

25  
2ej.



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

CORRELACION ENTRE EL FLUJO GENICO Y EL TAMAÑO DE  
LAS CELDILLAS DE OBRERAS DE DOS SUBESPECIES DE *Apis mellifera* L.  
DURANTE EL PROCESO DE AFRICANIZACION EN  
LINARES, N.L., MEXICO

## TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
BIOLOGO

PRESENTA :

### FELIPE DE JESUS BRIZUELA MORALES

MEXICO, D.F. JUNIO 1994



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

CIUDAD UNIVERSITARIA



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
División de Estudios  
Profesionales  
Exp. Núm. 55

M. EN C. VIRGINIA ABRIN BATULE  
Jefe de la División de Estudios Profesionales  
Universidad Nacional Autónoma de México.  
P r e s e n t e .

Por medio de la presente, nos permitimos informar a Usted, que habiendo  
revisado el trabajo de tesis que realiz A el pasante BRIZUELA  
MORALES FELIPE DE JESUS  
con número de cuenta 7726915-3 con el título: CORRELACION  
ENTRE EL FLUJO GENICO Y EL TAMAÑO DE LAS CELDILLAS DE OBRERAS DE  
DOS SUBESPECIES DE *Apis mellifera* L. DURANTE EL PROCESO DE AFRICA-  
HIZACION EN LINARES, N. L., MEXICO.

Consideramos que reúne los méritos necesarios para que pueda conti-  
nuar el trámite de su Examen Profesional para obtener el título de -  
BIOLOGO.

GRADO NOMBRE Y APELLIDOS COMPLETOS

FIRMA

M. EN C.	ANA CELIA MARTINEZ	CRANC	<i>Ana Celia Martínez Cranc</i>
Director de tesis	JUAN MANUEL LABOUGLE	RECTORIA	<i>Juan M. Labougle</i>
Ph. D.	LUIS MANUEL GODINEZ	GARCIA	<i>Luis Manuel Godínez García</i>
BIOLOGO	FRANCISCO	CID	<i>Francisco CID</i>
BIOLOGO	JAN GABRIEL		<i>Jan Gabriel</i>
Suplente	FERNANDO	MENDOZA	<i>Fernando Mendoza Quijano</i>
Suplente		QUIJANO	

Ciudad Universitaria, D.F., a 16 de

junio de 1994

**A MIS PADRES .....por todo su amor.**

**A MIS HERMANOS .....por todos los momentos felices.  
que hemos compartido.**

**A MI AMOR.....por todo, todo.**

**A MIS AMIGOS.....por todo lo que hemos compartido.**

**A MIS TIOS Y PRIMOS.....por la gran familia que somos.**

**A MIS PAPISUEGROS.....por su gran apoyo y cariño.**

## AGRADECIMIENTOS:

A mi directora.

Agradezco a la M. PH. Ana Cecilia Martínez Crespo por sus comentarios y la dirección del trabajo.

A mis sinodales por la asesoría y orientación en la realización del trabajo.

Al Biólogo Francisco Cid San Gabriel.

Al Biólogo Fernando Mendoza Quijano.

Al Biólogo Luis M. Godínez García.

Al DR. Juan M. Labougle Rentería.

Especialmente quiero agradecer a las personas que de alguna manera colaboraron en la realización del presente trabajo.

Al Doctor Chip Taylor "The Old Drone"

A la Bióloga Yolanda Ortelanos.

Al Biólogo Miguel Ángel Ortiz.

Al Biólogo Marco A. Arteaga.

Al Físico Alejandro Valderrama

Al Físico Arturo Orta *et al*

## CONTENIDO

	Pag.
1. RESUMEN.....	1
2. INTRODUCCIÓN.....	2
2.1 Antecedentes.....	5
2.2 Métodos de Identificación y Análisis.....	14
3. OBJETIVOS.....	29
4. METODOLOGÍA.....	30
4.1 Área de estudio.....	30
4.2 Muestreo.....	33
4.3 Trabajo de laboratorio.....	35
5. RESULTADOS.....	37
6. DISCUSIÓN.....	58
7. CONCLUSIONES.....	70
8. BIBLIOGRAFÍA.....	73

## 1. RESUMEN

En la zona de Linares, N.L., de noviembre de 1990 a diciembre de 1991, se analizaron colonias silvestres de abejas cuantificando mensualmente los cambios génicos de las poblaciones. Se observó el flujo génico y la africanización de poblaciones de abejas europeas durante la invasión de las abejas africanas, registrando los cambios de las frecuencias alélicas de las enzimas malato-deshidrogenasa y hexoquinasa y comparándolos con los tamaños de las celdillas de las obreras, ya que según Spivak, 1991 y Taylor, 1991, éstas pueden ser utilizadas como método determinativo del proceso de africanización.

Los resultados mostraron una rápida invasión de las abejas africanas y una pérdida de caracteres europeos en las poblaciones de abejas con respecto a las enzimas que se utilizaron como marcadores génicos, observándose una rápida africanización de las poblaciones silvestres de abejas europeas y una tendencia a la similitud con las frecuencias alélicas de las poblaciones de abejas de Brasil y Sudáfrica (Taylor et al, 1991).

Este estudio muestra que, el tamaño promedio de las celdillas no es un buen indicador del proceso de africanización, ya que no está correlacionado con las frecuencias alélicas. Por otro lado, las abejas no presentaron ningún mecanismo de exclusión al aparearse, de lo contrario no habría proceso de africanización de las abejas europeas. El frente de avance no es exclusivamente africano y presenta características híbridas y africanas, con abejas muy grandes. El clima parece ser un factor determinante en el proceso de africanización.

## 2. INTRODUCCIÓN

El genetista W. Kerr introdujo a Brasil en 1957 abejas africanas para utilizarlas como pie de cría y establecer un programa de mejoramiento genético de las abejas europeas locales y así comenzó su dispersión en América, avanzando de 300 a 500 Km. por año. Las poblaciones de abejas Apis fueron perdiendo sus caracteres europeos y en 8 años de invasión se africanizaron en un 90% con respecto a sus frecuencias génicas en Brasil (Kerr, 1967).

El propósito del programa era la cría de reinas africanas para distribuir las entre los apicultores e incrementar la producción de miel en Brasil. Los apicultores éstos, al ver los patrones de reproducción de dichas abejas, iniciaron sus propias prácticas de cría de reinas (White, 1991). Parece ser que ésta fue la verdadera causa del proceso de africanización y no el accidente en el cual una persona removió los excluidores de las colmenas de Kerr en las cuales se encontraban las abejas africanas y de donde se escaparon 26 enjambres, que supuestamente formaron la masa crítica cuya descendencia se encuentra dispersa por todo el continente americano. En la actualidad hacia el norte está invadiendo los estados del sur de los Estados Unidos (USDA, 1990).

La introducción de las abejas africanas dio como resultado el fenómeno de la africanización de las poblaciones de abejas europeas?, sobre el cual hay diversas teorías y controversias entre científicos, apicultores y políticos. Una de estas

diferencias se dio por una cuestión muy simple: "Cómo llamar a estas abejas".

Taylor en 1985 propone que el frente de avance de las abejas africanas es puramente africano debido a mecanismos de aislamiento reproductivo, ya que si no fuese así, las abejas africanas se encontrarían al sur del continente, porque los integrantes del frente habrían incorporado a su genoma parte de la información genética de las abejas europeas, siendo este el factor para frenar el avance de los enjambres híbridos, puesto que las abejas europeas se dispersan uno o dos Km. por año (Seeley, 1985) y precisamente una de las características de las abejas africanas es su gran capacidad de dispersión (Taylor, 1985, Winston, 1987, Rinderer, 1985).

El metabolismo de las abejas europeas es menor al de las abejas africanas, siendo éste otro de los factores para su lenta dispersión (Harrison y Hall, 1993). Por otro lado Hall, llevando a cabo análisis del DNA-mitocondrial en colonias silvestres de abejas africanas, encontró que el aporte de material genético de las abejas europeas a las africanas era de solo 3% en promedio y que por lo tanto el aporte génico era mínimo (Hall y Muladirharan, 1989). Por esta razón Taylor y Hall nombran a estas abejas africanas.

La idea que han defendido tanto la Secretaria de Agricultura Recursos y Hidráulicos como United States Department of Agriculture, es que en su recorrido a través del territorio

mexicano las abejas africanas se someterían a un proceso de hibridación (Rinderer, 1985), con el cual las características indeseables para la apicultura se verían menguadas por la presencia de 2.6 millones de colmenas que existían en México (Labougle y Zozaya 1986), pero esta idea fue desechada con la llegada de los primeros enjambres con características indeseables para los apicultores a Brownsville, Texas en 1990 (Thomas, 1990).

Por lo tanto en el presente trabajo se utilizaron dos enzimas como marcadores genéticos: MDH (malato-deshidrogenasa) y HK (hexoquinasa) en las cuales se ha encontrado polimorfismo con respecto a las abejas de África y Europa (Sylvester, 1976, 1985; Taylor, 1989 y Del Lama, *et al* 1988). Para esto se hizo un estudio o análisis de las frecuencias alélicas y los tamaños de las celdillas de obreras para ver si existía una correlación entre estas dos manifestaciones del genotipo, ya que el tamaño de celdillas es una de las características que se pueden medir para diferenciar entre las abejas africanas y europeas (Spivak, 1989) durante el proceso de africanización en las poblaciones silvestres de abejas europeas en la zona de Linares, N. L.

## 2.1 ANTECEDENTES

El primer registro de *Apis* se tiene en un fósil descubierto en Alemania y su edad corresponde al oligoceno temprano (hace aproximadamente 35 millones de años). Se desconoce si era solitario o social (Seeley, 1985). Este género pertenece a un gran orden de insectos conocidos como Hymenoptera, en el cual se incluyen a hormigas, avispas y abejas. En este orden se presentan especies con organizaciones que van desde solitarias (que llevan una vida autónoma), semi-sociales (donde los insectos no sobreviven en forma aislada), hasta sociales y eusociales. De estas últimas evolucionaron las abejas *Apis* que presentan entre otros los siguientes atributos:

- a) cooperación de los adultos en el cuidado de la cría y construcción del nido.
- b) Traslapamiento de por lo menos dos generaciones consecutivas.
- c) División del trabajo y castas.

En particular el género *Apis* presenta el sistema eusocial más complejo (Seeley, 1985).

En el género *Apis* se encuentran cuatro especies. De *Apis mellifera* se han dividido 24 subespecies en Europa, África y Asia y las otras tres especies de *Apis* se localizan en el Sureste de Asia y son *Apis A. florea*, *A. dorsata*, *A. laboreosa* y *A. cerana* (Free, 1977, Morse y Hooper, 1985).

Más de dos tercios de las subespecies de *Apis mellifera* viven en África tropical y sub-tropical incluyendo bosques lluviosos, matorral bajo, pantanos neblinosos de las costas, montañas y áridas sabanas. Esto muestra la amplia diversidad de habitats de *A. mellifera* que presenta 11 razas en el continente Africano (Ruttner, 1975) (Fig.1) de donde proviene *Apis mellifera scutellata*, cuyo hábitat natural se localiza en las sabanas del este de Sudáfrica.



Fig. 1 Distribución de las razas de *Apis mellifera* en Europa, Asia y África (Winston, 1987).

Las abejas africanas han desarrollado mecanismos de adaptación como son: alta defensividad, enjambración y también fácil evasión, dando como consecuencia que este tipo de abejas sean indeseables para los apicultores (Page, 1989) y, por último, una gran capacidad de los enjambres de viajar a grandes distancias (Michener, 1975).

La "domesticación" de *Apis mellifera* se inicia desde la prehistoria, probablemente antes de que nuestros ancestros fueran humanos (Townsend y Crane, 1973 citado por Seeley, 1985:). Ellos sugieren que probablemente uno de los primeros métodos utilizados fue usar humo para ahuyentar a las abejas o fuego para matar a las abejas y extraer así los productos de las colonias. Los cazadores se comían la cría y la miel y usaban la cera. Esto se encuentra grabado en rocas del mesolítico en África, India y España (aprox. 7.000 años A.C.) (Fig. 2). La siguiente etapa en la domesticación consistió en apropiarse las colonias, es decir, mantener los enjambres en recipientes para explotarlos estacionalmente. Un paso posterior hacia la apicultura moderna se dio cuando el hombre construyó colmenas para las colonias de abejas, pudiendo controlarlas y moverlas a su antojo (Morse y Hooper, 1985).

La apicultura moderna propiamente dicha surgió hace sólo un siglo, cuando Lorenzo L. Langstron descubrió el tamaño del espacio por el cual pasa una abeja, e inventó la colmena con cuadros móviles que permitió la inspección de las colonias y la investigación de éstas (Naile, 1976).

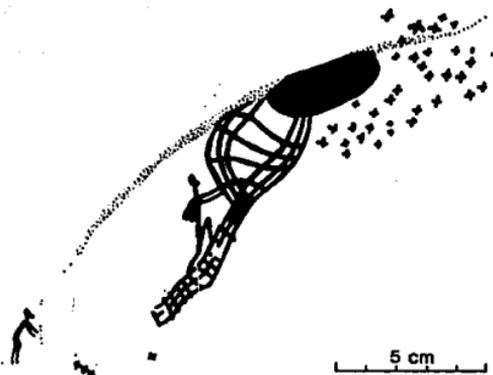


Fig. 2 Pintura rupestre de los cazadores de abejas (Seeley, 1985).

Sin embargo, a pesar de toda la tecnología que se ha acumulado en relación con las abejas, no se ha alcanzado todavía su domesticación total y en su mayoría siguen siendo silvestres, puesto que aún no se ha logrado su control genético como se ha hecho con las plantas y los animales domésticos. Probablemente siguen siendo las mismas abejas con las que los cazadores de miel se enfrentaban hace miles de años. Los cazadores solo se acercaban a las colonias más dóciles destruyéndolas y evitaban a las más agresivas. Según Gentry, (1982) las características indeseables de las abejas africanas para la apicultura pueden haberse seleccionado artificialmente en esta forma.

Las abejas *Apis mellifera mellifera* y *A.m.ligustica* en América fueron introducidas con fines de producción de miel y cera . Se trajeron en el siglo XVIII (Calkins, 1974) llegando a Florida cuando ésta era colonia española, de donde pasaron a Yucatán (Barto, 1973 citado por Labougle y Zozaya, 1986). La finalidad principal de la apicultura era la producción de cera, ya que en ese tiempo se carecía de energía eléctrica y la cera se utilizaba para producción de velas para alumbrarse. Parte del pago de tributos de las colonias a España se hacía mediante cera y miel, aparte de muchos otros productos y materias primas (Labougle y Zozaya, 1986).

En México existía la explotación de los géneros de abejas sin aguijón *Trigona ferricauda* en la meseta y *Melipona beechei* en la península de Yucatán. En ese tiempo estas actividades se encontraban en un grado de desarrollo muy elevado "se tenía el control y propiedad de las colonias". Este nivel se compara con la explotación de *Apis* que había en Europa en los siglos XVII y XVIII, sin embargo estos géneros no producen la cantidad deseada de miel por colmena al año (12 litros) (Fernández de Oviedo citado por Zozaya Y Labougle, 1986), que producía *A. m. mellifera* (35 litros). El promedio de *Apis mellifera scutellata* (abejas africanizadas en Brasil) actualmente es de 12 litros por colmena al año (Braunstein, 1993).

En 1957, 26 reinas africanas *Apis mellifera scutellata* fueron introducidas a Brasil por Warwick Kerr (Kerr, 1967) para un programa de mejoramiento genético, en el cual los híbridos de

las abejas africanas producirían el doble de miel que las abejas europeas (abejas de regiones boreales), ya que éstas presentan una baja adecuación a las regiones tropicales (Seeley, 1985). Pero como resultado de una precaria investigación para la introducción de un nuevo organismo a un nuevo hábitat, la apicultura en Brasil sufrió un revés, cayendo en un 40% en los primeros 8 años (Kerr, 1967).

