

Colonización, impacto y control de las abejas melíferas africanizadas en México

Colonization, impact and control of Africanized honey bees in Mexico

Ernesto Guzmán-Novoa* Adriana Correa Benítez**
Laura G. Espinosa Montaño** Guadalupe Guzmán Novoa***

Abstract

This review article describes the colonization process and the replacement of European honey bee populations by Africanized bees, as well as the biological characteristics that have given Africanized bees advantages for their colonizing success, and a discussion on their impact, control, and perspectives for the Mexican beekeeping industry, taking into consideration the beekeepers' point of view with regard to their management and culture in comparison with European bees.

Key words: AFRICANIZED BEES, *APIS MELLIFERA*, IMPACT, MEXICO, INVASION.

Resumen

En este trabajo recapitulativo se describe el proceso de colonización y reemplazo de las poblaciones de abejas melíferas europeas por africanizadas, así como las características biológicas que han dado ventajas a las abejas africanizadas para su éxito colonizador y una discusión sobre su impacto, control y perspectivas para la apicultura mexicana, abordando el punto de vista de los apicultores respecto a su manejo y explotación en comparación con abejas europeas.

Palabras clave: ABEJAS AFRICANIZADAS, *APIS MELLIFERA*, IMPACTO, MÉXICO, INVASIÓN.

Recibido el 15 de junio de 2010 y aceptado el 14 de febrero de 2011.

*School of Environmental Sciences, University of Guelph, Guelph, Ontario, N1G 2W1, Canadá.

**Departamento de Medicina y Zootecnia en Abejas, Conejos y Organismos Acuáticos, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, 04360, México, DF.

***Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, Insurgentes Sur 489-15, Col. Hipódromo Condesa, México DF, 06100, México.

Autor de correspondencia: Ernesto Guzmán-Novoa, Tel: 55-56-22-59-29, Correo electrónico: eguzman03@yahoo.com

Introduction

From the biological point of view, the Africanized honey bees (descendants of *Apis mellifera scutellata* Lepeletier) are very successful insects, because they have been able to colonize and prevail in more than 20 American countries, replacing European bee populations in those nations.¹ The high colonizing ability of these insects constitutes one of the fastest and spectacular biological invasions so far known. However, what Latin American, and particularly Mexican honey producers (beekeepers) are more concerned about, is not to know if these bees are biologically successful, but whether or not they are better than races of European honey bees to maintain a lucrative beekeeping practice with them. The productivity of the beekeeping industry in Mexico has been negatively affected by the presence of Africanized bees.^{2,3}

Historical background

The western honey bee, *Apis mellifera*, originated in the old world, but it was introduced into the Americas by European settlers in the XVII century.⁴ From the XVII century up to 1956, it was believed that only European races of honey bees existed in American countries. However, in that year, Brazilian researchers introduced queens of *Apis mellifera scutellata*, a race of honey bees from southern Africa, to the state of São Paulo, Brazil. The south American scientists tried to establish a selective breeding program aimed at developing bees that were more productive and better adapted to the tropical conditions of Brazil, because they thought it would be possible to produce more honey with tropical bees than what was being produced with bees from temperate climates, such as the races of European bees.⁵ As a result of this program, colonies of African bees became feral and interbred with local populations of European bees, thereof, originating the so-called Africanized or “neo-tropical” honey bees, which are notorious for their high defensive and migratory behaviors.⁶ Because of these behaviors, Africanized bees got adapted and spread widely in most American countries, including Mexico, which makes them the most successful invading organism of the last century.

Evolution of honey bees in temperate and tropical climates

To better understand the biology of Africanized honey bees as well as their impact in Mexico, it is necessary to know a little about the evolution of the races of honey bees from which the bees that currently inhabit Mexico descended. *Apis mellifera* is the only honey bee

Introducción

Las abejas melíferas africanizadas (descendientes de *Apis mellifera scutellata* Lepeletier) son insectos muy exitosos desde el punto de vista biológico, porque han podido colonizar y prevalecer en más de 20 países del continente americano, reemplazando a las poblaciones de abejas europeas en esos países.¹ La enorme capacidad colonizadora de estos insectos constituye una de las invasiones biológicas más rápidas y espectaculares de las que se tenga conocimiento. Sin embargo, lo que más preocupa e interesa a los productores de miel (apicultores) en Latinoamérica y en México en particular, no es saber si estas abejas son biológicamente exitosas, sino si son mejores o no que las abejas de razas europeas para practicar una apicultura lucrativa con ellas. En México, esta actividad ha sido afectada en su productividad por la presencia de las abejas africanizadas.^{2,3}

Antecedentes

La abeja melífera occidental, *Apis mellifera*, es originaria del viejo mundo, pero fue traída al continente americano por colonizadores europeos en el siglo XVII.⁴ desde entonces y hasta 1956 se consideraba que sólo había abejas melíferas de razas europeas en los países americanos. Sin embargo, en ese año, investigadores brasileños introdujeron al estado de Sao Paulo en Brasil, reinas de *Apis mellifera scutellata*, una raza de abejas melíferas del sur del continente africano. Los científicos sudamericanos intentaron establecer un programa de mejoramiento genético encaminado a desarrollar abejas más productivas y mejor adaptadas a las condiciones tropicales de Brasil, ya que pensaban que se podría producir más miel con abejas tropicales que lo que se estaba produciendo con abejas de clima templado, como las abejas de razas europeas.⁵ El programa dio lugar a que colonias de abejas africanas se establecieran de manera silvestre y se aparearan con abejas europeas locales, lo que originó las llamadas abejas africanizadas o abejas “neo-tropicales”, que se caracterizan por su elevado comportamiento defensivo y migratorio.⁶ Por ello, se adaptaron y distribuyeron ampliamente en la mayoría de los países americanos, incluido México, lo que las constituye en el organismo invasor más exitoso del último siglo.

Evolución de abejas melíferas en climas templados y tropicales

Para entender mejor la biología de las abejas africanizadas y su impacto en México, es necesario conocer un poco sobre la evolución de las razas de abejas melíferas

species that evolved in Europe and Africa, where, due to environmental effects and geographic isolation, diversified into several races or subspecies.⁷ The populations of European and African honey bees were physically separated during more than 70,000 years, time during which they were influenced by different environments. Mutations and natural selection favored adaptations to very different conditions, which shaped them and generated variation in their morphological, physiological, and behavioral characteristics. This isolation and adaptations to different environments resulted in different honey bee subspecies or ecotypes, that is, bees adapted to a particular ecological region. It is known that there are 24 *A. mellifera* subspecies, ten of which evolved in Africa, eight in Europe and six in the middle east.⁷

The European environment

European honey bee populations evolved in environments characterized by well-defined seasons, with warm summers, rich in extensive monoculture blossoms that produce large amounts of nectar during short periods of time, and with cold and long winters.⁸ Consequently, European bee populations evolved through adaptations that favored the collection and storage of large quantities of honey and pollen during summers, to survive winters, because winters are too cold for the bees to fly out of their nests to collect food (to forage). Additionally, colonies that nested in unprotected sites died, while those that were kept by beekeepers in man-made hives, survived. Moreover, the colonies that were too defensive were eliminated, while those that were gentle were protected and cared for by beekeepers.⁹

The environment of southern Africa

The climate of this African region is predominantly sabana or open forest, hot, with long dearth periods, and with sporadic rains; this climate favors the existence of abundant nectar and pollen-producing plants. The honey bee races that have evolved in this region, mainly *A. m. scutellata*, are well adapted to this habitat.¹ These bees tend to swarm (the colony divides itself into two groups of bees, with the queen and the oldest workers abandoning their original colony to get established in another dwelling, and with a new queen remaining with the population of younger workers in the original dwelling) or abscond (all the bees of a colony abandon the hive to seek a new dwelling where to nest) frequently, and nest in open sites, favored by the dry and hot environment of the region. Therefore, their swarms, even the smallest, have high probabilities of survival, particularly when they migrate to locations

de las que descendieron las que hoy existen en el país. *Apis mellifera* es la única especie de abejas melíferas que evolucionó en Europa y África, donde por efectos ambientales y de aislamiento geográfico se ramificó en varias razas o subspecies.⁷ Las poblaciones de abejas melíferas europeas y africanas estuvieron separadas por más de 70,000 años, tiempo durante el cual fueron influidas por distintos ambientes. Las mutaciones y la selección natural propició adaptaciones a condiciones muy diferentes, lo que moldeó y originó variación en sus características morfológicas, fisiológicas y de comportamiento, dando lugar a distintas subspecies o ecotipos de abejas; es decir, abejas adaptadas a una región ecológica en particular. Se reconoce la existencia de 24 subspecies de la abeja melífera, *A. mellifera*, diez de las cuales evolucionaron en África, ocho en Europa y seis en el cercano oriente.⁷

El medio ambiente europeo

Las poblaciones de abejas europeas evolucionaron en ambientes caracterizados por estaciones del año bien diferenciadas, con veranos cálidos, ricos en extensas floraciones de monocultivos que producen cantidades copiosas de néctar por periodos cortos y con inviernos fríos y prolongados.⁸ En consecuencia, las poblaciones de abejas europeas evolucionaron mediante adaptaciones que favorecían la recolección y almacenamiento de grandes cantidades de miel y polen durante el verano para sobrevivir el invierno, ya que en esta época del año hace demasiado frío como para que las abejas puedan volar y recolectar alimentos (pecorear). Además, las colonias que anidaban en sitios desprotegidos morían, mientras que las que eran alojadas en colmenas artificiales construidas por los apicultores, sobrevivían. Adicionalmente, las colonias muy defensivas eran eliminadas, mientras que las dóciles eran protegidas y cuidadas por los apicultores.⁹

El medio ambiente del sur de África

El clima de esta región de África es predominantemente de sabana o bosque abierto, es caliente, con largos periodos de sequía y lluvias esporádicas; este clima da lugar a la existencia de abundantes plantas productoras de néctar y polen. Las razas de abejas que han evolucionado en esta región, principalmente *A. m. scutellata*, están bien adaptadas a este hábitat.¹ Estas abejas enjambran (la colonia se divide en dos, con la reina y las obreras más viejas abandonando su colonia original para establecerse en otro sitio, quedándose una reina nueva con la población de obreras más jóvenes) o se evaden (la totalidad de las abejas de una colonia abandona la colmena para buscar un nuevo lugar donde anidar) con frecuencia, y anidan en sitios

having more nectar and pollen-producing plants. Under favorable blooming conditions, colonies grow fast and get ready to swarm or abscond again, events that occur very frequently.¹⁰

The south Saharan honey bee colonies are very aggressive, a consequence of adaptations to an environment in which they have undergone high levels of predation for thousands of years. Human natives have been the greatest predators of feral colonies, because natives use fermented honey to produce an alcoholic drink.¹ In Africa, there are also other predators that decimate and kill many bee colonies; among these predators, there are several species of ants and wasps, honey badgers, bee birds, and some reptiles and amphibians.¹¹ The predation of honey bee colonies by these natural enemies has led to the extermination of those that are gentle and incapable of defending themselves from predators' attacks, surviving only those that are more aggressive, capable of defending their nest more efficiently; these colonies have passed on their genes to many generations of bees through thousands of years of reproduction.¹² Another way by which colonies of African bee races avoid predation, is through absconding in order to migrate to more secure locations.¹³

Honey bee colonies have a continuous reproductive cycle in the tropics, which differs from what happens in temperate climates. Storing honey is less important because bees do not have to survive winters; once nectar and pollen resources become available in the environment, colonies are stimulated to reproduce and multiply themselves by swarming. This is due to the fact that bees are able to migrate during any season of the year, and because it is not necessary to store large amounts of food to survive winter.¹² Additionally, storing large quantities of food in the tropics might be risky because these colonies become an attractive target for predators. This is why using their food reserves for reproduction and migration is more beneficial to bee colonies in the tropics than storing them. These evolutive strategies are more profitable in terms of fitness than to store honey and maintain permanent colonies.⁹

The origin of Africanized bees

Queens of *A. mellifera scutellata*, an African race of honey bees, were introduced into hives located in Piracicaba, São Paulo, Brazil, in 1956.^{1,5} One year later, when studies on the productivity of African bee colonies were conducted, twenty six swarms escaped with the original African queens. These swarms became feral colonies that reproduced and interbred with races of the local population of European honey bees (mainly *A. m. mellifera*), thus, originating what it is known as

abiertos gracias a que el clima seco y caliente lo permite. Por eso sus enjambres, aun los pequeños, tienen muchas probabilidades de sobrevivir, particularmente cuando migran a sitios con mayores recursos néctar-poliníferos. Bajo condiciones favorables de floración, las colonias crecen rápidamente y nuevamente se preparan para enjambrear o evadirse, fenómenos que se repiten con mucha frecuencia.¹⁰

Las colonias de abejas del sur del Sahara son muy agresivas; una consecuencia de adaptaciones a un medio ambiente en el que han sido depredadas por miles de años. Los nativos han representado la mayor amenaza de depredación para las colonias silvestres, ya que éstos usan la miel para fermentarla y producir una bebida alcohólica.¹ En África también existen otros depredadores que merman y exterminan muchas colonias de abejas; entre ellos están varias especies de hormigas y avispa, el tejón mielero, los pájaros colmeneros y algunas especies de reptiles y anfibios.¹¹ La depredación de las colonias de abejas por parte de estos enemigos naturales ha conducido al exterminio de aquellas que son dóciles e incapaces de defenderse de estos ataques, sobreviviendo sólo las colonias más agresivas, capaces de defender su nido más eficientemente y las que al reproducirse han pasado sus genes a muchas generaciones de abejas a lo largo de miles de años.¹² Otra forma mediante la cual las colonias de abejas de razas africanas evitan la depredación, es a través de la evasión para migrar a sitios más seguros.¹³

Las colonias de abejas tienen un ciclo reproductivo continuo en los trópicos, a diferencia de lo que ocurre en climas templados. Almacenar miel resulta menos importante pues no hay que sobrevivir al invierno; una vez que hay recursos de néctar y polen en el medio ambiente, las colonias son estimuladas a reproducirse y multiplicarse vía la enjambrazón. Esto se debe a que las abejas pueden migrar en cualquier época del año y no se requiere almacenar grandes cantidades de alimento para sobrevivir el invierno.¹² Además, almacenar grandes cantidades de alimentos en los trópicos puede ser riesgoso, porque las colonias se vuelven un blanco atractivo para los depredadores. Por ello resulta más benéfico para las colonias de abejas tropicales el usar los alimentos para reproducirse y migrar. Estas estrategias evolutivas son más redituables en términos de aptitud que almacenar miel y mantener colonias permanentes.⁹

Origen de las abejas africanizadas

En 1956 se introdujeron reinas de la raza africana *A. mellifera scutellata* en colmenas ubicadas en Piracicaba, Sao Paulo, Brasil.^{1,5} Un año después, cuando se realizaban estudios de productividad, veintiséis colonias

Africanized bees.⁶ There is another version about the origin of these bees, in the sense that Brazilian bee researchers distributed Africanized queens to beekeepers.¹³ Regardless of which of these two possible ways these bees originated from, Africanized bees are the result of the hybridization of African and European races of honey bees, and thus, their descendants carry germplasm of both origins.¹

Biological characteristics and behavior

Characterizing Africanized bees with precision is complicated because there is high variability among colonies for many traits due to their hybrid nature. In spite of this fact, it is possible to make some general distinctions between these bees and European races of bees for the following characteristics that are summarized in Tables 1 and 2.

