.88	80.36	81.32	82.80	82.11	82.79	84.10
15	72.29	73.70	74.91	76.89	76.87	78.42	80.20	79.65	80.67	82.24	81.50	82.23	83.63

Cuadro 30. Viabilidades teóricas de la cría, probables para las generaciones (g) 5a. a 15a. de selección, utilizando Ne 6, con cuatro porcentajes de individuos seleccionados (S) y cuatro tamaños de población (N).

S:	15%				20%			25%			30%		
g N:	75	83	85	100	75	83/85	100	75	83/85	100	75	83/85	100
5	84.31	84.85	85.31	86.06	86.06	86.63	87.27	87.08	87.45	88.01	87.75	88.01	88.50
6	83.03	83.68	84.22	85.10	85.10	85.78	86.54	86.31	86.75	87.42	87.11	87.42	88.01
7	81.78	82.51	83.14	84.15	84.15	84.94	85.82	85.56	86.06	86.84	86.48	86.84	87.52
8	80.54	81.37	82.07	83.22	83.22	84.10	85.11	84.81	85.38	86.26	85.86	86.26	87.03
9	79.32	80.24	81.02	82.29	82.29	83.28	84.40	84.06	84.70	85.68	85.23	85.68	86.55
10	78.12	79.12	79.98	81.38	81.38	82.46	83.69	83.33	84.03	85.11	84.62	85.11	86.07
11	76.93	78.02	78.96	80.48	80.48	81.65	83.00	82.59	83.36	84.54	84.00	84.54	85.59
12	75.77	76.94	77.95	79.58	79.59	80.85	82.31	81.87	82.70	83.98	83.39	83.98	85.12
13	74.62	75.87	76.95	78.70	78.70	80.06	81.62	81.15	82.05	83.42	82.79	83.42	84.64
14	73.49	74.82	75.95	77.82	77.82	79.28	80.94	80.44	81.39	82.87	82.19	82.87	84.17
15	72.37	73.78	74.99	76.96	76.96	78.50	80.27	79.73	80.75	82.31	81.60	82.31	83.70

Cuadro 31. Viabilidades teóricas de la cría, probables para las generaciones (g) 5a. a 15a. de selección, utilizando N_e 7, con cuatro porcentajes de individuos seleccionados (S) y cuatro tamaños de población (N).

S:		15%				20%			25%			30%		
g	N:	75	83	85	100	75	83/85	100	75	83/85	100	75	83/85	100
5		84.34	84.88	85.34	86.08	86.09	86.65	87.30	87.11	87.47	88.03	87.78	88.04	88.53
6		83.07	83.71	84.25	85.13	85.14	85.81	86.57	86.35	86.79	87.45	87.15	87.45	88.04
7		81.82	82.55	83.18	84.19	84.20	84.97	85.86	85.60	86.10	86.87	86.53	86.88	87.56
8		80.58	81.41	82.12	83.26	83.27	84.15	85.15	84.86	85.42	86.30	85.91	86.30	87.08
9		79.37	80.28	81.07	82.34	82.35	83.33	84.44	84.12	84.75	85.73	85.29	85.73	86.60
10		78.17	79.17	80.04	81.43	81.44	82.52	83.74	83.39	84.09	85.16	84.68	85.17	86.12
11		76.99	78.08	79.02	80.53	80.54	81.71	83.05	82.66	83.42	84.60	84.07	84.61	85.65
12		75.83	77.00	78.01	79.63	79.65	80.92	82.36	81.94	82.77	84.04	83.47	84.05	85.18
13		74.69	75.94	77.01	78.75	78.77	80.13	81.68	81.23	82.11	83.48	82.87	83.49	84.71
14		73.56	74.89	76.03	77.88	77.90	79.35	81.00	80.52	81.47	82.93	82.28	82.94	84.25
15		72.45	73.85	75.06	77.02	77.04	78.58	80.33	79.82	80.83	82.38	81.69	82.39	83.78

Cuadro 32. Evolución de la consanguinidad en 15 generaciones (g) de selección (multiplicado por 100) utilizando semen no homogeneizado, para cuatro porcentajes de individuos seleccionados y cuatro tamaños de población.

