



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE
HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

Estructura y variabilidad genética poblacional de *Apis mellifera* L.
en un gradiente de urbanización de la zona metropolitana de
Pachuca, Hidalgo, México

TESIS

Que presenta

ANA SOFIA MEDINA CARCOBA

Para obtener el título de

LICENCIADA EN BIOLOGÍA

Director: Dr. Pablo Octavio Aguilar

Codirector: Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark

Mineral de la Reforma, Hidalgo. 2026



Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería

School of Engineering and Basic Sciences

Dirección

Office of the Director

Mineral de la Reforma, Hgo., a 9 de abril de 2026

Número de control: ICBI-D/627/2026

Asunto: Autorización de impresión.

MTRA. OJUKY DEL ROCÍO ISLAS MALDONADO DIRECTORA DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UA EH

Con Título Quinto, Capítulo II, Capítulo V, Artículo 51 Fracción IX del Estatuto General de nuestra Institución, por este medio, le comunico que el Jurado asignado a la egresada de la Licenciatura en Biología **Ana Sofía Medina Carcoba**, quien presenta el trabajo de titulación "**Estructura y variabilidad genética poblacional de *Apis mellifera* L. en un gradiente de urbanización de la zona metropolitana de Pachuca, Hidalgo, México**", ha decidido, después de revisar fundamento en lo dispuesto en el Título Tercero, Capítulo I, Artículo 18 Fracción IV; dicho trabajo en la reunión de sinodales, **autorizar la impresión del mismo**, una vez realizadas las correcciones acordadas.

A continuación, firman de conformidad los integrantes del Jurado:

Presidente: Dra. Iriana Leticia Zuria Jordán

Secretario: Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark

Vocal: Dr. Pablo Octavio Aguilar

Suplente: Dra. Dulce María Galván Hernández

Sin otro particular por el momento, reciba un cordial saludo.

Atentamente,
"Amor, Orden y Progreso"

Dr. Gabriel Vergara Rodríguez
Director del ICBI

Ciudad del Conocimiento, Carretera Pachuca-Tulancingo
Km. 4.5 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo,
México. C.P 42184

Teléfono: 52 (771) 71 720 00 Ext. 40001

direccion_icbi@uaeh.edu.mx, vergara@uaeh.edu.mx

GVR/MMM
"Amor, Orden y Progreso"

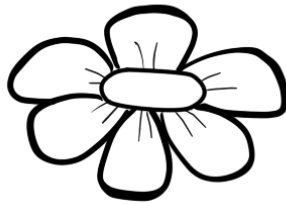


uaeh.edu.mx

DEDICATORIA



*A mi abuelo Beto,
quien me apoyó incondicionalmente en pequeñas y
grandes formas en los momentos más importantes
te quiero y te aprecio enormemente.*



AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Pablo Octavio Aguilar por guiarme a lo largo de este proyecto de principio a fin. Gracias por creer en mí y siempre aclarar mis dudas con paciencia, por más pequeñas que fueran, para lograr seguir adelante con este trabajo cuando muchas veces me sentí estancada. Gracias a su conocimiento, enseñanza y dedicación, pude aprender sobre biología molecular y genética de poblaciones mucho más allá de lo que conocía inicialmente.

Al Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark por brindar su conocimiento sobre las abejas y la urbanización que aportó inmensamente a este trabajo. Su pasión por estos temas me inspiró y su entusiasmo al hablar de lo valioso es investigar sobre ellos me fue motivador.

A la Dra. Dulce María Galván Hernández y la Dra. Iriana Leticia Zuria Jordán por aceptar ser parte de mi comité. Agradezco sus valiosas aportaciones, que ayudaron a pulir y enriquecer este trabajo aún más.

Al Dr. Mario Adolfo García Montes por ser mi mentor para la toda la parte experimental de este proyecto. Gracias por compartirme tanto de tu experiencia sobre biología molecular, por darme palabras de aliento al igual que ayudarme a buscar soluciones cuando algo no salía bien.

A mi mamá y mi hermano por estar siempre presentes y apoyarme. Ustedes brindaron todo el soporte y aliento que permitieron que pudiera lograr llegar hasta aquí. Espero enorgullecerlos, así como ustedes me inspiraron a mí.

A la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, por ser una institución de excelencia donde pude formarme como profesionista en el área de biología.

CONTENIDO

DEDICATORIA	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
CONTENIDO.....	IV
ÍNDICE DE FIGURAS	VI
ÍNDICE DE TABLAS	VII
GLOSARIO.....	VIII
I RESUMEN.....	1
I ABSTRACT	2
II INTRODUCCIÓN.....	3
III ANTECEDENTES.....	5
3.1. Los ambientes urbanos.....	5
3.2. Antecedentes históricos: manejo de las abejas melíferas.....	6
3.3. Las abejas en ambientes urbanos	7
3.4. Estudios genético poblacionales en abejas.....	9
3.4.1. Urbanización y la estructura genética poblacional de las abejas.....	10
3.4.2 Microsatélites usados en abejas.....	11
IV JUSTIFICACIÓN	13
V HIPÓTESIS.....	14
VI OBJETIVOS.....	15
6.1 General	15
6.2 Específicos	15
VII MATERIALES Y MÉTODOS.....	16
7.1. Área de estudio.....	16
7.2. Muestreo.....	18
7.3. Extracción de DNA	18
7.4. Amplificación de microsatélites.....	19
7.5. Análisis de datos	19
VIII RESULTADOS.....	22
8.1. Contraste entre los métodos de extracción.....	22
8.2. Depuración de la base de datos	22
8.3. Diversidad genética.....	22
8.4. Estructura genética	23
8.5. Cuello de botella	27
8.6. Prueba de Mantel.....	28
8.7 Análisis de relaciones filiales.....	29
IX DISCUSIÓN.....	32

9.1. Diversidad genética.....	32
9.2. Estructura genética.....	34
9.3. Aspectos ecológicos y perspectivas	36
X CONCLUSIONES	38
XI BIBLIOGRAFÍA.....	39

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Imagen satelital de la zona metropolitana de Pachuca, Hidalgo, México; con los sitios de muestreo marcados con puntos azules. Los números corresponden a lo descrito en la Tabla 2.	17
Figura 2. Porcentajes de varianza molecular para <i>Apis mellifera</i> en la zona metropolitana de Pachuca.	24
Figura 3. Árbol no enraizado de agrupamiento Neighbor-Joining basado en las distancias genéticas Nei entre las poblaciones.	25
Figura 4. Análisis de asignación Bayesiana obtenida por el programa STRUCTURE-SELECTOR. A) Modelo de divergencia acumulada Delta K a 3 grupos. B) modelo de variación media respecto al centroide con K = 4.	26
Figura 5. Análisis de Funciones Discriminantes de Componentes Principales, bajo el modelo de Jombart (2010).	27
Figura 6. Correlación probabilística de Mantel entre los índices de diferenciación pareados entre sitios (F_{st} = GENE) y la distancia geográfica (GEOG).	29
Figura 7. Porcentaje de relación filial completa (A) y parcial (B), con respecto al porcentaje de superficie impermeable.	30

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Comparación de indicadores de variabilidad y estructura genética entre abejas (Ho, Heterocigosidad observada; He, Heterocigosidad esperada, F _{ST} , Coeficiente de diferenciación poblacional; FIS, Coeficiente de endogamia; G-W, Índice de Garza-Williamson).	12
Tabla 2. Sitios seleccionados, ordenados de mayor a menor en cuanto al porcentaje de cobertura impermeable.	17
Tabla 3. Secuencias Forward y Reverse de los marcadores propuestos. T° temperatura de alineamiento en °C, pb: tamaño esperado en pares de bases del amplificado, Arr: arreglo del marcador.	19
Tabla 4. Descriptores de variación genética poblacional para <i>Apis mellifera</i> en Pachuca, Mineral de la Reforma y Epazoyucan, Hidalgo. Nei prom: Distancia genética de Nei promedio, Urb: porcentaje de suelo impermeable, Na: promedio de alelos por locus, Ne: número efectivo de alelos por locus, I: índice de Shannon, Ho: heterocigosis observada, He: heterocigosis esperada, Fis: Coeficiente de endogamia.	23
Tabla 5. Coeficientes de diferenciación poblacional (F _{ST}) pareados (bajo la diagonal) y los valores de p, corregidos por Bonferroni (sobre la diagonal $\alpha = 0.00125$). Se muestran en rojo las diferencias significativas.	23
Tabla 6. Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) de <i>Apis mellifera</i> en la zona metropolitana de Pachuca, usando microsatélites. gl: Grados de libertad, SS: suma de cuadrados, MS: cuadrados medios, Est. Var.: Varianza estimada, % de variación explicada, p: probabilidad.	24
Tabla 7. Prueba de Wilcoxon de una cola para la deficiencia de heterocigotos ($\alpha = 0.05$). Se muestran en rojo las deficiencias significativas.	27
Tabla 8. Probabilidades por locus de las poblaciones que presentaron deficiencia significativa de heterocigotos.	28
Tabla 9. Porcentajes de relación filial completa (FS) (Par. Pob. = Parque Poblamiento). ..	31
Tabla 10. Porcentajes de relación filial parcial (HS) (Par. Pob. = Parque Poblamiento). ...	31

GLOSARIO

A: Promedio de alelos por locus

AMOVA: Análisis de Varianza Molecular

APC: Análisis de Componentes Principales

CTAB: Cetrimonium bromide (Bromuro de cetiltrimetilamonio)

DAPC: Discriminant Analysis of Principal Components (Análisis Discriminante de Componentes principales.

DIC: Divergencia total de combinaciones iteradas

DNA: Deoxyribonucleic acid (Ácido desoxirribonucleico)

EDTA: Ethylenediaminetetraacetic acid (Ácido etilendiaminotetraacético)

Est. Var.: Varianza estimada

***f*:** Coeficiente de fijación

FS: Full Sibling (Hermano Completo)

***F_{IS}*:** Coeficiente de endogamia local

***F_{IT}*:** Coeficiente de endogamia total

***F_{ST}*:** Coeficiente de diferenciación poblacional

***gl*:** Grados de libertad

G-W: Índice de Garza-Williamson

HCL: Ácido clorhídrico

HS: Half Sibling (Medio Hermano)

***H_e*:** Heterocigosidad esperada

***H_o*:** Heterocigosidad observada

***I*:** Índice informativo de Shannon

***k*:** Grupos hipotéticos

***m*:** Número de migrantes por generación

***min*:** Minuto(s)

MS: Cuadrados Medios

***N*:** Promedio de muestras amplificadas por locus/condición

***Na*:** Número de alelos por locus

NaCL: Cloruro de sodio

Ne: Número efectivo de alelos por locus

p: Probabilidad

pb: Pares de bases

pD: Probabilidad de divergencia del modelo de nulidad

PVP: Polivinilpirrolidona

RNA: Ribonucleic acid (Ácido ribonucleico)

RNAse: Ribonucleasa (enzima que cataliza la degradación del RNA)

rpm: Revoluciones por minuto

seg: Segundo(s)

SS: Suma de cuadrados

TE: Tris EDTA

Tris: Tris(hidroximetil)aminometano

I RESUMEN

La urbanización implica una transformación considerable del paisaje y la biota. Para la abeja melífera (*Apis mellifera*) esto significa, entre otras cosas, un cambio en los recursos florales y sitios de nidificación disponibles, así como competencia por ellos, al igual que exponerse a contaminantes de origen antropogénico. Esto da lugar a una fuerza selectiva que puede moldear la estructura genética de las poblaciones ferales establecidas en zonas urbanas. Por lo tanto, se evaluó el efecto de la urbanización sobre la estructura genética de *A. mellifera*, mediante marcadores microsatélites en poblaciones distribuidas a lo largo de un gradiente de urbanización, evaluado mediante el porcentaje de cobertura impermeable, para establecer los procesos ecológico-evolutivos que determinan la viabilidad de las abejas en ambientes urbanos.

Se amplificaron 80 alelos con siete marcadores en 300 individuos de 10 sitios en un gradiente de urbanización. El promedio de alelos por locus fue de 8.43 ± 0.37 . La diversidad genética de las abejas de la zona metropolitana de Pachuca es baja ($H_o = 0.24 \pm 0.02$). La diferenciación entre poblaciones es baja pero estadísticamente significativa ($F_{ST}: 0.095$, $p=0.001$). El porcentaje de consanguinidad se mantiene bajo ($<15\%$) a lo largo del gradiente de urbanización, pero se dispara cuando se supera el 60% de cobertura impermeable. La población de la zona más urbanizada ($>80\%$ de cobertura impermeable) fue la que presentó menor diversidad genética y mayor endogamia ($H_o = 0.33 \pm 0.07$; $F_{is} = 0.72 \pm 0.08$). Las poblaciones con urbanización intermedia (28-42% de cobertura impermeable) forman un grupo genético a pesar de ser distantes geográficamente. Estas mismas poblaciones mostraron signos de cuellos de botella antiguos ($p<0.05$). La población con mayor diversidad genética ($H_o = 0.33 \pm 0.07$) y más divergente resultó ser una con urbanización alta (60.9% de cobertura impermeable), pero con la peculiaridad de que existe un jardín de polinizadores en el área. Por lo tanto, los niveles más altos de urbanización ($>60\%$ de cobertura impermeable) son los que muestran menor diversidad genética, mayor diferenciación poblacional y más endogamia y consanguinidad en las poblaciones de *Apis mellifera*. Es posible que estos patrones negativos puedan ser contrarrestados con el establecimiento de jardines para polinizadores.

I ABSTRACT

Urbanization entails a considerable transformation of the landscape and biota. For the honeybee (*Apis mellifera*), this means, among other things, a change in available floral resources and nesting sites, as well as competition for them, and exposure to anthropogenic pollutants. This gives rise to a selective force that can shape the genetic structure of feral populations established in urban areas. Therefore, the effect of urbanization on the genetic structure of *A. mellifera* was evaluated using microsatellite markers in populations distributed along an urbanization gradient, quantified by the percentage of impermeable cover, to elucidate the ecological-evolutionary processes that determine bee viability in urban environments.

Eighty alleles were amplified with seven markers in 300 individuals from 10 sites along an urbanization gradient. The average number of alleles per locus was 8.43 ± 0.37 . The genetic diversity of bees in the Pachuca metropolitan area is low ($H_o = 0.24 \pm 0.02$). Differentiation between populations is low but statistically significant ($F_{ST}: 0.095$, $p = 0.001$). The percentage of inbreeding remains low ($<15\%$) along the urbanization gradient, but increases sharply when 60% impermeable cover is exceeded. The population in the most urbanized area ($>80\%$ impermeable cover) exhibited the lowest genetic diversity and highest inbreeding ($H_o = 0.33 \pm 0.07$; $F_{is} = 0.72 \pm 0.08$). Populations with intermediate urbanization (28–42% impermeable cover) form a genetic group despite being geographically distant. These same populations showed signs of past bottlenecks ($p < 0.05$). The population with the greatest genetic diversity ($H_o = 0.33 \pm 0.07$) and the highest divergence was found in an area with high urbanization (60.9% impermeable cover) and a pollinator garden. Therefore, higher levels of urbanization ($>60\%$ impermeable cover) are associated with lower genetic diversity, greater population differentiation, and more inbreeding and consanguinity in *Apis mellifera* populations. These negative patterns could be mitigated by establishing pollinator gardens.

