

## Africanización de colonias de abejas melíferas (*Apis mellifera*) en tres regiones climáticas del norte de México

**Carlos A. Medina Flores<sup>a\*</sup>**

0000-0002-9330-565X

**Ernesto Guzmán Novoa<sup>b</sup>**

0000-0001-5632-0642

**M. M. Hamiduzzaman<sup>b</sup>**

0000-0003-1078-8519

**Jairo Aguilera Soto<sup>a</sup>**

0000-0002-4741-4695

**Marco A. López Carlos<sup>a</sup>**

0000-0002-8163-5264

<sup>a</sup> Unidad Académica de Medicina Veterinaria y Zootecnia  
Universidad Autónoma de Zacatecas  
Carretera Panamericana  
sección Zacatecas-Fresnillo km 31.5, El Cordovel,  
Gal. Enrique Estrada, Zacatecas, 98500, México

<sup>b</sup> School of Environmental Sciences  
University of Guelph  
Guelph, ON, N1G 2W1, Canada

**\*Autor para correspondencia:**

Tel: +52 4789851255

Correo electrónico:

[carlosmedinal@hotmail.com](mailto:carlosmedinal@hotmail.com)

### Resumen

El propósito de esta investigación fue analizar el proceso de africanización de colonias manejadas de abejas (*Apis mellifera*) en tres ecoambientes del norte de México para determinar la frecuencia de fenotipos y genotipos africanos y europeos. Las colonias (n = 151) muestreadas se distribuyen en tres regiones del estado de Zacatecas: 1) semiseca templada, 2) semiseca semicálida y 3) subhúmeda templada. El tipo de ADN<sub>mt</sub> se determinó mediante PCR-RFLP y el morfotipo, por medio del Sistema Rápido de Identificación de Abejas Africanizadas (FABIS, por sus siglas en inglés). Del total de colonias muestreadas en todas las regiones, los análisis de ADN<sub>mt</sub> revelaron una frecuencia significativamente más elevada de linaje materno europeo (77.5%) que de africano (22.5%; P < 0.0001). Los análisis morfométricos clasificaron al 47% de las colonias como europeas y al 42.4% como africanizadas. La frecuencia de colonias con mitotipo y morfotipo o africano o europeo varió significativamente (P < 0.05) en cada región y sugiere un mayor grado de africanización en la región semiseca semicálida. En cambio, la frecuencia más elevada de las colonias con mitotipo y morfotipo europeo se presentó en la región semiseca templada. Los resultados sugieren que el ambiente afecta el grado de africanización de las colonias de abejas en el norte de México. Las colonias establecidas en zonas de mayor altitud y con climas más templados tendrán genotipos más europeos que las colonias establecidas en regiones tropicales. Se discuten diversas hipótesis para explicar estos resultados.

**Palabras clave:** *Apis mellifera*; Africanización; Morfotipo; Mitotipo; Clima; Zacatecas; México.

### Introducción

Las llamadas abejas africanizadas constituyen una población híbrida producto del cruzamiento de subespecies europeas de abejas melíferas (ej.: *Apis mellifera mellifera*) con la abeja africana (*Apis mellifera scutellata*) importada en 1956 a Brasil (Kerr, 1967; Whitfield *et al.*, 2006). Las abejas africanizadas se caracterizan por su elevado comportamiento defensivo y migratorio (Nogueira-Neto, 1964). El fenómeno de africanización inició a partir de la liberación de colonias de abejas africanas (*A. m. scutellata*) en 1956 (Kerr, 1967). El genotipo africano se vio favorecido

Recibido: 2015-09-11

Aceptado: 2015-12-20

Publicado: 2015-12-24

Información y declaraciones adicionales  
en la página 7

© Derechos de autor:

Carlos A. Medina Flores *et al.* 2015

acceso abierto 



Distribuido bajo una Licencia Creative Commons  
Atribución 4.0 Internacional (CC-BY 4.0)

por las condiciones tropicales de Brasil y por la ausencia de depredadores naturales (Guzmán-Novoa *et al.*, 2011); entonces las colonias de abejas africanizadas se dispersaron a un ritmo de más de 300 km al año, desplazando a la abeja europea en los trópicos (Taylor, 1977; Hall, 1992).