S:		15%				20%			25%			30%		
g	N:	75	83	85	100	75	83/85	100	75	83/85	100	75	83/85	100
1		2.27	2.08	1.92	1.67	1.67	1.47	1.25	1.32	1.19	1.00	1.09	1.00	0.83
2		3.41	3.12	2.88	2.50	2.50	2.21	1.88	1.97	1.79	1.50	1.63	1.50	1.25
3		5.68	5.21	4.82	4.19	4.19	3.70	3.15	3.32	3.00	2.53	2.74	2.53	2.11
4		7.48	6.88	6.36	5.53	5.53	4.90	4.18	4.39	3.98	3.35	3.64	3.35	2.80
5		9.49	8.73	8.08	7.04	7.04	6.24	5.33	5.60	5.08	4.28	4.65	4.28	3.58
6		11.10	10.22	9.47	8.26	8.26	7.32	6.25	6.57	5.96	5.03	5.46	5.03	4.21
7		13.04	12.02	11.14	9.73	9.73	8.63	7.38	7.76	7.04	5.95	6.45	5.95	4.98
8		14.80	13.66	12.67	11.08	11.08	9.84	8.42	8.85	8.04	6.80	7.36	6.80	5.69
9		16.61	15.33	14.24	12.46	12.46	11.08	9.50	9.97	9.07	7.67	8.31	7.67	6.43
10		18.34	16.95	15.75	13.80	13.80	12.28	10.54	11.06	10.06	8.52	9.23	8.52	7.15
11		20.05	18.54	17.25	15.13	15.13	13.48	11.58	10.10	11.06	9.37	10.14	9.37	7.87
12		21.72	20.10	18.71	16.44	16.44	14.65	12.60	13.22	12.04	10.21	11.05	10.21	8.58
13		23.36	21.64	20.15	17.72	17.72	15.81	13.61	14.47	13.01	11.04	11.95	11.04	9.29
14		24.96	23.14	21.57	18.99	18.99	16.96	14.61	15.10	13.96	11.87	12.83	11.87	9.99
15		26.53	24.62	22.96	20.23	20.23	18.09	15.60	16.35	14.91	12.69	13.71	12.69	10.69

Cuadro 33. Evolución de la consanguinidad en 15 generaciones (g) de selección (multiplicado por 100) utilizando semen homogeneizado, para cuatro porcentajes de individuos seleccionados y cuatro tamaños de población.

S:		15%				20%			25%			30%		
g	N:	75	83	85	100	75	83/85	100	75	83/85	100	75	83/85	100
1		2.27	2.08	1.92	1.67	1.67	1.47	1.25	1.32	1.19	1.00	1.09	1.00	0.83
2		3.41	3.13	2.88	2.50	2.50	2.21	1.88	1.97	1.79	1.50	1.63	1.50	1.25
3		5.58	5.12	4.73	4.11	4.11	3.63	3.09	3.26	2.95	2.48	2.69	2.48	2.07
4		7.31	6.72	6.22	5.41	5.41	4.78	4.08	4.29	3.88	3.27	3.55	3.27	2.73
5		9.23	8.49	7.86	6.85	6.85	6.06	5.17	5.44	4.93	4.16	4.51	4.16	3.48
6		11.02	10.14	9.40	8.19	8.19	7.26	6.20	6.52	5.92	4.99	5.41	4.99	4.17
7		12.81	11.81	10.95	9.55	9.55	8.48	7.25	7.62	6.92	5.84	6.33	5.84	4.89
8		14.55	13.42	12.45	10.88	10.88	9.66	8.27	8.69	7.89	6.67	7.23	6.67	5.59
9		16.26	15.01	13.94	12.19	12.19	10.84	9.29	9.75	8.86	7.50	8.12	7.50	6.29
10		17.93	16.57	15.39	13.48	13.48	11.99	10.29	10.80	9.82	8.32	9.01	8.32	6.98
11		19.58	18.10	16.83	14.76	14.76	13.14	11.28	11.84	10.77	9.13	9.88	9.13	7.66
12		21.19	19.60	18.24	16.01	16.01	14.27	12.26	12.86	11.71	9.93	10.75	9.93	8.35
13		22.76	21.08	19.63	17.24	17.24	15.38	13.23	13.88	12.64	10.73	11.61	10.73	9.02
14		24.31	22.53	20.99	18.46	18.46	16.48	14.19	14.88	13.56	11.52	12.46	11.52	9.69
15		25.82	23.95	22.33	19.66	19.66	17.56	15.14	15.87	14.47	12.30	13.30	12.30	10.36

Cuadro 34. Evolución de la Depresión endogámica en 15 generaciones (g), para cuatro porcentajes de selección en una población de 75 colonias.