II INTRODUCCIÓN

La urbanización es un proceso discontinuo transformador de la estructura socio-económica de las poblaciones, que diversifica las actividades remuneradas y deja del lado, parcial o totalmente, las actividades rurales. Conlleva un aumento en el tamaño y la densidad poblacional que incrementa la demanda por infraestructura de servicios básicos, caminos, edificios, vivienda, comercios y transporte (Rojo, 2024; Terán, 1969). Esta transformación implica también un cambio en el paisaje que, dependiendo de la intensidad de la urbanización y la falta de planeación, tiene un impacto en el ambiente a distintas escalas que sobrepasan los límites visibles de las urbes, produciendo “huellas ecológicas” decenas o hasta miles de veces más grandes que el área de la ciudad como tal; que incluyen pérdida y fragmentación del hábitat, aunada a la contaminación del suelo, agua y aire ligada a las actividades humanas (Singh et al., 2024). Además, en ciudades grandes, se produce un efecto de isla de calor, donde el centro de la ciudad presenta temperaturas notablemente más altas que la periferia debido a que la superficie impermeable absorbe el calor (Piracha & Chaudhary, 2022). Actualmente, la mayor parte de la población mundial vive en zonas urbanas y se espera que siga en aumento, en especial en países en desarrollo como México (Grimm et al., 2008).

Las abejas melíferas fueron domesticadas desde hace más de 5000 años para la obtención de su miel, cera, polen y otros derivados (Crane, 1999), lo que constituye una actividad de selección dirigida hacia esos fines que consume diversidad genética haciéndolas susceptibles a los cambios ambientales (Espregueira-Themudo et al., 2020). Una estrategia para combatir esta depleción genética es el intercambio de germoplasma (abejas reinas) favoreciendo las mezclas que integran nuevos alelos (Harpur et al., 2012), aunque no siempre resultan viables pues se depuran poco a poco por selección natural y endogamia.

Las abejas desempeñan un papel crucial en los ecosistemas terrestres como polinizadoras. Su presencia está estrechamente ligada a la diversidad y abundancia de plantas con flores, así como a la calidad del suelo y al flujo de energía y nutrientes. Sin embargo, sus poblaciones están disminuyendo en todo el mundo. Un factor importante que contribuye a este declive es la urbanización, que provoca la pérdida de hábitat, altera la cantidad y variedad de recursos florales, reduce la disponibilidad de lugares de anidación y aumenta la exposición a pesticidas, enfermedades y parásitos (Klein et al., 2018; İnci & Dikmen, 2024).

Este ambiente, en particular la zona de Pachuca, Mineral de la Reforma y Epazoyucan, cuenta con antecedentes de contaminación ambiental por metales pesados, producto de las actividades mineras en la región, lo que constituye una condición ambiental diferente a cualquier otro gradiente de urbanización. Además, la superficie impermeable genera islas de calor que son desfavorables para las abejas, ya que tienen baja tolerancia térmica (Sánchez-Echeverría et al., 2019).

La urbanización influye sobre la diversidad genética de las especies, tal como lo muestran trabajos previos donde destaca un efecto casi imperceptible en polinizadores silvestres como *Bombylius major* bajo esquemas de urbanización (Schleimer et al., 2023), o una amplia diversidad ocasionada por el flujo genético entre poblaciones silvestres y urbanas de la abeja *Apis cerana indica* (Bhatta, 2023).

Pero para *Apis mellifera*, el proceso de producción también reduce la diversidad genética, debido a prácticas de manejo como el uso de reinas generadas por un número limitado de criadores, el transporte de colmenas entre distintas localidades, además de la selección dirigida (Panziera et al., 2022). Aunque se desconoce si el efecto puede ser sinérgico en cuanto a la reducción de la diversidad o la magnitud de las divergencias atribuibles a cada factor, urbanización y manejo. Es por ello que en este trabajo se evalúa el efecto de la urbanización sobre la variación de *Apis mellifera* L. para establecer los procesos ecológicos-evolutivos que determinan la viabilidad de las abejas en ambientes urbanos.

III ANTECEDENTES

3.1. Los ambientes urbanos

A pesar de que durante más de 500,000 años de su historia las poblaciones humanas se desarrollaron sin habitar un lugar fijo, hace unos 10,000 años ocurrieron una serie de innovaciones, como la domesticación de plantas y animales; durante lo que se conoce actualmente como la Revolución del Neolítico, que sentaron el rumbo del avance de la sociedad hasta lo que conocemos hoy, empezando por la sedentarización de los asentamientos humanos (Hussain & Imitiyaz, 2018).

En un principio, cuando las prácticas agrícolas eran aún rudimentarias, los asentamientos estaban dispuestos de manera dispersa, ya que debía haber espacio suficiente para que cada grupo de personas lograra producir su propio alimento. No obstante, con el paso del tiempo, las técnicas para la producción agropecuaria se fueron perfeccionando de tal manera que era posible un mayor rendimiento en menos espacio. Esto permitió que los asentamientos se fueran concentrando, hasta llegar al punto en que era posible que se formaran grupos donde no todas las personas produjeran su propio alimento, sino que algunos contribuían de otras formas y dependían de la producción de los demás. Esta agregación de las poblaciones humanas, la formación de estructuras sociales más complejas y la división del trabajo fueron las características que determinaron el surgimiento de las primeras ciudades (Gross, 2016).

Desde la revolución industrial, la urbanización ha aumentado en un nivel considerable. Actualmente, la población mundial es predominantemente urbana, con un 55% de ella habitando en ciudades. En México, este valor es mucho más alto, encontrándose alrededor del 80% (Organización de las Naciones Unidas, 2019). Considerando que las urbes son un fenómeno multidimensional que abarca factores sociales, económicos, ecológicos, históricos, demográficos, entre otros, existen múltiples maneras de medir la urbanización. Uno de los indicadores más utilizados es el tamaño de la población, aunque no existe un consenso sobre el valor límite que separa a lo urbano de lo rural (Hussain & Imitiyaz, 2018). En México, el INEGI (2001) considera urbana a cualquier localidad que cuente con 2500 habitantes o más.

Más allá de la densidad de población, el establecimiento de una zona urbana implica una transformación considerable en el paisaje, por lo que varias condiciones ambientales tendrán valores distintos a los encontrados en un entorno menos antropizado o natural. No existe una característica de referencia universal para cuantificar el grado de urbanización, ya que lo que se considera “ciudad” varía mucho alrededor del mundo. Algunos de los factores que se pueden tomar en cuenta son los niveles de luz artificial en la noche, el nivel de sonido, la temperatura ambiental y el promedio de altura de los edificios (Szulkin et al., 2020). Otros indicadores de la urbanización toman como referencia aspectos relacionados con el uso del suelo, cuantificado como el área utilizada para cultivo o ganadería en contraste con el área destinada a edificaciones (Cui & Shi, 2012). Sin embargo, si la finalidad es describir un gradiente para analizar aspectos ecológicos, el indicador usado también dependerá de las especies que se estudiarán. Uno de los indicadores más comúnmente utilizados en estudios que involucran a las abejas es el porcentaje de cobertura impermeable, o inversamente, el porcentaje de área verde (Ayers & Rehan, 2023; Fortel et al., 2014; Choate et al., 2018).

3.2. Antecedentes históricos: manejo de las abejas melíferas

Desde hace decenas de miles de años, los seres humanos interactúan con las abejas mediante el uso de productos derivados de la actividad de estos insectos, como la miel y la cera. Una de las evidencias más tempranas de este aprovechamiento es el uso de cera de abejas como adhesivo para crear herramientas de caza en el Paleolítico superior. Sin embargo, es posible que el consumo de la miel simplemente como alimento sea mucho más antiguo (Sano et al., 2019; Topal et al., 2021).

Por muchos años, la obtención de productos derivados de las abejas era meramente oportunista; se recolectaba el recurso conforme se encontraban las colmenas, sin más. No obstante, con la sedentarización de los pueblos humanos en el Neolítico, también empezaron a ocurrir los primeros pasos hacia la domesticación de las abejas melíferas. A pesar de no haberse desarrollado verdaderas prácticas de apicultura en ese punto, la interacción entre el humano y las colonias de abejas ya no era meramente oportunista, sino que se mantenía cierto monitoreo de las colmenas que se establecieran cerca del asentamiento e incluso se llegaron a construir escalones para llegar más fácilmente a las colmenas que se encontraban a una mayor altura en los árboles (Crane, 1999).

Resulta difícil determinar con certeza cómo ocurrió el proceso que llevó a la transición de manejar colmenas silvestres a la domesticación, que consiste en mantener colmenas de abejas en un ambiente controlado para optimizar su reproducción. Por ejemplo, en Creta, actualmente Turquía, existen registros en los que se identifica el uso de algún tipo de recipiente de barro para alojar a las colonias de abejas datadas hace alrededor de 4000 años, consideradas las más antiguas hasta la fecha (Martínez-Pérez de Ayala et al., 2017). Otras colmenas, más recientes hechas de barro, madera o cerámica también se han encontrado en Egipto, Marruecos, Grecia, Siria, Iraq, la Península Arábiga, España e India (Gupta et al., 2014; Crane & Graham, 1985; Harissis & Mavrofridis, 2012).

Una vez que se tiene a las abejas en un ambiente controlado, es posible seleccionar artificialmente las características deseables para los apicultores, como una menor tendencia a formar enjambres, resistencia a distintos tipos de clima, mayor producción de miel, etc. (Weber, 2012) por lo que, con el paso del tiempo y el continuo desarrollo de la apicultura, las diferencias entre las abejas silvestres y las domesticadas se volvieron notables, aunque no se llega al punto de que las poblaciones domesticadas no puedan sobrevivir sin intervención humana.

En México también hay evidencia de que las culturas Maya, Olmeca, Tarasca, entre otras, practicaban apicultura de abejas sin aguijón (tribu Meliponini, géneros *Trigona* y *Melipona*) (Echazarreta et al., 2002; Martínez-Pérez de Ayala et al., 2017). No fue hasta el siglo XVIII que se introdujo a *Apis mellifera* al altiplano mexicano y posteriormente a la Península de Yucatán en el siglo XIX, aunque la producción de miel y otros productos derivados a partir de estas abejas tardaron hasta el siglo siguiente en llegar a su apogeo. Sin embargo, una vez que logró establecerse el uso de *Apis mellifera*, su éxito llevó al declive de las poblaciones de *Melipona* en algunas regiones del país (Márquez-Osuna, 2024).

3.3. Las abejas en ambientes urbanos

Actualmente, las abejas melíferas tienen una distribución casi ubicua a nivel mundial debido a que las personas las han traído consigo para obtener productos derivados o para polinizar cultivos. Algo que también trae consigo la civilización, es la transformación del paisaje, siendo la urbanización una de las formas más contundentes de esto (Tavares-Brancher et al., 2024). La expansión de la mancha urbana ha tenido un efecto variado en la biodiversidad;

mientras algunas especies se benefician, otras son afectadas negativamente, esto incluye también a las abejas. *Apis mellifera* se beneficia pues es generalista y puede desplazar a otras especies, especialmente a las nativas, lo que resulta en una simplificación de las redes de interacción planta-abeja (Tavares-Brancher et al., 2024) asociada con ambientes urbanizados. A pesar de que está prohibida la instalación de apiarios en zonas urbanas en México por la NOM-002-SAG/GAN-2016, existen colonias ferales en todo el país.

El ambiente urbano influye sobre las abejas, incluyendo variación entre individuos hasta sus interacciones con otras especies. En general, las comunidades de abejas en ciudades tienen una riqueza de especies mayor o igual que en zonas rurales, pero menor que en zonas naturales (Prendergast et al., 2022).

Evidentemente, ninguna ciudad es idéntica a otra, por lo que sus características impactan de manera distinta a las abejas. Una variable destacable es la diversidad y abundancia de flores, especialmente de especies nativas, favorecidas por la acción polinizadora de las abejas que, como grupo, son consideradas el principal polinizador en ambientes antropizados (Wilson & Jamieson, 2019). No obstante, la relación flor-abeja también podría ser analizada a la inversa, ya que la riqueza de plantas con flores, sembradas con fines ornamentales y no necesariamente nativas, es mayor en ciudades por lo que la riqueza de abejas también debería ser alta como consecuencia de la atracción por concentración de recursos alimenticios. Además, sea una u otra la direccionalidad de la relación, en general una mayor cantidad de sustrato natural se asocia con una mayor abundancia de abejas (Prendergast et al., 2022).

El nivel de urbanización, definido por la densidad poblacional y el porcentaje de suelo impermeable, también es una característica destacable de las ciudades en relación a las abejas. El establecimiento de una zona urbana no suele ocurrir de golpe, sino de forma paulatina. Inicialmente, se establecen zonas residenciales poco densas con menos del 50% de superficie impermeable. Las características de estas zonas pueden influir positivamente en las comunidades de polinizadores, incluyendo a las abejas, ya que introducen heterogeneidad del paisaje y mantienen conectividad entre hábitats urbanos y rurales aledaños. Sin embargo, esta influencia positiva se pierde o incluso se invierte conforme aumenta el nivel de urbanización, superando el 50% de cobertura de suelo impermeable (Wenzel et al., 2020). Por lo tanto, la abundancia de abejas es, en la mayoría de los casos,

directamente proporcional a la distancia del hábitat con el centro de la ciudad, que suele ser la zona más perturbada (Prendergast et al., 2022). Es por ello que, de manera general, los sitios urbanizados suelen alojar a más especies de abejas exóticas y solitarias (Wilson & Jamieson, 2019). Aunque, cabe aclarar que, en México la única abeja exótica que se tiene registrada es *Apis mellifera* (CONABIO, 2025a).

Los cambios ambientales generados por la urbanización, constituyen retos para los polinizadores, quienes responden con cambios en sus características morfológicas y de historia de vida. Por ejemplo, las abejas que construyen sus nidos en el suelo tienen menos sitios de anidamiento al aumentar la cobertura impermeable. Inversamente, las especies que nidifican en cavidades suelen verse beneficiadas, ya que los edificios, construcciones y demás estructuras creadas por las personas dan lugar nuevos posibles espacios para nidificar (Wenzel et al., 2020).

En cuanto a los cambios morfológicos, el efecto de la urbanización sobre las abejas también puede medirse a nivel de poblaciones. Un indicador útil es la asimetría fluctuante en las alas, la cual surge por deficiencias en el desarrollo durante la embriogénesis debido a factores ambientales. En abejas, los resultados han sido mixtos, para *Apis mellifera* se ha observado que las colmenas más cercanas a carreteras y zonas urbanas presentan niveles más altos de asimetría en las alas (Leonard et al., 2018; Nunes et al., 2015). Sin embargo, para otras especies como *Anthophora plumipes*, la asimetría alar fue significativamente más alta en paisajes rurales que en los urbanos (Banaszak-Cibicka et al., 2018).

3.4. Estudios genético poblacionales en abejas

Conocer la estructura genética poblacional de una especie es esencial para predecir su susceptibilidad a los cambios ambientales, como la fragmentación del hábitat y el cambio climático (López-Urbe et al., 2019). Por su importancia ecológica y económica, existe gran interés en estudiar la estructura poblacional y diversidad genética de las abejas.

Las prácticas de manejo apícola, como el transporte de colmenas a gran escala, la introducción a nuevas áreas, la compra de reinas y los programas de crianza, pueden reducir la diversidad genética (Panziera et al., 2022). Por ejemplo, al comparar abejas europeas del siglo XIX y XX con las del siglo actual, se observó una reducción en la diversidad genética correlacionada con una mayor presión selectiva artificial (Espregueira-Themudo et al.,

2020). Por el contrario, en Australia, gracias a un programa dirigido de crianza nacional sin importación desde hace más de 25 años para prevenir el ingreso de patógenos, se preserva un buen nivel de diversidad genética (Chapman & Oldroyd, 2008).

