

250
2es

**Estudio recapitulativo sobre la influencia
de la
hormona juvenil en abejas mellíferas**

Solís González Mario

FALLA DE ORIGEN

1995



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Trabajo Final Escrito de la Práctica Profesional Supervisada

**Estudio recapitulativo sobre la influencia de la hormona
juvenil en abeja melífera**

**en la modalidad de Producción Apícola
Presentado ante la División de Estudios Profesionales
de la
Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia
de la
Universidad Nacional Autónoma de México**

**para la obtención del título de
Médico Veterinario Zootecnista**

por

Solís González Mario

Asesor: M.V.Z. Daniel Prieto Merlos

México D. F., a 31 de enero de 1995

CONTENIDO

	Página
Resumen	1
Introducción	2
Procedimiento	4
Discusión	5
1.0 Historia	6
2.0 Anatomía del corpora allata	8
3.0 Características químicas de la hormona juvenil	9
4.0 Fisiología de la hormona juvenil en larvas	11
4.1 Efectos de la hormona juvenil en larvas	11
4.2 Diferenciación de castas	12
4.3 Control de la producción de la hormona juvenil por el corpora allata	16
4.4 Modo de acción de la hormona juvenil en larvas	17
5.0 Fisiología de la hormona juvenil en adultos	18

	Página
5.1 Control genético y hormonal de la división del trabajo	18
5.2 Modelos de la división del trabajo	21
5.3 Desarrollo de la plasticidad en la colonia	23
5.4 Influencia de la hormona juvenil sobre el ácaro <i>Varroa jacobsoni</i>	27
Figuras	28
Literatura citada	33

RESUMEN

SOLIS GONZALEZ MARIO. Estudio recapitulativo sobre la influencia de la hormona juvenil en la abeja melífera: PPS en la modalidad de Apicultura. (Bajo la supervisión de: M. V. Z. Daniel Prieto Merlos).

Se elaboró el presente estudio recapitulativo con la finalidad de proveer información relevante y actualizada sobre los aspectos relacionados con la fisiología de la hormona juvenil, la cual está involucrada en la metamorfosis, vitelogenénesis, actividad glandular reproductiva, producción de ferormona y comportamiento sexual, así como la influencia en las tareas específicas para realizar la división del trabajo en la colonia de abejas. Se revisó y analizó la información bibliográfica (de 1987 a 1994) disponible en la biblioteca y en el Banco de Información (BIVE) de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, así como en la biblioteca de Postgrado de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. La información obtenida se analizó y desglosó en cinco capítulos, haciendo referencia a los siguientes aspectos: Historia, anatomía del corpora allata, estructura química, fisiología de la hormona juvenil en larva y fisiología de la hormona juvenil en adultos.

INTRODUCCION

En el planeta existe una gran variedad de insectos, en los cuales suceden cambios fisiológicos y morfológicos durante su metamorfosis y que están regulados por la secreción de hormonas en diferentes estructuras del cerebro. En los insectos existen órganos importantes, que como se sabe, producen hormonas, cuyas funciones principales están relacionadas con el control de los procesos reproductivos y la metamorfosis (1,7).

Una de estas hormonas es la hormona juvenil, la cual es secretada por el corpora allata y que es de gran importancia para las abejas porque dentro de sus funciones, se encuentran la inhibición de la metamorfosis, se involucra en la vitelogénesis, en la actividad glandular reproductiva, en la diferenciación de castas, así como en la producción de feromona y en el comportamiento sexual (8).

Además de inducir pecoreo precoz en la colonia, la hormona juvenil influye en la división del trabajo, y algo que es muy importante para la Apicultura, es que la reducción en cantidad de la producción de hormona juvenil por el corpora allata, está asociada con la disminución de niveles de comportamiento defensivo de la colonia. Por otro lado, de la cantidad de hormona juvenil existente en las abejas dependerá la infestación por el ácaro *Varroa jacobsoni* Oudemans, el cual ha provocado pérdidas económicas en México (6,11, 17).

En realidad, se toma al organismo de la abeja como un todo, sus funciones, estructuras, procesos químicos y sus componentes no pueden ser independientes de la hormona juvenil (7).

La finalidad del presente estudio recapitulativo, es proporcionar la información actualizada de los aspectos relacionados con la fisiología de la hormona juvenil en las abejas, debido a que es una hormona muy importante para la metamorfosis y la división del trabajo en la colonia. Además podría ayudar para subsanar el déficit de información en español que existe en México sobre el conocimiento de esta hormona.

PROCEDIMIENTO

El presente estudio recapitulativo sobre la influencia de la hormona juvenil en abejas, se obtuvo principalmente de artículos actualizados procedentes de revistas de Apicultura a nivel mundial de 1987 a 1994, los cuales fueron proporcionados por el Banco de Información (BIVE) de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Además, para este trabajo, se utilizaron libros de Entomología de la biblioteca de la misma facultad y de la biblioteca de postgrado de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. Toda la información se analizó de acuerdo al objetivo trazado para la presente revisión. Dicho objetivo fue traducir y ordenar toda la información que se obtuvo sobre la fisiología y funciones de la hormona juvenil.

En cuanto a la información, ésta se ordenó en cinco capítulos. El primero de ellos se refiere a la información obtenida de la hormona juvenil a través de la historia. El segundo capítulo trata de la anatomía del corpora allata. El tercer capítulo nos muestra la estructura química de la hormona juvenil. El cuarto capítulo reúne la información sobre la fisiología de la hormona juvenil en larvas. Y por último, el quinto capítulo explica la fisiología de la hormona juvenil en adultos, así como la influencia que tiene el nivel de hormona juvenil en la infestación del ácaro *Varroa jacobsoni* O en la abeja.