Actualmente, las abejas africanizadas están presentes en la mayor parte de Sudamérica, virtualmente todo Centroamérica (Smith, 1991), México y el sur de los EUA, ocupando un rango aproximado de 20 millones de kilómetros cuadrados (Rinderer *et al.*, 1993). Su alta capacidad colonizadora constituye una de las invasiones biológicas más rápidas y espectaculares de las que se tenga conocimiento (Guzmán-Novoa *et al.*, 2011).

La frecuencia del genotipo europeo ha disminuido en los trópicos debido a la africanización de las colonias de abejas, a consecuencia de factores tales como superioridad numérica y comportamiento de los zánganos africanizados (lo que les confiere ventaja sobre los zánganos europeos en la fecundación de reinas); usurpación de colonias europeas por enjambres de abejas africanizadas; ventajas en el proceso de selección natural, como su elevada tasa de reproducción y migración (enjambrazón y evasión); dominancia y ventaja reproductiva de las subfamilias con genotipo africano sobre las de origen europeo; resistencia y tolerancia a enfermedades; menor tiempo de desarrollo, y mayor comportamiento defensivo y de pillaje, entre otros (Schneider *et al.*, 2004; Guzmán-Novoa *et al.*, 2011).

Las abejas africanizadas se detectaron por primera vez en México en 1986, en el estado de Chiapas, y 20 años más tarde ya estaban establecidas en todas las entidades del país (Quezada-Euán, 2007; Guzmán-Novoa *et al.*, 2011). La africanización es uno de los principales problemas que afectan a la industria apícola en México (Uribe *et al.*, 2003). El impacto negativo de este fenómeno es consecuencia del aumento del comportamiento defensivo, migratorio y de evasión de las abejas melíferas (Guzmán-Novoa, 2004; Guzmán-Novoa, 2011). Lo anterior ha provocado el abandono de la actividad en algunas regiones, cambios significativos en el manejo de estas abejas, muerte de personas y animales, incremento en los costos de producción y reducción del número de colonias y de la producción de miel, en relación con el manejo de abejas europeas (Uribe-Rubio *et al.*, 2003; Guzmán-Novoa, 2004; Guzmán-Novoa *et al.*, 2011).

Existe mucha información sobre el proceso de africanización de las colonias de abejas para el sureste de México (Quezada-Euán 2000; Clarke *et al.*, 2002), pero muy poco se sabe acerca de este proceso bajo otras condiciones climáticas, prácticas apícolas y densidad de abejas europeas de otras regiones de América del Norte; tal es el caso de Zacatecas. Por ello, y considerando que no hay estudios que analicen la frecuencia de africanización en las colonias de abejas en zonas ubicadas en altitudes y climas variados, particularmente en el norte de México, esta investigación tuvo como objetivo determinar la frecuencia de colonias manejadas de abejas melíferas con fenotipos y mitotipos africanos y europeos en tres diferentes ecoambientes en el norte de México, dentro del estado de Zacatecas.

## Materiales y métodos

### Ubicación y muestreo

Durante dos semanas de octubre del 2011, se recolectaron muestras de abejas de 151 colonias de melíferas distribuidas en 25 apiarios comerciales. De cada apiario se muestreó el 20% del total de cada colonia. Las colonias pertenecían a diferentes productores y se localizaban en 15 municipios de tres regiones ecológicas de Zacatecas, México (22°57' N, 102°42' O). Cada porción seleccionada contenía unas 40 abejas obreras que se conservaron en etanol al 90%. Cada una de estas muestras se usó para determinar su ascendencia, o europea o africana. Las características climáticas y florales más relevantes de cada región se detallan en la [figura 1](#) y se describen a continuación.