S:	15%	20%	25%	30%
1	1.77×10^{-6}	4.72×10^{-7}	1.71×10^{-7}	7.50×10^{-8}
2	1.02×10^{-5}	2.68×10^{-6}	9.63×10^{-7}	4.26×10^{-7}
3	9.24×10^{-5}	2.49×10^{-5}	9.13×10^{-6}	3.99×10^{-6}
4	3.03×10^{-4}	8.23×10^{-5}	3.04×10^{-5}	1.36×10^{-5}
5	8.44×10^{-4}	2.33×10^{-4}	8.69×10^{-5}	3.90×10^{-5}
6	0.0017	4.64×10^{-4}	1.73×10^{-4}	7.79×10^{-5}
7	0.0033	9.40×10^{-4}	3.55×10^{-4}	1.60×10^{-4}
8	0.0057	0.0016	6.25×10^{-4}	2.82×10^{-4}
9	0.0094	0.0027	1.04×10^{-3}	4.76×10^{-4}
10	0.0144	0.0042	0.0016	7.49×10^{-4}
11	0.0212	0.0063	0.0024	0.0011
12	0.0299	0.0090	0.0035	0.0016
13	0.0410	0.0124	0.0049	0.0023
14	0.0545	0.0168	0.0066	0.0031
15	0.0709	0.0220	0.0088	0.0041

Cuadro 35. Evolución de la Depresión endogámica en 15 generaciones (g), para cuatro porcentajes de selección en una población de 83 y 85 colonias.

S:	15% (83 colonias)	15% (85 colonias)	20%	25%	30%
1	1.22×10^{-6}	8.62×10^{-7}	2.73×10^{-7}	1.10×10^{-7}	5.20×10^{-8}
2	6.99×10^{-6}	4.95×10^{-6}	1.58×10^{-6}	6.37×10^{-7}	2.97×10^{-7}
3	6.37×10^{-5}	4.55×10^{-5}	1.46×10^{-5}	5.80×10^{-6}	2.83×10^{-6}
4	2.11×10^{-4}	1.50×10^{-4}	4.88×10^{-5}	1.99×10^{-5}	9.49×10^{-6}
5	5.89×10^{-4}	4.23×10^{-4}	1.38×10^{-4}	5.71×10^{-5}	2.73×10^{-5}
6	1.16×10^{-3}	8.37×10^{-4}	2.76×10^{-4}	1.14×10^{-4}	5.47×10^{-5}
7	0.0023	1.68×10^{-3}	5.61×10^{-4}	2.33×10^{-4}	1.13×10^{-4}
8	0.0041	0.0029	9.87×10^{-4}	4.13×10^{-4}	2.01×10^{-4}
9	0.0067	0.0048	0.0016	6.95×10^{-4}	3.37×10^{-4}
10	0.0103	0.0075	0.0026	0.0011	5.30×10^{-4}
11	0.0151	0.0111	0.0038	0.0016	7.99×10^{-4}
12	0.0214	0.0157	0.0055	0.0023	0.0012
13	0.0295	0.0217	0.0076	0.0033	0.0016
14	0.0393	0.0291	0.0103	0.0045	0.0022
15	0.0514	0.0380	0.0136	0.0059	0.0029

Cuadro 36. Evolución de la Depresión endogámica en 15 generaciones (g), para cuatro porcentajes de selección en una población de 100 colonias.

S:	15%	20%	25%	30%
2	2.69×10^{-6}	7.87×10^{-7}	2.97×10^{-7}	1.36×10^{-7}
3	2.49×10^{-5}	7.28×10^{-6}	2.83×10^{-6}	1.29×10^{-6}
4	8.23×10^{-5}	2.46×10^{-5}	9.49×10^{-6}	4.38×10^{-6}
5	2.33×10^{-4}	7.03×10^{-5}	2.73×10^{-5}	1.26×10^{-5}
6	4.64×10^{-4}	1.39×10^{-4}	5.47×10^{-5}	2.54×10^{-5}
7	9.40×10^{-4}	2.86×10^{-4}	1.13×10^{-4}	5.24×10^{-5}
8	1.64×10^{-3}	5.04×10^{-4}	2.01×10^{-4}	9.31×10^{-5}
9	0.0027	8.48×10^{-4}	3.37×10^{-4}	1.58×10^{-4}
10	0.0042	0.0013	5.30×10^{-4}	2.49×10^{-4}
11	0.0063	0.0020	7.99×10^{-4}	3.77×10^{-4}
12	0.0090	0.0028	0.0012	5.47×10^{-4}
13	0.0124	0.0040	0.0016	7.70×10^{-4}
14	0.0168	0.0054	0.0022	0.0011
15	0.0220	0.0072	0.0029	0.0014

Cuadro 37. Evolución de la heredabilidad inicial de 30 % en quince generaciones para cuatro porcentajes de selección y cuatro tamaños de población.

