

Identificación morfométrica y molecular de *Apis mellifera*: una revisión de enfoques integrados para la caracterización poblacional y evolutiva

Morphometric and molecular identification of Apis mellifera: a review of integrated approaches for population and evolutionary characterization

Leonardo Daniel Cabezas Andrade¹, Erika Belén Pilamunga Llagua², Hugo Alejandro Castro Alban², Jenevith Alexandra Cuadrado Andrade³

Cita:

Cabezas Andrade, L. D., Pilamunga Llagua, E. B., Castro Alban, H. A., & Cuadrado Andrade, J. A. (2026). Identificación morfométrica y molecular de *Apis mellifera*: una revisión de enfoques integrados para la caracterización poblacional y evolutiva. *TESLA Revista Científica*, 6(2), e694.
<https://doi.org/10.55204/trc.v6i2.e694>

Recibido: 04/05/2026

Revisado: 10/05/2026 al 12/06/2026

Corregido: 20/06/2026

Aceptado: 09/07/2026

Publicado: 09/07/2026

Licencia:

Los contenidos de este artículo están bajo una licencia de Creative Commons Attribution 4.0 International (CC BY 4.0). Los autores conservan los derechos morales y patrimoniales de sus obras.

The contents of this article are under a Creative Commons Attribution 4.0 International (CC BY 4.0) license. The authors retain the moral and patrimonial rights of their works.

Editor: Sin información del editor

¹ Facultad de Ciencias, Escuela Superior Politécnica de Chimborazo, Sede Orellana, El Coca 220150, Ecuador

² Facultad de Ciencias Pecuarias, Escuela Superior Politécnica de Chimborazo, Sede Orellana, El Coca 220150, Ecuador

³ Facultad de Recursos Naturales, Escuela Superior Politécnica de Chimborazo, Sede Orellana, El Coca 220150, Ecuador

¹leonardod.cabezas@esPOCH.edu.ec; ²erika.pilamunga@esPOCH.edu.ec; ²hugo.castro@esPOCH.edu.ec;

³jenevith.cuadrado@esPOCH.edu.ec

¹0000-0001-5056-9180; ²0009-0008-8749-4045; ²0000-0002-2952-9667; ³0000-0003-3947-1419

Resumen: La identificación de *Apis mellifera* constituye una herramienta fundamental para comprender la diversidad, estructura poblacional y origen evolutivo de las abejas melíferas manejadas y silvestres. Esta especie presenta una amplia variabilidad intraespecífica asociada a procesos de diferenciación geográfica, adaptación ambiental, movilización antrópica, hibridación e introgresión entre linajes y subespecies. En América, la introducción de abejas europeas y la posterior expansión de abejas con ancestría africana originaron poblaciones híbridas africanizadas en varias regiones; sin embargo, este proceso no es uniforme en todo el continente. En este contexto, la presente revisión analiza la utilidad, limitaciones y complementariedad de los principales métodos morfométricos y moleculares empleados para la caracterización de linajes, subespecies y poblaciones híbridas de *A. mellifera*. Se examina el valor de la morfometría tradicional, la morfometría geométrica de alas y los marcadores moleculares, especialmente el ADN mitocondrial y la región COI-COII, como herramientas para interpretar la variación fenotípica, el origen materno y los procesos de diferenciación poblacional. La evidencia revisada indica que la morfometría alar constituye una herramienta accesible, reproducible y útil para discriminar afinidades poblacionales, mientras que el ADN mitocondrial permite identificar linajes maternos, aunque no refleja por sí solo la composición genética biparental. Por ello, la integración de enfoques morfométricos y moleculares proporciona una interpretación más robusta de la estructura poblacional, especialmente en regiones tropicales, altoandinas e insulares. Esta revisión destaca la necesidad de fortalecer estudios regionales en Ecuador, Cuba y otros escenarios latinoamericanos, incorporando marcadores nucleares, bases de datos alares y metadatos ambientales para apoyar programas de conservación, selección genética y manejo apícola sostenible.

