

El comportamiento de apareamiento en las abejas de la miel

Francisco Padilla Alvarez (padilla@uco.es), José Manuel Flores Serrano y Antonio J. Pérez Ruiz.
Departamento de Zoología, Campus de Rabanales, Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba.



Zángano.

Introducción

El comportamiento reproductivo de los animales es un tema ampliamente estudiado en biología. No obstante hay que decir que aunque conoce-

mos las pautas reproductivas de animales representativos de todos los grupos importantes, sabemos poco o muy poco en el caso de la gran mayoría de especies que viven con nosotros en el pla-

neta Tierra.

Dejando a un lado a los vertebrados (ej. mamíferos o aves) y centrándonos en los insectos es bastante normal en muchas especies, como son los casos de las conocidas

cigarras (Hemípteros) y los saltamontes (Ortópteros), que los machos busquen formas (ej. colores o comportamientos) de incrementar sus atractivos para las hembras y de esta forma verse favorecidos en la elección que ellas realizan. Pero en el caso de las abejas esta regla no se cumple. Que sepamos, un zángano no despliega un color o un comportamiento que haga que una hembra se fije especialmente en él y que lo prefiera frente a posibles competidores.

Además, y para empeorar la cuestión, la literatura suele describir a los zánganos como animales perezosos, glotones y ociosos. Es decir, desde nuestro punto de vista son animales que no muestran ningún atractivo y menos sexual. Pero a las reinas les gustan.

Probablemente y reivindicando la figura del zángano hay que decir que debemos de

cambiar nuestra visión de estos machos. Seguramente es más adecuado pensar que nuestros zánganos son animales activos, con una frenética vida en la que buscan desesperadamente hembras receptoras con las que poder aparearse. Aunque repito que su imagen clásica está muy lejos de lo frenético o de una búsqueda desesperada.

Estrategias reproductivas de los Apoidea

La superfamilia Apoidea incluye unas 17.000 especies descritas, aunque según estimaciones podría incluir entre 20.000 y 30.000 especies. Su máxima abundancia se da en regiones secas de clima templado cálido, como es el caso de la cuenca mediterránea. Este grupo incluye a todas las abejas, sean solitarias o sociales.

La mayoría de las especies

incluidas en los Apoidea son animales solitarios que siguen dos estrategias para construir sus nidos:

- Abejas solitarias. Cada hembra construye uno o varios nidos sin tener en cuenta la localización de otros nidos de su propia especie. En la mayoría de los casos estos insectos tienen una sola generación anual.

- Abejas que forman agregaciones. Aunque son solitarias, para anidar se unen a otras de su misma especie y forman densas agrupaciones que pueden incluir cientos o miles de hembras anidando en un área reducida.

El resto de las especies son insectos eusociales que forman diferentes tipos de colonias. Las más evolucionadas de este grupo tienen una compleja integración social y normalmente hay una diferenciación en castas. Obviamente en este grupo se incluye a *Apis mellifera*.



apilore S.L.



Fábrica de cera Compra y venta de miel y cera

Miel • Polen • Jalea Real • Cera • Propóleos • Colmenas
Todo tipo de material apícola
Instalaciones completas de extracción y envasado

ALIMENTO ESPECIAL PARA ABEJAS

Alimento de invierno. Alimento estimulante de primavera. ¡¡Líquido!!

Quinta Machado, s/n (Ctra. Nal IV, Km 451) 41400 ÉCIJA (Sevilla)
Apartado de correos, 149 Tel.: 95 4833314 Fax: 95 4831436
e-mail: apilore@wanadoo.es



En la mayoría de las especies de abejas los ciclos vitales de las hembras son muy parecidos: emergen de sus celdas de cría, se aparean rápidamente y también rápidamente pierden su receptividad hacia los machos.

Sabemos que los machos de las diferentes especies de abejas eusociales emplean una amplia gama de comportamientos reproductores, y buscan diferentes lugares de encuentro para aparearse y asegurar su unión con las hembras de su misma especie.