### Región semiseca templada

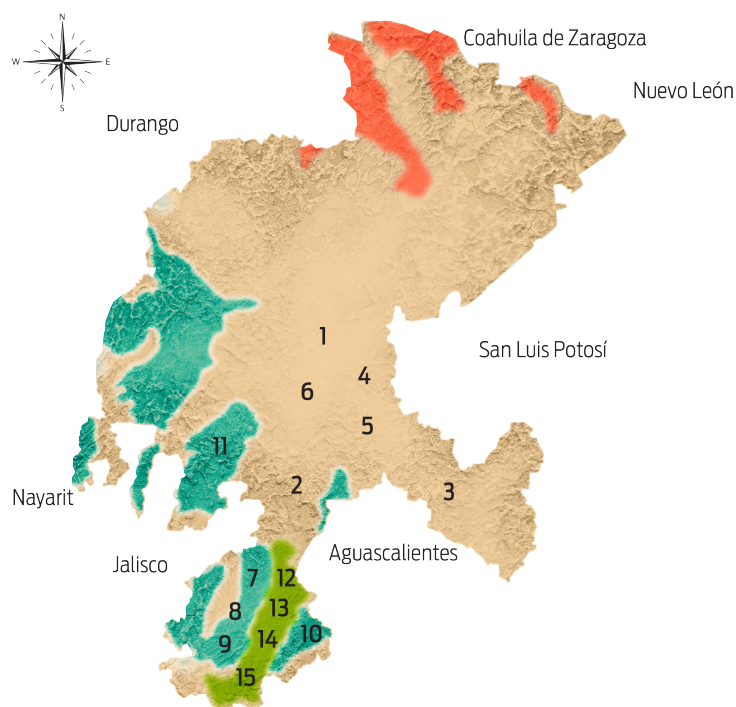
Es el área de mayor extensión en el territorio estatal (60% de la superficie) y es la más árida. Las características climatológicas relativas medias anuales son: precipitación de 469 mm, temperatura de 15°C y humedad de 54%, y el tipo de vegetación dominante es el pastizal mediano abierto (INEGI, 2005). Se evaluaron y muestrearon colonias de abejas distribuidas en los municipios de Fresnillo, Villanueva, Villa García, Guadalupe, Ojo Caliente y Zacatecas, en altitudes entre 1800 y 2400 m sobre nivel del mar.

### Región subhúmeda templada

Los valores relativos medios anuales de esta región son: precipitación de 680 mm, temperatura de 18°C y humedad de 66.7%, y posee una vegetación tipo bosque latifoliado esclerófilo caducifolio (INEGI, 2005). Las muestras se tomaron de los municipios de Tepechitlán, Tlantenango, Momax, Nochistlán y Valparaíso, a altitudes entre 1200 y 2000 m sobre nivel del mar.

### Región semiseca semicálida

Esta región se encuentra al sur de Zacatecas y tiene los siguientes valores relativos medios anuales: precipitación de 704 mm, temperatura de 19.5°C y humedad de 55%. El tipo de vegetación es selva baja caducifolia (INEGI, 2005). Las colonias muestreadas estaban ubicadas en los municipios de Tabasco, Jalpa, Juchipila y Moyahua, a altitudes entre 1000 y 1400 m sobre nivel del mar.



**Figura 1.** Mapa de relieve de Zacatecas, con la ubicación de los sitios de muestreo en las regiones: **semiseca templada**: Fresnillo (1), Villanueva (2), Villa García (3), Guadalupe (4), Ojo Caliente (5) y Zacatecas (6); **subhúmeda templada**: Tepechitlán (7), Tlantenango (8), Momax (9), Nochistlán (10) y Valparaíso (11); **semiseca semicálida**: Tabasco (12), Jalpa (13), Juchipila (14) y Moyahua (15).