Developmental time

The development of an adult bee occurs, like in other holometabolous insects, through a developmental and transformation process that begins with an egg laid by a queen and that ends with the emergence of an adult bee from a comb cell. In average, it takes 21 days for workers of European honey bee races to develop and emerge as adults, from the time that a queen lays an egg, while Africanized workers emerge 18.5 days after an egg is laid.² One consequence of these differences in developmental time is that Africanized bee colonies produce workers at a faster rate than do colonies of European bees. Regarding queens and drones (male bees) there are no significant differences in developmental time between these two types of bees.¹⁴

Size and weight

Africanized bees are approximately 10% smaller (length 12.7 mm Africanized workers *vs* 13.9 mm European workers) and 33% lighter than European bees (62 mg Africanized workers *vs* 93 mg European workers); this is why they build combs with smaller cells.¹² The cell dimensions of a European honey bee comb range from 5.2 to 5.5 mm in diameter, while the range for cells of Africanized bee combs is 4.6 to 5.0 mm.¹²

Reproduction and swarming

The populations of Africanized bee colonies grow much more faster than those of European bees. Among other factors, this is due to the fact that Africanized queens are exceptionally prolific; they can lay close to 3,000 eggs per day, while European queens rarely lay more than 2,000 eggs in that period of time.¹⁵ The

enjambraron con las reinas africanas originales. Estos enjambres se establecieron de manera silvestre, se reprodujeron y se cruzaron con la población local de abejas de razas europeas (principalmente *A. m. mellifera*), lo que dio lugar a las hoy llamadas abejas africanizadas.⁶ Existe otra versión sobre el origen de estas abejas, en el sentido de que los mismos investigadores brasileños distribuyeron reinas africanizadas e híbridas entre los apicultores.¹³ De cualquiera de las dos maneras en que se hayan originado, las abejas africanizadas son el resultado de una hibridación entre razas de abejas europeas y africanas y sus descendientes conllevan germoplasma de ambos orígenes.¹

Características biológicas y comportamiento

Caracterizar de manera precisa a las abejas africanizadas es complicado porque debido a su naturaleza híbrida existe variabilidad entre sus colonias para muchas características. A pesar de ello, pueden hacerse algunas distinciones generales entre estas abejas y las de razas europeas para las siguientes características, las cuales se resumen en los Cuadros 1 y 2.

Tiempo de desarrollo

La formación de una abeja adulta ocurre como en otros insectos holometábolos, mediante un proceso de desarrollo y transformación que inicia con la postura de un huevo por una reina y concluye con la salida de un adulto de una celda del panal. Las abejas obreras de razas europeas tardan, en promedio, 21 días en desarrollarse y emerger desde que una reina pone un huevo, mientras que las obreras africanizadas emergen a los 18.5 días a partir de que el huevo es puesto.² Una consecuencia de estas diferencias en su tiempo de desarrollo es que las colonias de abejas africanizadas producen obreras a un ritmo más rápido que las colonias de abejas europeas. Para el caso de reinas y zánganos (abejas macho) no hay diferencias significativas en cuanto al tiempo de desarrollo entre estos dos tipos de abejas.¹⁴

Tamaño y peso

Las abejas africanizadas son aproximadamente 10% más pequeñas (longitud de 12.7 mm obreras africanizadas contra 13.9 mm europeas) y 33% menos pesadas que las europeas (62 mg obreras africanizadas contra 93 mg europeas); por ello construyen panales con celdas más pequeñas.¹² Las dimensiones de las celdas de un panal de abejas europeas van de 5.2 a 5.5 mm de diámetro, mientras que las de los panales de abejas africanizadas miden entre 4.6 y 5.0 mm.¹²

Cuadro 1

Comparación relativa entre abejas europeas y africanizadas en cuanto a características de importancia biológica que pudieran conferir ventajas de aptitud a las poblaciones de estos insectos en ambientes tropicales

Relative comparison between European and Africanized bees for characteristics of biological importance that could confer advantages in fitness to populations of these insects in tropical environments

<i>Characteristic</i>	<i>European bees</i>	<i>Africanized bees</i>
Laying capacity of queens	Lower	Higher*
Drone production	Lower	Higher*
Developmental time	Higher	Lower*
Size and weight	Higher	Lower*
Length of life	Equal	Equal
Tendency to swarm	Lower	Higher*
Tendency to abscond	Lower	Higher*
Tendency to replace queens	Lower	Higher*
Tendency to migrate	Lower	Higher*
Nesting adaptation	Lower	Higher*
Tendency to usurpate colonies	Lower	Higher*
Nectar foraging	Equal	Equal
Pollen foraging	Lower	Higher*
Tendency to rob	Lower	Higher*
Disease resistance	Lower	Higher*
Thermoregulation capacity	Higher	Lower
Defensive behavior	Lower	Higher*

*Characteristics that provide more advantages to Africanized bees than to Europeans for their reproduction and to exploit and colonize tropical ecosystems.

Cuadro 2

Comparación relativa entre abejas europeas y africanizadas en cuanto a características de importancia económica que pudieran conferir ventajas de producción y manejo a los apicultores

Relative comparison between European and Africanized bees for characteristics of economic importance that could confer advantages in production and management to beekeepers

<i>Characteristic</i>	<i>European bees</i>	<i>Africanized bees</i>
Honey production	Higher*	Lower
Defensive behavior	Lower*	Higher
Laying capacity of queens	Lower	Higher**
Tendency to swarm	Lower*	Higher
Tendency to abscond	Lower*	Higher
Tendency to replace queens	Lower*	Higher
Tendency to rob	Lower*	Higher
Disease resistance	Lower	Higher**
Thermoregulatory capacity	Higher*	Lower
Management time	Lower*	Higher
No. hives per apiary	Higher*	Lower
Management costs	Lower*	Higher
Impact on commercial pollination	Higher*	Lower
Queen production	Higher*	Lower
Pollen production	Lower	Higher**
Propolis production	Lower	Higher**

* Characteristics of European bees that give more economic and management advantages to beekeepers.

** Characteristics of Africanized bees that give more economic and management advantages to beekeepers.

brood combs of Africanized bee colonies are usually almost totally occupied by larvae and pupae, even at their top corners, which is extremely rare to observe on combs of European bees, because this type of bees generally fill those spaces with honey.¹²

The swarming process, or the split of the population of individuals of a colony, constitutes a natural form of bee reproduction that yields two or more colonies, each with its respective queen.⁸ Africanized bees swarm much more frequently than European bees; one colony of Africanized bees may originate more than eight swarms in a single year, while European bee colonies, only in rare occasions produce more than one of them. At the same time, these swarms can also multiply and colonize new areas. Otis¹⁵ found that a single colony of Africanized bees could yield up to 16 colonies in one year.

Some of the reasons why Africanized bee colonies swarm more frequently than Europeans, is that they build smaller nests, and the nectar and pollen they gather from flowers are mainly invested in the production of more bees in lieu of being stored.¹⁵ The high reproductive and swarming rates of Africanized bees are an ideal preadaptation that has favored their successful colonization of tropical regions in the Americas.

Absconding

Absconding occurs when all of the individuals of a colony abandon the hive and migrate to a new dwelling, a characteristic frequently expressed by Africanized bees. Absconding takes place because these insects are highly susceptible to disturbances caused by predators, noise, excessive management, intense heat, and shortage of water and feed. Absconding occurs at a very low frequency in colonies of European bee races, but it can be observed in 30 to 100% of Africanized bee colonies.¹³

Nesting

Africanized honey bees are less selective than Europeans in choosing sites to establish their nests. For example, they can nest in the open air as well as in cavities, while European bees rarely nest in open spaces. Moreover, Africanized bee nests are often smaller than those of European bees.¹⁴ Consequently, they are more adaptable to a wide range of conditions; hence it is easier for them to find nesting sites in the tropics.

Thermoregulation

Honey bee colonies can thermoregulate their nests.

Reproducción y enjambrazón

Las poblaciones de colonias de abejas africanizadas crecen con mayor rapidez que las europeas. Esto se debe, entre otros factores, a que las reinas son excepcionalmente prolíficas, pudiendo llegar a poner cerca de 3,000 huevos por día, mientras que las reinas europeas raramente exceden de 2,000.¹⁵ Los panales de una colonia de abejas africanizadas en desarrollo se observan casi totalmente cubiertos de cría, incluso en sus esquinas superiores, lo cual es extremadamente raro de observar en panales de abejas europeas, debido a que estas abejas generalmente llenan esos espacios con miel.¹²

La enjambrazón, o división de la población de individuos de una colonia, es la forma de reproducción natural de las abejas para formar dos o más colonias, cada una con su respectiva reina.⁸ Las abejas africanizadas son significativamente más enjambradoras que las europeas; una misma colonia de abejas africanizadas puede originar más de ocho enjambres en un solo año, mientras que una de europeas en raras ocasiones produce más de uno. Estos enjambres, a su vez, también pueden multiplicarse y colonizar nuevas áreas. Otis¹⁵ encontró que de una colonia de abejas africanizadas podrían formarse hasta 16 de ellas en un año.

Algunas de las razones por las que las colonias de abejas africanizadas enjambran con mayor frecuencia que las europeas es que construyen nidos de menor tamaño y el néctar y polen que recolectan son recursos que destinan, en mayor medida, a la producción de más abejas en vez de almacenarlos.¹⁵ Las elevadas tasas de reproducción y enjambrazón de las abejas africanizadas son una preadaptación ideal que ha favorecido su exitosa colonización en las regiones tropicales del continente americano.

Evasión

La evasión o emigración de la totalidad de los individuos de una colonia es una característica que las abejas africanizadas manifiestan con mucha frecuencia. Este comportamiento se debe a que estos insectos son altamente susceptibles a disturbios causados por depredadores, ruido, manejo excesivo, calor intenso, y a la escasez de agua y alimentos. La evasión de colmenas se presenta con muy poca frecuencia en las abejas de razas europeas, pero en africanizadas puede observarse desde 30 hasta 100% de las colmenas.¹³

Anidación

Las abejas africanizadas son menos selectivas que las europeas para establecer sus nidos. Por ejemplo, pueden anidar tanto al aire libre como en cavidades,

During the time of the year when they rear brood, the broodnest temperature oscillates between 32 and 35°C, and when temperatures decrease during winter, bees form a compact cluster above the brood and the queen to protect them from cold temperatures. The capacity to maintain the broodnest temperature, and in particular the ability to cluster, is exclusive of bees of European origin, because they have to tolerate below freezing temperatures in temperate and cold climate countries.⁸ The capacity of thermoregulation of Africanized bees is inferior to that of European bees. Africanized bee colonies experience difficulties in maintaining the broodnest temperature in regions where temperatures are lower than 10°C during the coldest month of the year.¹⁴ This is why they have not been able to get across the Andes, and have not been able to migrate to the southern regions of Argentina in Southamerica.⁸ Moreover, Africanized bee colonies are less efficient than Europeans in reducing the hive's internal temperature during times of excessive heat, and thus, they tend to abscond more frequently.¹⁶

Foraging behavior

The foraging behavior of bees involves the collection and transportation to the hive of nectar, pollen, water, and propolis (resins from trees).² Africanized honey bees begin to forage at 12 to 14 days post-emergence, while European bees do it at 14 to 16 days post-emergence.^{17,18} Africanized bees perform more foraging trips per day than Europeans, because they are better adapted to the floral diversity of the tropics, and because they spend less time working on each flower.^{19,20} However, their crop or honey stomach, has a lower volume capacity than European races of bees, and thus, transport less nectar to their hive in each trip than their European counterparts.²¹ Several studies have shown that when different factors are considered altogether, such as the number of trips to flowers, as well as the quantity and quality of the nectar (degree of carbohydrate concentration) transported to the hive, there are no differences between European and Africanized bees for the amount of calories that each individual dedicated to the collection of nectar brings to its colony.^{20,22} However, it is clear that Africanized bees specialize more in the collection of pollen than in the collection of nectar. Danka *et al.*²³ compared the proportion of foragers dedicated to pollen collection in colonies of Africanized and European bees in Venezuela, and they found that more than 30% of the bees from Africanized colonies performed pollen trips, while less than 15% of the bees from European colonies did it. Fewell and Bertram²⁴ corroborated these findings in Arizona.

Another important difference in foraging behavior

mientras que las abejas europeas raras veces anidan en espacios abiertos. Además, los nidos de abejas africanizadas suelen ser de menor tamaño que los de las europeas.¹⁴ En consecuencia, son más adaptables a una mayor variedad de condiciones, por lo que les es más fácil localizar sitios de anidación en los trópicos.

Termorregulación

Las colonias de abejas melíferas tienen la capacidad de regular la temperatura de su nido. Durante la época en que producen cría, la temperatura del nido oscila entre 32 y 35°C y cuando las temperaturas descienden durante el invierno, las abejas se agrupan formando un racimo compacto sobre la cría y la reina para protegerlos del frío. La capacidad de mantener la temperatura del nido y en particular la de arracimarse, es exclusiva de las abejas de origen europeo porque tienen que tolerar temperaturas bajo cero en los países de climas templado y frío.⁸ La capacidad de termorregulación de las abejas africanizadas es inferior a la de las europeas. Las colonias de abejas africanizadas manifiestan dificultad para mantener la temperatura del nido en regiones cuyas temperaturas son inferiores a 10°C durante el mes más frío del año.¹⁴ A ello se debe que no hayan podido atravesar la cordillera de los Andes, ni tampoco hayan podido migrar al sur de Argentina en Sudamérica.⁸ Por otro lado, las colonias de abejas africanizadas son menos eficientes que las europeas para reducir la temperatura interna de la colmena durante las épocas de calor excesivo y es por ello que tienden a evadirse con mayor frecuencia.¹⁶

Pecoreo

El pecoreo es la acción de recolección que realizan las abejas para traer a su colmena, néctar, polen, agua y resinas de los árboles (propóleos).² Las abejas africanizadas empiezan a pecorear entre los 12 y 14 días después de emergidas, mientras que las europeas lo hacen entre los 14 y 16.^{17,18} Las abejas africanizadas, realizan un mayor número de viajes a las flores por día debido a que están mejor adaptadas a la diversidad de flora en los trópicos y porque dedican menos tiempo a trabajar en cada flor.^{19,20} Sin embargo, su buche o estómago de la miel, es de menor capacidad y, por lo tanto, transportan menor cantidad de néctar a su colmena en cada viaje, en relación con abejas de razas europeas.²¹ En varios estudios se ha demostrado que cuando se toman en cuenta de manera conjunta factores como el número de viajes a las flores, así como la cantidad y calidad del néctar (grado de concentración de carbohidratos) transportado, no existen diferencias entre abejas europeas y africanizadas en cuanto a la cantidad de calorías que cada individuo dedicado

between Africanized and European bees has to do with their foraging force, that is, the proportion of bees that forage in relation to the total number of individuals present in a colony in a given time. Research has shown that in general, European bee colonies launch a larger proportion of individuals to forage than do Africanized colonies, which gives them an advantage for food collection, particularly for the collection of nectar.^{18,20}

Worker bees that find nectar or pollen in the field, communicate the location of the flowers to their nest mates through dances, with the aim of directing them to that location. And even though all subspecies of honey bees use this recruiting mechanism to direct other workers to flowers, Africanized bees tend to depend less on this mechanism in comparison with European bees. This difference in foraging strategy can be explained by the fact that in the tropics, blossoms are more varied and less continuous than in temperate zones, where there is less variety of plants (monocultures), but more density of those existing, and therefore, it is more profitable for honey bee colonies to depend on individual foraging.^{20,22}

Robbing behavior

Robbing behavior is a type of “mistaken” foraging in which bees of one colony steal honey reserves of another colony. Africanized bees tend to rob more intensively than European bees, and this behavior is acutely expressed, particularly during nectar dearth periods.¹ Robbing behavior is harmful to honey bee colonies not only because some of them lose food reserves, but also because this behavior favors the transmission and spread of diseases in apiaries.²

Disease resistance

Studies so far conducted in Brazil, Mexico and the United States of America (USA), suggest that in general, Africanized bees are more resistant or tolerant to some diseases than are European bees.²⁵ The reason behind this higher degree of resistance to diseases is apparently associated with several factors, including a higher expression level of hygienic and grooming behaviors, as well as to a lower degree of susceptibility to the invasion and reproduction of pathogen agents.²⁵ These factors confer more protection to Africanized bees against brood diseases as well as against parasites of adult bees.

Hygienic behavior

Some of the workers belonging to each honey bee colony have the ability to detect and remove diseased

a la recolección de néctar aporta a su colonia.²⁰⁻²² Sin embargo, es claro que las abejas africanizadas se especializan más en la recolección de polen que de néctar. Danka *et al.*²³ compararon la proporción de abejas pecoreadoras que se dedicaban a la recolección de polen entre colonias africanizadas y europeas en Venezuela, y encontraron que más de 30% de las abejas de colonias africanizadas realizaban viajes de polen, mientras que menos de 15% de las europeas lo hacían. Fewell y Bertram²⁴ corroboraron estos resultados en Arizona.