Si miramos el grupo de los Apoidea en conjunto, la verdad es que no lo conocemos todo sobre los comportamientos de apareamiento de este amplio racimo de insectos. Conocemos en profundidad el ciclo vital de varias especies y esto nos permite dibujar una especie de marco de referencia que incluye a todo el grupo.

Básicamente los machos pueden seguir dos tipos de estrategias: o buscan a las hembras en unos lugares determinados

o bien las esperan en zonas concretas, en una época del año y a unas precisas horas del día. ¿Qué hace que un determinado macho de una determinada especie siga una u otra estrategia?, aquí por lo que sabemos no influye el hecho de que una especie sea solitaria (recordemos que la mayoría de los Apoidea son especies solitarias) o social, lo que realmente importa es la evolución de la especie y la distribución en el espacio y en el tiempo de las hembras receptivas. Obviamente esto último merece una aclaración. En la mayoría de las especies de abejas los ciclos vitales de las hembras son muy parecidos: emergen de sus celdas de cría, se aparean rápidamente y también rápidamente pierden su receptividad hacia los machos. El resto de

sus vidas lo dedican a la construcción de un nido y sus celdillas de cría, y al aprovisionamiento de comida para que pueda ser utilizada por la nueva generación que se está desarrollando. En el caso de las especies sociales como es *A. mellifera* la puesta de huevos es la actividad principal o exclusiva de la reina, al menos desde que de una celdilla de cría emerge la primera obrera. Si la densidad de nidos en los que se están desarrollando las reinas es alta o bien las hembras emergen más o menos sincronizadas en el tiempo, es una buena estrategia para los machos buscar a las hembras en sus nidos y/o lo más cerca posible de las celdillas de las que van a emerger las deseadas hembras. En el caso de que los nidos

estén dispersos en un área amplia o bien que sea imprevisible conocer el momento en el que las hembras van a salir de los mismos, la existencia de lugares de encuentro donde sea más probable hallarlas puede ser la mejor estrategia a seguir por los machos. Queda un último matiz de la cuestión, si hay un área donde se van a congregarse las hembras vírgenes para aparearse, un macho puede hacer dos cosas diferentes: defender un territorio o bien competir abiertamente con el resto de machos.

Como vemos la vida de los machos no es simple, y si quieren aparearse con las hembras tienen que elegir cuidadosamente la estrategia a seguir.

Volviendo a la cuestión de la defensa de un territorio o de la competencia abierta con otros machos, la distribución de las hembras y su número van a ser los factores que van a determinar en gran medida el comportamiento que van a seguir los machos y por lo tanto su posible éxito o fracaso; también la densidad de los machos va a tener su propia influencia en la estrategia a seguir.

Cuando un macho puede defender exitosamente un territorio en el que es previsible que él pueda encontrar una hembra receptiva, la territorialidad se verá favorecida. Si la densidad de machos es grande, el coste de la defensa de un territorio frente a los posibles intrusos puede ser tan grande, que el macho en cuestión pierda la posibilidad de localizar y aparearse con una hembra que penetre en su territorio. En este último caso la competencia directa con otros machos puede ser la mejor elección. Aunque la territorialidad está muy extendida dentro de los Apoidea, la competencia entre machos mediante "carreras" (vuelos) es una estrategia frecuente en el mundo de las abejas.

Volviendo a los machos y comparando su ciclo vital con el de las hembras, ellos des-



Aparato genital masculino.

pués de emerger de las celdas de cría van a dedicar toda su vida a la búsqueda de hembras con las que acoplarse, y si es necesario se van a alimentar con cierta frecuencia para continuar en su incesante búsqueda de hembras receptivas. Toda su vida la dedican a optimizar su éxito reproductivo. Generalmente los machos no participan en la construcción y mantenimiento de los nidos, ni en su defensa ni dispensan ningún tipo de cuidados a la cría, tampoco participan en el aprovisionamiento de alimen-

to. Pero los genes que portan son esenciales para la formación y mantenimiento de las colonias de abejas.