La introducción de las abejas africanas sumamente agresivas tuvo como consecuencia la pérdida parcial de la apicultura, problemas de salud pública, por los ataques de abejas a personas y animales domésticos y deterioro ecológico: competencia por los recursos con abejas y aves endémicas que se alimentan de néctar y polen y competencia por sitios de anidación con pequeños mamíferos como murciélagos, zarigüeyas, zorros, y aves como loros, pericos y guacamayas. Esto último debido a que las abejas ocupan hoquedades de 15 litros en promedio (Michener, 1975; Seeley 1985).

Se ha visto que las abejas africanas se desplazan a una velocidad de 300 a 500 Km. por año (Taylor 1977). Han logrado dispersarse a casi todos los sitios del continente, excepto aquellos donde el clima no lo permite, ya que el promedio de temperatura baja a menos de 10°C durante 210 días al año (Fig. 3). En estas condiciones las colonias silvestres de abejas africanas (Taylor, 1985) no cubren su requerimientos energéticos con respecto a los recursos acumulados (Seeley, 1985).

Al llegar a Venezuela en 1976 las abejas africanas causaron un dramático impacto en la producción apícola, que cayó de 1.300

toneladas de miel a 78 toneladas, esto es, una caída a menos del 10% en la apicultura (Winston, 1992).

En febrero de 1982 la abejas africanas arribaron a Panamá. La Comisión del Canal de Panamá se encontraba bien preparada para el arribo de las abejas africanas, con campañas de publicidad involucrando a los ministerios de agricultura, educación, salud y a las universidades, que habían formando la "Comisión Nacional para el Control y Manejo de la abeja africanizada en Panamá". Hasta 1982 la apicultura crecía a ritmo de un 10% al año, y en 1987 los apicultores habían reducido un 40% de sus colmenas. A partir de 1988-1989 se registraron cerca de 600 casos de ataques de abejas africanas a personas y animales, registrándose pocas muertes, debido probablemente a la campaña publicitaria sobre educación con respecto al problema (Winston, 1992).

En 1986, junto con los primeros enjambres que arribaron a la región costera de Chiapas (Fierro, et al., 1987), se inició en México con cooperación de los Estados Unidos uno de los programas mas extensos y ambiciosos que se habían llevado a cabo hasta ese entonces para el control de un insecto. De cualquier forma éste no funcionó en su primer objetivo, que fue detener a las abejas africanas o africanizadas, terminando este programa en un programa de seguimiento para el avance de las abejas africanas a través del territorio mexicano (Winston, 1992).

El programa consistía en "cuarentenas, destrucción de enjambres, mantenimiento de líneas europeas, producción de zánganos y educación". Contaba con lo siguiente: 39.000 colmenas, 16.000 trampas para zánganos, 141.000 trampas caza-enjambres.

1.150 empleados, 220 vehículos y 8 millones de dólares de gastos compartidos entre los dos gobiernos. Todo lo anterior para formar una barrera biológica a la altura del Istmo de Tehuantepec, que es la parte más angosta de México (225 Km. de largo y 170 Km. de ancho). La barrera biológica propuesta en este programa nunca funcionó (Winston, 1992).

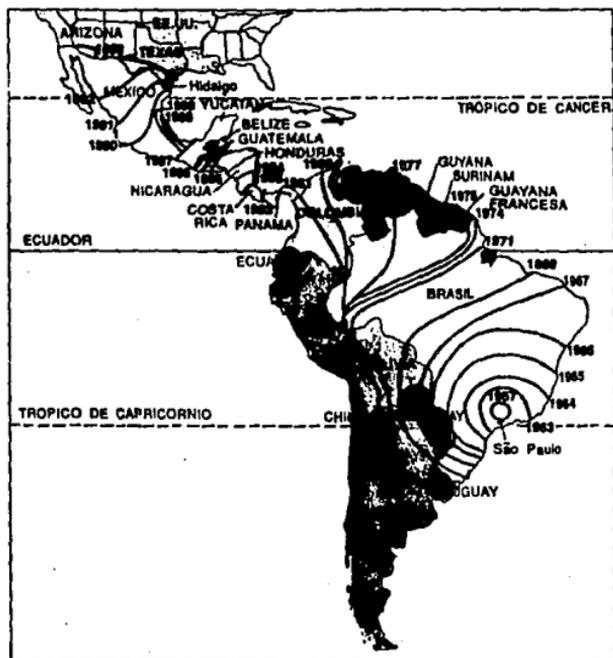


Fig. 3 Migración de las abejas africanizadas en el continente Americano (Rinderer et al. 1994) .

Después de los esfuerzos infructuosos de la SARH y el USDA por detener el proceso de africanización, la abeja africanizada o africana llega a Linares N.L. en septiembre de 1990. Es ahí donde se llevó a cabo este trabajo que registra la competencia intraespecífica que involucra los cambios genéticos de las poblaciones de abejas europeas a lo largo del proceso de africanización (Taylor et al. 1991).

Tal como se esperaba por las autoridades de México y de Estados Unidos, las abejas africanas o africanizadas fueron detectadas en una colonia el 15 de octubre de 1990 en el condado de Hidalgo, Texas (Thomas, 1990) y actualmente se encuentran dispersándose por todo el sur de los E.U.A. Lo interesante es ver hasta dónde se van a dispersar, porque actualmente se piensa que los factores climáticos son sus únicos limitantes.

## 2.2 MÉTODOS DE IDENTIFICACIÓN Y ANÁLISIS

Junto con el fenómeno de africanización se manifestaron un sinnúmero de ideas para el control y la identificación de estas abejas. En cuanto a los métodos de identificación existen: cromatografía de gases, ELISA proteínas específicas, por sonido mediante la diferenciación entre las frecuencias emitidas por las alas de las abejas, cuantificar el número de piquetes en una bola de paño negra por minuto, morfológicos (F.A.B.I.S.), etológicos (experiencia en las observaciones de campo) y químico-biológicos, entre los que se encuentra la electroforesis y muchos más (Freeman *et al* 1992).

El fenómeno de transformación de las poblaciones de abejas que se dio con el proceso de africanización hizo necesario que se desarrollaran técnicas que diferenciaran entre razas de abejas y sus híbridos, ya que los matices de este proceso en algunos casos son muy finos y difíciles de detectar a simple vista. La controversia creada por este hecho dentro de los medios científicos, con respecto a si eran africanas o africanizadas, fue sofisticando cada vez más los métodos utilizados, que son:

### a) Observaciones de campo

Para los apicultores las diferencias conductuales son más importantes que conocer si son africanas o africanizadas y lo que les interesa es tener abejas con características más apegadas a

las conductas europeas: dóciles, tranquilas, de vuelo lento, con baja enjambrazón, de baja defensividad, con poca persistencia en la defensa del nido y una alta producción de miel. Por lo tanto los apicultores tratan de no involucrarse con las abejas africanas, cuyas características son abejas más rápidas, nerviosas, agresivas, de alta irritabilidad, listas a aguijonear, con una gran capacidad para volar grandes distancias y una alta frecuencia a evadirse o enjambrazar. Esto conlleva a la caída en la producción de miel (Free, 1977, Winston, 1992). El medio ambiente puede variar estas conductas (Collins *et al.*, 1980).

b) Medición del tamaño de las celdillas de abejas obreras.

Las medidas de las celdillas de obreras en los panales de los nidos de las abejas *Apis* pueden servir para hacer estimaciones de campo (Rinderer *et al.* 1986; Spivak, 1991). Esto podría dar diferencias entre las celdillas hexagonales de las especies de *Apis* (*A. mellifera*, *A. dorsata*, *A. cerana*, y *A. florea*). El promedio de longitud de diez celdillas de los panales de obreras muestra poca variación entre especies, sin embargo existe una variación considerable entre los nidos de las subespecies de *Apis mellifera scutellata* con las de *Apis mellifera ligustica*. El promedio de diez celdillas de *scutellata* es de 4.6 a 5.0 cm. y el de *Apis mellifera mellifera* de 5.0 a 5.4 cm. (Spivak *et al.* 1989) (Fig. 4). Estos panales deben ser naturales y no provenir de cera estampada, de lo contrario se tendrían estimaciones erróneas.

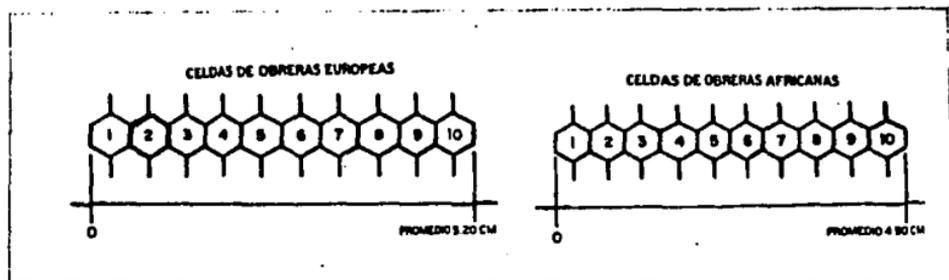


Fig. 4 Medida promedio de 10 celdillas de obreras europeas y africanas.

### c) Morfometría.

Este fue el primer método utilizado para distinguir entre abejas europeas y abejas africanas o africanizadas y fue desarrollado por Howell Daly en la universidad de California. Consiste en utilizar 25 partes del cuerpo de una sola abeja para la determinación de su raza, pero este método tomaba 5 horas a una persona para hacer un análisis de 10 abejas, así que el departamento de agricultura de Estados Unidos desarrolló un sistema más rápido y eficiente denominado "FABIS" (fast africanized bee identification system), que en español significa "sistema rápido para la identificación de abejas africanizadas". Aunque se afirmaba que su efectividad era de casi 100%, este sistema seguía siendo lento puesto que una persona solo podía identificar 50 abejas por día (Winston, 1992). Muchos investigadores cuestionan sin embargo su eficiencia, ya que tiene como limitante el no poder usarse para identificar híbridos, solo diferencia entre africanas o europeas, ningún morfo intermedio.

diferencia entre africanas o europeas, ningún morfo intermedio. Los híbridos siempre se consideraron como abejas europeas, pero se comportan como las abejas africanas (Freman, 1992).

d) Análisis de aloenzimas por medio de electroforesis.

Esta técnica se ha convertido en una herramienta para el estudio de la genética de poblaciones y ha servido para resolver muchas preguntas de especiación, deriva génica, dispersión, tamaño de la población, hibridación interespecífica, poliploidia, mecanismos de selección en el apareamiento y procedencia espermática. Todos estos son ejemplos de las relaciones genéticas (Nunamaker y Wilson 1981; Werth, 1985).

La técnica de electroforesis se realizó por primera vez con el objeto de conocer la variación en el desarrollo ontogénico entre las diferentes razas de *Apis* en Europa (Sylvester, 1976; Martins *et al.*, 1976). Tanto los primeros estudios en *Apis* como los estudios actuales muestran poco polimorfismo en sus loci y la heterocigosis es muy pequeña en poblaciones de insectos eusociales (Pamilo, 1979; Sylvester, 1986).

La variabilidad genética es casi nula en poblaciones pequeñas de insectos haplodiploides (Las abejas *Apis mellifera* son haplo-diploides, es decir que la determinación del sexo se da de la siguiente manera: huevos haploides dan origen a machos (zánganos) y huevos diploides (fertilizados) dan origen a hembras (reinas y obreras), a este tipo de determinación del sexo se le ha definido como haplodiploidía (Wilson, 1971).) y la heterocigosis por locus es aún menor en las especies eusociales.

Lo anterior debido a las condiciones estables y constantes dentro del nido, en el cual los miembros de la colonia perciben el medio ambiente como de grano fino (Pamilo, 1978, Cornuet, 1979, Sylvester 1982, 1986; Selander, 1986).

Las abejas *Apis mellifera* de Australia presentaron polimorfismo de 2.8% en tres enzimas esterases (Gartside, 1980). En Brasil se encontró que la malato-deshidrogenasa y alcohol-deshidrogenasa eran polimórficas en un alelo raro de los estados inmaduros de las abejas (Mestriner y Contel, 1972; Martins y Mestriner, 1976).

En Sicilia en 1985, con excepción de la MDH y la EST, todos los sistemas enzimáticos fueron monomórficos. La EST-s o alelo lento fue el alelo más típico en las poblaciones de abejas de Sicilia, por lo tanto podría ser usado como marcador genético para las abejas de esta región (Badino, 1985).

Se encontró que existía una variación génica en la enzima MDH malato-deshidrogenasa (Contel, *et al* 1977; Cornuet, 1979; Sylvester 1982; Badino y Manino, 1981, 1982, 1983; Nunamaker y Wilson, 1984, Shepard, 1991) y que los patrones eran idénticos, tanto para los estados maduros como para larvas y pupas (Contel, *et al*. 1977), pero que existía una discrepancia causada por el uso de una sola aloenzima consistente en que una abeja o grupo de estas no podía ser identificado por medio de este sistema monoenzimático. Tener un sistema de análisis con varias aloenzimas permitiría distinguir con facilidad una sola abeja o un grupo de ellas (Rinderer y Sylvester, 1981). Se encontró un 10% de diferencia entre las frecuencias alélicas de las

poblaciones de África y América (Nunamaker y Wilson, 1981) (Fig. 5).

En Brasil el polimorfismo mostrado por la enzima (esterasa-5) Est-5, con una frecuencia de 0.035, presentó seis alelos (Gentile, *et al* 1983) y la PGM (fosfoglucomutasa), con una frecuencia de .926 durante el desarrollo ontogénico en las larvas de obreras de abejas africanas (Gentile, *et al* 1983; Del Lama, *et al* 1985).

El locus de la enzima para el ácido málico presentaba polimorfismo en 4 colonias de abejas de Noruega y fue mas bajo que el polimorfismo presentado por la MDH (Sheppard y Berlocher, 1984). Así que la enzima del ácido málico no fue tomada en consideración para estudios en el proceso de africanización.

En resumen en Europa hay tres alelos comunes para la enzima MDH y un cuarto muy extraño reportado por (Sheppard y Berloche, 1985). El alelo Medio-2 es predominante y el alelo Rapido-1 es muy raro en *Apis m. mellifera* L. en Francia y Escandinavia (Badino y Manino, 1983, Nunamaker *et al*, 1984). Mientras que la abeja Italiana *Apis m. ligustica* Spin., su alelo más común es el Lento-3 seguido de el Rapido-1 y luego el Medio-2 (Cotnel, *et al* 1977; Badino y Manino, 1982, 1983; Nunamaker y Wilson, 1984). Así que el alelo Medio-2 es predominante en las regiones frías de Escandinavia y Francia, el alelo Lento-3 es el que se encuentra con mayor frecuencia en las regiones intermedias de Italia (Badino *et al*, 1982, 1983). El alelo Rapido-1 es monomorfo en las poblaciones de las abejas (*Apis mellifera scutellata* Lepeletier) en África (Nunamaker y Wilson, 1981, Nunamaker,

1984) y es el alelo que se ha usado para estimar el proceso de africanización en las poblaciones de abejas en Sudamérica y América Central (Nunamaker y Wilson, 1981) (Fig. 5.)

En las poblaciones silvestres de abejas europeas de los Estados Unidos el alelo MDH-1 fue muy abundante, casi como en las poblaciones de Pretoria, África, por lo tanto no podría utilizarse como el único marcador genético en el proceso de africanización, por no ser exclusivo de las poblaciones de abejas de Europa. Esto lo invalida como marcador diagnóstico para el fenómeno de africanización en las poblaciones de abejas en el nuevo mundo, a menos que se considerara que el proceso de africanización ya hubiera ocurrido en Norte América (Sheppard, 1985) (Fig. 5.).

Se ha descrito un alto grado de polimorfismo en el locus de la hexoquinasa (HK) en las poblaciones de *Apis mellifera* en Brasil. Esta presenta un comportamiento monomérico con dos alelos, uno rápido, el cual es monomórfico para las abejas europeas de Italia, Alemania, U.S.A. y México y cuya frecuencia es de 1.0, y el otro lento y polimórfico para las abejas africanas, con una frecuencia de 0.55 La detección del polimorfismo de la enzima HK es importante para la detección de genes africanos en las poblaciones de *Apis mellifera* en América (Del Lama, *et al* 1988) (Fig. 5.).

