

Situación sanitaria de las abejas melíferas en Uruguay: novedades de la última década

Sanitary situation of honey bees in Uruguay: novelties of the last decade

Ciro Invernizzi¹ 0000-0003-3626-4879
Karina Antúnez² 0000-0002-3664-9835
Daniela Arredondo² 0000-0002-0042-9662
Belén Branchiccela³ 0000-0003-1624-7916
Loreley Castelli² 0000-0002-7776-3618

Pablo Juri⁴ 0000-0001-7927-5151
Yamandú Mendoza¹ 0000-0003-0533-2787
Enrique Nogueira⁴ 0000-0001-8577-6585
Sheena Salvarrey¹ 0000-0001-8329-6043
Estela Santos¹ 0000-0002-0648-3926

¹Sección Etología, Facultad de Ciencias, Montevideo, Udelar, Uruguay. Iguá 4225. Autor para correspondencia: ciro@fcien.edu.uy

²Laboratorio de Microbiología y Salud de las Abejas, Departamento de Microbiología, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Montevideo, Uruguay.

³Sección Apicultura, Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, Colonia, Uruguay.

⁴Departamento de Producción Animal, Facultad de Veterinaria, Udelar, Montevideo, Uruguay.

Veterinaria (Montevideo) Volumen 58
N° 217 (2022 Ene - Jun) e20225821704

DOI:10.29155/VET.58.217.4

Recibido:05/08/2021
Aceptado: 23/02/2022

Resumen

En los últimos años, la apicultura en Uruguay se enfrenta con bajos rendimientos de producción de miel y pérdidas anuales de colonias que pueden alcanzar el 30%, estando los problemas sanitarios involucrados en buena parte de esta situación. A nivel mundial la investigación sobre los factores que amenazan a las poblaciones de abejas melíferas se ha ampliado, abarcando los problemas nutricionales, la respuesta inmune, la microbiota intestinal, la identificación de nuevos patógenos o variantes de los mismos, el efecto de los agroquímicos, y otros insectos que comparten patógenos con las abejas melíferas. Respecto a la varroosis la investigación se ha enfocado en las poblaciones de abejas sobrevivientes a *Varroa destructor*. En Uruguay, la investigación sobre salud de las abejas melíferas en los últimos 10 años ha sido muy prolífica abordando buena parte de los temas mencionados desde las condiciones particulares que presenta el país. Esta revisión sobre la situación sanitaria de las abejas melíferas en Uruguay se centra en resultados de investigaciones nacionales sobre las parasitosis y virosis más prevalentes, la identificación de un nuevo parásito, el efecto de la nutrición y el herbicida glifosato tanto en la microbiota intestinal como en la sanidad, el estudio de parásitos y virus de las abejas melíferas presentes en abejorros nativos del género *Bombus*, y la descripción de una enfermedad específica del país como es el Mal del Río. Se resalta la importancia de los diferentes resultados para la apicultura nacional y se ponen en contexto con la información internacional reciente.

Palabras clave: *Varroa destructor*, *Nosema ceranae*, Virus, Nutrición, Microbiota.

Summary

In recent years, beekeeping industry in Uruguay faces low honey production yields and annual colony losses that can reach 30%, and health problems are involved in much of this situation. Worldwide, research on the factors that threaten honey bee populations has expanded, encompassing nutritional problems, the immune response, the intestinal microbiota, identification of new pathogens or its variants, the effect of agrochemicals, and other insects that share pathogens with honey bees. Regarding varroosis, research has focused on the populations of bees surviving *Varroa destructor*. In Uruguay, research on the health of honey bees in the last 10 years has been very prolific, addressing a good part of the aforementioned issues taking into account the particular conditions that the country presents. This review on the health situation of honey bees in Uruguay focuses on the results of national research on the most prevalent parasitosis and virosis, the identification of a new parasite, the effect of nutrition and the herbicide glyphosate on the intestinal microbiota and on the health, the study of parasites and viruses of honey bees present in native bumblebees of the genus *Bombus*, and the description of the country-specific disease (River disease). The importance of the diverse results for national beekeeping is highlighted and put in context with recent international information.

Key words: *Varroa destructor*, *Nosema ceranae*, Virus, Nutrition, Microbiota.

Introducción

Hace 10 años, investigadores apícolas de diversas instituciones nacionales publicamos en la revista Veterinaria (Montevideo) una revisión sobre la situación sanitaria de las abejas melíferas (*Apis mellifera*) en Uruguay (Invernizzi et al., 2011a). El artículo incluía una descripción de las diferentes enfermedades presentes, información histórica de las mismas y los aportes de investigaciones nacionales. En ese entonces, a nivel mundial los investigadores estaban preocupados por hallar las causas de las elevadas pérdidas de colonias que se reportaban desde algunos años atrás en el hemisferio norte, especialmente en Estados Unidos y Europa. Por ejemplo, en EEUU el fenómeno denominado *Colony Collapse Disorder* (CCD), caracterizado por el despoblamiento de las colonias aun con presencia de cría y reservas de alimento, debido a su complejidad, magnitud y las consecuencias económicas que podría tener por déficits en la polinización de cultivos, acaparó la atención de los investigadores (Oldroyd, 2007; vanEngelsdorp et al., 2009). En cambio en España, las pérdidas masivas de colonias se asociaron a la infección con *Nosema ceranae*. Este microsporidio es originario de la abeja asiática *Apis cerana* y su descubrimiento en 2006 infectando naturalmente abejas melíferas en España (Higes et al., 2006), generó controversias sobre su papel en la pérdida de colonias y disparó la investigación sobre nosemosis en todo el mundo (Chen et al., 2008; Cox-Foster et al., 2007; Klee et al., 2007).

En los últimos 10 años la investigación a nivel global sobre los factores que amenazan a las poblaciones de abejas melíferas se ha ampliado, ante el consenso de que las pérdidas de colonias de abejas no responden a una única causa. En este sentido, se ha prestado especial atención a los problemas nutricionales (Naug, 2009), la respuesta inmune (Doublet et al., 2015), la microbiota intestinal (Raymann y Moran, 2018), la identificación de nuevos patógenos (Schwarz et al., 2015), el efecto de los agroquímicos (Farina et al., 2019), las poblaciones resistentes a *Varroa destructor* (Locke, 2016), las variantes de parásitos y virus (Eliash y Mikheyev, 2020; Kevill et al., 2019), y a otros insectos que comparten patógenos con las abejas melíferas (Graystock et al., 2015).

La arraigada idea de que solo en los países del hemisferio norte ocurrían pérdida de colonias cambió en los últimos años cuando se empezaron a contabilizar sistemáticamente las pérdidas de colonias en países de Latinoamérica en base a encuestas regulares realizadas a los apicultores (Requier et al., 2018). Los valores reportados muestran que en varios países las pérdidas anuales promedio de colonias oscilan entre 20 y 50%, valores similares a los reportados para Estados Unidos y países europeos (Requier et al., 2019). Uruguay también se encuentra entre los países que presentan importantes pérdidas anuales de colonias, con valores próximos al 30% (Antúnez et al., 2016).

En Uruguay, la investigación vinculada a la sanidad apícola en la última década ha abordado buena parte de los temas antes mencionados teniendo en cuenta las condiciones particulares de nuestro país. En esta revisión sobre la situación sanitaria de las abejas melíferas en Uruguay se pondrá el foco en nueva información obtenida en investigaciones nacionales sobre varroosis, nosemosis y virosis, la identificación de un nuevo parásito, el efecto de la nutrición y el herbicida glifosato en la microbiota intestinal y en la sanidad, el estudio de parásitos y virus de las abejas melíferas presentes en abejorros nativos (*Bombus* spp.), y la descripción de una enfermedad que durante décadas fue un problema muy elusivo como es el Mal del Río.

Varroosis

El ácaro ectoparásito *V. destructor* es la principal amenaza biótica de las abejas melíferas en el mundo (Le Conte et al., 2010; Rosenkranz et al., 2010). Este ácaro se reproduce en las celdas de cría alimentándose de la hemolinfa de las larvas y tiene una fase forética donde se alimenta de los cuerpos grasos de las abejas (Ramsey et al., 2019). Además del daño directo que causa *V. destructor*, principalmente en la cría durante la fase de reproducción, también actúa como un vector de diferentes virus ARN y favorece la replicación de éstos al suprimir la respuesta inmune de las abejas (Beaurepaire et al., 2020; Yang y Cox-Foster, 2005). El virus más asociado a *V. destructor* es el Virus de las alas deformes (DWV) (De Miranda y Genersch, 2010).

Varroa destructor fue reportada en Uruguay en 1978 y desde finales de 1990 es el principal problema sanitario de las abejas melíferas (Invernizzi et al., 2011a), estando distribuida en todo el país (Anido et al., 2015). Un estudio reciente mostró que en Uruguay sólo se encuentra el haplotipo coreano (K) de *V. destructor*, el más prevalente en el mundo, y más virulento que el haplotipo japonés (J), el otro haplotipo que también puede parasitar a las abejas melíferas occidentales (Mendoza et al., 2020a). Este ácaro ha mostrado en algunas regiones del país resistencia a los acaricidas de síntesis convencionales como la flumetrina y el cumafós (Maggi et al., 2011; Mitton et al., 2016). No obstante, desde hace unos años los apicultores lo han podido controlar satisfactoriamente en base a una formulación de ácido oxálico y glicerina en tiras de cartón (Maggi et al., 2016).

En los últimos años los estudios principales sobre *V. destructor* en Uruguay se han centrado en la identificación de los factores involucrados en la resistencia al ácaro que presentan las poblaciones de abejas en regiones del este del país, donde consiguen sobrevivir sin el empleo de acaricidas. Un abordaje exhaustivo de este tema, comparando una población de abejas resistentes del este del país (departamento de Treinta y Tres) con otra de abejas susceptibles del oeste (departamento de Colonia) permitió describir un cuadro complejo (Mendoza et al., 2020b). Por un lado, las abejas resistentes a *V. destructor* presentaron mayor comportamiento higiénico (limpieza de celdas conteniendo pupas muertas) y *grooming* (eliminación de ácaros mediante auto

y aloacalamiento) que las abejas susceptibles (Figura 1). La buena capacidad de las abejas resistentes del este del país para desprenderse y mutilar los ácaros ya había sido reportada previamente por Invernizzi et al. (2016). Mendoza et al. (2020b) reportaron que las poblaciones de *V. destructor* de las dos regiones estudiadas presentan diferencias en la relación entre los ácaros foréticos y los que se encuentran en las celdas reproduciéndose, y la relación entre la preferencia a reproducirse en celdas de zánganos y obreras, siendo ambas mayores en la población de ácaros encontrada en las abejas resistentes. Este aspecto del comportamiento de *V. destructor* ha sido muy poco contemplado y podría tener consecuencias importantes en el daño que causa a las colonias. Por otro lado, si bien el virus DWV estaba presente en todas las colonias, su carga viral fue menor en las colonias resistentes que en las susceptibles, posiblemente (pero no necesariamente) asociado a la menor tasa de infestación de *V. destructor* de las primeras. Por último, se encontraron diferencias genéticas (microsatélites) entre las poblaciones de abejas resistentes y susceptibles, así como en los ácaros que parasitaban a cada grupo de abejas. Las abejas resistentes eran claramente africanizadas (híbridos de *A. mellifera scutellata*), mientras que las abejas susceptibles tenían mayor proximidad con subespecies de origen europeo. Así, es posible que parte de la resistencia que presentan las abejas en el este del país corresponda a la que han mostrado las abejas africanizadas en otros estudios (Locke, 2016). En el caso de *V. destructor* las variantes genéticas podrían estar asociadas a las diferencias en el comportamiento reproductivo antes mencionadas y/o con diferencias morfológicas halladas anteriormente en ácaros procedentes de diferentes regiones del país (Giménez Martínez et al., 2017). Los estudios de variantes de *V. destructor* son recientes (Beaurepaire et al., 2019; Dynes et al., 2017) y en un futuro podrían arrojar luz sobre las diferentes relaciones entre las abejas melíferas y el ácaro (Dynes et al., 2020; Moro et al., 2021). Por último, el estudio de Mendoza et al. (2020b) confirmó la magnitud de la resistencia de las abejas del este del país a *V. destructor*: el 82% de las colonias resistentes superó el invierno mientras que ninguna de las colonias susceptibles logró sobrevivir en este periodo.