Palabras clave: *Apis mellifera*; africanización; morfometría tradicional; morfometría geométrica; ADN mitocondrial; COI-COII.

Abstract: The identification of *Apis mellifera* is a fundamental tool for understanding the diversity, population structure, and evolutionary origin of managed and wild honey bees. This species exhibits broad intraspecific variability associated with geographic differentiation, environmental adaptation, anthropogenic movement, hybridization, and introgression among lineages and subspecies. In the Americas, the introduction of European bees and the subsequent expansion of bees with African ancestry gave rise to Africanized hybrid populations in several regions; however, this process is not uniform across the continent. In this context, the present review analyzes the usefulness, limitations, and complementarity of the main morphometric and molecular methods used for the characterization of lineages, subspecies, and hybrid populations of *A. mellifera*. The value of traditional morphometrics, geometric wing morphometrics, and molecular markers—especially mitochondrial DNA and the COI-COII region—is examined as tools for interpreting phenotypic variation, maternal origin, and population differentiation processes. The reviewed evidence indicates that wing morphometrics is an accessible, reproducible, and useful tool for discriminating population affinities, while mitochondrial DNA allows the identification of maternal lineages, although it does not by itself reflect biparental genetic composition. Therefore, the integration of morphometric and molecular approaches provides a more robust interpretation of population structure, especially in tropical, high-Andean, and insular regions. This review highlights the need to strengthen regional studies in Ecuador, Cuba, and other Latin American settings by incorporating nuclear markers, wing databases, and environmental metadata to support conservation programs, genetic selection, and sustainable beekeeping management.

Keywords: *Apis mellifera*; Africanization; traditional morphometrics; geometric morphometrics; mitochondrial DNA; COI-COII.

INTRODUCCIÓN

Las abejas melíferas (*Apis mellifera*) constituyen uno de los polinizadores manejados más importantes a escala mundial, debido a su contribución a la producción agrícola, la estabilidad de los ecosistemas y la generación de productos apícolas. No obstante, Meixner et al. (2013) señalan que la movilización comercial de reinas, la trashumancia, la introducción de material genético no nativo y la sustitución de poblaciones locales han incrementado los procesos de mezcla genética e introgresión entre linajes. En este contexto, la identificación precisa de subespecies, linajes y poblaciones híbridas ha adquirido relevancia no solo taxonómica, sino también para la conservación genética, el manejo reproductivo y la selección de colonias adaptadas a condiciones locales (Ruttner, 1988; Taurisano et al., 2024).

La amplia diversificación geográfica de *A. mellifera* ha originado linajes con diferencias morfológicas, genéticas y adaptativas. Esta diversidad ha sido aprovechada por la apicultura, pero el traslado de colonias fuera de sus áreas de origen ha favorecido la mezcla entre poblaciones europeas, africanas e híbridas. En América, Kerr (1967) documentó la introducción de abejas africanas en Brasil, proceso que posteriormente contribuyó a la expansión de poblaciones con ancestría africana. Estudios genéticos posteriores, como los de Whitfield et al. (2006) y Zárte et al. (2022), evidenciaron que estas poblaciones presentan patrones complejos de mezcla, por lo que su identificación no siempre puede resolverse mediante rasgos externos o criterios morfológicos simples.

La identificación de poblaciones de *A. mellifera* ha evolucionado desde enfoques morfométricos clásicos hacia estrategias integradas que combinan análisis de forma, marcadores mitocondriales, marcadores nucleares y recursos genómicos. Garnery et al. (1993) demostraron la utilidad del ADN mitocondrial para estudiar la estructura genética y los linajes maternos de *A. mellifera*. Sin embargo, la hibridación, la introgresión y el manejo humano pueden generar señales morfológicas y genéticas discordantes, por lo que Oleksa et al. (2023) y Parejo et al. (2023) resaltan la importancia de integrar herramientas fenotípicas y moleculares para interpretar la estructura poblacional con mayor precisión.