DISCUSION

La hormona juvenil es muy importante en las abejas porque inhibe la metamorfosis e influye en la colonia para marcar la división del trabajo. Además el comportamiento defensivo de la colmena va a depender de la cantidad de hormona existente en las abejas, es decir, a menor cantidad de hormona juvenil mayor comportamiento defensivo (9,17).

Cabe señalar que la infestación por el ácaro *Varroa jacobsoni* también dependerá de la cantidad de hormona juvenil que se encuentre en la abeja. Las abejas de origen africano han demostrado ser más resistentes a la Varroasis que las de origen europeo. Se cree que esta resistencia se debe a que por un lado, tanto su metamorfosis, como su tiempo de vida es más corto que el de las abejas europeas, lo que favorece menos el ciclo de vida del ácaro, como por otro lado se sabe que las abejas africanizadas tienen menores niveles de hormona juvenil en su hemolinfa. La hormona juvenil favorece la reproducción de los ácaros (4).

Por último, existen sustancias relacionadas con la ecdisona y la hormona juvenil que se encuentran en ciertas plantas y pasan a los insectos a partir del alimento. En la actualidad se estudia a los análogos químicos de la ecdisona y la hormona juvenil para saber si funcionan como nuevos insecticidas, ya que si se aplican al huevo pueden causar disturbios en la metamorfosis durante el desarrollo embriónico (16).

1.0 HISTORIA

El primer grupo de hormonas descubierto en los insectos estaba asociado con la metamorfosis. La primera fue la hormona de activación, producida por la neurosecreción de células del cerebro (Kopeck, 1917, 1922). La siguiente hormona descubierta fue la hormona juvenil, producida por el corpora allata (Wigglesworth, 1935, 1936) (7).

Wigglesworth demostró el funcionamiento de la hormona juvenil en la unión de la fase larval con el comienzo de la fase de ninfa, resultando en la parcial o total inhibición de la metamorfosis, además de un incremento del tamaño del insecto. Este investigador no solamente mostró la fuente de este efecto inhibitorio, sino que fue el primero en definir la evidencia de estos caracteres hormonales por medio de resultados obtenidos en muestras de especímenes, los cuales estaban comunicados solamente por hemolinfa. Este descubrimiento fue confirmado por otros autores con varias especies de insectos. Bounhiol (1936, 1938) con el *Bombyx mori* (gusano de la seda); Piepho (1938) con el *Galleria melonella* (palomilla de la cera); por último Bodenstein y Weed-Pfeifer (1938) con el *Melanoplus differentialis* (chapulín). El estudio del crecimiento en larvas y adultos en abeja (*Apis mellifera*) fue sistemáticamente estudiado por Plugfelder. Este investigador se basó en el incremento de la cantidad de hormona juvenil en obreras en los primeros días de vida y en el funcionamiento de las glándulas hipofaríngeas (entre los días 6° y 12°), que coincidía con el

primer vuelo de orientación (días 9° y 10°), y el tiempo de máxima secreción de las glándulas de producción de cera (días 14° y 15°), siguiendo una disminución del volumen de la hormona juvenil. La larva de la reina es más grande que la larva de la obrera durante su desarrollo, pero especialmente durante la fase de pupa. En esta fase se desarrollan los ovarios y por este motivo, Lukoschus confirmó que el volumen de la hormona juvenil en reinas adultas es constante, en comparación con las obreras (7).

2.0 ANATOMIA DEL CORPORA ALLATA

El corpora allata es una estructura que se encuentra ubicada en el cerebro de los insectos sobre la parte dorsal y la parte craneal del esófago. El corpora allata en la mayor parte de los insectos es de forma globular con cuerpos celulares ovaes ubicado en contra del estomodeo, cerca de los lados y por atrás del corpora cardiaca, con el que está conectado, nervios bien desarrollados (*fig. 1*). El nervio del corpora allata es una continuación directa de algunas de las fibras del corpora cardiaca, este último se extiende a través de la parte posterior del cerebro y llega al interior del corpora allata, donde los nervios se dividen por dentro y se ramifican entre las células. La diferenciación del corpora allata comienza en la parte ventral de la cabeza del embrión, y se dirige desde el ectodermo del primer segmento maxilar a sus posiciones definitivas (15).

En larvas de abeja, el corpora allata está relativamente grande en forma de cuerpos globulares, fácilmente vistos en disecciones realizadas en el esófago y conectado con el corpora cardiaca por nervios continuos en su parte posterior. El corpora allata produce la hormona juvenil, la cual se encarga del control de la metamorfosis en los insectos (15).

Pflugfelder (1948) demostró que durante el periodo larval de la abeja, el corpora allata duplica su tamaño. Cuando las obreras se encuentran en estado de pupa, al corpora allata le ocurre un decremento repentino de tamaño, seguido por un incremento.

Dicho crecimiento es siete veces o más su tamaño original cuando llega a estado adulto. En la reina, el corpora allata se incrementa cinco veces su tamaño original cuando llega a estado adulto (15).

3.0 CARACTERISTICAS QUIMICAS DE LA HORMONA JUVENIL

Williams (1956) obtuvo un extracto lípido a partir del abdomen de machos del Orden Coleoptera (mayates, escarabajos, catarinas, etc.), Schmialek y Wigglesworth (1958, 1961) lo obtuvieron de polillas. Estos hallazgos facilitaron la identificación química de la hormona juvenil. Desde entonces, muchos artículos se han publicado para conocer la acción principal de este tipo de sustancias, existiendo diferentes químicos tanto naturales como sintéticos, producidos para provocar efectos similares a los de la hormona juvenil, además estos productos químicos elaborados artificialmente (hormona juvenil-III) se utilizan como alimento durante las investigaciones de la hormona juvenil (3,7).

