

FACTORES QUE REDUCEN LA POBLACIÓN DE ABEJAS (*Apis mellifera*) EN ZONAS TROPICALES: UNA REVISIÓN



ANGÉLICA SÁNCHEZ TOVAR

**Trabajo de grado presentado como requisito para optar al título
de: Especialista en Planeación ambiental**

UNIVERSIDAD MILITAR NUEVA GRANADA

FACULTAD DE INGENIERÍA

**PROGRAMA DE ESPECIALIZACIÓN EN PLANEACIÓN
AMBIENTAL Y MANEJO INTEGRAL DE RECURSOS
RENOVABLES**

BOGOTÁ, 27 JUNIO DE 2018

FACTORES QUE REDUCEN LA POBLACIÓN DE ABEJAS (*Apis mellifera*) EN ZONAS TROPICALES: UNA REVISIÓN

FACTORS THAT REDUCE THE POPULATION OF BEES (*Apis mellifera*) IN TROPICAL ZONES: A REVIEW

Angélica Sánchez Tovar ¹

RESUMEN

Los polinizadores juegan un papel importante en el sostenimiento de la biodiversidad de todas las especies de la tierra, principalmente las abejas que polinizan una gran parte de las especies de plantas en el mundo. Actualmente se ha encontrado una disminución en la población de la especie *Apis mellifera* y existen varios factores responsables de este fenómeno; el uso de pesticidas, que contienen metales pesados, el fortalecimiento y surgimiento de nuevos y viejos patógenos y parásitos, el cambio climático, son algunos de los problemas que enfrenta esta especie y muchas más, cada factor tienen efectos significativos en el desarrollo, comportamiento y desempeño de las abejas provocando daño e interferencia a nivel celular e incluso la nivel comportamental. Se requieren nuevas estrategias para solucionar este fenómeno para que el equilibrio de la vida se mantenga.

Palabras clave: Polinización, *Apis mellifera*, población de abejas, estresores, factores ambientales

ABSTRACT

Pollinators play an important role in sustaining the biodiversity of all species of the Earth, mainly bees that pollinate a large part of the plant species in the world. Currently, a decrease in the population of the species *Apis mellifera* has been found and there are several factors responsible for this phenomenon; the use of pesticides, which contain heavy metals, the strengthening and emergence of new and old pathogens and parasites, climate change, are some of the problems faced by this species and many more, each factor having significant effects on the development, behavior and performance of bees causing damage and interference at the cellular level and even the behavioral level. New strategies are required to solve this phenomenon so that the balance of life is maintained.

Keywords: pollination, *Apis mellifera*, bees' population, stressors, environmental factors

¹ Bióloga, Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de ingeniería, Universidad Militar Nueva Granada. Bogotá, Colombia. Correo electrónico: u2700833@unimilitar.edu.co

INTRODUCCIÓN

La polinización es el proceso de reproducción de las plantas en el cual un grano de polen de una antera llega al estigma de otra flor de la misma especie [1], este proceso es coadyuvado por el aire, agua y animales, particularmente los insectos.

Las abejas juegan un papel importante en la polinización de las especies de plantas cultivables y no cultivables, específicamente el género *Apis* que se encuentra presente en varios ecosistemas de África, Asia, Europa, Oceanía y América, lo cual le permite tener resistencia a variaciones del ambiente [2] [3].

En el forrajeo, proceso en el cual los organismos obtienen energía en forma de alimento [4], al salir de la colmena, las abejas usan el olfato y la vista para guiarse hacia las flores que ofrecen el alimento de mejor calidad [5], en este proceso usan capacidades cognitivas para discriminar y tomar decisiones entre tanta variedad de especies de

1. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se han encontrado varios factores o estresores que son los responsables de la desaparición de las

plantas. El forrajeo lo hacen los adultos de edad mediana que han completado el periodo de orientación de vuelo y la maduración cerebral para prepararlos a la demanda cognitiva del forrajeo [6]

Se estima que más del 84% de las especies de plantas cultivables en el mundo son polinizadas por las abejas. El valor de la polinización por parte de *Apis mellifera* se estima que es de 5-14 billones de dólares al año en Estados Unidos [3] [7], sin embargo, el uso de pesticidas, insecticidas y plaguicidas, deforestación y pérdida de hábitat, el cambio climático y la apicultura que induce la endogamia, la susceptibilidad a enfermedades como el parásito *Varroa destructor*, han disminuido las poblaciones de las abejas y como consecuencia la reducción de la polinización de las plantas, especialmente las de consumo humano [3].

El objetivo de este trabajo es el de evaluar los factores ambientales que causan la disminución de la población de las abejas (*Apis mellifera*).

poblaciones de abejas en el último siglo, que afectan su fisiología, ciclo de vida y comportamiento (Figura 1) [3], entre los cuales se encuentran los pesticidas, metales pesados, parásitos y patógenos, la mal nutrición, pérdida del hábitat y cambio climático [8].