Otra diferencia importante es en cuanto a la fuerza de pecoreo, es decir, la proporción de abejas que pecorean del total de individuos presentes en una colonia en un momento dado. Las investigaciones han mostrado que en general, las colonias de abejas europeas destinan una mayor proporción de sus individuos a pecorear que las de abejas africanizadas, lo cual les da una ventaja en la recolección de alimentos, particularmente de néctar.^{18,20}

Las abejas que encuentran néctar o polen comunican a sus compañeras la ubicación de las flores por medio de danzas para dirigirlas a dicho lugar. Y aunque todas las subspecies de abejas melíferas utilizan este mecanismo de reclutamiento hacia las flores, las abejas africanizadas tienden a depender menos de él en comparación con las europeas. Esta estrategia de pecoreo es explicable por el hecho de que en los trópicos la floración es más variada y discontinua que en las zonas templadas, donde hay menos variedad de plantas (monocultivos), pero mayor densidad de aquéllas que existen y por lo tanto, es más rentable depender del pecoreo individual.^{20,22}

Pillaje

El pillaje es un tipo de pecoreo “equivocado” que consiste en que las abejas de una colonia roban las reservas de miel de otra. Las abejas africanizadas son más pilladoras que las europeas y este comportamiento se manifiesta de manera aguda, particularmente durante las épocas de escasez de néctar.¹ El pillaje es perjudicial para las colonias de abejas, no sólo porque algunas de ellas pierden reservas de alimento, sino también porque este comportamiento favorece la transmisión y dispersión de enfermedades en los apiarios.²

Resistencia a enfermedades

Los estudios hasta ahora realizados en Brasil, México y los Estados Unidos de América (EUA), sugieren que en general, las abejas africanizadas son más resistentes o tolerantes a ciertas enfermedades que las europeas.²⁵ Las razones de esta mayor resistencia aparentemente

or dead brood from the interior of comb cells, that is, they express hygienic behavior.²⁶ This behavior allows the bees to defend themselves from diseases such as American foulbrood, European foulbrood, and chalk brood.²⁷ Additionally, this behavior confers certain degree of resistance to bees against the mite *Varroa destructor*, which reproduces inside comb cells, parasitizing larvae and pupae.²⁸ When workers that express hygienic behavior detect dead or diseased brood in a comb cell, they remove and carry the brood out of the hive. By performing this behavior, they interrupt the cycle of bacterial and fungal diseases, or that of the *Varroa* mite. It is known that a higher percentage of Africanized workers express this behavior in comparison with European bees, which makes them more resistant to disease.^{29,32}

Grooming behavior

Grooming behavior is the ability of bees to remove mites from their bodies using their legs and mandibles. The Africanized bees of South America seem to defend themselves better from *Varroa* mites than do bees of the Italian race. Moretto *et al.*³³ reported that Africanized bees in Brazil were seven times more efficient at eliminating mites from their bodies by grooming themselves than were Italian bees: 38.5% of the Africanized bees were able to remove mites, whereas only 5.7% of the Italian bees used in their study were able to do so. In other studies conducted in Mexico, it was found that there is a relationship between low *Varroa* infestation levels and grooming behavior of honey bees, and that this behavior is more evident in colonies of Africanized bees.^{34,35}

Brood susceptibility to Varroa

Guzman-Novoa *et al.*³⁶ found that the brood of European bees was two times more susceptible to become infested by *Varroa* mites than was the brood of Africanized bees. Hybrid bee brood (Africanized x European) was as susceptible as that of European bees, which suggests a type of genetic dominance for the characteristic of high attraction. Other studies have also suggested that the brood of Africanized bees is less attractive and unfavorable for *Varroa* reproduction in comparison with European bee brood.³⁷ The reason behind this lower attraction is not totally clear, but it seems that it could be due to qualitative and quantitative differences in the attraction pheromones produced by bee larvae.²⁵

Defense

The high defensive behavior of Africanized bees has

radican en varios factores, entre los que se pueden mencionar una mayor expresión del comportamiento higiénico y del de acicalamiento, así como una menor susceptibilidad a la invasión y reproducción de agentes patógenos.²⁵ Estos factores les dan a las abejas africanizadas mayor protección contra enfermedades de la cría y también contra parásitos de los individuos adultos.

Comportamiento higiénico

Algunas de las obreras que componen cada colonia de abejas melíferas tienen la habilidad de detectar y remover cría muerta o enferma del interior de las celdas de un panal, es decir, muestran comportamiento higiénico.²⁶ Este comportamiento permite a las abejas defenderse mejor de enfermedades como la loque americana o europea y como la cría de cal.²⁷ Pero además les confiere cierto grado de resistencia contra el ácaro *Varroa destructor*, el cual se reproduce dentro de las celdas, parasitando larvas y pupas de las abejas.²⁸ Cuando las obreras que expresan comportamiento higiénico detectan una cría muerta o enferma dentro de una celda, proceden a removerla y sacarla al exterior de la colmena. De esta manera, cortan el ciclo de enfermedades bacterianas o fungales, o bien, del parásito *Varroa*. Se sabe que un mayor porcentaje de abejas en colonias africanizadas expresan este comportamiento en comparación con abejas europeas, lo cual las hace más resistentes.^{29,32}

Comportamiento de acicalamiento

El comportamiento de acicalamiento consiste en la habilidad de las abejas para remover ácaros de sus cuerpos usando sus patas y mandíbulas. Las abejas africanizadas de Sudamérica parecen defenderse mejor del ácaro varroa que las abejas de raza italiana. Moretto *et al.*³³ informaron que en Brasil las abejas africanizadas fueron siete veces más eficientes que las italianas en eliminar ácaros de sus cuerpos mediante su comportamiento de acicalamiento: 38.5% de las abejas africanizadas lograron quitarse los ácaros, en tanto que sólo 5.7% de las italianas usadas en su estudio pudieron eliminarlos. En otros estudios realizados en México, se encontró una relación entre bajos niveles de infestación de colonias con el ácaro *Varroa* y el comportamiento de acicalamiento de las abejas, el cual fue más marcado en las abejas africanizadas.^{34,35}

Susceptibilidad de la cría a varroa

Guzmán-Novoa *et al.*³⁶ encontraron que la cría de abejas europeas era dos veces más susceptible a la infestación por varroa que la cría de abejas africanizadas. La

been the characteristic more frequently evidenced in the scientific literature as well as in the massive media of communication. Some media have coined them the title of “killer bees,” thus, the general public sees them as a pest rather than as a beneficial insect. However, even when it is clear that Africanized bees are more defensive than their European counterparts, it is also true that this problem has been exaggerated through terror movies, books, documentaries, and articles describing the most fantastic stories about these insects’ aggressiveness and danger; but these characterizations of Africanized bees lack scientific objectivity. To place things in context, Africanized bees have caused the death of about 1 000 people in 30 years according to mortality statistics in Latin America;³⁸ this is equivalent to an average of slightly over 33 people killed by bees in a year. In this same region of the world, over 900 000 people die as a consequence of cardiovascular diseases every year.³⁹ While it is regrettable that fatalities due to bee stinging incidents occur, it is also true that the number of deaths due to this cause is relatively insignificant when compared to other causes of mortality. Unfortunately, this public health problem has created an environment of fear and antagonism towards bees in the general public of different countries, without consideration that the actual health risks that these insects pose are relatively low.

When bee types are compared, there is no question that Africanized bees are significantly more defensive than European bees. Initially, it was thought that when interbreeding with European bees, the descendants of Africanized bees would reduce their defensive behavior. However, multiple studies have repeatedly shown that Africanized bees may sting 5 to 20 times more than bees of European origin; they also have a patrolling ratio around their nests that is at least 10 times wider than that of European bees.⁴⁰⁻⁴⁴ Africanized bees respond faster than European bees to defensive stimuli too.^{44,45} Africanized bees respond faster and in greater numbers to defensive stimuli than European bees because they have a lower response threshold to these stimuli than their European counterparts (they are more sensitive). Additionally, Africanized bee colonies pursue intruders with 10 to 30 times more individuals than do colonies of European bees.^{46,47}

Honey bee defensive behavior is highly heritable.^{40,42,48-50} Additionally, this trait seems to be influenced by genetic dominance effects^{40,43,51,52} as well as by paternal effects, meaning that the progeny shows a defensive behavior that more closely resembles that of the paternal colony rather than that of the maternal one (Table 3).^{51,53}

Most of the people and animals that have died as a consequence of bee stings, have passed away as a result of a toxic or an anaphylactic reaction, after receiving

cría de abejas híbridas (africanizada x europea) fue tan susceptible como la cría de abejas europeas, lo que sugiere un tipo de dominancia genética para la característica de alta atracción. Otros estudios también han sugerido que la cría de abejas africanizadas resulta menos atractiva y desfavorable para la reproducción de varroa en comparación con la cría de abejas europeas.³⁷ La razón de esta menor atracción no está del todo clara, pero parece que puede deberse a diferencias cualitativas y cuantitativas en las feromonas de atracción producidas por las larvas de las abejas.²⁵

Defensa

El alto comportamiento de defensa ha sido la característica más evidente de las abejas africanizadas tanto en la literatura científica como en los medios masivos de comunicación. Algunos medios les han acuñado el mote de “abejas asesinas” y por ello son vistas más como una plaga que como un insecto benéfico, al menos por el público en general. Sin embargo, si bien es cierto que las abejas africanizadas son más defensivas que las europeas, también es cierto que se ha exagerado el problema a través de películas de terror, libros, reportajes y artículos que describen las más fantásticas historias acerca de la agresividad y el peligro de estos insectos, pero estas caracterizaciones de las abejas africanizadas carecen de objetividad científica. Para poner las cosas en contexto, las abejas africanizadas han ocasionado la muerte de más de 1 000 personas en 30 años de estadísticas de mortalidad en Latinoamérica,³⁸ lo que corresponderían a poco más de 33 personas muertas por año, en promedio. En esa misma región del mundo mueren cada año más de 900 000 personas por enfermedades cardiovasculares.³⁹ Si bien es lamentable que ocurran decesos por picaduras de abejas, también es cierto que el número de muertes por esta causa es relativamente insignificante si se le compara con el de otras causas de mortalidad. Desafortunadamente este problema de salud pública ha creado un clima de miedo y antagonismo hacia las abejas entre el público en general en distintos países, sin considerar que los riesgos reales a la salud que estos insectos representan son relativamente bajos.

Cuando se compara entre tipos de abejas, no hay duda de que las abejas africanizadas son significativamente más defensivas que las europeas. Inicialmente se creía que al cruzarse con abejas europeas, los descendientes de las abejas africanas disminuirían su comportamiento defensivo. Sin embargo, múltiples estudios han mostrado repetidamente que las abejas de origen africano pueden picar de 5 a 20 veces más que las de origen europeo y que mantienen un radio de patrullaje en la periferia de sus nidos de al menos 10 veces mayor distancia que el de abejas europeas.⁴⁰⁻⁴⁴ Las

a large number of stings in a very short period of time. The venom of Africanized bees does not differ in composition and toxicity from that of European bees,⁵⁴ but because thousands of individual bees sting in a short time period, the total amount of venom inoculated to their victims may be very high. It is estimated that the lethal dose 50 (LD50) of bee venom to humans is equivalent to 1 100 stings.¹ This means that if a group of persons were stung 1 100 times each, half of them would die. There are no precise data on the toxicity of bee venom to animals, but it is known that equines and birds are particularly sensitive to it.³⁸

Spread and colonization

During the first years of Africanization it was believed that the genotype of the few African bee colonies that escaped in Brazil, would dilute after interbreeding with the abundant number of European bee colonies that existed in South America. However, natural selection favored the characteristics of the African ancestors because they were perfectly adapted to tropical conditions such as those existing in Brazil. In a similar environment to that of southern Africa, but with less natural enemies and with more favorable floral conditions, Africanized bees multiplied, migrated, and colonized a multitude of habitats in most regions of south and central American countries, with the exception of Chile and southern Argentina.⁵⁵⁻⁵⁷ The colonization of Africanized bees in South America is limited at parallel 35° South; to the south of this parallel, bees are of European origin, with temporary migrations of Africanized bee swarms during summer.⁵⁸ It is estimated that the speed at which Africanized bees spread and colonized new areas was 300 to 500 km per year.⁵⁶

It is believed that the first swarms of Africanized bees entered Mexico through Chiapas by the end of 1986, 29 years after originating and migrating in Brazil.⁵⁹ Posterior to their arrival, Africanized bees spread during several years throughout the southeast part of the country. In 1987 they had already been found in the three states of the Yucatan peninsula, in addition to Oaxaca, Tabasco and southern Veracruz. By 1989, they had reached Guerrero, Michoacan and Tamaulipas; and the first swarms of Africanized bees detected in Mexico's high plateau were found in 1990.⁶⁰ By 1993, Africanized bees had been detected in all regions of Mexico, except in the southern part of the Baja California peninsula; the Baja desert served as natural barrier by delaying for several years the passage of these bees, until their unavoidable arrival, which occurred in 2005.^{60,61} Africanized bees have been replacing their European counterparts as they spread throughout Mexico.⁶² Today they are well established

abejas africanizadas también responden más rápido a estímulos defensivos que las europeas.^{44,45} El hecho de que las abejas africanizadas respondan más rápido y en mayor número a estímulos de defensa que las abejas europeas se debe a que poseen un umbral de reacción más bajo que éstas (son más sensibles). Las colonias de abejas africanizadas también persiguen a intrusos con 10 a 30 veces más individuos que las colonias de abejas europeas.^{46,47}

El comportamiento defensivo de las abejas es altamente heredable.^{40,42,48-50} Además, esta característica parece ser afectada por efectos de dominancia genética^{40,43,51,52} y por efectos paternos, es decir, que la progenie muestra un comportamiento defensivo más cercano al de la colonia paterna que al de la materna (Cuadro 3).^{51,53}

La mayoría de las personas y animales que han muerto a consecuencia de picaduras de abejas han fallecido como resultado de una reacción tóxica o anafiláctica, debido a que recibieron una gran cantidad de piquetes en un periodo muy corto. El veneno de las abejas africanizadas no difiere del de las europeas en cuanto a su composición y grado de toxicidad,⁵⁴ pero como miles de ellas pican en un lapso muy corto, la cantidad total de veneno que inoculan a sus víctimas puede ser muy elevado. Se estima que la dosis letal 50 (LD50) del veneno de las abejas para los humanos equivale a 1,100 aguijones.¹ Es decir, que si un grupo de personas fuera picado por las abejas 1,100 veces cada una, la mitad de ellas morirían. En cuanto a animales se refiere, no existen datos precisos sobre la toxicidad del veneno de las abejas, pero se sabe que los equinos y las aves son especialmente sensibles a éste.³⁸

Dispersión y colonización

Inicialmente se creía que el genotipo de las pocas colonias de abejas africanas que escaparon en Brasil se diluiría al cruzarse con las muchas colonias de abejas europeas existentes en América del sur. Sin embargo, la selección natural favoreció las características de los ancestros africanos que estaban perfectamente adaptados a condiciones tropicales como las de Brasil. En un medio ambiente similar al del sur de África, pero con menos enemigos naturales y con condiciones de flora más favorables, las abejas africanizadas se multiplicaron, migraron y colonizaron una multitud de hábitats en la mayoría de las regiones de los países del sur y centro de América, con excepción de Chile y el sur de Argentina.⁵⁵⁻⁵⁷ El límite de la colonización de estas abejas es el paralelo 35° sur; hacia el sur de ese límite las abejas son europeas, con migraciones temporales de enjambres africanizados durante el verano.⁵⁸ Se estima que la velocidad de dispersión y colonización de las abejas africanizadas fue de 300 a 500 km por año.⁵⁶

Cuadro 3

Número promedio de agujijones clavados por las abejas en un parche de cuero en un minuto, en pruebas de comportamiento de defensa de colonias de abejas europeas, africanizadas e híbridas, en estudios llevados a cabo en México*

Mean number of stings left by the bees on a leather patch in one minute, in defensive behavior tests using European, Africanized, and hybrid bee colonies from studies conducted in Mexico*

<i>Type of colony</i>	<i>N</i>	<i>No. stings</i>
European	31	20
Africanized	32	110
F1 (European mother x Africanized father)	24	121
F1 (Africanized mother x European father)	28	69

*Data of Guzman-Novoa *et al.*⁵³

in more than 95% of the country's beekeeping regions; therefore, it can be said that they are an example of a very successful invading organism. Morphometric and mitochondrial DNA data suggest that there has been a greater degree of African gene introgression in the bee populations of the Gulf coast, in comparison with those of the country's high plateau, and those of the pacific coast;⁶⁰ this pattern of Africanization probably occurred because of the more humid conditions and higher abundance of blossoms of the Gulf coast relative to the other two regions of the country, which favored the colonization of this region.

