



Comparación de la productividad de colonias de abejas melíferas, *Apis mellifera*, complementado con sacarosa o jarabe de maíz alto en fructosa

Diana Sammátaro^{1a*} y Milagra Weiss^{2b}

¹USDA-ARS Carl Hayden Honey Bee Research Center, 2000 East Allen Road, Tucson, Arizona

²Departamento de Entomología, Universidad de Arizona, Tucson, Arizona

Abstracto

Se realizaron ensayos de alimentación de colonias de abejas melíferas para determinar si los efectos diferenciales de la alimentación con carbohidratos (jarabe de sacarosa (SS) frente a jarabe de maíz con alto contenido de fructosa o JMAF) se podían medir entre colonias alimentadas exclusivamente con estos jarabes. En un experimento, hubo una diferencia significativa en la producción media de cera entre los grupos de tratamiento y una interacción significativa entre el tiempo y el tratamiento para las colonias confinadas en una arena de vuelo. En promedio, las colonias abastecidas con SS construyeron $7916,7 \text{ cm}^2 \pm 1015,25 \text{ cm}^2$ de panal, mientras que las colonias abastecidas con JMAF construyeron $4571,63 \text{ cm}^2 \pm 786,45 \text{ cm}^2$. La masa media de las abejas que recibieron JMAF fue de 4,65 kg ($\pm 0,97 \text{ kg}$), mientras que las que recibieron sacarosa tuvieron una media de 8,27 kg ($\pm 1,26$). No hubo diferencias significativas entre los grupos de tratamiento en términos de cría. Las diferencias en la producción de cría se complicaron debido a las posibles deficiencias nutricionales experimentadas por ambos grupos de tratamiento. En el segundo experimento, las colonias suplementadas con SS durante los meses de invierno en un sitio de campo remoto exhibieron una mayor producción de crías de primavera en comparación con las colonias alimentadas con JMAF. Las diferencias en las poblaciones de abejas adultas fueron significativas, con un promedio general de $10,0 \pm 1,3$ cuadros de abejas alimentadas con jarabe de sacarosa entre noviembre de 2008 y abril de 2009, en comparación con $7,5 \pm 1,6$ cuadros de abejas alimentadas exclusivamente con JMAF. Para los apicultores reina comerciales,

Abreviaturas: JMAF, jarabe de maíz con alta fructuosa; HMF, hidroximetilfurfural; Núcleo, núcleo; SS, jarabe de sacarosa **Palabras clave:** alimentando a las abejas

Correspondencia: ^aDiana.sammataro@ars.usda.gov, ^bmilagra@email.arizona.edu, *Autor correspondiente

Recibió: 17 diciembre 2011 **Aceptado:** 11 de abril de 2012

Derechos de autor: Este es un documento de acceso abierto. Usamos la licencia Creative Commons Attribution 3.0 que permite el uso sin restricciones, siempre que el artículo esté correctamente atribuido.

ISSN: 1536-2442 | vol. 13, número 19

Citar este artículo como:

Sammataro D, Weiss M. 2013. Comparación de la productividad de colonias de abejas melíferas, *Apis mellifera*, complementado con sacarosa o jarabe de maíz alto en fructosa. *Revista de ciencia de los insectos* 13:19. Disponible en línea: <http://www.insectscience.org/13.19>

Introducción

Las abejas melíferas se enfrentan hoy a una miríada de desafíos debido a factores estresantes que interactúan, incluidas enfermedades, ácaros parásitos y pesticidas, así como a dietas deficientes, todo lo cual afecta su capacidad para mantenerse saludables (Alaux et al. 2010). Además de estos desafíos, las operaciones comerciales de abejas (apicultores que mantienen más de 1,000 colmenas) enfrentan estrés significativo debido a una variedad de prácticas de manejo, incluido el repetido transporte de colonias a largas distancias para polinizar los cultivos, la alimentación de las abejas con cantidades inadecuadas o insuficientes de alimentos y la capacidad cuestionable de monocultivos de cultivos modernos para proporcionar una diversidad nutricional adecuada para las abejas. Las abejas necesitan tanto proteínas como carbohidratos para sobrevivir, y una nutrición adecuada es esencial para ayudar a las abejas a hacer frente a todas estas presiones. Su proteína proviene del polen producido por las flores, el cual es recolectado, modificado, y almacenado en la colonia como pan de abeja; es fundamental para la salud, el desarrollo y la supervivencia de las abejas. Las abejas también consumen grandes cantidades de carbohidratos como miel, jarabe de azúcar o néctar de flores (Winston 1987) y dependen de los productos del metabolismo de los carbohidratos para alimentar los vuelos de alimentación (Neukirch 1982; Beenackers et al. 1984; Kunieda et al. 2006). Los carbohidratos también alimentan la respiración celular y las actividades físicas como la termorregulación y la locomoción (Chapman 1982).

Los néctares florales son la principal fuente de carbohidratos naturales para las abejas y contienen, entre otras cosas, azúcares, aminoácidos, vitaminas, ácidos orgánicos, iones metálicos, alcaloides, proteínas y aceites (Bogdanov et al. 2004; Carter y Thornburg 2004; Park y Thornburg 2009;). La proporción de azúcares del néctar puede depender no solo de la anatomía de la planta (Doner 1977) sino también de las estructuras que secretan y

azúcares conductores (Nicolson y Thornburg 2005). Percival (1965) informó que ciertas familias de plantas contenían constantemente plantas ricas en hexosa (Brassicaceae y Asteraceae) o ricas en sacarosa. (Lamináceas y Rannunculaceae) néctares; la sacarosa y niveles variables de otros oligosacáridos son los principales componentes del azúcar en el néctar (Maurizio 1976; Doner 1977; Shuel 1992; De la Barrera y Nobel 2004). Los azúcares adicionales que se encuentran en el néctar no son nutritivos porque las abejas no pueden descomponerlos y son tóxicos al ingerirlos, especialmente en condiciones de laboratorio (alimentación de abejas enjauladas). Para garantizar que se obtenga un equilibrio de nutrición, las abejas requieren una diversidad de fuentes vegetales en las que alimentarse.

Para que las abejas procesen y almacenen los carbohidratos (como la miel), primero deben descomponer los disacáridos en monosacáridos, porque solo los monosacáridos pueden pasar a través de la pared del intestino medio hacia la hemolinfa de la abeja para su uso posterior por las células (Crailsheim 1988). Por lo tanto, todos los azúcares complejos que ingieren las abejas deben transformarse enzimáticamente para que estén biodisponibles para ellas (Hausmann et al. 2005). Los resultados de la secuenciación del genoma de la abeja melífera (Honey Bee Genome Sequencing Consortium 2006) han identificado genes que codifican enzimas metabolizadoras de carbohidratos. Otros investigadores han identificado proteínas de los alimentos y de las glándulas salivales relacionadas con el metabolismo de los carbohidratos y la producción de energía (Santos et al. 2005; Fujita et al. 2010). Por ejemplo, la enzima invertasa convierte la sacarosa en glucosa y fructosa (White et al. 1963; Simpson et al. 1968; Winston 1987; Kubo et al. 1996; Ohashi et al. 1996, 1997, 1999; Kunieda et al. 2006).

contenido para evitar la fermentación. El producto final, la miel, es estable y normalmente contiene las siguientes proporciones: fructosa (38,2 %), glucosa (31,3 %), sacarosa (1,3 %), maltosa (7,1 %), agua (17,2 %), otros componentes (3,1 %).) (Blanco 1980).