Un aspecto importante a considerar en los estudios genéticos es la coexistencia de poblaciones manejadas y ferales. Los apicultores no tienen forma estricta de restringir el área de pecoreo de sus abejas, por lo que es posible que zánganos de colonias manejadas se entrecrucen con reinas ferales, lo cual puede llevar a una homogeneización genética entre poblaciones a largo plazo, resultando en la pérdida de adaptaciones locales y diversidad genética (Panziera et al., 2022). Cabe mencionar que, en Norteamérica, la introducción del parásito *Varroa destructor* en la década de 1980 llevó a la muerte de gran proporción de las poblaciones ferales de este insecto, por lo que se hipotetiza que las que existen actualmente se derivan del escape de abejas manejadas, lo cual explicaría su cercanía genética (López-Urbe et al., 2017).

3.4.1. Urbanización y la estructura genética poblacional de las abejas

La urbanización ejerce presión sobre las abejas debido a la pérdida de hábitat, el efecto de isla de calor, la exposición a pesticidas, cambios en los recursos florales y sitios de nidificación, entre otros factores; lo que plantea interrogantes importantes sobre la adaptación y la viabilidad de sus poblaciones (Wilson & Jamieson, 2019). Esta presión impacta la riqueza y abundancia de comunidades de abejas, al igual que la diversidad y estructura genética de las especies que la conforman, pero los efectos pueden variar de acuerdo a las particularidades de cada ciudad y especie analizada. Por ejemplo, para abejorros en California, E.E.U.U, el flujo génico regional es limitado, debido a que las ciudades funcionan como barreras. Sin embargo, a nivel local, el flujo génico se mantiene alto (Jha & Kremen, 2013). En otro estudio con abejorros en Londres, se observó que las poblaciones lograron mantener conectividad entre sitios urbanos a escala local (Chapman et al., 2003). La conectividad reportada en algunos estudios funciona porque las áreas verdes en las ciudades, facilitan el flujo génico dentro de poblaciones urbanas (Chau et al., 2023). Por el contrario, en ciudades con altos porcentajes de superficie impermeable que limitan considerablemente los posibles sitios para nidificar, el flujo génico es reducido (Jha & Kremen, 2013).

Por otro lado, al comparar colonias manejadas con colonias ferales en áreas urbanas, se observa que las ferales tienen altos niveles de variabilidad y patrones de estructura genética distintos a las manejadas. En las colonias ferales, la variación se distribuye principalmente entre individuos y dentro de poblaciones, por lo que mantienen variantes alélicas específicas, con una menor variación a nivel regional (Patenković et al., 2022).

El aislamiento genético entre poblaciones de la abeja *Xylocopa virginica*, se debe principalmente a la distancia entre ellas. Pero las zonas alteradas por el ser humano, ya sean urbanas o rurales, funcionan como conectores del flujo génico, no solo para *X. virginica*, sino para cualquier especie nativa de polinizadores en la región. Este hallazgo incluso parece contraintuitivo pues la conectividad fue mayor que en estos sitios semi-naturales, por lo que parece ser que las alteraciones favorecen de algún modo la movilización de las abejas (Ballare & Jha, 2021). Por su parte, Theodoru et al. (2018), no encontraron una estructura genética clara al comparar sitios rurales con urbanos, pero sí lograron identificar varios loci altamente diferenciados, asociados con la urbanización, lo cual sugiere que existe una divergencia adaptativa entre las poblaciones urbanas y rurales.

3.4.2 Microsatélites usados en abejas

Entre los primeros esfuerzos por desarrollar marcadores microsatélites en abejas se encuentra el de Estoup et al. (1993), quienes lograron caracterizar 12 loci con sus respectivos arreglos y primers. A partir de ello se siguen desarrollando, hasta el punto en que actualmente existen más de 500 primers para loci de microsatélites en *Apis mellifera* (Solignac et al, 2003).

En general, parece que el manejo y la domesticación de *Apis mellifera*, reduce su diversidad genética (H_o y H_e menores a 0.3), además de diluir las diferencias (F_{st} bajo). En cambio, las especies silvestres y colonias ferales suelen presentar mayor diversidad (H_o y H_e mayores a 0.5) y la diferenciación parece no tener un patrón definido (Tabla 1).

Tabla 1. Comparación de indicadores de variabilidad y estructura genética entre abejas (Ho, Heterocigosidad observada; He, Heterocigosidad esperada, F_{ST}, Coeficiente de diferenciación poblacional; F_{IS}, Coeficiente de endogamia; G-W, Índice de Garza-Williamson).

He	Ho	Coeficiente	Población	Cita
0.2508	0.2559	F _{ST} =0.055	Colonias manejadas de <i>Apis mellifera carnica</i> en Serbia, en comparación con las de Hungría, Bosnia, Herzegovina, Montenegro, Italia, Eslovenia y Croacia	Lukic et al., 2024.
0.628 ± 0.080	0.272 ± 0.194	F _{IS} =0.122	Colonias manejadas de <i>Apis mellifera meda</i> en Kerman, Irán.	Rahimi et al., 2014.
0.794	1	F _{ST} =0.247	Colonias manejadas de <i>Apis mellifera carnica</i> en Polonia, en comparación con colonias de <i>Apis mellifera caucasica</i> del mismo lugar (Locus Ap243).	Nikolova et al., 2015.
0.744	0.607	/	Obreras de <i>Nannotrigona perilampoides</i> en una zona urbana de Mérida	de Jesús May-Itzá et al., 2021.
0.5771	0.4964	G-W=0.66887	Obreras ferales de <i>Apis mellifera</i> en Belgrado, Serbia.	Patenković et al., 2022.
0.530	0.540	F _{IS} =0.003	Obreras ferales y manejadas de <i>Apis cerana japonica</i> en Japón.	Nagamitsu et al., 2016.
0.237	0.246	F _{IS} =0.004	Obreras de <i>Apis cerana</i> de colmenas semi-artificiales en Shanxi, China.	Yancan et al., 2019.
0.2986	0.3256	F _{ST} =0.02470	Obreras de <i>Apis cerana</i> en China central.	Fang et al., 2022.
0.84±0.02	0.80±0.04	/	Colonias de <i>Apis mellifera</i> ferales en Calcahualco, Veracruz.	Kraus et al., 2007.
0.78	0.77	/	Colonias manejadas de <i>Apis mellifera</i> al noroeste de Inglaterra (Locus A113)	Bridson et al., 2022.
0.255	0.243	F _{IS} = 0.036	<i>Andrena cineraria</i> en áreas rurales al suroeste de Luxemburgo	Schleimer et al., 2024.
0.260	0.253	F _{IS} = 0.012	<i>Andrena cineraria</i> en áreas urbanas al suroeste de Luxemburgo	Schleimer et al., 2024.

En general, cuando se colectan individuos al azar en un sitio, donde obviamente no se conoce la colmena de procedencia (Nagamitsu et al., 2016; May-Itzá et al., 2021; Patenković et al., 2022; entre otros) será la urbanización la que aparentemente favorece la diversidad y la divergencia, mientras que las condiciones rurales o ferales la disminuyen. Por el contrario, cuando se comparan colmenas, que tienen una base genética común no aleatoria (Rahimi et al., 2014; Nikolova et al., 2015; Nagamitsu et al., 2016; Lukic et al., 2024; entre otros), será el manejo lo que favorezca la diversidad, pero en este caso con baja diferenciación, por el contrario, sin manejo la diversidad genética cae. De tal modo que, la urbanización favorece la diversidad y divergencia mientras que el manejo, particularmente por intercambio, favorece la diversidad pero se pierde la divergencia.

IV JUSTIFICACIÓN

Las abejas son organismos de importancia ecológica primordial. Además de su reconocida función como polinizadores, la abundancia y diversidad de abejas se correlaciona estrechamente con la de las plantas con flores, sirven como fuente de alimento para otros animales y contribuyen a la calidad del suelo. A pesar de su importancia, las poblaciones de abejas han estado en declive los últimos años. Los principales factores que se han identificado como causantes de este efecto son el cambio de uso de suelo, la pérdida de hábitat, el uso de pesticidas y la introducción de especies exóticas invasoras. Muchos de estos factores son causados o intensificados por la creciente urbanización a nivel global. Las abejas en zonas urbanas compiten por fuentes de alimentación y sitios de nidificación limitados en cantidad y abundancia en un hábitat fragmentado, en adición a exponerse a contaminantes. Se ha estudiado el impacto que tiene la urbanización sobre las abejas a nivel de comunidades, pero la información a nivel genético poblacional es limitada. Además, se suele estudiar contrastando ciudades contra zonas rurales o naturales, sin tomar en cuenta zonas intermedias. Es importante explorar el impacto de la urbanización desde la genética, ya que se pueden detectar afectaciones como la homogenización y aislamiento de las poblaciones de manera más puntual. Esto, en conjunto con el uso de un gradiente de urbanización brinda información crucial sobre la viabilidad de poblaciones de abejas en distintos niveles de urbanización, pudiendo identificar los valores críticos de preservación de cobertura vegetal necesarios para su supervivencia. Ahora bien, se utiliza a *Apis mellifera* como modelo de estudio para entender esta interacción genética-ambiental que pudiese sugerir acciones concretas para la preservación de esta y otras abejas en la región.

V HIPÓTESIS

Los recursos disponibles para las abejas melíferas, tales como refugios y fuentes de alimentación, así como la exposición a contaminantes, son condiciones modificadas por la urbanización. Tales condiciones constituyen un reto que influye sobre la diversidad y estructura genética de las colmenas. En este trabajo se probará una hipótesis para establecer si las poblaciones de abejas ferales de Pachuca, Mineral de la Reforma y Epazoyucan, son afectadas por la urbanización. Si la urbanización condiciona la supervivencia e intercambio entre las colonias, entonces la diversidad genética en los sitios con mayor cobertura impermeable debería ser menor y más homogénea entre sitios, por el contrario, las zonas con menor cobertura impermeable deberían favorecer la diversidad y la diferenciación genética.

VI OBJETIVOS

6.1 General

Evaluar la diversidad y estructura genética de *Apis mellifera* L. en un gradiente de urbanización, mediante marcadores microsatélites, para determinar los procesos ecológico-evolutivos de las abejas en estos ambientes.

6.2 Específicos

- Implementar protocolos de extracción y amplificación del material genético de abejas colectadas a lo largo de un gradiente de urbanización en Pachuca, Mineral de la Reforma y Epazoyucan, mediante el uso de microsatélites y PCR punto final, para garantizar la calidad e integridad del material genético obtenido, de forma eficiente y a un menor costo.
- Determinar la estructura y diversidad genética de las abejas en un gradiente de urbanización en Pachuca, Mineral de la Reforma y Epazoyucan, mediante la cuantificación de los indicadores de diversidad, análisis de estructura genética, relación filial y cuellos de botella; para identificar los factores ecológico-evolutivos que influyen en la conectividad o divergencia genética entre sitios.

VII MATERIALES Y MÉTODOS

7.1. Área de estudio

Se tomaron en cuenta los municipios de Pachuca de Soto, Mineral de la Reforma y Epazoyucan dentro de la zona metropolitana de Pachuca, Hidalgo, México (INEGI, 2005). Estos municipios cuentan mayormente con un clima semiseco templado, con un rango de temperatura de 10 – 16°C y un rango de precipitación de 400 – 900 mm para Pachuca y Epazoyucan y de 400 – 700 mm para Mineral de la Reforma. En conjunto, se encuentran a una altitud de 2300 – 3100 msnm. La vegetación en Pachuca y Mineral de la Reforma es principalmente pastizal, seguida por matorral y bosque, mientras que en Epazoyucan predomina el bosque, seguido por matorral y pastizal. En Pachuca, el uso de suelo urbano es mayor que el de agricultura, a diferencia de Mineral de la Reforma y Epazoyucan, donde más del 60% del uso de suelo corresponde a agricultura (INEGI, 2010a; INEGI, 2010b; INEGI, 2010c).

La población total en estos tres municipios en 2020 fue de 884,963 habitantes (52.3% hombres y 47.7% mujeres). En comparación con el 2010, esto significa un crecimiento del 30% en Pachuca, 59.1% en Mineral de la Reforma y 17.8% en Epazoyucan (Secretaría de Economía, 2025a, Secretaría de Economía, 2025b, Secretaría de Economía, 2025c).

Como indicador del grado de urbanización, se utilizó el porcentaje de cobertura impermeable al agua, que se refiere a la superficie con cemento, asfalto, casas, edificios, entre otros; por unidad de área. Este porcentaje se determinó a través de una imagen satelital de alta resolución (worldview-2 Standard Bundle, con 4 bandas multiespectrales) en el programa ArcGis (ver. 10.0). Con base en ello, se establecieron áreas circulares no superpuestas de 1 km de radio; en 10 sitios con diferente grado de urbanización en la zona metropolitana de Pachuca (Cué-Hernández, 2014; Sánchez-Echeverría et al., 2016) (Tabla 2 y Figura 1).

Tabla 2. Sitios seleccionados, ordenados de mayor a menor en cuanto al porcentaje de cobertura impermeable.

Núm.	Sitio	Porcentaje de cobertura impermeable (%)	Coordenadas
1	Plaza Juárez	87	20°07'18"N 98°44'10"O
2	Parque Poblamiento	68.6	20°07'14"N 98°45'50"O
3	ICBI	60.9	20°05'37"N 98°42'37"O
4	Saucillo	52.9	20°03'54"N 98°44'26"O
5	Matilde	42	20°01'49"N 98°48'02"O
6	Colinas de Plata	30.6	20°04'44"N 98°43'46"O
7	Ramón G. Bonfil	28	20°04'54"N 98°47'10"O
8	Nopalera	11.3	20°08'02"N 98°48'36"O
9	Cristo Rey	4.4	20°07'53"N 98°42'56"O
10	San Vicente	3.5	19°59'58"N 98°42'13"O

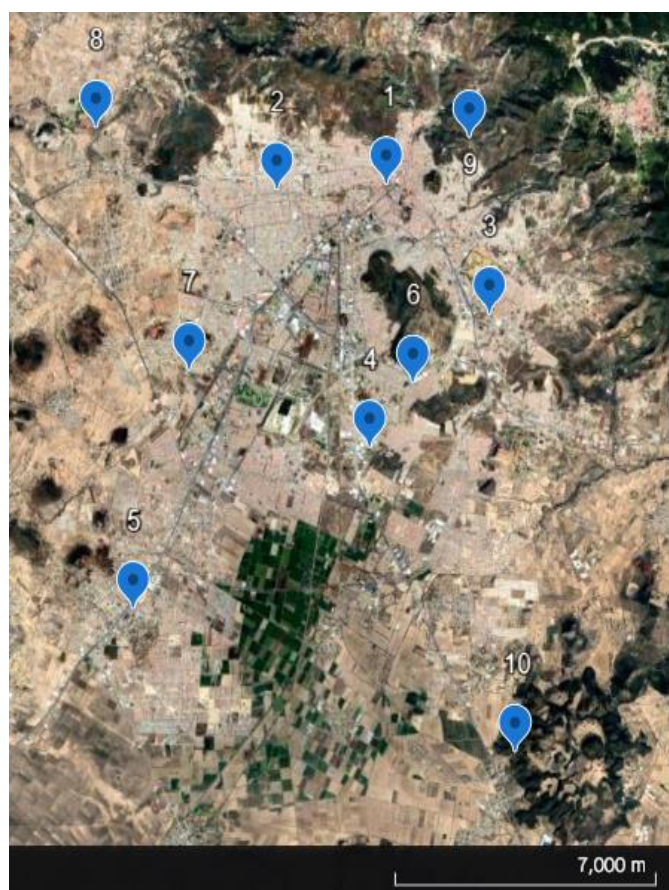


Figura 1. Imagen satelital de la zona metropolitana de Pachuca, Hidalgo, México; con los sitios de muestreo marcados con puntos azules. Los números corresponden a lo descrito en la Tabla 2.