América Latina constituye un escenario particularmente relevante para evaluar métodos de identificación de *A. mellifera*, debido a la expansión histórica de abejas africanizadas, la persistencia de poblaciones híbridas y la presencia de gradientes ambientales marcados. La variación altitudinal, climática y productiva puede influir en la expresión morfológica, la adaptación local y la composición genética de las colonias. En este sentido, Litvinoff et al. (2023) destacaron la utilidad de integrar información morfométrica y genética en poblaciones híbridas de Argentina. De manera complementaria, Masaquiza et al. (2024) evidenciaron la aplicabilidad de estos enfoques en condiciones altoandinas de Ecuador, mientras que Masaquiza et al. (2023) demostraron su utilidad en poblaciones cubanas con afinidad morfométrica hacia *Apis mellifera mellifera*.

A pesar de los avances recientes, aún existe la necesidad de sistematizar los métodos disponibles para la identificación de *A. mellifera*, especialmente en regiones donde la hibridación y el manejo humano han modificado la composición original de las poblaciones. Daly y Balling (1978) aportaron una base inicial para la identificación morfométrica de abejas africanizadas, mientras que Francoy et al. (2008) fortalecieron el uso de la morfometría alar como herramienta eficiente de diferenciación poblacional. Más recientemente, Rodrigues et al. (2022) y Taurisano et al. (2026) evidencian que los métodos de identificación continúan ampliándose mediante herramientas automatizadas y enfoques moleculares aplicados a nuevas fuentes de información genética.

Por tanto, la presente revisión tiene como objetivo analizar la utilidad, limitaciones y complementariedad de los principales métodos morfométricos y moleculares empleados para la identificación de *Apis mellifera*, con énfasis en la caracterización de linajes, subespecies y poblaciones híbridas. Además, se discute la aplicabilidad de estos enfoques en contextos latinoamericanos, incorporando evidencia publicada en Ecuador y Cuba como ejemplos regionales de identificación en ambientes ecológicamente contrastantes.

DESARROLLO

2.1 Diversificación evolutiva y linajes de *Apis mellifera*

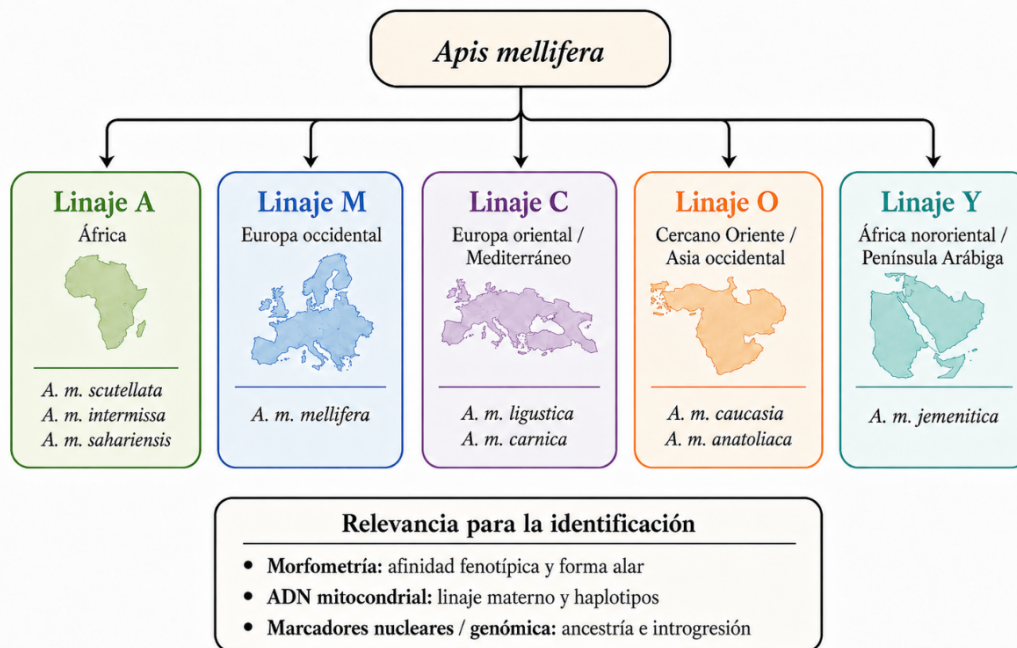
La abeja melífera occidental, *Apis mellifera*, presenta una amplia variabilidad intraespecífica asociada a procesos históricos de aislamiento geográfico, adaptación climática, expansión natural y manejo humano. Su distribución nativa comprende regiones de África, Europa y Asia occidental, donde las poblaciones se diferenciaron en subespecies adaptadas a condiciones ambientales contrastantes. Esta diversidad fue descrita inicialmente a partir de caracteres morfológicos, patrones biogeográficos y rasgos adaptativos, convirtiéndose en la base de la clasificación clásica de las abejas melíferas (Ruttner, 1988; Meixner et al., 2013).