Raza	Origen	MDH			HK		Colonias	Referencias
		1	2	3	1	2+3		
Europea	Costa Rica	.53	.12	.54	.80	.20	9	Taylor, et al. impubl.
	Colombia	.24	.27	.39	--	--	13	Sylvester '76
	Trinidad	.37	.13	.50	--	--	10	Sylvester '76
	Brasil	.14	.15	.75	--	--	34	Contel '77
	Australia	.27	.22	.31	--	--	9	Cartado '70
	Italia	.21	.03	.77	--	--	412	Radino '83
	México (Sonora)	.236	.250	.514	--	--	10	Nunamaker '84
	México (Morelos)	.285	.234	.500	--	--	16	Nunamaker '84
	México (Veracruz)	.176	.204	.620	--	--	9	Nunamaker '84
	EUA	.20	.11	.70	--	--	24	Sylvester '76
	EUA	.28	.18	.54	.98	.02	16	Spirak, et al. 1988
Africana	Costa Rica	.81	.04	.06	.82	.47	9	Spirak, et al. 1988
	Brasil	.84	.16	.01	--	--	34	Sylvester '76
	Brasil	.77	.20	.03	--	--	78	Contel '77
	Brasil	.85	.03	.04	--	--	12	Nunamaker '81
	Sud Africa	.99	.01	.00	.29	.71	25,15	Smith et al. '89
	Sud Africa	1.00	--	--	--	--	18	Nunamaker '86
	Sud Africa	1.00	.00	.00	--	--	10	Nunamaker '81

Fig. 5 Frecuencias alélicas de MDH y HK de razas de abejas europeas y africanas en el mundo.

En estudios electroforéticos se demostró que las abejas *Apis mellifera* de África, Europa y América son polimórficas con respecto a las enzimas malato-deshidrogenasa (MDH) esta enzima en la forma homociga 1.1 en cualquier población de abejas *Apis mellifera* nos evidencia un ancestro africano (Nunamaker *et al* 1984). y hexoquinasa (HK) en la cual el alelo 1 esta fijo en las

poblaciones de Europa y en las poblaciones de África presenta un polimorfismo entre los alelos 1.2( Del Lama, 1988) siendo el genotipo 1.2 el mas abundante dentro de las poblaciones de África. Por lo tanto, estas enzimas pueden ser utilizadas como marcadores genéticos y sirven como herramienta para identificar los cambios genéticos a través del proceso de africanización (Fig.6).

MDH y HK son dos sistemas enzimáticos con polimorfismo reportado en la etapa adulta de las abejas. por lo que se utilizaron como sistemas de identificación en el proceso de africanización en las poblaciones silvestres de abejas en Linares N. L. (Taylor et al. 1991), ya que muchas veces los enjambres fueron encontrados sin las etapas tempranas del desarrollo ontogénico de las abejas.

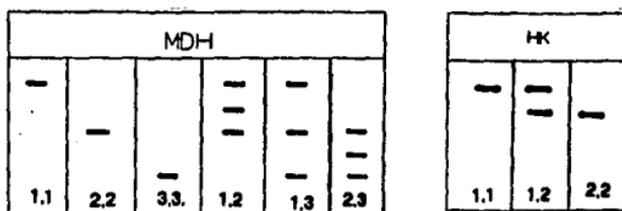


Fig. 6 Patrón electroforético de MDH y HK en *Apis mellifera* .

e) Fragmentos de restricción.

El método más preciso para la taxonomía sin duda alguna es el de fragmentos de restricción obtenidos del DNA mitocondrial y citoplasmático. Se han utilizado dos enzimas de restricción EcoRI y BglII para distinguir entre el DNA-mitocondrial de abejas africanas y europeas. este DNA. es solo heredado por la matrilinea, lo cual quiere decir que se hereda de la reina y no de los zánganos. Estas diferencias metabólicas dictadas por las mitocondrias pueden proveer a la línea materna africana de ventajas selectivas sobre las abejas europeas en los climas tropicales, por ejemplo el alto metabolismo de la maquinaria mitocondrial, el cual le permite a las abejas africanas desplazarse a grandes distancias. Hall y Muralidharan suponen un desfaseamiento en las interacciones de las enzimas metabólicas que son codificadas en las mitocondrias y en el citoplasma, puede causar una mala coordinación de las enzimas para la regulación de las funciones a nivel molecular, ya que unas fueron codificadas para un metabolismo alto y las otras para un metabolismo bajo, esto puede contribuir a una de las posibles desventajas en los híbridos (Hall y Muralidharan, 1989).

La evolución orgánica esta dada por dos procesos fundamentales: la *adaptación* y la *especiación*. La especiación es el proceso mediante el cual se originan nuevas entidades evolutivas (nuevas especies). La adaptación es el mecanismo que habilita a las poblaciones para resolver problemas que les presenta el medio ambiente, esto es: la adaptación hace que una población adquiera características favorecedoras a la sobrevivencia y fertilidad con respecto a un medio dado y tal proceso explica la correlación que encontramos entre los organismos y su medio.

La genética de poblaciones trata de explicar, en términos cuantitativos y predictivos, el proceso de adaptación, que es la correlación entre el medio ambiente de los organismos y sus características. En el cual a) hay competencia interespecifica en las poblaciones naturales, b) en esta competencia algunos tienen características que aumentan su sobrevivencia y/o su reproducción, c) en consecuencia éstos dejan mas hijos, d) si hay herencia, estos hijos se parecerán a sus padres y de esta manera se da la adaptación, por medio de la selección.

Genética mendeliana, la mayoría de los organismos son diploides; cada gen en su información genética tiene dos copias: una proveniente del padre y la otra de la madre. Cada copia de estas se llama alelo y al gen en particular locus.

En una población tenemos que para el locus "A" tenemos dos posibles alelos: A y a. En primer lugar vamos a nuestra población y contamos el numero de individuos de cada genotipo posible que encontraramos en el locus "A", así tenemos:

NAA (número de individuos con genotipo homocigo dominante)

Naa (número de individuos con el genotipo heterocigo).

Naa (numero de individuos con el genotipo homocigo recesivo). La suma de los tres es el total de la población. A partir de estos números fenotipicos podemos calcular las frecuencias génicas.

$$D = NAA/Nt$$

$$H = Naa/Nt$$

$$R = Naa/Nt$$

Con estas frecuencias podemos calcular la proporción total del gen A (que vamos a llamar frecuencia alélica "p") y del gen a (que vamos a llamar frecuencia alélica "q") en nuestra población:

La frecuencia del gen A =  $p = D + 1/2 H$  y la frecuencia del gen a =  $q = R + 1/2 H$ . y  $p+q=1$ .

Con estos datos se trabaja la genética de poblaciones, y la base de toda genética de poblaciones es la ley de Hardy-Weinberg, cuya definición es: a partir de cualquier frecuencia genotípica inicial (D.H.R), a la siguiente generación se da la siguiente relación:

$$D = p^2$$

$$H = 2pq$$

$$R = q^2$$

y tal relación se mantiene en todas las generaciones siguientes.

Para que se cumpla esta ley se deben cumplir cuatro condiciones:

- a) Que el tamaño de la población sea muy grande .
- b) Que todos los apareamientos se lleven a cabo al azar.

- c) Que todos los alelos sean igualmente competentes para dejar hijos .
- d) Que no lleguen alelos de fuentes extrañas.

En términos generales es difícil pensar que las cuatro condiciones de Hardy-Weinberg pueden cumplirse siempre en todas las poblaciones. Basta con que una no se cumpla para que las frecuencias alélicas de  $p$  y  $q$  cambien (y en consecuencia las frecuencias genotípicas  $D$ ,  $H$ , y  $R$  también cambien).

La violación a la primera condición (tamaño muy grande ) se llama *deriva genica* y va a ser más importante entre más pequeña sea la población cambiando de manera azarosa las frecuencias alélicas ( $p$  y  $q$ ).

La vulneración a los apareamientos al a azar comúnmente conocida como endogamia o consanguinidad tiene efectos similares a la deriva génica.

Si infringimos el tercer supuesto, que todos los alelos sean igualmente competentes para dejar hijos, tenemos la selección natural.

El cuarto supuesto, que no lleguen alelos de *fuentes externas*, puede ser por la entrada de nuevos individuos de otras poblaciones (migración) y por la formación de nuevos alelos (mutación).

-Endogamia: se debe a que las capacidades de dispersión o colonización son muy limitadas, cuanto más consanguíneos sean los apareamientos, mas rápido se van a perder los heterócigos.

Una manera de cuantificar la consanguinidad en una población es por el *coeficiente de consanguinidad* (F).

$$(F = 2pq - \text{Heterocigos observados} / 2pq)$$

Una  $F=1$  quiere decir que solo tenemos homocigos en la población y una  $F=0$  que estamos en equilibrio de Hardy-Weinberg y si  $F=-1$  tenemos el aumento de heterocigos en la población.

-Deriva génica: se genera simple y sencillamente porque las poblaciones naturales son limitadas.

-Migración: va a tener fuertes efectos homogenizadores entre distintas poblaciones y si continúa mucho tiempo, eventualmente las dos poblaciones quedan idénticas.

-Selección natural: no es más que la sobrevivencia y reproducción diferencial de los organismos diversos (Eguiarte, 1986).

Supongamos que tenemos a nuestro organismo con tres fenotipos con frecuencias  $p^2$ ,  $2pq$  y  $q^2$ .

Si están en equilibrio de H-W.  $D=p^2$ ,  $H=2pq$  y  $R=q^2$

Para calcular:

Frec. Genot.Obs.

Frec. alélicas

$$D = \frac{N_{AA}}{N_i}$$

$$H = \frac{N_{Aa}}{N_i}$$

$$R = \frac{N_{aa}}{N_i}$$

$$p = D + 1/2 H$$

$$q = R + 1/2 H$$

Para obtener frec. genotípicas esperadas:

Obs.	Esp.	$\chi^2$ (Ji cuadrada)
AA $N^2$	$p^2 \times Nt = N^2 p^2$	$\chi^2 = \sum \frac{(obs - esp)^2}{esp}$
Aa $N^2$	$2pq \times Nt = N^2 2pq$	
aa $N^2$	$q^2 \times Nt = N^2 q^2$	
$N^2 t$	$=$	$N^2 t$

gl. (grados de libertad)

$$gl = N - 1$$

Por lo tanto si  $D=p^2$ ,  $H=2pq$  y  $R=q^2$ , la población esta en equilibrio de H-W.

#### Análisis de correlación

En este análisis las frecuencias alélicas fueron correlacionadas con los tamaños de las celdillas de cada uno de los enjambres para aproximarlos a una distribución normal, a través del programa SPSS.PC. (graficas 5 y 6)

#### Análisis genético.

Se estimaron los equilibrios de Hardy-Weinberg, índices de fijación F y distancias y similitudes genéticas de Nei (1978). Este análisis fue realizado a través del programa BIOSYS.1 (Swofford, 1989) instalado en la computadora del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la U.N.A.M. (tablas 6 y 7 y figura 9).

### 3. OBJETIVOS

En este trabajo se estudiarán los cambios genéticos que se manifestarán en las poblaciones silvestres de abejas *A.m. ligustica* mientras esta subespecie *A. m. scutellata* invade y reemplaza a las abejas con características europeas y las sustituye con los atributos africanos.

#### 3.1 Objetivos particulares

a) Estudio de la relación de las frecuencias alélicas con los tamaños de las celdillas de las obreras.

b) Evaluación de la estructura genética de la población silvestre .



## Topografía

La zona de estudio se localiza dentro de tres provincias fisiográficas de la Llanura Costera del Golfo Norte con una topografía quebrada y elevaciones graduales desde 200 hasta los 400 m.s.n.m. La gran Llanura de Norteamérica presenta extensas planicies y escasos lomeríos, muy distantes entre sí y la Sierra Madre Oriental presenta una topografía muy quebrada compuesta de Sierras Paralelas con angostos valles intermontanos que van desde los 550 hasta los 1850 m.s.n.m. ( Estrada y Marroquín, 1988).

## Geología

Los principales afloramientos presentes son de roca sedimentaria del periodo cretácico y afloramientos del terciario, del paleoceno y eoceno cubiertos por depósitos sedimentarios más recientes de la era cuaternaria del periodo pleistoceno.

Las rocas sedimentarias presentes son calizas, lutitas, conglomerados, y margas y se presentan los suelos xerosoles, fluviosos, regosól, rendzina, vertisol, castañosem y phaozen (SSP, 1985).

## Clima

En el área se presentan dos tipos de clima. En las zonas de la planicie y lomeríos se encuentra un clima *semárido* con dos periodos de lluvias definidos, uno largo en el verano y uno corto en el invierno, separado por un periodo de sequía corto. La temperatura media de este clima es de 23°C y la del mes más frío es 18°C. La precipitación media anual es 600 mm. Las porciones

montañosas presentan un tipo de clima subhúmedo, semicálido (A) C' (X") (Wc") A (E) con dos periodos de lluvias definidos, uno largo en el verano y uno corto en el invierno. La temperatura media es de 21°C. y la precipitación media anual es 750 mm. (SSP, 1985). (Figura 8)

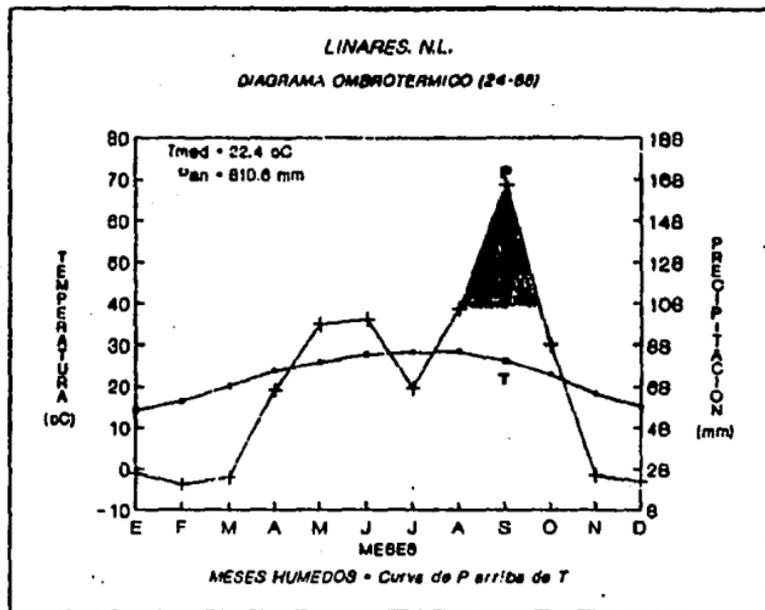


Fig. 8 Climograma de Linares, N.L. (Cavazos, 1992).

## Vegetación

El municipio de Linares cuenta con seis tipos de vegetación (Villegas, 1972):

- Matorral alto subinerme de barreta
- Matorral medio subinerme
- Matorral alto espinoso con espinas laterales
- Bosque esclerófilo
- Bosque esclero- aciculifolio
- Bosque caducifolio espinoso de prosopis

Los tres tipos de matorral se presentan particularmente en áreas planas y zonas de escasos lomeríos. Algunas especies características de esta zona son: *Cordia boissieri*, *Porlieria angustifolia*, *Karwinskia Humboldtiana*, *Acacia rigidula*, *Acacia farneciana*, *Pithecellobium pallens*, *Zanthoxylum fagara*, *Leucophillum frutescens*, *Prosopis spp.*

### 4.2 Muestreo

Se muestrearon 32 colmenas tomando 30 abejas recién emergidas de 4 apiarios de Linares N.L., en noviembre de 1990, para establecer un parámetro como antecedente genético antes del proceso de africanización.