La fórmula química de la hormona juvenil (*fig. 2-B*) encontrada en los insectos es la siguiente (7):

metil-10-epoxi-7etil-3, II- Tridimetil-26-tridecadinoato

Los estudios realizados sobre la hormona juvenil natural, comprueban que está relacionada con el farnesol (*fig.3-I*), el cual es un intermediario en la biosíntesis del colesterol y carotenos. Muchos derivados del ácido farnesoico (*fig.3-IV*), muestran una gran actividad de la hormona juvenil, como también sucede con el farnesil metil éter (*fig.3-II*), los ésteres del ácido epoxi-farnesoico (*fig.3-III*), y otros éteres aromáticos (1).

El material químicamente activo de la hormona juvenil producido por el *Corpora allata*, contiene una mezcla del farnesol con los componentes mencionados anteriormente, y estos materiales pueden ser sintetizados por el insecto a partir del ácido mevalónico (precursor normal del farnesol en organismos vivos) para producir la hormona juvenil (16).

Por último, los efectos de la hormona juvenil dependerán de la función y las actividades de la misma, por ejemplo, si se aplica hormona juvenil al huevo, puede causar disturbios en la metamorfosis del mismo durante el desarrollo postembriónico, o puede romper el desarrollo del embrión. El resultado de las investigaciones sugiere que los químicos formados a partir de este tipo de mezclas pueden ser usados como insecticidas (16).

4.0 FISIOLOGIA DE LA HORMONA JUVENIL EN LARVAS

4.1 Efectos de la hormona juvenil en larvas

La hormona juvenil tiene efectos sobre la diferenciación entre reina y obrera. Existen investigaciones que nos indican el papel que tiene la hormona juvenil en la larva y los efectos son los siguientes:

- 1. Adición o remoción en la producción de hormona juvenil por el corpora allata.**
- 2. Manejo y manipulación de la cantidad de hormona juvenil, la cual se expresará en la larva en su morfología (7).**

La cantidad de hormona juvenil presente en la larva será muy importante, por ejemplo, el nivel de hormona juvenil que exista en la larva de la reina al tercer día de desarrollo, permanecerá alto durante todo el estado de alimentación larval. Por lo tanto, altos niveles de hormona juvenil en la larva de reina a esta edad, inducen al desarrollo de reinas más que de obreras (7, 16).

Las reinas se alimentan de jalea real, la cual es particularmente rica en productos glandulares mandibulares y azúcares que son fagoestimulantes, además de tener una calidad muy buena como alimento. La cantidad ingerida de jalea real induce altos niveles de hormona juvenil durante el tercer día de desarrollo

resultando en diferenciación a reinas. Obreras y reinas pueden potencialmente desarrollarse a partir del mismo huevo, mientras la nutrición mediada por la hormona juvenil determina cuál casta se desarrollará (7, 9).

La larva de obrera es alimentada con secreciones glandulares hipofaríngeas durante los primeros tres días de estado larval, además de miel y polen durante los últimos días, resultando bajos niveles de hormona juvenil entre los días 3-5 de su estado larval, dando como resultado una diferenciación a obreras (16).

El mecanismo para la manifestación de influencias nutricionales en la determinación de castas, está dado por el sistema endócrino. La hormona juvenil está involucrada en la diferenciación de castas en abejas, la cual como se sabe, en insectos más avanzados regula el crecimiento, el desarrollo, la metamorfosis y muchos aspectos del comportamiento (7).

4.2 Diferenciación de castas

En la abeja, el control de la diferenciación de castas está mediado por la cantidad de hormona juvenil producida por el corpora allata cuando la larva tiene 72 horas de edad. El desarrollo de obreras se desvía a partir del modelo normal que sigue la reina en su diferenciación. Se realizaron investigaciones donde se mantuvo un modelo de alimentación para las abejas nodrizas, introduciendo comida en harina para larvas de obrera

y vigilando la alimentación, gracias a estos factores se controló la actividad del corpora allata, manteniendo el nivel de hormona juvenil en las obreras (7).

El nivel de hormona juvenil juega un papel importante en la diferenciación de castas, porque el periodo crítico ocurre durante el último periodo larval. Los niveles de hormona juvenil también se determinan en el estado de larva y en el estado de pupa. La alimentación diferencial de la larva induce a castas específicas, las cuales son modelos de la actividad endócrina de la abeja (16).

Existen grandes diferencias específicas en castas de acuerdo al nivel de hormona juvenil que se encuentra en la hemolinfa al principio del quinto día larval, existe 14 veces más la hormona juvenil en reinas que en obreras. Las diferencias específicas en la actividad del corpora allata se han detectado en la primera mitad de la etapa larval. Durante la fase de prepupa en ambas castas, las glándulas activas sintetizan hormona juvenil, y cuando se comparó con otros insectos holometábolos (insectos que tienen metamorfosis), en las reinas claramente se observa un modelo general de secreción endócrina, es decir, el nivel de hormona juvenil es constante, mientras que en larvas de obreras se presentan varias desviaciones indicando que los niveles de hormona juvenil no son constantes (9).

Las concentraciones más bajas de hormona juvenil que se encuentran en la hemolinfa son suficientes para regular la metamorfosis, pero pueden no ser adecuadas para la formación

de individuos capaces para la reproducción (9).

El efecto de la hormona juvenil sobre huevos en los ovarios es absolutamente indispensable en ciertos estados de desarrollo, con lo cual las células foliculares ováricas se hacen activas (7).

También existe la necesidad de la hormona juvenil para el funcionamiento de las glándulas sexuales accesorias en el macho y en la hembra. Su actividad secretora depende de la hormona juvenil (10).