La clasificación evolutiva de *A. mellifera* reconoce varios linajes principales que agrupan subespecies con afinidades geográficas, morfológicas y genéticas. De acuerdo con Ruttner (1988) y Meixner et al. (2013), el linaje africano A incluye subespecies adaptadas a ambientes tropicales, secos, montañosos y subtropicales, como *A. m. scutellata*, *A. m. intermissa* y *A. m. sahariensis*. El linaje M agrupa principalmente poblaciones

de Europa occidental, representadas por *A. m. mellifera*, mientras que el linaje C comprende subespecies de Europa oriental y la región mediterránea, como *A. m. ligustica* y *A. m. carnica*. Además, Dogantzis et al. (2021) y Taurisano et al. (2024) respaldan la importancia de considerar otros linajes del Cercano Oriente, Asia occidental y noreste de África, como el linaje O, asociado a subespecies como *A. m. caucasia* y *A. m. anatoliaca*, y el linaje Y, relacionado con *A. m. jemenitica* (Figura 1). Esta organización permite interpretar diferencias morfológicas, genéticas y adaptativas entre poblaciones, aunque no debe asumirse como una clasificación rígida en contextos donde existe hibridación, introgresión o manejo humano intensivo.

Figura 1

Principales linajes evolutivos de *Apis mellifera*



Alsharhi et al. (2025) analizaron poblaciones de *Apis mellifera jemenitica* de Arabia Saudita, Yemen, Omán, Jordania y Etiopía mediante marcadores mtDNA, incluyendo COI-COII, y reportaron diversidad genética y haplotipos nuevos. Estos resultados refuerzan la importancia de considerar regiones de transición biogeográfica, como la Península Arábiga y el noreste de África, para interpretar la diversificación de *A. mellifera* y la delimitación de linajes evolutivos.

La distinción entre linaje, subespecie y población híbrida es fundamental para la identificación de *A. mellifera*. Un linaje representa una agrupación evolutiva amplia; una subespecie corresponde a una población geográfica con rasgos morfológicos, genéticos y ecológicos relativamente diferenciados; mientras que una población híbrida resulta del cruzamiento entre linajes o subespecies distintas. Esta diferenciación conceptual es importante porque, como señalan Garnery et al. (1993) y Rinderer et al. (1991), una colonia puede mostrar rasgos morfométricos asociados a un linaje, pero presentar un haplotipo mitocondrial de otro origen, especialmente cuando han ocurrido procesos de introgresión o reemplazo de reinas. En este sentido, Parejo et al. (2023) refuerza la necesidad de interpretar estas categorías considerando la información genética disponible.