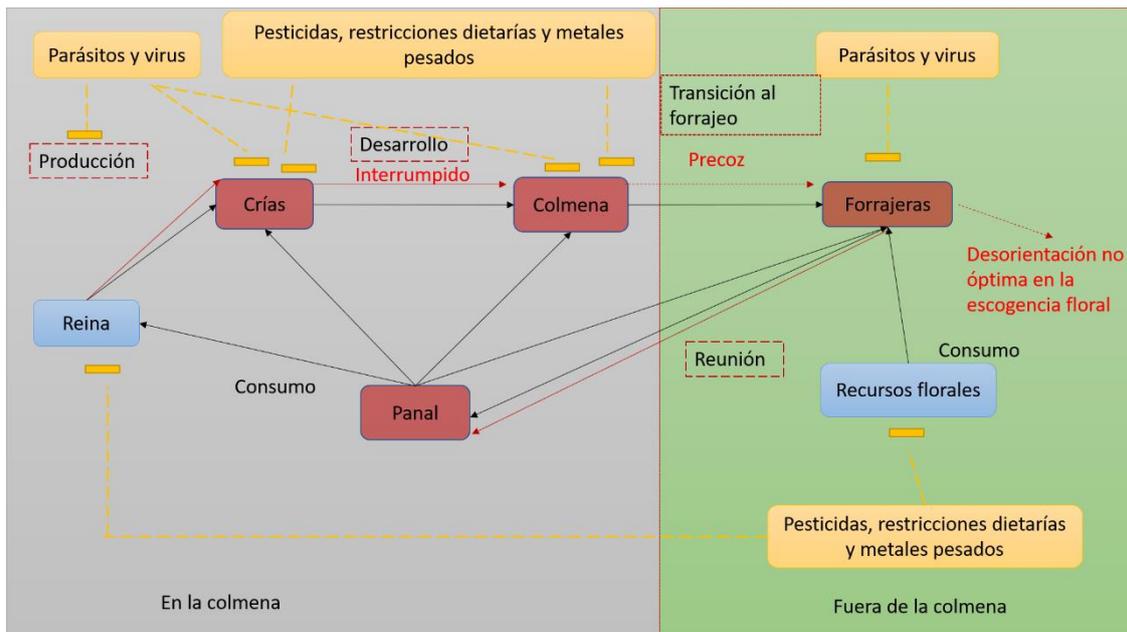


Figura 1: Efectos de los estresores sobre las dinámicas de las abejas. Colonias sin estresores presentes (líneas grises), las crías (huevos, larvas y pupas). Los forrajeros colectan néctar y polen de las fuentes florales y las almacenan en la colmena. Las abejas se exponen a estresores ambientales (recuadros naranjas) en diferentes etapas. Los estresores reducen el crecimiento de las crías, y su desarrollo, induce a un forrajeo temprano y afecta el desempeño cognitivo de los forrajeros, conlleva a la desorientación y menor cantidad de alimento para recoger (líneas rojas). Imagen modificada de Why bees are so vulnerable to environmental stressors [6]

Una de las consecuencias comunes de los estresores a nivel comportamental nombrados en este artículo es el de forrajeo a edad temprana debido a que la esperanza de vida se ve reducida, las abejas reaccionan proporcionalmente a la asignación de tiempo para cada tarea, entonces a su vez existe un

bajo desempeño en el proceso de forrajeo, ya que las abejas no han desarrollado completamente su cerebro para dicha labor. Luego la fuerza de forrajeo se ve dominada por recolectores precoces y se vuelve ineficiente que no puede soportar a la colonia y la población colapsa [6].

1.1 PESTICIDAS Y METALES PESADOS

La agricultura se ha vuelto cada vez más dependiente de los pesticidas neonicotinoides, altamente efectivos en la eliminación de plagas de insectos dado que llegan al sistema nervioso central ya que interrumpe la memoria visuoespacial y la navegación [6].

Existen dos formas de exposición a los pesticidas: (1) por ingestión, en el

cual se consumen y se colecta el néctar y polen contaminado exponiendo no solo a las abejas forrajeras, sino las trabajadoras, los zánganos e incluso la reina; (2) por contacto, en el cual el pesticida penetra el tegumento de las abejas forrajeras durante el vuelo [9].

La mayoría de los pesticidas son solubles en grasas, dándoles la capacidad de acumularse en mayor medida en la cera que en la miel. El nivel de contaminación en los

productos de las abejas es: propóleo > cera > miel [9].

Los insecticidas neonicotinoides empezaron a usarse de manera extensiva desde 1990 y actualmente son los más usados en la larga variedad de cultivos. Los neonicotinoides son neurotoxinas que interfieren en la transmisión colinérgica, la vía principal excitatoria del cerebro de insectos, ya que imitan la acetilcolina como agonistas del receptor de acetilcolina nicotínico (nAChRs) [10] [6], que se activa con los receptores colinérgicos conllevando a la hiperexcitación y finalmente a la muerte. Además, la exposición a los neonicotinoides causa depolarización- bloqueo de la sinapsis e inhibe la respuesta nicotínica importante para el aprendizaje efectivo y plasticidad sináptica [11].

Algunos de los pesticidas que hacen parte de la clasificación de los neonicotinoides son el imidacloprid, clotianidina, y tiametoxam, que han sido temporalmente prohibidos por la comisión Europea en el 2013 por la preocupación existente actual de las abejas y la polinización [10].