En un estudio posterior se evaluó el efecto del ambiente en los resultados obtenidos previamente. Para esto, se instalaron apiarios con colonias de abejas resistentes y susceptibles en Treinta y Tres y en Colonia infectadas con ácaros locales. Los resultados hallados ratificaron la importancia de la resistencia comportamental, se confirmaron las diferencias en el comportamiento reproductor de *V. destructor*, y finalmente la mortandad diferencial durante otoño-invierno (Treinta y Tres: 35% de las colonias resistentes y 100% de las colonias susceptibles; Colonia: 61% de las colonias resistentes y 100% de las colonias susceptibles). Las diferencias en los porcentajes de mortandad de las colonias resistentes en ambos apiarios pueden obedecer a las distintas variantes de ácaros y su comportamiento reproductor mencionadas anteriormente (Mendoza, 2020). Este estudio muestra que las diferencias en la resistencia a *V. destructor* entre las dos poblaciones de abejas analizadas no son afectadas de forma significativa por aspectos ambientales.

Los dos estudios descritos tienen varias derivaciones. En primer lugar, valoran el comportamiento higiénico y el *grooming* en el control de *V. destructor* y abren la posibilidad de incluirlos en programas de mejoramiento genéticos nacionales, siguiendo experiencias similares a las realizadas en otros países (Büchler et al., 2010; Rinderer et al., 2010). En segundo lugar, constituyen un llamado de atención para preservar la resistencia natural a *V. destructor* en las poblaciones de abejas en el este del país, evitando el ingreso masivo de abejas susceptibles. Por último, significan una contribución relevante a la investigación que se está realizando a nivel mundial en algunas poblaciones de abejas con resistencia natural al parásito con el fin de desentrañar la forma en que la selección natural moldea la relación *Apis mellifera-V. destructor* (Locke, 2016).

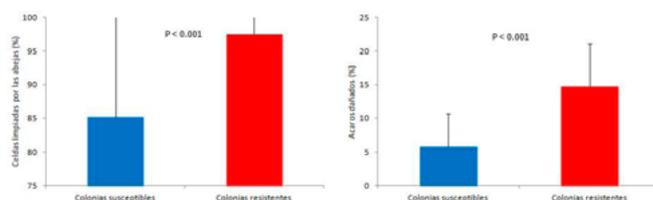


Figura 1: Comportamiento higiénico (izquierda) y comportamiento de grooming (derecha) de colonias de abejas susceptibles y resistentes a *Varroa destructor*. Modificado de Mendoza et al. (2020b)

Nosemosis

La nosemosis es una enfermedad de las abejas melíferas causada por los microsporidios *Nosema apis* y *Nosema ceranae*. Ambas especies se reproducen en las células epiteliales del ventrículo de las abejas afectando las funciones digestivas, lo que conduce a un cuadro de desnutrición, envejecimiento fisiológico y reducción de la longevidad (Fries, 2010). *Nosema ceranae* podría estar involucrada en el despoblamiento y muerte de colonias en algunos países del mundo (Higes et al., 2010). En Uruguay la única especie detectada a lo largo de diferentes estudios fue *N. ceranae*, presente en el país desde al menos la década de los 90 (Anido et al., 2015; Antúnez et al., 2015; Invernizzi et al., 2009). La nosemosis es la enfermedad de las abejas más estudiada en los últimos años en Uruguay, especialmente en forestaciones de *Eucalyptus grandis*, muy explotadas por los apicultores en otoño, donde *N. ceranae* aparece indefectiblemente en las colonias allí emplazadas. En las forestaciones de *E. grandis* las colonias se encuentran expuestas a estrés nutricional ante la reducida oferta floral que obliga a las abejas a utilizar casi exclusivamente el polen de estos árboles (Branchiccela et al., 2019; Invernizzi et al., 2011b). A este problema se suma que el polen de *Eucalyptus* spp. suele ser deficitario en proteína cruda y en el aminoácido esencial isoleucina (Somerville y Nicol, 2006) y contiene una baja cantidad de lípidos (Manning, 2001).

En el primer estudio sobre nosemosis en forestaciones de *E. grandis* Invernizzi et al. (2011b) hallaron que las colonias que

disponían de polen polifloral presentaban abejas con mayor proteína corporal y estaban menos infectadas por *N. ceranae* que las colonias que sólo disponían del polen de los eucaliptos. También encontraron que el polen de *E. grandis* tiene un buen porcentaje de proteína cruda (en torno a 30%) durante buena parte de la floración pero decae a menos de 20% hacia el final de la misma. La mortandad de colonias al comienzo del invierno, cuando ya todas se alimentaban de polen de eucaliptos, fue de 40% corroborando las importantes pérdidas de colonias que habitualmente reportaban los apicultores. El rol de la nosemosis en la muerte de colonias que permanecen en las forestaciones de eucaliptos fue confirmado por Mendoza et al. (2013) en un estudio donde mantuvo en las forestaciones colonias tratadas y no tratadas con fumagilina hallando una mayor mortandad en las colonias que no recibieron el antibiótico. Sin embargo, cuando las colonias se retiran de las forestaciones al finalizar la floración (mayo), como recomiendan los apicultores con experiencia en la explotación de estos montes, la nosemosis no parece tener efectos en la sobrevivencia, población y consumo de reservas (Mendoza et al., 2012a; Mendoza et al., 2016). Este resultado es relevante ya que el uso de fumagilina, el único antibiótico para el control de la nosemosis, no está permitido en Uruguay por el alto riesgo de contaminación de las mieles.

La posibilidad de que la nosemosis en las forestaciones de *E. grandis* afectara de forma diferente a las abejas de distintas subespecies fue analizada por Mendoza et al. (2014a) comparando abejas africanizadas (híbridos de *A. mellifera scutellata*) y abejas italianas (*A. mellifera ligustica*). Las colonias africanizadas presentaron un menor nivel de infección por *N. ceranae* y al final de la floración estaban más pobladas y con mayor cantidad de miel que las abejas italianas (Figura 2). Este estudio es el primero que muestra evidencias claras de diferencias genéticas en la incidencia de la nosemosis, contrastando con antecedentes previos que no obtuvieron resultados convincentes en este aspecto (Malone et al., 1995; Malone y Stefanovic, 1999).

La posibilidad de encontrar resistencia heredable a la nosemosis y eventualmente mejorar esta característica, fue investigada mediante una selección masal bidireccional para resistencia y susceptibilidad a la enfermedad registrando la proporción de abejas pecoreadoras infectadas y el número de esporas por abeja (Mendoza et al., 2014b). Sin embargo, luego de tres generaciones evaluadas en forestaciones de *E. grandis*, no fue posible una separación clara de los dos grupos. Sólo en la primera generación las colonias de la línea resistente presentaron menor cantidad de esporas por abeja que las colonias de la línea susceptible. Esto puede deberse a que el mejoramiento genético en abejas melíferas presenta dificultades inherentes al sistema de determinación del sexo (haplodiploidia), organización social (castas reproductivas) y sistema de reproducción (poliandria) que reducen la respuesta a la selección (Calderone y Fondrk, 1991).

Para enfrentar a los patógenos los insectos disponen de un sistema inmune integrado por una respuesta celular (fagocitosis, nodulación y encapsulación) y una respuesta humoral basada en la producción de péptidos antimicrobianos (Gillespie et al., 1997). Además, participa la vitelogenina, una lipoproteína asociada a la

reproducción, que en las abejas melíferas actúa de forma pleiotrópica en la regulación del polietismo etario, en la preferencia por coleccionar polen o néctar, en la resistencia al estrés oxidativo, y en la longevidad de los insectos (Amdam y Page, 2010; Corona et al., 2007). Antúnez et al. (2013) realizaron un estudio para determinar si el nivel de infección por *N. ceranae* estaba asociado a la respuesta inmune. Para ello confinaron en cajas abejas recién emergidas provenientes de dos colonias que en el campo mostraron marcadas diferencias en el nivel de infección. Estas abejas fueron infectadas individualmente con esporas de *N. ceranae* y luego se analizó el nivel de expresión de genes que codifican para las enzimas que participan en la respuesta celular (glucosa deshidrogenasa y lisozima), para péptidos antimicrobianos (abaecina, hymenoptaecina, defencina) y para la vitelogenina. El nivel de infección de las abejas de los dos grupos fue diferente manteniendo la tendencia encontrada en las colonias en el campo, pero en términos generales no presentaron diferencias en la cantidad de transcritos de genes involucrados en la respuesta celular y humoral. Sin embargo, las abejas provenientes de colonias poco infectadas presentaron entre 2,5 y 4 veces más expresión de vitelogenina en comparación con los de las abejas provenientes de colonias muy infectadas, tanto en las abejas infectadas artificialmente como en las del grupo control sin infectar. Este resultado muestra que aspectos fisiológicos y comportamentales regulados por la vitelogenina podrían estar jugando un papel clave en la resistencia a *N. ceranae*.

El daño que *N. ceranae* causa en las colonias varía en diferentes partes del mundo, lo que puede deberse a variantes genéticas del microsporidio. El estudio de la variabilidad de *N. ceranae* es complejo por aspectos inherentes a la biología y forma de reproducción de la especie, por lo que se ha recurrido a diferentes técnicas que no siempre arrojan resultados concordantes (Branchiccela et al., 2016; Gómez Moracho et al., 2014; Roudel et al., 2013). Branchiccela et al. (2016), luego de hallar diferencias genéticas entre muestras de *N. ceranae* procedentes de Uruguay y España, evaluó en ensayos de laboratorio el efecto de ambas variantes en el nivel de infección y en la respuesta inmune de abejas españolas *A. mellifera iberica*. Las dos variantes de *N. ceranae* no se diferenciaron en el nivel de infección de las abejas, pero sí presentaron algunas diferencias en la expresión de genes vinculados a la respuesta inmune. Este resultado muestra que las variantes de *N. ceranae* en tener consecuencias diferentes en colonias infectadas.

Recientemente, Branchiccela et al. (2019) volvieron a evaluar el efecto del polen polifloral en colonias emplazadas en una forestación de *E. grandis*. Para ello suministraron tortas hechas con polen ensilado de forma continua y contrastaron su efecto en la fortaleza de las colonias, el nivel de nosemosis y la carga de diferentes virus, y la producción de miel a lo largo del periodo de floración con el de colonias que sólo disponían del polen del entorno de la forestación. Se encontró que el suministro regular de polen polifloral durante el periodo de floración de los eucaliptos repercutió en una mayor población de abejas y de cría que las colonias no suplementadas, aunque no se tradujo en una mayor producción de miel. En cuanto a la sanidad, las colonias que dispusieron de polen polifloral presentaron un nivel de in-

fección por *N. ceranae* menor que el de las colonias control. En este estudio también se verifica una disminución de la proteína cruda del polen de *E. grandis* a medida que avanza la floración, alcanzando valores de menos de 20% al final de la misma, resultados similares a los hallados por Invernizzi et al. (2011b).

Posteriormente, Branchiccela et al. (2021) evaluaron el efecto de la suplementación con tortas de polen polifloral en colonias desde que se retiran de una forestación de *E. grandis* (luego de 60 días bajo estrés nutricional) hasta el inicio de primavera. Las colonias suplementadas presentaron mayor población y cría durante algunos periodos de la invernada que las colonias que no fueron suplementadas. Sin embargo, ambos grupos de colonias llegaron a la primavera con similar nivel de infección por *N. ceranae*. De este modo, los estudios de Branchiccela et al. (2019) y Branchiccela et al. (2021) constituyen una de las primeras evidencias obtenidas a nivel de campo de las consecuencias a nivel poblacional y sanitario que sufren las colonias de abejas cuando están sometidas a un estrés nutricional. Por otro lado, los estudios tienen una derivación práctica al dejar abierta la posibilidad de emplear polen polifloral (o sustitutos proteicos comerciales) en ambientes de escasa oferta floral como pueden ser las forestaciones de eucaliptos o durante la invernada.