Posteriormente se muestrearon colonias silvestres mensualmente mediante un sistema de trapeo, el cual consistió de 350 trampas de cartón prensado en forma de cubeta con capacidad de 20 litros c/u (Justin *et al.*, 1987).

La colocación de las trampas fue de tres a cuatro metros sobre el nivel del suelo, preferentemente en árboles a lo largo del camino interno de la Universidad Autónoma De Nuevo León, a 100 m. una de otra. Cada trampa contenía una cápsula con feromona de Nasanov. (atrayente para abejas exploradoras de los enjambres (Free 1977)).

Las trampas fueron revisadas mensualmente para determinar si se encontraban invadidas por abejas.

Una vez ocupadas las trampas y cuando las abejas habían construido su nido, se removían las abejas y se tomaban 200 abejas de la progenie, y la reina se guardaba en un tubo junto con el resto de las abejas en una bolsa de plástico, que era etiquetada con número de muestra, fecha y nombre del colector. Las muestras colectadas se mantenían en una hielera para preservación de las aloenzimas.

Si había panales, se hacía un registro lineal de diez celdillas de obreras en tres sitios distintos del panal (el método consiste en medir 10 celdillas del centro del panal, a partir de la pared exterior de la primera celdilla hasta el interior de la decimoprimer celdilla (Rinderer *et al.*, 1986).) para después promediar las treinta celdillas. éstas pueden ser utilizadas para diferenciar entre *A.m. scutellata* y *A.m. mellifera* (Spivak 1991).

#### 4.3 Trabajo de Laboratorio

Subsecuentemente se analizaron en el laboratorio con el método de electroforesis para aloenzimas a la reina y a 23 abejas obreras de cada una de las muestras de los enjambres capturados mensualmente en las trampas durante el tiempo de estudio.

La electroforesis es la migración de las partículas bajo la influencia de un campo eléctrico en relación con la carga de los grupos radicales de las proteínas, la carga eléctrica de éstas también depende del pH del amortiguador en el cual se encuentran disueltas hasta encontrar su punto iso-eléctrico, que corresponde a un número de cargas positivas y negativas iguales a las moléculas que se encuentran iso-eléctricamente neutras.

Los acetatos de celulosa sirven como matriz para soportar el medio y obtener una mejor separación de las proteínas en este sustrato (Titán III, Helena Laboratories, Beaumont, TX.). El aplicador nos sirve como medio de transporte desde las charolas serológicas hacia el acetato, en éstas se extrajeron las proteínas del tejido mediante un "detergente". Se tomó un poco del jugo serológico que se formó y con una micropipeta se colocó en el aplicador, marcando posteriormente el origen de corrimiento de las proteínas en el acetato de celulosa (Super kit Z-12 Helena Laboratories, Beaumont, TX.).

Un sistema de amortiguadores, una fuente de poder (la cual inyecta corriente y voltaje continuo al sistema) y dos electrodos que se encuentran sumergidos en los tanques de amortiguadores, que junto con el acetato empapado con el sistema de amortiguadores, completan el circuito eléctrico en el cual

tienen que correr las proteínas previamente colocadas en el, (descrito en Hagen et al. 1988).

Una vez que las proteínas han sido corridas en el acetato, es necesario conocer la posición de estas (la cual depende del locus al cual pertenecen). Sobre el acetato se vierte un sustrato específico para la enzima con la cual se está trabajando se utilizaron dos aloenzimas (MDH enzima dimerica con tres alelos y seis genotipos y HK enzima monomérica con dos alelos y tres genotipos por locus) FIG 8. Estas aloenzimas se emplearon como marcadores, el sustrato hará reacción con dicha enzima. Para hacer visible la reacción enzimática se utiliza un procedimiento de revelado (que consiste en teñir las proteínas). Las proteínas son principalmente teñidas con colorantes para lana, en este caso se utilizaron dos colorantes específicos: PMS (metasulfato de fenacina) y MTT (azul de metil-tiazol) (Richardson et al. 1986).

Estos métodos electroforéticos para abejas sólo han mostrado polimorfismo en tres aloenzimas: PGM, MDH y HK (Sylvester, 1976) y (Nunamaker 1981), de las cuales sólo fueron utilizadas las dos últimas para estimar las frecuencias alélicas de nuestras poblaciones. Y en estudios electroforéticos se demostró que las abejas *Apis mellifera* de África, Europa y América son polimórficas con respecto a las enzimas malato-deshidrogenasa (MDH) y hexoquinasa (HK) (Del Lama, 1988). Por lo tanto, estas enzimas pueden ser utilizadas como marcadores genéticos y sirven como herramienta para identificar los cambios genéticos a través del proceso de africanización.

## 5. RESULTADOS

En el noreste de México, (Linares N.L.), como parte de este estudio, se colectaron 237 enjambres en total. De estos enjambres se analizaron las enzimas MDH y HK de 5901 individuos mediante electroforesis, de 12 a 24 abejas por enjambre, para obtener posteriormente una correlación entre el sistema enzimático y la medida de las celdillas. Estas medidas, su relación con los genotipos de las reinas y las frecuencias alélicas de las obreras se muestran en la gráfica 1. Este estudio se realizó en la misma localidad a la llegada de los enjambres africanizados.

En noviembre de 1990, antes de la llegada de las abejas africanas o africanizadas, a la zona de Linares, N.L., se muestrearon las poblaciones locales de abejas europeas (colmenas que se utilizan para la producción apícola) y se obtuvieron sus frecuencias alélicas de MDH y HK. Éstas se utilizaron como línea de base genética para mostrar, en la tabla y en la gráfica N°1, los cambios genéticos en las poblaciones de abejas europeas locales, conforme las abejas africanas invadían la zona.

En noviembre de 1990 se colectaron 4 enjambres y se analizaron 88 individuos. La enzima MDH mostró una ausencia total en el alelo 1, observándose en los genotipos de las reinas homocigas los alelos 3,3 y en las heterocigas los alelos 2,3. La frecuencia del alelo 1 es de 0.18 en las obreras. En los genotipos de las reinas y de las obreras el alelo HK 2 es nulo, por lo que su frecuencia es 0. Se observa además una homocigosis

del alelo HK 1 El tamaño promedio de las celdillas es de 5.3 cm. en este caso.

Para diciembre de 1990 se colectaron 3 enjambres y se analizaron 66 individuos. Los genotipos de las reinas muestran una carencia del alelo 3 y se observó en este mes una disminución de la frecuencia alélica de MDH 3 en las obreras de 0.560 (en noviembre de 1990) a 0.120, apareciendo reinas con genotipos 1.1 para MDH. En HK apareció el alelo 2, tanto en el genotipo de las reinas como en el de las obreras. La frecuencia alélica de HK 2 en las obreras aumenta de 0 a 0.230. El tamaño de celdilla promedio cayó de 5.3 a 5.16 cm.

En el tercer mes, enero de 1991, la colecta fue de 6 enjambres y se analizaron 132 abejas. Los alelos MDH 2 y 3 de los genotipos de las reinas que se presentan en el primer mes son casi nulos en este mes. El aumento de los homócigos MDH 1.1 con el correspondiente aumento en la frecuencia del alelo 1 de 0.080 a 0.629 en las obreras, lleva a una disminución de las otras frecuencias alélicas. En HK la frecuencia del alelo 2, tanto en el genotipo de las reinas como en las frecuencias alélicas de las obreras, que inició en el primer mes con 0, en este mes se incrementó a 0.326. El tamaño promedio de celdillas disminuyó aun mas, de 5.3 a 5.1 cm.

Para el mes de febrero de 1991 se capturaron 6 enjambres y se analizaron 132 abejas. El alelo MDH 1 sigue en aumento, tanto en los genotipos de las reinas como en las frecuencias alélicas de las obreras, de 0.08 a 0.73. El alelo MDH 3, cuya frecuencia alélica inicial en el mes de noviembre de 1990 fue de 0.56,

disminuyó a 0.068, dándose una conversión en la frecuencia alélica de la enzima correspondiente y en el genotipo de las reinas. El alelo MDH 2 disminuyó su frecuencia alélica de 0.36 a 0.20, pero no tan drásticamente como la del alelo MDH 3. Para la enzima HK el alelo 2 sigue en aumento, tanto en los genotipos como en las frecuencias alélicas, que se incrementan a 0.333, cuando al inicio eran nulas. El tamaño de celdillas en promedio ha disminuido aún mas, de 5.1 a 4.99 cm..

En el muestreo realizado en el mes de marzo de 1991 se colectaron 78 enjambres y se analizaron 1707 abejas. En este mes la frecuencia genotípica de las reinas se modifica, pero la frecuencia de MDH 1, que en el mes anterior había llegado a 0.731, disminuye a 0.560. Para MDH 2 la frecuencia sigue fluctuando, pero la fluctuación no es tan grande como en MDH 3. En el mes anterior la frecuencia es de 0.068 y en este mes aumenta a 0.195. Vuelven a recolectarse reinas con el mismo genotipo que la población original y se aprecia un aumento en los genotipos MDH 3.3, 2.3, 2.2, 1.2 Y 1.3 con HK 1.1. Se observa además que su progenie tiene el alelo HK-2 en una proporción de 05%. El tamaño promedio de las celdillas aumenta de 4.99 a 5.13 cm.

En abril de 1991 se capturaron 47 enjambres y se analizaron 1036 abejas, en las cuales se observaron los mismos genotipos de las reinas originales (MDH 3.3, 2.3, 2.2, 1.2 y 1.3 con HK 1.1), pero estos enjambres, con reinas carentes del alelo HK-2, lo mostraron en su progenie con una proporción de 06%. El alelo MDH-1 disminuyó de 0.560 a 0.544 en las frecuencias alélicas de

las obreras. El alelo MDH-2 tiene una oscilación muy pequeña en su frecuencia respecto al mes anterior, que va de 0.242 a 0.222 y el alelo MDH-3 aumentó su frecuencia de 0.195 a 0.233. La enzima HK mostró en sus dos alelos un cambio de frecuencia, en el alelo HK-1 de 0.700 a 0.711 y en el alelo HK-2 de 0.299 a 0.288. Estas fluctuaciones son muy pequeñas. El tamaño promedio de las celdillas aumentó a 5.2 cm.

En mayo de 1991 las muestras obtenidas provinieron de 20 enjambres, analizándose 414 abejas. Para los genotipos de las reinas la enzima MDH en sus alelos 2 y 3 fue muy escasa y se observó un aumento en el alelo 1. Esto se reflejó en la frecuencia alélica de las obreras, la que fue en el alelo MDH 1 en el mes anterior de 0.544, aumentando en este mes a 0.700. Por ello la frecuencia de los alelos MDH 2 disminuyó a 0.140 y en MDH 3 a 0.160. La frecuencia de la HK 2 aumentó de 0.29 a 0.39. En este mes la progenie de 6 reinas de la población original con genotipo MDH 2.3, HK 1.1 incorporó el alelo HK 2 a su genoma en un 12%. El tamaño de las celdillas promedio descendió a 4.99. cm.

En junio de 1991 la colecta de enjambres fue muy pobre, solo se colectaron 4 enjambres analizándose 88 individuos. Los genotipos de las reinas obtenidos de este análisis mostraron para la enzima MDH que todos eran heterocígos 1.2 ó 1.3 con HK 1.1 y las frecuencias alélicas de las obreras mostraron poco cambio. MDH 1 de 0.700 a 0.650, MDH 2 de 0.140 a 0.170 y MDH 3 de 0.160 a 0.180. El alelo HK 2 no se encontró en los genotipos de las reinas, pero sí estaba presente en las obreras con una frecuencia

alélica muy baja de 0.06, mientras que el alelo 1 aumentó de 0.61 a 0.94. En este mes no se tiene medida de celdillas.

En el mes de julio de 1991 la colecta de enjambres aumentó. Se atraparon 39 enjambres y se analizaron 936 abejas. Los genotipos de las reinas presentaron todos los alelos para MDH, pero los más abundantes eran los homocigos 1.1. La frecuencia alélica de los alelos MDH 1 aumentó de 0.650 a 0.720 y la del alelo MDH 2 se mantuvo. La del alelo MDH-3 bajó de 0.180 a 0.100. La enzima HK se modificó con respecto a los genotipos y aparecieron otra vez los heterocigos 1,2 en gran número. Esto se ve reflejado en las frecuencias alélicas de las obreras de HK 2, que aumentaron de 0.060 a 0.245. En este mes sólo hay cinco reinas con el genotipo original MDH 2.3 y HK 1.1 y diez de ellas muestran HK 2 en su progenie con un porcentaje de 14%. En este mes no se tiene registro del tamaño de las celdillas.

En noviembre de 1991 se muestrearon 16 enjambres y se analizaron 379 abejas. En este mes seis de las dieciseis reinas muestran los genotipos de la población original MDH 2.3 y HK 1.1, pero su progenie tiene el alelo HK 2 en un 18%. El resto de los enjambres africanizados también lo tienen. En la enzima HK sí hubo variación en la frecuencia alélica de las obreras en el alelo HK 2, que aumentó de 0.245 a 0.400. Para este mes el tamaño de celdilla es de 5.06 cm.

En el mes de diciembre de 1991 se colectaron 15 enjambres y se analizaron 226 abejas. El genotipo de las reinas muestra un aumento en los alelos de MDH 2 y 3, pero estos alelos sólo se

encuentran combinados con el alelo 1, presentando 53% heterocigos 1.2 y 1.3. donde el alelo MDH 3 aumenta su frecuencia de 0.090 a 0.130. El alelo MDH 2 no se modifica, quedando con la misma frecuencia de 0.190. La enzima HK modifica sus frecuencias y el alelo 2 disminuye su frecuencia de 0.400 a 0.350, pero se encuentra presente en casi todos los enjambres. El tamaño de las celdillas disminuye con respecto al mes anterior y se sitúa en 4.89 cm. En el análisis de 270 enjambres en la zona de Linares N. L. estos mostraron ser 23% europeos y 77% africanos o africanizados. El porcentaje de enjambres europeos declinó de 100%, al principio de la toma de muestras, a 35% en el último mes de muestreo. Todos estos datos aparecen en las tablas 1, 2, 3, 4 y 5 gráficas 1, 2, 3, 4 y 5

Tabla 1. Frecuencias alélicas, genotipos de reinas y tamaño de colidias de las muestras colectadas en la localidad de Linares, N. L., 1990-1991. El número de muestra corresponde a los especímenes depositados en la Colección del Laboratorio de Entomología de la Universidad de Kansas. Las frecuencias alélicas fueron calculadas por medio de BIOSYS FORTRAN-77.