La clotianidina persiste en el suelo entre 5 meses a 19 años aproximadamente y posee una gran habilidad de difusión a través de las plantas debido a se mueven por el xilema y contamina el polen y néctar e incluso los frutos comestibles por los humanos [11].

El mecanismo de defensa mediado por los hemocitos es la encapsulación y melanización de los patógenos intrusos, la reacción de melanización es catalizada por la fenolxidasa cuyo precursor (profenoloxidasa) es producido por

Los insecticidas neonicotinoides son absorbidos por las plantas y se dispersan por todos los tejidos a través de su sistema vascular y por ende en el polen, néctar y fluidos de gutación. Las abejas forrajeras son las más expuestas a los pesticidas y pueden transportarlos a la colmena [10] [6].

Las abejas tienden a consumir el néctar de plantas que estén contaminadas con neonicotinoides que el néctar no contaminado debido a que llega a los receptores nicotínicos que son los encargados de la respuesta de recompensa. Actúan como agonistas del receptor de acetilcolina nicotínico e interrumpen la traducción colinérgica que tiene como resultado a comportamientos anormales, la inmovilidad y finalmente la muerte [10] [6].

La clotianidina induce un cambio en la señalización de NF-Kb (factor nuclear potenciador de las cadenas ligeras kappa de las células B activadas) involucrado en la respuesta al estrés y la respuesta inmune como la encapsulación, cicatrización de heridas y la defensa antimicrobial. Este pesticida reduce el número de hemocitos (componente celular del sistema inmune de los insectos), encargados de la fagocitosis y la encapsulación de patógenos y cicatrización de heridas, alteraciones en la densidad de hemocitos influye en la susceptibilidad hacia los patógenos [11] [10].

los hemocitos y activado por serinas proteasas. Se ha encontrado concentraciones de clotianidina en plantas de canola de 6,7 - 16 ug/L en el néctar y 6.6 - 23 ug/kg en polen. En la figura 2 se muestra como la melanización es reducida después

de 24 horas de exposición a la clotianidina. [11] [10].

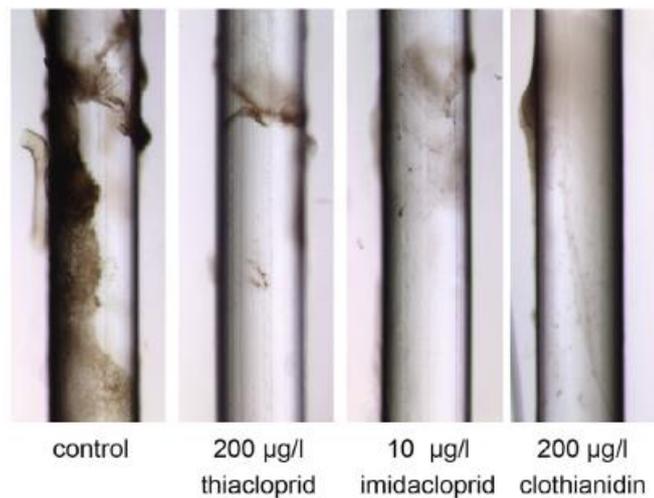


Figura 2: Respuesta de encapsulación es reducida por los neocotinoides tiacloprid, imidacloprid y clotianidina. Filamentos de nylon implantados fueron encapsulados por melanina, café oscura (melanización). Después de 24 horas con el tratamiento la melanización se reduce. Imagen tomada de A. Brandt, *et al.* The neonicotinoids thiacloprid, imidacloprid, and clothianidin affect the immunocompetence of honey bees (*Apis mellifera* L) [10].

El Imidacloprid es un agonista parcial el cual reduce la actividad de forrajeo en abejas y abejorros. Se ha encontrado que dosis mayores de 5 ng/abejas de este compuesto reduce significativamente el movimiento, por lo cual retrasa el retorno de la abeja forrajera a la colmena ya que perjudica la navegación además de disminuir la frecuencia del baile de meneo el cual es un medio de comunicación entre las abejas para indicar el lugar del alimento [11].

El tiacloprid comparado con el imidacloprid y la clotianidina es menos tóxico [12], aunque sus efectos pueden ser visibles meses después de la exposición. Reduce las capacidades olfativas, de El fipronil es un insecticida y acaricida muy usado que llega a los receptores neuronales e inhiben la transmisión de GABA,

orientación e interfiere en la actividad locomotora de las abejas, así mismo, entorpece el desarrollo y el forrajeo [13].

La deltametrina, componente de los insecticidas que actúa en el sistema nervioso, provocando una depolarización de la membrana por una prolongada corriente de sodio en la excitación. Tiene además otros objetivos como son las ATPasas, receptores GABA (ácido γ -aminobutírico) o vías de señales de traducción, alterando la cascada de fosforilación de las proteínas y conlleva a la muerte celular, afectando el aprendizaje, memoria y la guía de vuelo [9] [14].

neurotransmisor vital para el funcionamiento normal de los cuerpos pedunculados, y el aprendizaje complejo; y el glutamato,

neurotransmisor encargado de la comunicación entre las neuronas, encargado del aprendizaje olfativo y visual de las abejas. Exposición

El diazinón es un insecticida organofosforado que afecta la colecta y transporte de néctar [9], ya que inhibe la enzima acetilcolinesterasa (AChE), la cual está involucrada en la fertilización, embriogénesis regeneración de tejidos, en la crianza de las crías y la defensa xenobiótica [15].