7.2. Muestreo

En cada sitio se colectaron 30 abejas obreras (*Apis mellifera*), individualmente, al azar, mientras las abejas forrajeaban sobre la vegetación. Cada ejemplar se colocó en un microtubo de 2 mL con una solución alcohol metílico-ácido acético (3:1) y se almacenaron a -20°C, hasta su uso.

7.3. Extracción de DNA

La obtención de DNA se realizó por el método de Sudhagar et al. (2014), con algunas modificaciones que consistieron en reducir la cantidad de proteinasa K e incrementando el tiempo de incubación para reducir costos. Otra variación al método fue el número de lavados hasta obtener una cantidad mayor a 30 ug/mL suficiente para garantizar la calidad de los amplificadores. Se reporta únicamente el protocolo ya estandarizado, que consiste en macerar al individuo completo en un mortero con nitrógeno líquido hasta obtener un polvo fino. Una vez evaporado, se le agregaron 600 µL de buffer CTAB 1x (CTAB-PVP 2%, Tris-HCL 100 mM pH 8, NaCl 1.4 M, EDTA 20 mM pH 8), 1µL de 2-β-mercapto etanol y 30µL de SDS al 20%, continuando el macerado. Posteriormente, se transfirió el contenido a un microtubo de 2 mL y se agregaron 10 µL de RNAsa (1 mg/mL⁻¹), para después incubarlo a 37°C por 60 min. Transcurrido este tiempo, se adicionaron 80 µL de proteinasa K (10 mg/mL⁻¹) y se incubó a 60° C durante 120 min.

Una vez finalizada la incubación, se agregaron 600 µL de solución de acetato de sodio (10 mg/mL⁻¹) y cloroformo:alcohol isoamílico (24:1), volumen a volumen y se centrifugó a 11,000 rpm por 10 min. Se recuperaron 600 µL de la fase acuosa para transferirlos a un microtubo nuevo con 400 µL de alcohol isopropílico, el material genético se precipitó a -20° C durante toda la noche. Pasado ese tiempo, se centrifugó a 15,000 rpm durante 10 min y se eliminó el sobrenadante. Posteriormente, se hizo la limpieza del DNA añadiendo 1 mL de etanol al 70% frío, se agitó en vortex, se centrifugó a 12,000 rpm por 10 min, eliminando el sobrenadante por decantación. Este paso se repitió de 2 a 3 veces, hasta eliminar todo el color. Se dejó secar hasta que se evaporó el alcohol en su totalidad y el material genético se resuspendió en 50 µL de solución TE (10 mM Tris-HCL, 1 mM EDTA Na₂). El material obtenido se cuantificó por espectrofotometría utilizando un nano espectrofotómetro (índice

260/280 de espectroscopía) (MAPADA instruments, China). La integridad del material se evaluó por electroforesis en geles de agarosa al 1% corridos durante 60 min a 90 volts.

7.4. Amplificación de microsatélites

Se usaron siete marcadores microsatélites desarrollados por Solignac et al., (2003) para *Apis mellifera* (Tabla 3), cada uno a una concentración de 25 mM. Para la mezcla de reacción se agregaron 2 µL de DNA genómico (50 ng/µL), 1.6 µL de MgCl₂ (25 mM), 2.4 µL de buffer (5x), 0.7 µL de primer forward, 0.7 µL del reverse (25 µM), 0.3 µL de dNTPs (10 mM), 0.5 µL de dH₂O y 0.3 µL de TaqDNA polimerasa Promega, obteniendo un total de 8.5 µL por tubo de reacción.

La amplificación se realizó en un termociclador Artik de Thermo Scientific con una temperatura de desnaturalización inicial de 95°C durante 5 min, para después realizar 40 ciclos: desnaturalización a 95°C por 30 seg, alineamiento por 30 seg a la temperatura indicada (Tabla 3) y extensión a 72°C por 30 seg. Posteriormente, la extensión final a 72°C durante 10 min. Los productos de la PCR se visualizaron en geles de acrilamida al 16%, corridos a 90 V por 60 min y teñidos con bromuro de etidio (10 mg/mL) durante 10 min para su visualización en el transiluminador (UVP, Upland, California).

Tabla 3. Secuencias Forward y Reverse de los marcadores propuestos. T° temperatura de alineamiento en °C, pb: tamaño esperado en pares de bases del amplificado, Arr: arreglo del marcador.

Locus	Secuencia Forward	Secuencia Reverse	pb	Arr	T°
Ap226	AACGGTGTTCGCGAAACG	AGCCAACTCGTGCGGTCA	231	(CT) ₈	50
Ap036	CTACGCGCTTACAGGGCA	GCCGAAATTCAACGCTCA	159	(GA) ₂₁	56
Ap243	AATGTCCGCGAGCATCTG	TGTTTACGAGAATTCGACGGG	260	(TCC) ₉	56
Ap024	CACAAGTTCCAACAATGC	CACATTGAGGATGAGCG	100	(CT) ₁₁	58.3
A043	CACCGAAACAAGATGCAAG	CCGCTCATTAAGATATCCG	140	(CT) ₁₂	56.4
Ap008	CGAAGGTAAGGTAAATGGAAC	GGCGGTAAAGTTCTGG	160	(GA) ₁₅ ... (GCTCG) ₅	57.5
A113	CTCGAATCGTGGCGTCC	CCTGTATTTTGCAACCT CGC	220	(TC) ₅ TT(TC) ₈ TT(TC) ₅	60

7.5. Análisis de datos

Los alelos (bandas) se analizaron con el programa GelAnalyzer (Lazar & Lazar, 2010), tomando en cuenta el tamaño en pares de bases y la intensidad de las bandas de cada individuo. El número de alelos se filtró por probabilidad de Poisson y se descartaron los

alelos nulos obtenidos por el programa INEST v 2.2 (Chybicki & Burzyk, 2009) para eliminar errores en la genotipificación al igual que alelos no amplificados. Con esta información, se integró una base de datos para su posterior uso en los análisis estadísticos.

Con la base de datos depurada se determinaron los indicadores de diversidad genética: promedio de muestras amplificadas por locus/condición (N), el promedio de alelos por locus (A), el número efectivo de alelos por locus (N_e), el índice informativo de Shannon para cada primer y población (I), la heterocigosidad esperada (H_e) y observada (H_o) y el coeficiente de fijación (f), para lo cual se empleó el programa GenAlEx v.6.5 (Pekall & Smouse, 2012). Adicionalmente, se determinó la cantidad de alelos exclusivos por condición (si los hay).

La estructura genética dentro y entre condiciones se analizó con el mismo programa utilizando los índices de diferenciación y de endogamia (F_{IT} , F_{IS} , F_{ST}) y se determinó el número de migrantes por generación (m) de forma pareada. Se realizó un Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) asumiendo un modelo de alelos infinitos en 9999 permutaciones y estableciendo el alfa de corte mediante el método de Bonferroni (Excoffier et al., 1992).

Para evaluar la cohesión genética entre los individuos de las poblaciones y los alelos compartidos, se realizó un análisis de asignación Bayesiano con el modelo de Monte Carlo a través del programa STRUCTURE v. 5.4 (Pritchard et al., 2000), considerando 100,000 permutaciones y 100,000 pasos de asignación por Bootstrap, bajo el modelo *admixture*, donde los individuos son asignados a más de una condición si sus genotipos indican que se han mezclado, de tal forma que cada individuo representa una fracción de su genoma dentro de cada grupo, considerando que pueden tener un origen mixto. Se repite el proceso 10 veces para calcular el intervalo de confianza por iteración. Por su parte, el modelo que se utiliza para determinar las frecuencias alélicas es *independiente*, el cual asume existe una elevada divergencia entre condiciones al asignar a los individuos a grupos hipotéticos (k), considerando su identidad de procedencia *a priori*. Se utilizó el programa STRUCTURE SELECTOR (Li & Liu, 2018) para calcular el número de grupos de asignación con la menor varianza acumulada (Evanno et al., 2005), al igual que para obtener un gráfico de la estructura genética.

Para contrastar los resultados de agrupamiento probabilístico, se realizó un Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC por sus siglas en inglés) mediante la

distancia lineal ortogonalizada basada en las frecuencias alélicas por loci; de tal manera que los SCORES obtenidos de un Análisis de Componentes Principales (ACP) sirve como una nueva base para el modelo de asignación del análisis discriminante (Jombart et al., 2010). Este análisis se realiza con el programa STATISTICA v. 7 (Hilbe, 2007). También se realizó una prueba de Mantel considerando el índice de diferenciación poblacional F_{st} con relación a la distancia geográfica expresada en km. Para ello se utilizó el programa GenAlEx v. 6.5 (Pekall & Smouse, 2012).

Adicionalmente, se realizó un análisis de cuello de botella usando el programa Bottleneck v.1.2.02 (Cornuet & Luikart, 1996), tomando en cuenta un modelo de mutación por dos fases (TPM) con iteraciones bayesianas a 10,000 pasos. Este modelo asume una desviación del equilibrio deriva-mutación considerando que una reducción en el tamaño efectivo de la población se ve reflejada en un incremento en la cantidad de genotipos heterocigotos para cada locus, cuya intensidad dependerá del tiempo en que ocurrió la reducción y la frecuencia de individuos heterocigotos que quedó tras dicha reducción. Al final, el resultado de la iteración se compara con lo esperado en el modelo de equilibrio a través de una prueba de Wilcoxon.

Finalmente, se realizó un análisis de paternidad al interior y entre sitios para establecer la consanguinidad, esperando una fuerte carga parental en las abejas procedentes de una misma colmena o de colmenas emparentadas, para ello se utiliza el programa ML-Relate (Kalinowski et al., 2006) con una iteración de 999 pasos para la elección de haplotipos. El porcentaje de consanguinidad, tanto completa como parcial, se correlacionaron con la cobertura impermeable ajustando el modelo que mejor explicara la covarianza de los datos.

VIII RESULTADOS

8.1. Contraste entre los métodos de extracción

La calidad promedio de las muestras (índice 260/280) fue de 1.87 ± 0.72 y la cantidad fue de $21.38 \pm 9.95 \mu\text{g/mL}$, con un costo de \$118.95 en proteinasa K por muestra con el método original. La primera modificación al método fue una reducción del uso de proteinasa K de 240 μL a 80 μL por individuo. Para compensar esta reducción, se aumentó el tiempo de incubación de 60 min a 120 min y la temperatura, de 60 °C a 61.5 °C. Tras estos cambios, el costo bajó a \$39.65 por individuo, pero la concentración y calidad del DNA se mantuvieron similares a lo obtenido anteriormente, con $22.972 \pm 11.86 \mu\text{g/mL}$ y 2.11 ± 0.64 , respectivamente. Para mejorar estos valores, se hizo un lavado adicional del material genético con 1 mL etanol absoluto por muestra y se secó al vacío, en lugar de secarse al aire. Tras estos cambios, el índice 260/280 promedio de las muestras fue de 1.96 ± 0.13 y la concentración promedio se incrementó sustancialmente hasta alcanzar 212.96 ± 87.44 .

8.2. Depuración de la base de datos

El análisis de alelos nulos mostró que solo el 0.05% de los individuos tenían de esta naturaleza, más por marcador no existían estos elementos ($pD = 78.44$; $DIC = 14,804$). Con este resultado se validó el cálculo de variación genética posterior y se procedió al resto de los análisis.

8.3. Diversidad genética

Se amplificaron 80 alelos con siete marcadores. Las abejas de Pachuca, Mineral de la Reforma y Epazoyucan tienen, en promedio un número de alelos por locus de 8.43 ± 0.37 (N_a), un número efectivo de alelos por locus de 4.39 ± 0.3 (N_e), el índice de Shannon fue de 1.54 ± 0.08 (I); la heterocigosis observada fue de 0.24 ± 0.02 (H_o), la heterocigosis esperada fue de 0.65 ± 0.03 (H_e) y el coeficiente de endogamia fue de 0.67 ± 0.02 (F_{is}). Pero estos valores no son homogéneos entre las poblaciones, ya que la mayor H_o se encuentra en la población tres (0.33 ± 0.07) y la menor en la población uno (0.18 ± 0.07), donde también se encuentra la mayor endogamia (0.72 ± 0.08) (Tabla 4).

Tabla 4. Descriptores de variación genética poblacional para *Apis mellifera* en Pachuca, Mineral de la Reforma y Epazoyucan, Hidalgo. Nei prom: Distancia genética de Nei promedio, Urb: porcentaje de suelo impermeable, Na: promedio de alelos por locus, Ne: número efectivo de alelos por locus, I: índice de Shannon, Ho: heterocigosis observada, He: heterocigosis esperada, Fis: Coeficiente de endogamia.

Población	Nei prom	Urb	Na	Ne	I	Ho	He	Fis
1. Juárez	0.22 ± 0.07	87	6.29 ± 1.44	3.06 ± 0.69	1.15 ± 0.31	0.18 ± 0.07	0.5 ± 0.13	0.72 ± 0.08
2. Parque Poblamiento	0.35 ± 0.1	68.6	7.57 ± 1.32	4.05 ± 1.24	1.31 ± 0.31	0.21 ± 0.07	0.55 ± 0.12	0.71 ± 0.08
3. ICBI	0.36 ± 0.08	60.9	10 ± 1.13	5.97 ± 0.89	1.94 ± 0.15	0.33 ± 0.07	0.81 ± 0.03	0.64 ± 0.08
4. Saucillo	0.25 ± 0.06	52.9	9.14 ± 0.4	4.33 ± 0.89	1.68 ± 0.13	0.27 ± 0.06	0.71 ± 0.05	0.64 ± 0.07
5. Matilde	0.28 ± 0.16	42	8.86 ± 1.28	4.16 ± 0.97	0.153 ± 0.26	0.21 ± 0.06	0.64 ± 0.1	0.71 ± 0.07
6. Colinas de Plata	0.27 ± 0.14	30.6	6.86 ± 1.32	3.21 ± 0.64	1.27 ± 0.29	0.26 ± 0.08	0.55 ± 0.12	0.66 ± 0.11
7. Ramón G. Bonfil	0.21 ± 0.11	28	8.86 ± 1.06	3.9 ± 1.1	1.54 ± 0.19	0.23 ± 0.06	0.65 ± 0.06	0.66 ± 0.07
8. Nopalera	0.35 ± 0.11	11.3	9.29 ± 1.08	5.77 ± 0.96	1.79 ± 0.26	0.26 ± 0.05	0.74 ± 0.1	0.66 ± 0.04
9. Cristo Rey	0.28 ± 0.07	4.4	9.86 ± 0.51	5.48 ± 0.82	1.85 ± 0.14	0.21 ± 0.03	0.77 ± 0.06	0.71 ± 0.05
10. San Vicente	0.29 ± 0.16	3.5	7.57 ± 1.45	3.97 ± 1.01	1.36 ± 0.32	0.24 ± 0.08	0.57 ± 0.13	0.61 ± 0.07

8.4. Estructura genética

De acuerdo con el AMOVA, la diferencia entre poblaciones es baja, pero significativa (F_{ST} : 0.095, $p=0.001$), con niveles de endogamia local y total elevados (F_{IS} : 0.640, $p=0.001$; F_{IT} : 0.675, $p=0.001$). Comparando las poblaciones, existe similitud entre Matilde (Pop 5) y Ramón G. Bonfil (Pop 7) así como entre Colinas de Plata (Pop 6) y Ramón G. Bonfil (Pop 7). Por otra parte, las poblaciones con mayor distancia genética fueron: Parque Poblamiento (Pop 2) vs San Vicente (Pop 10), Parque Poblamiento (Pop 2) vs Matilde (Pop 5), y Parque Poblamiento (Pop 2) vs Colinas de Plata (Pop 6). Lo que sugiere que Parque Poblamiento es la población más divergente (Tabla 5).