S:		15%				20%			25%			30%		
g	N:	75	83	85	100	75	83/85	100	75	83/85	100	75	83/85	100
2		29.52	29.56	29.59	29.65	29.65	29.69	29.74	29.72	29.75	29.79	29.77	29.79	29.82
3		29.28	29.34	29.39	29.47	29.47	29.53	29.60	29.58	29.62	29.68	29.66	29.68	29.74
4		28.79	28.89	28.97	29.11	29.11	29.21	29.33	29.30	29.36	29.47	29.42	29.47	29.55
5		28.39	28.53	28.64	28.82	28.82	28.96	29.11	29.07	29.15	29.29	29.23	29.29	29.41
6		27.95	28.12	28.26	28.49	28.49	28.67	28.86	28.80	28.92	29.09	29.01	29.09	29.24
7		27.59	27.79	27.95	28.22	28.22	28.43	28.66	28.59	28.73	28.93	28.84	28.93	29.11
8		27.15	27.38	27.58	27.90	27.90	28.14	28.41	28.33	28.49	28.73	28.62	28.73	28.94
9		26.75	27.01	27.23	27.59	27.59	28.87	27.09	28.19	28.27	28.54	28.42	28.54	28.78
10		26.33	26.62	26.88	27.28	27.28	27.84	27.59	27.95	28.04	28.35	28.21	28.35	28.62
11		25.92	26.25	26.53	26.98	26.98	27.60	27.32	27.71	27.82	28.16	28.01	28.16	28.47
12		25.52	25.88	26.18	26.67	26.67	27.35	27.05	27.48	27.60	27.92	27.80	27.97	28.31
13		25.12	25.51	25.84	26.37	26.37	27.11	26.78	27.25	27.38	27.79	27.60	27.79	28.15
14		24.73	25.14	25.50	26.07	26.07	26.07	26.87	26.51	27.02	27.16	27.60	27.40	27.60
15		24.33	24.79	25.16	25.77	25.77	26.63	26.25	26.79	26.94	27.42	27.20	27.42	27.84
16		23.95	24.42	24.80	25.48	25.48	26.39	25.98	26.56	26.72	27.23	27.00	27.23	27.68

Cuadro 38. Evolución de la heredabilidad inicial de 37% en quince generaciones para cuatro porcentajes de selección y cuatro tamaños de población.

		15%				20%			25%			30%		
S		75	83	85	100	75	83/85	100	75	83/85	100	75	83/85	100
1		36.47	36.51	36.55	36.61	36.61	36.66	36.69	36.71	36.72	36.77	36.75	36.77	36.81
2		36.20	36.26	36.32	36.41	36.41	36.48	36.54	36.56	36.58	36.65	36.62	36.65	36.71
3		35.65	35.76	35.86	36.01	36.01	36.13	36.22	36.26	36.29	36.41	36.35	36.41	36.50
4		35.21	35.36	35.48	35.68	35.68	35.84	35.96	36.01	36.06	36.21	36.14	36.21	36.34
5		34.71	34.90	35.06	35.31	35.31	35.51	35.67	35.73	35.79	35.99	35.90	35.99	36.15
6		34.30	34.52	34.71	35.01	35.01	35.25	35.43	35.51	35.58	35.81	35.70	35.81	36.00
7		33.81	34.07	34.29	34.65	34.65	34.92	35.14	35.23	35.31	35.58	35.46	35.58	35.82
8		33.35	33.65	33.90	34.31	34.31	34.62	34.87	34.97	35.07	35.38	35.24	35.38	35.65
9		32.88	33.21	33.50	33.95	33.95	34.31	34.59	34.71	34.81	35.16	35.00	35.16	35.46
10		32.41	32.79	33.10	33.61	33.61	34.00	34.31	34.44	34.56	34.95	34.77	34.95	35.29
11		31.95	32.36	32.71	33.26	33.26	33.69	34.04	34.18	34.31	34.74	34.54	34.74	35.11
12		31.50	31.94	32.31	32.92	32.92	33.39	33.76	33.92	34.06	34.53	34.31	34.53	34.93
13		31.04	31.52	31.92	32.58	32.58	33.09	33.49	33.66	33.82	34.32	34.09	34.32	34.76
14		30.59	31.10	31.54	32.24	32.24	32.78	33.22	33.40	33.57	33.11	33.86	34.11	34.58
15		30.14	30.69	31.15	31.90	31.90	32.48	32.94	33.14	33.32	33.90	33.63	33.90	34.41

