

Partenogenesis Arrenotoquia y Telitoquia en las colmenas

Por: Orlando Valega
Correo: valegaorlando@gmail.com

Introduccion:

Partenogenesis Mito sobre el zángano

Partenogenesis Arrenotoquia en las Obreras Ponedoras

1º Las Obreras Ponedoras por orfandad:

2º - Rivalidad reproductiva de las obreras

3º -Partenogenesis Telitoquia (Thelytoky) :

Partenogenesis Telitoquia (Thelytoky) en la abeja del Cabo

Thelytoky en Apis más ampliamente

Partenogenesis Telitoquia (Thelytoky) ; La cepa LUS Thelytoky:

Introduccion:

En general, en *Apis mellifera*, las reinas y las obreras son hembras diploides y los zánganos (machos) nacen de un ovulo por partenogénesis y son haploides. También, por lo general solo las reinas son reproductoras y las obreras son estériles. Digo por lo general, porque en todo hay excepciones. En todas las colmenas siempre hay algunas obreras que desarrollan sus ovarios y ovopositan óvulos que luego se transforman en zanganitos aptos para volar a fecundar alguna reina. Este fenómeno carece de relevancia porque son pocas las obreras ponedoras en presencia de la reina y sus óvulos son destruidos por otras obreras que patrullan como si fueran policías. Pero en caso de que muera la reina, entonces si que varias obreras desarrollan sus ovarios para ovopositar óvulos que por partenogénesis nacen machos (zánganos)

A la partenogénesis que da origen a estos zanganos se denomina Partenogenesis arrenotoquia. Pero hay otros casos, no tan comunes, en los que los óvulos puestos por las obreras nacen hembras diploides. El caso mas conocido y estudiado es el de la abeja del Cabo; *Apis mellifera capensis*. A este fenómeno se lo denomina Partenogenesis Telitoquia, mas conocida por "Telytoky"

Si bien el caso mas conocido y contundente se da en la abeja del cabo, en otras razas hay casos muy aislados y de un muy bajo porcentaje de incidencia. El caso mas conocido es el de la abeja LUS, cepa descubierta en estados Unidos, a partir de abejas *Apis mellifera* de raza europeas, Arrenotoquias.

Las abejas melíferas son haplodiploides. Las hembras diploides normalmente se producen sexualmente, a partir de óvulos fertilizados, mientras que los machos haploides se desarrollan a partir de óvulos no fertilizados a través de la **partenogénesis (arrhenotokous)**. Tanto las reinas como las obreras son capaces de poner huevos sin fertilizar destinados a los machos, aunque en la mayoría de las circunstancias las obreras rara vez utilizan esta habilidad (Visscher 1989; Winston 1991; pero ver; Barron et al. 2001).

La partenogénesis Telitoquia (Thelytoky): Es una vía de desarrollo alternativa para el óvulo no fertilizado, que da como resultado la producción de una descendencia hembra diploide.

Partenogenesis Arrenotoquia tipo de partenogénesis en la cual la progenie masculina es partenogenética y la femenina es por reproducción sexual. Se da en la vasta mayoría de [Hymenoptera](#). Es el caso de todas las subespecies de *Apis mellifera*, excepto *Apis mellifera capensis*

Partenogenesis Telitoquia tipo de partenogénesis en la cual la progenie es femenina. Caso de parasitismo de *Apis mellifera capensis* sobre *Apis mellifera scutellata*

Partenogenesis Mitos sobre el zángano:

La partenogénesis (del idioma griego παρθένος parthenos = virgen + γένεσις genesis = generación) es una forma de reproducción asexual por hembras no fecundadas, que se da con cierta frecuencia en insectos, anfibios y reptiles. **Fue Jan Dzierzon quien primero descubrió la partenogénesis en los zánganos.** Puede también considerarse como reproducción asexual o como sexual mono-gamética, puesto que interviene en ella una célula sexual o gameto.

Gameto: En Biología, los gametos (del griego Gameto, cónyuge) son cada una de las células sexuales. Los órganos que producen los gametos se llaman gónadas. La hembra produce los óvulos y el macho los espermatozoides mitad de los cromosomas necesitados para producir a una abeja obrera a una reina.

Segregación: Una de las maneras en que la meiosis produce variación genética, es a través de las diferentes formas que los cromosomas maternal y paternal son combinados en las células hijas. Sucede al clasificar al azar de los cromosomas apareados para producir gametos. En la mayoría de los animales, la segregación ocurre en los ovarios y en los testículos. En las abejas, la segregación ocurre solamente en los ovarios de las reinas. Por lo tanto, en las abejas, todos los nuevos gametos se originan de una reina. Decimos "nuevos" gametos porque los zánganos propagan solamente gametos existentes.

Los zánganos entonces tienen dos funciones reproductivas:

- ▶ **Primero:** Convierten y extienden el gameto femenino de la reina en cerca de 10 millones de gametos masculinos idénticos (espermias).
- ▶ **En segundo lugar,** sirven como vehículo para mover los gametos propagados a la reina (en el acto del acoplamiento).

En la reproducción de la abeja, entonces, la progenie femenina recibe un gameto de la reina que produjo el huevo y el otro gameto de otra reina (vía la conversión del zángano del gameto a una célula de la esperma).

Como se sabe, las hembras de las abejas -reinas y obreras- nacen de un huevo, que es la unión de un óvulo de la reina con un espermatozoide de uno de los 10 a 15 zánganos que se aparearon con esa reina. En tanto que los zánganos nacen de los óvulos de la reina, esto significa que la reina produce zánganos sin necesidad de aparearse. Esta particularidad del sistema reproductivo de las abejas se denominó PARTENOGENESIS en 1845 cuando Dzierzon describe por primera vez el fenómeno. En 1986 el brillante apicultor uruguayo Samuel de León del Río, lo rebautizó como TELIGENESIS, en su muy interesante libro "He aquí las abejas" (Editorial Hemisferio Sur), y nos ayudó a comprender que los zánganos de una colmena son medios hermanos de la reina que puso el óvulo de donde nacieron, y no sus hijos como la teoría de la partenogénesis establecía.

Existen muchos mitos acerca del zángano. Siempre se afirmó que el zángano era hijo de la reina, cuando la realidad es que genéticamente es medio hermano de la reina, pues parte de una unidad biológica a la que mal se ha hecho en denominar huevo, ya que para que fuese un huevo debería contener la información genética de dos progenitores y en realidad es un óvulo formado a partir de una meiosis de las células

de la reina.