Tabla 5. Coeficientes de diferenciación poblacional (F_{ST}) pareados (bajo la diagonal) y los valores de p , corregidos por Bonferroni (sobre la diagonal $\alpha = 0.00125$). Se muestran en rojo las diferencias significativas.

	1. Juárez	2. Parque Poblamiento	3. ICBI	4. Saucillo	5. Matilde	6. Colinas de Plata	7. Ramón G. Bonfil	8. Nopalera	9. Cristo Rey	10. San Vicente
1. Juárez		0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
2. Parque Poblamiento	0.189		0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
3. ICBI	0.438	0.469		0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001

4. Saucillo	0.209	0.297	0.173		0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
5. Matilde	0.278	0.458	0.393	0.29		0.001	0.009	0.001	0.001	0.001
6. Colinas de Plata	0.248	0.407	0.44	0.344	0.105		0.016	0.001	0.001	0.001
7. Ramón G. Bonfil	0.194	0.344	0.312	0.186	0.042	0.039		0.001	0.001	0.001
8. Nopalera	0.291	0.353	0.226	0.266	0.436	0.393	0.324		0.001	0.001
9. Cristo Rey	0.335	0.374	0.175	0.131	0.343	0.354	0.226	0.123		0.001
10. San Vicente	0.283	0.479	0.444	0.268	0.059	0.123	0.11	0.489	0.368	

La principal fuente de variación se encuentra entre individuos (58%), seguida de la variación dentro de las poblaciones (33%), con la menor variación entre las poblaciones (9%). Aun así, las diferencias son significativas en todos los niveles ($p < 0.01$) (Figura 2, Tabla 6).

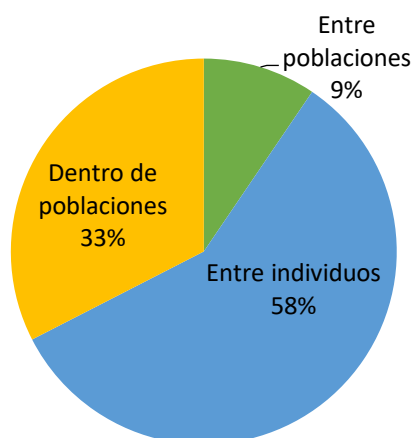


Figura 2. Porcentajes de varianza molecular para *Apis mellifera* en la zona metropolitana de Pachuca.

Tabla 6. Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) de *Apis mellifera* en la zona metropolitana de Pachuca, usando microsatélites. gl: Grados de libertad, SS: suma de cuadrados, MS: cuadrados medios, Est. Var.: Varianza estimada, % de variación explicada, p: probabilidad.

Fuente de variación	gl	SS	MS	Est. Var.	%	Estadístico-F	Valor	p
Entre poblaciones	9	162.104	18.012	0.246	9%	F _{ST}	0.095	0.001
Entre individuos	278	1070.271	3.850	1.503	58%	F _{IS}	0.640	0.001
Dentro de poblaciones	288	243.000	0.844	0.844	33%	F _{IT}	0.675	0.001
Total	575	1475.375		2.593	100%			

El análisis de agrupamiento Neighbor-Joining mostró que las poblaciones Matilde (Pop 5), San Vicente (Pop 10), Colinas de Plata (Pop 6) y Ramón G. Bonfil (Pop 7) forman un grupo genético, con dos subgrupos (Pops 5-10 y Pops 6-7). El resto de las poblaciones forman un grupo distinto con dos subgrupos (Pops 2-1 y Pops 3-4-8-9) (Figura 3).

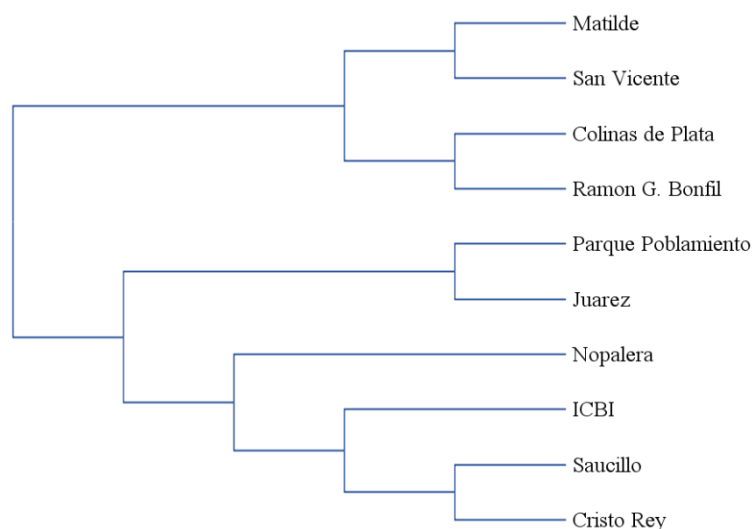


Figura 3. Árbol no enraizado de agrupamiento Neighbor-Joining basado en las distancias genéticas Nei entre las poblaciones.

El análisis de asignación Bayesiana (STRUCTURE) mostró grupos genéticos al interior de las localidades analizadas. De acuerdo con el modelo de divergencia acumulada Delta K, se obtienen tres grupos, pero de acuerdo con el modelo de variación media respecto al centroide (MedK) se recuperan cuatro. En cualquiera de las dos aproximaciones, las poblaciones de ICBI y Saucillo son similares en cuanto a composición, y las poblaciones de Nopalera, Cristo Rey retienen la mayor variabilidad de grupos. Por el contrario, Juárez y Parque Poblamiento son homogéneas, por lo que se podrían considerar menos diversas. Finalmente, Matilde, Colinas de Plata, Ramón G. Bonfil y San Vicente tienen una composición similar, menos variable que el primer grupo (Figura 4). En general, la composición de variabilidad alélica, es similar con el modelo de Neighbor-Joining. En contraste el AMOVA solo considera como un grupo similar a las poblaciones de Matilde, Colinas de Plata y Ramón G. Bonfil, excluyendo a San Vicente.

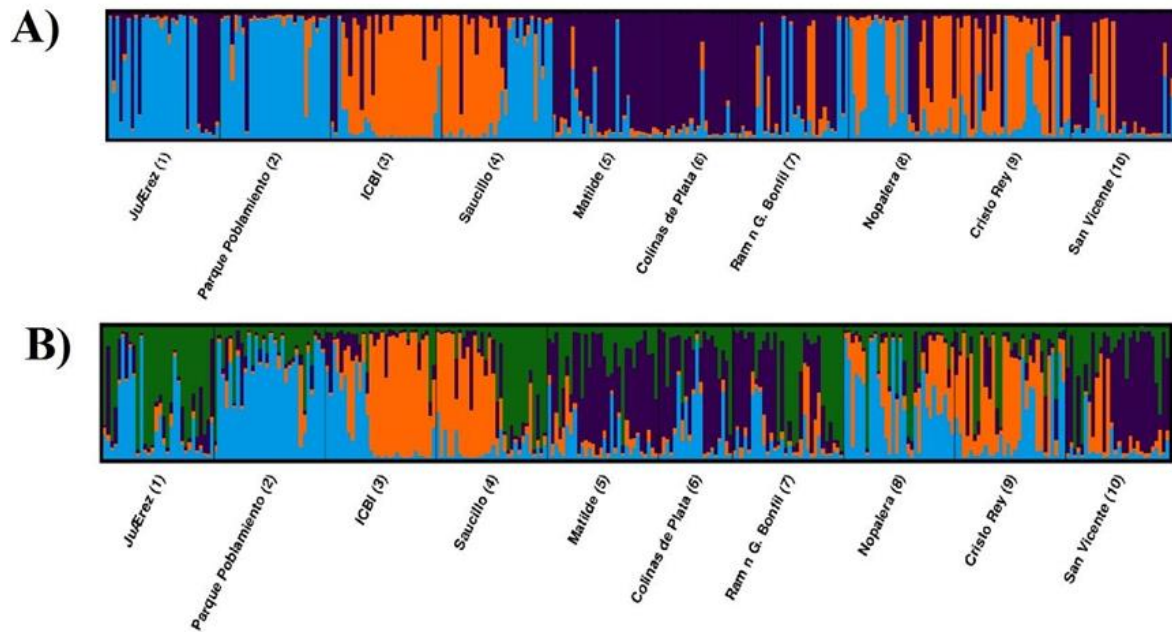


Figura 4. Análisis de asignación Bayesiana obtenida por el programa STRUCTURE-SELECTOR. A) Modelo de divergencia acumulada Delta K a 3 grupos. B) modelo de variación media respecto al centroide con K = 4.

El análisis de Funciones Discriminantes de Componentes Principales, a pesar de que muestra diferencias significativas entre poblaciones, en el ordenamiento no genera asociaciones claras entre los individuos dentro de sus poblaciones de origen, y tampoco se establece una relación en cuanto a un gradiente de urbanización (Figura 5). No obstante, las poblaciones Ramón G. Bonfil, Matilde y Colinas de Plata no difieren entre sí tal como se observó en el resto de los análisis de estructura. Destaca la población de ICBI al ser la más divergente sobre el eje X, aunque mantiene cierta conectividad con el resto.

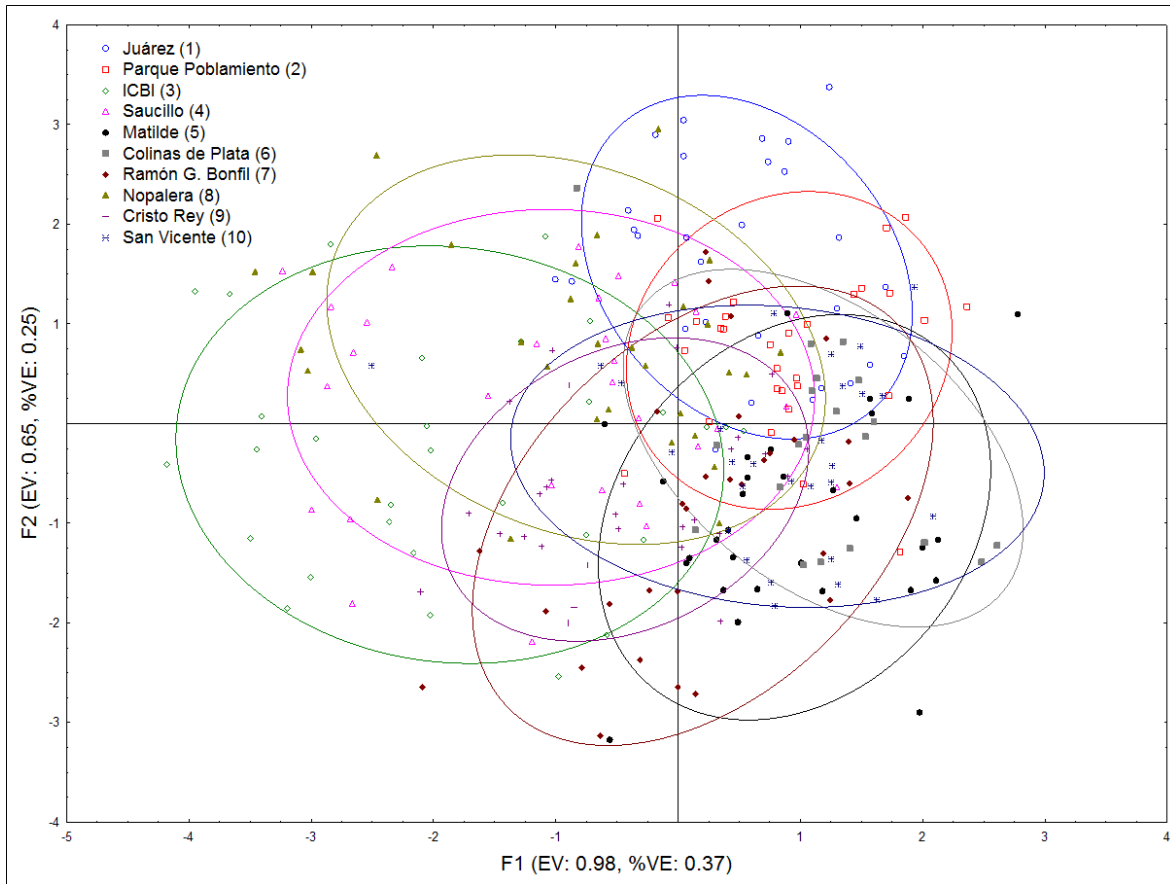


Figura 5. Análisis de Funciones Discriminantes de Componentes Principales, bajo el modelo de Jombart (2010).

8.5. Cuello de botella

El análisis de reducción poblacional mostró que existen cuellos de botella, que por la deficiencia significativa de heterocigotos; se consideran antiguos en las poblaciones de Matilde, Colinas de Plata y Ramón G. Bonfil ($p < 0.05$), con base en la prueba de Wilcoxon de una cola bajo el modelo TPM (Tabla 7).

Tabla 7. Prueba de Wilcoxon de una cola para la deficiencia de heterocigotos ($\alpha = 0.05$). Se muestran en rojo las deficiencias significativas.

Población	p
1. Juárez	0.07813
2. Parque Poblamiento	0.14844
3. ICBI	0.85156
4. Saucillo	0.05469

5. Matilde	0.03906
6. Colinas de Plata	0.01953
7. Ramón G. Bonfil	0.02734
8. Nopalera	0.94531
9. Cristo Rey	0.71094
10. San Vicente	0.42188

Específicamente, los locus Ap036, Ap008 y A113 presentaron deficiencia significativa de heterocigotos en la población de Matilde. Para Colinas de Plata, fueron los locus Ap226 y Ap008, mientras que en Ramón G. Bonfil, fueron Ap008 y A113 (Tabla 8).

Tabla 8. Probabilidades por locus de las poblaciones que presentaron deficiencia significativa de heterocigotos.

Población	Locus	p
5. Matilde	Ap243	0.243
	Ap226	0.467
	Ap036	0.016
	Ap024	0.012
	A043	0.193
	Ap008	0.023
	A113	0.002
6. Colinas de Plata	Ap243	0.232
	Ap226	0.006
	Ap036	0.321
	Ap024	0.283
	A043	0.3
	Ap008	0.021
	A113	0.32
7. Ramón G. Bonfil	Ap243	0.228
	Ap226	0.218
	Ap036	0.051
	Ap024	0.323
	A043	0.065
	Ap008	0
	A113	0.007

8.6. Prueba de Mantel

La correlación probabilística entre las matrices mostró que no existe una correlación significativa entre las distancias geográficas y el índice de diferenciación poblacional ($y = 5.044x + 6.7719$; $r^2 = 0.0279$) (Figura 6); por lo que toda estructura depende exclusivamente de factores asociables con la urbanización y el origen de las abejas.