Los avances genómicos recientes han permitido reinterpretar la diversidad de *A. mellifera* con mayor resolución que los enfoques clásicos. Parejo et al. (2023) demostraron que el uso de genomas completos, SNP y mapas haplotípicos permite analizar ancestría, diversidad genética e introgresión a escala genómica. De manera complementaria, Henriques et al. (2025) evidenciaron que la estructura poblacional de la especie está influenciada tanto por procesos evolutivos antiguos como por eventos recientes de manejo humano, introducción de reinas y mezcla entre subespecies. En este sentido, recursos como AmelHap fortalecen la identificación de poblaciones manejadas y silvestres.

Comprender el origen y la diversificación de *A. mellifera* es esencial para interpretar correctamente los resultados morfométricos y moleculares. Esta base evolutiva permite contextualizar la afinidad de una población con determinados linajes o subespecies, especialmente en regiones donde coexisten poblaciones

europas, africanas, híbridas o africanizadas.

2.2 Africanización de *Apis mellifera* en América

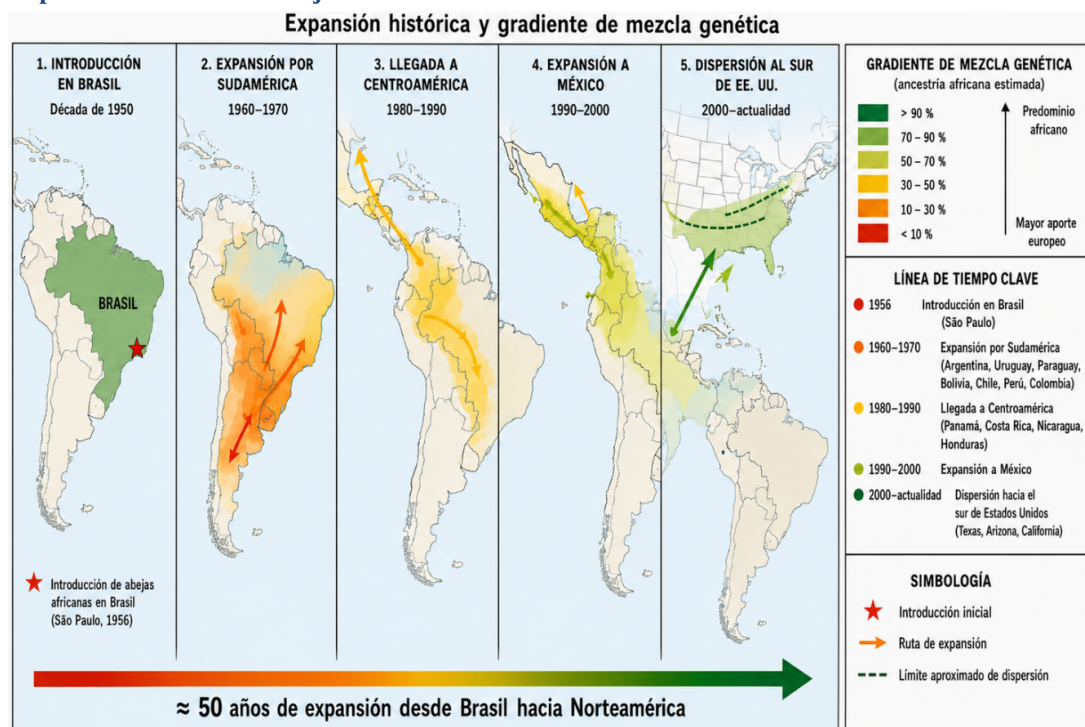
La introducción de *A. m. scutellata* se dio en Brasil durante el siglo XX, con el propósito de mejorar la adaptación productiva de las abejas europeas a condiciones tropicales (Kerr, 1967). Posteriormente, Whitfield et al. (2006) y Zárate et al. (2022) evidenciaron que el escape y la reproducción de colonias con ancestría africana favorecieron su cruzamiento con poblaciones europeas previamente establecidas, dando origen a poblaciones híbridas conocidas como abejas africanizadas.