	Fecha No. muestra	Tamaño colidia	Genotipo de MDH	Reinas HK	Frecuencias alélicas					No. indiv.
					MDH 1	MDH 2	MDH 3	HK 1	HK 2	
Colm. Linares Ergatas	Nov-90				0.18	0.40	0.42	1.00	0.00	697
	601		3,3	1,1		3	41	44		22
	632		2,3	1,1		24	20	44		22
	633	5.30	3,3	1,1	3	11	30	44		22
	635	5.30	2,3	1,1	11	25	7	44		22
	4 erjambres	Promedio	5.3			14	54	98	175	
					6%	36%	56%	100%		
					0.080	0.350	0.560	1.000	0.000	
					0.000	0.250	0.750	1.000	0.000	
	Fecha No. muestra	Tamaño colidia	Genotipo de MDH	Reinas HK	Frecuencias alélicas					No. indiv.
					MDH 1	MDH 2	MDH 3	HK 1	HK 2	
3 erjambres	Dic-90									
	637	5.23	1,1	1,2	34	7	3	25	18	22
	638	5.17	2,2	1,1		35	9	44		22
	639	5.10	1,1	1,1	26	14	4	31	13	22
	Promedio	5.15			60	55	15	101	31	total 55
					45%	43.00%	12.00%	75.00%	23.00%	100%
					0.450	0.430	0.120	0.750	0.230	1
					0.650	0.330	0.000	0.630	0.150	
	Ene.91	Tamaño colidia	Genotipo de MDH	Reinas HK	Frecuencias alélicas					No. indiv.
					MDH 1	MDH 2	MDH 3	HK 1	HK 2	
6 erjambres	640		1,1	1,2	39	1	4	21	23	22
	641	5.10	1,2	1,1	22	17	5	31	13	22
	642	5.10	1,1	1,2	38	2	4	21	23	22
	643	5.13	1,1	1,1	29	4	11	35	9	22
	644	5.00	1,1	1,2	35	9		25	18	22
	645	5.20	3,3	1,1	3	5	36	44		22
Promedio	5.1				155	38	60	178	86	total 132
					62.90%	14.40%	22.70%	67.40%	32.50%	100%
					0.629	0.144	0.227	0.674	0.325	1
					0.750	0.080	0.017	0.750	0.250	

No. muestra	Tamaño celdilla	Genotipo de		Frecuencias alélicas						No. indiv.
		MDH1	HK	MDH1	MDH2	MDH3	HK1	HK2		
Feb. 91										
646	5.00	1,1	1,1	30	14		42	2	22	
647	4.97	1,2	1,1	29	13	2	31	11	22	
648	5.00	1,1	1,1	35	6	3	40	4	22	
649	5.07	1,2	1,2	22	16	6	26	18	22	
753	4.80	1,1	1,2	35	3	6	22	22	22	
754	5.07	1,1	2,2	42	1	1	13	31	22	
Promedio				193	53	18	176	88	total 132	
				73.10%	20.90%	6.80%	66.60%	33.30%	100%	
				0.731	0.209	0.068	0.666	0.333	1	
				0.830	0.160	0.000	0.670	0.330		
Frecuencias alélicas de reinas										
No. muestra	Tamaño celdilla	Genotipo de		Frecuencias alélicas						No. indiv.
		MDH1	HK	MDH1	MDH2	MDH3	HK1	HK2		
Mzo. 91										
761	5.60	2,3	1,1	11	11	22	44		22	
762	5.43	2,2	1,1		34	8	42		21	
763	5.33	1,3	1,1	18	3	21	42		21	
764	4.90	1,1	1,1	42		2	39	5	22	
766		3,3	1,1	1	12	31	44		22	
767	5.33	2,3	1,1		23	21	44		22	
768	4.97	1,1	2,2	34	7	3	12	32	22	
769	4.93	1,3	1,2	32	4	8	24	20	22	
770		1,1	2,2	39	4	1	19	25	22	
771	5.17	1,2	1,1	16	24	4	44		22	
772		1,3	1,1	18	5	21	43	1	22	
773		2,3	1,1	10	20	14	44		22	
774	5.17	1,2	2,2	26	14	4	20	24	22	
775	5.20	1,2	1,2	31	12	1	29	15	22	
776	5.20	1,1	1,2	39	4	1	25	19	22	
777	5.27	2,3	1,2	6	21	17	28	16	22	
778	5.03	2,2	1,1	2	25	17	44		22	
779		1,1	1,2	40	2	2	28	16	22	
780	5.10	1,1	1,2	18	13	13	24	20	22	
782	5.17	1,2	1,1	24	12	8	44		22	
783	4.90	1,1	1,2	43		1	22	22	22	

No. muestra	condita	MDH	HK	MDH 1	MDH 2	MDH 3	HK 1	HK 2	No. indiv.
Max. 91									
784	5.40	1.3	1.1	22	8	14	38	4	22
785	5.10	1.2	1.2	26	14	4	30	14	22
786	5.07	1.2	1.2	25	16	3	24	20	22
787	5.07	1.1	2.2	43	1		16	28	22
788	5.25	2.2	1.1	14	25	5	44		22
789	5.13	1.2	1.1	21	15	8	37	7	22
790	5.10	1.3	2.2	23	5	14	13	29	22
791	5.10	1.1	2.2	43		1	5	39	22
792	5.07	1.3	1.2	26		16	26	16	22
794		1.1	1.1	29	7	8	36	8	22
795		1.1	1.2	42		2	26	18	22
796	5.10	1.3	1.1	27	1	10	30	8	22
797		1.1	1.2	35	3	6	21	23	22
799		1.1	1.2	32	6	6	33	11	22
800	5.30	2.2	1.1	4	34	6	44		22
802	5.37	1.2	1.1	11	30	3	44		22
803	5.30	1.2	1.1	21	18	5	44		22
805	5.13	2.3	1.1	11	15	18	34	10	22
806	5.13	1.3	1.1	15	14	15	44		22
807	5.10	1.2	1.2	30	12	2	21	23	22
808	5.23	2.3	1.1	1	19	24	44		22
811	5.17	1.1	1.2	38	5	1	24	20	22
812	4.93	1.1	1.2	41	3		26	18	22
813	4.93	1.1	1.1	41	1	2	33	11	22
814	4.97	1.1	1.2	43	1		23	21	22
815	4.90	1.2	1.2	29	11	4	28	16	22
816	5.1	1.1	1.2	37	2	3	27	15	22
817	5.40	3.3	1.1		1	43	44		22
818	5.27	2.3	1.1	2	23	17	42		21
819	4.93	1.1	2.2	43		1	13	31	22
820	5.20	1.1	1.1	22	4	18	44		22
821		1.3	1.2	24	1	19	34	10	22
822		1.1	2.2	40	1	3	8	36	22
823	5.10	2.2	1.1	2	37	3	42		22

Fecha No. muestra	Tamaño celdilla	Genotipo de		Frecuencias alélicas					No. indiv.	
		MDH	HK	MDH 1	MDH 2	MDH 3	HK 1	HK 2		
Mzo. 91										
824	5.30	2,3	1,1		26	18	44		22	
825		1,1	2,2	41	3		11	33	22	
826	4.93	1,2	2,2	30	13	1	20	24	22	
827	5.00	1,2	1,1	22	17	3	33	9	22	
828	4.90	1,3	1,2	33	3	8	22	22	22	
829	5.20	1,2	1,2	30	9	5	30	14	22	
830		1,1	1,2	42	1	1	15	29	22	
831	5.13	1,1	1,2	36	5	3	21	23	22	
832	4.93	2,3	1,2	4	27	13	31	13	22	
833	4.93	1,1	2,2	39	5		12	32	22	
834	4.87	1,1	1,1	38	3	3	39	5	22	
835		1,2	1,1	20	17	7	36	8	22	
836	5.30	1,3	1,1	10	7	27	44		22	
837	5.27	3,3	1,1	6	7	28	42		21	
839	5.03	1,1	1,2	38	2	4	28	16	22	
840	5.33	3,3	1,1	8	12	24	36	8	22	
841	5.07	1,2	1,2	32	8	4	26	16	22	
842		2,2	1,1	1	39	4	44		22	
844		1,1	1,2	40	1	3	25	19	22	
845	5.10	1,2	1,2	31	12	1	28	16	22	
846		1,1	1,2	36	5	1	27	17	22	
848	5.27	1,1	2,2	37	3	4	22	22	22	
849	5.07	1,2	2,2	27	15	2	10	34	22	
7 de febrero	Promedio	5.13			1914	823	669	2393	1011	total 1707
					56.00%	24.20%	19.50%	70.00%	29.90%	100%
					0.560	0.242	0.195	0.700	0.299	1
			Frecuencias alélicas de rasgos		0.570	0.250	0.170	0.640	0.350	

Fecha No. muestra	Tamaño celdilla	Genotipo de		Frecuencias alélicas				HK 2	No. indiv.
		MDH	HK	MDH 1	MDH 2	MDH 3	HK 1		
Abx. 91									
850	4.97	2,3	1,2	8	12	22	32	10	22
854	4.93	1,1	1,1	35	9		36	8	22
856	5.00	3,3	1,1		7	35	44		22
857	5.10	2,3	1,1	3	8	31	42		22
861	4.87	1,2	1,2	29	15		25	19	22
862	5.10	3,3	1,1	7	12	26	44		22
863	5.03	2,3	1,1	1	10	33	44		22
864	4.87	1,1	1,2	44			22	22	22
866	5.13	1,2	2,2	22	20	2	22	22	22
867	4.83	1,1	1,2	36	3	3	20	22	22
868		1,2	1,2	30	12	2	31	13	22
870	4.77	1,1	1,2	39	3	2	30	14	22
871	4.93	1,1	1,2	36	1	3	14	26	22
875		1,2	1,2	33	11		25	19	22
878	5.10	1,3	1,2	22	4	18	26	18	22
879	5.07	1,1	1,1	33	5	1	37	7	22
881	4.87	1,1	2,2	40		2	6	36	22
882	5.20	1,3	1,1	13	9	22	44		22
885	5.10	1,1	1,1	39	5		36	8	22
887	5.07	1,3	1,1	16	6	23	40	4	22
888	5.03	1,2	1,1	21	20	1	31	11	22
890	4.97	1,1	1,2	40	2	2	21	23	22
892	5.03	1,1	2,2	32	5	5	16	28	22
895	5.00	1,1	2,2	40	2		9	33	22
900	5.17	1,3	1,2	20	6	18	25	19	22
901	5.23	2,3	1,1	3	19	22	42	2	22
904	5.10	1,2	1,2	34	6	4	27	17	22

Fecha No. muestra	Tiempo cédula	Genotipo de		Frecuencias alélicas						No. indiv.
		MDH	HK	MDH 1	MDH 2	MDH 3	HK 1	HK 2		
Abz. 91										
907	5.23	1,3	1,1	24	4	16	32	12	22	
908	5.13	1,2	1,2	31	7	6	30	14	22	
913	5.30	2,3	1,1	6	8	24	37	1	19	
915	5.27	2,3	1,1	12	13	13	38		19	
918	5.15	2,3	1,2	11	22	11	30	14	22	
920	5.10	1,2	1,1	11	20	1	30	8	19	
921	5.00	1,2	1,2	39	2	1	25	17	21	
922	5.30	2,3	1,1	1	19	24	44		22	
923	4.93	1,1	1,1	42		2	36	8	22	
924	5.37	2,2	1,1		35	1	36		16	
925		1,3	2,2	31		11	13	29	22	
929	5.10	1,2	1,2	29	13	2	30	14	22	
930		2,3	1,1	3	25	10	38		19	
931	5.30	2,3	1,1	7	14	23	44		22	
932	4.93	1,1	1,2	35	6	2	16	28	22	
933		1,1	1,2	44			35	9	22	
934	5.13	1,2	1,1	22	18	4	34	10	22	
935	5.37	1,2	1,1	20	15	7	42		22	
936	5.00	1,1	1,2	39	4	1	25	19	22	
937	5.30	1,1	2,2	38	1	3	18	24	22	
938	5.27	2,3	1,1	1	17	26	44		22	
48 Enjambres	Promedio	5.2		1123	455	465	1468	588	total 1036	
				54%	22.20%	23.30%	71.10%	28.80%	100%	
				0.544	0.222	0.233	0.711	0.288	1	
			Frecuencias alélicas de rasgos	0.520	0.260	0.220	0.670	0.330		

Fecha No. muestra	Temperatura celshis	Genotipo de MDH	Rasas HK	Frecuencias alélicas					No. indiv.
				MDH 1	MDH 2	MDH 3	HK 1	HK 2	
Mjo. 91									
941		2,3	1,1	1	22	13	36		22
942		1,1	1,2	38		4	19	23	22
943		1,1	2,2	33	3	0	14	22	18
944	4.95	1,1	1,1	39	5		28	18	23
945		1,3	1,1	16	1	25	31	11	22
946	4.97	1,1	1,1	42	2		42	2	22
947	4.90	1,2	1,1	14	17	9	34	6	22
948	4.97	1,1	2,2	41	1	2	10	34	22
949	4.90	1,1	1,2	43	1		23	21	22
950	5.00	1,3	1,2	28	4	12	15	29	22
951		1,1	1,1	38		4	25	15	22
952		1,2	2,2	30	13	1	11	33	22
953	4.87	1,1	2,2	36	6		11	31	21
954	5.40	2,3	1,1	11	18	15	44		22
955	4.90	1,2	1,1	26	15	3	36	8	22
956	5.00	1,3	1,2	25	4	15	27	17	22
957	5.10	2,3	1,1	8	16	20	37	7	22
958	4.87	1,1	1,2	42	2		25	19	22
959	5.23	1,1	1,2	38	2	4	30	14	22
960	5.03	1,3	1,2	32	2	10	24	20	22
20 ensayos	Promedio	4.99		581	134	137	522	330	total 414
				70%	14%	16%	61%	39%	100%
				0.700	0.140	0.160	0.610	0.390	1
				*Frecuencias alélicas de rasas	0.680	0.150	0.180	0.625	0.375

Fechas	Tamaño	Genotipo de		Reinas	Frecuencias alélicas				No. indiv.	
		colónia	MDH		HK	MDH 1	MDH 2	MDH 3		HK 1
Jun. 91										
982		1,3	1,1	25	7	16	48		22	
983		1,2	1,1	34	11		47	1	22	
984		1,2	1,1	23	16	7	42	4	22	
985		1,3	1,1	33		15	41	7	22	
4 enjambres				115	34	38	168	12	total 98	
				65%	17%	18%	94%	6%	100%	
				0.65	0.17	0.18	0.94	0.06	1	
		*Frecuencias alélicas de reinas			0.500	0.250	0.250	1.000	0.000	
Fechas	Tamaño	Genotipo de		Reinas	Frecuencias alélicas				No. indiv.	
No. muestra	colónia	MDH	HK		MDH 1	MDH 2	MDH 3	HK 1		HK 2
Jul. 91										
987		1,3	1,1	33	5	10	39	9	24	
990		1,1	1,1	45	3		35	13	24	
992		1,2	1,2	36	12		30	18	24	
995		1,3	1,2	21	13	14	37	11	24	
997		1,2	2,2	30	18		7	39	24	
999		1,1	1,2	45	3		24	24	24	
1503		1,1	1,2	39	5		31	17	24	
1508		1,1	1,2	47		1	27	21	24	
1506		1,1	1,2	44	3	1	31	17	24	
1510		1,1	1,1	39	9		37	11	24	
1512		2,3	1,1	9	21	18	41	5	24	
1514		1,2	2,2	34	14		18	30	24	
1516		1,1	1,2	43	5		31	17	24	
1518		1,1	1,1	42		6	36	12	24	
1520		2,3	1,1	2	29	17	48		24	
1524		1,1	1,1	46	2		40	8	24	

Fecha No. muestra	Tamaño celdilla	Genotipo de		Frecuencias alélicas						No. indiv.
		MDH	HK	MDH 1	MDH 2	MDH 3	HK 1	HK 2		
Jul. 91										
1526		3,3	1,1	11	11	24	41	7	24	
1528		1,1	1,1	44	2		39	9	24	
1530		1,1	1,2	44	1	1	21	27	24	
1532		1,3	1,2	23	6	19	33	15	24	
1538		1,1	1,2	35	2	7	36	12	24	
1540		1,2	1,1	33	9	6	43	5	24	
1543		2,2	1,1	24	24		38	10	24	
1548		1,1	1,2	37	11		30	18	24	
1550		1,1	1,1	46		2	35	13	24	
1560		2,3	1,1	23	20	15	46	2	24	
1604		1,2	1,1	27	20	1	39	9	24	
1571		1,2	1,2	25	17	6	40	8	24	
1578		1,1	1,2	40	7	1	22	26	24	
1580		1,1	1,2	46		2	23	25	24	
1582		1,1	1,1	47	1		37	11	24	
1585		1,2	1,1	34	13	1	36	12	24	
1587		1,1	1,2	45	1		30	18	24	
1590		1,3	1,1	31	2	15	42	6	24	
1593		1,1	1,2	39	2	7	25	23	24	
1595		1,1	1,2	38	4	6	29	19	24	
1599		1,1	1,1	28	13	7	45	3	24	
1601		1,1	1,2	48			43	5	24	
1607		1,1	1,2	39	8	1	37	11	24	
28 ejemplares				1362	316	188	1510	546	total 936	
				72.70%	17.00%	10%	75.50%	24.50%	100%	
				0.727	0.17	0.1	0.755	0.245	1	
			Frecuencias alélicas de reinos	0.730	0.150	0.120	0.710	0.290		