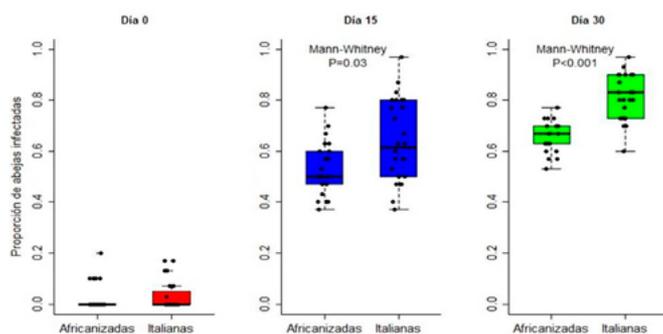


Figura 2: Nivel de infección con *N. ceranae* (proporción de abejas infectadas) de colonias de abejas africanizadas e italianas, antes del traslado de las colonias a la forestación de *E. grandis* y 15 y 30 días después. Modificado de Mendoza et al. (2014a)

Virosis

Los virus ARN de las abejas melíferas, con más de 70 identificados hasta el momento, han cobrado relevancia por su impacto en las colonias, especialmente aquellos que se encuentran asociados a otros parásitos (Beaurepaire et al., 2020). Los más prevalentes a nivel mundial son el Virus de la parálisis crónica (CBPV), el Virus de la parálisis aguda (ABPV), el Virus de la celda real negra (BQCV), el Virus de la cría ensacada (SBV), el Virus de las alas deformadas (DWV), el Virus Kashmir (KBV) y el Virus de la parálisis aguda Israelí (IAPV) (Beaurepaire et al., 2020). Los primeros estudios de virus en abejas melíferas en Uruguay se realizaron a mediados de la década del 2000, donde se reportaron la presencia de los virus CBPV, ABPV, BQCV, SBV y DWV; en cambio no se detectaron los virus KBV e IAPV (Antúnez et al., 2005; Antúnez et al., 2006). Desde entonces el análisis de los virus ha formado parte de diferentes estudios realizados en el país.

Un estudio epidemiológico sobre la prevalencia de diferentes parásitos y patógenos en las abejas melíferas en Uruguay realizado por Anido et al. (2015) identificó los virus BQCV, ABPV, DWV y SBV, el primero con una prevalencia de 87% y los restantes por debajo de 30% (Figura 3). Este estudio también encontró una correlación positiva moderada ($r = 0,39$) entre *V. destructor* y el DWV, y que las colonias con más de 4% de infestación incrementaban 6 veces el riesgo de estar infectadas por este virus. La asociación entre *V. destructor* y el DWV es ampliamente conocida, y varios estudios analizan el impacto de esta interacción (Martin et al., 2012).

En un relevamiento estacional de patógenos en dos apiarios durante dos años, Antúnez et al. (2015) encontraron los virus BQCV, ABPV, DWV y SBV, siendo nuevamente el BQCV el de mayor prevalencia (80%) a lo largo del estudio. Por otro lado, en marzo, previo a la aplicación de acaricidas, el nivel de infección por *V. destructor* estuvo asociado moderadamente con los virus ABPV, DWV, y de forma más débil con el SBV.

En una comparación sobre el desempeño de abejas africanizadas (híbridos de *A. mellifera scutellata*) y abejas italianas (*A. mellifera ligustica*) en una forestación de *E. grandis*, Mendoza et al. (2014a) encontraron en las primeras un menor nivel de infección por *N. ceranae* y menor carga del BQCV que en las segundas. La asociación entre *N. ceranae* y el virus BQCV ya había sido reportada previamente (Dainat et al., 2012). Al final de la floración las colonias africanizadas terminaron con mayor tamaño y produjeron más miel que las colonias italianas, sugiriendo que las diferencias se deben a la mayor capacidad de las abejas africanizadas en el control de ambos patógenos.

La carga viral puede estar relacionada al estrés nutricional de las abejas. Así quedó demostrado en el estudio antes mencionado realizado por Branchiccela et al. (2019) en colonias emplazadas en una forestación de *E. grandis*, donde un grupo de colonias sólo dispuso de la oferta de polen del ambiente (principalmente polen de eucaliptos) y otro similar al anterior pero que además recibía regularmente tortas de polen de diverso origen floral. Se identificaron los virus ABPV, DWV, SBV y BQCV, encontrando que las colonias que disponían de polen diverso estaban más

infectadas por los tres primeros virus. Este resultado, *a priori* no esperado, contradice resultados previos que mostraban que en las abejas bien nutridas disminuye la replicación de los virus (DeGrandi Hoffman et al., 2010). Sin embargo, los resultados concuerdan con lo planteado por Alaux et al. (2011) quienes sugieren que una buena nutrición podría mejorar las condiciones celulares para la replicación de los virus, pero al mismo tiempo conferirle a las abejas capacidad para tolerar una mayor carga viral. Como las colonias suplementadas con polen diverso estaban menos infectadas por *N. ceranae*, cabe la posibilidad de que los virus se multipliquen más por tener menos competencia por los recursos celulares disponibles, tal como lo plantean para el DWV (Costa et al., 2011; Doublet et al., 2015).

Por último, en un estudio antes mencionado donde se compararon dos poblaciones de abejas con resistencia diferencial a *V. destructor* la presencia de los principales virus fue analizada tanto en abejas como en ácaros (Mendoza et al., 2020b). Los virus DWV, BQCV, ABPV y SBV fueron encontrados en abejas y ácaros en las colonias de abejas susceptibles y resistentes a *V. destructor*, no encontrando para ninguno de los virus diferencias en la proporción de colonias infectadas, considerando tanto la presencia en abejas como en ácaros. Tampoco se encontraron diferencias en la carga viral, tanto en abejas como en ácaros entre las dos poblaciones, con excepción del DWV donde las abejas susceptibles a *V. destructor* estaban más infectadas que las abejas resistentes. En el estudio de Mendoza et al. (2020b) también se determinó la variante (A, B o C) del DWV presente en las dos poblaciones de abejas encontrando únicamente la variante A, que es la que dominante en la región (Brascesco et al., 2020; de Souza et al., 2019). La variante A del DWV sería la más virulenta, aunque este tema aun es controversial (Kevill et al., 2019; McMahon et al., 2016).

Los estudios descritos muestran que en Uruguay están presentes los virus DWV, CBPV, SBV y BQCV, de amplia distribución en el mundo, tanto en abejas como en *V. destructor* (Beaurepaire et al., 2020). Por otro lado, confirman la relación de algunos virus con otros parásitos (DWV-*V. destructor*; BQCV-*N. ceranae*) (Dainat et al., 2012; Martin et al., 2012) y sugieren que la carga viral puede verse afectada por la disponibilidad de polen diverso (DeGrandi Hoffman et al., 2010; Doublet et al., 2015). Este último aspecto requiere más estudios a nivel de campo y de laboratorio para determinar de qué forma la calidad de la dieta proteica incide en la replicación de los virus y en la reducción del efecto nocivo de los mismos.

Identificación del tripanosomátido *Lotmaria passim* en Uruguay

Los tripanosomátidos *Chritidia apis* y *Lotmaria passim* son parásitos unicelulares obligados que infectan a las abejas melíferas, siendo la última especie la más distribuida en el mundo (Ravoet et al., 2015; Schwarz et al., 2015). Ante la escasa información de las especies presentes en la región, Castelli et al. (2019) analizaron molecularmente muestras de abejas europeas y africanizadas de Uruguay, Argentina y Chile recolectadas entre los años 1990 y 2011 hallando que *L. passim* estaba

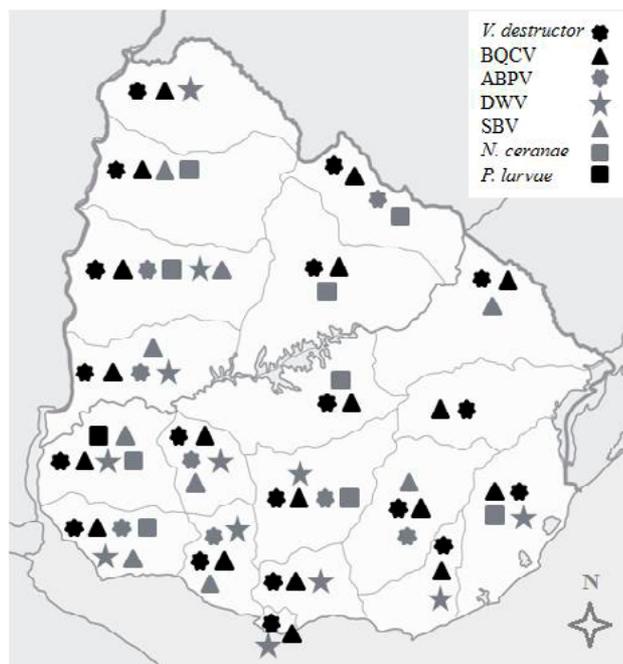


Figura 3: Distribución geográfica de patógenos de las abejas melíferas (*Varroa destructor*, *Nosema ceranae*, *Paenibacillus larvae*, virus ABPV, BQCV, DWV y SBV) en Uruguay. Modificado de Anido et al. (2015)

presente desde el año 2007, tanto en abejas de origen europeo como abejas africanizadas, mientras *C. apis* no fue detectada. En Uruguay la prevalencia de *L. passim* fue de 13%. Muchas de las muestras de abejas analizadas de Uruguay provenían de un estudio epidemiológico previo donde se estimó la prevalencia de diferentes parásitos y virus (Anido et al., 2015), lo que permitió relacionar la presencia de *L. passim* con otras enfermedades. No se encontró ninguna asociación entre *L. passim* y *N. ceranae* o con los virus ABPV, BQCV, DWV y SBV. Sin embargo, todas las colonias que presentaron un porcentaje de infestación con *V. destructor* mayor al 3% estuvieron infectadas también con *L. passim*, sugiriendo una asociación positiva entre ambos patógenos. Teniendo en cuenta el fuerte impacto de la varroosis en el despoblamiento y pérdidas de colonias en Uruguay, sería importante profundizar en el estudio de esta asociación (y eventualmente el virus asociado DWV).

La presencia de *L. passim* también fue investigada por Branchiccela et al. (2019) en colonias instaladas en forestaciones de *E. grandis*, con un grupo sometido a estrés nutricional y otro no, encontrando el parásito con una prevalencia muy baja (menos del 10%) durante el periodo de floración. Sin embargo, la prevalencia de *L. passim* aumenta en la primavera siguiente con una tendencia mayor en las colonias que habían sufrido estrés nutricional en la forestación durante el otoño.

El impacto que pueda tener *L. passim* en la salud de las abejas en Uruguay, ya sea actuando sola o en asociación con otros pa-

rásitos, y contemplando diferentes ambientes, aun es incierto y requiere de más estudios.

Enfermedades con baja prevalencia

Las enfermedades de la cría de amplia distribución mundial como las enfermedades bacterianas loque americana (*Paenibacillus larvae*) y loque europea (*Melissococcus plutonius*), la micosis ascosferiosis o cría yesificada (*Ascosphaera apis*) y la virosis cría ensacada (Virus de la cría ensacada, SBV), además de la acariosis (*Acarapis woodi*) en las abejas adultas, se encuentran actualmente en baja prevalencia en Uruguay.