The Africanized bees continued spreading throughout Mexico reaching the United States of America (USA) through Texas by 1990.⁶³ During the 21 years these bees have existed in the USA, their dispersion and colonization speed has slowed down, apparently because of low winter temperatures and differences in photoperiod, conditions to which tropical bees do not adapt well.⁶⁴ However, these bees are well distributed throughout the southern part of the country.⁵⁷ So far they have been found in the states of Texas, New Mexico, Arizona, California, Nevada, Florida, Louisiana, and Arkansas.^{13,57}

The process of Africanization

The Africanized bees have retained a predominantly African genotype because there has been a greater flow of African genes towards European bee populations than the other way around.^{56,65-71} Both, feral and managed colonies manifest African bee traits within just a few years of the arrival of the first swarms of Africanized bees to a region; this process is known as "Africanization".⁷²

The Africanization of honey bee colonies has not been due to a single factor, but to the interaction of several mechanisms, that together have caused the replacement of populations of European bee races

Se cree que los primeros enjambres de abejas africanizadas entraron a México por Chiapas a finales de 1986, 29 años después de su origen y migración desde Brasil.⁵⁹ Al principio y por varios años estuvieron dispersándose en el sureste del país. En 1987 ya habían sido localizadas en los tres estados de la península de Yucatán, además de Oaxaca, Tabasco y el sur de Veracruz. Para 1989, llegaron a Guerrero, Michoacán y Tamaulipas, y en el altiplano, los primeros enjambres de abejas africanizadas se encontraron en 1990.⁶⁰ Para 1993, ya se habían detectado en todo el territorio nacional, excepto en Baja California Sur, donde el desierto sirvió de barrera natural para retrasar su llegada, la cual ocurrió hasta 2005.^{60,61} Las abejas africanizadas han ido reemplazando a las europeas a medida que se han expandido por México;⁶² hoy día se encuentran bien establecidas en más de 95% de las regiones apícolas del país, por lo que se puede decir que son ejemplo de un organismo invasor muy exitoso. Datos morfométricos y de ADN mitocondrial sugieren que hubo un mayor grado de introgresión de genes africanos en las poblaciones de abejas de la costa del golfo en comparación con poblaciones del altiplano y de la costa del pacífico,⁶⁰ debido probablemente, a las condiciones más húmedas y de mayor floración del golfo, que favorecieron más su colonización, en relación con otras regiones del país.

Las abejas africanizadas continuaron su avance y llegaron a los Estados Unidos de América (EUA) por Texas en 1990.⁶³ En los 21 años que estas abejas llevan en los EUA, su expansión se ha desacelerado, aparentemente debido a las bajas temperaturas invernales y a diferencias en el foto periodo, condiciones a las que no se adaptan bien las abejas tropicales.⁶⁴ Sin embargo, estas abejas están bien distribuidas al sur del país.⁵⁷ En la actualidad, se localizan en los estados de Texas, Nuevo México, Arizona, California, Nevada, Florida, Louisiana y Arkansas.^{13,57}

by populations of bees that carry characteristics of the invading African race. The relative importance of each mechanism may differ between populations of domestic and feral bees. In managed apiaries, beekeepers have tried to maintain the maternal bee lineage through requeening colonies with queens of European genotype or from selective breeding programs. The introgression of African genes in these populations occur paternally, mainly through mating between these queens and drones of African origin produced by feral colonies.^{56,68,69,71,73} In contrast, the retention of African characteristics in feral populations of bees occur mainly by the loss of maternal European genotypes.^{67,68,71,74,75} Regardless of whether colonies are managed or feral, the biological and behavioral factors described ahead, are the main causes of an asymmetric gene flow that allowed the Africanized bees to become very successful invaders (Table 1).

High reproductive and swarming capability

The accelerated population growth of Africanized bee colonies is a fundamental factor contributing to the abundance of maternal African genotypes in feral bee populations. Africanized bee colonies show a greater tendency to collect pollen, which they transform into brood at a faster rate than European bee colonies,^{23,24,76} resulting in a quick increase of a colony's bee population. This rapid population growth allows Africanized bee colonies to produce swarms at a faster rate than that of European bee colonies.¹⁵ Therefore, the density of feral Africanized colonies increases rapidly, particularly in regions where European bee populations are reduced.^{71,77}

Numeric superiority and behavior of drones

Africanized bee colonies produce more drones than do colonies of European bees,^{14,66} and drones from Africanized colonies frequently enter hives housing managed European bee colonies. There, their high number inhibit drone production in those colonies, which can be considered as a type of parasitism by Africanized drones.⁶⁶ Additionally, the proportion of Africanized drones in congregation areas (spots in the air where bees mate) may exceed 80% of the total male population.^{66,78} Africanized drones dominate mating not only because they are present in greater numbers in congregation areas, but also because they arrive earlier and remain later in these mating sites in comparison with European drones.¹² These factors favor the paternal introgression of African genes into European bee populations, with very little

El proceso de africanización

Las abejas africanizadas han retenido un genotipo predominantemente africano debido a que ha habido un mayor flujo de genes africanos hacia las poblaciones de abejas europeas que en sentido inverso.^{56,65-71} Tanto las colonias silvestres como las manejadas manifiestan características de las abejas africanas pocos años después de la llegada de los primeros enjambres de abejas africanizadas a una región; este proceso se conoce como "africanización".⁷²

La africanización de las colonias de abejas no ha obedecido a un solo factor, sino a la interacción de varios de ellos, que en conjunto han ocasionado el desplazamiento de las poblaciones de abejas de razas europeas para ser reemplazadas gradualmente por poblaciones con características de la raza africana invasora. La importancia relativa de cada mecanismo puede diferir entre las poblaciones de abejas domésticas y silvestres. En apiarios manejados por apicultores, se ha tratado de mantener la línea europea materna a través de reemplazar a las reinas con genotipos europeos o seleccionados. En estas poblaciones la introgresión de genes africanos ocurre vía paterna, principalmente por medio de apareamientos de estas reinas con zánganos de origen africano producidos por colonias silvestres.^{56,68,69,71,73} En contraste, la retención de características africanas en las poblaciones silvestres ocurre sobre todo por la pérdida de genotipos europeos de origen materno.^{67,68,71,74,75} Independientemente de si se trata de colonias manejadas o silvestres, los factores biológicos y de comportamiento que a continuación se describen, son los principales causantes de un flujo de genes asimétrico que ha ocasionado que las abejas africanizadas sean invasoras sumamente exitosas (Cuadro 1).

Elevada capacidad de reproducción y enjambrazón

Un factor fundamental que contribuye a la abundancia de genotipos africanos maternos en las poblaciones silvestres de abejas es el crecimiento más acelerado de la población de abejas en colonias africanizadas. Las colonias africanizadas muestran una mayor tendencia a la recolección de polen que las europeas^{23,24,76} y además transforman este recurso en cría a un ritmo más rápido,¹³ con el consecuente aumento en la población de abejas. El resultado de este crecimiento permite a las colonias de abejas africanizadas la producción de enjambres a un ritmo superior al que muestran las europeas.¹⁵ Por ello, la densidad de colonias de abejas africanizadas silvestres se incrementa rápidamente, en particular en regiones donde las poblaciones de abejas europeas son reducidas.^{71,77}

introgression of European genes into Africanized bee populations.

Colony usurpation

Colony usurpation is a type of reproductive parasitism occurring in some species of social insects that is frequently expressed in honey bee populations of African descent. Swarms of Africanized bees penetrate hives inhabited by European bees, kill the resident queens and replace them with their own queens, thus, becoming the new mothers of these colonies. Several studies have shown that the percentage of European bee colonies usurped by Africanized bee swarms may represent between 5 and 40% of the cases of colony Africanization.⁷⁹⁻⁸¹ The mechanisms that regulate colony usurpation are virtually unknown, and thus, it is difficult to explain how the bees of invaded colonies do not defend themselves from the invading bees and allow them to enter into their hives. It has been proposed that Africanized bees release pheromones that facilitate their entrance into European bee colonies.¹³

Dominance of African genes

Honey bees start showing African-like behaviors, even in areas with high numbers of European bee colonies that have been recently colonized by swarms of Africanized bees.^{66,67,69} Thus, it is inferred that some of these behaviors are influenced by genetic dominance, and even though this dominance may not necessarily lead to the loss of European genetic markers, it contributes to the preservation of the African phenotype.

It has been found that there are genetic dominant effects of African origin for certain components of the foraging behavior of honey bees,^{24,76} as well as for behaviors that confer resistance to bees against the parasitic mite *Varroa destructor*.^{36,72} However, most of the studies conducted on genetic dominance have been focused on the defensive behavior of bees. Hybrid colonies of European mother and Africanized father show defense levels similar to those of Africanized bee colonies.^{43,51,52,82} Conversely, hybrid colonies of Africanized mother and European father are less defensive than Africanized colonies, but significantly more aggressive than European colonies.^{51,53} These results suggest that defense traits of African origin are genetically dominant and that the defensive responses of colonies are mainly affected by paternal effects rather than by maternal effects.

Considering all of the above, it can be concluded that Africanized bees have spread, colonized, and prevailed in the new world, because they are better adapted to the tropical environment of the majority

Superioridad numérica y comportamiento de los zánganos

Las colonias africanizadas producen una mayor cantidad de zánganos que las europeas^{14,66} y éstos se introducen con frecuencia a las colmenas manejadas de abejas europeas, donde su alto número inhibe la producción de más zánganos por parte de esas colonias, lo que puede considerarse como parasitismo de zánganos africanizados.⁶⁶ El número de zánganos africanizados en las áreas de congregación (áreas en el aire donde las abejas se aparean) puede superar el 80% de la población total de machos.^{66,78} Los zánganos africanizados dominan los apareamientos no sólo por su mayor número, sino también porque llegan más temprano y permanecen más tarde en las áreas de congregación que los zánganos europeos.¹² Estos factores favorecen la introgresión paterna de genes africanos a las poblaciones de abejas europeas, con muy poca introgresión de genes europeos en sentido inverso.

Usurpación de colonias

La usurpación de colonias es una forma de parasitismo reproductivo que ocurre en algunos insectos sociales y que está altamente acentuado en las poblaciones de abejas de origen africano. Enjambres de abejas africanizadas penetran en las colmenas habitadas por abejas europeas, matan a las reinas residentes y las reemplazan por sus propias reinas, las cuales se convierten en las nuevas madres de esas colonias. Varios estudios han demostrado que la africanización de colonias por medio de la usurpación puede representar entre 5 y 40% de los casos.⁷⁹⁻⁸¹ Los mecanismos que regulan la usurpación de colonias son virtualmente desconocidos y por ello es difícil explicar cómo las abejas de las colonias invadidas no se defienden de las abejas invasoras y permiten su entrada. Se ha especulado que la liberación de feromonas por parte de las abejas africanizadas les facilita su entrada a las colonias de abejas europeas.¹³

Dominancia de genes africanos

Las colonias de abejas empiezan a mostrar comportamientos de origen africano, aun en áreas recientemente colonizadas y con alto número de colonias de origen europeo.^{66,67,69} Por ello se deduce que algunas de estas características exhiben dominancia genética, y aunque esta dominancia no necesariamente conduce a la pérdida de marcadores genéticos europeos, sí contribuye a la preservación del fenotipo africano.

Se ha encontrado que hay efectos de dominancia de genes de origen africano para ciertos aspectos del

of the American countries than are European bees. Additionally, Africanized bees have prevailed because they possess mechanisms and behaviors that insure the maintenance and reproduction of their African genotype (Table 1).

Impact on the Mexican beekeeping industry

Beekeeping in Mexico

Nowadays, beekeeping in Mexico is considered an activity of high economic, social and ecological importance. Mexico is the sixth foremost honey producer in the world and ranks number three for honey exports.³ Beekeeping is one of the three main sources of foreign currency for Mexico's animal husbandry. In 2007 for example, 55 459 and 30 933 ton of honey were produced and exported, respectively; honey exports generated 69 million US dollars for the country.⁸³ Additionally, more than 2 400 ton of beeswax and about 8 ton of royal jelly are produced each year.⁸³ Beekeeping has a direct benefit on approximately 40 000 beekeepers and their families, as well as an indirect benefit on about 400 000 people involved in apiculture-related activities, such as manufacturers and suppliers of beekeeping equipment, honey packers, and people who sell other bee products.⁸⁴ In addition to the above, bees help in maintaining the equilibrium of many ecosystems, thanks to the pollination of blossoms that they perform while foraging on many wild plant species, upon which the existence of other organisms depend. Moreover, the effect of this bee service on Mexico's agricultural crops has an estimated value that exceeds two billion US dollars a year.³

Despite its importance, the Mexican beekeeping industry is currently affected by a variety of problems, including the negative effects of Africanized bees, which are considered as one of the most damaging factors to the industry. The presence of Africanized bees in Mexico has forced a series of changes in colony management such as those described below.

Changes in colony management

Most of the management changes in apicultural practices that have been implemented in Mexico have been based on the experience and research conducted on Africanized bees in South America, particularly in Brazil.^{3,85,86} The main management changes implemented since the arrival of Africanized bees have been:

comportamiento de pecoreo de las abejas^{24,76} y también para comportamientos que confieren resistencia a las abejas contra el ácaro parasitario *Varroa destructor*.^{36,72} Sin embargo, la mayor parte de los estudios sobre efectos de dominancia genética se han enfocado al comportamiento de defensa. Las colonias híbridas de madres europeas y padres africanizados exhiben niveles de defensa que no difieren de los mostrados por colonias de abejas africanizadas.^{43,51,52,82} Las colonias híbridas de madre africanizada y padre europeo son menos defensivas que las africanizadas, pero significativamente más agresivas que las europeas.^{51,53} Estos resultados sugieren que las características de defensa de origen africano son genéticamente dominantes y en ellas influyen en mayor medida, los efectos paternos que los maternos.

Considerando todo lo anterior, puede decirse que las abejas africanizadas se han dispersado, colonizado y prevalecido en el nuevo mundo, porque están mejor adaptadas al medio ambiente tropical de la mayoría de los países americanos que las abejas europeas. También porque poseen mecanismos y comportamientos que aseguran el mantenimiento y reproducción de su genotipo (Cuadro 1).

Impacto en la apicultura mexicana

La apicultura en México

En la actualidad la apicultura en México es considerada como una actividad de gran importancia económica, social y ecológica. México ocupa el sexto lugar mundial como productor de miel y el tercero como exportador del dulce.³ La apicultura es una de las tres primeras fuentes captadoras de divisas del subsector ganadero en México. En 2007 por ejemplo, se produjeron 55 459 ton de miel y se exportaron 30 933 de ellas, las cuales generaron divisas del orden de los 69 millones de dólares.⁸³ Además, se producen más de 2 400 toneladas de cera y alrededor de 8 ton de jalea real cada año.⁸³ La apicultura también beneficia directamente a aproximadamente 40 000 apicultores y sus familias, e indirectamente a alrededor de 400 000 personas que realizan actividades que tienen relación con la cadena productiva de la apicultura, como son los fabricantes de equipo apícola, así como los que envasan y comercializan miel y otros productos de las abejas.⁸⁴ Aunado a ello, las abejas ayudan a mantener el equilibrio de muchos ecosistemas, gracias a la polinización que éstas realizan de muchas especies de plantas silvestres de las que otros organismos dependen. Además, el efecto de este servicio en los cultivos agrícolas mexicanos tiene un valor estimado en más de dos mil millones de dólares cada año.³

A pesar de su importancia, la apicultura mexicana

Relocation of apiaries

Most of the apiaries have been relocated to distances of at least 200 m from houses, farms, animal pens, and other locations where animals are kept captive. The number of hives per apiary has been reduced too, and hives are installed on individual bases to prevent that aggressive colonies alter the behavior of the rest of the colonies in an apiary. The relocation of apiaries has not been uniform across the country and has been difficult to achieve in locations where not many secondary roads exist.⁸⁷

Protection and management equipment

When beekeeping was practiced with European races of bees, Mexican beekeepers used to manage them wearing light clothes such as cotton pants and t-shirts; they even used sandals and a simple veil. Managing Africanized bees wearing such clothes and protective equipment could be fatal. Therefore, beekeepers have invested in better protection equipment, such as thick coveralls, boots, gloves, and square-framed veils (veils that do not touch the beekeeper's face). Additionally, larger smokers have been built to produce more smoke for longer time, to pacify the bees.⁸⁷

Requeening

Requeening colonies is the most important management practice that can be implemented to control the negative effects of Africanized bees, as long as the queens used are from a selected stock or of European origin.^{14,85,88} Before the arrival of Africanized bees, it was not common that Mexican beekeepers requeened their colonies, but after their arrival, almost all beekeepers started to at least change the queens of their most aggressive colonies.⁸⁷ Queens must be replaced at least once a year, since they are naturally superseded by their workers in less than 12 months in tropical areas.⁸⁹

Artificial feeding

Because Africanized bees abscond in times of dearth, Mexican beekeepers have been confronted with the need to provide sugar syrup to their colonies in higher quantities than when they worked with European bees during these periods; this practice has increased their production costs.⁸⁷

Honey harvest

Before the arrival of Africanized bees, Mexican beekeepers only stacked supers on top of the hives and

está hoy en día afectada por una variedad de problemas, siendo las abejas africanizadas uno de los factores que más daña a esta actividad. El tener que trabajar con abejas africanizadas ha forzado una serie de cambios en el manejo de las colonias.