Fecha	Tamaño colonia	Genotipo de MDH	Reinas HK	Frecuencias alélicas					No. indiv.
				MDH 1	MDH 2	MDH 3	HK 1	HK 2	
Nov-91									
1738	5.16	2,3	1,1	14	22	12	37	11	24
1801	5.16	1,1	1,2	36	4	0	22	18	20
1802	4.83	1,1	1,2	41	2	1	28	16	24
1803	5.03	1,2	1,1	32	12	0	35	9	24
1804	5.16	2,3	1,1	15	15	14	39	5	24
1805	5.2	1,1	2,2	43	1	0	11	33	24
1806	5	1,1	1,2	36	8	0	18	26	24
1807	5.3	1,3	1,2	19	8	17	24	20	24
1808	5.16	1,2	1,1	29	15	0	30	14	24
1809	5.2	1,1	2,2	39	4	1	11	33	24
1812	5.26	1,1	1,1	38	10	0	37	11	24
1813	4.86	1,2	1,1	27	9	6	38	4	21
1814	4.9	1,1	1,2	37	7	0	16	28	22
1817	4.93	1,1	2,2	37	1	2	8	32	20
1818	0	1,3	1,2	38	11	23	43	29	36
1819	4.83	1,2	1,2	30	10	8	25	23	24
18 enjambres	Promedio	5.06		511	139	84	422	312	total 383
				72%	19%	9%	60%	40%	100%
				0.720	0.190	0.090	0.600	0.400	1
			*Frecuencias alélicas de reinas	0.690	0.180	0.130	0.590	0.410	

Fecha No. muestra	Tamaño colonia	Genotipo de		Frecuencias alélicas						No. indiv.
		MDH	HK	MDH 1	MDH 2	MDH 3	HK 1	HK 2		
Dic-91										
1821	4.86	1,2	1,1	18	6	0	18	6	12	
1822	4.86	1,1	1,2	47	1	0	30	18	24	
1823	4.8	1,3	1,1	15	0	9	18	6	12	
1824	5	1,1	1,2	21	2	1	16	8	12	
1825	4.96	1,1	1,2	39	1	8	23	25	24	
1827	4.9	1,2	1,2	14	10	0	15	9	12	
1834	5.06	1,2	1,2	13	10	1	13	11	12	
1837	4.96	1,3	1,1	14	0	10	19	5	12	
1842	4.93	1,2	1,2	24	23	1	30	18	24	
1844	5.06	1,3	1,2	37	0	11	25	23	24	
1846	4.83	1,1	1,2	41	2	3	27	19	23	
1890	4.86	1,1	1,1	17	5	0	22	0	11	
1892	4.9	1,2	1,1	15	27	6	47	1	24	
1893	4.86	1,2	1,1	17	7	0	21	3	12	
14enjambres										
Promedio	4.89			332	94	77	324	152	total 226	
				67%	19%	13%	65%	35%	100%	
228 enjambres total				0.670	0.190	0.130	0.650	0.350	1	
			Frecuencias alélicas de reinas	0.680	0.210	0.110	0.710	0.290		

Tabla 2. Frecuencias alélicas de enjambres colectados en la zona de Linares, N.L. de 1990 a 1991.

Lugares y Enjambres	Frecuencias alélicas						No. indiv.	No. enjambres
	MDH 1	MDH 2	MDH 3	HK 1	HK 2			
Colmenas								
Linares Nov-90	0.180	0.400	0.420	1.000	0.000	697	32	
Nov-90	0.080	0.360	0.560	1.000	0.000	89	4	
Dic-90	0.450	0.420	0.120	0.760	0.230	66	3	
Ene-91	0.629	0.144	0.227	0.674	0.326	132	6	
Febrero-91	0.731	0.209	0.680	0.666	0.333	132	6	
Marzo-91	0.560	0.242	0.195	0.700	0.299	1707	77	
Abril-91	0.544	0.222	0.233	0.711	0.288	1036	47	
Mayo-91	0.700	0.140	0.160	0.610	0.390	414	20	
Junio-91	0.690	0.170	0.180	0.940	0.060	88	4	
Julio-91	0.727	0.170	0.100	0.755	0.245	936	39	
Nov-91	0.720	0.190	0.090	0.600	0.400	379	16	
Dic-91	0.670	0.190	0.130	0.650	0.350	226	15	

Gráfica 1. Frecuencias alélicas de enjambres colectados en la zona de Linares, N.L.

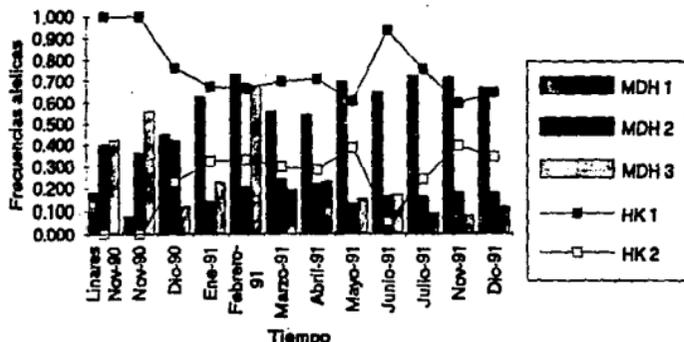


Tabla 3. Frecuencias alélicas de enjambres colectados en la zona de Linares, N.L. de 1930 a 1931, Brasil, Africa, Costa Rica y Cd. Victoria, Tamaulipas, 1931-1932.

Lugares y Enjambres	Lugares y fechas	Frecuencias alélicas					No. indiv.	No. enjambres
		MDH 1	MDH 2	MDH 3	HK 1	HK 2		
Colmanas	Linares Nov-30	0.180	0.400	0.420	1.000	0.000	637	32
Enjambres	Nov-90	0.080	0.360	0.560	1.000	0.000	89	4
	Dic-90	0.450	0.420	0.120	0.760	0.230	66	3
	Ene-91	0.629	0.144	0.227	0.674	0.326	132	6
	Febrero-91	0.731	0.209	0.680	0.666	0.333	132	6
	Marzo-91	0.560	0.242	0.195	0.700	0.299	1707	77
	Abril-91	0.544	0.222	0.233	0.711	0.288	1036	47
	Mayo-91	0.700	0.140	0.160	0.610	0.390	414	20
	Junio-91	0.650	0.170	0.180	0.940	0.060	88	4
	Julio-91	0.727	0.170	0.100	0.795	0.245	936	39
	Nov-91	0.720	0.190	0.090	0.600	0.430	379	16
	Dic-91	0.670	0.190	0.130	0.650	0.350	226	15
	Cd. Vic. do-91	0.623	0.2526	0.1241	0.6643	0.3354	1142	
	Costa Rica-91	0.860	0.100	0.040	0.550	0.450	684	
	Brasil-91	0.810	0.150	0.040	0.460	0.540	330	
	Linares-92	0.725	0.173	0.089	0.574	0.428	479	
	Cd. Vic. do-92	0.7297	0.1822	0.098	0.585	0.415	1252	
Africa-92	0.980	0.010	0.010	0.510	0.490	916		

55

Gráfica 2. Frecuencias alélicas de MDH y HK

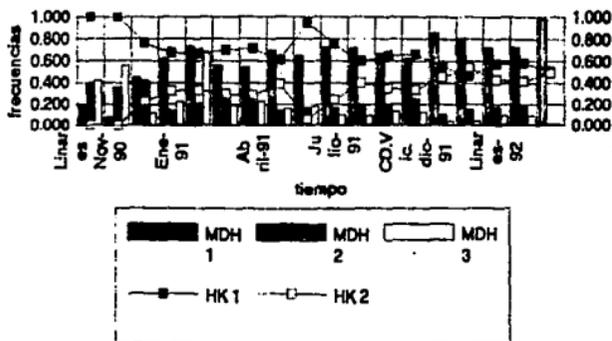


Tabla 4. Tamaño promedio de celdillas de enjambres colectados en Linares, N. L.

Nov-90	Dic-90	Ene-91	Feb. 91	Mzo. 91	Abr. 91	Myo. 91	Nov.91	Dic.91
5.3	5.16	5.10	4.99	5.13	5.20	4.97	5.06	4.89

Gráfica 3. Tamaño promedio de celdillas de enjambres colectados en Linares, N. L.

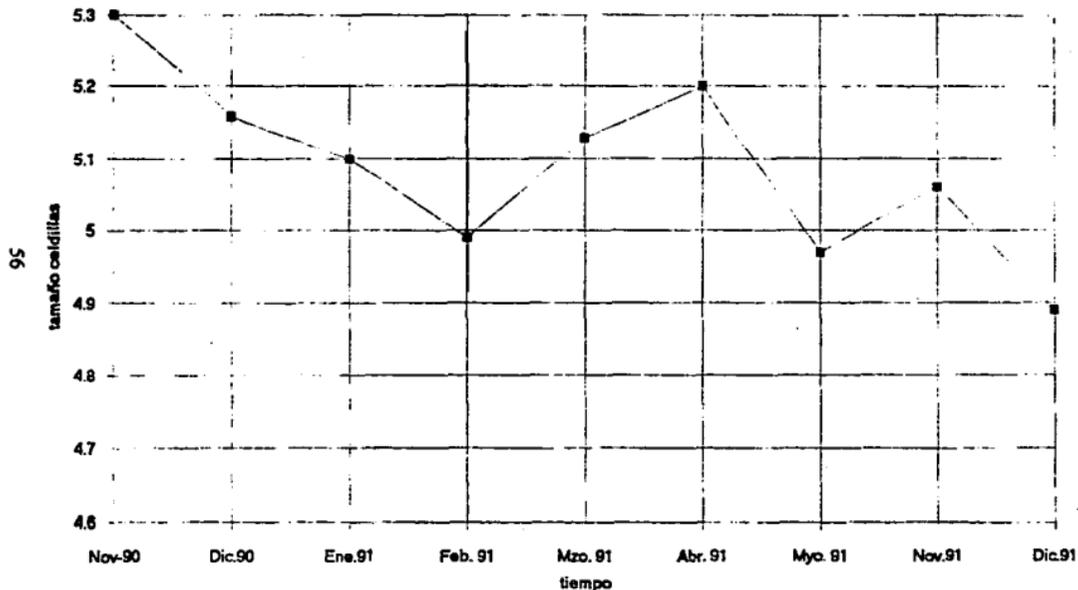
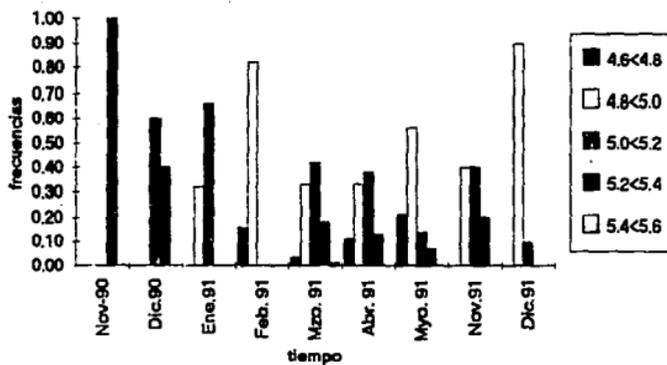


Tabla 5. Frecuencias relativas del tamaño de las celdillas.

Rango	Nov-90	Dic-90	Ene-91	Feb. 91	Mzo. 91	Abr. 91	Myo. 91	Nov.91	Dic.91
4.6<4.8	0.00	0.00	0.00	0.16	0.09	0.11	0.21	0.00	0.00
4.8<5.0	0.00	0.00	0.32	0.82	0.33	0.33	0.56	0.40	0.90
5.0<5.2	0.00	0.60	0.66	0.00	0.42	0.38	0.14	0.40	0.10
5.2<5.4	1.00	0.40	0.00	0.00	0.18	0.13	0.07	0.20	0.00
5.4<5.6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00

57

Gráfica 4. Frecuencias relativas de celdillas



## 6. DISCUSIÓN

Se utilizó un análisis electroforético, en el que las enzimas malato-deshidrogenasa MDH y hexoquinasa HK fueron utilizadas como marcadores genéticos para la clasificación de las poblaciones de abejas *Apis mellifera* en el área de Linares, N. L. Estas enzimas presentan polimorfismo en las poblaciones de abejas europeas y africanas y pueden identificar los genotipos de la reina y de las obreras hasta con un 99% de confiabilidad (Del Lama, 1988; Lobo *et al.*, 1989).

La alta tendencia a enjambrear en las abejas africanas (mecanismo de reproducción de las abejas *Apis*) produce enjambres primarios y secundarios, lo cual ocurre hasta una vez cada dos meses (Fletcher, 1991), mientras que en las abejas europeas solo ocurre una sola vez por año. Este mecanismo nos da una alta densidad poblacional de las abejas africanizadas en las áreas colonizadas por éstas, la que, combinada con la ventaja de supervivencia, de la cual gozan estas abejas en los medios tropicales, les permite predominar sobre los híbridos o sobre las abejas con rasgos europeos (Rinderer *et al.*, 1994).

Otro mecanismo de adaptación de las abejas africanas consiste en poder viajar más de 40 Km. por día para encontrar un sitio de anidación (Taylor, 1985), en comparación con las abejas europeas, que solo viajan de 400 a 1000 m. por día para seleccionar su sitio de anidación (Page *et al.*, 1991).

Las abejas obreras africanas pueden llevar consigo poco más de su peso en miel para hacer un vuelo de 90 Km. sin parar

(Winston, 1992), lo que da como resultado una gran dispersión de las colonias africanas y una mejor adaptación al medio dentro de la zona subtropical (Taylor 1977, Otis 1982).

La elevada tasa de evasión (mecanismo defensivo que se da por motivos físicos, como climas impredecibles que influyen sobre recursos como la floración, o factores biológicos como depredadores) (Fletcher, 1992), es una estrategia no reproductiva en la cual las colonias abandonan el nido y se desplazan a otros sitios (Rinderer *et al.*, 1991, 1994).

Según ideas desarrolladas por la SARH y el USDA, las abejas africanizadas del frente de avance, a través de su paso por América Latina, entran en contacto con las poblaciones locales de abejas *Apis m. ligustica* y se hibridizan, formándose una población con características de ambas poblaciones. Estas características perdurarían a través del tiempo, sin embargo en los híbridos no lo hacen. Al parecer hay una selección del medio ambiente muy fuerte en contra de los híbridos y los genotipos puros, ya sea africanos o europeos, seleccionándose así abejas con genotipos aptos para el medio, dependiendo del clima, como lo describe Rinderer, 1994.

En las zonas de híbridos que se forman al sur de Argentina se encuentran enjambres con características híbridas durante el año, pero cuando comienza el invierno, estos enjambres con caracteres africanos desaparecen y quedan abejas con características europeas (Rinderer *et al.* 1994). Esto puede deberse a una baja tolerancia al frío por la baja capacidad a termoregular y por carecer de un buen mecanismo de congregación.

Este es el mecanismo que las abejas europeas utilizan para termo regulación dentro del nido durante el invierno (Seeley, 1985).