### Morfotipo y mitotipo

Para determinar el tipo morfológico de las abejas (morfotipo), se utilizó el Sistema Rápido de Identificación de la Abeja Africana (FABIS, por sus siglas en inglés; *Sylvester, 1987*). Por colonia, se diseccionó el ala anterior derecha de 30 abejas obreras; las alas se

montaron en diapositivas de plástico y se exhibieron a través de un proyector de diapositivas. Después, estas alas se midieron con una regla, se calculó su longitud real utilizando la fórmula de *Sylvester y Rinderer (1987)*, y se obtuvo el promedio de las 30 alas.

Por colonia, los valores promedio de la longitud de ala se utilizaron para calcular la probabilidad de africanización. Las colonias con un promedio por encima de 9.001 mm se clasificaron como europeas, mientras que aquellas con un promedio por debajo de 8.968 mm se clasificaron como africanizadas y las colonias con promedios entre 8.968 y 9.001 mm se consideraron intermedias o mixtas.

Además, por colonia se utilizaron cinco abejas para determinar su haplotipo mitocondrial (mitotipo). Esto se llevó a cabo mediante la extracción de ADN de las muestras de abejas, muestras que se sometieron a amplificación por PCR (Reacción en Cadena de la Polimerasa) utilizando oligonucleótidos iniciadores (*primers*) específicos. Para ser más rigurosos, de acuerdo con *Nielsen et al. (1999)* las muestras se trataron con enzimas de restricción para producir y analizar marcadores de Polimorfismos de Longitud de Fragmentos de Restricción (RFLP, por sus siglas en inglés) en un gel. Los análisis de los marcadores permitió clasificar las muestras en mitotipo o africano o europeo.

Los análisis morfométricos de las abejas se realizaron en la Unidad Académica de Veterinaria de la Universidad de Zacatecas, México, mientras los análisis moleculares para determinar el mitotipo se llevaron a cabo en la Facultad de Ciencias Ambientales de la Universidad de Guelph, Canadá.

## Análisis estadístico

Las colonias se clasificaron de acuerdo con el morfotipo y mitotipo de sus abejas (africanas o europeas) para cada una de las regiones investigadas, y se compararon sus frecuencias por medio de pruebas de chi-cuadrada. Para evaluar con más objetividad el efecto de la región sobre el grado de africanización, las colonias se analizaron por separado según morfotipo, mitotipo o genotipo (colonias que tanto en los análisis morfométrico y de mitotipo resultaron ser o de ascendencia africana o europea). Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa de cómputo Sistema de Análisis Estadístico (*SAS Institute, 2002*).

## Resultados

Del total de colonias muestreadas, el análisis morfométrico clasificó al 42.4% de las colonias como africanizadas y al 47% como europeas ( $\chi^2 = 35.6$ ,  $n = 151$ ,  $P < 0.0001$ ); el resto de estas colonias (10.6%) tenían abejas cuya longitud intermedia de ala no permitió clasificarlas en las categorías establecidas por FABIS (*Sylvester, 1987*). Los análisis de  $ADN_{mt}$  arrojaron que la frecuencia de linaje materno africano fue de 22.5%, mientras que la frecuencia de descendencia materna europea fue de 77.5% ( $\chi^2 = 45.6$ ,  $n = 151$ ,  $P < 0.0001$ ).

Las diferencias en las frecuencias de los morfotipos africanos y europeos fueron significativas, tanto intrarregión como entre las tres regiones, y sugieren un mayor grado de africanización en la zona semiseca semicálida, mientras que la

**Cuadro 1.** Número y porcentaje de colonias con morfotipo africano y europeo en las regiones semiseca templada, subhúmeda templada y semiseca semicálida de Zacatecas, México.