Otro insecticida organofosforado son los acefatos, los cuales son tóxicos debido a la bioactivación a través de la conversión metabólica a metamidofos (metabolito oxidado), que actúa como un inhibidor de la AChE. Esta inhibición conlleva a la sobreestimulación y mal funcionamiento del sistema nervioso, lo cual interrumpe el movimiento de las abejas ocasionando un mal forrajero y colecta del néctar [16].

Muchos de los compuestos de los pesticidas contienen metales pesados, los cuales son elementos químicos metálicos que están presentes en la naturaleza con una alta densidad ($> 5\text{g/cm}^3$) y que en bajas concentraciones son tóxicos ya que participan en reacciones redox [17].

En la naturaleza los metales pesados participan en procesos bioquímicos y fisiológicos de los organismos, pero concentraciones excesivas de estos elementos son El cadmio (Cd) es altamente tóxico con efectos mutagénicos y carcinogénicos. Altas concentraciones de Cd, incrementa los niveles de ROS y conlleva a un estrés oxidativo de las células [21], además provoca diferentes tipos de respuesta en los estadios de

pronunciada de fipronil reduce el aprendizaje olfativo y un deterioro cognitivo y de la memoria, que puede conllevar a la muerte neuronal [6].

tóxicos. Los invertebrados son mayormente afectados a la contaminación de metales pesados porque tienen vías de detoxificación insuficientes. La mortalidad disminuye por un mecanismo celular adecuado en donde el organismo puede enfrentarse a la contaminación con un gasto adicional de energía, pero tiene un efecto indirecto que es la disminución de la reproducción [18].

El Cromo es un metal pesado ubicuo del ambiente y puede encontrarse como Cr III o IV. Su concentración ha ido en aumento por las actividades industriales. El cromo III se encuentra en las plantas y como consecuencia las abejas están expuestas a él. La dosis letal (LD50) en abejas adultas de la especie *Apis mellifera* es de 2049 mg/L. El cromo causa la mortalidad de las larvas y perturba el comportamiento de la abejas adultas [19].

El plomo (Pb) es posible encontrarlo en el aire y se origina por la contaminación atmosférica y contamina directamente al néctar de las flores [20], interfiere con los procesos dependientes de calcio y causa daño a nivel celular con la formación de las especies reactivas de oxígeno (ROS), puesto que daña el ADN, oxida aminoácidos y ácidos grasos [21].

desarrollo de los insectos [22]. El cadmio se encuentra en la industria metalera e incineradores, por encontrarse en el aire contamina el néctar y la miel [20].

Otro elemento relevante es el selenio, un metal pesado encontrado

en el tratamiento de cultivos, modifica los constituyentes de la miel ya que se requiere un 0.1-4.8 % de sacarosa, 24-40% de glucosa y 30-45 % de fructosa en la miel, incluso interfiere con el aprendizaje olfativo y memoria a largo plazo [6] [23].

La exposición de dosis subletales de neonicotinoides está algunas veces asociadas con un alto impacto patológico, incluyendo la prevalencia del parásito del intestino *Nosema spp.*, y otros virus

1.1.2 PARASITOS Y PATÓGENOS

Los parásitos y patógenos usualmente compiten con el huésped por los recursos nutricionales causando un estrés energético. El estrés energético se impone cuando el parásito directamente extrae energía del huésped para sus propias necesidades metabólicas o el huésped necesita gastar mucha más energía para cubrir una respuesta inmunológica, de cualquiera de las dos formas se compromete la efectividad de la respuesta inmune y permite que no solo uno si no varios patógenos infecten al huésped [24].

Las actividades humanas han intensificado la presencia de parásitos y patógenos en las abejas a través de la dispersión de bacterias, virus, hongos y ácaros en el mundo. Algunos de estos organismos actúan directamente en el cerebro con un impacto severo en el comportamiento. Al entrar en contacto con el patógeno se activa el sistema inmune e interfiere con el suministro de energía y mecanismos de señalización además de reducir las habilidades de aprendizaje olfativo [6].

típicamente asociados con *Varroa destructor* como el virus de alas deformadas (DWV) que afecta el gen de familia NF-kB y promueve la replicación del virus DWV en las abejas. Los neonicotinoides (principalmente los clotianidina) inducen cambios en la señalización de NF-Kb y afecta la respuesta inmune como la encapsulación, cicatrización de heridas o defensa antimicrobial [10].

Nosema ceranae y *Nosema apis*, parásitos microsporadios, se distribuyen globalmente y se vuelven cada vez más comunes, el clima cálido incrementa su virulencia. La transmisión de *Nosema sp.* puede ser vía fecal u oral [25], por consumo de agua o comida contaminada y el intercambio de alimento por trofalaxis [26] [27].