LITERATURA CITADA

- ADAMS J., ROTHMAN E.D.; KERR W.E.; PAULINO Z.L. 1977. Estimation of the number of sex alleles and queen matings from diploid male frequencies in a population of *Apis mellifera*. Genetics 86: 583-596.
- BECKER W.A. 1984. Manual of Quantitative Genetics. 4th Edition pp. 165, 167. Academic Enterprises, Pullman, Washington.
- BRÜCKNER D. 1978. Why are there inbreeding effects in haplo-diploid systems? Evolution 32(2): 456-458.
- BRÜCKNER D. 1980. Hoarding behaviour and life span of inbred, non-inbred and hybrid honeybees. J. Apic. Res. 19(1): 35-41.
- CALE G.H.; ROTHENBUHLER W.C. 1975. Genética y cría de la abeja melífera En: Dadant and Sons (Ed.). La colmena y la abeja melífera. pp. 214-216. Editorial Hemisferio Sur.
- CAJERO A. S. 1991. Avances de las acciones para el control de la abeja africana en México. Memorias V Seminario Americano de Apicultura, Guadalajara, Jal. SARH, UNA, Gob. Edo. Jal. pp. 17-20.
- COLLINS A.M. 1986. Quantitative genetics. In: Bee genetics and breeding. T.E. Editor. Academic Press Inc. pp. 290-294
- CORNUET J.M. 1980. Rapid estimation of the number of sex alleles in panmictic honey bee populations. J. Apic. Res. 19(1): 3-5.
- CORNUET J.M. 1981. Plan de sélection simplifié pour améliorer la production de miel. Bull. Tech. Apic. 8(1) 13-18
- CORNUET J.M. 1984. Reproduction génétique et sélection de l'abeille. Academie d'Agriculture de France. pp-13-24
- CORNUET J.M. 1986. Population genetics En: Rinderer T. (Ed.) Bee genetics and breeding pp. 242-246 Academic Press Inc.
- CORNUET J.M. 1987. Heritability and genetic progress for a worker character in *Apis mellifera*. J. Apic. Res. 26: 165-69.
- CORNUET J.M.; ARIES F. 1980. Number of sex alleles in a sample of honeybee colonies. Apidologie 11(1): 87-93

- CORNUET J.M.: LOUVEAUX J. 1981. 8. Aspects of genetic variability in *Apis mellifera* L. In: Biosystematics of social insects, Systematics Association special volume No.19, Howse P.E. y Clément J.L. Editores. Academic Press, London, New York. PP:85-94.
- CURRIE R.W. 1987. The biology and behaviour of drones. Bee World 68: 129-143.
- CHEVALET Cl.; CORNUET J.M. 1982a. Etude théorique sur la sélection du caractère "production de miel" chez l'abeille I. Modèle génétique et statistique. Apidologie 13:39-65.
- CHEVALET Cl.; CORNUET J.M. 1982b. Evolution de la consanguinité dans une population d'abeilles. Apidologie 13:157-168.
- FALCONER D.S. 1986. Introducción a la genética cuantitativa. Editorial CECSA. 384 p.
- FREE J.B.: FERGUSON A.W.: SIMPKINS J.R. 1989. The effect of different periods of brood isolation on subsequent brood-cell visits by worker honeybees (*Apis mellifera* L.). J. Apic. Res. 28(1): 22-25.
- GARCIA E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía UNAM, México, 252 p.
- GARCIA P.T.B. 1994. Utilización de Registros para el mejoramiento genético de *Apis mellifera* XVII Simposium de Ganadería Tropical: Retos actuales de la porcicultura tropical; Temas selectos de apicultura. INIFAP, SARH, Campo Experimental "La Posta".pp. 53-60.
- GONZALEZ C.L.A. 1990. Importancia de la participación de las organizaciones apícolas en las acciones de control de la abeja africana. Memorias 3er. Seminario Americano de Apicultura, Acapulco, Gro.
- HARBO J.R. 1974. A Technique for handling stored semen of honey bees. Ann. Entomol. Soc. Am. Vol.67(2):191-194
- HARBO J.R. 1990. Artificial mixing of spermatozoa from honeybees and evidence for sperm competition. J. Apic. Res. 29(3):151-158.
- HARBO J.R.; RINDERER T.E. (s.f.) Breeding and genetics of honey bees. Agriculture Handbook 335, US Department of Agriculture.
- HARBO, J.R.; SZABO T.I. 1984. A comparison of Instrumentally inseminated and naturally mated queens. J. Apic. Res. 23:31- 36.