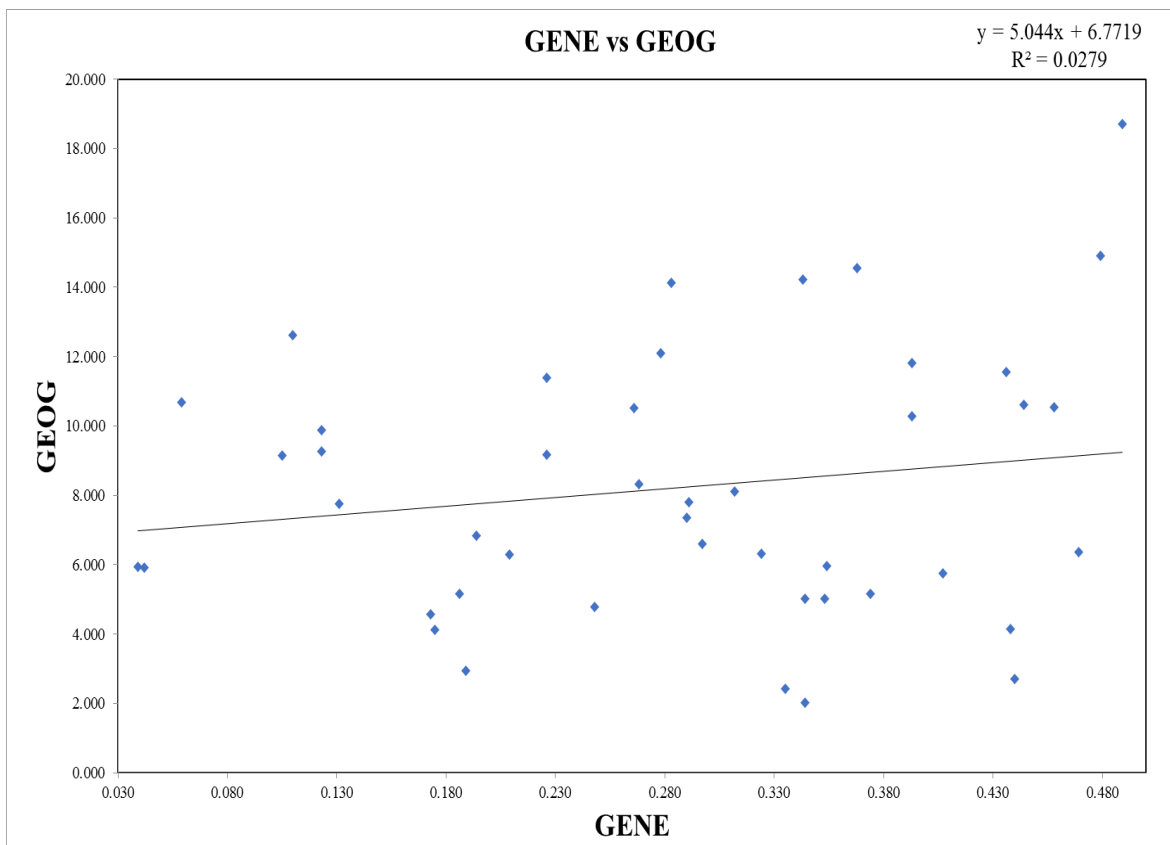


Figura 6. Correlación probabilística de Mantel entre los índices de diferenciación pareados entre sitios (F_{st} = GENE) y la distancia geográfica (GEOG).

8.7 Análisis de relaciones filiales

De acuerdo con el análisis de paternidad, al interior de las poblaciones existe una mayor relación filial tanto de la hermanad completa (Tabla 9, Full Siblings) (5.27 ± 4.6 FS), como de la relación entre medios hermanos (Tabla 10, Half Siblings) (10.57 ± 4.6 HS). Sin embargo, las relaciones inter poblaciones son mucho más variables, tanto para FS (1.69 ± 1.43) como para HS (3.64 ± 1.56).

El modelo que mejor explicó la varianza de los datos fue polinomial, en el caso de FS con 4 exponentes ($y = C_1x^4, C_2x^3, C_3x^2, C_4x, C_5$) y para HS seis exponentes ($y = C_1x^6, C_2x^5, C_3x^4, C_4x^3, C_5x^2, C_6x, C_7$) con coeficientes de correlación mayores a 0.9 (Figura 7).

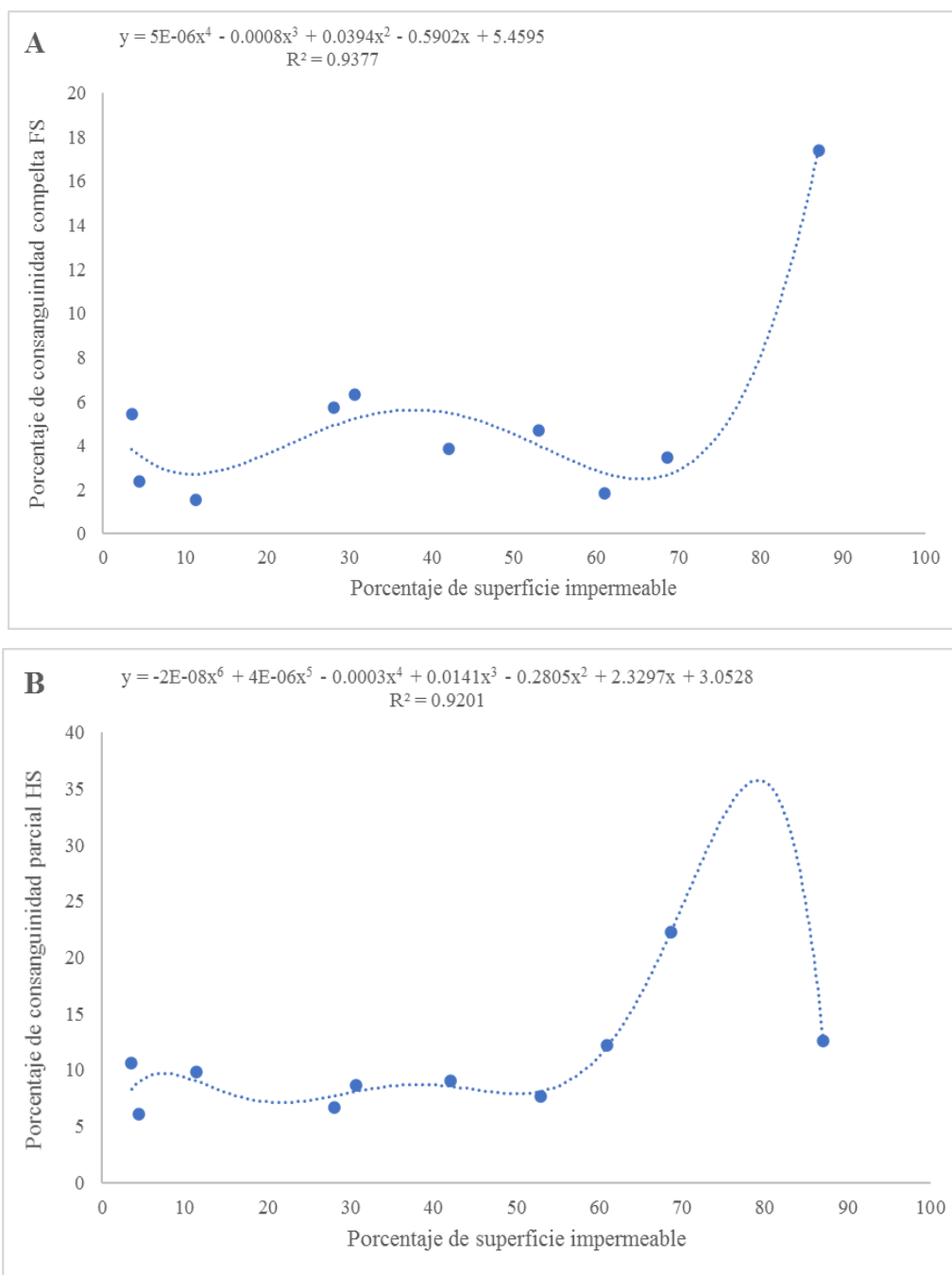


Figura 7. Porcentaje de relación filial completa (A) y parcial (B), con respecto al porcentaje de superficie impermeable.

Tabla 9. Porcentajes de relación filial completa (FS) (Par. Pob. = Parque Poblamiento).

	Juárez	Par. Pob.	ICBI	Saucillo	Matilde	Colinas de Plata	Ramón G. Bonfil	Nopalera	Cristo Rey	San Vicente
Juárez	17.38									
Par. Pob.	5.62	3.47								
ICBI	1.3	0.23	1.82							
Saucillo	6.55	2.1	1.34	4.7						
Matilde	5.49	0.95	0.12	2.59	3.86					
Colinas de Plata	5.05	1.04	1.05	2.22	3.52	6.32				
Ramón G. Bonfil	4.37	0.94	0.47	2.45	2.04	5.97	5.72			
Nopalera	1.98	0.12	1.12	0.86	0.36	0.54	0.73	1.56		
Cristo Rey	2.52	0.64	0.9	1.98	0.72	1.22	1.44	1.89	2.39	
San Vicente	7.7	1.41	0.77	4.17	5.69	3.54	2.85	0.66	2.18	5.43

Tabla 10. Porcentajes de relación filial parcial (HS) (Par. Pob. = Parque Poblamiento).

	Juárez	Par. Pob.	ICBI	Saucillo	Matilde	Colinas de Plata	Ramón G. Bonfil	Nopalera	Cristo Rey	San Vicente
Juárez	12.62									
Par. Pob.	6.91	22.25								
ICBI	1.18	3.26	12.24							
Saucillo	3.69	2.45	5.01	7.67						
Matilde	5.25	2.03	1.64	1.77	9					
Colinas de Plata	3.14	2.94	2.45	0.85	4.93	8.62				
Ramón G. Bonfil	6.15	4.72	2.8	3.62	6	6.69	6.72			
Nopalera	6.32	4.06	4.12	3.69	2.77	3.77	3.4	9.87		
Cristo Rey	1.8	3.07	4.75	4.2	2.27	3.66	4.31	2.14	6.12	
San Vicente	4.1	1.92	2.05	3.41	5.05	6.53	4.58	1.97	2.31	10.57

IX DISCUSIÓN

9.1. Diversidad genética

El número de alelos por locus promedio obtenido fue de 8.43. Este valor es similar a lo que se ha encontrado en estudios previos en los que se analiza a abejas eusociales (*A. mellifera*) ferales en zonas urbanas (Patenković et al., 2022), abejas solitarias silvestres en zonas urbanas (López-Urbe et al., 2015; Rezende et al., 2025) y abejorros en un gradiente de urbanización (Austin et al., 2022). El resultado no se debe comparar con estudios obtenidos a partir de la apicultura, pues como se ha mencionado, estas tienen una base genética homogénea que magnifica las diferencias, de tal forma que las abejas solitarias solo representan una parte de la variación del grupo. Este valor indica múltiples fuentes de genes (colmenas) aún en zonas urbanas, lo que concuerda con reportes recurrentes de incidentes relacionados a abejas en el sur de la ciudad de Pachuca (SSP_Hidalgo, 2021; Milenio, 2024), ambos cerca del sitio de Matilde, al igual que otros en la central de abastos de Pachuca (Rincón, 2021) cerca del sitio de Ramón G. Bonfil; en la secundaria general 1 (Quadratin, 2025), cerca del sitio de Juárez e ICBI.

Por otro lado, la heterocigosis observada obtenida (0.24 ± 0.02) es mucho menor a lo que se encuentra en la literatura. Por lo general, se observan valores entre 0.5-0.6 en abejas solitarias de zonas urbanas (Ballare & Jha, 2021; López-Urbe et al., 2015), alrededor de 0.3 en abejas eusociales silvestres (*Apis cerana*) en la naturaleza (Fang et al., 2022) y alrededor de 0.4 en abejas eusociales ferales (*A. mellifera*) en zonas urbanas (Patenković et al., 2022), aunque Chau et al. (2023), al analizar poblaciones de la abeja subsocial *Ceratina calcarata* en zonas urbanas reportan un valor menor, con $H_o = 0.19$. El resultado denota una pérdida comparativa de diversidad genética en la zona metropolitana de Pachuca. Resalta el resultado para H_o encontrado en ICBI (0.33 ± 0.07), el más alto para todos los sitios e intermedio entre el resultado de abejas eusociales silvestres en la naturaleza y ferales en zonas urbanas.

ICBI destaca en su capacidad de atraer individuos que mantienen identidad con las zonas menos urbanizadas, así como de grupos urbanizados, resultando en un centro de atracción causado por la presencia del jardín para polinizadores del Centro de Investigaciones

Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Este jardín cuenta principalmente (pero no exclusivamente) con especies de plantas nativas de México, identificadas mediante la plataforma iNaturalist (2025), y delimitadas en cuanto a su procedencia y distribución con base en CONABIO (2025b). El establecimiento de jardines urbanos es una estrategia fundamental para mitigar los efectos negativos de la urbanización sobre la biodiversidad, ya que pueden servir como un hábitat complementario a las zonas naturales para muchas especies, ayudando a conservar redes de interacciones interespecíficas (Marín et al., 2020). La presencia de plantas nativas en estos espacios es especialmente importante, ya que éstas tienen una mayor capacidad para sustentar poblaciones diversas de polinizadores (Ayala-Azcarraga et al., 2025). Las abejas, independientemente de si son nativas o exóticas, prefieren visitar plantas nativas. No obstante, las especies de plantas más visitadas por abejas exóticas, a pesar de ser mayoritariamente nativas, incluye también a plantas exóticas, mientras que las plantas más visitadas por abejas nativas son exclusivamente nativas (Prendergast, 2023).

En cuanto al coeficiente de endogamia (Fis), se obtuvo un valor de 0.67 ± 0.02 en promedio; ninguna de las poblaciones presentó un valor menor a 0.6. Esto es mucho mayor que lo que se ha reportado para abejorros a lo largo de un gradiente de urbanización (Austin et al., 2022), para abejas ferales *A. mellifera* (Patenković et al., 2022) y para abejas solitarias o subsociales (Rezende et al., 2025; Chau et al., 2023) en ciudades. Nuevamente destacan los valores más bajos de endogamia en ICBI (0.64 ± 0.08) y en Saucillo (0.67 ± 0.07), que si bien son altos, resultan de un intercambio genético con las zonas con mayor cobertura y las de menor urbanización. Aun así, se mantiene el grado de amenaza encontrado en este trabajo. Es importante considerar que todos los estudios aquí mencionados se realizaron en América del Norte, con especies nativas y solo uno considera poblaciones de *A. mellifera* en Estados Unidos (Patenković et al., 2022), por lo que los patrones de endogamia elevados podrían ser resultado de la domesticación y su origen introducido. En contraste, las poblaciones europeas de *A. mellifera* tienen una elevada variación ocasionada por la hibridación introgresiva con subespecies no controladas lo que genera mayor variación de alelos y una reducción importante en la endogamia (De la Rúa et al., 2009), lo que sugiere que en donde no hay posibilidades de hibridación la variación se ha perdido, tal como sucede en nuestro trabajo. No obstante, independientemente del origen de las abejas, las poblaciones de abejas se están

volviendo más aisladas y genéticamente empobrecidas a medida que su paisaje se fragmenta más, con efectos más notorios en zonas templadas (Kelemen & Rehan, 2021) tal como ocurre en este trabajo.

9.2. Estructura genética

La estructura genética, en la mayoría de los organismos, depende de la distancia y la capacidad de dispersión, por lo que poblaciones cercanas tienden a compartir alelos. Esta diferenciación gradual, directamente proporcional a la distancia, ha sido representada como una interpolación de alelos en función de la proximidad, lo que se conoce como stepping-stone (salto en piedra). En los polinizadores, la estructura es menos clara, pero su efecto sí se percibe en las plantas a las que polinizan (Van Rossum & Triest, 2012). En el caso particular de las abejas en este trabajo, la ausencia de correlación de Mantel, indica que no responden al modelo de proximidad, sino a otros factores como la disponibilidad de recursos y la consanguinidad.