Las esporas germinan en el lumen del intestino [25] en donde se inyecta de manera mecánica un filamento polar sobresaliente de una espora germinante, con una fuerza física, el filamento penetra la membrana celular del huésped, a través del filamento el esporoplasma infectivo es inyectado al citoplasma de la célula del huésped y se inicia la replicación del parásito y producción de esporas [26].

La infección de este patógeno promueve el forrajeo temprano, modifica las feromonas mandibulares de la reina, reduce la longevidad, disminuye las funciones del sistema inmune e incrementa la pérdida de colonias. Reduce la longevidad porque interrumpe el metabolismo proteico y causa estrés energético ya que *Nosema* roba esa energía de las células del intestino medio y perjudica las células epiteliales de intestino además de

aumentar el apetito y el tiempo de forrajeo [28], [24], [28].

Las respuestas comportamentales de las abejas hacia el patógeno *Nosema* son (1) ataques tales como mordeduras, picaduras e incluso persecución hacia las abejas infectadas, (2) evasión, ya que las abejas sanas notan la expresión cuticular de hidrocarburos, (3) la automedicación, ellas colectan más resina anti parasítica cuando están infectadas [25].

La susceptibilidad a enfermedades como el parásito *Varroa destructor*, han disminuido las poblaciones de las abejas e indirectamente de las especies de plantas, especialmente las de consumo humano. Se ha encontrado que la resistencia a los parásitos y patógenos ha disminuido ya que los patógenos tienden a tener diferentes haplotipos con virulencia variable y el cambio climático pueden estimular la transferencia de estos haplotipos a las poblaciones de abejas [3] [6].

Varroa destructor es un ectoparásito invasivo obligado en abejas adultas y sus crías [25], que compromete la defensa inmune de las abejas con la reducción de la expresión de los genes relevantes con el sistema inmune y aumenta de la replicación viral y así afectando el ciclo de vida y resistencia de la enfermedad [10].

Su ciclo de vida está altamente adaptado al desarrollo de los zánganos y las crías trabajadoras. Después de la invasión de una célula huésped antes de ser tapadas, la hembra del acaro se alimenta del 5to instar de la hemolinfa larval e inicia la oogénesis unas pocas horas después. Señales específicas del huésped desencadena la puesta de huevos del acaro, empezando con un huevo masculino haploide sin

fertilizar después de tres días aproximadamente y seguido por 4-5 huevos femeninos diploides fertilizados en 30 h de intervalos. La descendencia de los acros sale unas pocas horas después de la ovoposición y pasan a través de los estadios proto y deutoninfa hasta ser sexualmente maduros y al final ser un adulto a los 7 días [25].

Varroa destructor tiene implicaciones negativas no solo en el individuo sino en la colonia completa, las pupas de abejas infectadas tienen deficiencias nutricionales durante su desarrollo ya que se alimenta de la hemolinfa, reduce la inmunocompetencia, vuelo y navegación, disminuyendo la supervivencia de abejas. *Varroa* además de ser un patógeno, es un vector para virus letales, como son el virus de ala deformada que impacta el aprendizaje olfativo, importante para el forrajeo (DWV) y el virus de israelí de parálisis aguda (IAPV) afecta el comportamiento de orientación [25], [6].

A. Mellifera tiene resistencia a *Varroa destructor* usando varios mecanismos a nivel individual y colonial. El mejor mecanismo de resistencia a nivel colonia es el enjambre ya que reduce la intensidad del acaro y simultáneamente teniendo periodos sin crías en la colmena y estorbando en el proceso de reproducción del patógeno. Otra estrategia es la abstención, en este caso no hay reproducción y todos los individuos adultos de la colonia incluyendo la reina dejan a las crías y sus reservas y se establecen en un nuevo nido en otro lugar para dejar a los patógenos atrás. Otro mecanismo es la higiene sensitiva de varroa, un comportamiento de aseo, en donde solo algunas líneas paternas realizan

el trabajo temporal, para esto es necesario la detección, apertura y remoción del acaro [25].

La enfermedad “la cría sucia europea” (EFB) causada por *Mellisococcus pluton* afecta a las larvas sin sellar, matando las larvas de 4-5 días de nacidas, la larva infectada se mueve a la celda de cría y muere en su celda, retorcida alrededor de la pared o estirada, el color de la larva cambia de un blanco perlado a amarillo (ver Figura 3), luego a café y finalmente a un negro grisáceo (ya en descomposición) con un olor agrio [29].