Por esa razón es incorrecto decir que el zángano nace de un huevo infecundo porque en realidad ni es un huevo ni es infecundo. Podríamos llamarla MADRE HERMANA

Para poder entender esto, puede citarse el caso de la mosca de la fruta o *Ceratitis capitata*. Esta mosca es combatida criando machos en cautiverio a los que se esteriliza en laboratorios para que luego al ser liberados fecunden a las hembras. Como los machos no tendrán semen al fecundar las hembras, éstas pondrán huevos que jamás incubarán por falta de uno de los gametos.

Si este mismo proceso se efectuara con las abejas y se esterilizaran los zánganos, ellas igualmente pondrían "huevos" que originarían machos.

Otro de los mitos existentes es el de afirmar que los zánganos serán todos iguales a su "madre hermana" cuando en realidad lo que sucede es lo contrario, pues la célula que origina al macho, ese óvulo hasta ahora llamado huevo infecundo, surge por una meiosis celular de la reina, es decir que de los 32 cromosomas apareados que forman el genoma de la reina sólo 16 pasarán al zángano.

,Partenogenesis Arrenotoquia en las Obreras Ponedoras

Se pueden dar distintas circunstancias para que una abeja obrera desarrolle sus ovarios y ovoposite como si fuera una reina, en realidad, por lo general, en falsa reina.

1º- Las Obreras Ponedoras por orfandad: La situación más elocuente y conocida se da en el caso de que la colmena pierda su reina y ya no tenga cría abierta.

2º- Rivalidad reproductiva de las obreras. En una colmena normal siempre hay alguna obrera que busca competir con la reina y desarrolla sus ovarios ovopositando en celdillas de obrera, pero como no fue fertilizada por los zánganos, coloca óvulos que por partenogénesis se transforman en zánganos. Este caso es muy poco visto porque las obreras patrullan los panales en busca de huevos consanguíneos y óvulos de obrera para comérselos, provocando lo que se conoce como cría salteada.

3º - Partenogenesis Telitokia (Telytoky) Pero hay otros casos, no tan comunes, en los que los ovulos puestos por las obreras nacen hembras diploides. El caso más conocido y estudiado es el de la abeja del Cabo; *Apis mellifera capensis*. A este fenómeno se lo denomina Partenogenesis Telitokia, más conocida por "Telytoky"

Si bien el caso más conocido y contundente se da en la abeja del cabo, en otras razas hay casos muy aislados y de un muy bajo porcentaje de incidencia. El caso más conocido es el de la abeja LUS, cepa descubierta en estados Unidos, a partir de abejas *Apis mellifera* de raza europeas, Arrenotoquias.

1º Las Obreras Ponedoras por orfandad:

¿Por qué una obrera se transforma en falsa reina?

¡Siempre, la naturaleza es sabia!. Una pequeña plantita desnutrida, esmirriada, con apenas un par de hojas, es capaz de dar una flor para reproducirse y perpetuar la especie. En las abejas pasa algo parecido, en el caso de las obreras ponedoras, ante la imposibilidad de criar otra reina y así continuar con el ciclo normal de vida, una obrera desarrolla el ovario y comienza a poner huevos infecundos que se

transformarán en zánganos. No puede continuar con una vida normal pero hace un último intento de perpetuar la especie por medio de los zánganos. En condiciones naturales y sin la intervención del hombre es muy difícil que una colmena llegue a la situación desesperada de criar zánganos mediante las obreras ponedoras. Si la reina envejece o ya no rinde, la colmena la renueva sin eliminar la soberana decadente, conviven la nueva con la vieja hasta que queda solamente la nueva. Cuando enjambra llega a producir en muchos casos varias reinas con sendos enjambres, y en situaciones muy traumáticas solamente llega al extremo de criar obreras ponedoras. Si llega a morir la reina en forma súbita, cría celdas reales que volverán a reponer a la soberana, y si ésta es atrapada por un pájaro o se extravía o no logra fecundarse por cuestiones climáticas, recién allí, al no disponer de larvas aptas para transformarse en reinas, se desarrollan los ovarios de una obrera y comienza el principio del final de la colmena, pero la vida continúa en las crías que den los zánganos de la colmena en extinción.

El apicultor casi siempre es el responsable de que la colmena llegue al extremo de tener que criar zánganos como última oportunidad de perpetuar la especie. El apicultor que siempre piensa que está criando un animalito doméstico indefenso que si no lo atiende no prospera y que depende del mayor o menor suministro artificial de alimento chatarra que le provee. El apicultor que revisa una y otra vez la colmena matando sin querer en muchos casos en forma directa a la reina joven que aún no inició la postura o provocando que las abejas maten a su nueva y flamante soberana ya que esta es asustadiza y ante la menor perturbación de la colmena libera feromonas de alarma que son interpretadas por las abejas pecoreadoras como una agresión y en su defensa, matan a su propia soberana por asfixia.

Si el apicultor mata sin querer a la reina y hay postura y larvas jóvenes, la colmena intenta reponerla criando celdas reales de emergencia, pero el afán por cuidar de la colmena hace que en pocos días el apicultor abra la colmena ya sea para alimentar, mover cuadros bloqueados y vaya a saber por cuantos motivos más. En cualquiera de esas revisiones provoca la muerte por asfixia de la nueva reina. En este caso ya no hay larvas jóvenes como para volver a empezar y la colmena comienza el final del camino criando obreras ponedoras para salvar al menos la continuidad de la especie. Es común que por revisar con frecuencia, cuando hacemos núcleos, terminemos con un montón de zanganitos.

Veamos un poco de teoría:

La reina y las larvas liberan feromonas que inhiben el desarrollo de los ovarios de las obreras, pero una vez que desaparece la reina y con ella las feromonas reales y son operculadas las celdillas de las larvas y faltan también las feromonas larvarias; una o más obreras comienzan a desarrollar los ovarios y en poco tiempo ponen huevos sin fecundar que dan origen a los zanganitos tan característicos de las colmenas zanganeras. Una vez que la colmena tiene una reinita falsa o obrera ponedora ya no es posible colocar otra celda real porque las obreras ponedoras liberan feromonas reales que impulsan a las demás obreras a destruir todas las celdas reales.