Jarabe de maíz de alta fructosa frente a sacarosa Las colonias de abejas comerciales se trasladan a muchos lugares diferentes para la polinización, y es posible que algunas áreas no tengan suficiente forraje. En esta situación, las abejas dependen del apicultor para que les proporcione alimento. Debido a que un gran número de colonias (a veces más de 20 000) se pueden mantener temporalmente en un solo lugar, existe una creciente dependencia de las abejas que se alimentan en masa con carbohidratos y proteínas. Aunque durante mucho tiempo se ha considerado que la miel es el “alimento ideal para las abejas” (Bailey 1966), los investigadores y los apicultores han reconocido que la sacarosa puede ser un mejor suplemento de azúcar (Herbert 1992). En algunas situaciones, especialmente en operaciones no comerciales, proporcionar marcos adicionales de miel sellada a una colonia deficiente en carbohidratos puede ser el método menos laborioso, pero esta práctica también puede aumentar el riesgo de propagar la enfermedad de la loque americana, una enfermedad bacteriana formadora de esporas que se encuentra comúnmente en la miel. Al alimentar con jarabe de azúcar, se evita la propagación de esta enfermedad (Goodwin 1997; Sammataro y Avitabile 2011). Sin embargo, en las operaciones comerciales, existen ciertas desventajas en la alimentación de grandes cantidades de jarabe de sacarosa (SS), como la elaboración del jarabe, que requiere un aporte de mano de obra significativo (Goodwin 1997), y la tendencia de la sacarosa a cristalizar y fermentar, haciendo largos -El almacenamiento a largo plazo es difícil. Durante épocas de escasez, como el invierno, la alimentación sirve como sustitutos completos del forraje natural, y comúnmente se usa jarabe de maíz con alto contenido de fructosa (JMAF). como la elaboración del jarabe, que requiere una importante mano de obra (Goodwin 1997), y la tendencia de la sacarosa a cristalizar y fermentar, lo que dificulta el almacenamiento a largo plazo. Durante épocas de escasez, como el invierno, la alimentación sirve como sustitutos completos del forraje natural, y comúnmente se usa jarabe de maíz con alto contenido de fructosa (JMAF). como la elaboración del jarabe, que requiere una importante mano de obra (Goodwin 1997), y la tendencia de la sacarosa a cristalizar y fermentar, lo que dificulta el almacenamiento a largo plazo. Durante épocas de escasez, como el invierno, la alimentación sirve como sustitutos completos del forraje natural, y comúnmente se usa jarabe de maíz con alto contenido de fructosa (JMAF).

El JMAF se produce por hidrólisis enzimática de varios pasos del almidón de maíz en una mezcla de glucosa/fructosa (Long 1986; Hanover y White 1993) que se desarrolló a fines de la década de 1960 (Schorin 2005). El método original usaba ácidos para convertir el almidón de maíz; los ácidos comúnmente utilizados fueron el hidróxido de sodio (NaOH) y el ácido clorhídrico (HCl) (LeBlanc et al. 2009). Los procesos más nuevos incluyen el uso de productos químicos y bacterias modificadas genéticamente, como la α -amilasa, la glucoamilasa y otras (LeBlanc et al., 2009). El JMAF se procesa en tres formulaciones comunes llamadas JMAF-90, JMAF-55 y JMAF-42, que reciben su nombre por el porcentaje de la fracción de azúcar que es fructosa (Long 1986). El resto de la fracción de azúcar es glucosa y algunas trazas de oligosacáridos sin nombre. Estas formulaciones a base de agua varían de 71 a 77 % de sólidos disueltos. Con el procesamiento enzimático del almidón de maíz optimizado (Linko et al. 1977), el JMAF se ha convertido en una fuente de carbohidratos barata y ampliamente disponible (Hanover y White 1993) y un agente edulcorante común para el consumo humano. Actualmente, el JMAF está siendo analizado debido a los informes de que las dietas humanas ricas en JMAF están relacionadas con problemas de salud graves, como el desarrollo de obesidad, diabetes e hipertensión (Bocarsly et al. 2010; Ferder et al. 2010; Nseir et al. 2010). Como resultado de la prensa negativa, la industria está cambiando su nombre de Jarabe de Maíz de Alta Fructosa a simplemente Azúcar de Maíz (Nestle 2010; Parker-Post 2010). El JMAF está siendo analizado debido a los informes de que las dietas humanas ricas en JMAF están relacionadas con problemas de salud graves, como el desarrollo de obesidad, diabetes e hipertensión (Bocarsly et al. 2010; Ferder et al. 2010; Nseir et al. 2010). Como resultado de la prensa negativa, la industria está cambiando su nombre de Jarabe de Maíz de Alta Fructosa a simplemente Azúcar de Maíz (Nestle 2010; Parker-Post 2010). El JMAF está siendo analizado debido a los informes de que las dietas humanas ricas en JMAF están relacionadas con problemas de salud graves, como el desarrollo de obesidad, diabetes e hipertensión (Bocarsly et al. 2010; Ferder et al. 2010; Nseir et al. 2010). Como resultado de la prensa negativa, la industria está cambiando su nombre de Jarabe de Maíz de Alta Fructosa a simplemente Azúcar de Maíz (Nestle 2010; Parker-Post 2010).

El JMAF estuvo disponible como una fuente barata de alimento para abejas a partir de la década de 1970 (Barker y Lehner 1974, 1978). Debido a la facilidad de manejo del JMAF en lugar de mezclar soluciones de sacarosa y, a menudo, a precios más baratos, aumentó el uso de JMAF para la alimentación de las abejas (Herbert 1992). Debido a que el perfil de azúcar del JMAF es muy similar al de la miel (Bogdanov et al.