La hormona juvenil y la ecdisona (hormonas de muda) (*fig. 2-A y 2-B*) son factores determinantes para el desarrollo de castas y la metamorfosis en la última etapa larval de la abeja, *Apis mellifera*. Para la determinación de estas hormonas los investigadores utilizan la técnica de radioinmunoensayo, la cual es altamente sensitiva para medir los niveles de éstas en la hemolinfa de las abejas. La hormona juvenil, la cual es de primordial importancia para el control en el desarrollo de castas, muestra un pico específico en larvas de reina de 5 días de edad. Un segundo pico, aparece en prepupa en ambas castas, siendo responsable para la regulación de la mutación en la pupa. En reinas, la concentración de hormona juvenil se incrementa más rápido que en larvas de obreras (7,11).

En lo que se refiere al desarrollo específico del sexo por la síntesis de hormona juvenil en larvas existen diferencias. Por ejemplo, en lo que respecta a la muda del zángano y los cambios

que ocurren en la larva de la obrera, difieren drásticamente en la regulación de la biosíntesis de la hormona juvenil, estos cambios están regulados por la adición de ácido farnesoico. Este precursor estimula la síntesis de la hormona juvenil en glándulas de los zánganos y la larva trabaja para la acumulación de metil farnesoato. Las diferencias en cuanto a sexo de acuerdo a la actividad endócrina, indican el papel de la hormona juvenil en expresión genética, determinando sexualmente características dimórficas durante la metamorfosis (10).

Desde que Wigglesworth (1935, 1936) descubrió la hormona juvenil y demostró con esto la inhibición de la metamorfosis y la activación de las células foliculares ováricas, se toma al organismo del insecto como un todo, sus funciones, estructuras, procesos químicos o componentes no pueden ser independientes de la hormona juvenil (7).

Se piensa que los cambios producidos por la acción directa de la hormona juvenil en varias partes del organismo del insecto se deben al aparato circulatorio, al sistema nervioso y a otros mecanismos correlacionados. Se cree que la hormona juvenil produce los siguientes efectos en larvas:

- a). Efectos sobre la mutación.
- b). Efectos sobre las glándulas de larvas.
- c). Efectos sobre el instinto.

- d). Efectos sobre el metabolismo total (consumo total del oxígeno).
- e). Efectos sobre el metabolismo del nitrógeno y la proteína.
- f). Influencia sobre la grasa del cuerpo.
- g). Efecto sobre el balance de agua.
- h). Efecto sobre el cambio de color.
- i). Efecto sobre la mitocondria.
- j). Efecto sobre la producción de ferormona (7).

4.3 Control de la producción de la hormona juvenil por el corpora allata

El incremento en la cantidad de la hormona juvenil es debido a la actividad secretora del corpora allata, y puede ser estimado aproximadamente como la diferencia del incremento total del volumen de la glándula. El incremento es debido al crecimiento del corpora allata que se da en ese momento. Un aumento en el volumen es el signo de la actividad secretora de la glándula. Histológicamente, el estado activo se caracteriza porque el citoplasma adquiere un color acidófilo (5).

4.4 Modo de acción de la hormona juvenil en larvas

Varias teorías fueron expuestas para explicar el modo de acción de la hormona juvenil, algunas obviamente contradictorias. De acuerdo a la idea original de Wigglesworth (1936), la hormona juvenil afecta la morfogénesis, este investigador supuso que el grado de diferenciación se logra por un cambio en el corpora allata. La secreción de la hormona juvenil es el producto de la competencia entre dos procesos simultáneos: la diferenciación de las estructuras y la mutación. El efecto de la hormona juvenil está involucrado en la aceleración de los procesos de mutación, como es el caso del depósito prematuro de cutícula, en el cual la cutícula nueva podría inhibir la diferenciación (7).

La hormona juvenil es principalmente una hormona morfogenética. Su acción consiste en la restitución de la capacidad de crecimiento de las partes del cuerpo, con la cual tienen que perderse en el curso de la morfogénesis. Todos estos cambios observados en el cuerpo después de la administración de la hormona juvenil son consecuencias indirectas de esta acción y se debe a la alteración del balance bioquímico producido en el cuerpo por la proporción de cambios que metabólicamente activan el tejido (7).

5.0 FISIOLOGIA DE LA HORMONA JUVENIL EN ADULTOS

5.1 Control genético y hormonal de la división del trabajo

La vida social de las abejas (*Apis mellifera*) es la diferenciación del comportamiento individual de las obreras y da como resultado la división del trabajo dentro de la colonia. La diferenciación del comportamiento, un fenómeno llamado polietismo (tareas específicas realizadas para la supervivencia de la colonia y que marcan la división del trabajo) está basado en la edad de las obreras (10,11).

Las abejas presentan un modelo específico del polietismo durante 4 a 7 semanas de vida adulta, que involucra una progresión a partir de las actividades que realizan en los panales durante las primeras 2 a 3 semanas finalizando en el pecoreo. Esta progresión está marcada por fases ontogénicas (transformaciones sucesivas del individuo desde la fecundación del huevo hasta convertirse en un ser perfecto) de comportamiento (Oster y Wilson, 1978), cada fase es el resultado de diferentes tareas específicas (10, 16).

Este modelo del polietismo en abejas, es sensitivo a las influencias del medio ambiente en el que viven, porque los cambios en el comportamiento en las obreras están de acuerdo a las necesidades de la colonia, por ejemplo, las abejas jóvenes pueden disminuir el periodo de tiempo para realizar las actividades, a partir de tres semanas a una semana, y tal vez, llegar a realizar un pecoreo

precoz (Nelson, 1927; revisado por Robinson, 1987; Winston, 1987). Similarmente, las pecoreadoras pueden revertir la tarea de la alimentación de larvas en ausencia de miembros jóvenes en la colonia (Rösch, 1930; Milojévic, 1940; Robinson, Page, Strambi y Strambi en prep.) (10,11).