La loque americana fue identificada por primera vez en Uruguay en un apiario de Paysandú en 1998 y posteriormente se aisló y confirmó mediante técnicas moleculares la presencia de *P. larvae* (Piccini et al., 2002; Piccini y Zunino, 2001). Un análisis de esporas de *P. larvae* en muestras de miel de todo el país tomadas en el año 2001 mostró que el 51% de las muestras tenían esporas y que la distribución alcanzaba a la mayor parte del territorio, aunque con una alta prevalencia en los departamentos del litoral oeste (Antúnez et al., 2004). La aparición de la loque americana causó un enorme impacto al sector apícola, ya sea por el número de colonias muertas o que debió eliminar el productor, las restricciones de venta y movimiento de material vivo, los costos de reposición de colmenas y compra o esterilización de materiales, y las dificultades (aun presentes) para comercializar mieles que contenían esporas de *P. larvae*. La incidencia de la loque americana comenzó a disminuir gradualmente a partir del año 2002. Antúnez et al. (2012) registraron esta disminución en la prevalencia a partir de tres aproximaciones. En primer lugar, relevaron anualmente desde 1999 a 2009, la incidencia de la loque americana en el litoral oeste del país, la región más afectada, encontrando un pico de prevalencia de 6,45% en 2002 y un descenso hasta 0,07% en 2009. En segundo lugar un estudio de prevalencia de enfermedades en el año 2011 siguiendo un criterio epidemiológico no encontró ninguna colmena con síntomas de loque americana en el país. Finalmente, un análisis de esporas de *P. larvae* en muestras de miel tomadas en el año 2011, similar al que se realizó en 2001, mostró que solo el 2% de las muestras contenían esporas, una disminución clara frente al 51% de muestras con esporas del año 2001. En ese mismo estudio se determinó que la variante de *P. larvae* circulante era la misma que se encontró al llegar la enfermedad al país, y que no se trata de la variante más virulenta de las reportadas para la bacteria. Actualmente la loque americana es una enfermedad de muy baja prevalencia que se monitorea regularmente pero no preocupa a los productores.

La cría yesificada pasó a ser de una micosis común en primavera hasta la década de 1990 a encontrarse sólo excepcionalmente en los apiarios. Durante la primavera de 2020 dos de los autores de este artículo (BB y CI) recibieron información de algunos casos de cría yesificada en el litoral oeste y centro del país. Si bien es posible que no se haya tratado de un brote nuevo de la micosis, teniendo en cuenta las consecuencias de la enfermedad y la posibilidad que aparezcan variantes más virulentas del hongo, es necesario estar en alerta en las próximas temporadas.

La loque europea es de aparición puntual y de corta duración en algunos apiarios y posiblemente se deba a problemas nutricionales o condiciones ambientales, pero no es una enfermedad que genere especial preocupación.

La cría ensacada es muy difícil de encontrar en los apiarios, pese a que el virus causante, el SBV, se detecta con frecuencia en muestras de abejas de todo el país (Anido et al., 2015; Antúnez et al., 2015; Mendoza et al., 2020b).

Invernizzi et al. (2011a) atribuyen la menor incidencia de las enfermedades de la cría en Uruguay al aumento rápido por selección natural del comportamiento higiénico de las abejas a partir del comienzo de la década del 2000. Los autores sugieren que la mejora de este comportamiento general de resistencia en las abejas en el país se debió a la mortandad de colonias por loque americana (o eliminación de colonias enfermas por parte del productor) y el incremento de la virulencia de *V. destructor* a finales de los 90, ya que las colonias con buen comportamiento higiénico presentan mejor resistencia tanto a la loque americana como a la varroosis (Spivak y Danka, 2021).

Finalmente, la acariosis es una parasitosis que hace muchos años que no se reporta en Uruguay. Un relevamiento realizado hace dos años para evaluar si *A. woodi* estaba presente en el país no consiguió detectarlo. Se supone que el uso regular y extendido de acaricidas para controlar la varroosis pudo haber disminuido drásticamente las poblaciones de *A. woodi* (Juan Campá, comunicación personal, 30 de julio de 2021).

Efecto de la diversidad del polen en la inmunidad, en la microbiota intestinal y en la sanidad

El creciente avance de los monocultivos en los últimos años trajo aparejada una pérdida de oferta variada de recursos poliníferos generando estrés nutricional en las abejas melíferas y otros insectos polinizadores (Goulson et al., 2015; Naug, 2009). En las abejas melíferas las consecuencias de una dieta proteica insuficiente pueden generar problemas fisiológicos (Alaux et al., 2011; Di Pasquale et al., 2013; Pernal y Currie, 2000), debilitar la respuesta inmune (Alaux et al., 2010), disminuir la longevidad (Schmidt et al., 1987) y afectar la resistencia a patógenos como *N. ceranae* y virus ARN (Basualdo et al., 2014; Branchiccela et al., 2019; DeGrandi-Hoffman et al., 2010).

En Uruguay, como se mencionó anteriormente, las forestaciones de *E. grandis* constituyen un ambiente donde las abejas pueden permanecer alrededor de dos meses bajo estrés nutricional, tanto por la disponibilidad casi única del polen de estos árboles durante la mayor parte del periodo de floración como por aspectos deficitarios en la composición de este polen para la correcta nutrición de las abejas (Branchiccela et al., 2019; Invernizzi et al., 2011b).

Recientemente Castelli et al. (2020) realizaron un estudio con abejas confinadas donde compararon la respuesta inmune, la composición de la microbiota y la infección por *N. ceranae* de abejas alimentadas con polen monofloral de *E. grandis* y polen polifloral. Encontraron que las abejas alimentadas con polen de

eucaliptos mostraron una menor expresión de vitelogenina y de genes asociados a la inmunidad (glucosa oxidasa, hymenoptaecin y lisozima), contenían una menor abundancia de las bacterias benéficas *Lactobacillus* spp. y *Bifidobacterium* spp., y presentaron mayor nivel de infección con *N. ceranae* que las abejas alimentadas con polen polifloral (Figura 4). Estos resultados concuerdan con los resultados ya mencionados obtenidos por Invernizzi et al. (2011b) y Branchiccela et al. (2019) en forestaciones de *E. grandis* donde evaluaron la dinámica de infección con *N. ceranae* en colonias que disponían de polen polifloral y colonias que solo disponían del polen que aportaban los eucaliptos.

Los resultados hallados por Castelli et al. (2020) muestran que cuando las abejas disponen de un único polen deficiente en nutrientes, como ocurre durante buena parte del periodo de floración de *E. grandis* y posiblemente en otros ambientes, pueden sufrir efectos negativos a varios niveles (fisiológicos, inmunológicos, en la microbiota, y en la presencia de patógenos). Las forestaciones de *E. grandis* constituyen escenarios apropiados para corroborar si estos resultados se reproducen a nivel de campo.

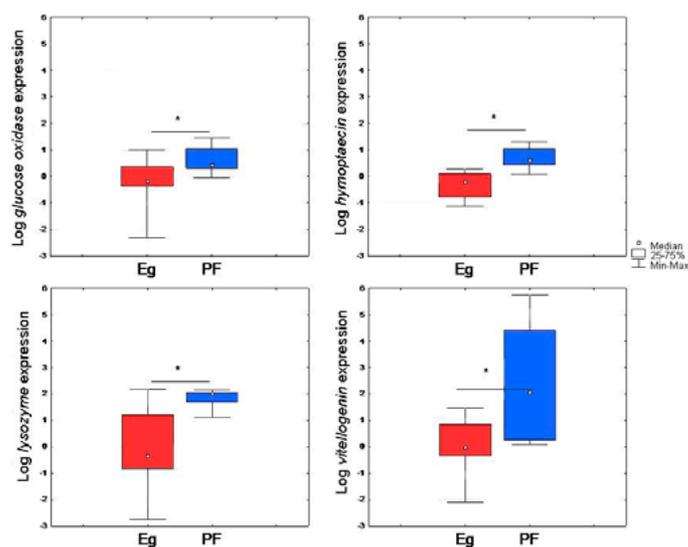


Figura 4: Expresión relativa de los genes glucosa oxidasa, hymenoptaecin, lysozyme, y vitelogenina en abejas melíferas alimentadas con polen de *Eucalyptus grandis* (Eg) o polen polifloral (PF). Modificado de Castelli et al. (2020)

Efectos del glifosato en las abejas

Las prácticas agrícolas modernas, especialmente las empleadas en los monocultivos, se basan en el empleo de diversos agroquímicos, entre los que se destaca el herbicida glifosato (Benbrook, 2016). Este herbicida, además de disminuir la oferta floral para las abejas, afecta directamente las capacidades cognitivas, sensoriales e inmunes, el desarrollo, y la comunidad microbiana intestinal de las abejas (Farina et al., 2019; Motta et al., 2020).

En Uruguay se ha verificado la presencia de varios pesticidas en diferentes matrices de las colmenas (abejas, miel, polen, cera) (Harriet et al., 2017; Niell et al., 2017). Recientemente se realizó un estudio a nivel de laboratorio para determinar el efecto de una exposición crónica a dosis subletales de glifosato en la composición de la microbiota intestinal, la respuesta inmune, la infección por *N. ceranae* y el DWV y la sobrevivencia de las abejas (Castelli et al., 2021). Se encontró que el glifosato combinado con *N. ceranae* modifica la composición de la microbiota intestinal. Además, el herbicida incrementó la expresión de algunos genes relacionados con la respuesta inmune, pero no fue suficiente para evitar un aumento en la replicación del DWV. Por último, el glifosato disminuyó la expresión de vitelogenina que estuvo acompañada de una reducción en la longevidad de las abejas. Pese a que el glifosato y *N. ceranae* alteran la respuesta inmune, no se encontraron efectos sinérgicos.

Los resultados hallados por Castelli et al. (2021) muestran que el glifosato, aun en dosis subletales, puede tener efectos múltiples en las abejas. En un país como Uruguay, donde el uso de este herbicida está ampliamente extendido, las colonias podrían no desarrollar todo su potencial productivo al estar las abejas afectadas en varias de sus funciones. La detección de glifosato en las mieles en buena parte del territorio indica que la probabilidad de ingreso del herbicida en las colmenas es elevada. Otros estudios están siendo desarrollados con el fin de evaluar el impacto de diferentes pesticidas en la salud de las abejas, incluyendo sulfoxaflor, glufosinato de amonio e imidacloprid.

Presencia de *N. ceranae* y virus ARN en abejorros nativos (*Bombus* spp.)

El intenso comercio y movimiento de abejas melíferas y en menor medida de algunas especies de abejorros del género *Bombus* (ej. *Bombus terrestris*), ha favorecido la dispersión de patógenos a nuevas regiones donde anteriormente no se encontraban, causando enfermedades emergentes en nuevos hospedadores. Este fenómeno se conoce como “derrame de patógenos” (*spillover*) y desde hace algunos años ha cobrado interés por las consecuencias que podría tener en las poblaciones de insectos polinizadores (Daszak et al., 2000; Graystock et al., 2015). El hecho de que varias especies actúen de hospederos de un patógeno aumenta la posibilidad de que surjan nuevas variantes del mismo, eventualmente más virulentas (Schmid-Hempel, 2011).

Las abejas melíferas comparten con los abejorros el microsporidio *N. ceranae* y los virus DWV, BQCV, ABPV y SBV (Alger et al., 2019; Gamboa et al., 2015; Li et al., 2012).

En Uruguay se encuentran dos especies de abejorros nativos, *Bombus pauloensis* y *Bombus bellicosus* (Santos et al, 2017) que comparten numerosos recursos alimenticios con las abejas melíferas (Arbulo et al., 2011; Salvarrey et al., 2017; 2020), siendo las flores una vía relevante para el intercambio de patógenos (Alger et al., 2019).

Los principales parásitos externos, internos y virus ARN de ambas especies de abejorros han sido identificados en reinas, obreras y machos (Arbulo et al., 2015; Plischuk et al., 2017; Revainera et al., 2019; Salvarrey et al., 2021). Arbulo et al. (2015) encontraron *N. ceranae* en *B. pauloensis* y *B. bellicosus* con una prevalencia media de 72% y 63%, respectivamente, valores mayores a los reportados hasta entonces en otras especies de abejorros. También hallaron que en ambas especies las hembras presentaban una intensidad de infección mayor que la de los machos. Plischuk et al. (2017) estudiaron exhaustivamente los parásitos internos de obreras, reinas y machos de *B. pauloensis* y *B. bellicosus*, encontrando una prevalencia de *N. ceranae* para cada especie de 18% y 44%, respectivamente. Al igual que Arbulo et al. (2015) encontraron que las obreras eran las más infectadas (29% y 55%, respectivamente). Recientemente Salvarrey et al. (2021) analizaron los parásitos internos y externos así como virus ARN en reinas y obreras recolectadas en el campo y en obreras obtenidas mediante cría artificial. Hallaron que la prevalencia de *N. ceranae* fue mayor en las obreras capturadas en el campo (45,9 %) que en las obreras obtenidas en el laboratorio (13,0 %) y en las reinas (16,6 %). Respecto a los virus, en el 82,4% de los abejorros analizados se detectó por lo menos un virus ARN de los buscados (BQCV, SBV, DWV y ABPV), siendo el BQCV el más prevalente (81%), con una amplia diferencia con respecto a los demás. El DWV y el SBV mostraron mayor prevalencia en las obreras capturadas en el campo (37% y 31%, respectivamente). Los cuatro virus detectados se encuentran con frecuencia en las abejas melíferas en todo el mundo (Chen y Siede, 2007), incluido Uruguay (Anido et al., 2015; Antúnez et al. 2006; Mendoza et al., 2020b).