Cambios en el manejo de las colonias

La mayoría de los cambios de manejo que se han establecido en la práctica apícola mexicana se han implementado con base en la experiencia e investigación que sobre estas abejas se ha obtenido en Sudamérica, particularmente en Brasil.^{3,85,86} Entre los principales cambios en el manejo de las abejas se pueden mencionar los siguientes:

Reubicación de apiarios

La mayoría de los apiarios han sido alejados al menos 200 metros de casas, granjas, establos y otros sitios donde se mantienen animales cautivos. También el número de colmenas por apiario se ha reducido y las colmenas se instalan en bases individuales para evitar que colonias agresivas alteren el comportamiento de las demás colonias en el apiario. La reubicación de apiarios no ha sido uniforme en todo el país y se ha dificultado en sitios donde no hay muchos caminos secundarios.⁸⁷

Equipo de protección y manejo

Durante la época en que la apicultura era practicada con abejas de razas europeas, los apicultores mexicanos solían manejar sus abejas ataviados con ropa ligera como pantalones y camisetas de algodón, e inclusive usando sandalias y un velo simple. Con abejas africanizadas usar esa vestimenta podría ser fatal. Por ello los apicultores han tenido que invertir en equipo de mayor protección, como overoles gruesos, botas, guantes y velos de armazón cuadrada (que no se pegan a la cara del apicultor). Además, los ahumadores se han hecho más grandes para proveer una mayor cantidad de humo durante más tiempo, con el fin de tranquilizar a las abejas.⁸⁷

Cambio de reinas

El cambio de reinas es el manejo más importante en el control de los efectos negativos de las abejas africanizadas, siempre y cuando éstas sean de origen europeo o seleccionadas.^{14,85,88} Antes de la llegada de las abejas africanizadas era raro que los apicultores mexicanos cambiaran reinas, pero a unos años de su llegada, casi todos los apicultores empezaron a cambiar al menos las reinas de sus colonias más agresivas.⁸⁷ Las

made a single large harvest at the end of the blossom season. After the arrival of these bees, beekeepers realized that they had to harvest small amounts of honey from their colonies several times during the blossom season to prevent Africanized bees from using honey stores to transform them into brood.⁸⁷ This practice implies more hours of work in the apiary, but reduces swarming, and allows beekeepers to keep some of the honey that Africanized bees produce.

Honey production

The production of honey plummeted at the beginning of the process of Africanization in the countries where Africanized bees became established. In Venezuela, for example, honey production decreased from 1 300 ton in 1976 to only 78 in 1981,⁹⁰ whereas in central American countries, honey yields per colony and colony numbers decreased more than 50% after five years of the arrival of Africanized bees.^{1,91}

In Mexico, the impact that Africanized bees have had on honey production has not been as severe as in Venezuela or Central America, in part, because there is better beekeeping infrastructure than in those countries, and also because of government resources and programs directed at controlling them. In spite of the above, these bees continue to be one of the most important problems that decrease the productivity of Mexico's beekeeping industry. In 1986, the year of the arrival of Africanized bees to Mexico, the country's honey production was 74 600 ton, whereas honey exports exceeded 48 000 ton.⁹² But ten years after their arrival, the production and exports of honey decreased considerably.⁹³ For example, during 1996, honey production was estimated to be under 49 000 ton, while honey exports were less than 27 000 ton, which is equivalent to 66 and 56% of the honey that was produced and exported, respectively, until the arrival of Africanized bees to the country. Twenty years after the arrival of Africanized bees, in 2006, honey production exceeded 56 000 ton and honey exports reached 29 000 ton,⁸³ which reflects a slight increase relative to ten years before (Figures 1, 2). The average honey yield per hive decreased by about 25% after the arrival of Africanized bees. However, yields per colony have partially recovered during the last decade (Figure 3). This pattern of decrease in honey production, followed by a posterior increase, is consistent with what has happened in Brazil and Venezuela. Initially, beekeepers experienced a loss of hives and production, but when they adopted new management practices and replaced or increased their lost colonies, honey production increased gradually.

Although honey production has not recovered to the levels existing prior to the Africanization of

reinas deben cambiarse al menos una vez al año, ya que éstas son sustituidas naturalmente antes de 12 meses en zonas tropicales.⁸⁹

Alimentación artificial

Debido a que las abejas africanizadas se evaden en épocas de escasez, los apicultores mexicanos han tenido que proveer jarabe de azúcar a sus colonias en mayores cantidades durante estos periodos, lo cual incrementa los costos de producción.⁸⁷

Cosecha de miel

Antes de la llegada de las abejas africanizadas, los apicultores sólo apilaban alzas sobre las colmenas y hacían una sola cosecha grande al final de la floración. Después de su arribo, los apicultores se dieron cuenta de que tenían que realizar varias cosechas pequeñas durante la temporada de floración, para evitar que las abejas africanizadas usaran la miel que producen para transformarla en cría.⁸⁷ Esta práctica implica más horas de trabajo en el apiario, pero evita que las colonias enjambren y permite al apicultor quedarse con algo de la miel producida.

Producción de miel

La producción de miel se desplomó inicialmente en los países donde las abejas africanizadas se establecieron. Por ejemplo, en Venezuela la producción bajó de 1,300 toneladas en 1976 a solo 78 en 1981,⁹⁰ mientras que en los países centroamericanos se registró una baja de más del 50% en la producción de miel, en el número de colmenas y en el rendimiento promedio por colmena al cabo de cinco años de la llegada de las abejas africanizadas.^{1,91}

En México, el impacto sobre la producción de miel no ha sido tan negativo como en Venezuela o Centroamérica, en parte porque se cuenta con mejor infraestructura apícola que en otros países y también gracias a los recursos y esfuerzos del gobierno para controlarlas. No obstante lo anterior, estas abejas continúan siendo uno de los problemas que afectan en mayor medida la productividad de la apicultura nacional. En 1986, año de la llegada de las abejas africanizadas al país, la producción de miel se estimó en más de 74 600 ton y la exportación del dulce excedió las 48 000 ton.⁹² Pero diez años después de su llegada, la producción y exportación de miel disminuyeron considerablemente.⁹³ Por ejemplo, durante 1996, la producción fue menor a 49 000 ton, mientras que la exportación fue de sólo 27 000, lo que representa 66 y 56% de la miel que se producía y exportaba, respectivamente, hasta la llegada de las

colonies in most countries where Africanized bees have become established, in Brazil, it has increased to levels well above what was produced prior to the Africanization of bee colonies in that country. Thus, there is controversy with respect to whether or not Africanized bees are more productive than European bees.^{1,20,86} However, the main reason behind this controversy is the fact that there have been very few studies comparing honey production between these two types of bees. Additionally, the majority of these studies were conducted with an insufficient number of colonies (small sample size), which does not allow to draw valid conclusions, because between colony variation for this trait is very high.⁴⁵ In addition to all of the above, the results of these studies have been inconsistent. For example, Kerr,⁵ using ten colonies per treatment, found that Africanized bees were more productive than Europeans. Rinderer *et al.*,²² also with ten colonies per treatment, concluded that European bees were more productive than Africanized bees. Finally, Spivak *et al.*,⁹⁴ using seven colonies per treatment, did not find differences in honey production between these two bee types. Then, who to believe?

Actually, when Brazil's information is analyzed in more detail, it can be found that during the first 15 years after the introduction of African bees into that country, honey production decreased from over 7 000 ton a year to less than 5 000, a reduction of about 35%.⁸⁶ However, Brazil's honey production has increased considerably during the last 30 years, more as a consequence of the colonization and establishment of large citrus and eucalyptus plantations in the Amazon region (these plantations yield large quantities of nectar), which allowed the establishment

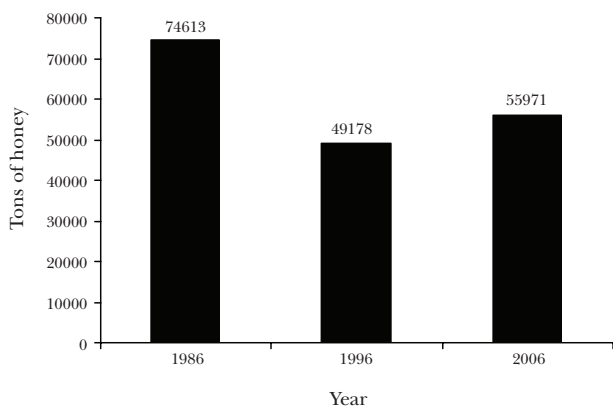


Figura 1. Producción de miel en México el año de la llegada de las abejas africanizadas (1986), 10 años después (1996) y 20 años después (2006) de ese hecho (Sagarpa 2009).⁸³

Figure 1. Honey production in Mexico the year of the arrival of Africanized bees (1986), 10 years later (1996), and 20 years later (2006) (Sagarpa 2009⁸³).

abejas africanizadas. Veinte años después de su arribo, en 2006, la producción superó las 56 000 ton y la exportación alcanzó las 29 000,⁸³ lo que refleja un ligero incremento con respecto a diez años antes (Figuras 1 y 2). El rendimiento medio de miel por colmena también disminuyó en aproximadamente 25% luego de la llegada de las abejas africanizadas. Sin embargo, la productividad por colmena se ha recuperado parcialmente en la última década (Figura 3). Este patrón de decremento en la producción de miel, seguido de un incremento posterior, es consistente con lo que ha ocurrido en Brasil y Venezuela. Inicialmente, los apicultores experimentaron una pérdida de colmenas y de producción y conforme adoptaron nuevos métodos de manejo y repusieron o incrementaron el número de colonias perdidas, la producción de miel fue aumentando gradualmente.

Aunque la producción de miel no se ha recuperado a niveles previos a la africanización en la mayoría de los países donde las abejas africanizadas se han establecido, en Brasil la producción ha aumentado muy por encima de lo que se producía antes de la africanización de las colonias de abejas en ese país, razón por la cual existe controversia respecto a si estas abejas son o no más productivas que las europeas.^{1,20,86} Sin embargo, la principal razón de la controversia es el hecho de que se han realizado muy pocos estudios comparativos entre estos dos ecotipos de abejas. Además, los pocos estudios realizados se llevaron a cabo con un número reducido de colmenas (bajo tamaño de muestra), lo cual no permite obtener conclusiones válidas, porque la variación para esta característica entre colonias es muy alta.⁴⁵ Encima de todo ello, los resultados de esos estudios han sido inconsistentes. Por ejemplo, Kerr,⁵ con diez colonias por tratamiento, encontró que las abejas africanizadas eran más productivas que las

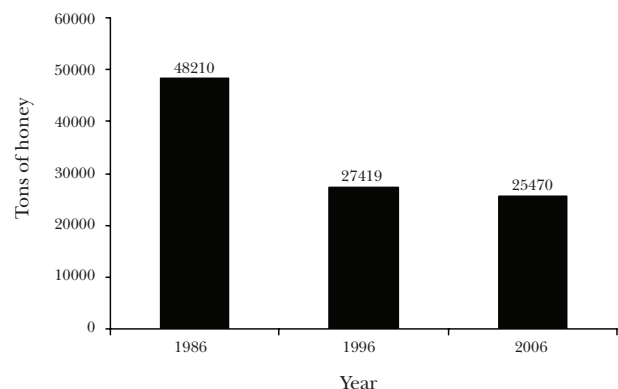


Figura 2. Exportación de miel en México el año de la llegada de las abejas africanizadas (1986), 10 años después (1996) y 20 años después (2006) de ese hecho (Sagarpa 2009).⁸³

Figure 2. Honey exports in Mexico the year of the arrival of Africanized bees (1986), 10 years later (1996), and 20 years later (2006) (Sagarpa 2009⁸³).

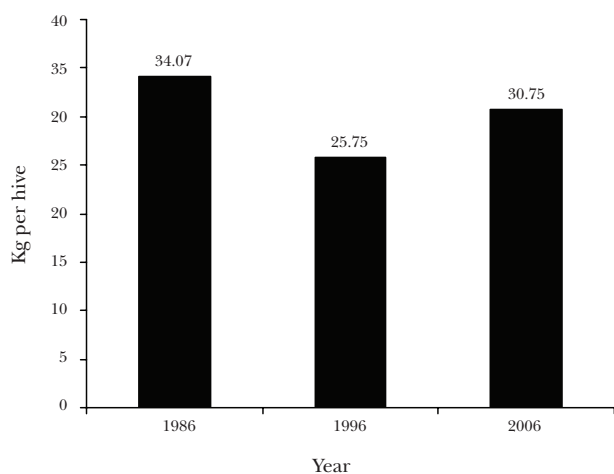


Figura 3. Producción promedio de miel por colmena en México el año de la llegada de las abejas africanizadas (1986), 10 años después (1996) y 20 años después (2006) de ese hecho (Sagarpa 2009).⁸³

Figure 3. Honey production per hive in Mexico the year of the arrival of Africanized bees (1986), 10 years later (1996), and 20 years later (2006) (Sagarpa 2009⁸³).

of massive numbers of hives, than as a consequence of improvements in productivity per hive. The average honey yield per colony in Brazil is considerably low, less than 19 kg annually.^{12,20}

Studies conducted in Mexico using a representative number of experimental colonies, showed that the reasons for the lower productivity of Africanized bees obey to lower crops per colony and to a decrease in the number of hives. Uribe *et al.*,⁴⁵ found that in the state of Mexico, honey bee colonies with African mitochondrial DNA produced significantly less honey than those with European mitochondrial DNA; in other studies, it was shown that European bee colonies, as well as those selected in a breeding program, produced between 25 and 40% more honey than Africanized bee colonies^{48,49,95} (Table 4). Some of the causes of these differences in productivity are attributable to the fact that Africanized bees invest larger amounts of their food resources (nectar and pollen) on reproduction, and also to their absconding and swarming rates, which are higher than those of European bees.¹²

Number of hives

Hive numbers in Mexico have decreased since the arrival of Africanized bees. It is estimated that in 1986 and 1996, there were, 2 210 000 and 1 919 000 hives in the country, respectively, while in 2006, 1 818 000 of them were registered⁸³ (Figure 4). The elevated tendency of Africanized bees to abscond could be the most important cause of colony losses in Mexico; however, factors such as the mite *Varroa destructor* (detected in 1992) and climatic phenomena (e.g.

européas. Rinderer *et al.*,²² también con diez colonias por tratamiento, concluyeron que las abejas europeas eran más productivas que las africanizadas. Finalmente, Spivak *et al.*,⁹⁴ con siete colonias por tratamiento, no encontraron diferencias de producción entre los dos tipos de abejas. Entonces, ¿a quién creerle?