La división del trabajo es fundamental para la organización en sociedades de insectos y se piensa que es uno de los principales factores en los sucesos ecológicos. La división del trabajo en colonias de insectos está caracterizada por dos aspectos:

- a). Diferentes actividades realizadas simultáneamente y
- b). Grupos de individuos especializados, los cuales son más eficientes que los individuos no especializados (10).

Un rasgo de la división del trabajo en colonias de insectos es la plasticidad. Las colonias responden a cambios internos y condiciones externas ajustando las actividades de las abejas obreras encargadas de diversas tareas. Esto se acompaña en gran parte por la flexibilidad del comportamiento de las obreras. La flexibilidad del comportamiento de las obreras ponedoras contribuye a los sucesos reproductivos de la colonia además de la capacitación para continuar el crecimiento y el desarrollo, a pesar de los cambios en las condiciones de la colonia. La hormona juvenil no influye en la regulación de la reproducción en abejas obreras ponedoras, sino que actúa como agente gonadotrópico. Bajos niveles de hormona juvenil están asociados con el

comportamiento de postura en obreras. En cambio, la ecdisona juega un papel importante en la regulación de la reproducción y la postura en obreras y reinas. Nodrizas y pecoreadoras tienen distintos niveles de hormona juvenil, pero los niveles de ecdisona no son detectables en estas castas. El nivel de hormona juvenil en reinas es más bajo que en pecoreadoras, pero los niveles de ecdisona en reinas son más altos que todos los grupos, incluyendo a obreras ponedoras (*fig. 4*) ⁽¹⁰⁾.

Cambiar dentro de un sistema de trabajo estructurado es importante en la organización social. La regulación de la división del trabajo es uno de los problemas centrales en la sociobiología del insecto y en la integración del comportamiento de la colonia. La sociobiología se caracteriza por el equilibrio en la densidad de población, así como la genética de la colonia, también son importantes los grupos establecidos de acuerdo a la edad que realizan diferentes tareas de acuerdo a la división del trabajo, y por el modo de organización de la colonia que incluyen las formas de comunicación dentro de la misma ⁽¹¹⁾.

Algunas de las tareas más remarcables de los insectos sociales, tales como la elaboración de panales, estrategias eficaces de defensa, técnicas de pecoreo y sofisticados sistemas flexibles de la división del trabajo, involucran esfuerzos colectivos de cientos o miles de obreras ⁽¹⁰⁾.

Aunque las obreras pueden jugar papeles especiales en la organización de tareas específicas, son individuos que perciben

directamente todos los requerimientos de la colonia y las actividades de todos los miembros de la misma. El desafío es entender los mecanismos de integración que permiten a las obreras responder a la información con acciones que son apropiadas para el beneficio total de la colonia (8, 10).

5.2 Modelos de la división del trabajo

La división del trabajo en colonias de abejas concierne principalmente a la reproducción. Las reinas se reproducen directamente mientras las obreras realizan tareas relacionadas con el desarrollo y crecimiento de la colonia. En especies altamente sociales, usualmente se adelanta la división del trabajo entre las obreras y esta división está basada en las diferentes tareas que están asociadas con la vida de la colonia (10).

La vida de la colonia y su buen funcionamiento se basan en dos formas de organización ergonómica (mejores condiciones de vida): división del trabajo basada en el polietismo de la obrera y diferencias individuales en la especialización de tareas (16).

La hormona juvenil, una hormona encargada del desarrollo del insecto (Riddiford, 1985), está involucrada en el control del polietismo en abejas obreras adultas. La hormona juvenil es sintetizada y liberada por el *corpora allata*, a la par con las glándulas endócrinas y éstas son reguladas por células neurosecretoras en el cerebro. La hormona juvenil-III es

solamente un análogo artificial utilizado en abejas obreras (Hagenguth y Rembold, 1987), y ésta incrementa los niveles de hormona juvenil en adultos y es utilizada para realizar las investigaciones que se refieren a la hormona juvenil. Cuando se realiza un tratamiento con hormona juvenil o análogo de hormona juvenil (Robinson, 1987; Sasagawa, 1986) se induce pecoreo precoz. Inyecciones de hormona juvenil (Rutz, 1974, 1976), o administración oral de análogos de hormona juvenil (Beetsma y Ten Houten, 1974) causan una degeneración prematura de las glándulas hipofaríngeas en abejas nodrizas, un proceso que usualmente acompaña al cambio de las actividades dentro de la colmena con el pecoreo (10).

El tratamiento con metoprano (análogo químico de la hormona juvenil) también induce producción prematura de ferormonas de alarma (Robinson, 1985). Estos resultados demostraron la influencia que tiene la hormona juvenil en la coordinación exócrina y el desarrollo del comportamiento, procesos en los cuales está involucrada directamente la hormona juvenil en las abejas obreras (5).

Bajos niveles de hormona juvenil están asociados con el comportamiento y las actividades dentro de la colmena, tal como el cuidado de la cría durante la primera semana de vida de las abejas, mientras un alto título alrededor de la tercera semana de edad está asociado con la fijación del pecoreo (11).

Robinson presentó resultados con la hipótesis de que la hormona

juvenil está involucrada en la regulación del polietismo durante toda la vida de la abeja, no solamente durante el cambio al pecoreo, es decir, las obreras exhiben distintos modelos de polietismo a pesar de sus edades (10).

El papel de la hormona juvenil en la regulación del desarrollo de las glándulas hipofaríngeas, fue confirmado por Imboden y Lüscher (1975), quienes se fundaron en la secreción de la hormona juvenil por parte del *corpora allata*, teniendo como consecuencia la degeneración de las glándulas hipofaríngeas, debido a la aplicación exógena de hormona juvenil (4, 7).