Morfotipo	Semiseca templada (n=50)	Subhúmeda templada (n=50)	Semiseca semicálida (n=51)
Africano (A)	7 (14%) <sup>a</sup>	22 (44%) <sup>b</sup>	35 (69%) <sup>c</sup>
Europeo (E)	36 (72%) <sup>a</sup>	23 (46%) <sup>b</sup>	12 (24%) <sup>c</sup>
A vs E	$\chi^2 = 33.64, P < 0.0001$	$\chi^2 = 12.28, P = 0.002$	$\chi^2 = 30.47, P < 0.0001$

Literales diferentes (a, b, c) en una misma línea indican diferencias significativas basadas en el análisis de  $\chi^2$  (chi-cuadrada): región semiseca templada vs subhúmeda templada ( $\chi^2 = 10.58, n = 88, P = 0.001$ ), vs semiseca semicálida ( $\chi^2 = 30.54, n = 90, P < 0.0001$ ); región subhúmeda templada vs semiseca semicálida ( $\chi^2 = 6.38, n = 92, P = 0.011$ ).

**Cuadro 2.** Número y porcentaje de colonias de abejas con mitotipo africano y europeo en las regiones semiseca templada, subhúmeda templada y semiseca semicálida de Zacatecas, México.

Mitotipo	Semiseca templada (n=50)	Subhúmeda templada (n=50)	Semiseca semicálida (n=51)
Africano (A)	6 (12%) <sup>a</sup>	14 (28%) <sup>b</sup>	14 (27%) <sup>b</sup>
Europeo (E)	44 (88%) <sup>a</sup>	36 (72%) <sup>b</sup>	37 (73%) <sup>b</sup>
A vs E	$\chi^2 = 28.88, P < 0.0001$	$\chi^2 = 9.68, P = 0.0019$	$\chi^2 = 10.37, P = 0.0013$

Literales diferentes (a, b, c) en una misma línea indican diferencias significativas basadas en el análisis de  $\chi^2$  (chi-cuadrada): región semiseca templada vs subhúmeda templada ( $\chi^2 = 3.8, n = 100, P = 0.05$ ), vs semiseca semicálida ( $\chi^2 = 4.0, n = 101, P = 0.045$ ); región subhúmeda templada vs semiseca semicálida ( $\chi^2 = 0.003, n = 101, P = 0.95$ ).

mayor frecuencia del morfotipo europeo se presentó en la zona semiseca templada (**cuadro 1**).

En relación con los mitotipos de las abejas en las tres zonas de estudio, la frecuencia de mitotipos europeos fue significativamente más alta que la de mitotipos africanos. Sin embargo, hubo una frecuencia significativamente más baja de colonias con mitotipo africano en la región semiseca templada que en la subhúmeda templada y la semiseca semicálida, pero entre estas dos últimas no hubo diferencia significativa (**cuadro 2**).

Solo 12% de las muestras (18 de 151) que resultaron con morfotipo africano tenían también mitotipo africano, mientras que 41% (62 de 151) tenían morfotipo y mitotipo europeo. Estas 80 colonias de genotipos extremos se analizaron por separado, considerándolas como de genotipos más africanos o más europeos. La frecuencia de colonias con genotipos extremos se muestra en el **cuadro 3**; nuevamente se evidencia que la frecuencia de genotipos africanos fue mayor en la región semiseca semicálida y nula en la semiseca templada.

## Discusión

En 1991, por primera vez se reportó la presencia de las abejas africanizadas en el estado de Zacatecas (SAGARPA, 2005), y este es el primer estudio que revela la proporción de fenotipos y genotipos africanos en tres regiones de gran importancia apícola, regiones con diferente clima y altitud en el estado de Zacatecas.

**Cuadro 3.** Número y porcentaje de colonias de abejas con genotipo africano y europeo (colonias con morfotipo y mitotipo del mismo origen) en las regiones semiseca templada, subhúmeda templada y semiseca semicálida de Zacatecas, México.