M. pluton infecta a la larva colonizando el intestino, esta

bacteria llega a la larva cuando hay comida contaminada y se multiplica en el intestino. Las larvas son susceptibles en cualquier estadio, pero entre más adelantado el estadio menor es la infección, hay competencia de nutrientes entre la bacteria y la larva (inanición), la segunda etapa de la infección es el daño del tejido, la bacteria se dispersa cuando las larvas infectadas sobreviven a pupa y depositan sus heces, pero se controla con la limpieza que hacen las abejas adultas a la colmena. Los adultos también tienen la bacteria, pero no presentan síntomas [30] [29] [31]

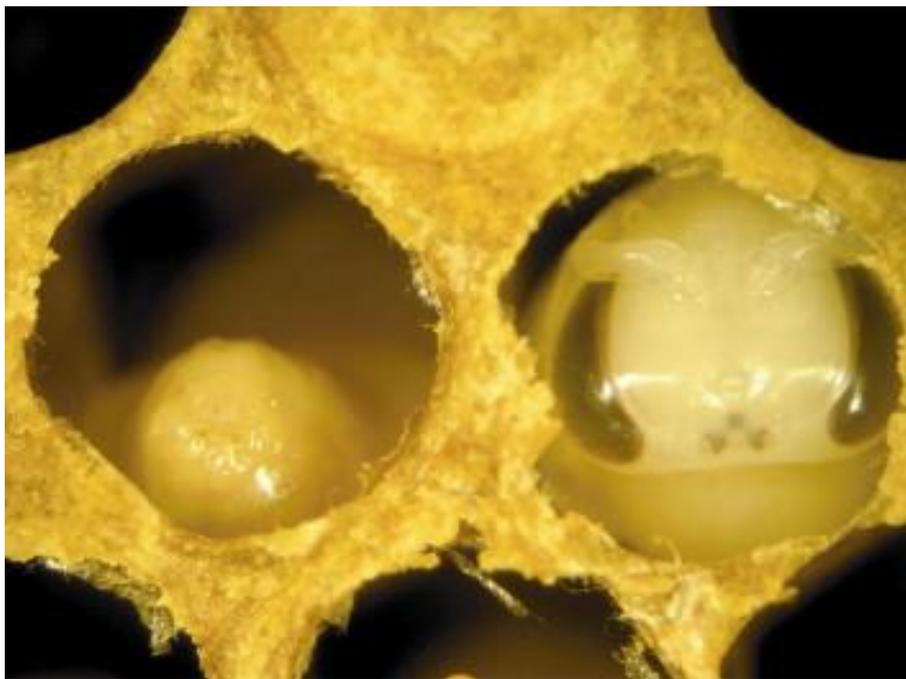


Figura 3: Comparación de larva de *Apis mellifera*, celda izquierda larva infectada con *M. pluton*, y celda derecha, larva sana. Imagen tomada de [29].

1.1.3 FACTORES AMBIENTALES /CAMBIO CLIMATICO

La variación de factores ambientales afecta los niveles de sociabilidad de las abejas, especialmente la temperatura, debido a que la sociabilidad ocurre en ambientes

más cálidos con altitudes y/o latitudes bajas, además el frío y la lluvia es un ambiente desfavorable para la polinización por insectos, ya que reduce la actividad de vuelo, disminuye la tasa de reproducción y limita la cantidad de polen en un área determinada. El calentamiento global produce cambios en las respuestas fenológicas de las plantas y sus polinizadores, estos cambios reducen las fuentes florales disponibles para los polinizadores entre 17-50%, incrementando el riesgo de extinción de las especies de plantas y los polinizadores [32].

La resiliencia de las abejas a los estresores depende de su nivel de sociabilidad, por esto si los factores ambientales afectan la sociabilidad, ellas no tienen la “fuerza” para contrarrestarlo. Las abejas solitarias son las más vulnerables porque se reduce la eficiencia del forrajeo de las hembras, seguido de la exposición inmediata del estrés comprometiendo el desarrollo de las crías [6].

La pérdida de hábitat reduce directamente la abundancia de las abejas limitando la población. Disminuye las fuentes florales disponibles de la forrajera, incrementando la distancia de viaje hasta llegar a donde está el alimento y reduce su eficacia, además de ser un gasto energético. Con la pérdida del hábitat modifica la respuesta de las especies de abejas silvestres, las abejas hacen parte de interacciones mutualistas con las plantas que requieren la polinización por insectos para su reproducción, cambios en la composición de especies de abejas conlleva a cambios en el ensamble de plantas y su fauna asociada y podría tener implicaciones severas en el todo el ecosistema. Los organismos de cuerpos pequeños

son más impactados en la pérdida de hábitat que los de grandes cuerpos, además los organismos con un nicho dietario más amplio y variado son menos impactados que los especialistas en la pérdida de hábitat [33].

La pérdida de hábitat, el impacto universal y de mayor impacto en el declive de la población de abejas, aproximadamente el 38% de la superficie de la tierra en el 2005 se usa para la agricultura [8].

Fragmentación de hábitat resulta directamente en una pérdida de hábitat, que impacta en la supervivencia de las poblaciones, ya sea a través del aislamiento genético y la subsiguiente endogamia o simplemente la incapacidad de pequeñas islas de hábitat para apoyar poblaciones de abejas viables [8].

2 CONCLUSIONES

En conclusión, se tiene una idea general de los factores que afectan y de su interacción con las abejas. Se entiende que son factores que pueden ser solucionados y/o manejados por el ser humano cambiando sus hábitos y mejorando sus actividades diarias.