2008) y el uso de JMAF en la apicultura está tan extendido que lamentablemente a veces se usa como adulterante de la miel, tanto que ha habido una cantidad significativa de trabajo para desarrollar técnicas para detectar el JMAF en la miel (Abdel-Aal et al. 1993; Megherbi et al. 2009). Las preguntas sobre la seguridad del JMAF como alimento para abejas surgieron poco después de que estuvo disponible, porque los apicultores informaron resultados mixtos al alimentarlo (Bailey 1966; Johansson y Johansson 1976; Anon 1996; Sanford 1997). Además, los investigadores encontraron una menor longevidad en las abejas obreras mantenidas en el laboratorio con JMAF en comparación con miel (Barker y Lehner 1978) o SS (Weiss 2009). Más recientemente, la noticia de la alarmante mortalidad de las abejas llamada Colony Collapse Disorder o CCD (vanEngelsdorp et al. 2007, 2010) sugirió que podría haber efectos nocivos de la alimentación con JMAF. Algunos apicultores mencionaron informes de abejas que no se alimentaban o que morían después de ser alimentadas (Oliver 2007). El JMAF puede causar otros problemas, como la formación de toxinas como resultado del calor, las propiedades químicas de la fructosa y el bajo pH del JMAF (Kim et al. 1995; LeBlanc et al. 2009). Estas condiciones pueden promover el producto de hidratación y la conocida toxina de las abejas, el hidroxitometilfurfural (HMF), que se forma fácilmente durante las condiciones de almacenamiento a altas temperaturas. Las muestras de alimento para abejas de varias operaciones apícolas comerciales, donde el jarabe se almacenaba en tanques exteriores, han confirmado esta hipótesis (Weiss 2009; Ruiz-Matute et al. 2010). Los apicultores no comerciales rara vez usan JMAF y, por lo tanto, no suelen verse afectados. como la formación de toxinas como resultado del calor, las propiedades químicas de la fructosa y el bajo pH del JMAF (Kim et al. 1995; LeBlanc et al. 2009). Estas condiciones pueden promover el producto de hidratación y la conocida toxina de las abejas, el hidroxitometilfurfural (HMF), que se forma fácilmente durante las condiciones de almacenamiento a altas temperaturas. Las muestras de alimento para abejas de varias operaciones apícolas comerciales, donde el jarabe se almacenaba en tanques exteriores, han confirmado esta hipótesis (Weiss 2009; Ruiz-Matute et al. 2010). Los apicultores no comerciales rara vez usan JMAF y, por lo tanto, no suelen verse afectados. como la formación de toxinas como resultado del calor, las propiedades químicas de la fructosa y el bajo pH del JMAF (Kim et al. 1995; LeBlanc et al. 2009). Estas condiciones pueden promover el producto de hidratación y la conocida toxina de las abejas, el hidroxitometilfurfural (HMF), que se forma fácilmente durante las condiciones de almacenamiento a altas temperaturas. Las muestras de alimento para abejas de varias operaciones apícolas comerciales, donde el jarabe se almacenaba en tanques exteriores, han confirmado esta hipótesis (Weiss 2009; Ruiz-Matute et al. 2010). Los apicultores no comerciales rara vez usan JMAF y, por lo tanto, no suelen verse afectados. Las muestras de alimento para abejas de varias operaciones apícolas comerciales, donde el jarabe se almacenaba en tanques exteriores, han confirmado esta hipótesis (Weiss 2009; Ruiz-Matute et al. 2010).

Como resultado de estos resultados mixtos, se necesitaban nuevas investigaciones de JMAF como alimento para abejas. El propósito de esta investigación fue determinar si la alimentación con JMAF era perjudicial para las abejas a largo plazo. Se realizaron ensayos a nivel de colonia para establecer si el trabajo anterior sobre la disminución de la longevidad de individuos

las abejas obreras alimentadas con JMAF en experimentos con abejas enjauladas (Weiss 2009) se manifestarían como una disminución en la productividad de la colonia, medida en diferencias en las poblaciones de crías y abejas adultas. Los estudios que utilizan abejas enjauladas son limitados y pueden revelar efectos en la salud causados por el estrés que las abejas normalmente no experimentarían en la colmena. Probar este jarabe en experimentos de campo arrojaría información más útil. En el primer experimento, las colonias se alimentaron exclusivamente con JMAF o SS en un ambiente controlado (arena de vuelo); en el segundo ensayo, se alimentaron colonias de hibernación para determinar qué fuente de carbohidratos era mejor para las abejas.

Materials y métodos

Experimento uno: fundación de colonias Las colonias de enjambre se produjeron siguiendo el protocolo de Mattila y Seeley (2007). Se establecieron diez colonias con reinas apareadas de un criador comercial de reinas (Palo Cedro, CA) en el colmenar del Centro de Investigación de Abejas Carl Hayden, Tucson, AZ. La viabilidad de la reina (puesta de huevos) se controló durante 4 semanas. Durante este período, se hicieron ajustes para igualar la fuerza de la colonia mediante la redistribución de marcos de miel y cría almacenados. Las abejas fueron tratadas para los ácaros usando acaricida

tiras (Apistán, archivo://localhost/http::medivetpharmaceuticals.w.ebs.com:apistan.htm). El 19 de junio de 2008, todas las reinas fueron enjauladas individualmente dentro de sus colonias, y en las siguientes horas previas al amanecer, cada colonia fue sacudida de sus marcos, pesada y transferida a una caja de enjambre protegida con su reina. La caja de enjambre utilizada fue un cuerpo de colmena de núcleo vacío (nuc) con un fondo de malla, utilizado para recolectar enjambres. Estas abejas agitadas se mantuvieron durante 3 días en una habitación oscura y se les suministró una solución de sacarosa al 50 %, después de lo cual se transfirieron a 5 marcos de base plástica sin estirar (Rite Cell, Mann

Descargado de <https://academic.oup.com/jinsectscience/article/13/1/19/1067605> por invitado el 30 de mayo de 2023.

lago Ltd., <http://www.mannlakeltd.com/>) y colocadas en equipo de colmena núcleo nuevo.

Después de 3 días, 10 de los núcleos de 5 marcos entraron en una arena de vuelo cerrada (invernadero de estilo Quonset modificado) en el Centro de Investigación Agrícola de la Universidad de Arizona, adyacente al Centro de Investigación de Abejas Carl Hayden. Los 10 núcleos en la arena se dividieron aleatoriamente en dos grupos de 5 para tratamientos de alimentación. Todas las colonias se equiparon con comederos superiores y se les asignó aleatoriamente un tratamiento de alimento comercial para abejas JMAF o SS. Se usó Corn Sweet HFCS55 como alimentación de HFCS (no se encontró formación de HMF), y la sacarosa se mezcló primero con agua corriente caliente (suficientemente caliente para disolver los cristales de azúcar) y luego se enfrió, fue la alimentación SS. A continuación, los sólidos del jarabe se igualaron (ambas soluciones, 50% de sólidos v/v) y los núcleos se suministraron continuamente semanalmente. MegaBee® (Castle Dome Solutions, <http://www.castledomesolutions.com/>) empanadas, que no contienen polen natural, fueron alimentadas *ad libitum* como suplemento proteico. A partir de entonces, se midieron el área de cría, las nuevas áreas de cera y las poblaciones de abejas adultas, utilizando una rejilla de metal de 1 pulgada cuadrada, cada 12 días para garantizar la medición de un único parche de cría. La masa de colonias (incluida la biomasa de abejas, la cera y el almacenamiento de alimentos) se controló cada 12 días utilizando una báscula postal de plataforma portátil (Acculab, Bradford, MA). Se registraron cuadros de abejas, miel y polen hasta mediados de agosto. Las mediciones se analizaron usando ANOVA de medidas repetidas; donde la prueba de esfericidad de Mauchly fue significativa, se utilizó la corrección de Greenhouse-Geisser a los grados de libertad.