Al igual que en el trabajo de Rinderer, el descubrimiento hecho por Hall y Muralidharan en 1990, muestra que los híbridos entre *scutellata* y europeas no perduran en el tiempo y son sustituidos esencialmente por abejas con características de *scutellata*, lo cual se manifiesta en las zonas tropicales o subtropicales. Por otro lado se considera a los apiarios como demos, que son pequeñas unidades poblacionales o poblaciones semi-aisladas (Krebs, 1985). Estos pequeños demos con caracteres europeos no logran una adaptación al medio tropical (Seeley, 1985), por lo tanto no proliferan sus poblaciones silvestres. Estos demos infieren genéticamente en las poblaciones de abejas que llegaron a la zona de Linares N.L., aunque mínimamente, lo que se refleja en las frecuencias alélicas y en los tamaños de las celdillas (tablas 1, 2 y 3 y gráficas 1 y 2). Debido al tamaño y a la migración de las poblaciones africanas, estas no llegan a un equilibrio por la entrada de genes, por lo que los efectos del flujo génico se vuelven más significativos en poblaciones pequeñas como son los demos (Futuyma, 1987) y que combinados con los efectos de la selección a favor de los alelos MDH 1 y HK 2, los cuales están mejor adaptados para las regiones tropicales (Rinderer 1991, 1994), dan como resultado el reemplazo de los alelos MDH 2 y 3 y HK 1, típicos de las poblaciones de Europa del Oeste y del Sur (Badino *et al.*, 1982). Esto resulta en una tendencia a la casi desaparición de ellos, o dicho en otras

palabras, a la desaparición de las poblaciones de abejas europeas

El apareamiento de reinas europeas con zánganos africanos muestra mecanismos de apareamiento completamente panmíticos (Michener 1975). lo que implica un flujo génico en los dos sentidos, ya que estas dos poblaciones se pueden considerar como subpoblaciones o subespecies por compartir un "pool" genético (Dobzhansky, 1950). pero como las abejas africanas son mayoría, sus frecuencias alélicas se incrementan cada vez mas y desplazan a las abejas europeas por mayoría numérica en las regiones tropicales.

Debido a todas estas condiciones fisico-biológicas, un gran número de enjambres silvestres "africanos o africanizados" de la especie *Apis mellifera*, se movieron y se establecieron en su dispersión dentro de la zona de Linares, N.L. de 1990 a 1991 (tablas 1, 2 y 3 y gráficas 1 y 2).

Después de la invasión de enjambres con características africanas que debieran ser puramente africanos debido a las características de dispersión y a los aislamientos de preapareamiento (Taylor, 1985), este frente en general parece ser africano por sus frecuencias alélicas, pero si se estudia individualmente cada uno de los enjambres en el mes de diciembre de 1990, encontramos individuos híbridos que no deberían estar en este frente (tablas 1. ), ya que presentan, según Hall, un desfaseamiento en las interacciones de las enzimas metabólicas. Estas enzimas son codificadas en las mitocondrias y en el citoplasma y pueden causar una mala coordinación para la

regulación de las funciones a nivel molecular, ya que unas fueron codificadas para un metabolismo alto y las otras para un metabolismo bajo, lo cual puede contribuir a una de las posibles desventajas en los híbridos (Hall y Muralidharan, 1988; Hall, 1991). Pero los híbridos encontrados en el frente de avance de las abejas africanizadas en Linares en diciembre de 1990 muestran, que de existir desventajas, estas no se presentan en la dispersión.

La zona de Linares se muestreó por primera vez en noviembre de 1990 y no se encontraron abejas africanas, pero en diciembre de 1990 aparecieron los primeros enjambres africanos, estos enjambres fueron colectados en el invierno, esta es probablemente la razón por la que las abejas mostraron morfometría europea, que se reflejó en un tamaño mayor de las celdillas, pero los genotipos eran híbridos o africanizados en baja proporción. Los caracteres europeos fueron desapareciendo conforme la temperatura promedio fue aumentando y todo indica que hay una selección a favor de los genotipos adaptados para el medio tropical como son MDH 1.1 y HK 1.2, eliminando en gran proporción a los otros genotipos supuestamente adaptados para condiciones templadas con climas más marcados (Coelho, 1988, Rinderer et al 1994) (tablas 1 a 5 y gráficas 1 a 4).

En el mes de marzo de 1991 se aprecia una población con características mezcladas aparentemente, pero si analizamos los enjambres con las reinas que presentan los genotipos originales de la población local antes de la llegada de las abejas

africanas. como son MDH 3.3, 2.3 y HK 1.1, nos daremos cuenta que el flujo génico entre la población local y la población que está llegando (con MDH 1 1 Y HK 1.2) es muy pobre. En realidad se trata de dos poblaciones que empiezan a interactuar y la evidencia del flujo génico entre estas poblaciones es la presencia del alelo HK 2 en la progenie de las reinas locales, las cuales se están apareando con zánganos con características africanas (tablas 1. ).

La abundancia de enjambres fue en aumento conforme aumentó la temperatura, pero disminuyó en el mes de junio de 1991 debido a que en mayo la precipitación media fue de 2.5 mm., haciendo escasos los recursos del medio. Un factor climático determinante en la evolución de las abejas es la lluvia, ya que determina la floración. Una vez que las lluvias han aportado la humedad necesaria al medio para la floración, hay abundancia de recursos (Mondragon, 1989). En el mes de junio hubo escasez de recursos debido a las pocas lluvias en mayo (climograma de la figura 8) y solo se colectaron 4 enjambres con características híbridas, estos enjambres posiblemente tuvieron capacidad para dispersarse en estas condiciones (tablas 1, 2 y 3 y gráficas 1 y 2).

En el mes de noviembre de 1991, hay reinas con genotipos MDH 2.3 y HK 1.1, y el alelo HK 2 se presenta en toda la progenie de los enjambres capturados. Esto quiere decir que ya hay un flujo génico entre las dos poblaciones y que cada vez hay una mayor influencia de los zánganos con características africanas sobre las poblaciones locales de abejas europeas (tablas 1, 2 y 3 y gráficas 1 y 2).

Las pruebas de ji-cuadrada para los equilibrios de Hardy-Weinberg muestran que la población está fuera del equilibrio en los meses de enero y abril de 1991. ya que se observa que P es menor que 0.05 (Tabla 6.).

Tabla 6. Variabilidad genética de 2 loci de todas las colectas.

Población	Tamaño medio de la muestra por locus	Número medio de alelos por locus	Porcentaje de polimorfismo por loci*	Heterocigocidad media Conteo directo	H-W esperado
1. NOVIEMBRE	4.0 (.0)	1.5 (.5)	50.0	.250 (.250)	.214 (.214)
2. DICIEMBRE	3.0 (.0)	2.0 (.0)	100.0	.167 (.167)	.433 (.100)
3. ENERO	6.0 (.0)	2.5 (.5)	100.0	.333 (.167)	.424 (.015)
4. FEBRERO	6.0 (.0)	2.0 (.0)	100.0	.333 (.000)	.394 (.091)
5. MARZO	78.0 (.0)	2.5 (.5)	100.0	.442 (.043)	.525 (.058)
6. ABRIL	48.0 (.0)	2.5 (.5)	100.0	.500 (.104)	.531 (.089)
7. MAYO	20.0 (.0)	2.5 (.5)	100.0	.425 (.075)	.492 (.012)
8. JUNIO	4.0 (.0)	2.0 (1.0)	50.0	.500 (.500)	.357 (.357)
9. JULIO	39.0 (.0)	2.5 (.5)	100.0	.423 (.064)	.428 (.007)
10. NOVIEMBRE1	20.0 (.0)	2.5 (.5)	100.0	.450 (.050)	.484 (.008)
11. DICIEMBRE1	10.0 (.0)	2.5 (.5)	100.0	.650 (.050)	.487 (.045)

\* Un locus es considerado polimórfico si mas de un alelo es detectado.

Las pruebas de similitud y distancia genética de Nei (1978) muestran de manera general que las poblaciones temporales son genéticamente muy similares, a excepción del mes de noviembre de 1990, con similitudes menores que 0.513 y distancias génicas mayores que 0.129. Todos los demás son casi idénticos (tabla 7), debido a que noviembre de 1990 es el mes en el cual solo hay abejas europeas.

Tabla 7. Matriz de similitud genética y coeficientes de distancia.

Colecta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1 NOVIEMBRE	*****	.687	.666	.513	.681	.751	.628	.879	.619	.579	.659
2 DICIEMBRE	.376	*****	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
3 ENERO	.407	.000	*****	1.000	1.000	.999	1.000	.976	1.000	1.000	1.000
4 FEBRERO	.667	.000	.000	*****	.990	.970	1.000	.901	1.000	1.000	1.000
5 MARZO	.384	.000	.000	.010	*****	1.000	1.000	.930	.989	1.000	1.000
6 ABRIL	.287	.000	.001	.030	.000	*****	.997	.963	.983	.988	1.000
7 MAYO	.465	.000	.000	.000	.000	.003	*****	.914	1.000	1.000	1.000
8 JUNIO	.129	.000	.024	.104	.073	.038	.090	*****	.938	.890	.968
9 JULIO	.480	.000	.000	.000	.011	.017	.000	.064	*****	1.000	1.000
10 NOVIEMBRE1	.546	.000	.000	.000	.000	.012	.000	.117	.000	*****	1.000
11 DICIEMBRE1	.416	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.032	.000	.000	*****

Por debajo de la diagonal: Distancias genéticas de Nei (1978)  
 Por encima de la diagonal: Identidad genética de Nei (1978)

- 0 - Si las poblaciones no comparten ningún alelo  
 1 - Si sus frecuencias alélicas son idénticas

En el dendrograma de similitud genética (figura 9), la colecta de noviembre de 1990 se presentó como la colecta más diferenciada genéticamente, ya que este mes es el mes en el cual no hay abejas africanas, pero en todos los demás meses su presencia es muy fuerte.

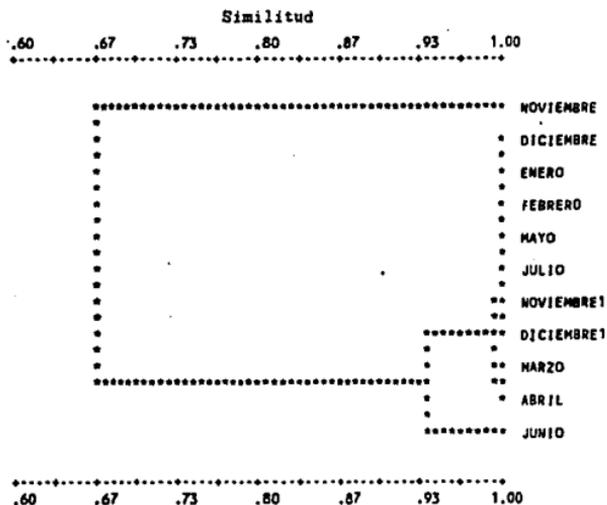


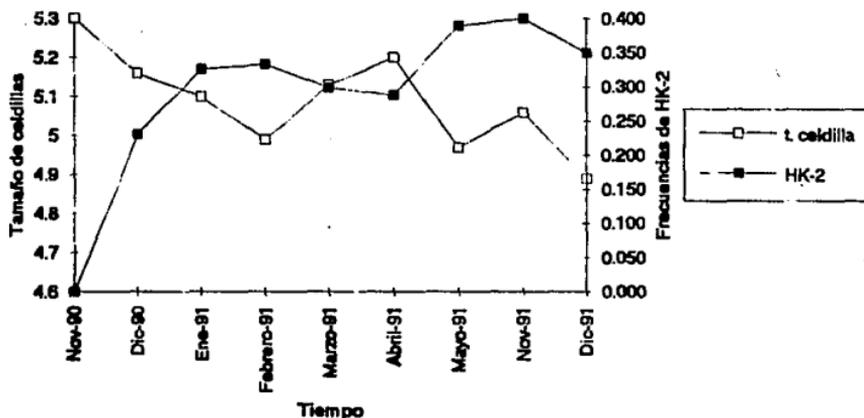
Figura 9. Dendrograma de similitud genética

La comparación de las frecuencias alélicas de la población de abejas de Linares N.L. en noviembre de 1990 con las diferentes frecuencias alélicas de las poblaciones de Linares N.L. en noviembre de 1992, y con las de Brasil en 1991, Costa Rica en 1991, África en 1992 y una localidad vecina, Ciudad Victoria, Tamaulipas en 1991 y 1992, nos ilustra cómo se van dando los cambios en las frecuencias alélicas y su tendencia hacia la similitud con las poblaciones de Sud América y África (Tabla 3. y gráfica 2.).

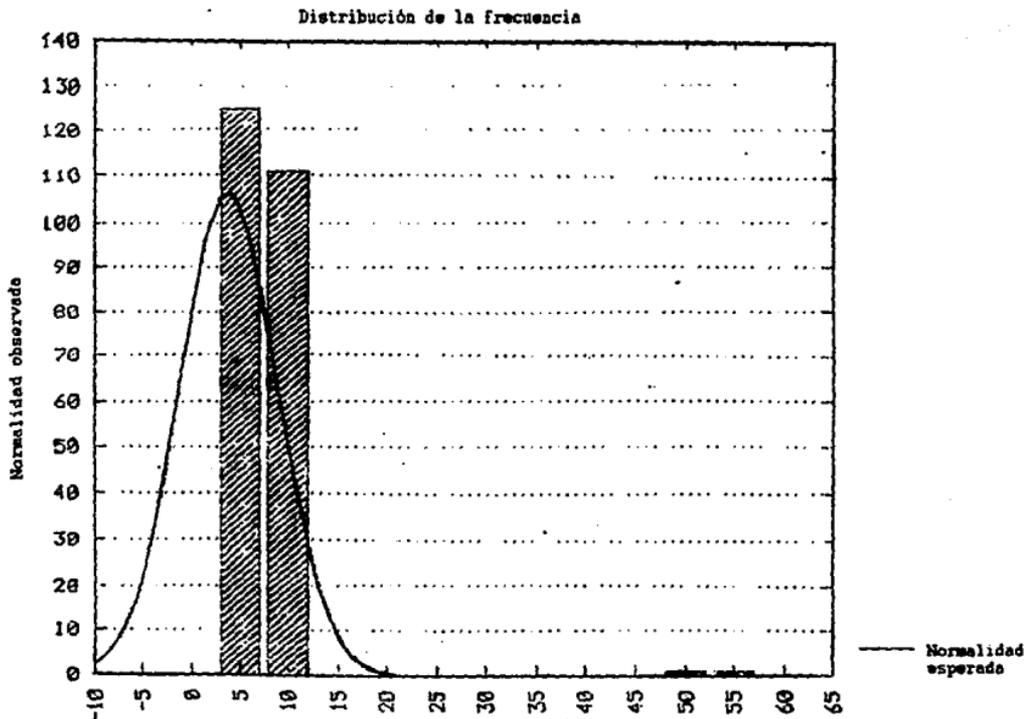
Enjambres africanos o africanizados fueron colectados casi todos los meses y las frecuencias génicas y alélicas de éstos fueron en aumento, aunque existía una fluctuación de todos los rasgos de estos enjambres que mostraron ser muy variables (Taylor et al. 1991) (tablas 1, 2 y 3 y gráficas 1 y 2). Esto indica que en general las frecuencias alélicas de las abejas europeas y los tamaños de las celdillas disminuyen, pero si tomamos los enjambres uno a uno, la relación es incongruente, por que no se mantiene un patrón que pudiera ser utilizado como método discriminativo entre abejas europeas y africanas con respecto a las celdillas (tablas 1, 2 y 3 y gráficas 4, 5 y 6). Esto se pudo observar ya que al comparar los genotipos con el tamaño de las celdillas (que resultaron ser muy grandes), no hubo relación alguna, es decir, que son enjambres con genotipos africanos, pero con caracteres europeos (abejas muy grandes).

En el análisis las frecuencias alélicas fueron correlacionadas con los tamaños de las celdillas de cada uno de los enjambres para aproximarlos con una distribución normal, a través del programa SPSS.PC. La gráfica de distribución presentó un sesgo y la correlación fue de 0.006, lo cual nos dice la poca relación que existe entre los tamaños de las celdillas y las frecuencias alélicas (gráficas 5 y 6).

Gráfica 5. Relación del tamaño de celdillas y las frecuencias génicas de HK-2



Gráfica 6. Aproximación a una distribución normal resultante del análisis de las frecuencias alélicas con los tamaños de las celdillas.



## 7. CONCLUSIONES

La convergencia en espacio y tiempo de las dos subespecies de abejas *Apis mellifera* trae como consecuencia la selección en contra de las características europeas (subespecies *A. m. mellifera*, *ibérica*, *ligustica carnica* y *caucásica*) en regiones tropicales y subtropicales como lo es Linares, N.L.