- HILLESHEIM E., MORITZ R.F.A. 1987. Genetic variance of physiological characters in the cape honeybee. J. Apic. Res. 26(1): 30-36
- INFANTE G. S.; ZARATE D. G. 1984. Métodos estadísticos Editorial Trillas. pp.
- JEAN-PROST P. 1982. L'Apiculture: Connaitre L'abeille, conduire le rucher. Editions JB Bailliere.
- KAFTANOGLU O.; PENG Y-S. 1980. A Washing technique for collection of honeybee semen. J. Apic. Res. 19:205-211.
- KERR W.E. 1967. Multiple alleles and genetic load in bees. J. Apic. Res. 6(2): 61-64.
- KIMURA M., CROW J.F. 1964. The Number of alleles that can be maintained in a finite population. Genetics 49: 725-738.
- KOENIGER G. 1986. Reproduction and mating behaviour. En: Rinderer T. (Ed.). Bee genetics and breeding. Academic Press Inc. pp. 267.
- LAIDLAW H.H. Jr. 1958. Organization and operation of a bee breeding program. Proc. 10th Int. Cong. Entomol. 4: 1067-1078.
- LOUVEAUX J., ALBISETTI M., DELANGUE M., THEURKAUFF M. 1966. Les modalités de l'adaptation des abeilles (*Apis mellifica* L.) au milieu naturel. Ann. Abeille 9(4):323-350.
- MILNE C.P. 1985. An Estimate of the heritability of worker longevity or length of life in the honeybee. J. Apic. Res. 24(3):140-143.
- MORITZ R.F.A. 1981. Der Einfluss der Inzucht auf die Fitness der Drohnen von *Apis mellifera carnica* Apidologie 12 (1): 41-55
- MORITZ R.F.A. 1982a. Maternale Effekte bei der Honigbiene (*Apis mellifera* L.). Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. 99. 139-148.
- MORITZ R.F.A. 1982b. Inzuchteffekte auf den Stoffwechsel von Drohnen (*Apis mellifera carnica*). Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. (99):69-80.
- MORITZ R.F.A. 1983. Homogeneous mixing of honeybee semen by centrifugation. J. Apic. Res. 22:249-255.
- MORITZ R.F.A. 1984. Selection in small populations of the honeybee (*Apis mellifera* L.) Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. 101: 394-400.

- MORITZ R.F.A. 1985. Estimating heritabilities of worker characters: A new approach using laying workers of the Cape honeybee (*Apis mellifera capensis* Esch.).
- MORITZ R.F.A. 1986a. Comparison of within-family and mass selection in honeybee populations. J. Apic. Res. 25: 146-153.
- MORITZ R.F.A. 1986b. Estimating the genetic variance of group characters: Social behaviour of honeybees (*Apis mellifera* L.) Theor. Appl. Genet. 72: 513-517.
- MORITZ R.F.A. 1986c. The origin of inbreeding depression in honeybees. Bee Wld 67(4):157-163.
- MORITZ R.F.A. 1986d. Intracolony worker relationship and sperm competition in the honeybee (*Apis mellifera* L.) Experientia 42, Birkhäuser Verlag. CH-4010 Basel/Switzerland pp.445-448.
- MORITZ R.F.A. 1989. Colony level and within colony level selection in honeybees. Behav. Ecol. Sociobiol. 25: 437-444.
- MORITZ R.F.A. SOUTHWICK E.E., HARBO J. 1987. Genetic analysis of defensive behaviour of honeybee colonies (*Apis mellifera* L.) in a field test. Apidologie 18: 27-42.
- MORITZ R.F.A., HILLESHEIM E, 1989. Genotypic intragroup variance and hoarding behaviour in honeybees (*Apis mellifera* L.). Apidologie 20: 383-398.
- OLDROY B.P., MORAN C., NICHOLAS F.W. 1985. Diallel crosses of honeybees 1. A genetic analysis of honey production using a fixed effects model. J. Apic. Res. 24(4):243-249.
- OLEA F. M. 1987. Análisis estructural de la apicultura mexicana 1980-1986. enfoque técnico-económico. Tesis profesional Lic. en Econ. UNAM
- PAGE R.E.; MARKS R.W. 1982. The population genetics of sex determination in honeybees: Random mating in closed populations. Heredity 48 (2): 263-270.
- PAGE R.E.; LAIDLAW H.H. 1982. Closed population honeybee breeding 1. Population genetics of sex determination. J. Apic. Res. 21: 30-37.
- PAGE R.; LAIDLAW H.H.; ERICKSON E.H. 1983. Closed population honeybee breeding 3. The distribution of sex alleles with gyne supersedure. J. Apic. Res. 22: 184-190.
- PAGE R.; LAIDLAW H.H.; ERICKSON E.H. 1985 Closed population honeybee breeding 4. The distribution of sex alleles with top crossing. J. Apic. Res. 24: 38-42.