Genotipo	Semiseca templada (n=33)	Subhúmeda templada (n=22)	Semiseca semicálida (n=25)
Africano (A)	0 (0%) <sup>a</sup>	5 (22.7%) <sup>b</sup>	13 (52%) <sup>c</sup>
Europeo (E)	33 (100%) <sup>a</sup>	17 (77.3%) <sup>b</sup>	12 (48%) <sup>c</sup>
A vs E	$\chi^2 = 0.00, P = 0.000$	$\chi^2 = 6.54, P = 0.01$	$\chi^2 = 0.040, P = 0.84$

Literales diferentes (a, b, c) en una misma línea indican diferencias significativas basadas en el análisis de  $\chi^2$  (chi-cuadrada): región semiseca templada vs subhúmeda templada ( $\chi^2 = 8.25, n = 55, P = 0.0041$ ), vs semiseca semicálida ( $\chi^2 = 22.11, n = 58, P < 0.0001$ ); región subhúmeda templada vs semiseca semicálida ( $\chi^2 = 4.24, n = 47, P = 0.0394$ ).

Si se comparan los resultados aquí obtenidos con los de los escasos estudios realizados en los estados del norte de México, se observa que en Zacatecas existe una frecuencia similar de mitotipos africanos (22.5%) respecto a lo reportado en Baja California Sur (21%), pero inferior a la de Sonora (48%) y Baja California Norte (50%) (Zamora *et al.*, 2008). Sin embargo, con respecto al altiplano de México (Uribe *et al.*, 2003), la frecuencia de colonias con mitotipo africano fue 9% superior en Zacatecas. Recientemente, Domínguez-Ayala *et al.* (2015) señalaron que Zacatecas es el estado del norte de México con la menor proporción de mitotipos africanos, 12.5%, resultado que es 10 puntos porcentuales menor a lo encontrado en esta investigación, en la cual el número de muestras fue mayor al analizado por Domínguez-Ayala *et al.*

La proporción de colonias con abejas de diferentes morfotipo y mitotipo varió significativamente entre las regiones de estudio. Se encontró una mayor proporción de colonias con morfotipo o mitotipo europeo en la región semiseca templada que en las zonas subhúmeda templada y semiseca semicálida, en las cuales se observó una mayor proporción de morfotipos y mitotipos africanos. Estos resultados indican un mayor grado de africanización en las colonias de las zonas semiseca semicálida y subhúmeda templada, y un menor grado de africanización en las colonias de la zona semiseca templada, lo que sugiere que un efecto ambiental está implicado en la introgresión de genes africanos en las colonias de abejas comerciales. Esta conclusión coincide con los resultados de Domínguez-Ayala *et al.* (2015), quienes indican que en México existe un gradiente climático en la distribución del mitotipo africano.

Es probable que las diferencias entre las regiones en las frecuencias obtenidas de las colonias con ascendencia predominantemente o europea o africana se deban, al menos en parte, a las diferencias en el clima, la disponibilidad de los recursos florales y los sitios de anidación. En la región semiseca templada analizada, la vegetación es más escasa y la temperatura más baja, lo que reduce la reproducción de colonias durante el invierno y su vegetación proporciona un menor número de sitios de anidación que en las regiones subtropicales. Por lo tanto, es menos probable que las colonias de abejas enjambren y establezcan poblaciones silvestres en climas templados que en ambientes más tropicales (Otis, 1991; Clarke *et al.*, 2002). Las regiones tropicales y subtropicales son más favorables para que se produzca la introgresión de genes africanos en las colonias comerciales; esto se debe a que las abejas africanizadas se adaptan mejor a estos ambientes y, a dife-

rencia de las europeas, muestran mayor habilidad para reproducirse y dispersarse en los trópicos (Schneider *et al.*, 2004; Pinto *et al.*, 2005). La alta densidad de colonias de abejas africanizadas en ambientes tropicales se debe al incremento del apareamiento de zánganos africanos con reinas vírgenes europeas procedentes de colonias comerciales (Rinderer, 1991). Además, los enjambres africanizados con frecuencia usurpan las colonias comerciales en ambientes tropicales (Danka *et al.*, 1992). En apiarios comerciales como los muestreados, los apicultores cuentan con abejas descendientes de abejas europeas que prevalecían antes de la llegada de las abejas africanas a Zacatecas. Por lo tanto, una mayor proporción de introgresión de genes africanos en esta población pudo haber ocurrido vía paterna, principalmente a través del apareamiento entre reinas vírgenes de colonias comerciales y zánganos de origen africano producidos por colonias silvestres (Clarke *et al.*, 2002). Este proceso de africanización de las colonias comerciales explica por qué en esta investigación se clasificaron más colonias africanizadas por medio del análisis morfológico que por análisis mitocondrial, que solo detecta la herencia materna.