En el grupo de los Apoidea hay especies monógamas y polígamas, es decir, machos o hembras que se aparean con un solo congénere del sexo opuesto o bien que se aparean con varios. De los datos que poseemos se deduce que no hay una relación directa entre el tipo de apareamiento de las hembras (monógamas o polígamas) y el comportamiento o estrategia que

siguen los machos para conseguir unirse a ellas.

El apareamiento de muchas especies solitarias es difícil de observar, como también es difícil de seguir el vuelo nupcial de nuestras abejas domésticas. De los datos de que disponemos se concluye que en la mayoría de los casos las abejas se aparean una sola vez en su vida con uno o varios machos.

Nuestras abejas domésticas (*A. mellifera*) son algo particulares en relación a la estrategia reproductiva que siguen,

a seguir es reducir al máximo el tiempo que dedica a esta actividad. El riesgo se incrementa cuando además tiene que aparearse con varios individuos diferentes.

Básicamente este es el problema o situación a la que se tienen que enfrentar nuestras reinas cuando tienen aproximadamente una semana de vida, y salen de la colonia para realizar sus vuelos nupciales.

¿Qué estrategia es la más adecuada?, pues obviamente optimizar el proceso para realizar el menor número posible

vuelos nupciales.

Un dato interesante que encuentran estos autores es que el número medio de apareamientos de las reinas que realizaron un único vuelo nupcial fue de 13,13 y en el caso de varios vuelos la media se situó en 12,6 apareamientos. Cuando se aplican pruebas estadísticas a los datos encuentran que no existen diferencias significativas, es decir, que no hay ninguna relación directa entre el número de vuelos y el de apareamientos. Planteado de otra



Abejas con la reina.

ya que las hembras se unen con varios machos, pero los machos sólo pueden unirse (copular) una vez en su vida y con una única hembra.

Comportamiento reproductivo de *A. mellifera*

En la naturaleza a veces la reproducción no es una cuestión simple o fácil de solventar. Si un animal corre algún tipo de riesgo cuando intenta aparearse, la mejor estrategia

de vuelos y en los mismos aparearse con el mayor número posible de zánganos. Schlüns y cols. En un trabajo realizado en el año 2005 con reinas de la raza *A. m. carnica* encontraron que de las 21 reinas que salieron a realizar sus vuelos nupciales, el 14% no regresó a su colonia. De las que regresaron el 61% iniciaron la puesta de huevos después de un único vuelo nupcial, y el resto (39%) comenzó la puesta tras realizar varios

forma, lo que parece ocurrir es que si una reina no consigue aparearse en un solo vuelo con un número suficiente de machos, vuelve a realizar nuevos vuelos nupciales. En el caso de que en su primer vuelo consiga aparearse con el suficiente número de machos, no vuelve a salir de la colonia para realizar nuevos vuelos.

Kraus y cols. (2005) después de analizar el ADN de la descendencia de un grupo de rei-

nas de la raza A. m. carnica encuentran que el número de apareamientos está comprendido entre 10 y 28, con un valor medio de 17,32. Obviamente estos valores son superiores a los encontrados por los autores citados anteriormente, y quedan lejos de los datos mayor y menor que hemos encontrado en la bibliografía consultada (8 y 45 apareamientos).

Frente a esta "aparente" disparidad en los datos hay que decir que evaluar de forma directa el número de apareamiento de una reina es muy difícil de llevar a cabo. Recordemos que nuestras abejas se aparean en el aire y es muy complicado seguir la evolución de un vuelo nupcial. Los datos que aportan diferentes autores se obtienen en la mayoría de los casos empleando lo que se conoce como métodos indirectos. Además algunos de ellos se han obtenido en entornos naturales que podemos considerar como especiales o no habituales, por ejemplo, un valor medio de 8,25 cópulas se ha obtenido en una isla aislada y bajo unas condiciones experimentales muy controladas.