La expansión de las abejas africanizadas fue rápida y se extendió desde Sudamérica hacia Centroamérica, México y el sur de Estados Unidos (Figura 2). Winston (1992) relacionó este avance con características como elevada capacidad reproductiva, tendencia a la enjambrazón, comportamiento migratorio, adaptación a ambientes cálidos y alto potencial de colonización. Estas propiedades permitieron que las poblaciones africanizadas se establecieran en regiones tropicales y subtropicales, desplazando o mezclándose con poblaciones europeas manejadas y silvestres (Whitfield et al., 2006; Zárate et al., 2022).

Rinderer et al. (1991) demostraron que la hibridación entre abejas europeas y africanizadas puede generar poblaciones con composición genética variable. En este contexto, una colonia puede presentar rasgos morfométricos asociados a linajes africanos, un haplotipo mitocondrial europeo o distintos niveles de ancestría nuclear africana, dependiendo de la historia de cruzamientos, el origen materno de la reina y la contribución de zánganos locales. La africanización no debe interpretarse como una condición uniforme, sino como un proceso dinámico de hibridación e introgresión.

Figura 2

Expansión histórica de abejas africanizadas en América.



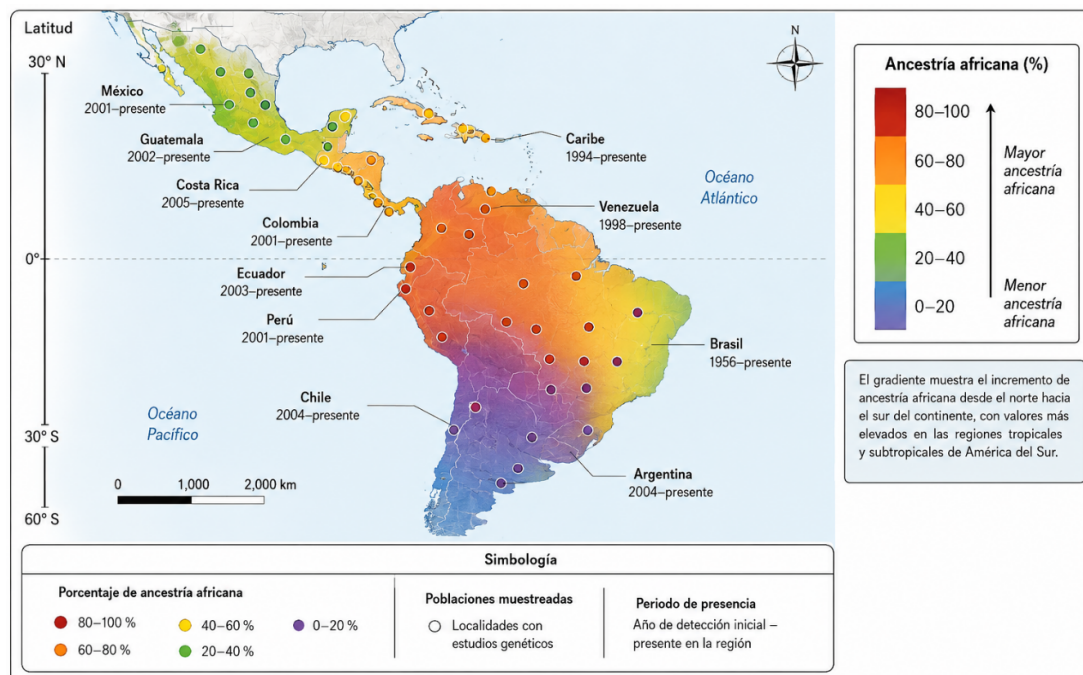
Los estudios genómicos recientes han confirmado que la africanización en América mantiene patrones espaciales complejos, es así que Zárate et al. (2022) analizaron abejas africanizadas desde Panamá hasta San Diego, California, y evidenciaron gradientes variables de mezcla genética, lo que confirma la existencia de zonas híbridas y diferencias regionales en la proporción de ancestría africana (Figura 3). Estos resultados muestran que la africanización debe interpretarse como un continuo de mezcla genética influenciado por ambiente, manejo apícola y flujo génico local.