Robinson y colaboradores (1989) demostraron el aumento intrínseco de la hormona juvenil, el resultado fue una plasticidad en el polietismo. Esta plasticidad proporciona un mecanismo y una habilidad en las colonias para asegurar el alimento, como respuesta a los cambios en el desarrollo y a las diferentes condiciones de vida en la colonia. Esta plasticidad va a estar influenciada por los caracteres genéticos de la colonia y la capacidad de adaptación de las abejas al medio ambiente en el que viven (10).

5.3 Desarrollo de la plasticidad en la colonia

La vida en la colonia de abejas es consecuencia de la cooperación entre los miembros de la misma colonia. Una característica de la plasticidad es el desarrollo de la colonia, el cual es una

consecuencia de la división del trabajo entre las obreras que logrará una supervivencia de la colmena (10).

En forma individual, existen signos bioquímicos que inducen la diferenciación en subpoblaciones. Por ejemplo, en colonias de abejas, los estímulos extrínsecos del medio ambiente modulan los niveles de hormona juvenil así como el desarrollo del comportamiento que varía en distintas subpoblaciones de obreras. Sin embargo, la diferenciación dentro de los organismos son una consecuencia del desarrollo, porque usualmente las células poseen genotipos idénticos, y estas diferencias en el comportamiento de obreras en una colonia, son influenciadas por el desarrollo y el genotipo de la colonia (10).

Una mayor comprensión sobre el estudio del funcionamiento de la colonia, es saber cómo las necesidades de la colonia son percibidas por las obreras. La plasticidad en el desarrollo del comportamiento está probablemente regulado por la percepción de un estímulo dentro de la colonia. La información obtenida es a partir de un sistema descentralizado, que podría permitir a una abeja comportarse como si tuviera una conciencia global del estado de la colonia. Por ejemplo, las reinas son capaces de adquirir suficiente información y darse cuenta del estado en que se encuentra la colonia (11).

El descubrimiento de mecanismos genéticos y hormonales en la integración del comportamiento están unidos y pueden ser obtenidos a partir de un análisis del desarrollo de la plasticidad, y esto nos puede ayudar para lograr un gran entendimiento sobre la

regulación de la división del trabajo en colonias de abejas. Las obreras pasan por distintas fases de comportamiento durante toda su vida. El trabajo de éstas en el panal es cuando son jóvenes y el pecoreo cuando son adultas. Durante cada fase el comportamiento es diferente, una obrera pertenece a una casta en particular, se ubica en un grupo de abejas de la misma edad y realizan el mismo trabajo para ser sustituidos en un periodo de tiempo por otras abejas más jóvenes (10)

Las castas de obreras se distinguen por diferencias en el comportamiento y por diferencias anatómicas. La variabilidad entre obreras de la misma edad o casta resultan buenas en la división del trabajo. Las obreras pasan a través de castas en diferentes tiempos: algunas muestran desarrollo del comportamiento precoz, mientras otras maduran más lentamente. La variación individual también ocurre con la especialización de las tareas dentro de las castas. Por ejemplo, solo un pequeño porcentaje de obreras en una colonia de abejas vigilan la entrada de la colmena o remueven cadáveres al exterior. Individuos altamente especializados contribuyen a la conveniencia de la colonia trabajando más eficientemente que las obreras menos especializadas (4,10,11).

La evolución en la división del trabajo involucra una especialización de las obreras, debido al polietismo, al polimorfismo de las obreras y a las diferencias individuales en el comportamiento (10, 14).

La flexibilidad de las colonias responde apropiadamente a las condiciones cambiantes. Las colonias son entidades biológicamente dinámicas. Por ejemplo, el tamaño y la estructura de la población de obreras de la colonia cambian con el tiempo. Estos cambios están asociados con la fase de desarrollo de la colonia, época del año y disponibilidad del alimento, presión de predadores, y condiciones climáticas. Cambios en la división del trabajo pueden ser inducidos experimentalmente por alteración del tamaño de la colonia, por ejemplo, alterar la demografía, o por el incremento en las necesidades de mantenimiento, reparación del panal, almacenaje de alimento y comportamiento defensivo (10, 11).

Muchas especies de insectos sociales dependen de las reparaciones del panal, del alimento disponible, y cambios en la división del trabajo que están asociados con la abundancia en las reservas del alimento. Sin embargo, las respuestas del comportamiento pueden marcar cambios en la vida social de la colonia (3, 10).

La cuestión de cómo las colonias integran el trabajo de la obrera en la colonia son condiciones de cambio de acuerdo a la edad. Robinson comprobó que esta regulación es debida a la genética y a la secreción hormonal de la hormona juvenil por el corpora allata, este proceso biológico marca las tareas específicas para la división del trabajo en la colonia (10, 11).

La modulación en el desarrollo de niveles de hormona juvenil provee a las colonias mecanismos para realizar el trabajo como una respuesta a condiciones de cambio. La influencia de la

hormona juvenil en el desarrollo de las abejas, produce una respuesta neuroendócrina que promueve el desarrollo en los insectos y logra una división del trabajo especializada, necesaria para el desarrollo y bienestar de la colonia (14).

5.4 Influencia de la hormona juvenil sobre el ácaro *Varroa jacobsoni*

La hormona juvenil influye en la reproducción del ácaro *Varroa jacobsoni* sobre larvas de abeja. Esta hormona localizada en la hemolinfa de las abejas, actúa sobre los ácaros como un mecanismo de liberación para el comportamiento reproductivo de los ácaros (11).