En realidad, cuando se analiza la información de Brasil con mayor detalle, se encuentra que durante los primeros 15 años posteriores a la introducción de las abejas africanas a ese país, la producción de miel bajó de más de 7 000 toneladas por año a menos de 5 000, un decremento de aproximadamente 35%.⁸⁶ Sin embargo, la producción de miel de Brasil se ha incrementado considerablemente en los últimos 30 años, más como consecuencia de la colonización y establecimiento de grandes extensiones de plantaciones de cítricos y eucaliptos (los que producen grandes cantidades de néctar) en la zona amazónica, que permitieron el establecimiento de cantidades masivas de colmenas, que debido a incrementos de productividad por colmena. La producción promedio de miel por colmena en Brasil es considerablemente baja, menos de 19 kg al año.^{12,20}

Estudios realizados en México con un número representativo de colonias experimentales, mostraron que las razones de la baja en la producción de las abejas africanizadas obedecen a una menor cosecha por colonia y a un decremento en el número de colmenas. Uribe *et al.*,⁴⁵ encontraron que en el Estado de México, las colonias de abejas con ADN mitocondrial africano producían significativamente menos miel que aquellas colonias cuyo ADN mitocondrial era europeo; en otros estudios se descubrió que las abejas europeas, así como las seleccionadas mediante un programa de mejoramiento genético, produjeron de 25 a 40% más miel, que las africanizadas^{48,49,95} (Cuadro 4). Algunas de las causas de estas diferencias en producción se atribuyen a que las abejas africanizadas destinan una mayor inversión de recursos alimenticios (néctar y polen) a la reproducción y a sus elevadas tasas de evasión y enjambrazón, en comparación con las abejas europeas.¹²

Número de colmenas

El número de colmenas en México ha ido a la baja desde la llegada de las abejas africanizadas. Se estima que para 1986 y 1996, había en el país, 2 210 000 y 1 919 000 colmenas respectivamente, mientras que para 2006 se registraron 1 818 000⁸³ (Figura 4). La alta tendencia de las abejas africanizadas a evadirse podría ser una causa importante de parte de la pérdida de colmenas en México; sin embargo, factores como el ácaro *Varroa destructor* (detectado en 1992) y fenómenos climáticos (huracanes), también pudieran

Cuadro 4

Producción promedio de miel por colmena de colonias de abejas europeas, africanizadas e híbridas, en estudios llevados a cabo en México*

Average honey production per hive of European, Africanized, and hybrid bee colonies from studies conducted in Mexico*

Type of colony	N	kg honey
European	118	28.5
Africanized	80	19.1
F1 (European mother x Africanized father)	44	30.1

*Data of Guzman-Novoa and Uribe 2004.⁹⁵

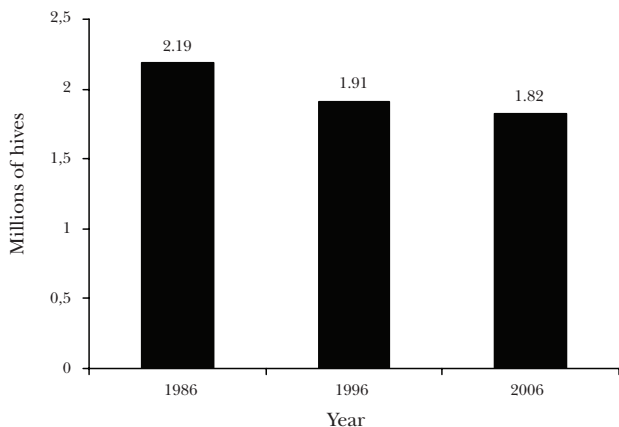


Figura 4. Número de colmenas en México el año de la llegada de las abejas africanizadas (1986), 10 años después (1996) y 20 años después (2006) de ese hecho (Sagarpa 2009).⁸³

Figure 4. Number of hives in Mexico the year of the arrival of Africanized bees (1986), 10 years later (1996), and 20 years later (2006) (Sagarpa 2009⁸³).

hurricanes), could also have contributed to the loss of colonies in the country.⁹² What is uncontroversial, is the fact that all honey-producing operations of more than 5 000 hives disappeared shortly after the arrival of Africanized bees. Miel Carlota, for instance, used to manage over 40 000 hives in the 70s,⁴ but nowadays, Miel Carlota only exists as a brand, because the company lost most of its colonies and sold others. Acapulco Miel and Veramiel, companies that managed more than 15 000 hives each, totally disappeared from the market.⁸⁷ Contrary to these losses, there has been a notable resurgence of small scale beekeepers and sideliners, that is, beekeepers owning between 20 and 500 hives.⁹³ These beekeepers adapted themselves from the beginning of their activities, to work with management techniques more suitable to the behavior of Africanized bees.

Stinging incidents

The high defensive responses of Africanized bees in Mexico resulted in more than 3 000 stinging incidents,

haber contribuido a la pérdida de colonias en el país.⁹² Lo que es un hecho incontrovertible es que todas las empresas de más de 5 000 colmenas que se dedicaban a la producción de miel, desaparecieron al poco tiempo de la llegada de las abejas africanizadas. Miel Carlota, por ejemplo, manejaba más de 40 000 colmenas en los años 70,⁴ pero ahora Miel Carlota sólo existe como marca ya que la empresa perdió la gran mayoría de sus colmenas y vendió otras. Acapulco Miel y Veramiel, empresas que manejaban más de 15 000 colmenas, desaparecieron totalmente del mercado.⁸⁷ En contraposición, ha habido un resurgimiento notable en el país de apicultores a pequeña escala, es decir, apicultores que explotan entre 20 y 500 colmenas.⁹³ Estos apicultores se han adaptado desde el principio, a trabajar con métodos de manejo más adecuados a los comportamientos de las abejas africanizadas.

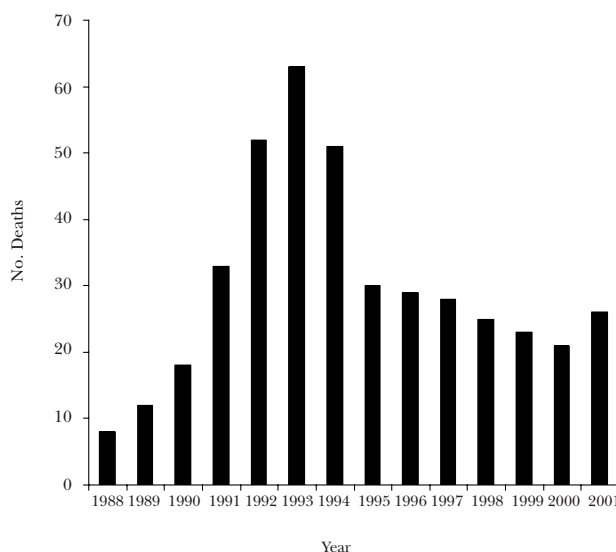


Figura 5. Número de personas muertas por picaduras de abejas en México entre 1988 y 2001 (SAGARPA 2009).⁸³

Figure 5. Number of dead people from bee stings in Mexico between 1988 and 2001 (Sagarpa 2009⁸³).

involving 410 people killed between 1988 and 2000,⁹² an average of 31.5 deaths per year, which translates to 0.32 annual deaths per million people. In comparison, more than 350 people died in Venezuela between 1975 and 1988, that is, 2.1 deaths a year per million inhabitants.¹² The average number of people killed by bees in Mexico increased gradually since 1988, reaching its highest level between 1992 and 1994, with an annual average of over 50 deaths (Figure 5). There are no recent reliable statistics (after the year 2000) with respect to the number of people killed by bees, but it is believed that the death figure has remained below 30 individuals per year. Mortality figures have decreased gradually, probably as a consequence of people becoming more aware of the danger that these bees represent, as well as because apiaries have been relocated and beekeepers are more careful when managing their bees; additionally, personnel from institutions such as the Programa Nacional para el Control de la Abeja Africana (PNCAA), Civil Protection, and the Firework Department, eliminate over 100 000 swarms every year, which has prevented the occurrence of a greater number of stinging incidents.*

Of all registered fatalities until the year 2000, 71% were people older than 50 years of age, 20% were infants below 10 years of age, and 9% were between 11 and 50 years old.⁹² It is evident that the most susceptible population to bee stings have been infants, as well as mature and old people.

The existence of Africanized bees in Mexico has increased the number of people killed as a consequence of bee stings. However, it is important to place the severity of this problem in context with other mortality causes. The probability of death by bee stings is relatively insignificant in comparison with other causes such as for example, automobile accidents. One study of the World Health Organization indicates that almost 13 000 persons die annually of this cause in Mexico; this is equivalent to 120 deaths per million inhabitants. Another example is that of cardiovascular diseases, culprit of over 190 000 deaths a year (1 760 fatalities per million inhabitants).³⁹ The number of deaths by bee stings could also be compared with the number of deaths resulting from scorpion stings, which averaged 166 individuals each year between 1996 and 2002 (1.7 people per million inhabitants).⁹⁶ From the above figures, it can be concluded that it is at least five times more probable to die from scorpion stings than from bee stings. Also, the probability of dying from automobile accidents or from cardiovascular diseases is 375 and 5 500 times higher than the probability of dying as a consequence of honey bee stings.

In addition to the above, and despite the fact that there are no statistics on the number of animals killed by bees in Mexico, this is likely in the thousands,

Incidentes de picaduras

En México, la alta respuesta de defensa de las abejas africanizadas ocasionó más de 3 000 accidentes de picaduras a personas, de las cuales murieron al menos 410 entre los años 1988 y 2000,⁹² un promedio de 31.5 muertes por año, lo que representa 0.32 muertes anuales por cada millón de personas. Comparativamente, en Venezuela murieron más de 350 personas entre 1975 y 1988, o sea 2.1 muertes por año por cada millón de habitantes.¹² El promedio de muertes de personas en México se fue incrementando desde 1988, llegando a su nivel más alto entre 1992 y 1994, con un promedio de más de 50 personas muertas por año (Figura 5). No hay estadísticas recientes (posteriores al año 2000) respecto al número de personas muertas por picaduras de abejas, pero se cree que la cifra de decesos se ha mantenido por debajo de los 30 individuos por año.* El número de personas muertas ha ido decreciendo gradualmente, probablemente como consecuencia de un mayor conocimiento de la gente acerca del peligro que estas abejas representan, así como por la reubicación de apiarios y manejo más cuidadoso de los apicultores; además, personal del PNCAA, de protección civil y del cuerpo de bomberos, eliminan más de 100 mil enjambres al año, lo que ha prevenido un mayor número de incidentes de picaduras.

De la totalidad de decesos registrados hasta el año 2000, 71% fueron personas de más de 50 años, 20% fueron infantes menores a los 10 años y 9% tenían edades entre 11 y 50 años.⁹² Es evidente que la población más susceptible a morir por picaduras de abejas ha sido tanto la infantil como de adultos mayores y ancianos.

La presencia de abejas africanizadas en México ha incrementado el número de personas muertas por picaduras. Sin embargo, es importante ubicar la gravedad de este problema en su justa dimensión en relación con otras causas de muerte. La probabilidad de que una persona muera por picaduras de abejas es relativamente insignificante en comparación con causas como por ejemplo los accidentes automovilísticos. Un estudio de la Organización Mundial de la Salud indica que casi 13 000 personas mueren anualmente por esta causa en México, es decir, 120 decesos por cada millón de habitantes. Otro ejemplo es el de las enfermedades cardiovasculares, a las cuales se les atribuyen más de 190 000 muertes por año (1,760 fallecimientos por cada millón).³⁹ Y también se les podría comparar con el número de muertes atribuidas a la picadura de alacrán, las cuales promediaron 166 individuos

*Comunicación personal. Programa Nacional para el Control de la Abeja Africana, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (PNCAA-Sagarpa), E. Tanús, 2004.

considering that complaints about animals being stung and killed by bees in all beekeeping regions of Mexico are very common.⁹³ The direct consequence of the aggressive behavior of bees on the beekeeping industry is that some beekeepers abandon the activity or reduce their colony numbers, because finding locations suitable for bee yards has become increasingly more difficult. Land-owners who have fields suitable for apicultural practices do not easily accept the placement of hives within their property because they want to avoid the problems that bee stinging incidents could cause them. Furthermore, if locations are found that do not pose this type of risk, they usually are not easily accessible, which does not allow to provide a good management to the bees.⁹³

When cases of stinging incidents involving humans or animals happen, the beekeeper normally pays for medical expenses and for the animals killed by the bees, when it can be demonstrated that the beekeeper's bees were responsible of the attack. The affected party contacts the beekeeper and in most cases they settle out of court.⁸⁷

Impact on crop pollination

Africanized bees are as efficient as European bees as pollinators of crops.⁹⁷ However, it is more complicated to manage and transport bees that are highly Africanized, because apparently they get more stressed than European bees when transported.⁹⁸ This response leads to higher absconding and mortality rates, which results in weaker colonies and in less hives available for rental purposes. Furthermore, stinging incidents involving agricultural workers increase when dealing with Africanized bees; this problem difficulties their management and compromise future hive rentals for the beekeeper. Javier Pompa, the beekeeper who owns and rents more colonies for crop pollination in Mexico, experienced a dramatic impact in his business of almost 10 000 hives, when as a consequence of the Africanization of his colonies he lost around 7 000 of them due to absconding in a single year. Mr. Pompa made changes in the way he managed his colonies and requeened them with European, imported queens, on an annual basis; thanks to these measures, he was able to recover and exceed his original number of colonies.⁹⁹

Africanized bees tend to collect more pollen and propolis than European bees;²³ this tendency could be an advantage for beekeepers who harvest these products. However, it is necessary that the market and the price for pollen and propolis grow (they are currently low) to incentive more beekeepers to collect these hive products, so that keeping Africanized bees becomes an advantage of economic importance.

por año entre 1996 y 2002 (1.7 personas muertas por cada millón de habitantes).⁹⁶ De las cifras anteriores se desprende que es al menos cinco veces más probable morir por picadura de alacrán que por picaduras de abejas en México. Asimismo, la probabilidad de morir en un accidente automovilístico o de una enfermedad cardiaca es 375 y 5,500 veces más alta en comparación con la posibilidad de morir por picaduras de abejas melíferas.

Por otro lado, aunque no existen estadísticas sobre el número de animales muertos, éste seguramente es de miles, a juzgar por lo común que es escuchar quejas sobre animales picados y muertos en todas las regiones apícolas de México.⁹³ La consecuencia directa de esta agresividad de las abejas en la apicultura, es que los apicultores abandonan la actividad o reducen su número de colmenas, pues el encontrar sitios apropiados para establecer apiarios se ha dificultado. Los propietarios que cuentan con terrenos aptos para desarrollar actividades apícolas no aceptan fácilmente la instalación de colmenas, ello, para evitar los problemas que les pudieran ocasionar los accidentes provocados por piquetes de abejas. Por otro lado, los lugares que no presentan este tipo de riesgo, por lo general son poco accesibles como para dar una atención adecuada a las abejas.⁹³

Cuando se presentan casos de picaduras de personas o animales, los apicultores normalmente pagan los gastos médicos y el valor de los animales cuando se demuestra que las abejas del productor fueron las responsables de un ataque. La parte afectada contacta al apicultor y se arreglan fuera de foros judiciales en casi todos los casos.⁸⁷

Impacto en la polinización de cultivos agrícolas

Las abejas africanizadas son polinizadoras tan eficientes como las europeas.⁹⁷ Sin embargo, resulta más complicado manejar y transportar abejas altamente africanizadas, porque aparentemente se estresan más que las europeas durante las movilizaciones.⁹⁸ Esto conduce a una mayor evasión y mortalidad de colonias, lo que deja al apicultor con colonias débiles y con menos colmenas para rentar. Además, los accidentes de picaduras a trabajadores agrícolas se incrementan con abejas africanizadas, lo que hace difícil su manejo y compromete futuras rentas para el apicultor. Javier Pompa, el apicultor con mayor número de colmenas dedicadas a la polinización de cultivos en México, experimentó un dramático impacto en su negocio de casi 10 000 colmenas, cuando perdió alrededor de 7 000 de ellas en un solo año debido a la evasión de las abejas de las colmenas por efecto de la africanización. Javier Pompa hizo cambios en el manejo de sus colonias

Economic impact

Working with aggressive bees that have a high tendency to swarm and abscond, forces beekeepers to make management changes to deal with them, which results in an increase in production costs. For example, relocating apiaries in remote sites increases transportation and labor costs (each person works less hives per day than when working with European bees). Costs also increase due to concepts such as protective equipment, including coveralls and gloves, that were not used before.⁸⁷ Additionally, costs increase because of queen purchases and hive requeening, management that was rarely done before the arrival of Africanized bees (the workers of each hive superseded their queen). Another expensive item is the investment on nectar substitutes (sucrose or fructose) for artificial feeding in times of dearth (heat, cold, and rain). If bees are not fed in dearth times, colonies abscond, leaving behind them, empty hives, which do not yield honey. Some commercial beekeepers estimate that the production costs of managed colonies have increased at least 30% in comparison with costs incurred when working with European bees.⁸⁷

Although in general, the number of colonies and commercial beekeepers have decreased, that of small-scale and sideline beekeepers has increased, and it is expected that this trend continues.⁹³ These beekeepers do not hire labor because they manage their own colonies or receive help from family members and relatives, with which labor costs and the difficulty of finding beekeeping employees do not affect them as much as commercial companies are affected. Furthermore, their apiaries are normally located on sites close to their place of residence and many times in their own property, thus, they do not have the transportation costs or the difficulties associated with finding suitable locations to place their apiaries as large commercial beekeeping companies have experienced.⁹³

Control

From the above mentioned, it can be concluded that today's Mexican beekeeping industry is less productive, more complex, and more costly than before the Africanization of colonies occurred. This is why finding solutions to control or lessen the negative effects associated with the Africanization of honey bee colonies is important. It has been suggested that the following are among the most important measures:

Genetic improvement, breeding, and requeening

Previous studies have demonstrated that if the Africanization level of colonies is 25% or lower, bees

y además recurrió al reemplazo anual de reinas con abejas importadas de origen europeo; gracias a estas medidas, recuperó y sobrepasó su número original de colmenas.⁹⁹

Las abejas africanizadas tienden a recolectar más polen y más propóleos que las abejas europeas.²³ Esto representa una ventaja para aquellos apicultores que se dedican a cosechar estos productos. Sin embargo, hace falta que el mercado y precio para estos productos mejoren (hoy día son muy bajos) para incentivar a más apicultores a dedicarse a estas opciones de producción y para que el mantener abejas africanizadas represente una ventaja de importancia económica.