Everitt et al. (2023) analizaron genomas completos de abejas africanizadas en poblaciones de alta y baja elevación en Colombia, demostrando que ambas presentaban predominio de ancestría africana, pero con señales genómicas relacionadas con la adaptación a grandes altitudes. Esta evidencia es relevante para

América Latina, porque muestra que las poblaciones africanizadas no solo deben interpretarse por su origen híbrido, sino también por su capacidad de adaptación a gradientes ambientales contrastantes.

Figura 3

Gradiente latitudinal de ancestría africana en poblaciones de *Apis mellifera* en América.



En América Latina, las zonas de contacto entre linajes europeos y africanos constituyen escenarios relevantes para evaluar herramientas de identificación. Litvinoff et al. (2023) analizaron poblaciones de *A. mellifera* en una zona natural de hibridación en Argentina y destacaron la utilidad de combinar información morfométrica y genética para caracterizar stocks apícolas. De forma complementaria, Payró de la Cruz et al. (2025) reexaminaron la africanización en México y otras regiones del Nuevo Mundo mediante morfometría geométrica del ala, demostrando que la forma alar conserva valor para detectar variación geográfica y afinidad con linajes africanos.

Desde una perspectiva aplicada, la africanización representa tanto un desafío como una oportunidad para la apicultura. Las colonias africanizadas pueden expresar rasgos de difícil manejo, como mayor defensiva, enjambrazón o migración; sin embargo, también pueden presentar rusticidad, adaptación tropical y capacidad de supervivencia bajo condiciones ambientales adversas. En este sentido, Masaquiza et al. (2024) y Litvinoff et al. (2023) respaldan la necesidad de caracterizar estas poblaciones para identificar material con valor potencial para selección, conservación y manejo local, evitando generalizaciones sobre el desempeño de todos los híbridos africanizados.

2.3 Métodos de identificación de subespecies y linajes de *Apis mellifera*

La identificación de subespecies, linajes y poblaciones híbridadas de *Apis mellifera* requiere herramientas capaces de diferenciar señales fenotípicas, maternas y nucleares. Esta necesidad es especialmente importante en poblaciones africanizadas, donde la hibridación puede generar discordancias entre caracteres morfológicos, haplotipos mitocondriales y composición genética nuclear. En este contexto, Rinderer et al. (1991) evidenciaron que la hibridación entre abejas europeas y africanizadas puede generar poblaciones con composición variable, mientras que Meixner et al. (2013) destacaron la importancia de aplicar métodos estandarizados para caracterizar subespecies y ecotipos. Por ello, como señalan Parejo et al. (2023), la identificación moderna de *A. mellifera* debe abordarse mediante la integración de aproximaciones morfométricas y moleculares.

Los métodos morfométricos fueron la base inicial para diferenciar subespecies y linajes de *A. mellifera*. Ruttner (1988) consolidó el uso de caracteres morfológicos en la clasificación clásica de las abejas melíferas, mientras que Daly y Balling (1978) demostraron la utilidad de los análisis discriminantes para diferenciar abejas africanas, europeas y africanizadas. Posteriormente, la morfometría geométrica incorporó el análisis

de la forma alar mediante puntos de referencia anatómicos, fortaleciendo la capacidad de comparación entre poblaciones y reduciendo la dependencia exclusiva de mediciones corporales tradicionales.

En años recientes, los métodos morfométricos han sido fortalecidos mediante bases de datos digitales y herramientas automatizadas de reconocimiento de landmarks, es así que Oleksa et al. (2023) desarrollaron una colección amplia de imágenes alares para apoyar la identificación y conservación de poblaciones de *A. mellifera*, mientras que Rodrigues et al. (2022) propusieron un sistema basado en aprendizaje profundo para automatizar la detección de puntos de referencia en el ala. Estos avances permiten reducir el error asociado al marcado manual y mejorar la reproducibilidad de los estudios morfométricos.