Las abejas europeas tienen una tasa metabólica menor a las abejas africanas o africanizadas. La selección es a favor de las características africanas, las cuales tienen una mejor adaptación al medio tropical o subtropical y una tasa metabólica más elevada (Harrison & Hall 1993). Por todo esto las abejas europeas no subsistirían en el medio tropical si no fuera por la asistencia del hombre (Winston 1992). Sucede lo contrario en las regiones templadas: cuando comienza el invierno los enjambres con caracteres africanos desaparecen y quedan abejas con características europeas (Rinderer et al 1994).

Las abejas europeas han desaparecido casi totalmente de las regiones tropicales en Sudamérica (Taylor 1985) y se ha formado un nuevo ecotipo o subespecie de abejas que combina alelos de las abejas europeas y africanas (abejas neotropicales) (Winston 1992). Una de las nuevas características en el continente Americano es el de seleccionar larvas un poco más desarrolladas para producir sus reinas, esta nueva estrategia es para que el tiempo sin cría no sea tan prolongado y la población dentro de la colonia se recupere lo más pronto posible de la falta de reina (Winston 1991).

Los alelos europeos no desaparecen totalmente, probablemente por que estas dos subespecies convergen en América que no es su hábitat natural. Las abejas africanas tienen una superioridad en el ambiente tropical y probablemente las abejas que se generan en este fenómeno biológico adoptan algunas características europeas que adquieren en el proceso de hibridación que les proporcionan ventajas adaptativas para su dispersión en el nuevo medio, pero la mayoría de sus caracteres son africanos, como se ve en las poblaciones de Linares, N.L.

El proceso de africanización lleva 37 años en las poblaciones de abejas de Brasil y estas poblaciones conservan los alelos europeos MDH 2 y 3 (tabla 3 y gráfica 2), esto se debe probablemente a la adaptación al medio ambiente. Los alelos MDH 2 y 3 serían casi nulos debido a que estos son considerados raros dentro de las poblaciones africanas y a las presiones de selección del medio ambiente tropical en contra de ellos, por lo tanto se da la desaparición de los genotipos europeos y solo se conservan estos alelos. Al ritmo que se da el proceso de africanización en Linares, N.L., durante el primer año se esperaría que los alelos europeos desaparecieran en uno o dos años pero estos se conservan en frecuencias muy bajas (tablas 1, 2 y 3 y gráficas 1 y 2 ).

El tamaño promedio de las celdillas no es un buen indicador del proceso de africanización. Si lo fuera, cabría esperar que a mayor frecuencia del alelo HK 2, que es el alelo que sirve como herramienta para determinar el proceso de africanización, el

tamaño correspondiente de las celdillas fuera cada vez menor. Aunque éste presenta una tendencia general a la baja, en casos particulares de enjambres es totalmente inadecuado como indicador, ya que en algunos enjambres europeos el tamaño de las celdillas está por debajo del promedio y en algunos enjambres africanos está muy por encima. Si se efectúa una comparación entre el tamaño promedio de las celdillas y la frecuencia del alelo HK 2, se encuentra que no están correlacionados. Aun cuando al principio del muestreo éstos muestran cierta correlación, al final de este estudio, cuando verdaderamente principia el flujo génico entre las dos poblaciones, se pierde esta correlación (gráfica 5). Si el tamaño promedio de las celdillas no depende de la frecuencia alélica de una manera bien determinada, no puede ser utilizado como método para cuantificar el proceso de africanización (tablas 4 y 5 y gráficas 3, 4 y 5).

## 8. BIBLIOGRAFÍA

- Badino, G., Celebrano, G. y Manino, A. 1982. Genetic variability of *Apis mellifera ligustica* Spin. in a marginal area of its geographical distribution. *Experientia*, 38: 540-541.
- Badino, G., Celebrano G., Manino A. 1983. Population structure and MDH-1 locus variation in *Apis mellifera ligustica*. *The Journal of Heredity*, 74: 443-446.
- Badino, G., Celebrano G., Manino A. 1985. Enzyme polymorphism in Sicilian honeybee. *Experientia* 41: 752-754.
- Braunstein, M. y Braunstein, S. 1993. Beekeeping in Argentina. *Am. Bee Journal*, 133 (9): 627-628.
- Calkins, Ch. F. 1974. Beekeeping in Yucatan: A study in historical-cultural zoogeography. Ph. D. thesis. University of Nebraska-Lincoln.
- Cavazos, P. T. y Molina, G. V. 1992. Registros Climatológicos de la Región Citrícola de Nuevo León. Boletín Técnico No. 1. Facultad de Ciencias Forestales. Linares, Nuevo León, México. 65p.
- Coelho, J. R. y Mitton, J. B. 1988. Oxygen consumption during hovering is associated with genetic variation of enzymes in honey-bees. *Functional Ecology*, 2: 141-146.
- Collins, A. M. 1980. A Model of Honeybee Defense Behaviour. *J. Apic. Res.* 19: 224-231.
- Contel, E. P. B., Mestriner, M. A. y Martins, E. 1977. Genetic controlled developmental expression of malate dehydrogenase in *Apis mellifera*. *Biochemical Genetics*, 15 (9-10): 859-876.
- Cornuet, J. M. 1979. The MDH system in honeybees of Guadalupe. *The Journal of Heredity*, 70: 223-224.
- Del Lama, M.A., Mestriner, M.A. y Paiva, J. C. A. 1985. EST-5 y PGM-1: New polymorphism in *Apis mellifera*. *Brazil. J. Genetics*, 8 (1): 17-27.
- Del Lama, M. A., Figueiredo, R. A., Soares, A. E. E. y Del Lama, S. N. 1988. Hexokinase polymorphism in *Apis mellifera* and its use for africanized honeybee identification. *Rev. Brazil. Genet.* 2 (2): 287-297.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. *Amer Sci.* 38: 209-221.

- Eguarte, L. E. 1986. Una guía para principiantes a la Genética de Poblaciones. *Ciencias*. Número Especial 1986. 30-38.
- Estrada E. A. y Marroquin J. S. 1988. Leguminosas de Nuevo Leon. I Synopsis de las especies de Linares. Reporte científico # 9. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León. 49p.
- Fierro, M. M., Moffet, J. O., Maki, D. L. y Andre, T. 1987. The africanized bees in Chiapas, Mexico. *Am. Bee Journal*. 127 (7): 517-527.
- Fletcher, D. J. C. 1991. Interdependence of Genetics and Ecology in a Solution to the African Bee Problem. en: The "African" Honey Bee. Spivak, M. et al., eds. Westview Press, Boulder, etc. 77-94.
- Free, J. B. 1977. The Social Organization of Honeybees. Edward Arnold Publ. London.
- Freeman, G. W., Wagg, C. A. y Shuler, J. T. 1992. A Survey of New Jersey Honey Bees to Determine the Presence of Proteins Specific to Africanized Honey Bees. *Am. Bee Journal*. 132: 542-543.
- Garcide, D. F. 1979. Similar allozyme polymorphism in honeybees *Apis mellifera* from different continents. *Experientia*. 36: 649-650.
- Gentile, M. M., y Mestriner, M. A. 1983. Esterase Isosymes of *Apis mellifera*: Substrate and Inhibition Characteristics, Developmental Ontogeny, and Electrophoretic Variability. *Biochemical Genetics*. 21. (9/10): 985-1001.
- Gentry, C. 1982. La Apicultura de Pequeña Escala. Peace Corps, Manual Series M-25. Washington, D. C.
- Hall, H. G. y Muralidharan. 1989. Evidence from mitochondrial DNA that African honey bees spread as continuous maternal lineages. *Nature*. 339. 211-213.
- Hall, H. G. 1991. Genetic Characterization of Honey Bees Through DNA Analysis. en: The "African" Honey Bee. Spivak, M. et al., eds. Westview Press, Boulder, etc. 77-94.
- Hagen, R.H., Smith, D.R., y Rissing, S. W., 1988. Genetic Relatedness among co-foundresses two desert ant species. *Veromessor pergandei* and *Acromyrmex versicolor* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 95: 191-201.
- Harrison J. F. y Hall, H. G. 1993. African-European honeybee hybrids have low nonintermediate metabolic capacities. *Nature*. 363. 258-260.

- Justin, O. S. y Steven, C. T. 1987. Swarm Traps for Survey and Control of Africanized Honey Bees. *Bull. Ent. Soc. Amer.* 33(3):155-158.
- Kerr, W. E. 1967. The history of the introduction of africanized bees to Brazil. *S. Afr. Bee Jour.* 39: 3-5.
- Krebs, C. J. 1985. Ecología. Segunda Edición. Harla. México. 753p.
- Labougle, J. M. y Zozaya, J. A. 1986. La apicultura en México. *Ciencia y Desarrollo.* 69: 17-36.
- Lobo, J. A., Del Lama, M. A. y Mestriner, M. A. 1989. Population differentiation and racial admixture in the africanized honeybee (*Apis mellifera* L.). *Evolution.* 43 (4): 794-802.
- Martins, E., Mestriner M.A. y Contel E. P. B.. 1976. Alcohol deshidrogenase polymorphism in *Apis mellifera*. *Biochemical Genetics.* 7 (3/4): 357-366.
- Mestriner, M.A. y Contel E. P. B. 1972. The P-3 and EST loci in the honeybee *Apis mellifera*. *Genetics.* 72: 733-738.
- Michener, CH. D. 1975. The Brazilian bee problem. *Ann. Review of Entomology.* 20: 399-416.
- Mondragón, L. 1989. Las razones evolutivas de las abejas africanas y europeas. *Ciencias.* Octubre 1989. No. 16. 6-13.
- Morse, R. A. y Hooper, T., eds. 1985. The Illustrated Encyclopedia of Beekeeping. E. P. Dutton, Inc. New York. 25-27, 330-334.
- Naile, F. 1976. Americas Master of Bee Culture: The Life of L. L. Langstroth. Cornell University Press, Ithaca, N. Y.
- Nei, M. 1972. Genetic Distance Between Populations. *The American Naturalist.* 106 (949): 283-292.
- Nunamaker, R. A., Wilson, W. T. y Haley B. E. 1984. Electrophoretic detection of Africanized honeybees (*Apis mellifera scutellata*) in Guatemala and Mexico based on Malate dehydrogenase allozyme patterns. *J. Kans. Entomol. Soc.* 54: 622-631.
- Nunamaker, R. A. y Wilson, W. T. 1981. Comparison of MDH allozyme patterns in the african honey bee (*Apis mellifera adansonii* L) and the africanized populations of Brazil. *J. Kans. Entomol. Soc.* 54: 704-710.

- Otis, G. W. 1982. Population biology of the africanized honey bee. en: P. Jaisson (ed.). Social insects in the tropics. Université Paris-Nord. 209-219.
- Page, R. E. 1989. Neotropical African bees. *Nature*. 339: 181-182.
- Pamilo, P., Varvio-Aho, S. y Pekkarinen, A. 1978. Low enzyme gene variability in Hymenoptera as a consequence of haplodiploidy. *Hereditas*. 88: 93-99. Lund, Sweden.
- Richardson, B. J., Baberstock, P. R. y Adams, M. 1986. Allozyme Electrophoresis. Academic Press, Sydney, etc.
- Rinderer T. E. y Silvester H. A. 1981. Identification of Africanized Bees. *Am. Bee Journal*. 121 (7): 512-516.
- Rinderer, T. E., Hellmich R. L., Danka R. G. y Cllins A. M. 1985. Male reproductive parasitism: a factor in the africanization of the european honey-bee population. *Science*. 228: 1119-1121.
- Rinderer, T. E. 1986. Africanized bees: The africanization process and potential range in the United States. Bulletin of the ESA. 222-227.
- Rinderer, T. E. y Hellmich II, R. L. 1991. The Processes of Africanization, en: The "African" Honey Bee. Spivak, M. et al., eds. Westview Press, Boulder, etc. 95-117.
- Rinderer, T. E., Oldroy, B. P. y Shepard, W. S. 1994. Dispersión de las abejas africanizadas. Investigación y Ciencia. 38-45.
- Ruttner, F. 1975. Races of bees in "The Hive and the Honey Bee". Dadant, Hamilton, III. 19-38.
- Seeley, T. D. 1985. Honeybee Ecology. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 201p.
- Slander, R. K. 1986. Variación genética en las poblaciones naturales. En Evolución Molecular. Omega. 21-46
- Sheppard W.S. y Berlocher S. H. 1985. New allozyme variability in Italian honey bees. *The Journal of Heredity*. 76: 45-48.
- Sheppard W.S. y Berlocher S. H. 1984. Enzyme polymorphism in in *Apis mellifera* from Norway. *J. Apic. Res.* 23: 64-69.
- Sheppard, W. S., Soares, A. E. E., De Jong, D., y Shimanuki, H. 1991. Hybrid status of honey bee populations near the historic origin of Africanization in Brazil. *Apidology*. 22: 643-652.

- Spivak, M. 1989. Identification and relative success of Africanized and European honey bees in Costa Rica. Ph. D. thesis. Univ. of Kansas, Lawrence, Kansas.
- Spivak, M. 1991. The Africanization process in Costa Rica. En: The "African" Honey Bee. Spivak, M. et al., eds. Westview Press, Boulder, etc. 137-155.
- Sylvester, H. A. 1976. Allozyme variation in honeybees (*Apis mellifera* L.). Ph. D. thesis. University of California, Davis, Calif.
- Sylvester, H. A. 1982. Electrophoretic identification of africanized honeybees. *Journal of Apicultural research* 21 (2): 93-97.
- Sylvester, H. A. 1982. Biochemical genetics. *In Bee Genetics And breeding*. Academic Press, Inc.
- Sylvester, H. A. 1986. Biochemical Genetics. En: Rinderer, T. E. (ed.). *Bee genetics and breeding*. Academic Press. 177-203.
- Taylor, O. R.: 1977. The past and possible future spread of africanized honeybees in the Americas. *Bee World*. 58: 19-30.
- Taylor, O. R. y Spivak, M. 1984. Climatic limits of tropical african honeybees in the Americas. *Bee World*. 65 (1): 38-47.
- Taylor, O. R. 1985. Spread of the africanized honey bee. *Bull. of the ESA*. 15-23.
- Taylor, O. R., Delgado, A. y Brizuela, F. 1991. (a). Identification of Neotropical African, Hybrid and European Honey Bees with the use of Allozymes. *Am. Bee Journal*. 131: 782-783.
- Taylor, O. R., Delgado, A. y Brizuela, F. 1991. (b). Rapid loss of European traits from feral neotropical African honey bee populations in Mexico. *Am. Bee Journal*. 131: 783-784.
- Taylor, O. R., Smith D. R. y Brown W. M. 1989. Neotropical africanized honey bees have african mitochondrial DNA. *Nature*. 339: 213-215.
- United States Department of Agriculture. Texas Africanized Honey Bee Management Plan. 1990.
- Villegas, G. 1972. Tipos de vegetación en los municipios de Linares y Hualahuises. Nuevo Leon; sus características, aprovechamiento y condiciones ecológicas en que se desarrollan. Tesis profesional inédita. Escuela de Agricultura de la Universidad de Guadalajara. 96p.

- Werth, CH. R. 1985. Implementing an isozyme laboratory at a field station. *Virginia J. of Sci.* 36 (1): 53-76.
- White, W. 1991. The bees from Rio Claro. *The New Yorker*, September 16, 1991. 36-60.
- Wilson, Edward O. 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts and London, England. 548p.
- Winston, M. L. 1987. *The Biology of the Honey Bee*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London, England. 281p.
- Winston, M. L. 1991. The Inside Story: Internal Colony Dynamics of African Bees, en: *The "African" Honey Bee*. Spivak, M. et al., eds. Westview Press, Boulder, etc. 201-212.
- Winston, M. L. 1992. *Killer Bees. The Africanized Honey Bee in the Americas*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 162p.
- Winston, M. L., Slessor, K. N., Rubink, W. L. y Villa, J. D. 1992. Enhanced Pheromone Lures to Attract Honey Bee Swarms. *Am. Bee Journal*. 132: 58-60.