Experimento dos: pasar el invierno Diez colonias profundas de Langstroth de fuerza de aproximadamente igual y encabezadas por reinas hermanas de la misma generación fueron trasladadas de Carl Hayden Bee Research

Colmenar central a la estación Desert Grasslands en el campo experimental de Santa Rita (Green Valley, AZ) en noviembre de 2008. El objetivo era determinar el cambio entre los dos tratamientos de jarabe durante los 6 meses midiendo la cría, las poblaciones de abejas, el polen y la miel. marcos (indicaciones de la fuerza de la colonia). La temperatura promedio durante este período (noviembre a abril) fue de 14.5° C (rango 11.1° a 18.3° C), con una precipitación total de 92.964 mm. Los datos meteorológicos se obtuvieron de la Universidad de Arizona (<http://ag.arizona.edu/SRER/index.html>) y el Centro de Recursos de la Cuenca del Suroeste del USDA, Tucson, AZ. Pocas flores florecen durante este tiempo, por lo que el forraje es limitado hasta abril; las poblaciones de abejas generalmente no se expanden hasta después de mayo.

Las colonias se estandarizaron con 3 marcos cada uno de miel almacenada y 3 marcos de panal vacío dibujado; el resto de los marcos eran de plástico sin estirar (RiteCell). Cada una de las colonias se equipó con un alimentador de colmena y se les proporcionó un tratamiento asignado al azar de JMAF o SS durante 1 mes. En un esfuerzo por comparar JMAF y SS como fuentes de carbohidratos para el invierno y la primavera, las colonias se complementaron con carbohidratos y hamburguesas *ad libitum* en noviembre. El jarabe y las empanadas se consumieron entre las comidas semanales de primavera. Las hamburguesas de polen se hicieron con polen recolectado por abejas locales mezclado con jarabe para formar la hamburguesa. Se usó polen porque las abejas también podían recolectar polen natural y el polen era más aceptable que las hamburguesas MegaBee. En diciembre, se detuvo toda la alimentación y se retiraron los comederos de colmena. En febrero, las colonias fueron nuevamente equipadas con comederos de colmena, provistas de empanadas de polen, y alimentado con el mismo jarabe tratamientos (en volúmenes iguales) como anteriormente. La población de adultos de primavera, la cría y el almacenamiento de alimentos se registraron como antes. tapado

las áreas de cría se midieron siete veces utilizando una cuadrícula cuadrada de 1 pulgada; las mediciones se realizaron una vez en el momento de la colocación inicial de la colonia y, posteriormente, aproximadamente dos veces al mes, con al menos 12 días entre eventos de medición para garantizar que cada vez se contaran parches únicos de cría operculada. También se registraron marcos de abejas, miel y pan de abeja. Los datos se analizaron como en el experimento de fundación de colonias.

Resultados

Experimento uno: fundación de colonias Dentro de las dos semanas posteriores a la instalación de la colonia dentro de la arena de alimentación, dos de las colonias asignadas al tratamiento con sacarosa fallaron (las abejas se fugaron) y se eliminaron del estudio. Tres colonias asignadas a SS y 5 colonias asignadas a HFCS permanecieron en el estudio, y todos los datos para el experimento de fundación de colonias se refieren a estas abejas mantenidas en la arena. Hubo una diferencia significativa en la producción media de cera entre los grupos de tratamiento ($F_{1,6}=6.850, pag=0.040$) y una interacción significativa entre tiempo y tratamiento ($F_{1,6}=6.266, pag=0.042$) (Cuadro 1). En promedio, las colonias abastecidas con JMAF construyeron $4571.63 \text{ cm}^2 \pm 786.45 \text{ cm}^2$ de panal mientras que las colonias abastecidas con SS construyeron $7916.74 \text{ cm}^2 \pm 1015.25 \text{ cm}^2$ (Tabla 1). La diferencia en el almacenamiento de alimentos (jarabe almacenado en el panal), medido como masa de colonia, fue muy sugerente, aunque no significativamente diferente ($F_{1,6}=5.476, pag=0.058$). La masa media de las colonias (peso total) que recibieron JMAF fue de $4.65 \text{ kg} (\pm 0.95 \text{ kg})$, mientras que las que recibieron SS tuvieron una media de $8.27 \text{ kg} (\pm 1.26)$. No hubo diferencias significativas entre los grupos de tratamiento en cuanto a la crianza de las crías ($F_{1,6}=1.250, pag=0.306$). Después de 6 ciclos de cría (126 días) dentro de la arena de forrajeo, se reconoció el fracaso general en todas las colonias y se terminó el estudio. Este fracaso incluyó un

falta casi total de crianza de crías y poblaciones adultas severamente disminuidas a pesar de la prolífica puesta de huevos por parte de las reinas; Se enviaron muestras para la identificación de la enfermedad, pero todas resultaron negativas.

Experimento dos: pasar el invierno

La cría de crías fue diferente entre las colonias que pasaron el invierno con JMAF y las colonias que pasaron el invierno con SS ($F_{1,8}=5.693, pag=0.044$). La interacción entre el tiempo (período de muestra) y el tratamiento de alimentación de invierno no fue significativa ($F_{1,8}=1.442, pag=0.27$). La cantidad media de cría producida en primavera por colonias que se alimentan de JMAF fue de $1889.03 \text{ cm}^2 \pm 467.2 \text{ cm}^2$, mientras que la producción media de cría para las colonias que se alimentan de SS fue de $3045.16 \text{ cm}^2 \pm 528.7 \text{ cm}^2$. No hubo diferencia significativa entre tratamientos en términos de marcos de polen ($F_{1,8}=1.237, pag=0.298$) o miel ($F_{1,8}=0.017, pag=0.899$). Sin embargo, las poblaciones de abejas adultas diferían ($F_{1,8}=5.011, pag=0.056$), con un promedio general de 10.0 ± 1.3 fotogramas de abejas alimentadas con SS entre noviembre de 2008 y abril de 2009, en comparación con 7.5 ± 0.16 fotogramas de abejas alimentadas con JMAF.

Discusión

Los apicultores han reconocido durante mucho tiempo que el SS tiene un efecto estimulante, como un aumento en las actividades de puesta de huevos y recolección de polen (Barker 1971), así como un mayor comportamiento higiénico (M. Spivak, Departamento de Entomología, Universidad de Minnesota, comunicación personal). Free y Spencer-Booth (1961) observaron que las abejas cambiaban su estrategia de alimentación después de alimentarse con sacarosa; notaron una disminución en el número de abejas que se alimentan de néctar y un aumento en las abejas que se alimentan de polen para apoyar la cría de colonias. Sin embargo, el JMAF se ha vuelto más utilizado para alimentar colonias debido a su bajo costo y facilidad de manejo; Es usual

entregados por camiones cisterna ya mezclados y listos para alimentar. La forma más común del jarabe que compran los apicultores es JMAF-55, que es popular porque se evita la cristalización y el nivel de sólidos disueltos, así como el bajo pH y la alta presión osmótica, resiste la fermentación y la contaminación bacteriana (Schorin 2005). La alimentación suplementaria es especialmente importante cuando las abejas se trasladan a los huertos antes de que haya suficiente floración o durante las inclemencias del tiempo. Se necesita alimentación adicional en otros momentos, como durante la instalación de abejas empaquetadas en un panal no estirado, para complementar las reservas de invierno, para estimular la cría de crías a principios de la primavera, para fomentar la expansión de la colonia para futuras divisiones de colonias y durante las operaciones de cría y producción de reinas (Herbert 1992).