- PAMILO P. 1986. Effect of supersedure breeding programs on the sex alleles of the honeybee. *J. Apic. Res.* 25(1):44-48.
- PECHHACKER H. 1985a. Vereinfachung der Leistungsbewertung in der Praxisorientierten Zuchtauslese. *Apidologie* 16(1):31-38.
- PECHHACKER H. 1985b. Leistungsvergleich von Bienenvölkern Selektierter und nicht Selektierter Herkunft. *Apidologie* 16(1):39-46.
- RINDERER T.E. 1977. Measuring the heritability of characters of honeybees. *J. Apic. Res.* 16:95-98.
- RINDERER T. E. 1986a. Bee genetics and breeding. Academic Press. 425 p.
- RINDERER T.E. 1986b. Selection. In: Bee genetics and breeding. Rinderer T.E. (Ed.) Academic Press Inc. pp. 317-318.
- SARH 1986. La abeja africana. Boletín técnico No.2 del Programa Nacional para el Control de la Abeja Africana. México.
- SPIVAK M.; FLETCHER D.J.C.; BREED M.D. 1991. The "African" honeybee. Westview Press Boulder, San Francisco, Oxford. 250 p.
- SOLLER M.; BAR-COHEN R. 1967. Some observations on the heritability and genetic correlation between honey production and brood area in the honeybee. *J. Apic. Res.* 6:37-43. USDA FAS (1988) Honey market spotlight: México. *Am. Bee J.* 128:12-13.
- WOYKE J. 1963. Rearing and viability of diploid drone larvae. *J. Apic. Res.* 2:77-84.
- WOYKE J. 1965. Genetic proof of the origin of drones from fertilized eggs of the honeybee *J. Apic. Res.* 4:7-11
- WOYKE J. 1976. Population genetic studies on sex alleles in the honeybee using the example of the Kangaroo Island bee sanctuary. *J. Apic. Res.* 15(3/4): 105-123.
- WOYKE J. 1977. Cannibalism and brood-rearing efficiency in the honeybee. *J. Apic. Res.* 16(2):84-94.
- WOYKE J. 1980. Effect of sex allele homo-heterozygosity on honeybee colony population and their honey production I. Favourable development conditions and unrestricted queens. *J. Apic. Res.* 19:51-63.

- WOYKE J. 1981. Effect of sex allele homo-heterozygosity on honeybee colony populations and their honey production II. Unfavourable development conditions and restricted queens. J. Apic. Res. 20:148-155.
- WOYKE J. 1983. Dynamics of entry of spermatozoa into the spermatheca of instrumentally inseminated queen honeybees J. Apic. Res. 22(3): 150-154.
- WOYKE J. 1986. Sex determination. En: Rinderer T. (Ed.). Bee genetics and breeding. Academic Press Inc.
- WOYKE J. 1989. Brood survival in productive bee apiaries in Australia as a test for breeding honeybees in closed populations. J. Apic. Res. 27(1):30-34.
- YOKOYAMA S., NEI M. 1979. Population dynamics of sex-determining alleles in honey bees and self-incompatibility alleles in plants. Genetics 91: 609-62