Los coeficientes de diferenciación poblacional (F_{ST}) pareados fueron mayores que lo que se ha encontrado anteriormente para abejas eusociales manejadas (Lukic et al., 2024), ferales (Ballare & Jha, 2021; Patenković et al., 2022) y solitarias silvestres (López-Urbe et al., 2015) en zonas urbanas. En cuanto a las fuentes de variación, este estudio coincide con Patenković et al. (2022), encontrándose el mayor porcentaje de variación entre individuos, lo que implica alelos diferentes para el mismo locus dentro de las colmenas, en otras palabras, varias fuentes parentales por reina. Por el contrario, Rezende et al (2025) reportaron un mayor porcentaje de variación entre poblaciones. Este efecto es patente en el manejo, donde la diferenciación baja se explica por la base genética común depurada por la domesticación (Rahimi et al., 2014; Nikolova et al., 2015; Nagamitsu et al., 2016; Lukic et al., 2024). Pero en este trabajo, la base genética es incierta, diversa y enriquecida entre individuos; por todos los patrones de migración. Entonces, la endogamia observada, favorecida por la urbanización en Juárez, solo resulta en la diferenciación de dos grandes grupos (N-J) uno dependiente de la urbanización (Parque Poblamiento y Juárez en un extremo y Cristo Rey y Saucillo en el otro), mientras que el otro grupo mantiene una conectividad relacionada con la presencia de relictos (Matilde, San Vicente, Colinas de Plata y Ramón G. Bonfil).

Al respecto, otro resultado destacable son los cuellos de botella en las zonas con cobertura intermedia que mantienen una identidad genética basal similar (Matilde, Colinas de Plata y Ramón G. Bonfil), no relacionada con la distancia (Mantel no significativo). Si consideramos los incidentes relacionados a abejas reportados en zonas aledañas a dichos sitios, queda de manifiesto la situación de “paso” que estos puntos representan, es decir, salen enjambres de algún sitio intermedio. La ubicación geográfica del Parque Ecológico Cubitos (entre los sitios Colinas de Plata y Ramón G. Bonfil) así como los Jales ubicados al Sur cerca de Matilde, constituyen corredores potenciales para la transición y la conectividad genética observada. En este caso, no es la urbanización la que explicaría la similitud, sino el relicto genético en las áreas conservadas.

La conectividad entre parches de vegetación de zonas urbanas favorece el intercambio en grupos de artrópodos con alta movilidad como las abejas (Braaker et al., 2014), pero es la composición de las plantas hospederas lo que podría favorecer a polinizadores especialistas o generalistas dependiendo de la conectividad previa (Cubitos y los Jales en este caso) o nueva (el jardín del ICBI) (Ahlgren, 2025). Ante este panorama, aun cuando el Jardín de Polinizadores favorece la diversidad genética y la conectividad, resulta que no se ha evaluado la presencia de polinizadores nativos, toda vez que las plantas allí sembradas son, en su mayoría, nativas. Futuros trabajos deberán evaluar la diversidad genética de especies nativas para establecer el efecto positivo o negativo de la conectividad favorecida por los parches artificiales, tal como se propone en bosques, que incluyen manchones pequeños, incluso temporales y de transición (Van Rossum & Triest, 2012).

Las poblaciones que se encuentran en los sitios más urbanizados (porcentaje de superficie impermeable >60%) presentaron porcentajes de consanguinidad parcial (HS) y completa (FS) mayores que el resto. En el sitio más urbanizado (87% cobertura impermeable) se presentó la menor heterocigosis observada, el mayor coeficiente de endogamia ($F_{is} = 0.75 \pm 0.08$) y es similar al Parque Poblamiento (2.94 km). Se esperaría que la distancia genética estuviera directamente relacionada con la distancia geográfica (Jaffé et al., 2016; López-Uribe et al., 2015), pero a pesar de ser cercanas geográficamente, las dos poblaciones más urbanizadas presentan mayor diferenciación que otras más lejanas en sitios con menos urbanización. Esto implica que hay algo impidiendo el flujo genético entre las poblaciones

más urbanizadas. Esto podría relacionarse con el comportamiento de las abejas en zonas con “islas de calor” ya que la temperatura influye en varios aspectos de su conducta (mayor agresividad, mayor cantidad de fases de obreras al año) y forma. Por ejemplo, el tamaño corporal tiende a reducirse en zonas urbanas, la morfología de las alas (y por lo tanto, sus parámetros generales de vuelo) también son afectados por la temperatura en zonas urbanas, además, el tamaño de los omatidios y el número de termorreceptores en las antenas de las abejas pueden ser menores (Polidori et al., 2023). Entonces, los patrones de colonización “en oleadas” que encontramos puede ser una respuesta al incremento de temperatura estacional durante el verano y un impedimento al intercambio genético entre las zonas con mayor urbanización y el resto.

9.3. Aspectos ecológicos y perspectivas

Las abejas tienen una gran capacidad de intercambio genético debido a su comportamiento de colonización por enjambres y búsqueda de alimento. No obstante, la dirección de este movimiento no es una cuestión aleatoria, pues buscarán recursos disponibles siempre que las condiciones lo permitan (Ahlgren, 2025). En este trabajo, resalta la importancia de los jardines de polinizadores como una fuente atractiva de recursos, lo que constituye una perspectiva de manejo en las zonas urbanas que no debe ser ignorada.

Una extensión amplia de cobertura vegetal, como la del Parque Ecológico Cubitos dentro de la zona urbana de Pachuca de Soto y Mineral de la Reforma, constituye un reservorio de variabilidad genética que mantiene conectividad a manera de oleadas con otros puntos de la ciudad. No obstante, este flujo no es constante y aleatorio, sino dirigido y fluctuante con preferencia hacia zonas con menor cobertura impermeable, lo que incrementa el aislamiento de las abejas en los sitios más urbanizados y podría constituir un peligro, pues desde estos sitios surgen enjambres que intentan encontrar fuentes de alimento en zonas próximas a sitios altamente poblados.

La solución consiste en mantener jardines con disponibilidad de recursos a lo largo del año, a manera de corredores, que favorezcan la colonización hacia zonas lejos de puntos con alta densidad poblacional. El control en este caso radica en identificar las zonas hacia donde se quiera dirigir la colonización, que, en este caso, serían los puntos con menor cobertura impermeable fuera de la mancha urbana.

Por lo tanto, los jardines de polinizadores no solo constituyen fuentes de variabilidad y conservación, sino herramientas de manejo para los enjambres y una manera de favorecer la conectividad perfectamente dirigida y planeada.

X CONCLUSIONES

Los procesos ecológico-evolutivos que determinan la estructura genética de *Apis mellifera*, generan diferencias significativas entre las poblaciones analizadas, que parten de una meta-población original y posteriormente se segregan a manera de oleadas (efecto fundador), que incrementan el efecto de la endogamia, particularmente en poblaciones relativamente antiguas (Matilde, Colinas de Plata y Ramón G. Bonfil) y en sitios con una urbanización elevada. En este contexto, la cobertura impermeable mayor a 68.6% (Juárez y Parque Poblamiento) limita la capacidad de colonización, aunque en zonas con fuentes adicionales de recursos (ICBI), como un jardín para polinizadores, la colonización es facilitada e incluso se promueve el recambio. Finalmente, en zonas con menor cobertura impermeable (Nopalera, Cristo Rey y San Vicente) existen grupos genéticos similares entre sí que también se ven representados en la zona con fuentes adicionales de recursos.

XI BIBLIOGRAFÍA

- Ahlgren, C. (2025). Assessing the structural connectivity of host plants for pollinators in the concrete jungle: A comparison between generalist and specialist species' possibilities to disperse within the urban area of Säter Municipality, Sweden. Master thesis. Karlstad University, Faculty of Health, Science and Technology.
- Austin, M. W., Tripodi, A. D., Strange, J. P., & Dunlap, A. S. (2022). Bumble bees exhibit body size clines across an urban gradient despite low genetic differentiation. *Scientific Reports*, 12(1): 4166. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-08093-4>
- Ayala-Azcarraga, C., Hinojosa-Diaz, I. A., Segura, O., Pacheco-Muñoz, R., Larrucea-Garritz, A., & Diaz, D. (2025). Evaluation of Sustainable Landscape Design: Presence of Native Pollinators in an Urban Park in Mexico City, Mexico. *Sustainability*, (2071-1050): 17(2). <https://doi.org/10.3390/su17020799>
- Ayers, A. C., & Rehan, S. M. (2023). Bee–plant interaction and community response along an urbanization gradient. *Journal of Urban Ecology*, 9(1): juad006. <https://doi.org/10.1093/jue/juad006>
- Ballare, K. M., & Jha, S. (2021). Genetic structure across urban and agricultural landscapes reveals evidence of resource specialization and philopatry in the Eastern carpenter bee, *Xylocopa virginica* L. *Evolutionary Applications*, 14(1): 136-149. <https://doi.org/10.1111/eva.13078>
- Banaszak-Cibicka, W., Fliszkiewicz, M., Langowska, A. & Żmihorski, M. (2018) Body size and wing asymmetry in bees along an urbanization gradient. *Apidologie* 49: 297–306. <https://doi.org/10.1007/s13592-017-0554-y>
- Bhatta, V. R. (2023) Genetic diversity of urban *Apis cerna* bee populations: Insights from phylogeography and microsatellite analysis. *PREPRINT Available at Research Square*<https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-3083880/v1>
- Braaker, S., Ghazoul, J., Obrist, M. K., & Moretti, M. (2014). Habitat connectivity shapes urban arthropod communities: The key role of green roofs. *Ecology*, 95(4), 1010-1021. <https://doi.org/10.1890/13-0705.1>
- Bridson, C., Vellaniparambil, L., Antwis, R. E., Müller, W., Gilman, R. T., & Rowntree, J. K. (2022). Genetic diversity of honeybee colonies predicts gut bacterial diversity of

- individual colony members. *Environmental microbiology*, 24(12): 5643-5653.
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.16150>
- Chapman, N. C., Lim, J., & Oldroyd, B. P. (2008). Population genetics of commercial and feral honey bees in Western Australia. *Journal of economic entomology*, 101(2): 272-277. <https://doi.org/10.1093/jee/101.2.272>
- Chapman, R.E., Wang, J. & Bourke, A.F.G. (2003) Genetic analysis of spatial foraging patterns and resource sharing in bumble bee pollinators. *Molecular Ecology*, 12(10), 2801–2808. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01957.x>
- Chau, K. D., Samad-zada, F., Kelemen, E. P., & Rehan, S. M. (2023). Integrative population genetics and metagenomics reveals urbanization increases pathogen loads and decreases connectivity in a wild bee. *Global Change Biology*, 29(15): 4193-4211. <https://doi.org/10.1111/gcb.16757>
- Choate, B. A., Hickman, P. L., & Moretti, E. A. (2018). Wild bee species abundance and richness across an urban–rural gradient. *Journal of Insect Conservation*, 22: 391-403. <https://doi.org/10.1111/gcb.16757>
- Chybicki, I. J., & Burczyk, J. (2009). Simultaneous estimation of null alleles and inbreeding coefficients. *Journal of Heredity*, 100: 106-113. <https://doi.org/10.1093/jhered/esn088>
- CONABIO Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (2025a). Sistema de Información sobre Especies Invasoras (SIEI). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. Consultado el 19 de marzo de 2026. Disponible en: <https://www.biodiversidad.gob.mx/especies/Invasoras>
- CONABIO Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (2025b). “EncicloVida”. Consultado 29 de septiembre de 2025. Disponible en <https://enciclovida.mx>
- Cornuet, J.M. & Luikart, G. (1996). Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics*, 144: 2001-2014. <https://doi.org/10.1093/genetics/144.4.2001>
- Crane, E. (1999). *The World History of Beekeeping and Honey Hunting*. Routledge.
- Crane, E., & Graham, A. J. (1985). Bee Hives of the Ancient World. 1. *Bee World*, 66(1): 23–41. <https://doi.org/10.1080/0005772X.1985.11098818>

- Cué-Hernández, K. A. (2014). Efectos de la urbanización sobre las comunidades de abejas y abejorros (hymenoptera: apoidea) en la ciudad de Pachuca, Hidalgo. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Centro de Investigaciones Biológicas. México.
- Cui, L., & Shi, J. (2012). Urbanization and its environmental effects in Shanghai, China. *Urban Climate*, 2: 1-15. <https://doi.org/10.1016/j.uclim.2012.10.008>
- de Jesús May-Itzá, W., de Araujo-Freitas, C., Paxton, R. J., Moo-Valle, H., Medina-Medina, L. A., & Quezada-Euán, J. J. G. (2021). Stingless bees in urban areas: Low body size and high frequency of diploid males at mating congregations of nannotrigona perilampoides (Hymenoptera: Meliponini) in Mérida, Yucatán, México. *Apidologie*, 52(4), 755-766. <https://doi.org/10.1007/s13592-021-00862-w>
- De la Rúa, P., Jaffé, R., Dall'Olio, R., Muñoz, I., & Serrano, J. (2009). Biodiversity, conservation and current threats to Europe honeybees. *Apidologie*, 40: 263-284. <https://doi.org/10.1051/apido/2009027>
- Echazarreta, G. C., Arellano, R. A., & Pech, M. C. (Eds.). (2002). *Apicultura en Mesoamérica*. Ediciones de la Universidad Autónoma de Yucatán.
- Espregueira-Themudo, G., Rey-Iglesia, A., Robles Tascón, L., Bruun Jensen, A., da Fonseca, R. R., & Campos, P. F. (2020). Declining genetic diversity of European honeybees along the twentieth century. *Scientific reports*, 10(1): 10520. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67370-2>
- Estoup, A., Garnery, L., Solignac, M., & Cornuet, J. M. (1995). Microsatellite variation in honey bee (*Apis mellifera* L.) populations: hierarchical genetic structure and test of the infinite allele and stepwise mutation models. *Genetics*, 140(2): 679-695. <https://doi.org/10.1093/genetics/140.2.679>
- Evanno, G., Regnaut, S. & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulatory study. *Molecular Ecology*, 14: 2611-2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Excoffier, L., Smouse, P. E. & Quattro, J. M. (1992). Analysis of molecular variance Inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, 131: 479-491. <https://doi.org/10.1093/genetics/131.2.479>

- Fang, F., Chen, X., Lv, J., Shi, X., Feng, X., Wang, Z., & Li, X. (2022). Population structure and genetic diversity of Chinese honeybee (*Apis cerana cerana*) in Central China. *Genes*, 13(6): 1007. <https://doi.org/10.3390/genes13061007>
- Fanck, P., Garnery, L., Loiseau, A., Oldroyd, B. P., Hepburn, H. R., Solignac, M., Cournuet, J-M. (2001). Genetic diversity of the honeybee in Africa: microsatellite and mitochondrial data. *Heredity*, 86: 420-430. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00842.x>
- Fortel, L., Henry, M., Guilbaud, L., Guirao, A. L., Kuhlmann, M., Mouret, H., Rolin, O. & Vaissière, B. E. (2014). Decreasing abundance, increasing diversity and changing structure of the wild bee community (Hymenoptera: Anthophila) along an urbanization gradient. *PloS one*, 9(8), e104679. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104679>
- Grimm, N. B., Faeth, S. H., Golubiewski, N. E., Redman, C. L., Wu, J., Bai, X., & Briggs, J. M. (2008). Global change and the ecology of cities. *Science*, 319(5864): 756-760. <https://doi.org/10.1126/science.1150195>
- Gross, M. (2016). The urbanization of our species. *Current Biology*, 26(23): R1205-R1208. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.11.039>
- Gupta, R. K., Khan, M. S., Srivastava, R. M., & Goswami, V. (2014). History of beekeeping in developing world. En: Gupta, R.K, Reybroeck, W., van Veen, J. W., & Gupta, A. (Eds.) *Beekeeping for Poverty Alleviation and Livelihood Security* (pp. 3-62). Springer.
- Harissis, H. V., & Mavrofridis, G. (2012). A 17th Century Testimony On The Use Of Ceramic Top-bar Hives. *Bee World*, 89(3): 56–58. <https://doi.org/10.1080/0005772x.2012.11>
- Harpur, B. A., Minaei, S., Kent, C. F., & Zayed, A. (2012). Management increases genetic diversity of honey bees via admixture. *Molecular Ecology*, 21(18): 4414-4421. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05614.x>
- Hilbe, J. M. (2007) STATISTICA 7: An Overview. *American Statistics*, 61: 91-94. <https://doi.org/10.1198/000313007X172998>
- Hussain, M., & Imtiyaz, I. (2018). Urbanization concepts, dimensions and factors. *International Journal of Recent Scientific Research*, 9(1): 23513-23523.