Los estudios reseñados muestran que los abejorros y las abejas melíferas comparten al menos una especie de microsporidio y cuatro virus ARN, siendo altamente plausible el intercambio de los mismos entre las dos especies, por ejemplo a través de las flores que ambas visitan. En este sentido, recientemente Alger et al. (2019) encontraron en abejorros cercanos a colonias de abejas melíferas una mayor prevalencia de DWV y BQCV, y detectaron estos virus en el 19% de las flores.

Por lo expuesto, el cuidado de la salud de las abejas melíferas requiere de un abordaje amplio que contemple a los patógenos y virus (y sus variantes) presentes en los abejorros, especialmente ante el desarrollo creciente en la región de la bombicultura, tanto a nivel comercial (“La polinización aumenta los rindes en un 70% de los cultivos”, 2016) como a pequeña escala en centros de

investigación (Aldana et al., 2007; Salvarrey et al., 2013). Este criterio debería extenderse en el futuro estudiando otras especies de ápidos que actúan de hospederos de *N. ceranae* y virus presentes en las abejas melíferas, siendo especialmente importantes los meliponídeos y las xilocopas.

Mal del Río

En Uruguay los apicultores denominan Mal del Río a la mortandad masiva de larvas que se presenta ocasionalmente en primavera-verano en colonias que se encuentran próximas a ríos y arroyos con abundante vegetación ribereña. El principal síntoma de esta enfermedad es la muerte de las larvas inmediatamente después de eclosionar el huevo, al punto tal que en los cuadros graves no se observan larvas y en pocos días las colonias quedan sin cría, excepto la presencia de huevos. Estas colonias suelen tener abundantes reservas de miel y de polen (seguramente por no ser utilizado). A medida que pasa el tiempo las colonias comienzan a despoblarse al no haber reemplazo de abejas. Si el cuadro no se revierte pueden ocurrir pérdidas importantes de colonias al final del verano y en otoño (Harriet, 2012; Mendoza et al., 2012b). El Mal del Río es conocido en el país desde la década de 1940 y aunque se desconocía su agente causal, se sabía que éste no era infeccioso y que la muerte de la larva tenía un origen ambiental (Harriet, 2012). Ante la falta de medidas que atenuaran o redujeran la muerte de las larvas, el manejo recomendado a los apicultores ha sido el retiro de las colmenas de las zonas afectadas. Esta particular enfermedad de las abejas no tenía antecedentes similares en la literatura internacional.

Durante los años 2015 y 2017 se realizó un amplio estudio que incluyó una serie de experimentos en apiarios afectados, con colonias confinadas en carpas y a nivel de laboratorio que, sumados a los análisis palinológicos de la miel y el polen, y a las observaciones del comportamiento de pecoreo de las abejas, permitió identificar a las excreciones de *Epormenis cestri* (Hemiptera, Flatidae) cuando se encuentra en árboles de Sarandí colorado (*Sebastiania schottiana*) como la causa de la mortalidad larvaria (Invernizzi et al., 2018) (Figura 5). Además, en este estudio se obtuvieron otros resultados relevantes como que la duración de la enfermedad (60 días aproximadamente), coincide con la presencia de las formas inmaduras y maduras de *E. cestri*, la caracterización como miel de mielato a la miel acumulada por las abejas, el descarte del polen como causante de la mortalidad larvaria, y que el desarrollo embrionario dentro del huevo no es afectado por el mielato tóxico (Invernizzi et al., 2018).

Un análisis químico contrastando mieles de colonias sanas con miel de mielatos de colonias con Mal del Río permitió identificar a la molécula xantoxilina, rastreable en los Sarandíes colorados, las excreciones de *E. cestri* y la miel de mielatos, como probable causante de la intoxicación de las larvas. Un bioensayo con larvas criadas en laboratorio permitió confirmar que efectivamente la xantoxilina era la causante de la muerte de las larvas (Rossini et al., 2021).

El ciclo de *E. cestri*, las especies botánicas en las que se encuen-

tra y los potenciales controladores biológicos fueron descritos por Santos e Invernizzi (2020), una información que contribuirá a una mejor comprensión de la dinámica de las poblaciones del insecto y por lo tanto, de la aparición del Mal del Río.

Recientemente, Viotti et al. (2021) analizaron la morfología de trofocitos y oenocitos (células del cuerpo graso implicadas en el metabolismo) de larvas provenientes de colonias alimentadas con miel de mielatos de colonias con Mal del Río o miel de colonias sanas (control), encontrando que ambas células presentaban menor área y diámetro en las larvas que tuvieron acceso a miel de mielatos. Además, hallaron que el área y la intensidad de la inmunotinción de la caspasa-3, proteína involucrada en la apoptosis, era mayor en las larvas que recibieron miel de mielatos. En las larvas intoxicadas la caspasa-3 se encontraba en el citoplasma y en el núcleo, mientras que en las larvas control solo se encontraba en el citoplasma. Estos resultados muestran que la ingestión de mielatos tóxicos altera la morfología, localización e inmunoexpresión de caspasa-3 en las células del cuerpo graso, causando una desregulación del mecanismo apoptótico con consecuencias en el normal desarrollo de las larvas.

En un estudio posterior empleando colonias de abejas confinadas en carpas se analizó el efecto sobre las larvas de diferentes concentraciones de miel de mielatos (obtenido de colonias con Mal del Río con mortalidad total de larvas), hallando que aun en concentraciones bajas (25%), la mortalidad larvaria superaba el 90%. También se observó que a medida que se diluye la miel de mielato las larvas mueren a edades más avanzadas, y que las larvas sobrevivientes son más pequeñas que las larvas no intoxicadas. De esta forma, la cantidad disponible de excreciones de *E. cestri* por parte de la colonia, va a determinar la gravedad del principal signo clínico del Mal de Río, la mortalidad de larvas, y deja abierta la posibilidad de que indirectamente las abejas adultas se vean afectadas si éstas provienen de larvas más pequeñas estresadas durante su desarrollo (Enrique Nogueira, comunicación personal, 1° de junio de 2021).

Algunos apicultores han intentado reducir la pérdida de larvas suministrando jarabe de azúcar, encontrando resultados variables. Un estudio específico sobre este manejo determinó que el suministro semanal de jarabe de azúcar a las colonias con Mal del Río solo es efectivo durante un corto período de tiempo, logrando una sobrevivencia larvaria entre 53% y 64% en la primera semana, pero disminuyendo marcadamente en la siguiente con un máximo de sobrevivencia de 24%. Estos resultados indican que el suministro regular de jarabe de azúcar, una medida con un importante costo económico, no contribuye significativamente a mitigar las pérdidas de cría (Nogueira et al., 2021b). El alto grado de toxicidad de los mielatos, aún a bajas concentraciones como se mencionó anteriormente, puede explicar por qué el suministro de jarabe de azúcar a las colonias tiene un efecto muy limitado en la sobrevivencia larvaria.

Una característica destacable de las colonias afectadas por el Mal del Río es que se encuentran abundantes reservas de miel de mielatos. Las mieles de mielatos son escasas en el mundo y

suelen tener valores sensiblemente superiores a los de la miel en los mercados europeos (Seraglio et al., 2019). Teniendo en cuenta estas observaciones Nogueira et al. (2021a) plantearon un estudio dirigido a buscar un manejo de las colmenas de los apiarios afectados por Mal del Río que permitiera producir este tipo de miel. Encontraron que con un manejo accesible para los productores en base al agregado regular de cuadros con cría y cosechas continuas, las colmenas produjeron hasta 30 kg de miel de mielatos en un periodo de 50 días, pese a no poder evitar la mortandad casi total de las larvas. Al finalizar el ciclo de *E. cestri*, las colonias fueron “paqueteadas” (reemplazo de todos los panales con alimento por panales vacíos) logrando su recuperación completa al interrumpirse la muerte de las larvas, y la acumulación de buenas reservas hacia el final del verano. El análisis comercial de la miel producida por una empresa internacional certificadora de mieles para exportación encontró varios indicadores (bajo contenido de polen, alta conductividad eléctrica, elevada actividad de la diastasa) que permiten caracterizar el producto como miel de mielatos. Así, el estudio de Nogueira et al. (2021a) deja planteado un esquema básico de manejo de las colmenas para obtener en el país un producto diferenciado, convirtiendo un problema sanitario en una oportunidad de producción.



Figura 5: Ejemplares del flátido *Epormenis cestri* (izquierda) y una abeja colectando las excreciones del insecto en hojas de Sarandí colorado (*Sebastiania schottiana*) (derecha)

Nuevas estrategias para mejorar la salud de las abejas

Además de generar información vinculada a los diferentes factores de estrés que afectan la salud de las abejas melíferas, en estos años se ha avanzado en el desarrollo de nuevas estrategias para mejorar su salud. Una de estas estrategias es el uso de extracto etanólico de propóleos, el cual ha demostrado tener actividad antibacteriana frente a *P. larvae*. Su uso en colonias naturalmente infectadas con esporas, logró disminuir drásticamente la carga esporular y evitar la aparición de síntomas de loque americana (Antúnez et al., 2008). Actualmente está siendo estudiado su efecto sobre la nosemosis.

Por otro lado, también se ha trabajado en el desarrollo de probióticos, microorganismos que al ser administrados en dosis adecuadas generan un beneficio al hospedero. Esta alternativa es cada vez más usada para mejorar la salud de humanos y animales. En una primera etapa se aislaron cepas de *Apilactobacillus kunkeei* a partir de la microbiota intestinal de abejas sanas, y se seleccionaron aquellas que presentaron características promisorias (tolerancia a diferentes condiciones de acidez, tolerancia osmótica al azúcar, actividad antibacteriana frente a *P. larvae*, entre otras). Con cuatro de estas cepas se generó una mezcla de microorganismos, la que fue evaluada en modelos de laboratorio. Su administración en larvas infectadas con *P. larvae* consiguió mejorar su supervivencia; y su administración en abejas adultas infectadas con *N. ceranae* logró disminuir el número de esporas del microsporidio (Arredondo et al., 2018). Actualmente se están evaluando los efectos de su administración a nivel de campo en colonias naturalmente infectadas con *Nosema* spp. Es necesario continuar trabajando en esta línea para determinar la mejor frecuencia y forma de aplicación de estos microorganismos benéficos.

Riesgos potenciales para la salud de las abejas

La situación sanitaria de las poblaciones de abejas melíferas en la mayoría de los países se ha visto afectada en pocas décadas con el ingreso de nuevos parásitos y patógenos (ej. *V. destructor*, *P. larvae*, *N. ceranae*, *Aethina tumida*) y deterioro de las condiciones ambientales (ej. extensión de monocultivos con pérdida de recursos florales, uso abusivo de agroquímicos). Estos cambios han tenido un fuerte impacto en las industrias apícolas con pérdidas de colonias, reducción de la producción de miel e incremento de los costos económicos. Esta situación dinámica requiere estar atentos a las amenazas potenciales que pueden perjudicar la salud de las abejas en Uruguay.

Una de las amenazas que más preocupan es el ingreso del Pequeño Escarabajo de la Colmena (PEC) *A. tumida*, escarabajo nativo de África subsahariana. Este escarabajo come los huevos de las abejas y sus larvas se alimentan de la cría, el polen y la miel causando un enorme daño a las colonias. Además sus excrementos provocan la fermentación de la miel constituyendo una fuerte amenaza a nivel comercial (Hood, 2015). *Aethina tumida* ha avanzado muy rápido por América Latina y ya ha sido

reportado en Brasil (Toufaily et al., 2017), por lo que es muy probable que ingrese al país en los próximos años.