El planteamiento que hemos realizado hasta el momento nos puede llevar a formularnos interesantes preguntas: ¿por qué la reina se acopla con varios machos?, máxime cuando el esperma que contiene el sistema genital de un zángano es suficiente para llenar la espermateca de la hembra, y ¿cuándo o cómo sabe la reina que ha copulado con un número adecuado de zánganos?

La contestación de la primera pregunta no es muy difícil de realizar. Las reinas no pueden "evaluar" la cantidad y/o calidad del esperma de un determinado zángano, por este motivo si se aparean con varios aseguran su ciclo reproductivo así como el disponer de una adecuada reserva de espermatozoides. Un dato, cada zángano en la cópula introduce en el cuerpo de la reina unos 6 millones de

espermatozoides que mediante procedimientos activos y/o pasivos, se mueven hacia la espermateca de la reina en un proceso que se extiende a lo largo de unas 40 horas.

La segunda pregunta es algo más complicada de contestar. La respuesta que parece más adecuada es suponer que las hembras tienen una especie de umbral que incluye un cierto número de apareamientos (copulas). Una vez conseguido este nivel de acoplamiento la hembra vuelve a la colonia. Si consigue alcanzar el umbral en algún momento del vuelo nupcial, probablemente lo finalizará o de alguna forma se asegurará de que ha recibido la suficiente cantidad de esperma antes de iniciar el regreso a la colmena.

Volviendo al trabajo de Schlüns y cols. los autores consideran que el número de vuelos nupciales es irrelevante para que la reina comience a poner huevos, lo realmente importante es el número de cópulas. Si esto fuese cierto explicaría el porque hembras inseminadas artificialmente sin el uso de CO₂ (el CO₂ desencadena la puesta de huevos) en algunos casos no realizan puestas.

Un dato o curiosidad final antes de pasar al siguiente apartado. Aunque un zángano cuenta con la suficiente cantidad de esperma como para llenar la espermateca de una reina, se sabe que una gran parte del esperma introducido en el cuerpo de la reina (hasta el 97%) es expelido al exterior después de la cópula.

Cuando los investigadores encuentran evidencias de este tipo tratan de explicarlas de forma lógica. En el presente caso consideran que un apareamiento múltiple sería la solución a una posible ineficacia del sistema de transferencia del esperma desde el cuerpo del macho hasta la espermateca de la hembra. Aunque esta contestación a la cuestión planteada parece adecuada, hay que realizar experimen-

tos que nos permitan saber cuál es el motivo real que se esconde detrás de este "curioso" comportamiento de las reinas.

Las áreas de congregación de zánganos (ACZ) y el vuelo nupcial

Observaciones muy diversas realizadas tanto por apicultores, naturalistas, o simples observadores de la naturaleza, nos permiten afirmar que año a año y en los periodos reproductivos los zánganos se reúnen para aparearse en ciertas áreas y de forma independiente a la presencia en ellas de reinas. Obviamente si hay reinas es mejor que si no las hay. Estas zonas de reunión han recibido el nombre de "Áreas de Congregación de Zánganos" (ACZ).

Realmente desconocemos que condiciones específicas tiene que cumplir una determinada localización geográfica para que se convierta en una ACZ. Pero aunque desconozcamos estas condiciones, si sabemos varias cosas sobre estos centros de reunión. Por ejemplo, los zánganos de cada especie incluida en el género *Apis* prefieren un determinado entorno, además de realizar los vuelos en momentos diferentes del día. Hay ACZ que se conocen y se han mantenido estables como centros de reunión desde hace 50 años. Sabemos que en estas zonas se congregan zánganos procedentes de colmenas situadas en un radio de 5 km y mediante técnicas moleculares se ha detectado en un ACZ machos procedentes de 238 colonias diferentes. Koeniger y cols (2005) en su trabajo estiman que una media de 11.750 zánganos visitan estas zonas de reunión. Sabemos que los machos de un determinado apiario visitan diferentes ACZ que se localicen en los alrededores de su colonia.