Es por eso que debemos revisar lo menos posible la cámara de cría y cuando hacemos núcleos utilizar cría abierta con postura reciente y larvas jóvenes para evitar por mayor tiempo el desarrollo de los ovarios de las obreras. Es conveniente utilizar

solo nodrizas ya que no son agresivas y no agraden a la reina por mas que se asuste. Después de la revisión a los dos días para comprobar que la reina nació y en caso contrario, reponer la celda, ya no es conveniente revisar el núcleo hasta que hayan pasado al menos 30 días de postura de la nueva soberana, momento en que llega a su primer estado de madurez y serenidad.

Cómo influye la raza:

Se descubrió que en las razas europeas las obreras tardan unas tres semanas en desarrollar los ovarios después de que desaparece la reina y sin embargo en las abejas africanas apenas en una semana ya las obreras pueden tener desarrollados los ovarios y lograr poner ovulitos viables. Esta habilidad de las abejas africanas es la responsable de dificultar muchísimo la obtención de híbridos de dichas abejas ya que muy temprano, a pocos días de haberse quedado huérfana la colmena, ya hay olor a feromonas de reina, liberada por las obreras ponedoras, lo que hace imposible el injerto de una celda real o la introducción de una reina.

¿Cómo se reconoce en sus comienzos a una colmena con obreras ponedoras?

Dejando de lado las definiciones, el debate en cuestión se refiere a las colmena que han perdido su reina y no la han podido recuperar provocando la aparición de obreras ponedoras. Es cierto que las reinas jóvenes a veces ponen más de un huevo en cada celda pero lo hacen en plancha, en gran parte del panal y los huevos son depositados al fondo de la celdilla. En ocasiones una reina nueva que por razones variadas no pudo fecundarse coloca óvulos en grandes cantidades en celdillas de obrera llenando a veces varios panales pero la postura es en plancha, es decir cubren mucha superficie. También es cierto que puede ocurrir que una reina fecundada coloque una gran cantidad de postura en plancha de zánganos, que se diferencian de los zanganitos de la obrera ponedora, por ser colocados en celdas para zánganos y los de la obrera ponedora, son colocados en cualquier tipo de celdas. La postura de una obrera ponedora se puede detectar apenas iniciada la misma por las siguientes características:

- 1) La postura de varios huevos en una celda de obrera o de zángano,
- 2) Postura en una parte reducida y bien definida del panal.
- 3) Los huevos son colocados pegados a la pared de la celda por no poder alcanzar el fondo con su corto abdomen.
- 4) Se percibe un estado de excitación muy particular en la colmena.
- 5) Acumula polen en exceso.
- 6) Un poco mas tarde aparecen falsas celdas reales largas a semejanza de dedos que contienen una larva de zángano y gran cantidad de jalea real.
- 7) Se ven como unos cráteres llenos de jalea real.
- 8) Cuando el proceso ya está muy avanzado se ven las celdas de obrera con opérculos redondeados típicos de los de zánganos. En una palabra, Una colmena con obrera ponedora, a la que corrientemente llamamos zanganera, es muy fácil de identificar, casi que sin abrir la colmena se puede percibir el desorden y desequilibrio de una colmena zanganera con obrera ponedora.

2º - Rivalidad reproductiva de las obreras

Las franjas del nido

Cuando las poblaciones son grandes y el nido está físicamente extendido, la distribución de feromonas se reduce en los bordes exteriores, simplemente debido a la distancia de la reina y la cría, así como al área más grande de la periferia exterior del nido. Esto da lugar a una condición de supresión reducida de la producción de ovarios, pero no tan grave como en el caso sin reina. Da lugar a un aumento de los huevos puestos por los trabajadores, pero la cantidad de zánganos que surgen de ellos es una fracción muy pequeña de los que se ponen. La "vigilancia de los trabajadores" es el mecanismo que hace que los trabajadores adultos coman huevos "puestos por los trabajadores", que son identificados por otros trabajadores. [5] Se especula que los huevos que pone la reina normal están marcados con una feromona producida por la reina, que se recubre sobre los huevos cuando pasan sobre la vaina de la picadura. [6] Se cree que los huevos puestos por los trabajadores carecen de esta feromona y, por lo tanto, son identificados como tales y los trabajadores los comen. [7]

Se ha sugerido que la agresión hacia los trabajadores con ovarios activados es otro mecanismo potencial de vigilancia de los trabajadores, pero no estoy seguro de si esto se aplica a los trabajadores que son sacados de las celdas cuando intentan poner un óvulo o si la agresión va más allá y resulta en el trabajadora fértil dañada o picada.

David Cuhsmán

Feromonas de la glándula de Dufour

Una de las principales teorías exploradas es el papel de la secreción de la glándula de Dufour como una feromona marcadora de huevos específica de la casta aplicada por la reina durante la deposición, lo que podría permitir a las obreras distinguir entre huevos puestos por la reina o por la obrera (Ratnieks 1988; Ratnieks y Visscher 1989). El reconocimiento de los huevos es fundamental para el mecanismo de vigilancia de las obreras, mediante el cual las obreras matan los huevos puestos por sus compañeras de trabajo, pero dejan los huevos puestos por la reina (un pequeño porcentaje de obreras pone huevos incluso en presencia de la reina) (Ratnieks 1993) Jay Smith ya describía de la presencia en la colmena de pseudo reinas que competían con las reinas. Ratnieks 1993 manifiesta que a pesar de tener reina la colonia algunas obreras pretenden competir con la reina poniendo ovulitos que son destruidos por otras obreras.

Cuanto mas obreras ponedoras tenga una colonia mayor será la cría despereja a semejanza de la cría salteada por consanguinidad

Cuanto mas vieja o mal fecundada sea una reina menos puede competir con las obreras ponedoras y mas salteada se presentará la cría.

También influye la alimentación desde que son larvas

Las abejas en todas las etapas del desarrollo, **Desde una obrera hasta la mejor de las reinas**

Muchos parecen pensar que hay una marcada división entre obrera y reina. Parece que creen que la abeja es una obrera perfecta o una reina perfecta. Creo que soy el primero en señalar que las abejas pueden criarse en todas las etapas, desde una obrera hasta una reina perfecta. Estas etapas se deben a la cantidad de jalea real que recibe la larva en crecimiento. Estas diferentes etapas no solo son provocadas por el tipo de alimento que recibe la larva, sino que, no se olvide, por la cantidad que recibe. En nuestro trabajo hemos observado a las abejas en muchas etapas como se indicó anteriormente.