También se encuentra el riesgo de ingreso de avispa exótica que atacan a las abejas. Por ejemplo, la avispa europea *Vespa germanica* ha ingresado a Argentina y Chile causando daños puntuales importantes a las colonias (D'Adamo, 2012; Ulloa et al., 2006). En Chile recientemente fue reportada la presencia de la avispa europea *Vespa orientalis* generando una gran preocupación entre los apicultores (Rios et al., 2020). En España y Francia el ingreso del avispa asiático *Vespa velutina* generó un fuerte impacto en la apicultura por la magnitud del daño que causa en las colonias (Laurino et al., 2020).

Como se mencionó anteriormente, las abejas melíferas comparten algunos patógenos (por ej. *N. ceranae* y diferentes virus ARN) con otras especies de insectos, especialmente ápidos, por lo que el ingreso de nuevas especies, con posibles variantes de los patógenos, constituye una preocupación. En este sentido, los abejorros europeos *Bombus terrestris* ya se encuentran en gran parte de Chile y Argentina y continúan dispersándose rápidamente. Es altamente probable que en unos años se encuentre próximo a Uruguay (Geslin y Morales, 2015; Plischuk et al., 2011).

El ácaro *V. destructor*, pese a ser el principal problema sanitario de las abejas melíferas en Uruguay, se encuentra actualmente controlado con ácido oxálico gracias a una reciente formulación con glicerina en tiras de cartón. Si bien no es de esperar la aparición de resistencia a este acaricida, se han reportado casos de pérdidas de abejas adultas luego de aplicar las tiras, y situaciones donde las abejas roen el cartón, por lo que se requiere ajustar su aplicación o buscar nuevos productos orgánicos (ej. aceites esenciales).

Otras amenazas para las abejas en el país son la consolidación y eventual crecimiento del área destinada a monocultivos (soja, maíz, trigo, sorgo, etc.) con un uso intensivo de herbicidas, insecticidas y funguicidas. La menor oferta de polen como se mencionó anteriormente puede tener consecuencias a múltiples niveles en las abejas debilitando las colonias (Goulson et al. 2015; Naug, 2009). Los agroquímicos pueden acumularse en diferentes matrices de las colmenas (abejas, miel, polen, ceras) y aunque no maten a una colonia, sus efectos subletales pueden verse reflejados en abejas menos vitales y una población más reducida con una menor producción de miel (Niell et al., 2018).

Finalmente, a mediano plazo el cambio climático con un aumento de la temperatura puede afectar de diferentes formas aun no previstas a las colonias de abejas, ya sea por cambios en el comportamiento, en la fisiología y en la distribución de las abejas, cambios en la fenología de las plantas, y en la co-evolución de las abejas con sus patógenos (Bordier et al., 2017; Le Conte y Navajas, 2008).

Por todo lo expuesto, queda de manifiesto que la continuidad de los estudios nacionales es de fundamental importancia para an-

tipicar posibles escenarios adversos para las abejas en el futuro y mitigar sus efectos.

Referencias bibliográficas

- Al Toufailia, H., Alves, D. A., Bená, D. de C., Bento, J. M. S., Iwanicki, N. S. A., Cline, A. R., ... Ratnieks, F. L. W. (2017). First record of small hive beetle, *Aethina tumida* Murray, in South America. *Journal of Apicultural Research*, 56, 76-80.
- Alaux, C., Dantec, C., Parrinello, H., y Le Conte, Y. (2011). Nutrigenomics in honey bees: digital gene expression analysis of pollen's nutritive effects on healthy and varroa-parasitized bees. *BMC Genomics*, 12, 496.
- Alaux, C., Ducloz, F., Crauser, D., y Le Conte, Y. (2010). Diet effects on honeybee immunocompetence. *Biology Letters*, 6, 562-565.
- Aldana, J., Cure, J.R., Almanza, M.T., Vecil, D., y Rodríguez, D. (2007). Efecto de *Bombus atratus* (Hymenoptera: Apidae) sobre la productividad de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) bajo invernadero en la Sabana de Bogotá, Colombia. *Agronomía Colombiana*, 25, 62-72.
- Alger, S. A., Burnham, P. A., Boncristiani, H. F., y Brody, A. K. (2019). RNA virus spillover from managed honeybees (*Apis mellifera*) to wild bumblebees (*Bombus* spp.). *PLoS One*, 14, e0217822.
- Amdam, G. V., y Page, R. E. (2010). The developmental genetics and physiology of honeybee societies. *Animal Behaviour*, 79, 973-980.
- Anido, M., Branchiccela, B., Castelli, L., Harriet, J., Campá, J., Zunino, P., y Antúnez, K. (2015). Prevalence and distribution of honey bee pathogens in Uruguay. *Journal of Apicultural Research*, 54, 532-540.
- Antúnez, K., Anido, M., Branchiccela, B., Harriet, J., Campa, J., Invernizzi, C., ... Zunino, P. (2015). Seasonal variation of honeybee pathogens and its association with pollen diversity in Uruguay. *Microbial Ecology*, 70, 522-533.
- Antúnez, K., Anido, M., Branchiccela, B., Harriet, J., Campá, J., y Zunino, P. (2012). American foulbrood in Uruguay: Twelve years from its first report. *Journal of Invertebrate Pathology*, 110, 129-131.
- Antúnez, K., D'Alessandro, B., Corbella, E., Ramallo, G., y Zunino, P. (2006). Honeybee viruses in Uruguay. *Journal of Invertebrate Pathology*, 93, 67-70.
- Antúnez, K., D'Alessandro, B., Corbella, E., y Zunino, P. (2005). Detection of chronic bee paralysis virus and acute bee paralysis virus in Uruguayan honeybees. *Journal of Invertebrate Pathology*, 90, 69-72.
- Antúnez, K., D'Alessandro, B., Piccini, C., Corbella, E., y Zunino, P. (2004). *Paenibacillus larvae larvae* spores in honey samples from Uruguay: a nationwide survey. *Journal of Invertebrate Pathology*, 86, 56-58.
- Antúnez, K., Harriet, J., Gende, L., Maggi, M., Eguaras, M., y Zunino, P. (2008). Efficacy of natural propolis extract in the control of American foulbrood. *Veterinary Microbiology*, 131, 324-331.
- Antúnez, K., Invernizzi, C., Mendoza, Y., van Engelsdorp, D., y Zunino, P. (2016). Honeybee colony losses in Uruguay during 2013-2014. *Apidologie*, 48, 364-370.
- Antúnez, K., Mendoza, Y., Santos, E., y Invernizzi, C. (2013). Differential expression of vitellogenin in honey bees (*Apis mellifera*) with different degrees of *Nosema ceranae* infection. *Journal of Apicultural Research*, 52, 227-234.
- Arbulo, N., Antúnez, K., Salvarrey, S., Santos, E., Branchiccela, B., Martín-Hernández, R., ... Invernizzi, C. (2015). High prevalence and infection levels of *Nosema ceranae* in bumblebees *Bombus atratus* and *B. bellicosus* from Uruguay. *Journal of Invertebrate Pathology*, 130, 165-168.
- Arbulo, N., Santos, E., Salvarrey, S., y Invernizzi, C. (2011). Effect of proboscis length on resource utilization in two Uruguayan bumblebees: *Bombus atratus* Franklin and *Bombus bellicosus* Smith (Hymenoptera, Apidae). *Neotropical Entomology*, 40, 72-77.
- Arredondo, D., Castelli, L., Porrini, M. P., Garrido, P. M., Eguaras, M. J., Zunino, P., y Antúnez, K. (2018). *Lactobacillus kunkeei* strains decreased the infection by honey bee pathogens *Paenibacillus larvae* and *Nosema ceranae*. *Beneficial Microbes*, 9, 279-290.
- Basualdo, M., Barragán, S., y Antúnez, K. (2014). Bee bread increases honeybee haemolymph protein and promote better survival despite of causing higher *Nosema ceranae* abundance in honeybees. *Environmental Microbiology Reports*, 6, 396-400.
- Beaurepaire, A., Piot, N., Doublet, V., Antunez, K., Campbell, E., Chantawannakul, P., ... Dalmon, A. (2020). Diversity and global distribution of viruses of the western honey bee *Apis mellifera*. *Insects*, 11, 239.
- Beaurepaire, A. L., Moro, A., Mondet, F., Le Conte, Y., Neumann, P., y Locke, B. (2019). Population genetics of ectoparasitic mites suggest arms race with honeybee hosts. *Scientific Report*, 9, 11355.
- Benbrook, C. M. (2016). Trends in glyphosate herbicide use in the United States and globally. *Environmental Science Europe*, 28, 3.
- Bordier, C., Dechatre, H., Suchail, S., Peruzzi, M., Soubeyrand, S., Pioz, M., ... Alaux, C. (2017). Colony adaptive response to simulated heat waves and consequences at the individual level in honeybees (*Apis mellifera*). *Scientific Reports*, 7, 3760.
- Branchiccela, B., Arredondo, D., Higes, M., Invernizzi, C., Martín-Hernández, R., Tomasco, I. ... Antúnez, K. (2016). Characterization of *Nosema ceranae* genetic variants from different geographic origins. *Microbial Ecology*, 73, 978-987.