Claramente se deben tomar medidas para evitar que continúe la pérdida de las abejas y como consecuencia la polinización, y salvaguardar la biodiversidad existente. Las medidas a tomar podrían ser el probar nuevas alternativas de pesticidas, existen en la naturaleza pesticidas derivados de las plantas y pueden ser usados sin que exista una afectación en los demás organismos e incluso los mismos insectos, es decir, producir repelentes naturales que ahuyente a

los insectos e incluso hongos sin dañarlos.

También el minimizar el desarrollo de la agricultura extensiva y el

mantenimiento de hábitats naturales que permitan soportar la diversidad de las abejas, demás organismos dependientes de la polinización.

REFERENCIAS

- [1] D. Sadava, C. Heller, G. Orians, W. Purves y D. Hillis, Vida. La ciencia de la biología, Octava ed., Buenos Aires: Médica Panamericana, 2009.
- [2] J. Fründ, S. L. Zieger y T. Tschardtke, «Response diversity of wild bees to overwintering temperatures,» *Oecologia*, pp. 1639-1648, 2013.
- [3] Y. Le Conte y M. Navajas, «Climate change: impact on honey bee populations and diseases,» *Scientific and Technical Review of the Office International des Epizooties*, pp. 499-510, 2008.
- [4] N. Campell y J. Reece, Biología, Séptima ed., Médica Panamericana, 2007.
- [5] H. Dobson, I. Groth y G. Bergstrom, «Pollen Advertisement: Chemical contrasts between whole-flower and pollen odors,» *American Journal of Botany*, pp. 877-885, 1996.
- [6] S. Klein, A. Cabirol, J.-M. Devaud, A. B. Barron y M. Lihoreau, «Why bees are so vulnerable to environmental stressors,» *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 32, nº 4, pp. 268-278, 2017.
- [7] C. Kremen, N. Williams y R. Thorp, «Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification,» *PNAS*, pp. 16812-16816, 2002.
- [8] M. J. Brown y R. J. Paxton, «The conservation of bees: a global perspective,» *Apidologie*, pp. 410-416, 2009.
- [9] A. Rişcu (Jivan) y M. Bura, «The Impact of Pesticides on Honey Bees and Hence on humans,» *Animal Science and Biotechnologies*, vol. 46, nº 2, pp. 272- 277, 2013.
- [10] A. Brandt, A. Gorenflo, R. Siede, M. Meixner y R. Büchler, «The neonicotinoids thiacloprid, imidacloprid, and clothianidin affect the immunocompetence of honey bees (*Apis mellifera* L.),» *Journal of Insect Physiology*, pp. 40-47, 2016.
- [11] A. T. Alkassab y W. H. Kirchner, «Assessment of acute sublethal effects of clothianidin on motor function of honeybee workers using video-tracking analysis,» *Ecotoxicology and Environmental Safety*, vol. 147, pp. 200-205, 2018.

- [12] S. Alptekin, C. Bass, C. Nicholls, I. Paine, S. Clark, L. Field y G. Moores, «Induced thiacloprid insensitivity in honeybees (*Apis mellifera* L.) is associated with up-regulation of detoxification genes,» *Insect Molecular Biology*, vol. 25, nº 2, pp. 171-180, 2016.
- [13] R. Siede, . L. Faust, M. D. Meixner, . C. Maus, B. Grünewald y R. Büchler, «Performance of honey bee colonies under a long-lasting dietary exposure to sublethal concentrations of the neonicotinoid insecticide thiacloprid,» *Pest Management Science*, vol. 73, nº 7, pp. 1334- 1344, 2017.
- [14] A. Badiou, M. Meled y L. P. Belzunces, «Honeybee *Apis mellifera* acetylcholinesterase—A biomarker to detect deltamethrin exposure,» *Ecotoxicology and Environmental Safety* , pp. 246-253, 2008.
- [15] G. Glavan , M. Kos, J. Božič, D. Drobne, J. Sabotič y A. J. Kokalj, «Different response of acetylcholinesterases in salt- and detergent-soluble fractions of honeybee haemolymph, head and thorax after exposure to diazinon,» *Comparative Biochemistry and Physiology, Part C*, vol. 205, pp. 8-14, 2018.
- [16] J. Yao, . Y. Cheng Zhu, J. Adamczyk y R. Luttrell, «Influences of acephate and mixtures with other commonly used pesticides on honey bee (*Apis mellifera*) survival and detoxification enzyme activities,» *Comparative Biochemistry and Physiology, Part C*, vol. 209, pp. 9-17, 2018.
- [17] M. E. Beltrán Pineda, «Metales pesados (Cd, Cr y Hg): su impacto en el ambiente y posibles estrategias biotecnológicas para su remediación,» *Investigación, innovación Ingeniería* , pp. 82-112, 2015.
- [18] D. MORON,, H. SZENTGYRGYI, P. SKORKA, S. G. POTTS y M. WOYCIECHOWSKI , «Survival, reproduction and population growth of the bee pollinator, *Osmia rufa* (Hymenoptera: Megachilidae), along gradients of heavy metal pollution,» *Insect Conservation and Diversity* , pp. 113 - 121, 2014.
- [19] F. Sgolastra , S. Blasioli , T. Renzi , S. Tosi, P. Medrzycki, R. Molowny-Horas , C. Porrini y . I. Braschi, «Lethal effects of Cr(III) alone and in combination with propiconazole and clothianidin in honey bees,» *Chemosphere*, pp. 365-372, 2018.
- [20] D. Dinkov y D. Stratev , «The content of two toxic heavy metals in Bulgarian bee pollen,» *International Food*