En los hallazgos del presente estudio, HFCS y SS apoyaron el establecimiento de colonias y ninguno causó un efecto tóxico agudo en el campo, aunque SS pareció tener más efectos estimulantes en las actividades de establecimiento de colonias. De trabajos previos, se encontró que el jarabe de JMAF, y la miel que las abejas almacenan cuando la alimentan, contiene otros oligosacáridos como fructosil-fructosas y fructosil-glucosas, así como otros componentes (Dufault et al. 2009; Ruiz-Matateo 2010). Estos componentes adicionales pueden contribuir a la alta mortalidad en las abejas enjauladas (Weiss 2009), así como a la menor atracción por las abejas en los estudios de campo. Estos ingredientes pueden ser tóxicos o podrían ser más difíciles de metabolizar y digerir para las abejas y, por lo tanto, podrían interferir con su capacidad para producir cera o alimento para la cría. Se necesitan más pruebas.

Sin embargo, la información actual sobre el efecto del JMAF en las abejas melíferas es limitada. Las primeras investigaciones informaron que las abejas comieron el jarabe sin problemas (Barker y Lehner 1978;

Rinderer y Baxter 1980), y otros encontraron que era tóxico para las abejas (Bailey 1966; Jachimowicz y El Sherbiny 1975; Johansson y Johansson 1977). Barker y Lehner (1978) alimentaron a las abejas con diversos azúcares y descubrieron que las abejas sobrevivían mejor, producían la misma cantidad de cera por abeja y cubrían más células de panal con sacarosa que con JMAF, miel o jarabe de uva (que tiene un alto contenido de fructosa). También encontraron que las abejas vivían más tiempo cuando se les suministraba SS. A partir de los experimentos con abejas enjauladas en el presente estudio, se encontró que las abejas de un día vivían significativamente más tiempo con SS que aquellas alimentadas con JMAF. Además, hubo una tendencia en los grupos que recibieron SS a mantener un nivel de proteína de la cabeza ligeramente más alto en el día 4 que los que se mantuvieron con varias diluciones de JMAF (Weiss 2009). En el estudio en la arena de vuelo, se observó que después de aproximadamente seis semanas, el número de celdas de cría cubiertas disminuyó en todas las colonias, a pesar de la prolífica puesta de huevos por parte de todas las reinas. Las abejas a las que se les niega el acceso al ambiente exterior no prosperan, y se planteó la hipótesis de que la fuente de proteínas podría haber sido insuficiente, o que los microbios beneficiosos necesarios para que las abejas procesen los alimentos faltaban en el área restringida (o una combinación de ambos). Otros factores también podrían ser responsables.

Las pruebas de campo realizadas por Severson y Erikson (1984), quienes alimentaron con JMAF como alimento complementario para las colonias que pasaban el invierno en Wisconsin, encontraron un ligero aumento en la producción de crías de primavera de las colonias que recibieron SS en comparación con JMAF-42 y JMAF-55. Las colonias no difirieron significativamente en el tamaño de los racimos de primavera, el peso seco de las obreras o la producción de miel durante toda la temporada. Llegaron a la conclusión de que, en general, el JMAF no obstaculizó la productividad de las colonias a largo plazo y era un alimento suplementario aceptable. Sin embargo, no

otra información de prueba de campo está disponible. La supervivencia de las colonias en el presente estudio en el experimento de hibernación no se vio muy afectada por ninguno de los alimentos, y las poblaciones de adultos de primavera y el almacenamiento de alimentos no difirieron significativamente. Sin embargo, la producción de cría fue significativamente mayor para las colonias que recibieron SS. Hoy en día, los apicultores comerciales usan jarabe suplementario no solo para evitar la inanición, sino también para fomentar la expansión de la colonia en épocas de escasez o para la primavera. El aumento de la crianza de crías significa un aumento en la eficiencia de la polinización, ya que los recolectores de polen son polinizadores más eficientes que los recolectores de néctar (Goodwin 1997) y el polen es esencial para la cría de crías. También significa que a los apicultores se les pagará más por colonias más pobladas (Mussen 2010).

Si bien el JMAF es un alimento para abejas aceptable, se debe mencionar aquí una nota de advertencia. Se tomaron muestras de JMAF de varios apicultores comerciales que almacenaban su jarabe en tanques al aire libre, y se encontró que estas muestras contenían altas cantidades de HMF (Weiss 2009; Ruiz-Matute et al. 2010). Cuando el JMAF se almacena durante mucho tiempo, especialmente cuando el jarabe se puede sobrecalentar fácilmente, se formará HMF (LeBlanc et al. 2009). Se sabe que la presencia de HMF causa una coloración oscura en la miel y es tóxica para las abejas melíferas (Kim et al. 1995; LeBlanc et al. 2009). Si se va a utilizar JMAF en operaciones apícolas comerciales, debe almacenarse en una instalación con temperatura controlada y no debe mezclarse con jarabe viejo, sin usar ni con agua. Actualmente, muchas operaciones comerciales ahora están mezclando JMAF con sacarosa para prevenir la formación de HMF y mitigar los efectos del JMAF solo.

La segunda observación que se hizo es que las abejas criaron más y se sintieron más atraídas por SS. Este es un factor importante para

apicultores comerciales que están alimentando a las abejas en los últimos meses de invierno y quieren grandes poblaciones de abejas a tiempo para la temporada de polinización de primavera. Hoy, miles de colonias son alimentadas con JMAF, especialmente en las áreas de preparación antes flor de almendro en California, cuando ningún otro el forraje natural está disponible. Los apicultores alimentan a sus colonias para aumentar la población de abejas en los pocos meses antes de que las abejas se trasladen a los huertos para la polinización. Cuando se alquilan abejas para sus servicios de polinización, las colonias más fuertes y pobladas valen más dinero. Por ejemplo, una colonia de abejas con al menos seis marcos de abejas y cría puede recolectar 1,5 veces más polen que una colonia de cuatro marcos; un jugador de ocho marcos recolecta 2 veces más (Mussen 2010). Los cultivadores de almendras quieren alquilar colonias que tengan un promedio de ocho marcos o, en algunos casos, una población mínima de abejas de ocho marcos. Un marco de ocho vale un promedio de \$ 144 cada uno (Traynor 1980; Mussen 2010). Los productores requieren de una a dos colonias por acre (0,4046 hectáreas) de huerto. Si se usa JMAF como la única fuente de carbohidratos durante estos tiempos, la disminución en la producción de cría podría traducirse en una población general de abejas proporcionalmente más baja. Por lo tanto, para las operaciones comerciales, si bien el JMAF no causó daño, los apicultores que alimentan SS a gran escala pueden tener un rendimiento general significativamente mayor en poblaciones de abejas más grandes.

Expresiones de gratitud

Queremos agradecer a Project *Apis mellifera* (PAGSoy) y la Fundación para la Preservación de las Abejas de Miel por su apoyo financiero. También deseamos agradecer a Bruce Eckholm por su ayuda con las estadísticas, ya Jennifer Finely y otros miembros del personal del Carl Hayden Honey Bee Center por su asistencia y apoyo. Ann Harman y los Dres. Dewey Caron, Gloria deGrandi-Hoffman, Mark Carroll y Russell

Vreeland, así como revisores anónimos, hicieron sugerencias útiles.