- Branchiccela, B., Castelli, L., Corona, M., Díaz-Cetti, S., Invernizzi, C., Martínez de la Escalera, G., ... Antúnez K. (2019). Impact of nutritional stress on the honeybee colony health. *Scientific Report*, 9, 10156.
- Branchiccela, B., Castelli, L., Díaz-Cetti, S., Invernizzi, C., Mendoza, Y., Santos, E., ... Antúnez, K. (2021). Can pollen supplementation mitigate the impact of nutritional stress on honeybee colonies? *Journal of Apicultural Research*. Publicación anticipada en línea. doi: 10.1080/00218839.2021.1888537.
- Brasacco, C., Quintana, S., Di Gerónimo, V., Genchi García, M. L., Sguazza, G., Bravi, M. E., ... Maggi, M. (2020). Deformed wing virus type a and b in managed honeybee colonies of Argentina. *Bulletin of Entomological Research*, 29, 1-11.
- Büchler, R., Berg, S., y Le Conte, Y. (2010). Breeding for resistance to *Varroa destructor* in Europe. *Apidologie*, 41, 393-408.
- Calderone, N. W. y Fondrk, M. K. (1991). Selection for high and low, colony weight gain in the honey bee, *Apis mellifera*, using selected queens and random males. *Apidologie*, 22, 49-60.
- Castelli, L., Balbuena, S., Branchiccela, B., Zunino, P., Liberti, J., Engel, P., y Antúnez, K. (2021). Impact of chronic exposure to sublethal doses of glyphosate on honey bee immunity, gut microbiota and infection by pathogens. *Microorganisms*, 9, 845.
- Castelli, L., Branchiccela, B., Garrido, M., Invernizzi, C., Porri, M., Romero, H., ... Antúnez, K. (2020). Impact of nutritional stress on honeybee gut microbiota, immunity and *Nosema ceranae* infection. *Microbial Ecology*, 80, 908-919.
- Castelli, L., Branchiccela, B., Invernizzi, C., Tomasco, I., Basualdo M., Rodríguez M., ... Antúnez, K. (2019). Detection of *Lotmaria passim* in Africanized and European honey bees from Uruguay, Argentina and Chile. *Journal of Invertebrate Pathology*, 160, 95-97.
- Chen, Y., Evans, J. D., Smith, I. B., y Pettis, J. S. (2008). *Nosema ceranae* is a long-present and wide-spread microsporidean infection of the European honey bee (*Apis mellifera*) in the United States. *Journal of Invertebrate Pathology*, 97, 186-188.
- Chen, Y. P., y Siede, R. (2007). Honey Bee Viruses. *Advances in Virus Research*, 70, 33-80.
- Corona, M., Velarde, R., Remolina, S., Moran-Lauter, A., Wang, Y., Hughes, K. A., y Robinson, G. E. (2007). Vitellogenin, juvenile hormone, insulin signalling, and queen honey bee longevity. *Proceedings of the National Academy of Science*, 104, 7128-7133.
- Costa, C., Tanner, G., Lodesani, M., Maistrello, L., y Neumann, P. (2011). Negative correlation between *Nosema ceranae*, spore loads and deformed wing virus infection levels in adult honey bee workers. *Journal of Invertebrate Pathology*, 108, 224-225.
- Cox-Foster, D. L., Conlan, S., Holmes, E. C., Palacios, G., Evans, J. D., Moran, N. A., ... Lipkin, W. I. (2007). A metagenomic survey of microbes in honey bee colony collapse disorder. *Science*, 318, 283-287.
- D'Adamo, P. (2012). La "chaqueta amarilla", una atractiva y exótica avispa social. *Boletín de la Sociedad Entomológica Argentina*, 23, 7-8.
- Dainat, B., Evans, J. D., Chen, Y. P., Gauthier, L., y Neumann, P. (2012). Predictive markers of honey bee colony collapse. *PLoS ONE*, 7(2), e32151.
- Daszak, P., Cunningham, A. A., y Hyatt, A. D. (2000). Emerging infectious diseases of wildlife threats to biodiversity and human health. *Science*, 287, 443-449.
- De Miranda, J. R., y Genersch, E. (2010). Deformed wing virus. *Journal of Invertebrate Pathology*, 103, S48-S61.
- de Souza, F. S., Kevill, J.L., Correia-Oliveira, M. E., de Carvalho, C. A. L., y Martin, S. J. (2019). Occurrence of deformed wing virus variants in the stingless bee *Melipona subnitida* and honey bee *Apis mellifera* populations in Brazil. *Journal of General Virology*, 100, 289-294.
- DeGrandi-Hoffman, G., Chen, Y., Huang, E., y Huang, M. H. (2010). The effect of diet on protein concentration, hypopharyngeal gland development and virus load in worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Journal of Insect Physiology*, 56, 1184-1191.
- Di Pasquale, G., Salignon, M., Le Conte, Y., Belzunces, L. P., Decourtye, A., Kretzschmar, A., ... Alaux, C. (2013). Influence of pollen nutrition on honey bee health: do pollen quality and diversity matter? *PLoS ONE*, 8, e72016.
- Doublet, V., Labarussias, M., de Miranda, J. R., Moritz, R. F. A., y Paxton, R. J. (2015). Bees under stress: Sublethal doses of a neonicotinoid pesticide and pathogens interact to elevate honey bee mortality across the life cycle. *Environmental Microbiology*, 17, 969-983.
- Dynes, T. L., Berry, J. A., Delaplane, K. S., De Roode, J. C., y Brosi, B. J. (2020). Assessing virulence of *Varroa destructor* mites from different honey bee management regimes. *Apidologie*, 51, 276-289.
- Dynes, T. L., De Roode, J. C., Lyons, J. I., Berry, J. A., Delaplane, K. S., y Brosi, B. J. (2017). Fine scale population genetic structure of *Varroa destructor*, an ectoparasitic mite of the honey bee (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 48, 9-101.
- Eliash, N., y Mikheyev, A. (2020). *Varroa* mite evolution: A neglected aspect of worldwide bee collapses? *Current Opinion in Insect Science*, 39, 21-26.
- Farina, W. M., Balbuena, M. S., Herbert, L. T., Mengoni Goñalon, C., y Vázquez, D. E. (2019). Effects of the herbicide glyphosate on honey bee sensory and cognitive abilities: individual impairments with implications for the hive. *Insects*, 10, 354.

- Fries, I. (2010). *Nosema ceranae* in European honey bees (*Apis mellifera*). *Journal of Invertebrate Pathology*, 103, S73-S79.
- Gamboa, V., Ravoet, J., Brunain, M., Smaghe, G., Meeus, I., Figueroa, J., ... de Graaf, D. C. (2015). Bee pathogens found in *Bombus atratus* from Colombia: A case study. *Journal of Invertebrate Pathology*, 129, 36-39.
- Geslin, B., y Morales, C. L. (2015). New records reveal rapid geographic expansion of *Bombus terrestris* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera: Apidae), an invasive species in Argentina. *Check List, Luis Felipe Toledo*, 11, 1620.
- Gillespie, J. P., Kanost, M. R., y Trenczek, T. (1997). Biological mediators of insect immunity. *Annual Review of Entomology*, 42, 611-643.
- Giménez Martínez, P., Mendoza, Y., Invernizzi, C., Fuselli, S., Alonso Salces, R., Fernández Iriarte, P., ... Maggi, M. (2017). Morphometric correlation between *Apis mellifera* morphotypes (Hymenoptera) and *Varroa destructor* (Acari) from Uruguay. *Journal of Apicultural Research*, 56, 122-129.
- Gómez Moracho, T., Maside, X., Martín-Hernández, R., Higes, M., y Bartolomé, C. (2014). High levels of genetic diversity in *Nosema ceranae* within *Apis mellifera* colonies. *Parasitology*, 141, 475-481.
- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., y Rotheray, E. L. (2015). Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, 347, 1255-1257.
- Graystock, P., Goulson, D., y Hughes, W. O. H. (2015). Parasites in bloom: Flowers aid dispersal and transmission of pollinator parasites within and between bee species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science*, 282, 1-7.
- Harriet, J. (2012). Sendos aportes del Dr. Homero Toscano en los años setenta sobre el "Mal de Santa Lucía". *Actualidad Apícola*, 95, 27-29.
- Harriet, J., Campá, J. P., Grajales, M., Lhéritier, C., Gómez Pajuelo, A., Mendoza-Spina, Y., y Carrasco-Letelier, L. (2017). Agricultural pesticides and veterinary substances in Uruguayan beeswax. *Chemosphere*, 177, 77-83.
- Higes, M., Martín, R., y Meana, A. (2006). *Nosema ceranae*, a new microsporidian parasite in honeybees in Europe. *Journal of Invertebrate Pathology*, 92, 93-95.
- Higes, M., Martín-Hernández, R., y Meana, A. (2010). *Nosema ceranae* in Europe: an emergent type C nosemosis. *Apidologie*, 41, 375-392.
- Hood, W. M. (2015). The small hive beetle, *Aethina tumida*: A review. *Bee World*, 85, 51-59.
- Invernizzi, C., Abud, C., Tomasco, I., Harriet, J., Mendoza, Y., Ramallo, G., ... Mendoza, Y. (2009). Presence of *Nosema ceranae* in honeybees (*Apis mellifera*) in Uruguay. *Journal of Invertebrate Pathology*, 101, 150-153.
- Invernizzi, C., Antúnez, K., Campa, J., Harriet, J., Mendoza, Y., Santos, E., y Zunino, P. (2011a). Situación sanitaria de las abejas melíferas en Uruguay. *Veterinaria*, 47, 15-27.
- Invernizzi, C., Nogueira, E., Juri, P., Santos, E., Arredondo, D., Branchiccela, B., ... Antúnez, K. (2018). *Epormenis cestri* secretions in *Sebastiania schottiana* trees cause mass death of honeybees larvae in Uruguay. *PLoS ONE*, 13, e0190697.
- Invernizzi, C., Santos, E., García, E., Daners, G., Di Landro, R., Saadoun, A. y Cabrera, C. (2011b). Sanitary and nutritional characterization of honeybee colonies in *Eucalyptus grandis* plantations in Uruguay. *Archivos de Zootecnia*, 60, 1303-1314.
- Invernizzi, C., Zefferino, I., Santos, E., Sánchez, L., y Mendoza Y. (2016). Multilevel assessment of grooming behaviour against *Varroa destructor* in Italian and Africanized honey bees. *Journal of Apicultural Research*, 54, 1-7.
- Kevill, J. L., de Souza, F. S., Sharples, C., Oliver, R., Schroeder, D. C., y Martin, S. J. (2019). DWV-A lethal to honey bees (*Apis mellifera*): A colony level survey of DWV variants (A, B, and C) in England, Wales, and 32 states across the US. *Viruses*, 11, 426.
- Klee, J., Besana, A. M., Genersch, E., Gisder, S., Nanetti, A., Tam, D. Q., ... Paxton, R. J. (2007). Widespread dispersal of the microsporidian *Nosema ceranae*, an emergent pathogen of the western honey bee, *Apis mellifera*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 96, 1-10.
- La polinización aumenta los rindes en un 70% de los cultivos (2016). INTA *Informa*, 14, (167). Recuperado de <https://intainforma.inta.gov.ar/la-polinizacion-aumenta-los-rindes-de-mas-del-70-de-los-cultivos/#-gallery-4>
- Laurino, D., Lioy, S., Carisio, L., Manino, A., y Porporato, M. (2020). *Vespa velutina*: An alien driver of honey bee colony losses. *Diversity*, 12, 5.
- Le Conte, Y., Ellis, M., y Ritter, W. (2010). *Varroa* mites and honey bee health: Can *Varroa* explain part of the colony losses? *Apidologie*, 41, 353-363.
- Le Conte, Y. y Navajas, M. (2008). Climate change: impact on honey bee populations and diseases. *Revue Scientifique et Technique (International Office of Epizootics)*, 27, 499-510.
- Li, J., Chen, W., Wu, J., Peng, W., An, J., Schmid-Hempel, P., y Schmid-Hempel R. (2012). Diversity of *Nosema* associated with bumblebees (*Bombus* spp.) from China. *International Journal of Parasitology*, 42, 49-61.
- Locke, B. (2016). Natural *Varroa* mite-surviving *Apis mellifera* honeybee populations. *Apidologie*, 47, 467-482.