1°-En varios casos hemos observado una abeja como una obrera, pero con un abdomen más puntiagudo con un color amarillo como el de una virgen. Tal abeja permanece en la colonia y actúa como una obrera y de ninguna manera interfiere con la celda para reina que se le da o con la virgen cuando emerge. Si una abeja de este tipo va o no a los campos o realiza algún trabajo útil sobre la colmena nunca he podido determinar.

2°-Luego hay una abeja unos pasos por encima de eso, que es la abeja más despreciable que jamás haya existido. Es similar a la abeja que acabamos de describir, pero un poco más grande y más como una reina, pero una muy pequeña no la notaría aunque esté a la vista. Ella derribará las celdas para reina tan rápido como las das. Lo que la convierte en una plaga es el hecho de que ocurre tan poco que no la buscas, sino que intentas encontrar una virgen normal.

No sé de dónde vuela una abeja así para aparearse, porque cuando finalmente la veo, ella nunca tiene una oportunidad.

3°-Una abeja, unos pocos pasos por encima de la descrita, vuela para aparearse pero nunca vuelve.

4°-La abeja que está encima de las moscas y parejas que se acaban de mencionar, regresa, pone unos pocos huevos y es reemplazada. Los criadores envían demasiadas de estas reinas utilizando el método de injerto.

5°-Una reina superior a la última puede permanecer en la colmena y reposar con moderación, perdiendo así un cultivo de miel y muere en invierno o se sustituye a principios de la próxima primavera.

6°-Luego están las reinas desde aquí hasta la reina completamente desarrollada que mantiene a la colmena llena de abejas obreras que producen una cosecha abundante de miel.

La primera abeja mencionada se cría en una celda de una obrera, mientras que la siguiente se cría en una celda pequeña que a menudo se puede confundir con una celda de un zángano. Extracto del libro: Mejores reinas por Jay Smith Derechos de autor, 1949 por Jay Smith

Viabilidad de los huevos y vigilancia de los trabajadores en las abejas melíferas

[Christian W. W. Pirk](#),[†] [Peter Neumann](#),^{‡§} [Randall Hepburn](#),[§] [Robin F. A. Moritz](#),[‡] and [Jürgen Tautz](#)^{*}

Author information Article notes Copyright and License information [Disclaimer](#) [Proc Natl Acad Sci U S A](#). 2004 Jun 8; 101(23): 8649–8651. Published online 2004 May 28. doi: [10.1073/pnas.0402506101](https://doi.org/10.1073/pnas.0402506101)

Resumen:

En muchas especies de himenópteros sociales, los trabajadores no apareados pueden poner huevos que producirán machos por partenogénesis. Sin embargo, en las colonias de abejas melíferas con reinas (*Apis mellifera*), la reproducción de las obreras es baja. Un posible mecanismo de esta diferencia es la vigilancia de los trabajadores, la eliminación de los huevos puestos por los trabajadores, por otros trabajadores. Este comportamiento puede evolucionar en especies en las que las reinas se aparean de forma múltiple, donde las obreras están más relacionadas con los hijos de su madre que con las de sus hermanas. Otro posible mecanismo del bajo nivel de reproducción de las obreras es que los huevos de las obreras son menos viables que los huevos de las reinas. Demostramos que esta diferencia de calidad es el caso de las abejas melíferas.

La reproducción de las obreras es baja en las colonias de abejas melíferas (*Apis mellifera*) con reina, porque un conjunto de feromonas derivadas de la reina y la cría inhibe el desarrollo ovárico en las obreras. Además, los trabajadores con ovarios desarrollados son atacados por otros trabajadores. Sin embargo, una proporción considerable (~ 4%) de los trabajadores pueden tener ovarios funcionales y pueden

poner un número sustancial (7%) de óvulos masculinos. Por lo tanto, un factor crucial que restringe la reproducción exitosa de los trabajadores en las abejas melíferas parece ser la remoción de los huevos puestos por los trabajadores, por otros trabajadores (vigilancia de los trabajadores). La vigilancia obrera ha sido el foco de muchos estudios teóricos y empíricos en una amplia gama de especies de himenópteros sociales. Este comportamiento se considera adaptativo en especies en las que las reinas se aparean se multiplican, lo que hace que las obreras estén en promedio más relacionadas con los hijos de la reina que con los hijos de otras obreras.

Se ha postulado que las abejas melíferas reinas marcan sus huevos con una etiqueta feromonal específica de la reina, lo que proporciona la pista inmediata para la discriminación de las trabajadoras entre los huevos puestos por la reina y los huevos puestos por la trabajadora. Sin embargo, aún no se ha identificado ni la fuente ni la naturaleza química de esta etiqueta postulada. Por el contrario, la eliminación de las crías enfermas y muertas por parte de los trabajadores (comportamiento higiénico) se comprende mejor. Los trabajadores eliminan las crías muertas a las pocas horas de la muerte, un factor importante para resistir las enfermedades. Si hay una alta tasa de mortalidad en los huevos puestos por las trabajadoras, esto solo explicaría plausiblemente la remoción de los huevos puestos por las trabajadoras.

Examinamos la viabilidad relativa de los huevos machos puestos por reinas y puestos por obreras in vivo en nidos de cría naturales de colonias de abejas melíferas. También comparamos nuestros datos de viabilidad con los datos de remoción de huevos machos puestos por reinas y puestos por obreros, en las mismas colonias. Los datos muestran una correspondencia sorprendente entre la viabilidad de los huevos y la remoción de huevos, lo que sugiere que el comportamiento higiénico puede ser el factor principal que impulsa la remoción de los huevos puestos por los trabajadores.

Discusión:

Nuestros datos apoyan firmemente los hallazgos anteriores de baja viabilidad de los huevos puestos por los trabajadores en la abeja melífera. Las diferencias de casta entre reinas y obreras pueden ser la base de las obvias diferencias en la viabilidad de los huevos. Las reinas de las abejas melíferas se alimentan mucho más ampliamente con una dieta rica en proteínas que las obreras ponedoras, y se ha demostrado que una mayor ingesta de proteínas mejora significativamente el desarrollo embrionario en las abejas melíferas. La diferencia en la dieta también podría resultar en diferencias en la capacidad de los huevos para resistir la deshidratación y, por lo tanto, en la viabilidad. El desarrollo ovárico en las reinas es muy superior al de las obreras ponedoras y también puede fomentar una alta viabilidad de los óvulos. Además, a diferencia de las reinas, las obreras suelen mostrar una ovoposición imperfecta, lo que quizás daña los huevos. No podemos excluir la probabilidad de que algunas abejas obreras pongan huevos que no se desarrollan, similares a los huevos tróficos comunes a otras especies de insectos sociales. En ambos casos, esto daría lugar a huevos no viables.