Los vuelos nupciales en *A. mellifera* tienen una duración de entre 15 y 30 minutos. Los machos que persiguen a las



Desconocemos qué condiciones específicas tiene que cumplir una determinada localización geográfica para que se convierta en una ACZ.

reinas forman grupos temporales que reciben el nombre de "cometas de zánganos" o "cometas de apareamiento". Estos grupos están constituidos por una media de 30 zánganos (hay autores que citan formaciones de hasta 100 machos), se forman o se destruyen en cuestión de segundos y nunca se han observado agresiones entre los machos

que componen una cometa. Realmente los zánganos que persiguen a una reina van ajustando constantemente su posición relativa en relación a sus vecinos, no sabemos si evitando los choques o más bien ocupando o defendiendo una determinada posición en el espacio. Sabemos que en los vuelos los machos se colocan detrás y debajo de la

hembra y que sólo los que vuelan a menos de 10 cm de la reina se colocan a su misma altura, probablemente para intentar agarrarla. Los zánganos que están en esta posición privilegiada permanecen en la misma por un corto período de tiempo que se ha estimado de una duración de un segundo o menos. Realmente la cópula para el macho que consigue agarrar a la hembra suele durar menos de dos segundos, y el proceso completo de apareamiento tiene una duración inferior a los 5 segundos.

La corta duración de la persecución de la reina que hacen los machos permite la presencia de muchos zánganos diferentes en las cometas y una gran fluctuación en la composición de las mismas. La salida de un animal de la cometa se interpreta como una pérdida de una posición adecuada para poder "cazar" a la hembra.

Haciendo un símil, imaginemos una carrera de galgos tras de una liebre, que en nuestro caso es una reina en su vuelo nupcial. Los galgos (zánganos) van corriendo intentado ocupar una posición lo más cercana posible a la liebre, recordemos que en ningún momento hay agresiones para desplazar de su posición a uno varios posibles contrincantes. Probablemente los que no alcanzan una posición de privilegio (muy próxima a la liebre), transcurrido un cierto tiempo abandonan la persecución y son reemplazados por nuevos galgos que se apuntan a la carrera. También los que están en posición de privilegio detrás de la liebre, probablemente una vez transcurrido un cierto tiempo sin que consigan alcanzarla, también abandonan la persecución y su puesto es ocupado por otros machos que participan en la carrera, o que se integran en la misma como nuevos participantes.

Las cometas de zánganos observadas se extienden hasta 3 metros por detrás de la reina. Sabemos que el peso del zángano (tamaño) no

parece influir en la velocidad del insecto, por lo tanto si esto es cierto, en el caso de *A. mellifera* no se daría un hecho bastante corriente en el reino animal, que es que los machos grandes desplazan a los más pequeños en la competencia por una hembra.

Se han llevado a cabo experimentos de vuelos nupciales en los que participan reinas y zánganos de diferentes razas (ej. *A. m. mellifera* y *A. m. carnica*). En estos casos se observa que las reinas suelen ser inseminadas preferentemente por los zánganos de su propia raza.

Hemos comentado varios aspectos de las ACZ, pero hasta el momento no hemos comentado nada sobre su tamaño. De los datos con los que contamos podemos decir que los vuelos nupciales se producen en zonas de unos 300 m² y a una altura comprendida entre los 10 y 30 m. Realizando los cálculos oportunos sale un volumen de unos 6.000 m³. Si en este volumen se mueven 11.700 zánganos (para redondear vamos a estimar que son 12.000), el resultado es que hay aproximadamente 2 machos por cada metro cúbico de aire.