La velocidad de reproducción de los ácaros dependerá de las diferentes razas de abejas (*fig. 5*). Las abejas de origen africano han demostrado ser más resistentes a la Varroasis que las de origen europeo. Se cree que esta resistencia se debe a que por un lado, tanto su metamorfosis, como su tiempo de vida es más corto que el de las abejas europeas, lo que favorece menos el ciclo de vida del ácaro, como por otro lado se sabe que las abejas africanizadas tienen menores niveles de hormona juvenil en su hemolinfa. La hormona juvenil favorece la reproducción de los ácaros (6,11).

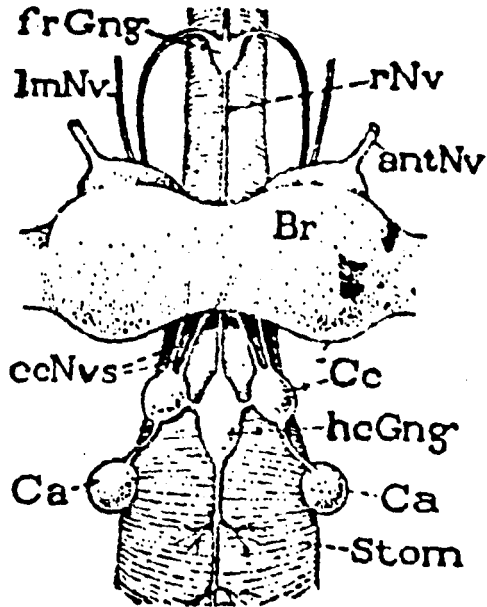


fig. 1. Diagrama de la posición general y la relación del corpóra allata con los demás órganos endócrinos (15).

antNerv, nervio de la antena; *Br*, cerebro;
Ca, corpóra allata; *Cc*, corpóra cardíaca;
ccNvs, nervios de corpóra cardíaca; *frGng*, ganglio frontal; *hcGng*, ganglio hipocerebral; *ImNv*, nervio labral; *rNv*, nervio recurrente; *Stom*, estomodeo.

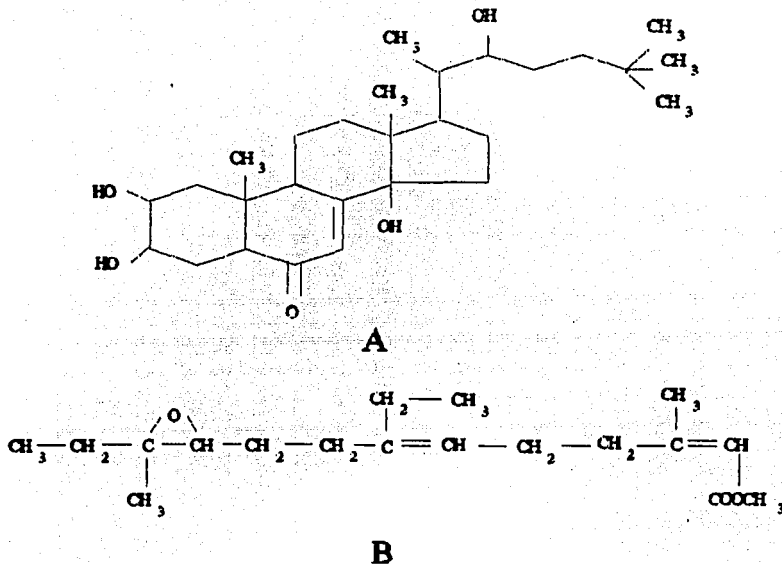


fig. 2. Estructura de las dos hormonas en insectos
A. ecdisona
B. hormona juvenil (1)

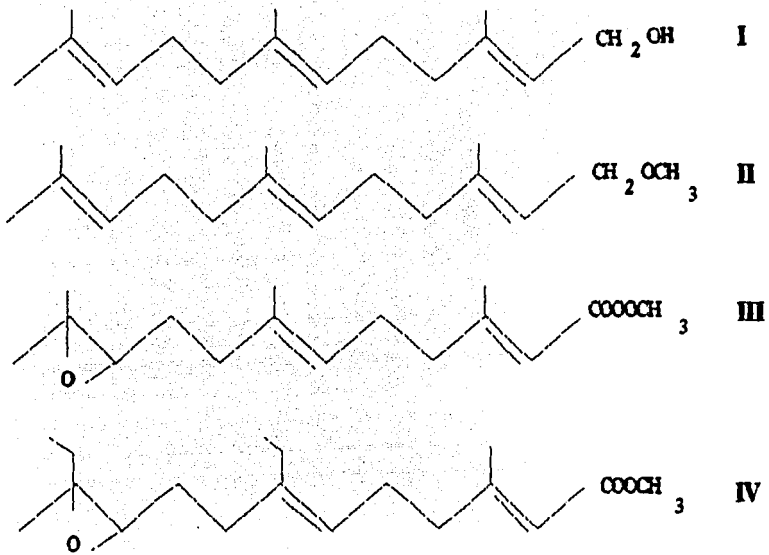


fig.3.Esqueleto de algunos componentes de la hormona juvenil.