A la luz de la viabilidad diferencial entre los huevos de reinas y los huevos puestos por obreras, argumentamos que la explicación más parsimoniosa de los bajos niveles de reproducción de obreras en las colonias de abejas melíferas de reinas es el comportamiento higiénico de las obreras. De hecho, hay otras descripciones claras del fenómeno de la "vigilancia del trabajador" cuando no hay beneficios de parentesco involucrados, por ejemplo, en la abeja melífera del Cabo, donde los trabajadores ponedores producen descendencia femenina clonal, o cuando solo ocurren apareamientos únicos (*Diacamma* sp.) Obviamente, otros factores además de la estructura de parentesco de la colonia pueden gobernar la reproducción de los trabajadores en una amplia variedad de especies de insectos sociales.

No deseamos ni podemos excluir la existencia de una posible feromona marcadora de huevos de abeja reina que actúa como una señal honesta de la fertilidad de la reina, lo que facilitaría la eliminación de los huevos puestos por obreras. Tal señal podría mejorar la eficiencia de la colonia con respecto tanto a la higiene como a la producción de machos. Sin embargo, para lograr una eliminación eficiente de los huevos puestos por los trabajadores en una colonia de abejas melíferas, parece ser suficiente que un trabajador de las abejas melíferas simplemente discrimine entre huevos muertos y vivos. **Egg viability and worker policing in honey bees**

3º Partenogenesis Telitoquia (Thelytoky) : En la abeja del cabo; *Apis mellifera capensis*, es común que algunas obreras desarrollen completamente los ovarios y ovopositen óvulos que por un proceso biológico muy raro terminan siendo hembras (obreras o reinas). Este fenómeno es conocido como Thelytoky.

El Thelytoky se da muy raramente en las otras razas de *Apis mellifera*, pero ocurre, especialmente en casos en que se hace muy difícil la fertilización de las reinas por climas muy desfavorables.

Thelytoky en las abejas Melíferas (Thelytoky in the honey bee) Frances Goudie, Benjamin Oldroyd HAL Id: hal-01234740 <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01234740> Submitted on 27 Nov 2015

INTRODUCCIÓN

En la imagen típica de una colonia de abejas melíferas (*Apis mellifera*), la reina, y solo la reina, pone huevos. Si elige fertilizar un óvulo con espermatozoides almacenados, se desarrolla como una hija diploide, una futura reina o trabajadora. Alternativamente, si la reina pone un huevo sin fertilizar, se convierte en un macho haploide, un zángano que eventualmente volará e intentará aparearse con reinas vírgenes de otras colonias.

Sin embargo, incluso las colonias de abejas melíferas que se comportan mejor pueden tener sucesos nefastos debajo de la superficie. Aquí, revisamos una de las formas más fascinantes en las que la realidad difiere de la apariencia exterior: la producción asexual de hembras diploides a través de la partenogénesis thelytokous. Se discuten las consecuencias fisiológicas, evolutivas y sociales de thelytoky en la subespecie en la que mejor se caracteriza, la abeja melífera del Cabo, *Apis mellifera capensis* (en adelante, *Capensis*). Analizamos además la posibilidad de thelytoky en otras especies y subespecies de abejas melíferas, y exploramos cómo puede haber evolucionado thelytoky en las abejas melíferas.

Las abejas melíferas son haplodiploides. Las hembras diploides normalmente se producen sexualmente, a partir de óvulos fertilizados, mientras que los machos haploides se desarrollan a partir de óvulos no fertilizados a través de partenogénesis (arrhenotokous). Tanto las reinas como las obreras son capaces de poner huevos sin fertilizar destinados a los machos, aunque en la mayoría de las circunstancias las obreras rara vez utilizan esta habilidad (Visscher 1989; Winston 1991; pero ver; Barron et al. 2001).

La partenogénesis Telitoquia (Thelytoky); Es una vía de desarrollo alternativa para el óvulo no fertilizado, que da como resultado la producción de una descendencia hembra diploide.

Partenogenesis Telitoquia (Thelytoky) en la abeja del Cabo

Thelytoky en abejas se identificó por primera vez en *Apis mellifera capensis* (Onions 1912). En esta subespecie sudafricana de abejas melíferas, thelytoky es casi omnipresente en las obreras (Verma y Ruttner 1983). Cuando las obreras de *Capensis* ponen huevos sin fertilizar, los huevos generalmente se convierten en una descendencia hembra diploide a través de thelytoky automático con fusión central (Verma y Ruttner 1983; Figura 1). En la thelytoky automática, la división reductiva de la Meiosis II se produce de forma normal, lo que da como resultado cuatro núcleos haploides. Luego, la diploidía se restaura mediante uno de varios mecanismos, cada uno con un resultado genético diferente (Pearcy et al. 2006).

En *Capensis*, la diploidía se restaura mediante fusión central; la fusión de dos pronúcleos no homólogos como si uno de los núcleos actuara como un espermatozoide. En ausencia de recombinación meiótica entre un locus y el centro-mero, la fusión central da como resultado la reproducción **clonal** de modo que el genotipo de la hija es idéntico al genotipo de la madre. Sin embargo, cuando ocurre la recombinación, se puede perder la heterocigosidad, por lo que la hija será homocigótica para uno de los alelos de su madre (Suomalainen et al. 1987).

Si un trabajador de *Capensis* engendra una hija reina a través de thelytoky, se reencarna genéticamente en forma de reina sin necesidad de besar ranas. Esta es sin duda la razón por la que las trabajadoras de *Capensis* apuntan su puesta de huevos alrededor de celdas de reina existentes, en lugares donde es probable que se construyan celdas de reina y durante períodos de cría de reinas (Figura 2). Alrededor del 40-60% de las reinas producidas durante eventos de enjambre son hijas de obreras (Jordan et al. 2008; Allsopp et al. 2010). Las reinas *Capensis* producidas con termostato se aparean y se reproducen sexualmente (Beekman et al. 2011). Los trabajadores de *Capensis* también utilizan thelytoky para criar una reina de reemplazo cuando no tienen reina ni cría (Holmes et al. 2010).