Referencias

Abdel-Aal E-SM, Ziena HM, Youssef MM. 1993. Adulteración de miel con jarabe de maíz alto en fructosa: Detección por diferentes métodos. *Química de Alimentos*48: 209-212.

Alaux C, Ducloz F, Crauser D y Le Conte Y. 2010. Efectos de la dieta en las abejas inmunocompetencia *Letras de biología*6: 562-565. DOI: 10.1098/rsbl.2009.0986

Luego. 1996. Cuidado con el jarabe de maíz fuera de especificación para la alimentación de las abejas. *Diario de la abeja americana*136: 782-783.

Bailey L. 1966. El efecto de la sacarosa hidrolizada con ácido en las abejas. *Revista de Investigación Apícola*5: 127-136.

Barker R, Lehner Y. 1974. Aceptación y valor de sustento de azúcares naturales alimentados a trabajadores adultos recién emergidos de abejas melíferas (*Apis mellifera* L.). *Revista de Zoología Experimental*187: 277-285.

Barker RJ. 1971. ¿No debería especificarse un suministro mínimo de alimentos para las colonias de abejas alquiladas para la polinización? *Rebuscos en la cultura de las abejas*99: 299-315.

Barker RJ, Lehner Y. 1978. Comparación de laboratorio de jarabe de maíz alto en fructosa, jarabe de uva, miel y jarabe de sacarosa como Alimento de mantenimiento para abejas melíferas enjauladas. *Apidología*9: 111-116.

Barker RJ, Lehner Y. 1973. Aceptación y valores sustentativos de la miel, los azúcares de la miel y sacarosa alimentados a abejas obreras enjauladas. *Diario de la abeja americana*113: 370-371.

Bocarsly ME, Powell ES, Avena NM, Hoebel BG. 2010. El jarabe de maíz con alto contenido de fructosa causa características de obesidad en ratas: aumento del peso corporal, grasa corporal y niveles de triglicéridos. *Farmacología Bioquímica y Comportamiento* 97(1): 101-106. DOI: 10.1016/j.pbb.2010.02.012.

Bogdanov S, Jurendic T, Sieber R, Gallmann P. 2008. Miel para la nutrición y la salud: una revisión. *Revista del Colegio Americano de Nutrición*27: 677-689.

Bogdanov S, Ruoff K, Persano Oddo L. 2004. Métodos fisicoquímicos para la caracterización de mieles uniflorales: una revisión. *Apidología*35: T4-T17. DOI: 10.1051/apido:2004047

Chapman RF. mil novecientos ochenta y dos. *Los Insectos: Estructura y Función*. Prensa de la Universidad de Harvard.

Crailsheim K. 1988. Transporte intestinal de azúcares en la abeja (*Apis mellifera* L.). *Revista de fisiología de insectos*34: 839-845.

De la Barrera E, Nobel PS. 2004. Néctar: propiedades, aspectos florales y especulaciones sobre el origen. *Tendencias en la ciencia de las plantas*9: 65-69.

Döner LA. 1977. Los azúcares de la miel: una revisión. *Revista de la ciencia de la alimentación y la agricultura*28(5): 443-456. DOI: 10.1002/jsfa.2740280508

Dufault R, LeBlanc B, Schnoll R, Cornett C, Schweitzer L, Walling D, Hightower J, Patrick L, Lukiw WJ. 2009. Mercurio de plantas de cloro-álcali: concentraciones medidas en azúcar de productos alimenticios. *Salud Ambiental*8:2. DOI:10.1186/1476-069X-8-2.

Ferder L, Ferder MD, Inserra F. 2010. El papel del jarabe de maíz con alto contenido de fructosa en el síndrome metabólico y la hipertensión. *Informes actuales de hipertensión*12: 105-112.

Libre JB, Spencerbooth Y. 1961. Efecto de alimentar con jarabe de azúcar a las colonias de abejas melíferas. *Revista de Ciencias Agrícolas*57: 147-151.

Fujita T, Kozuka-Hata H, Uno Y, Mishikori K, Morioda M, Oyana M, Kubo T. 2010. Análisis funcional de la abeja (*Apis mellifera*L.) sistema salival usando proteómica. *Comunicaciones de investigación bioquímica y biofísica*397:740-744.

Goodwin RM. 1997. Alimentar con jarabe de azúcar a las colonias de abejas melíferas para mejorar la polinización: una revisión. *mundo de las abejas*78: 56-62.

Hannover LM, White JS. 1993. Fabricación, composición y aplicaciones de fructosa. *Revista americana de nutrición clínica*58: S724-S732.

Hausmann C, Wackers FL, Dorn S. 2005. Convertibilidad del azúcar en el parasitoide *Cotesia glomerata*(Hymenoptera: Braconidae). *Archivos de bioquímica y fisiología de insectos* 60: 223-229.

Haydak MH. 1970. Nutrición de miel de abeja. *Revisión anual de entomología*15: 143-156.

Herbert EW. 1992. Nutrición de abejas melíferas. En: Graham JM, Editor. *La colmena y la abeja melífera*. págs. 197-233. Dadant e Hijos.

Consorcio de secuenciación del genoma de la abeja melífera. 2006. Información sobre los insectos sociales del genoma de la abeja. *Apis melífera. Naturaleza*443: 931-949.

DOI:10.1038/naturaleza05260

Grassnigg N, Brodschneider R, Fleischmann P, Crailsheim K. 2003. Abejas obreras (*Apis mellifera* L.) pueden utilizar almidón como combustible para volar mientras que los drones no. *38º Congreso de Apicultura, Ljubljana, Eslovenia*.

Jachimowicz T, El Sherbiny G. 1975. Zur problematik der verwendung von invertzucker fur die bienenfutterung [Problemas del azúcar invertido como alimento para las abejas melíferas]. *Apidología*6: 121-143.

Johansson TSK, Johansson MP. 1976 y 1977. Alimentando azúcar a las abejas. *mundo de las abejas*57: 137-143; 58(1): 11-18; 58(2): 49-52.

Kim BS, Nahmgoong B, Shin DB, Jeong MC, Kim QW. 1995. Cambio de calidad de jarabes de maíz de alta fructosa durante el almacenamiento. *Han'guk Nonghwa Hakhoechi (Química agrícola y biotecnología)*38: 232-238.

Kunieda T, Fujiyuki T, Kucharski R, Foret S, Ament SA, Toth AL, Ohashi K, Takeuchi H, Kamikouchi A, Kage E, Morioka M, Beye M, Kubo T, Robinson GE, Maleszka R. 2006. Genes del metabolismo de carbohidratos y vías en insectos: conocimientos del genoma de la abeja melífera. *Biología Molecular de Insectos*15(5): 563-576.

LeBlanc BW, Eggleston G, Sammataro D, Cornett C, Dufault R, Deeby T, St Cyr E. 2009. Formación de hidroximetilfurfural en jarabe de maíz de alta fructosa doméstico y su toxicidad para la abeja melífera (*Apis mellifera*). *Revista de agricultura y química alimentaria* 57: 7369-7376.