Impacto económico

La explotación de abejas agresivas, enjambradoras y evasivas, obliga a los apicultores a realizar cambios en el manejo de estas abejas, que redundan en un incremento en los costos de producción. Por ejemplo, reubicar apiarios en sitios más remotos trae como consecuencia un aumento en los costos de transportación y de mano de obra (cada hombre trabaja menos colmenas por día que cuando lo hace con abejas europeas). También los costos aumentan por concepto de equipo de protección, como overoles y guantes, que antes no se utilizaban.⁸⁷ Además, los costos aumentan por la compra y cambio de abejas reinas que antes de la africanización casi no se realizaba (las mismas abejas reemplazaban a su reina). Otra dificultad estriba en la inversión de recursos para la alimentación sustitutiva del néctar (en sacarosa o fructosa) en las épocas de escasez (calor, frío y lluvia). De no alimentarse a las abejas en estas épocas, las colonias se evaden, dejando colmenas vacías que no producen miel. Algunos apicultores comerciales estiman que los costos de producción de colonias manejadas han aumentado en al menos 30% en relación con los de abejas europeas.⁸⁷

Aunque el número de productores comerciales y el de colmenas, en general, han decrecido, la cantidad de apicultores de pequeña escala se ha incrementado, y se espera que esta tendencia continúe.⁹³ Estos apicultores no contratan mano de obra, ya que ellos mismos manejan sus colmenas o lo hacen con la ayuda de familiares, por lo que el costo de mano de obra y la dificultad de encontrar empleados apícolas no les afecta tanto como a las empresas comerciales. Además, sus apiarios normalmente están localizados en sitios cercanos a su lugar de residencia y muchas veces en sus propios terrenos, por lo que no experimentan ni los costos de transportación ni las dificultades para encontrar sitios para ubicar sus apiarios como lo han experimentado las grandes empresas comerciales de apicultura.⁹³

of these colonies are as manageable as European bees.^{42,48,49,78} Therefore, for most Mexican beekeepers, it is important to identify and discriminate bees with African characteristics from those showing European characteristics, to select the most productive and manageable ones for queen breeding purposes. Requeening hives with genetically improved queens is the most important measure to control Africanized bees; therefore, beekeepers need selective breeding methods that are both, reliable and practical. Unfortunately, there are less than 50 queen breeders in the country, producing less than 300 000 queens annually, which does not satisfy the 1.8 million queens a year that are needed (equal to the number of hives). Moreover, only four or five queen breeders follow some sort of selection methodology.⁹³

Scientists from the Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) in association with researchers from the University of Davis, California, developed a genetic breeding program with which they demonstrated that it is possible to increase the production of honey and to decrease the defensive behavior of colonies without using instrumental insemination of queens to control mating.^{48,49,100} This program started in 1992 and was based on data collection of honey production from over 3 000 hives, as well as on evaluations of defensive behavior of the group of colonies selected from the honey production assessments. Additionally, worker samples of the colonies under selection were collected each year, to measure their wing length and to determine their type of mitochondrial DNA. After five years of selection, the honey production of the selected population increased 16%, whereas that of the unselected population decreased 34%. The number of stings deposited by the bees on a leather patch of the population under selection, decreased 54%, while the wing length of selected bees increased 1.1%. Additionally, the percentage of colonies having bees with African mitochondrial DNA went from 28% before initiating the program, to only 7% after five years of selection.^{48,49} These results show that the Africanization process was reversed, at least partially, and they also show that it is possible to breed productive and manageable bees in Africanized areas.

Management efficiency

In addition to apiary relocation and colony requeening, swarm control and artificial feeding of colonies in dearth times are the most important management practices to control the negative effects of Africanized bees. Moreover, beekeepers must harvest colonies several times during blossom seasons, to prevent that bees with a higher degree of African ancestry use their food reserves to generate swarms.⁹³

Control

De lo arriba mencionado puede concluirse que la apicultura en México es hoy día menos productiva, más compleja y más costosa que antes de la africanización. Debido a ello, es conveniente buscar soluciones para controlar o aminorar los efectos nocivos de la africanización de las colonias de abejas. Entre estas medidas se han sugerido las siguientes como las más importantes:

Mejoramiento genético, cría y cambio de reinas

Estudios previos han demostrado que si las colonias de abejas tienen un grado de africanización de alrededor de 25% o menor, éstas son tan manejables como las abejas europeas.^{42,48,49,78} Por ello, para la mayoría de los apicultores mexicanos resulta importante identificar y discriminar las abejas con características africanas de las que poseen características europeas, para seleccionar las más productivas y manejables para la crianza de reinas. El cambio de abejas reinas mejoradas es la principal medida para el control de abejas africanizadas; por esa razón, los apicultores necesitan métodos confiables y prácticos para la selección y producción de reinas. Desgraciadamente, existen menos de 50 criadores de abejas reinas en el país, los cuales producen menos de 300 mil de ellas anualmente, por lo que no se satisface la necesidad de 1.8 millones de reinas necesarias cada año (igual al número de colmenas). Además, sólo cuatro o cinco criadores de reinas realizan algún tipo de selección.⁹³

Investigadores del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) y de la Universidad de Davis, California, desarrollaron un programa de mejoramiento genético con el cual se ha demostrado que es posible aumentar la producción de miel y disminuir el comportamiento defensivo de las colonias de abejas, sin necesidad de recurrir a la inseminación instrumental de reinas.^{48,49,100} Este programase inició en 1992 y consistió en la toma de datos de producción de miel de más de 3,000 colmenas, así como de evaluaciones del comportamiento defensivo de las abejas del grupo de colonias preseleccionadas por su alta productividad de miel. Además, cada año se tomaron muestras de obreras de las colonias bajo selección, para medir el tamaño de sus alas, y para determinar su tipo de ADN mitocondrial. Después de cinco años de selección, la producción de miel de las colonias seleccionadas aumentó 16%, mientras que la de la población no seleccionada disminuyó 34%. La población bajo selección disminuyó 54% el número de agujones depositados en un parche de cuero por las abejas, mientras que el tamaño de las alas de las abejas seleccionadas aumentó 1.1%. Además, el

Conclusions

Africanized bees originated in Brazil as a consequence of a poorly planned introduction of bees from Southern Africa. From the biological standpoint, these bees are very successful invading organisms, because they have colonized more than 20 countries in the Americas within 50 years, and because their preadaptation to tropical conditions has favored an asymmetric flow of African genes into the local populations of honey bees. Unfortunately, these bees have more disadvantages than advantages for beekeeping practices of economic importance. Many commercial honey-producing operations have disappeared, and many colonies have been lost since the arrival of Africanized bees in Mexico; honey production and honey exports have decreased too. Additionally, hundreds of persons and thousands of animals have died as a consequence of stinging incidents due to their high defensive behavior. Queen rearing as well as hive rentals for crop pollination are other beekeeping activities that have been affected by the Africanization of colonies in Mexico. Therefore, Mexico's beekeeping is at the present time more complex and costly than before the arrival of Africanized bees, which has forced the adoption of measures to reduce the impact of these bees. Several studies have shown that the problems these bees have caused are complex, but technically manageable. However, the changes in management and selective breeding practices that are necessary to control these bees are expensive, and thus, the prices of hive products and pollination services should remain high to afford the cost of these measures. The current value of honey as well as colony rental fees for crop pollination are considered good, which could help the Mexican beekeeping industry surpass the production and exports of honey registered during the 80s. If other hive products such as pollen and propolis could be marketed at better prices, some of the behaviors of Africanized bees could be exploited, and beekeepers would have more economic resources to control and make these bees more productive.

Acknowledgements

The authors thank the financial support received from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) as well as the assistance provided by the veterinarians, Ricardo Anguiano Baez, Marta Silvia Reyes Cuayahuitl, and Angelica G. Gris Valle, whom contributed with valuable suggestions for the completion of this article.

porcentaje de colonias cuyas obreras tenían ADN mitocondrial africano se redujo de 28% antes del inicio del programa, a sólo 7% después de cinco años de selección.^{48,49} Los resultados anteriores demuestran que el proceso de africanización de la población bajo selección se revirtió, al menos parcialmente, y que es posible criar abejas productivas y manejables en zonas africanizadas.

Manejo eficiente

Además de la reubicación de apiarios y del cambio de reinas, el control de la enjambrazón y la alimentación artificial de las colonias en épocas de escasez son los manejos más importantes para el control de los efectos negativos de la africanización. Adicionalmente, los apicultores deben realizar más cosechas de miel durante las épocas de floración, para evitar que las abejas con mayor grado de sangre africana utilicen el alimento para producir enjambres.⁹³

Conclusiones

Las abejas africanizadas tuvieron su origen en Brasil como consecuencia de una introducción mal planeada y poco controlada de abejas del sur de África. Estas abejas han resultado ser un organismo invasor altamente exitoso desde el punto de vista biológico, porque han colonizado más de 20 países del continente americano a lo largo de 50 años, y su preadaptación a condiciones tropicales ha favorecido un flujo asimétrico de genes en las poblaciones locales de abejas, a favor de los de origen africano. Desafortunadamente, estas abejas tienen más desventajas que ventajas de importancia económica para practicar la apicultura. Desde la llegada de las abejas africanizadas a México han desaparecido muchas empresas comerciales productoras de miel y ha ocurrido una baja en el número de colmenas, así como en la producción y exportación de miel. También han muerto cientos de personas y miles de animales como consecuencia de accidentes de picaduras ocasionados por su elevado comportamiento defensivo. La cría de abejas reinas y la renta de colmenas para la polinización de cultivos agrícolas son otras actividades de la apicultura que también se han visto afectadas por la africanización de las abejas en México. Por ello, en la actualidad la apicultura del país es más compleja y costosa, lo que ha conducido a adoptar medidas para reducir el impacto de las abejas africanizadas. Los problemas que han provocado estas abejas son complejos, pero técnicamente manejables, como se ha demostrado en varios estudios. Sin embargo, los cambios en el manejo y mejoramiento genético, necesarios para el control de estas abejas, son costosos, por lo que se requieren precios altos para los productos de la colmena o para

Referencias

- CARON DM. Africanized bees in the Americas. Medina OH: The A.I. Root Co., 2001.
- CORREA-BENÍTEZ A, GUZMÁN-NOVOA E. Zootecnia apícola. En: TRUJILLO ME, editor. Introducción a la Zootecnia. México DF:FMVZ-UNAM, 2006:403-433.
- GUZMAN-NOVOA E, GOODMAN RD, HUANG ZY, MORSE RA, REID M, YOSHIDA T. Beekeeping in various parts of the world. In: SHIMANUKI H, FLOTTUM K, HARMAN A, editors. The ABC & XYZ of Bee Culture. Medina, OH:AI Root Co, 2007:83-99.
- LABOUGLE JM, ZOZAYA RJA. La apicultura en México. Cienc Desarrollo 1986;69:17-36.
- KERR WE. The history of the introduction of African bees to Brazil. S Afr Bee J 1967;39:3-5.
- NOGUEIRA-NETO P. The spread of a fierce African bee in Brazil. Bee World 1964;45:119-121.
- RUTTNER F. Biogeography and taxonomy of honey bees. Berlin: Springer-Verlag, 1988.
- SEELEY TD. Honey bee ecology. Princeton: Princeton University Press, 1985.
- RINDERER TE. Evolutionary aspects of the Africanization of honey bee populations in the Americas. In: NEEDHAM G, PAGE RE, DELFINADO-BAKER M, BOWMAN C, editors. Africanized Bees and Bee Mites. New York:John Wiley and Sons, 1988:13-28.
- MCNALLY LC, SCHNEIDER SS. Seasonal cycles of growth, development and movement of the African honey bee, *Apis mellifera scutellata*, in Africa. Insectes Sociaux 1992;39:167-179.
- PAGE RE. Neotropical African bees. Nature 1989; 339:181-182.
- WINSTON ML. Killer bees: The Africanized honey bee in the Americas. Cambridge: Harvard University Press, 1992.
- SCHNEIDER SS, DEGRANDI-HOFFMAN G, SMITH DR. The African honey bee: factors contributing to a successful biological invasion. Ann Rev Entomol 2004;49:351-376.
- WINSTON ML. The biology and management of Africanized honey bees. Ann Rev Entomol 1992;37:173-193.
- OTIS GW. Population biology of the Africanized honey bee. In: SPIVAK M, FLETCHER DJC, BREED MD, editors. The "African" Honey Bee. Boulder Co:Westview, 1991:213-234.
- SCHNEIDER SS, MCNALLY LC. Factors influencing seasonal absconding in colonies of the African honey bee, *Apis mellifera scutellata*. Insectes Sociaux 1992;39:403-423.
- GIRAY T, HUANG Z, GUZMAN-NOVOA E, ROBINSON G. Physiological correlates of genetic variation for rate of behavioral development in the honey bee, *Apis mellifera*. Behav Ecol Sociobiol 1999;47:17-28.
- BECERRA F, GUZMAN-NOVOA E, CORREA-BENITEZ A, ZOZAYA RJA. Length of life, age at first foraging, and foraging life of Africanized and European Honeybee (*Apis mellifera* L.) workers during conditions of resource abundance. J Apic Res 2005;44:151-156.
- NUÑEZ JA. Time spent on various components of foraging activity: comparison between European and Africanized honeybees in Brazil. J Apic Res 1979;18:110-115.
- RINDERER TE, COLLINS AM. Foraging behavior and honey production. In: SPIVAK M, FLETCHER DJC, BREED MD, editors. The "African" Honey Bee. Boulder Co:Westview, 1991:235-257.
- PESANTE D, RINDERER TE, COLLINS AM. Differential nectar foraging by Africanized and European honeybees in the neotropics. J Apic Res 1987;26:210-216.
- RINDERER TE, COLLINS AM, TUCKER KW. Honey production and underlying nectar harvesting activities of Africanized and European honeybees. J Apic Res 1985;23:161-167.
- DANKA RG, HELLMICH RL II, RINDERER TE, COLLINS AM. Diet-selection ecology of tropically and temperately adapted honey bees. Anim Behav 1987a;35:1858-1863.
- FEWELL JH, BERTRAM SM. Evidence of genetic variation in worker task performance by African and European honey bees. Behav Ecol Sociobiol 2002;52:318-325.
- PAGE RE, GUZMAN-NOVOA E. The Genetic Basis of Disease Resistance. In: MORSE RA, FLOTTUM K, editors. Honey Bee Pests, Predators, and Diseases. Medina OH:AI Root Co, 1997:469-492.
- ROTHENBUHLER WC. Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. IV. Responses of F1 and backcross generations to disease-killed brood. Am Zool 1964;4:111-123.
- SPIVAK M, GILLIAM M. Facultative expression of hygienic behaviour of honey bees in relation to disease resistance. J Apic Res 1993;32:147-157.
- SPIVAK M. Honey bee hygienic behavior and defense against *Varroa jacobsoni*. Apidologie 1996;27: 245-260.
- GUZMAN-NOVOA E, CORREA-BENITEZ A. Honey bee selective breeding for resistance against the mite *Varroa jacobsoni* O. Vet Méx 1996;27:149-158.