- Maggi, M., Tourn, E., Negri, P., Szawarski, N., Marconi, A., Gallez, L., ... Eguaras, M. (2016). A new formulation of oxalic acid for *Varroa destructor* control applied in *Apis mellifera* colonies in the presence of brood. *Apidologie*, 47, 596-605.
- Maggi, M. D., Ruffinengo, S. R., Mendoza, Y., Ojeda, P., Ramallo, G., Floris, I., y Eguaras, M. J. (2011). Susceptibility of *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) to synthetic acaricides in Uruguay: Varroa mites' potential to develop acaricide resistance. *Parasitology Research*, 108, 815-821.
- Malone, L. A., Giacón, H. A., y Newton, M. R. (1995). Comparison of the responses of some New Zealand and Australian honey bees (*Apis mellifera* L) to *Nosema apis* Z. *Apidologie*, 26, 495-502.
- Malone, L.A., y Stefanovic, D. (1999). Comparison of the responses of two races of honeybees to infection with *Nosema apis* Zander. *Apidologie*, 30, 375-382.
- Manning, R. (2001). Fatty acids in pollen: A review of their importance for honey bees. *Bee World*, 82, 60-75.
- Martin, S. J., Highfield, A. C., Brettell, L., Villalobos, E. M., Budge, G. E., Powell, M., ... Schroeder, D. C. (2012). Global honey bee viral landscape altered by a parasitic mite. *Science*, 336, 1304-1306.
- McMahon, D. P., Natsopoulou, M. E., Doublet, V., Fürst, M., Weging, S., Brown, M. J., ... Paxton, R. J. (2016). Elevated virulence of an emerging viral genotype as a driver of honeybee loss. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science*, 283, 20160811.
- Mendoza, Y. (2020). *Factores asociados a la virulencia diferencial del ectoparásito Varroa destructor en las abejas Apis mellifera en Uruguay* (Tesis de doctorado). Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Montevideo.
- Mendoza, Y., Antúnez, K., Branchiccela, B., Anido, M., Santos, E., y Invernizzi, C. (2014a). *Nosema ceranae* and RNA viruses in European and Africanized honeybee colonies (*Apis mellifera*) in Uruguay. *Apidologie*, 45, 224-234.
- Mendoza, Y., Díaz-Cetti, S., Ramallo, G., y Invernizzi, C. (2012a). Incidencia de *Nosema ceranae* durante el invierno en colonias de abejas melíferas retiradas de una forestación de *Eucalyptus grandis*. *Veterinaria*, 48, 13-19.
- Mendoza, Y., Díaz-Cetti, S., Ramallo, G., Santos, E., Porrini, M., y Invernizzi, C. (2016). *Nosema ceranae* winter control: study of the effectiveness of different fumagillin treatments and consequences on the strength of honey bees colonies. *Journal of Economic Entomology*, 110, 1-5.
- Mendoza, Y., Gramajo, E., Invernizzi, C., y Tomasco, I. (2020a). Mitochondrial haplotype analyses of the mite *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) collected from honeybees *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae) in Uruguay. *Systematic and Applied Acarology*, 25, 1526-1529.
- Mendoza, Y., Harriet, J., Campa, J., Katz, H., Ramallo, G., Díaz-Cetti, S., y Invernizzi C. (2013). Control de *Nosema ceranae* en colonias de abejas (*Apis mellifera*) en forestaciones de *Eucalyptus grandis*. *Agrociencia*, 17, 108-113.
- Mendoza, Y., Harriet, J., Campá, J., Roth, F., Termezana, D., y Mancuello, M. (2012b). Mal del Río o Mal de Santa Lucía. *Actualidad Apícola*, 94, 8-9.
- Mendoza, Y., Santos, E., Antúnez, K., y Invernizzi C. (2014b). Selección bidireccional de *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) para aumento de la resistencia y la susceptibilidad a la nosemosis. *Revista de la Asociación Entomológica Argentina*, 73, 65-69.
- Mendoza, Y., Tomasco, I., Antúnez, K., Castelli, L., Branchiccela, B., Santos, E., y Invernizzi, C. (2020b). Unraveling honey bee-*Varroa destructor* interaction: multiple factors involved in differential resistance between two Uruguayan populations. *Veterinary Science*, 7, 116.
- Mitton, G. A., Quintana, S., Giménez Martínez, P., Mendoza, Y., Ramallo, G., Brasesco, C., ... Ruffinengo, S.R. (2016). First record of resistance to flumethrin in a varroa population from Uruguay. *Journal of Apicultural Research*, 55, 422-427.
- Moro, A., Blacquièrre, T., Panziera, D., Dietemann, V., y Neumann, P. (2021). Host-parasite co-evolution in real-time: Changes in honey bee resistance mechanisms and mite reproductive strategies. *Insects*, 12, 120.
- Motta, E. V. S., Mak, M., Tyler, K., De Jong, J., Powell, E., O'Donnell, A., ... Moran, N. A. (2020). Oral or topical exposure to glyphosate in herbicide formulation impacts the gut microbiota and survival rates of honey bees. *Applied Environmental Microbiology*, 86, e01150-20.
- Naug, D. (2009). Nutritional stress due to habitat loss may explain recent honeybee colony collapses. *Biological Conservation*, 142, 2369-2372.
- Niell, S., Jesús, F., Díaz, R., Mendoza, Y., Notte, G., Santos, E., ... Heinzen, H. (2018). Beehives biomonitor pesticides in agroecosystems: Simple chemical and biological indicators evaluation using Support Vector Machines (SVM). *Ecological Indicators*, 91, 149-154.
- Niell, S., Jesús, F., Pérez, N., Pérez, C., Pareja, L., Abbate, S., ... Heinzen, H. (2017). Neonicotinoids transference from the field to the hive by honey bees: Towards a pesticide residues biomonitor. *Science of the Total Environment*, 581, 25-31.
- Nogueira, E., Juri, P., Santos, E., y Invernizzi C. (2021a). Honeydew honey production in honey bees colonies affected by River disease in Uruguay. *Agrociencia Uruguay*, 25, 410.
- Nogueira, E., Juri, P., y Invernizzi, C. (2021b). Efecto del jaraque de azúcar en la sobrevivencia larval en colonias de abejas melíferas afectadas por Mal del Río. *Veterinaria (Montevideo)*, 57, 215.

- Oldroyd, B. P. (2007). What's killing American honey bees? *PLoS Biology*, 5(6), e168.
- Pernal, S. F., y Currie, R. W. (2000). Pollen quality of fresh and 1-year-old single pollen diets for worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Apidologie*, 31, 387-409.
- Piccini, C., D'Alessandro, B., Antúnez, K., y Zunino, P. (2002). Detection of *Paenibacillus larvae* subspecies larvae spores in naturally infected bee larvae and artificially contaminated honey by PCR. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 18, 761-765.
- Piccini, C., y Zunino, P. (2001). American foulbrood in Uruguay: isolation of *Paenibacillus larvae larvae* from larvae with clinical symptoms and adults honeybees and susceptibility to oxitetraciclina. *Journal of Invertebrate Pathology*, 78, 176-177.
- Plischuk, S., Meeus, I., Smaghe, G., y Lange, C. E. (2011). *Apicystis bombi* (Apicomplexa: Neogregarinorida) parasitizing *Apis mellifera* and *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) in Argentina. *Environmental Microbiology Report*, 3, 565-568.
- Plischuk, S., Salvarrey, S., Arbulo, N., Santos, E., Skevington, J. H., Kelso, S., ... Lange, C. E. (2017). Pathogens, parasites, and parasitoids associated with bumble bees (*Bombus* spp.) from Uruguay. *Apidologie*, 48, 298-310.
- Ramsey, S. D., Ochoa, R., Bauchan, G., Gulbranson, C., Mowery, J. D., Cohen, A., ... van Engelsdorp, D. (2019). *Varroa destructor* feeds primarily on honey bee fat body tissue and not hemolymph. *Proceedings of the National Academy of Science*, 116, 1792-1801.
- Ravoet, J., Schwarz, R.S., Descamps, T., Yanez, O., Tozkar, C.O., Martin-Hernandez, R., ... de Graaf, D. (2015). Differential diagnosis of the honey bee trypanosomatids *Crithidia mellificae* and *Lotmaria passim*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 130, 21-27.
- Raymann, K., y Moran, N. A. (2018). The role of the gut microbiome in health and disease of adult honey bee workers. *Current Opinion in Insect Science*, 26, 97-104.
- Requier, F., Antúnez, K., Garibaldi, L. A., Morales, C. L., Rosso Londoño, J. M., Giacobino, A., ... Colony Losses Group. (2019). Climatic and latitudinal effects on beekeeping, meliponiculture and bee colony losses in Latin America. En *46 International Apicultural Congress*. APIMONDIA, Montreal.
- Requier, F., Antúnez, K., Morales, C. L., Aldea Sánchez, P., Castilhos, D., Garrido, M., ... Garibaldi, L. A. (2018). Trends in beekeeping and honey bee colony losses in Latin America. *Journal of Apicultural Research*, 57, 657-662.
- Revainera, P., Salvarrey, S., Santos, E., Arbulo, N., Invernizzi, C., Plischuk, S., ... Maggi, M. (2019). Phoretic mites associated to *Bombus pauloensis* and *Bombus bellicosus* (Hymenoptera: Apidae) from Uruguay. *Journal of Apicultural Research*, 58, 355-362.
- Rinderer, T. E., Harris, J. W., Hunt, G. J., y de Guzman, L. I. (2010). Breeding for resistance to *Varroa destructor* in North America. *Apidologie*, 41, 409-424.
- Ríos, M., Barrera-Medina, R., y Contreras J. M. (2020). Primer reporte del género *Vespa* Linnaeus (Hymenoptera: Vespidae: Vespinae) en Chile. *Revista Chilena de Entomología*, 46, 237-242.
- Rosenkranz, P., Aumeier, P., y Ziegelmann, B. (2010). Biology and control of *Varroa destructor*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 103, S96-S119.
- Rossini, C., Almeida, L., Arredondo, D., Antúnez, K., Santos, E., Rodríguez Haralambides, A., y Invernizzi, C. (2021). When a tritrophic interaction goes wrong to the third level: xanthoxylin from trees causes the mortality of honeybee larvae in colonies affected by the River disease. *Journal of Chemical Ecology*, 47(8-9), 777-787
- Roudel, M., Aufauvre, J., Corbara, B. Delbac, F., y Blot, N. (2013). New insights on the genetic diversity of the honeybee parasite *Nosema ceranae* based on multilocus sequence analysis. *Parasitology*, 140, 1346-1356.
- Salvarrey, S., Antúnez, K., Arredondo, D., Plischuk, S., Revainera, P., Maggi, M., y Invernizzi, C. (2021). Parasites and RNA viruses in wild and laboratory reared bumble bees *Bombus pauloensis* (Hymenoptera: Apidae) from Uruguay. *PLoS ONE*, 16, e0249842.
- Salvarrey, S., Arbulo, N., Rossi, C., Santos, E., Salvarrey, L., y Invernizzi, C. (2017). Utilización de abejorros nativos (*Bombus atratus* y *Bombus bellicosus*) para mejorar la producción de semillas del trébol rojo (*Trifolium pratense*). *Agrociencias*, 21, 95-104.
- Salvarrey, S., Arbulo, N., Santos, E., y Invernizzi, C. (2013). Cría artificial de abejorros nativos *Bombus atratus* y *Bombus bellicosus* (Hymenoptera, Apidae). *Agrociencia Uruguay*, 17, 75-82.
- Salvarrey, S., Santos, E., Arbulo, N., Rossi, C., y Invernizzi, C. (2020). Relevamientos de insectos potenciales polinizadores de trébol rojo. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 29, 24-27.
- Santos, E., Arbulo, N., Salvarrey, S., y Invernizzi, C. (2017). Distribución de las especies del género *Bombus* Latreille (Hymenoptera, Apidae) en Uruguay. *Revista de la Sociedad Argentina de Entomología*, 76, 22-27.
- Santos, E., y Invernizzi, C. (2020). Observaciones sobre la biología de *Epormenis cestri*, Berg, 1879 (Hemiptera, Flatidae). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 28, 176-182.
- Schmid-Hempel, P. (2011). *Evolution Parasitology. The integrated study of infections, immunology, ecology and genetics*. New York: Oxford University.
- Schmidt, J. O., Thoenes, S. C., y Levin, M. D. (1987) Survival of honey bees, *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae), fed various pollen sources. *Journal of Economic Entomology*, 80, 176-183.

- Schwarz, R. S., Baughan, G. R., Murphy, C. A., Ravoet, J., de Graaf, D. C., y Evans, J. D. (2015). Characterization of two species of trypanosomatidae from the honey bee *Apis mellifera*: *Crithidia mellifica* Langridge and McGhee, and *Lotmaria passim* n. gen., n. sp. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 62, 567-583.
- Seraglio, S. K. T., Silva, B., Bergamo, G., Brugnerotto, P., Gonzaga, L. V., Fett, R., y Costa, A. C. O. (2019). An overview of physicochemical characteristics and health-promoting properties of honeydew honey. *Food Research International*, 119, 44-66.
- Somerville, D. C. y Nicol, H. I. (2006). Crude protein and amino acid composition of honey bee-collected pollen pellets from south-east Australia and a note on laboratory disparity. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 46, 141-149.
- Spivak, M., y Danka, R. G. (2021). Perspectives on hygienic behavior in *Apis mellifera* and other social insects. *Apidologie*, 52, 1-16.
- Toufaily, H. A., Alves, D. A., Bená, D.C., Bento, J.M.S., Iwanicki, N.S.A. Cline, J.D., y Ratnieks, F. L. W. (2017). First record of small hive beetle, *Aethina tumida* Murray, in South America. *Journal of Apicultural Research*, 56, 76-80.
- Ulloa, A. K., Curkovic, T. S., y Araya, J. C. (2006). Toxicidad oral de seis insecticidas en larvas de *Vespula germanica* (F.) en laboratorio. *Agricultura Técnica*, 66, 133-140.
- VanEngelsdorp, D., Evans, J. D., Saegerman, C., Mullin, C., Haubruge, E., Nguyen, B. K., ... Pettis, J. S. (2009). Colony collapse disorder: a descriptive study. *PLoS ONE*, 4, e6481.
- Viotti, M., Juri, P., Lombide, P., Presentado, M., Verdes, J., Nogueira, J., ... y Pedrana, G. (2021). Increased caspase-3 immunoexpression and morphology alterations in oenocytes and trophocytes of *Apis mellifera* larvae induced by toxic secretion of *Epormenis cestri*. *Journal of Apicultural Science*, 65, 101-108.
- Yang, X., y Cox-Foster, D. L. (2005). Impact of an ectoparasite on the immunity and pathology of an invertebrate: Evidence for host immunosuppression and viral amplification. *Proceeding National Academy of Science USA*, 102, 7470-7475.

Nota de contribución:

Todos los autores participaron en igual medida en todos los procesos de diseño, recolección de datos, análisis, redacción y revisión.

Nota del editor:

La editora Cecilia Cajarville aprobó este artículo.