Por otro lado, y debido a que el estudio se hizo en colonias comerciales, el posible reemplazo de reinas, realizado por los productores, es otro factor que pudiera haber influido en las frecuencias de morfotipos y mitotipos en las diferentes regiones, ya que esta práctica reduce la probabilidad de introgresión de genes africanos en poblaciones de abejas comerciales (Zamora *et al.*, 2008). Sin embargo, esto se discutió con los productores y no hay evidencia que sugiera que en la región semiseca templada se hubiera llevado a cabo un mayor reemplazo de reinas que en las otras regiones.

## Conclusión

Los resultados sugieren que el clima afecta el grado de africanización de las colonias de abejas en el norte de México. Entonces, se espera que las colonias establecidas en regiones de mayor altitud y con climas más templados mantengan genotipos de abejas más europeos que las colonias establecidas en regiones tropicales.

---

## Financiamiento

Esta investigación tuvo financiamiento parcial del NSERC Canadá, subvención concedida a Ernesto Guzmán-Novoa.

## Agradecimientos

A Laura G. Espinosa, José L. Uribe, Carlos F. Aréchiga y Ramón Gutiérrez por sus invaluable sugerencias en una versión anterior del manuscrito.

## Conflictos de interés

Los autores declaran que no tienen ningún conflicto de intereses.

## Contribución de los autores

Carlos A. Medina-Flores: Diseñó el estudio, realizó todos los análisis y escribió parte del manuscrito.

Ernesto Guzmán-Novoa: Diseñó el estudio y escribió parte del manuscrito.

MM Hamiduzzaman: Realizó el análisis de PCR-RFLP e interpretó los resultados.

Jairo Aguilera Soto: Recolectó las muestras, analizó los resultados y revisó el manuscrito.

Marco A. López Carlos: Ayudó con los análisis morfométricos de las abejas y con el análisis estadístico.

## Referencias

- 1) Clarke KE, Rinderer TE, Franck P, Quezada-Euán JG, Oldroyd BP. 2002. The Africanization of honey bees (*Apis mellifera* L.) of the Yucatan: a study of a massive hybridization event across time. *Evolution*, 56(7):1462-1474. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2002.tb01458.x
- 2) Danka RG, Hellmich RL, Rinderer TE. 1992. Nest usurpation, supersedure and colony failure contribute to Africanization of commercially managed European honey bees in Venezuela. *Journal of Apicultural Research*, 31(3-4):119-123.
- 3) Domínguez-Ayala R, Moo-Valle H, May-Itzá WDJ, Medina-Peralta S, Quezada-Euán JG. 2015. Stock composition of northern neotropical honey bees: mitotype and morphotype diversity in Mexico (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie*, 1-11. DOI: 10.1007/s13592-015-0414-6
- 4) Guzmán-Novoa E, Uribe RJL. 2004. Honey production by european, africanized and hybrid honey bee (*Apis mellifera*) colonies in Mexico. *American Bee Journal*, 144:318-320.
- 5) Guzmán-Novoa E, Correa-Benítez A, Guzmán G, Espinosa LG. 2011. History, colonization and impact of the africanized honey bee in Mexico. *Veterinaria México*, 42(2):149-178.
- 6) Hall GH. 1992. DNA studies reveal processes involved in the spread of New World African Honeybees. *Florida Entomologist*, 75(1):51-59. DOI: 10.2307/3495480
- 7) [INEGI] Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. 2005. Municipios de Zacatecas, pp. 234-235.
- 8) Kerr WE. 1967. The history of the introduction of African bees to Brazil. *South African Bee Journal*, 39:3-5.
- 9) Nielsen DI, Ebert PR, Page RE Jr, Hunt GJ, Guzmán-Novoa E. 2000. Improved polymerase chain reaction-based mitochondrial genotype assay for identification of the africanized honey bee (Hymenoptera: Apidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 93(1):1-6.
- 10) Nogueira-Neto P. 1964. The spread of a fierce African bee in Brazil. *Bee World*, 45(3):119-121.
- 11) Otis GW. 1991. Population biology of the africanized honey bee. In: Spivak M, Fletcher D, Breed M. *The African Honey Bee*. Boulder, Colorado, USA: Westview Press, pp. 213-234.
- 12) Pinto AM, Rubink WL, Patton JC, Coulson RN, Johnston JS. 2005. Africanization in the United States: replacement of feral european honey bees (*Apis mellifera* L.) by an african hybrid swarm. *Genetics*, 170:1653-1665.