Otro dato importante a tener en cuenta es que aunque todas las colonias de una determinada zona produzcan un número similar de zánganos, hay zánganos de unas determinadas colmenas que tienen más éxito que otros en el apareamiento con las reinas. Además las diferencias observadas son muy grandes y no pueden ser atribuidas al azar o suerte de un determinado zángano. También es importante saber que no todos los machos contribuyen al llenado de la espermateca de la reina con la misma cantidad de semen.

Resumiendo lo expuesto en el párrafo anterior podemos decir que los zánganos de una determinada colmena tienen más éxito que los de otra en su cópula con las reinas, además estos zánganos más exitosos depositarían una mayor

cantidad de semen en el cuerpo de la hembra y por lo tanto serán padres de un mayor número de hembras (una reina pone unos 200.000 huevos al año).

Una última cuestión antes de ir al epílogo de este artículo: ¿se produce mezcla del semen de los diferentes zánganos en la espermateca de la hembra?

Franck y cols (1999) después de inseminar artificialmente reinas con esperma de varios zánganos y estudiar marcadores genéticos en la descendencia durante 3 meses, encuentran que la mezcla de semen en la espermateca de la hembra es incompleta, al menos al comienzo del período de puesta de huevos. También encuentran que esta mezcla mejora durante el primer mes después del apareamiento.

Epílogo

¿Qué puede hacer un apicultor para beneficiarse de lo aquí expuesto? La mejor estrategia a seguir es fomentar la cría de zánganos en colmenas que el considere como buenas o las mejores de su colmenar.

El procedimiento más fácil a seguir se lleva a cabo en primavera y consiste en cortar la mayor parte de la cera de un cuadro, dejando solamente la parte superior del mismo. Las obreras construirán celdillas de zángano y la reina posteriormente depositará los huevos.

Recordemos que los zánganos de determinadas colmenas tienen un mayor éxito reproductivo que los de otras colonias. Además este éxito de los machos está relacionado con la aptitud o fuerza que muestra la colonia, es decir, la colmena que produce más, la que se recupera antes o la que da buenos enjambres suele ser la que produce los zánganos de mayor éxito reproductivo.

Agradecimientos

La realización del presente trabajo ha sido posible gracias a los fondos económicos con-

cedidos al Proyecto de Investigación API06-010 incluido en el Programa Nacional Apícola, Línea F, del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.

Bibliografía

- Baer B. (2005). Sexual selection in Apis bees. *Apidologie* 36: 187-200.
- Franck P., H. Coussy, Y. Le Conte, M. Solignac, L. Garnery, J.-M. Cornuet (1999). Microsatellite analysis of sperm admixture in honeybee. *Insect Molecular Biology* 8: 419-421.
- Jean-Prost P. (1995). *Apicultura. Conocimiento de la abeja, manejo de la colmena*. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid.
- Koeniger N., G. Koeniger, M. Gries, S. Tingek (2005). Drone competition at drone congregation areas in four Apis species. *Apidologie* 36: 211-221.
- Kraus F. B., P. Neumann, H. Scharpenberg, J. Van Praagh, R. F. Moritz (2003). Male fitness of honeybee colonies (*Apis mellifera* L.). *J. Evol. Biol.* 16: 914-920.
- Kraus F. B., N. Koeniger, S. Tingek, R. F. A. Moritz. (2005). Using drones for estimating colony number by microsatellite DNA analyses of haploid males in Apis. *Apidologie* 36: 223-229
- Kraus F. B., P. Neumann, R. F. A. Moritz (2005). Genetic variance of mating frequency in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Insect. Soc.* 52: 1-5.
- Ornos C., F. J. Ortiz-Sánchez (2004). *Hymenoptera, Apoidea I. Fauna Ibérica vol. 23*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.
- Paxton, R. J. (2005). Male mating behaviour and mating systems of bees: an overview. *Apidologie* 36: 145-156.
- Schlüns H., R. F. A. Moritz, P. Neumann, P. Kryger, G. Koeniger (2005). Multiple nuptial flights, sperm transfer and the evolution of extreme polyandry in honeybee queens. *Animal Behaviour* 70: 125-131. ●