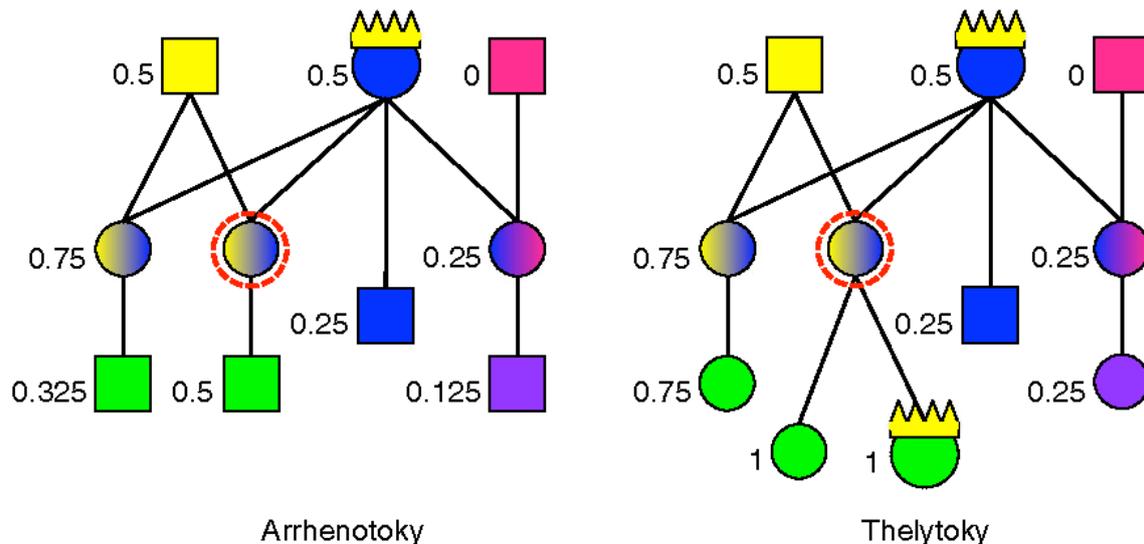
Thelytoky aumenta drásticamente el potencial reproductivo del trabajador de la abeja melífera, lo que da como resultado la competencia entre los trabajadores y las líneas patronales de los trabajadores (linajes de trabajadoras hermanas, que comparten un padre) (Moritz et al. 1996; Figura 3). Esta tendencia ha seleccionado rasgos relacionados con la reproducción y la competencia reproductiva en trabajadores de *Capensis* (Greeff y Villet 1993).

Los trabajadores de *Capensis* a menudo tienen una espermoteca bien desarrollada (un órgano de almacenamiento de esperma que se encuentra en las reinas), que está ausente en los trabajadores de otras subespecies de abejas melíferas (Hepburn y Crewe 1991; Phiancharoen et al. 2010).

Además, el trabajador de *Capensis* tiene un promedio de 10 a 20 ovarios por ovario (Ruttner 1977; Hepburn y Crewe 1990; Allsopp et al. 2003; Goudie et al. 2012a). Por el contrario, los trabajadores de las poblaciones de abejas melíferas

arrenótocas suelen tener muchos menos ovarioles (Amdam et al. 2004; Oldroyd y Beekman 2008). El número de ovarioles en las líneas patronales de los trabajadores es hereditario y muy variable (Goudie et al. 2012a). Esto sugiere que ciertas líneas patronales dominan la reproducción en *Capensis*.

La trabajadora de *Capensis* no siempre se limita a competir con sus hermanas por la producción de nuevas reinas. Los trabajadores de *Capensis* pueden actuar como reproductores no natales parásitos, que entran en colonias extrañas y ponen huevos que pueden criarse como reinas.



Thelytoky in the honey bee) Frances Goudie, Benjamin Oldroyd

El clon de *Capensis* "Capensis Calamity"

Al liberar al trabajador de la dependencia de una reina sexual, thelytoky ha permitido el surgimiento de linajes completamente asexuales de parásitos sociales. En al menos tres ocasiones, dos linajes parásitos históricos y uno actual han surgido como parásitos reproductivos especializados de la subespecie estrictamente arrenótoca *Apis mellifera scutellata* (en adelante *Scutellata*; Martin et al. 2002).

Mientras que *Capensis* se limita al extremo sur de Sudáfrica, *Scutellata* ocupa el resto del sur y la mayor parte del centro de África (Hepburn y Radloff 1998; Figura 4). En 1990, un apicultor trasladó aproximadamente 200 colonias comerciales de *Capensis* a través de la zona híbrida estable que separa las dos subespecies (Beekman et al. 2008; Allsopp y Crewe 1993) y dentro del rango de *Scutellata* (Allsopp y Crewe 1993; Neumann y Moritz 2002). A partir de aquí, los trabajadores de *Capensis* se desplazaron hacia (o tal vez invadió) las colonias locales de *Scutellata*, comenzó la puesta y produjo hijas thelytokous. Una de estas hijas fundó un linaje thelytokous de trabajadores clonales que ha infestado colonias comerciales de *Scutellata* desde entonces (Kryger 2001; Baudry et al. 2004; Oldroyd et al. 2011). Durante los últimos 23 años, el clon ha sido responsable de lo que se conoció como la "Capensis Calamity" (Allsopp 1992; Neumann y Moritz 2002). Si bien las nuevas prácticas apícolas han reducido las tasas de transmisión, el linaje Clone sigue siendo muy virulento y sigue siendo

responsable de la pérdida de cientos de colonias comerciales de *Scutellata* cada año (Cobey 1999).

Cuando los clones entran en una colonia de *Scutellata*, activan sus ovarios y producen secreciones de glándulas mandibulares parecidas a reinas a pesar de la presencia de la reina anfitriona (Härtel et al. 2011). Los clones se establecen así como pseudoreinas y son atendidos por los trabajadores anfitriones como si fueran la legítima reina *Scutellata* de la colonia (Figura 5). La reina anfitriona pronto se pierde como resultado de luchas letales (Moritz et al. 2003) y competencia de feromonas (Dietemann et al. 2006b; Moritz et al. 2004). La presencia de pseudoreinas reproductivamente activas puede suprimir el desarrollo de la descendencia clon posterior, lo que resulta en el establecimiento de jerarquías de dominancia (Härtel et al. 2011), con solo un pequeño número de clones que alcanzan el dominio reproductivo dentro del hospedador. (Martin et al. 2002). Sin embargo, a pesar de la supresión de la reproducción en muchas crías Clon, rara vez se dedican a trabajos como la búsqueda de alimento o el cuidado de crías (Martin et al. 2002).