- Research Journal*, vol. 23, nº 3, pp. 1343-1345, 2016.
- [21] T. V. Nikolić, D. Kojic, . S. Orcic, . D. Batinic, E. Vukasinovic , . D. P. Blagojevic y J. Purac, «The impact of sublethal concentrations of Cu, Pb and Cd on honey bee redox status, superoxide dismutase and catalase in laboratory conditions,» *Chemosphere*, pp. 98-105, 2016.
- [22] M. Gauthier, P. Aras, C. Jumarie y M. Boily, «Low dietary levels of Al, Pb and Cd may affect the non-enzymatic antioxidant capacity in caged honey bees (*Apis mellifera*),» *Chemosphere*, pp. 848-854, 2016.
- [23] M. M. Wheeler y G. E. Robinson, «Diet-dependent gene expression in honey bees: honey vs. sucrose or high fructose corn syrup,» *Scientific Reports*, pp. 1-5 , 2014.
- [24] C. Mayack y D. Naug, «Energetic stress in the honeybee *Apis mellifera* from *Nosema ceranae* infection,» *Journal of Invertebrate Pathology*, vol. 100, nº 3, pp. 185-188, 2009.
- [25] C. Kurze, J. Routtu y R. F. Moritz, «Parasite resistance and tolerance in honeybees at the individual and social level,» *Zoology*, vol. 119, pp. 290-297, 2016.
- [26] I. Fries, «*Nosema ceranae* in European honey bees (*Apis mellifera*),» *Journal of Invertebrate Pathology*, vol. 103, pp. 73-79, 2010.
- [27] M. Milbrath, T. Van Tran , W.-F. Huang, L. F. Solter, D. R. Tarpy, F. Lawrence y Z. Y. Huang, «Comparative virulence and competition between *Nosema apis* and *Nosema ceranae* in honey bees (*Apis mellifera*),» *Journal of Invertebrate Pathology*, vol. 125, pp. 9-15, 2015.
- [28] C. J. Jack, S. S. Uppala , H. M. Lucas y R. R. Sagili, «Effects of pollen dilution on infection of *Nosema ceranae* in honey bees,» *Journal of Insect Physiology*, pp. 12-19, 2016.
- [29] E. Genersch, «American Foulbrood in honeybees and its causative agent, *Paenibacillus larvae*,» *Journal of invertebrate pathology*, vol. 103, 2010.
- [30] E. Forsgren , «European foulbrood in honey bees,» *Journal of Invertebrate Pathology*, vol. 103, pp. 55-59, 2010.
- [31] K. Antúnez, M. Anido, G. Schlapp, J. D. Evans y P. Zunino, «Characterization of secreted proteases of *Paenibacillus larvae*, potential virulence factors involved in honeybee larval infection,» *Journal of Invertebrate Pathology*, vol. 102, pp. 129-132, 2009.
- [32] M. Kuhlmann, D. Guo, R. Veldtman y J. Donaldson,

- «Consequences of warming up a hotspot: species range shifts within a centre of bee diversity,» *Diversity and Distributions*, vol. 18, pp. 885-897, 2012.
- [33] R. Bommarco, J. C. Biesmeijer, B. Meyer, S. G. Potts, J. Poyry, S. P. M. Roberts, I. Steffan-Dewenter y E. Ockinger, «Dispersal capacity and diet breadth modify the response of wild bees to habitat loss,» *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, pp. 2075-2082, 2010.
- [34] G. Allen-Wardell, P. Bernhardt, R. Bitner, A. Burquez, S. Buchmann, J. Cane, P. . A. Cox y et al. , «The Potential Consequences of Pollinator Declines on the Conservation of Biodiversity and Stability of Food Crop Yields,» *Conservation Biology*, vol. 12, nº 1, pp. 8-17, 1998.
- [35] B. E. Traver y R. D. Fell, «*Nosema ceranae* in drone honey bees (*Apis mellifera*),» *Journal of Invertebrate Pathology*, vol. 107, nº 3, pp. 234-236, 2011.
- [36] J. Benuszak, M. Laurent y M.-P. Chauzat, «The exposure of honey bees (*Apis mellifera*; Hymenoptera: Apidae) to pesticides: Room for improvement in research,» *Science of the Total Environment*, pp. 423-438, 2017.
- [37] J. D. Evans y M. Spivak, «Socialized medicine: Individual and communal disease barriers in honey bees,» *Journal of Invertebrate Pathology*, pp. 62- 72, 2010.
- [38] Y. A. Al Naggar, E.-S. A. Naiem, A. I. Seif y M. H. Mona, «HONEY BEES AND THEIR PRODUCTS AS A BIOINDICATOR OF ENVIRONMENTAL POLLUTION WITH HEAVY METALS,» *Mellifera*, pp. 10-20, 2013.