I. farnesol

II. farnesil metil éter

III. ácido epoxi-farnesoico

IV. ácido farnesoico ⁽¹⁾

Niveles de Horm. juvenil y Ecdisona

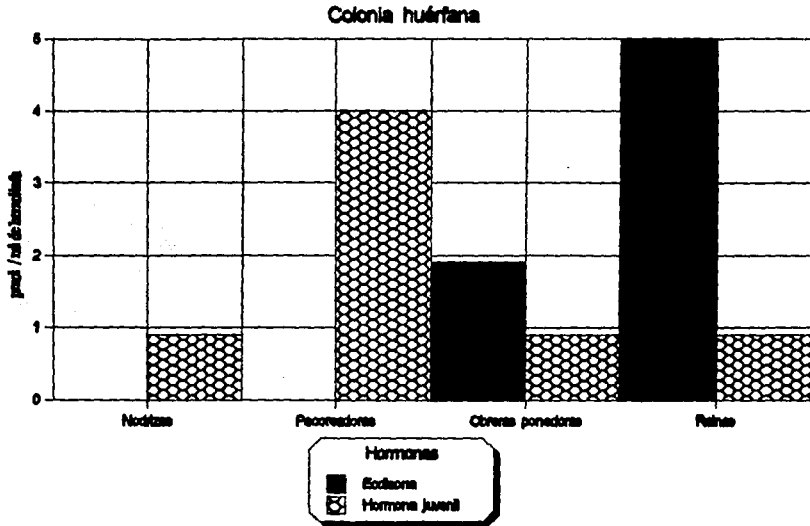


fig. 4. La Ecdisona influye en la postura de reinas y obreras ponedoras en comparación con la Hormona juvenil (10).

Hormona juvenil en Varroasis

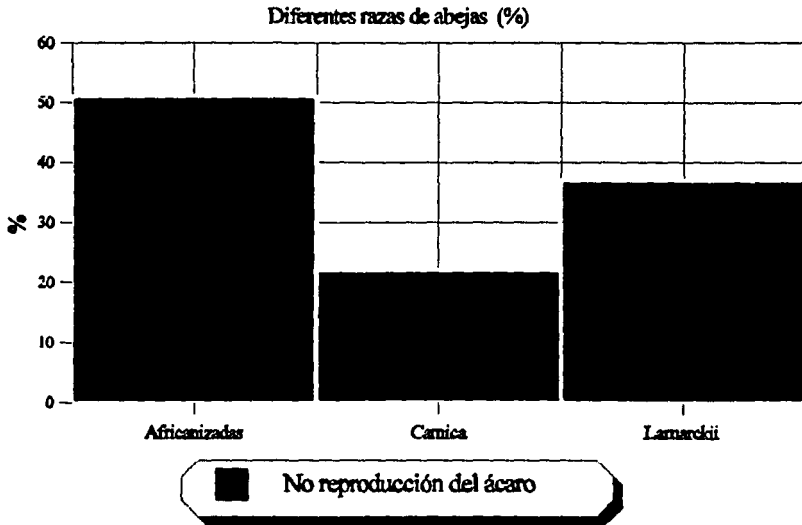


Fig. 5. Niveles de hormona juvenil en diferentes razas de abejas.

LITERATURA CITADA

1. Borror, D. J., Triplehorn, Ch. A., and Norman, F. J.: An Introduction to the study of insects. 6th Saunders College Publishing. New York, 1989.
2. Coronado, P.R., y Márquez, D. A.: Introducción a la Entomología. Morfología y Taxonomía de los insectos. Limusa-Noriega. México, 1990.
3. Huang, Z.Y., and Robinson, G. A.: Honeybee colony integration: worker-worker interactions mediate hormonally regulated plasticity in division of labor. J. Insect. Physiol. 12 :125-131 (1991).
4. Huang, Z. Y., and Robinson, G. A.: Physiological correlates of division of labor among similiary aged honey bees. J. Insect. Physiol. 66: 457-459 (1994)
5. Liu, T. P.: Juvenile hormone-III induced ultrastructural changes in the hypopharyngeal glands of honeybee *Apis mellifera*. Apidologie. 18:73-83 (1989).
6. Molina, P. A., Guzmán, N. E., y Dejair, M.: Patología Apícola. SARH-OIRSA. México, 1990.

7. Novák, V. J.: Insect Hormones. 4th Chapman and Hall. Great Britain, 1975.
8. Rachinsky, A., Strambi, C., Strambi, A., and Hartfelder, K.: Caste and metamorphosis titers of juvenile hormone and ecdysteroids in last instar honeybee larvae. Gen. Comp. Endoc. 79: 31-38 (1990).
9. Robinson, G. A.: Regulation of division of labor in insect societies. J. Insect. Physiol. 37:637-665 (1992).
10. Robinson, G. A., Strambi, C., Strambi, A., and Feldlaufer, M. F.: Comparison of juvenile hormone and ecdysteroid haemolymph titres in adult worker and queen honey bees (*Apis mellifera*). J. Insect. Physiol. 37: 929-935 (1991).
11. Rosenkranz, P., Rachinsky, A., Strambi, C., Strambi, A., Schricker, B., Röpstorf, P., and Paulino-Simoes, Z. L.: Juvenile hormone titer in capped L5 larvae of various races of honeybees. Apidologie . 20:524-527 (1989).
12. Rosenkranz, P., Rachinsky, A., Strambi, A., Strambi, C., and Röpstorf, P.: Juvenile hormone titer in capped worker brood of *Apis mellifera* and reproduction in the bee mite *Varroa jacobsoni*. Gen. Comp. End. 78: 189-193 (1990).

13. Sasagawa, H., and Kuwahara, Y.: Quantitative determination method for a juvenile hormone-III titer in honeybee haemolymph by high-performance liquid chromatography. Int. Congr. Apimondia 30th. 52: 1295-1297 (1988).
14. Sasagawa, H.: Age polyethism of worker honeybees (*Apis mellifera*) and its regulation by juvenile hormone (JH), and determination by high performance liquid chromatography. H. Science . 10: 65-72 (1989).
15. Snodgrass, R. E.: Anatomy of the honey bee. Comstock Publishing Associates . New York, 1984.
16. Wigglesworth, V. B.: The principles of insect Physiology. 7th Chapman and Hall . Great Britain, 1972.
17. Winston, L. M.: The Biology of the Honey Bee. Library of Congress Cataloging in Publication Data . New York, 1991.