Las larvas clon manipulan a las enfermeras anfitrionas, provocando mayores niveles de alimentación, con alimentos que tienen una composición más similar a la de la jalea real, que la tarifa que normalmente se les proporciona a los simples trabajadores (Calis et al. 2002). Los Clones resultantes tienen más características de reinas que las obreras normales, incluido un tiempo de desarrollo más corto, mayor peso, espermateca más grande y mayor número de ovariolas, mientras que las características de las obreras, como panales de polen y cestas de polen en sus patas traseras, están suprimidas (Wirtz y Beetsma 1972 ; Calis et al.2002). Por lo tanto, la colonia huésped pronto se ve invadida por pseudoreinas clon y su descendencia, lo que solo aumenta la carga de trabajadores reproductores inútiles que ya afligen a la colonia huésped. Con el tiempo, el número de trabajadores anfitriones disminuye y la colonia inevitablemente declina y colapsa (Allsopp y Crewe 1993; Hepburn y Allsopp 1994).

Capensis y sexo

En *Capensis*, observamos tres fenotipos reproductivos femeninos únicos, la reina, la obrera y el clon. Cada uno de estos utiliza el mismo genotipo subyacente, sin embargo, la interacción de la historia de vida con los costos y beneficios del sexo y la asexualidad ha resultado en la evolución de estrategias reproductivas claramente diferentes.

La reina

Al principio, parece desconcertante que la reina *Capensis* abandone thelytoky. La reproducción Thelytokous permitiría a una reina *Capensis* producir hijas reinas que están relacionadas con ella por unidad ($r= 1$). Sin embargo, a pesar de los beneficios potenciales, no hay evidencia de que las reinas *Capensis* apareadas alguna vez pongan huevos de litocos (Jordan et al. 2008; Holmes et al. 2010; Moritz et al. 2011), lo que proporciona una fuerte evidencia de que para la reina *Capensis*, los costos de thelytoky superan los costos del sexo.

El típico trabajador de Capensis

Thelytoky aumenta enormemente el potencial reproductivo de una trabajadora de Capensis, lo que le permite producir hijas diploides y competir con su madre y compañeros de trabajo por la producción de nuevas reinas. Thelytoky no solo aumenta el potencial reproductivo del trabajador de Capensis, sino que altera fundamentalmente la estructura de parentesco de una colonia de Capensis en relación con la de una colonia arrhenotokous, eliminando o reduciendo en gran medida las presiones selectivas que normalmente impulsan a los trabajadores a reprimir el reproductivo. inclinaciones de sus hermanas trabajadoras (Greeff y Villet 1993; Moritz et al. 1999). Las reinas de las abejas melíferas son extremadamente poliandrosas (Palmer y Oldroyd 2000) y, como resultado, las trabajadoras dentro de una colonia son principalmente medias hermanas. Así, en una colonia arrhenotokous, una trabajadora está más estrechamente relacionada con los hijos de su madre ($r = 0,25$) que a los hijos de un compañero de trabajo ($r = 0,125$). Mientras que un trabajador puede beneficiarse de tener sus propios hijos ($r = 0,5$), colectivamente los trabajadores prefieren criar a los hijos de su madre (Ratnieks 1988). Como resultado, la vigilancia de los trabajadores ha evolucionado, donde los trabajadores comen huevos que no han sido puestos por la reina (Ratnieks y Visscher 1989). En contraste, las obreras de Capensis pueden beneficiarse inmensamente de la reproducción personal, mientras que la reina y otras obreras son en gran medida indiferentes a ella, siempre que no reduzca indebidamente la productividad de la colonia (Beekman et al. 2002, 2009; Greeff y Villet 1993; Moritz

El clon

La introducción de obreras de Capensis altamente reproductivas en las colonias de Scutellata permite el surgimiento de linajes asexuales que están completamente liberados de la dependencia de una reina sexual para su reproducción vicaria

Si bien thelytoky impone altos costos, permite al Clon explotar un nuevo nicho que de otro modo no estaría disponible, el del parasitismo social. El parasitismo es tanto el medio por el cual el Clon se beneficia de no tener relaciones sexuales como el medio por el cual puede soportar los costos de thelytoky

Thelytoky en Apis más ampliamente

Capensis parece ser la única abeja melífera en la que thelytoky es omnipresente. Sin embargo, Mackensen (1943) informó que aproximadamente el uno por ciento de los huevos producidos por reinas vírgenes de las subespecies italiana (*Apis mellifera ligustica*) y caucásica (*Apis mellifera caucasica*) eran hembras, resultado de la partenogénesis litoca. (Las reinas experimentales de Mackensen habían estado expuestas a narcosis de CO₂ doble, que induce la oviposición en las reinas de las abejas melíferas, lo que normalmente da como resultado la producción de machos arrhenotokous.) La baja frecuencia de la reproducción thelytokous bien puede ser el resultado de errores en la partenogénesis arrhenotokous. Sin embargo, la regularidad con la que Mackensen (1943) observó la descendencia litokosa sugiere que es un

carácter umbral que puede liberarse con cambios genómicos y quizás ambientales relativamente pequeños.

Parece muy posible que haya más abejas thelytokous esperando ser descubiertas. Incluso poblaciones bien estudiadas en las que están presentes tanto machos como hembras pueden estar produciendo hembras thelytokous que no son detectables hasta que las buscamos explícitamente, normalmente con técnicas moleculares. (Thelytoky in the honey bee) Frances Goudie, Benjamin Oldroyd **HAL Id: hal-01234740** <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01234740>
Submitted on 27 Nov 2015

ABEJAS DEL CABO por Claudio Mikos del libro (A CIENCIA E A ARTE DA APICULTURA

“*Apis mellifica capensis*” RESUMEN: estamos ante una raza de “*Apis mellifica*” con varias características únicas dentro de esta especie, siendo la principal que de los huevos de las abejas nacen abejas y no zánganos como en las otras subespecies. También se compara con el David de la Biblia y Goliat: una sola obrera es suficiente para invadir - si se puede decir así ya que es bienvenida, ningún vigilante se interpone en su camino - una colonia de duras abejas africanas “*Apis mellifica scutellata*” Para destronar a la reina allí y engendrar en su lugar. Es fantástico ver cómo una sola abeja de las más mansas que existe en el Planeta liquida a un enemigo tan poderoso y agresivo como son estos africanos a pesar de tener más de 100.000 trabajadores adultos. - Existe una gran polémica académica entre los genetistas porque tienen el poder de exterminar rápidamente a casi todos estos africanos que han infestado América. Las “*Apis mellifica capensis*” se encuentran en el sur de África, principalmente en la isla del Cabo de Buena Esperanza y en algunos países africanos donde fueron capturadas. Se les conoce como las “Abejas del Cabo”.