Agradecimientos

Se agradece el apoyo financiero brindado por el Consejo de Investigaciones en Ingeniería y Ciencias Naturales de Canadá (NSERC, por sus siglas en inglés), a los médicos veterinarios zootecnistas Ricardo Anguiano Baez, Marta Silvia Reyes Cuayahuitl y Angélica G. Gris Valle, quienes contribuyeron con sugerencias valiosas para este trabajo.

30. CORRÊA-MARQUES M, DE JONG D. Uncapping of worker bee brood, a component of the hygienic behavior of Africanized honey bees against the mite *Varroa jacobsoni* Oud. *Apidologie* 1997;29:283-289.
31. GUERRA JCV, GONÇALVES LS, DE JONG D. Africanized honey bees (*Apis mellifera* L.) are more efficient at removing worker brood artificially infested with the parasitic mite *Varroa jacobsoni* Oudemans than are Italian bees or Italian/Africanized hybrids. *Genet Mol Biol* 2000;23:89-92.
32. VANDAME R, MORAND S, COLIN M, BELZUNCES LP. Parasitism in the social bee *Apis mellifera*: quantifying costs and benefits of behavioral resistance to *Varroa destructor* mites. *Apidologie* 2002;33:433-445.
33. MORETTO G, GONÇALVES LS, DE JONG D, BICHUETTE MZ. The effects of climate and bee race on *Varroa jacobsoni* Oud. infestations in Brazil. *Apidologie* 1991;22:197-203.
34. GUZMAN-NOVOA E, VANDAME R, ARECHAVALETA ME. Susceptibility of European and Africanized honey bees (*Apis mellifera* L.) to *Varroa jacobsoni* Oud. in Mexico. *Apidologie* 1999;30:173-182.
35. ARECHAVALETA ME, GUZMAN-NOVOA E. Relative effect of four characteristics that restrain the population growth of the mite *Varroa destructor* in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Apidologie* 2001;32:157-174.
36. GUZMAN-NOVOA E, SANCHEZ A, PAGE RE, GARCIA T. Susceptibility of European and Africanized honeybees (*Apis mellifera* L.) and their hybrids to *Varroa jacobsoni* Oud. *Apidologie* 1996;27:93-103.
37. DE JONG D. Mites: Varroa and other parasites of brood. In: MORSE RA, FLOTTUM K, editors. *Honey Bee Pests, Predators, and Diseases*. Medina OH:AI Root Co, 1997:279-327.
38. BREED MD, GUZMAN-NOVOA E, HUNT GJ. Defensive behavior of honey bees: Organization, genetics and comparisons with other bees. *Ann Rev Entomol* 2004;49:271-298.
39. WORLD HEALTH ORGANIZATION. Statistical Information System [database on the Internet]. Age-standardized mortality rate for cardiovascular diseases (per 100,000 population) [cited 2010 Jun 18]. Available from: <http://apps.who.int/whosis/data>.
40. STORT AC. Genetic study of the aggressiveness of two subspecies of *Apis mellifera* in Brazil. V. Number of stings in the leather ball. *J Kans Entomol Soc* 1975;48:381-387.
41. COLLINS AM, RINDERER TE, HARBO JR, BOLTEN AB. Colony defense by Africanized and European honey bees. *Science* 1982;218:72-74.
42. GUZMAN-NOVOA E, PAGE RE. Backcrossing Africanized honey bee queens to European drones reduces colony defensive behavior. *Ann Entomol Soc Am* 1993;86:352-355.
43. GUZMAN-NOVOA E, PAGE RE. Genetic dominance and worker interactions affect honey bee colony defense. *Behav Ecol* 1994a;5:91-97.
44. COLLINS AM, RINDERER TE. Genetics of defensive behavior I. In: SPIVAK M, FLETCHER DJC, BREED MD, editors. *The "African" Honey Bee*. Boulder Co:Westview, 1991:309-328.
45. URIBE JL, GUZMÁN-NOVOA E, HUNT GJ, CORREA-BENÍTEZ A, ZOZAYA RJA. Efecto de la africanización sobre la producción de miel, comportamiento defensivo y tamaño de las abejas melíferas (*Apis mellifera* L.) en el Altiplano mexicano. *Vet Méx* 2003;34:47-59.
46. GUZMAN-NOVOA E, HUNT GJ, URIBE JL, PRIETO D. Genotypic effects of honey bee (*Apis mellifera*) defensive behavior at the individual and colony levels: the relationship of guarding, pursuing and stinging. *Apidologie* 2004;35:15-24.
47. URIBE JL, GUZMAN-NOVOA E, VÁZQUEZ C, HUNT GJ. Genotype, task specialization, and nest environment influence the stinging response thresholds of individual Africanized and European honeybees to electrical stimulation. *Behav Genet* 2008;38:93-100.
48. GUZMAN-NOVOA E, PAGE RE. Breeding Honey Bees in Africanized Areas. In: HOOPINGARNER R, CONNOR L, editors. *Apiculture for the 21st Century*. Cheshire, CT:Wicwas Press, 1999:12-14.
49. GUZMAN-NOVOA E, PAGE RE. Selective breeding of honey bees (Hymenoptera: Apidae) in Africanized areas. *J Econ Entomol* 1999b;92:521-525.
50. HUNT GJ, GUZMAN-NOVOA E, FONDRK K, PAGE RE. Quantitative trait loci for honey bee stinging behavior and body size. *Genetics* 1998;148:1203-1213.
51. DEGRANDI-HOFFMAN G, COLLINS AM, MARTIN JH, SCHMIDT JO, SPANGLER HG. Nest defense behavior in colonies from crosses between Africanized and European honey bees (*Apis mellifera* L.) (Hymenoptera: Apidae). *J Insect Behav* 1998;11:37-45.
52. GUZMAN-NOVOA E, HUNT GJ, URIBE JL, SMITH C, ARECHAVALETA ME. Confirmation of QTL effects and evidence of genetic dominance of honey bee defensive behavior: results of colony and individual behavioral assays. *Behav Genet* 2002;32:95-102.
53. GUZMAN-NOVOA E, HUNT GJ, PAGE RE, URIBE JL, PRIETO D, BECERRA F. Paternal effects on the defensive behavior of honeybees. *J Heredity* 2005;96:376-380.
54. MCKENNA WR. Killer bees – what the allergist should know. *Pediatric asthma allergy Immunol* 1992;6:275-285.
55. TAYLOR OR. Past and possible future spread of Africanized honey bees in the Americas. *Bee World* 1977;58:19-30.
56. TAYLOR OR. Displacement of European honey bee subspecies by an invading African subspecies in the Americas. In: HOOPINGARNER R, CONNOR L, editors. *Apiculture for the 21st Century*. Cheshire, CT:Wicwas Press, 1999:38-46.
57. PINTO AM, RUBINK WL, PATTON JC, COULSON RN, JOHNSTON JS. Africanization in the United States: replacement of feral European honey bees (*Apis mellifera* L.) by an African hybrid swarm. *Genetics* 2005;170:1653-1665.
58. KERR WE, DEL RÍO SL, BARRIONUEVO MD. The southern limits of distribution of the Africanized honey bee in South America. *Am Bee J* 1982;122:196-198.
59. MOFFETT JO, MAKI DL, ANDERE T, FIERRO MM. The Africanized bee in Chiapas, Mexico. *Am Bee J* 1987;127:517-520.
60. QUEZADA-EUAN JJG. A retrospective history of the

- expansion of Africanized honeybees in Mexico. *J Apic Res* 2007;46:295-300.
61. ZAMORA O, DOMINGUEZ R, ALANIZ-GUTIERREZ L, QUEZADA-EUAN JJG. Frequency of European and African-derived morphotypes and haplotypes in colonies of honey bees (*Apis mellifera*) from NW Mexico. *Apidologie* 2008;39:388-396.
 62. TAYLOR OR, DELGADO A, BRIZUELA F. Rapid loss of European traits from feral neotropical African honey bee populations in Mexico. *Am Bee J* 1991;131:783.
 63. SUGDEN EA, WILLIAMS KR. October 15: the day the bee arrived. *Glean Bee Cult* 1991;119:18-21.
 64. VISSCHER PK, VETTER RS, BAPTISTA FC. Africanized bees, 1990-1995: Initial rapid expansion has slowed in the U.S. *Calif Agric* 1997;51:22-25.
 65. LABOUGLE JM, MANCERA M, TAYLOR OR. Morphometric and electrophoretic study of the African honey bee in southern Mexico. *Am Bee J* 1989;129:817.
 66. RINDERER TE, STELZER JA, OLDROYD BP, BUCO SM, RUBINK WL. Hybridization between European and Africanized honey bees in the Neotropical Yucatan Peninsula. *Science* 1991;253:309-311.
 67. QUEZADA-EUAN JJG, ECHAZARRETA CM, PAXTON RJ. The distribution and range of expansion of Africanized honey bees (*Apis mellifera*) in the state of Yucatan, Mexico. *J Apic Res* 1996;35:85-95.
 68. HALL HG. 1999. Genetic and physiological studies of African and European honey bee hybridizations: past, present and into the 21st century. In: HOOPINGARNER R, CONNOR L, editors. *Apiculture for the 21st Century*. Cheshire, CT:Wicwas Press, 1999:52-59.
 69. QUEZADA-EUAN JJG, PAXTON RJ. Rapid intergenerational changes in morphology and behaviour in colonies of Africanized and European honey bees (*Apis mellifera*) from tropical Yucatan, Mexico. *J Apic Res* 1999;38:93-104.
 70. NIELSEN DI, EBERT PR, PAGE RE, HUNT GJ, GUZMAN-NOVOA E. Improved polymerase chain reaction-based mitochondrial genotype assay for identification of the Africanized honey bee (Hymenoptera: Apidae). *Ann Entomol Soc Am* 2000;93:1-6.
 71. CLARKE KE, RINDERER TE, FRANCKP, QUEZADA-EUAN JJG, OLDROYD BP. The Africanization of honey bees (*Apis mellifera* L.) of the Yucatan: a study of a massive hybridization event across time. *Evolution* 2002;56:1462-1474.
 72. RINDERER TE, HELLMICH RL. The process of Africanization. In: SPIVAK M, FLETCHER DJC, BREED MD, editors. *The "African" Honey Bee*. Boulder Co:Westview, 1991:95-117.
 73. NIELSEN DI, EBERT PR, HUNT GJ, GUZMAN-NOVOA E, KINEE SA, PAGE RE. Identification of Africanized honey bees (Hymenoptera: Apidae) incorporating morphometrics and an improved PCR mitotyping procedure. *Ann Entomol Soc Am* 1999;92:167-174.
 74. SMITH DR. African bees in the Americas: insights from biogeography and genetics. *Trends Ecol Evolution* 1991;6:17-21.
 75. QUEZADA-EUAN JJG. Hybridization between European and Africanized honeybees in tropical Yucatan, Mexico. II. Morphometric, allozymic and mitochondrial DNA variability in feral colonies. *Apidologie* 2000;31:443-453.
 76. PAGE RE, FONDRK MK, HUNT GJ, GUZMÁN-NOVOA E, HUMPHRIES MA, NGUYEN K *et al*. Genetic dissection of honey bee (*Apis mellifera* L.) foraging behavior. *J Heredity* 2000;91:474-479.
 77. RUBINK WL, LUEVANO-MARTINEZ P, SUGDEN EA, WILSON WT, COLLINS AM. Subtropical *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) swarming dynamics and Africanization rates in Northeastern Mexico and Southern Texas. *Ann Entomol Soc Am* 1996;89:243-251.
 78. HELLMICH RL II. Continuing commercial queen production after the arrival of Africanized honey bees. In: SPIVAK M, FLETCHER DJC, BREED MD, editors. *The "African" Honey Bee*. Boulder Co:Westview, 1991:187-197.
 79. VERGARA C, DIETZ A, PEREZ A. Usurpation of managed honey bee colonies in Tabasco, Mexico. *Am Bee J* 1989;129:824-825.
 80. VERGARA C, DIETZ A, DE LEON AP. Female parasitism of European honey bees by Africanized honey bee swarms in Mexico. *J Apic Res* 1993;32:32-40.
 81. DANKA RG, HELLMICH RL II, RINDERER TE. Nest usurpation, supersedure and colony failure contribute to Africanization of commercially managed European honey bees in Venezuela. *J Apic Res* 1992;31: 119-123.
 82. HUNT GJ, GUZMAN-NOVOA E, URIBE JL, PRIETO D. Genotype by environmental interactions in guarding behavior of European and Africanized honey bees. In: *Proceedings of the Animal Behavior Society; 2002 July 13-17; Bloomington, Indiana, USA*. Bloomington: Animal Behavior Society, 2002:45.
 83. SECRETARÍA DE AGRICULTURA, GANADERÍA, DESARROLLO RURAL, PESCA Y ALIMENTACIÓN [base de datos en Internet]. Servicio de información estadística agroalimentaria (SIAP) [citado 2009 ago 2]. Disponible en: <http://www.siap.sagarpa.gob.mx>.
 84. CORREA-BENÍTEZ A. Historia de la apicultura en México. *Imagen Vet* 2004;4:4-6.
 85. GUZMÁN-NOVOA E. *Apicultura y abejas africanas*. México DF: Quetzalcoatl, 1986.
 86. GONÇALVES LS, STORT AC, DE JONG D. Beekeeping in Brazil. In: Spivak M, FLETCHER DJC, BREED MD, editors. *The "African" Honey Bee*. Boulder Co:Westview, 1991:359-372.
 87. GUZMAN-NOVOA E, PAGE RE. The impact of Africanized bees on Mexican beekeeping. *Am Bee J* 1994;134:101-106.
 88. GUZMAN-NOVOA E, PAGE RE, CORREA-BENITEZ A. Introduction and acceptance of European Queens in Africanized and European Honey Bee (*Apis mellifera* L.) Colonies. *Am Bee J* 1997;137:667-668.
 89. GUZMAN-NOVOA E, PAGE RE, PRIETO D. Queen introduction, acceptance, and survival in honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies of a tropical, Africanized region. *J Econ Entomol* 1998;91:1290-1294.
 90. HELLMICH RL II, RINDERER TE. Beekeeping in Venezuela. In: SPIVAK M, FLETCHER DJC, BREED MD, editors. *The "African" Honey Bee*. Boulder Co:Westview, 1991:399-411.

91. GUZMÁN-NOVOA E. La apicultura en México y Centroamérica. Memorias de V Congreso Ibero-latinoamericano de Apicultura; 1996 junio1-3; (Mercedes) Uruguay. Uruguay (Mercedes): Central Apícola Cooperativa, 1996:14-17.
92. SECRETARÍA DE AGRICULTURA, GANADERÍA, DESARROLLO RURAL, PESCA Y ALIMENTACIÓN. Situación actual y perspectiva de la apicultura en México. Programa Nacional para el Control de la Abeja Africana, Dirección General de Ganadería. México (DF): SAGARPA, 2000:26.
93. GUZMÁN-NOVOA E. Impacto de la Africanización de las abejas en México. Imagen Vet 2004;4:22-25.
94. SPIVAK M, BATRA S, SEGREDA F, CASTRO AL, RAMÍREZ W. Honey production by Africanized and European honey bees in Costa Rica. Apidologie 1989;20:207-220.
95. GUZMAN-NOVOA E, URIBE JL. Honey production by European, Africanized and hybrid honey bee (*Apis mellifera*) colonies in Mexico. Am Bee J 2004;144:318-320.
96. TAY J, DÍAZ JG, SÁNCHEZ V, CASTILLO L, RUÍZ D, CALDERÓN L. Picaduras por alacranes y arañas ponzoñosas de México. Rev Fac Med 2004;47:6-12.
97. LOPER GM, DANKA RG. Pollination tests with Africanized honey bees in southern Mexico. Am Bee J 1991;131:191-193.
98. DANKA RG, HELLMICH RL II, RINDERER TE, COLLINS AM. Responses of Africanized honey bees (Hymenoptera: Apidae) to pollination management stress. Anim Behav 1987b;80:621-624.
99. RATNIEKS F, VISSCHER PK. Agricultural impact of Africanized honey bees in Sinaloa, Mexico. Calif Agric 1996;50:24-28.
100. GUZMÁN-NOVOA E, PRIETO D. Pasos generales para la selección de abejas productivas y manejables. Memorias del IV Congreso Internacional de Actualización Apícola; 1997 mayo 16-18; Morelia (Michoacán) México. México (DF): Asociación Nacional de Médicos Veterinarios Zootecnistas Especialistas en Abejas, AC, 1997:106-107.