Linko YY, Pohjola L, Linko P. 1977. Isomerasa de glucosa atrapada para la producción de jarabe de alta fructosa. *Bioquímica de procesos*12: 14-17.

Lo CY, Li, SM, Wang Y, Tan D, Pan MH, Sang SM, Ho CT. 2008. Compuestos de dicarbonilo reactivos y 5-(hidroximetil)-2-furfural en bebidas carbonatadas que contienen jarabe de maíz con alto contenido de fructosa. *Química de Alimentos* 107: 1099-1105.

Long JE 1986. Jarabe de maíz alto en fructosa. *Mundo de los alimentos de cereales* 31: 862-865.

Mattila HR, Seeley TD. 2007. La diversidad genética en las colonias de abejas melíferas mejora la productividad y la aptitud. *Ciencia* 317: 362-364.

Maurizio A. 1976. Cómo las abejas hacen miel. En: Crane E, Editor. *Miel*. Asociación de Investigación de abejas.

Megherbi M, Herbreteau B, Faure R, Salvador A. 2009. Polisacáridos como marcador para la detección de la adición de jarabe de azúcar de maíz en la miel. *Revista de agricultura y química alimentaria* 57: 2105-2111.

Mussen E. 2010. ¿Cuánto cuesta mantener colonias comerciales de abejas melíferas en California? En: *Boletín Apiarios UC*. Universidad de California. Disponible en línea: <http://entomology.ucdavis.edu/files/147982.pdf>

Nestlé M. 2010. Lo sentimos, refinadores de maíz: el nombre 'azúcar de maíz' ya está en uso. *El Atlántico*. Disponible en línea: <http://www.theatlantic.com/food/archive/2010/09/sorry-corn-refiners-the-name-corn-sugaris-already-taken/63269/>

Neukirch A. 1982. Dependencia de la duración de la vida de la abeja (*Apis mellifica*) sobre el rendimiento del vuelo y el consumo de energía. *Revista de Fisiología Comparada* 146: 35-40.

Nicolson SO, Thornburg RW. 2007. Química del néctar. En: Nicolson SW, Nepi M, Pacini E, Editores. *nectarios y néctar*. págs. 215-263. Saltador.

Nseim W, Nassar F, Assy N. 2010. Consumo de refrescos y enfermedad del hígado graso no alcohólico. *Revista mundial de gastroenterología* 16: 2579-2588.

Ohashi K, Natori S, Kubo T. 1997. Cambio en el modo de expresión génica de la células de la glándula hipofaríngea con un cambio de rol dependiente de la edad de la abeja obrera *Apis mellifera*. *Revista Europea de Bioquímica* 249: 797-802.

Ohashi K, Natori S, Kubo T. 1999. Expresión de amilasa y glucosa oxidasa en la glándula hipofaríngea con un cambio de función dependiente de la edad de la abeja obrera (*Apis mellifera*). *Revista Europea de Bioquímica* 265: 127-133.

Ohashi K, Sawata M, Takeuchi H, Natori S, Kubo T. 1996. Clonación molecular de ADNc y análisis de la expresión del gen de la α -glucosidasa de la glándula hipofaríngea de la abeja. *Comunicaciones de investigación bioquímica y biofísica* 221: 380-385.

Parker-Post T. 2010. Un nuevo nombre para el jarabe de maíz de alta fructosa. *Los New York Times*. Disponible en línea: <http://well.blogs.nytimes.com/2010/09/14/a-new-name-for-high-fructose-corn-syrup/>

EM de Percival. 1965. *biología floral*. Prensa de Pérgamo.

Rinderer TE, Baxter JR. 1980. Acaparamiento de abejas de caña y jarabe de maíz con alto contenido de fructosa.

jarabe de azucar. *Diario de la abeja americana* 120: 817-818.

Ruiz-Matute A, Weiss M, Sammataro D, Finley J, Luz Sanz M. 2010. Composición de carbohidratos de jarabes de maíz de alta fructosa (JMAF) utilizados para la alimentación de abejas: efecto sobre la composición de la miel. *Revista de agricultura y química alimentaria* 58: 7317-7322.

Sammataro D, Avitabile A. 2011. *El manual del apicultor*, cuarta edición. Prensa de la Universidad de Cornell.

Sanford MT. 1997. Jarabe de maíz fuera de especificación en Canadá: un riesgo para las abejas melíferas. *Información y problemas de la apicultura* 15: 2.

Santos KS, dos Santos LD, Mendes MA, de Souza BM, Malaspina O, Palma MS. 2005. Perfilando el complemento del proteoma de la secreción de la hipofaringe alegre de las abejas melíferas nodrizas africanizadas (*Apis mellifera* L.). *Bioquímica de Insectos y Biología Molecular* 35: 85-91.

Schorin MD. 2005. Jarabes de maíz con alto contenido de fructosa, parte 1: composición, consumo y metabolismo. *Nutrición Hoy* 40: 248-252.

Severson DW, Erickson EH. 1984. Rendimiento de la colonia de abejas melíferas (Hymenoptera: Apidae) en relación con los carbohidratos suplementarios. *Revista de entomología económica* 77: 1473-1478.

Shuel RW. 1992. La producción de néctar y polen. En: Graham JM, Editor. *La colmena y la abeja melífera*. págs. 401-425. Dadant e Hijos.

Traynor J. 1980. *manual de polinización de almendras*. Libros Kovak.

vanEngelsdorp D, Hayes J Jr, Underwood RM, Pettis JS. 2010. Una encuesta sobre las pérdidas de colonias de abejas melíferas en los Estados Unidos, desde el otoño de 2008 hasta la primavera de 2009. *Revista de Investigación Apícola* 49: 7-14.

vanEngelsdorp D, Underwood RM, Caron D, Hayes J Jr. 2007. Una estimación de las pérdidas de colonias gestionadas en el invierno de 2006 - 2007: Informe encargado por los inspectores de colmenas de América. *Diario de la abeja americana* 147: 599-603.

Vásquez A, Olofsson TC, Sammataro D. 2009. Una nota científica sobre la flora bacteriana del ácido láctico descubierta en el estómago de miel de las abejas melíferas suecas 1: un estudio continuo sobre las abejas melíferas en los EE. UU.. *Apidología* 40: 26-28.

Weiss M. 2009. *Carbohidratos Suplementarios en Apicultura: Efectos sobre la Salud y Productividad de la Abeja (Apis mellifera)*. Tesis de maestría, Departamento de Entomología, Universidad de Arizona, Tucson.

White JW Jr. 1980. Composición y propiedades de la miel. En: *Manual Agrícola #335: Apicultura en los Estados Unidos*. págs. 56-67. Imprenta del Gobierno de los Estados Unidos.

Zakaria A, Shakaff AYM, Masnan MJ, Ahmad MN, Adom AH, Jaafar NJ, Ghani SA, Abdullah AH, Aziz AHA, Kamarudin LM, Subari N, Fikri NA. 2011. Un sensor biomimético para la clasificación de mieles de diferente origen floral y la detección de adulteraciones. *Sensores* 11(8): 7799-7822.