Sus principales características son:

- los trabajadores son oscuros y se podría decir que llega al negro;
- los trabajadores son más grandes que “*Apis mellifica scutellata*”, aunque algo más pequeños que los europeos;
- son de una mansedumbre increíble rivalizando en este aspecto con los más dóciles de los europeos como la “*Apis mellifica caucasica*”;
- toleran climas cálidos y templados, pero se desarrollan mejor en climas intermedios sin calor ni frío excesivo;
- la longitud del hueco mide 5,8 mm;
- las colonias no son tan numerosas como las de europeos y otros africanos

Un solo locus determina la partenogénesis litoca de las abejas ponedoras (*Apis mellifera capensis*) A single locus determines thelytokous parthenogenesis of laying honeybee workers (*Apis mellifera capensis*)^{H M G Lattorff, R F A Moritz y S Fuchs}

Resumen:

La evolución y el mantenimiento de las especies partenogenéticas son un tema desconcertante en la biología evolutiva. Aunque los mecanismos genéticos que actúan para restaurar la diploidía están bien estudiados, no se han analizado los genes subyacentes que causan el cambio de la reproducción sexual a la partenogénesis. Hay varias especies que son polimórficas para la reproducción sexual y partenogenética, que pueden tener una base genética. Utilizamos la subespecie sudafricana de abejas *Apis mellifera capensis* para analizar el control genético de thelytoky (producción

asexual de trabajadoras). Debido al sistema de castas de las abejas, es posible establecer retrocruces clásicos utilizando reinas y zánganos que se reproducen sexualmente de las subespecies *arrenotokous* y *thelytokous*, y puntuar la frecuencia de partenogénesis en las obreras resultantes. Encontramos la segregación mendeliana para el litoky de las obreras ponedoras, que parece estar controlada por un único gen principal (*th*). El patrón de segregación indica un alelo recesivo que causa *thelytoky*. No encontramos evidencia de transmisión materna de endosimbiontes bacterianos que controlan la partenogénesis. La partenogénesis litoca de las abejas obreras parece ser un rasgo cualitativo clásico, porque no observamos partenogénesis mixta (anfitogénesis), que podría esperarse en el caso de la herencia de múltiples locus.

Partenogenesis Telitoquia (Thelytoky) ; La cepa LUS Thelytoky:

Thelytoky en una cepa de abejas melíferas estadounidenses (*Apis Mellifera L.*)

Thelytoky in a Strain of U.S. Honey Bees (*Apis Mellifera L.*) G. DeGrandi-Hoffman, E. H. Erickson Jr., D. Lusby, and E. Lusby Carl Hayden Bee Research and Biological Control Center - Tucson - Arizona – USA

Resumen:

Se ha aislado una cepa de abejas melíferas domésticas de EE. UU. (*Apis mellifera L.*) con la capacidad de criar obreras y reinas utilizando los huevos de obreras ponedoras. Anteriormente, se suponía que *thelytoky* ocurría raramente en las abejas melíferas, con la excepción de la abeja sudafricana del Cabo (*A. mellifera capensis*). Nuestra línea *thelytokous*, en lo sucesivo denominada LUS, se desarrolló a partir de existencias comerciales de abejas melíferas europeas. Se realizaron comparaciones del comportamiento de las trabajadoras y el desarrollo ovárico entre las colonias de LUS sin reina y dos líneas *arrenótocas* en lo sucesivo denominadas CP y cd. LUS tenía un porcentaje significativamente menor de trabajadoras con ovarios desarrollados en el momento en que los óvulos de las trabajadoras ponedoras aparecieron por primera vez en las células que CP o cd. Las tres líneas construyeron celdas de reinas y depositaron huevos de obreras en ellas, pero las reinas viables emergieron solo de LUS. La línea CP no crió larvas en las celdas de la reina, pero en algunos casos la línea cd lo hizo. Sin embargo, las abejas cd destruyeron las celdas de la reina antes o poco después de taparlas. También se discuten las comparaciones entre los comportamientos de las colonias LUS sin reina y los que se reportan en las colonias de abejas del Cabo sin reina.

Existen similitudes y diferencias entre las obreras ponedoras de las abejas del Cabo y LUS. Las abejas del Cabo pueden tener obreras con ovarios desarrollados mientras la cría está presente (Anderson 1963). No hemos encontrado que esto ocurra en LUS (datos no publicados de DeGrandi-Hoffman). En las abejas del Cabo, LUS, CP y cd se producen peleas internas entre compañeros de nido después de la eliminación de una reina y un aumento posterior en el número de abejas muertas en la tabla inferior. Al igual que en las abejas del Cabo, la mayoría de las abejas LUS muertas no tuvieron desarrollo de ovario. En las abejas del Cabo, un promedio del 28% de las obreras han desarrollado ovarios 13 días después de la extracción de la reina, y en LUS el promedio es del 27% cuando se ven por primera vez los huevos de las obreras

ponedoras (Anderson 1963). Un número significativamente menor de obreras en colonias LUS sin reina han desarrollado ovarios en comparación con CP o cd, lo que sugiere que los ovarios obreras podrían suprimirse más eficazmente por la presencia de obreras ponedoras en LUS (Velthuis 1970). Las obreras de las abejas del Cabo ponen huevos diploides sin fertilizar porque durante la fase ana II el pronúcleo del huevo y el descendiente central del primer cuerpo polar se fusionan para formar un núcleo cigoto diploide (Verma y Ruttner 1983). Aún no se ha determinado si existe un mecanismo citológico similar en LUS. **Thelytoky in a Strain of U.S. Honey Bees (*Apis Mellifera* L.)**

Otro ejemplo de colmena Thelytoky:

Comentario de Claudio Mikos: *Pero; Hay una tribu rarísima de Scutellata (existe acá en la Amazonia) adonde un cierto porcentual de huevos puestos por obreras nacen obreras. El máximo (record) que observé fue del 50%, pero lo normal es del 20% y en este caso ellas crían una nueva Reina y el problema se corrige solo, claro con pérdidas de producción...- No lo crees? - es verdad! - Yo hasta pensé en seleccionarlas pero eran muy vulnerables a la loque europea. - Así que se alguien le habla de que una zanganera crió su reina lo puedes creer, También podría ser una Reina invasora .Claudio Mikos*