- iNaturalist (2025). “Jardín para polinizadores CIB-UAEH, Hidalgo”. Consultado el 29 de septiembre de 2025. <https://colombia.inaturalist.org/projects/jardin-para-polinizadores-cib-uaeh-hidalgo>
- İnci, H. & Dikmen, F. (2024). The importance of native bees in urban ecosystems. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 12(1): 161-168.
- INEGI Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. (2001). *Diccionario de datos del ámbito urbano. (Alfanumérico). Sistema Nacional de Información Geográfica*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- INEGI Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. (2005). *Delimitación de las zonas metropolitanas de México*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- INEGI Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. (2010a). Compendio de información geográfica municipal 2010. Pachuca de Soto, Hidalgo. Consultado el 19 de marzo de 2026. Disponible en: https://www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/13/13048.pdf
- INEGI Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. (2010b). Compendio de información geográfica municipal 2010. Mineral de la Reforma, Hidalgo. Consultado el 19 de marzo de 2026. Disponible en: https://www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/13/13051.pdf
- INEGI Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. (2010c). Compendio de información geográfica municipal 2010. Epazoyucan, Hidalgo. Consultado el 19 de marzo de 2026. Disponible en: https://www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/13/13022.pdf
- INEGI Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. (2014). *Anuario estadístico y geográfico de Hidalgo*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática
- Jha, S., & Kremen, C. (2013). Urban land use limits regional bumble bee gene flow. *Molecular ecology*, 22(9): 2483-2495. <https://doi.org/10.1111/mec.12275>

- Jombart, T., Devillard, S., & Balloux, F. (2010). Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genomics*, 11(1): 1-15. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-11-94>
- Kalinowski, S. T., Wagner, A. P., & Taper, M. L. (2006). ML-Relate: a computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. *Molecular Ecology Notes*, 6: 576-579. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01256.x>
- Klein, A. M., Boreux, V., Fornoff, F., Mupepele, A. C., & Pufal, G. (2018). Relevance of wild and managed bees for human well-being. *Current Opinion in Insect Science*, 26: 82-88. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.02.011>
- Kraus, F. B., Franck, P., & Vandame, R. (2007). Asymmetric introgression of African genes in honeybee populations (*Apis mellifera* L.) in Central Mexico. *Heredity*, 99(2): 233-240. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800988>
- Lazar, I., & Lazar, I. (2010). Gel Analyzer 2010a: Freeware 1D gel electrophoresis image analysis software. *Science Open*.
- Leonard, R. J., Wat, K. K., McArthur, C., & Hochuli, D. F. (2018). Urbanisation and wing asymmetry in the western honey bee (*Apis mellifera*, Linnaeus 1758) at multiple scales. *PeerJ*, 6: e5940. <https://doi.org/10.7717/peerj.5940>
- Li, Y. & Liu, J. (2018). StructureSelector: A web based software to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods. *Molecular Ecology Resources*, 18: 176–177. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12719>
- López-Urbe, M. M., Jha, S., & Soro, A. (2019). A trait-based approach to predict population genetic structure in bees. *Molecular Ecology*, 28(8): 1919-1929. <https://doi.org/10.1111/mec.15028>
- López-Urbe, M. M., Morreale, S. J., Santiago, C. K., & Danforth, B. N. (2015). Nest suitability, fine-scale population structure and male-mediated dispersal of a solitary ground nesting bee in an urban landscape. *PloS one*, 10(5): e0125719. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125719>
- Lukic, B., Raguz, N., Kovačić, M., Curik, I., Obšteter, J., Prešern, J., Bubnič, J., Lužaić, R., Pihler, I., Mirjanić, G., Pietropaoli, M. & Puškadija, Z. (2024). Genomic diversity

- and population structure of Carniolan honey bee in its native habitat. *BMC genomics*, 25(1): 849. <https://doi.org/10.1186/s12864-024-10750-z>
- Marín, L., Martínez-Sánchez, M. E., Sagot, P., Navarrete, D., & Morales, H. (2020). Floral visitors in urban gardens and natural areas: Diversity and interaction networks in a neotropical urban landscape. *Basic and Applied Ecology*, 43: 3-15. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2019.10.003>
- Márquez-Osuna, A. (2024). Beekeeping from the South: The Yucatán Peninsula's "Industrious Bee" and the Rise of Modern Apiculture. *Agricultural History*, 98(1): 23-49. <https://doi.org/10.1215/00021482-10910295>
- Martínez-Pérez de Ayala L. R., Martínez-Puc J. F., & Cetzal-Ix W. R. (2017), *Apicultura: Manejo, Nutrición, Sanidad y Flora Apícola*. Universidad Autónoma de Campeche.
- Milenio (2024). Enjambre de abejas se apodera de un vehículo en el tianguis de autos de Pachuca. Consultado el 15 de septiembre de 2025. Disponible en: <https://www.milenio.com/estados/enjambre-de-abejas-invade-vehiculo-en-tianguis-de-autos-de-pachuca>
- Nagamitsu, T., Yasuda, M., Saito-Morooka, F., Inoue, M. N., Nishiyama, M., Goka, K., Sugiura, S., Maeto, K., Okabe, K. & Taki, H. (2016). Genetic structure and potential environmental determinants of local genetic diversity in Japanese honeybees (*Apis cerana japonica*). *PLoS One*, 11(11): e0167233. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167233>
- Nikolova, S. R., Bienkowska, M., Gerula, D., & Ivanova, E. N. (2015). Microsatellite DNA polymorphism in selectively controlled *Apis mellifera* carnica and *Apis mellifera* caucasica populations from Poland. *Archives of Biological Sciences*, 67(3): 889-894. <https://doi.org/10.2298/ABS141102048N>
- Nunes, L. A., Araújo, E. D. D., & Marchini, L. C. (2015). Fluctuating asymmetry in *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) as bioindicator of anthropogenic environments. *Revista de biología tropical*, 63(3): 673-682.
- Organización de las Naciones Unidas. (2019). *World Urbanization Prospects-The 2018 Revision n (ST/ESA/SER.A/420)*. United Nations.

- Patenković, A., Tanasković, M., Erić, P., Erić, K., Mihajlović, M., Stanisavljević, L., & Davidović, S. (2022). Urban ecosystem drives genetic diversity in feral honey bee. *Scientific reports*, 12(1): 17692. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-21413-y>
- Panziera, D., Requier, F., Chantawannakul, P., Pirk, C. W., & Blacquièrre, T. (2022). The diversity decline in wild and managed honey bee populations urges for an integrated conservation approach. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10: 767950. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.767950>
- Pekall, R. & Smouse, P. E. (2012). GenAlEx 6.5: genetic analysis in excel. Population Genetics Software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6: 288-295. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
- Piracha, A., & Chaudhary, M. T. (2022). Urban air pollution, urban heat island and human health: a review of the literature. *Sustainability*, 14(15): 9234. <https://doi.org/10.3390/su14159234>
- Polidori, C., Ferrari, A., Ronchetti, F., Tommasi, N., & Nalini, E. (2023). Warming up through buildings and roads: What we know and should know about the urban heat island effect on bees. *Frontiers in Bee Science*, 1: 1269600. <https://doi.org/10.3389/frbee.2023.1269600>
- Prendergast, K. S., Dixon, K. W., & Bateman, P. W. (2022). A global review of determinants of native bee assemblages in urbanised landscapes. *Insect Conservation and Diversity*, 15(4): 385-405. <https://doi.org/10.1111/icad.12569>
- Prendergast, K. S. (2023). Native flora receive more visits than exotics from bees, especially native bees, in an urbanised biodiversity hotspot. *Pacific Conservation Biology*, 30(1). <https://doi.org/10.1071/PC22033>
- Pritchard, J.K., Stephens, M. & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155: 945-959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
- Quadratin_hidalgo (2025). “Abejas pican a 2 estudiantes de la secundaria General 1 en Pachuca” Consultado el 15/09/2025. Disponible en: <https://www.instagram.com/p/DHKnMJVMymC/>

- Rahimi, A., Mirmoayedi, A., Kahrizi, D., Abdolshahi, R., Kazemi, E., & Yari, K. (2014). Microsatellite genetic diversity of *Apis mellifera meda* skorikov. *Molecular Biology Reports*, 41: 7755-7761. <https://doi.org/10.1007/s11033-014-3667-7>
- Rezende, L. P., Oi, C. A., Ferreira, K. M., de Godoy, I. C., & Del Lama, M. A. (2025). Solitary oil-collecting bee in cities: Habitat suitability and lack of population structuring in *Centris analis*. *Insect Conservation and Diversity*. <https://doi.org/10.1111/icad.12840>
- Rincón, E (2021). Abejas atacan a personas en Central de Abastos de Pachuca Excelsior. Consultado el 15 de septiembre de 2025. Disponible en: <https://www.excelsior.com.mx/nacional/abejas-atacan-a-personas-en-central-de-abastos-de-pachuca/1467560>
- Rojó, N. I. A. (2024). El derecho a no ser parte de la ciudad: ruralidad y urbanización en Ciudad de México. *L'Ordinaire des Amériques*, (232). <https://doi.org/10.4000/123fo>
- Sánchez-Echeverría, K., Castellanos, I., Mendoza-Cuenca, L. (2016). Abejas visitantes florales de *Opuntia heliobravoana* en un gradiente de urbanización. *Biológicas*, 18(1): 27-34.
- Sánchez-Echeverría, K., Castellanos, I., Mendoza-Cuenca, L., Zuria, I., & Sánchez-Rojas, G. (2019). Reduced thermal variability in cities and its impact on honey bee thermal tolerance. *PeerJ*, 7: e7060. <https://doi.org/10.7717/peerj.7060>
- Sano, K., Arrighi, S., Stani, C., Aureli, D., Boschini, F., Fiore, I., Spagnolo, V., Ricci, S., Crezzini, J., Boscato, P., Gala, M., Tagliacozzo, A., Birarda, G., Vaccari, L., Ronchitelli, A., Moroni, A., & Benazzi, S. (2019). The earliest evidence for mechanically delivered projectile weapons in Europe. *Nature Ecology & Evolution*, 3(10): 1409–1414. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0990-3>
- Schleimer, A., Wittische, J., Luttringer, A., Rupprecht, C., András, B., Arie, H., Cruz, A., Gallego, G., Lippert, S., Purnomo, C.A., Herrera-Mesías, F., Eickermann, M., Kharrat-Jarboui, I., Castelen, L., Cantú-Salazar, L., Thissen, D., Meimberg, H., Weigand, A. M. & Frantz, F. C. (2024). Genetic connectivity is maintained in two insect pollinators across a human-altered landscape. *Insect Conservation and Diversity*, 17: 601-615. <https://doi.org/10.1111/icad.12725>

- Secretaría de Economía (2025a). Gobierno de México. Portal Data México Pachuca. Consultado el 19 de marzo de 2026. Disponible en: <https://www.economia.gob.mx/datamexico/es/profile/geo/pachuca>
- Secretaría de Economía (2025b). Gobierno de México. Portal Data México Mineral de la Reforma. Consultado el 19 de marzo de 2026. Disponible en: <https://www.economia.gob.mx/datamexico/es/profile/geo/mineral-de-la-reforma>
- Secretaría de Economía (2025c). Gobierno de México. Portal Data México Epazoyucan. Consultado el 19 de marzo de 2026. Disponible en: <https://www.economia.gob.mx/datamexico/es/profile/geo/epazoyucan>
- Secretaría de Seguridad Pública SSP_Hidalgo (2021). Post X. Consultado el 15/09/2025. Disponible en: https://x.com/SSP_Hidalgo/status/1452044320119218181
- Singh, S., Shukla, A., & Jain, K. (2024). Assessing the urbanization-induced impact on environmental parameters of a city from a remote-sensing perspective. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, 34: 101169. <https://doi.org/10.1016/j.rsase.2024.101169>
- Solignac, M., Vautrin, D., Loiseau, A., Mougél, F., Baudry, E., Estoup, A., Garnery, L., Haberl, M. & Cornuet, J. M. (2003). Five hundred and fifty microsatellite markers for the study of the honeybee (*Apis mellifera* L.) genome. *Molecular ecology notes*, 3(2): 307-311. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2003.00436.x>
- Sudhagar, S., Reddy, P. V., Sridhar, V., Jayanthi, P. D., & Vani, R. (2014). Qualitative and quantitative differences in DNA extracted from different body parts of *Apis* spp.(Hymenoptera: Apidae) and its validation using microsatellite markers. *Pest Management in Horticultural Ecosystems*, 20(1): 55-58.
- Szulkin, M., Garroway, C. J., Corsini, M., Kotarba, A. Z., Dominoni, D., & Szulkin, M. (2020). How to quantify urbanization when testing for urban evolution. *Urban evolutionary biology*, 13(1): 1861-1876.
- Tavares-Brancher, K. P., Graf, L. V., Ferreira-Júnior, W. G., Faria, L. D. B., & Zenni, R. D. (2024). Plant-pollinator interactions in the neotropics are affected by urbanization and the invasive bee *Apis mellifera*. *Journal of Insect Conservation*, 28(2): 251-261. <https://doi.org/10.1007/s10841-024-00547-6>
- Terán, F. D. (1969). *Ciudad y urbanización en el mundo actual*. Blume.

- Theodorou, P., Radzeviciūtė, R., Kahnt, B., Soro, A., Grosse, I. & Paxton, R.J. (2018) Genome-wide single nucleotide polymorphism scan suggests adaptation to urbanization in an important pollinator, the red-tailed bumblebee (*Bombus lapidarius* L.). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1877): 20172806. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2806>
- Topal, E., Adamchuk, L., Negri, I., Kösoğlu, M., Papa, G., Dârjan, M. S., Cornea-Cipcigan, M., & Mărgăoan, R. (2021). Traces of honeybees, api-tourism and beekeeping: From past to present. *Sustainability*, 13(21): 11659. <https://doi.org/10.3390/su132111659>
- Van Rossum, F., & Triest, L. (2012). Stepping-stone populations in linear landscape elements increase pollen dispersal between urban forest fragments. *Plant Ecology and Evolution*, 145(3): 332-340. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2012.737>
- Weber, E. (2012). *Apis mellifera*: the domestication and spread of European honey bees for agriculture in North America. *University of Michigan Undergraduate Research Journal*, (9): 20-23.
- Wenzel, A., Grass, I., Belavadi, V. V., & Tschardt, T. (2020). How urbanization is driving pollinator diversity and pollination—A systematic review. *Biological Conservation*, (241): 108321. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108321>
- Wilson, C. J., & Jamieson, M. A. (2019). The effects of urbanization on bee communities depends on floral resource availability and bee functional traits. *PloS one*, 14(12): e0225852. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225852>
- Yancan, L., Tianle, C., Yunhan, F., Delong, L., & Guizhi, W. (2019). Population genomics and morphological features underlying the adaptive evolution of the eastern honey bee (*Apis cerana*). *Bmc Genomics*, 20: 1-20. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-6246-4>