Tabla 1. Producción de cera, masa de colonias y producción de crías en el Flight Arena y en las colonias de hibernación en Santa Rita. SS = jarabe de sacarosa, HF = jarabe de maíz alto en fructosa.

| TABLE I | Sample Periods for 2008 Enclosed Flight Arena, Experiment 1 | | | | | | | p-Values | | | |
|--|---|----------------|----------------|------------------|-----------------|------------------|------------------|-----------------|----------------|-----------------|--------------------------|
| Flight Arena | Group | 11-Jun | 23-Jun | 7-Jul | 21-Jul | 31-Jul | 12-Aug | | Between groups | Temporal effect | Interaction time x treat |
| Wax Production | | | | | | | | | | | |
| (sq. inch) ⁺ | SS | na | 0 | 1134.3 (±140.5) | 1226 (±149.5) | 1252.7 (±157.4) | 1295.7 (±182.1) | | 0.04 | <0.0001 | 0.042 |
| (sq. cm) | SS | na | | 7318.05 (±906.4) | 7907.7 (±964.3) | 8081.9 (±1015.5) | 8359.3 (±1174.8) | | | | |
| (sq. inch) ⁺ | HF | na | 0 | 601.8 (±108.8) | 713.8 (±115.8) | 749.4 (±122) | 769.4 (±141.0) | | | | |
| (sq. cm) | HF | na | | 3882.6 (±701.9) | 4605.2 (±747.1) | 4834.8 (±787.1) | 4963.9 (±909.7) | | | | |
| Colony Mass (kg) ^{**} | SS | 1.03 (±0.05) | 3.5 (±0.13) | 9.7 (±1.6) | 11.6 (±1.9) | 11.8 (±1.9) | 12.0 (±2.0) | | 0.058 | 0.001 | 0.067 |
| | HF | 0.97 (±0.04) | 3.05 (±0.1) | 5 (±1.2) | 6.0 (±1.5) | 6.4 (±1.5) | 6.4 (±1.5) | | | | |
| Brood Production ^{***} | | | | | | | | | | | |
| (sq. inch) ⁺ | SS | na | na | 55.3 (±7.5) | 88.0 (±8.9) | 90 (±10.04) | 57.3 (±18.6) | | 0.306 | 0.009 | 0.683 |
| (sq. cm) | SS | | | 356.8 (±48.4) | 567.7 (±57.4) | 580.6 (±64.8) | 369.7 (±120) | | | | |
| (sq. inch) ⁺ | HF | na | na | 48.8 (±5.8) | 76.6 (±6.9) | 68.4 (±7.8) | 44.6 (±14.4) | | | | |
| (sq. cm) | HF | | | 314.8 (±37.4) | 494.2 (±44.5) | 441.3 (±418) | 287.7 (±92.9) | | | | |
| | Sample Periods for Overwintering: 2008-2009, Experiment Two | | | | | | | | | | |
| Santa Rita Overwintering | Group | 12-Nov-08 | 3-Feb-09 | 15-Feb-09 | 27-Feb-09 | 12-Mar-09 | 30-Mar-09 | 13-Apr-09 | | | |
| Overwintering Brood ⁺ (sq. inch) ⁺ | SS | 98.8 (±6.2) | 27.4 (± 3.0) | 26.6 (±3.5) | 43.6 (±6.2) | 57.8 (±8.5) | 84.2 (±16.7) | 133.6 (±37.8) | 0.044 | 0.004 | 0.271 |
| (sq. cm) | SS | 637.4 (±39.7) | 176.8 (± 19.5) | 171.6 (± 22.7) | 281.3 (±40) | 372.9 (± 55) | 543.2 (± 108.0) | 861.9 (± 243.9) | | | |
| (sq. inch) | HF | 84.8 (±15.8) | 17.8 (±3.5) | 17.0 (±4.0) | 22.6 (±4.3) | 37. 0 (±7.4) | 46. (±13.8) | 67.6 (±23.5) | | | |
| (sq. cm) | HF | 547.1 (±102.2) | 114.8 (±22.8) | 109.7 (± 26.3) | 145.8 (±27.8) | 238.7 (± 47.6) | 296.8 (±88.7) | 436.1 (± 151.8) | | | |
| Bees (No. of Frames) | SS | 4.6 (±0.4) | 0.8 (±0.1) | 0.7 (±0.1) | 0.9 (±0.1) | 0.9 (±0.1) | 1.0 (±0.1) | 1.2 (±0.3) | 0.056 | <0.001 | 0.328 |
| F _{1,8} =5.011 p=0.056 | HF | 3.7 (±0.7) | 0.7 (±0.2) | 0.6 (±0.1) | 0.6 (±0.1) | 0.6 (±0.1) | 0.6 (±0.1) | 0.7 (±0.2) | | | |
| Pollen Frames | SS | 1.2 (±0.2) | 0.7 (±0.3) | 0.5 (±0.2) | 0.6 (±0.3) | 0.4 (±0.2) | 0.4 (±0.2) | 0.4 (±0.1) | 0.298 | <0.001 | 0.802 |
| F _{1,8} = 1.237, p=0.298 | HF | 1.6 (±0.4) | 1.0 (±0.3) | 0.8 (±0.2) | 0.7 (±0.2) | 0.7 (±0.2) | 0.7 (±0.2) | 0.7 (±0.2) | | | |
| Honey Frames | SS | 3.3 (±0.6) | 4.0 (±0.7) | 3.8 (±0.8) | 3.8 (±0.6) | 3.6 (±0.7) | 3.2 (±0.6) | 3.3 (±0.7) | 0.899 | 0.131 | 0.514 |
| F _{1,8} = 0.017 p=0.899 | HF | 2.8 (±0.6) | 4.2 (±1.1) | 3.8 (±1.0) | 4.2 (±1.1) | 3.8 (±1.0) | 3.6 (±1.0) | 3.7 (±1.0) | | | |

* Producción media de cera (enz) de colonias se midió cada 12 días; todos los núcleos (núcleos) se mantuvieron exclusivamente en SS al 50 % o HF diluido al 50 % de sólidos disueltos. (ANOVA de medidas repetidas, entre los efectos del tratamiento del sujeto: F_{1,6}= 6.850, pag= 0,040; dentro de los sujetos interacción tiempo x tratamiento: F_{1,1, 6,5}= 6.266, pag=0,042).

** Masa promedio (kg) de colonias mantenidas en la arena de vuelo y alimentadas exclusivamente con 50% SS o HF. El peso de los núcleos se realizó cada 12 días. (ANOVA de medidas repetidas, entre los efectos del tratamiento del sujeto: F_{diéciséis}= 5.476, pag=0,058).

*** Producción de cría de colonias en la arena de vuelo y mantenida exclusivamente en 50% SS o HF. Para el día 36, la producción de crías comenzaba a disminuir y el experimento se terminó. (ANOVA de medidas repetidas, entre los efectos del tratamiento del sujeto: F_{diéciséis}= 1.250, pag=0,306).

++ Producción media de cría primaveral (pulg.2de cría operculada) de colonias que pasaron el invierno en SS o HF. (ANOVA de medidas repetidas, entre los efectos del tratamiento del sujeto: F_{1,8}= 5.693, pag=0,044).