- 13) Quezada-Euán JG. 2000. Hybridization between european and africanized honeybees in tropical Yucatan, Mexico. II. Morphometric, allozymic and mitochondrial DNA variability in feral colonies. *Apidologie*, 31(3):443-454. DOI: 10.1051/apido:2003010
- 14) Quezada-Euán JG. 2007. A retrospective history of the expansion of africanized honeybees in México. *Journal of Apicultural Research and Bee World*, 46(4):295-300. DOI: 10.1080/00218839.2007.11101412
- 15) Quezada-Euán JG, Medina LM. 1998. Hybridization between european and africanized honeybees (*Apis mellifera* L.) in tropical Yucatan, Mexico. I. Morphometric changes in feral and managed colonies. *Apidologie*, 29(6):555-568.
- 16) Rinderer TE, Hellmich RL. 1991. The processes of africanization. In: Spivak M, Fletcher D, Breed M. *The African Honey Bee*. Boulder, Colorado, USA: Westview Press, pp. 373-398.
- 17) Rinderer TE, Oldroyd BP, Sheppard WS. 1993. Africanized bees in the U.S. *Scientific American*, 269:52-58.
- 18) [SAGARPA] Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Servicio de información y estadística agroalimentaria (SIAP). 2005. <http://www.siap.sagarpa.gob.mx> [access: 14 jul 2011].
- 19) SAS Institute. 2002. *Statistical software Ver. 9.0*. [en línea] Cary, North Carolina, USA.
- 20) Schneider SS, DeGrandi-Hoffman G, Smith DR. 2004. The african honey bee: factors contributing to a successful biological invasion. *Annual Review Entomology*, 49(1):351-376. DOI: 10.1146/annurev.ento.49.061802.123359
- 21) Smith DR. 1991. African bees in the Americas: insights from biogeography and genetics. *Trends in Ecology and Evolution*, 6(1):17-21.
- 22) Sylvester HA, Rinderer TE. 1987. Fast Africanized Bee Identification System (FABIS) Manual. *American Bee Journal*, 127(7):511-516.
- 23) Taylor OR. 1977. The past and possible future spread of africanized honey bees in the Americas. *Bee World*, 58:19-30.
- 24) Uribe RJL, Guzmán-Novoa E, Hunt GJ, Correa BA, Zozaya RJA. 2003. Efecto de la africanización sobre la producción de miel, comportamiento defensivo y tamaño de las abejas melíferas (*Apis mellifera* L.) en el altiplano mexicano. *Veterinaria México*, 34(1):47-59.
- 25) Whitfield CW, Behura SK, Berlocher SH, Clark AG, Johnston JS, Sheppard WS, Smith DR, Suarez AV, Weaver D, Tsutsui ND. 2006. Thrice out of Africa: ancient and recent expansions of the honey bee, *Apis mellifera*. *Science*, 314(5799):642-645.
- 26) Zamora O, Domínguez R, Alaníz-Gutiérrez L, Quezada-Euán JG. 2008. Frequency of european and african-derived morphotypes and haplotypes in colonies of honey bees (*Apis mellifera*) from NW México. *Apidologie*, 39(4):388-396. DOI: 10.1051/apido:2008016