Los métodos moleculares complementan la identificación fenotípica al permitir el análisis directo del origen genético de las colonias. Garnery et al. (1993) demostraron la utilidad del ADN mitocondrial para estudiar la estructura genética de *A. mellifera*, especialmente mediante la región COI-COII/ARNt_{leu}-COII. Sin embargo, como explican Rortais et al. (2011), este marcador debe interpretarse con cautela porque representa únicamente la vía materna. En este sentido, los marcadores nucleares, los SNP y la genómica poblacional aportan mayor resolución para estimar introgresión, ancestría y flujo génico en poblaciones manejadas o híbridas (Parejo et al., 2023; Henriques et al., 2025).

La identificación de *A. mellifera* debe abordarse como un proceso de integración metodológica, donde cada herramienta aporta un nivel distinto de información. Esta aproximación es esencial para interpretar poblaciones africanizadas, híbridas o manejadas, en las que una sola fuente de evidencia puede conducir a clasificaciones incompletas o sesgadas.

2.4 Morfometría tradicional en la identificación de *Apis mellifera*

La morfometría tradicional constituyó una de las primeras herramientas sistemáticas para la identificación de subespecies, linajes y poblaciones híbridas de *Apis mellifera*. Este enfoque se basa en la medición de caracteres lineales, proporciones, ángulos y rasgos corporales, como longitud de alas, patas, tergitos, esternitos, probóscide, pilosidad y patrones de pigmentación. A partir de estos caracteres, Ruttner (1988) estableció agrupaciones morfológicas asociadas a subespecies y linajes evolutivos, convirtiendo la morfometría tradicional en una base fundamental para la taxonomía clásica de las abejas melíferas.

En el contexto de la africanización en América, la morfometría tradicional tuvo un papel relevante porque permitió diferenciar abejas africanas, europeas y africanizadas mediante análisis discriminantes. Daly y Balling (1978) desarrollaron uno de los primeros sistemas de identificación de abejas africanizadas en el hemisferio occidental, utilizando caracteres morfológicos medibles y análisis estadístico multivariado. Posteriormente, Daly et al. (1982) incorporaron mediciones asistidas por computadora, lo que representó un avance metodológico importante para mejorar la precisión y rapidez de la identificación morfométrica.

El aporte principal de la morfometría tradicional fue demostrar que las diferencias corporales podían utilizarse como criterios objetivos para clasificar poblaciones de *A. mellifera*. Sin embargo, su aplicación en poblaciones híbridas presenta limitaciones, debido a que los caracteres lineales pueden superponerse entre subespecies, variar por condiciones ambientales o estar influenciados por el desarrollo larval, el tamaño corporal y la variabilidad intra-colonia. Estas limitaciones son especialmente relevantes en abejas africanizadas, donde los individuos pueden presentar combinaciones fenotípicas intermedias entre linajes africanos y europeos (Ruttner, 1988; Meixner et al., 2013; Litvinoff et al., 2023).

Otra limitación de la morfometría tradicional es la dependencia de mediciones manuales y de la experiencia del evaluador. La medición de múltiples estructuras corporales puede ser laboriosa, consumir tiempo y generar variabilidad entre observadores, especialmente cuando se procesan grandes cantidades de muestras. Esta situación impulsó el desarrollo de enfoques digitales más eficientes, como la morfometría geométrica de alas, que permite analizar la forma mediante puntos de referencia anatómicos y conservar mejor la información espacial de la estructura evaluada (Rohlf y Marcus, 1993; Francoy et al., 2008; Rodrigues et al., 2022).

A pesar de sus limitaciones, la morfometría tradicional conserva valor como referencia comparativa para estudios de identificación poblacional. Su utilidad actual radica en complementar enfoques más recientes,

especialmente en regiones donde la hibridación puede generar variación fenotípica difícil de interpretar mediante un solo método.

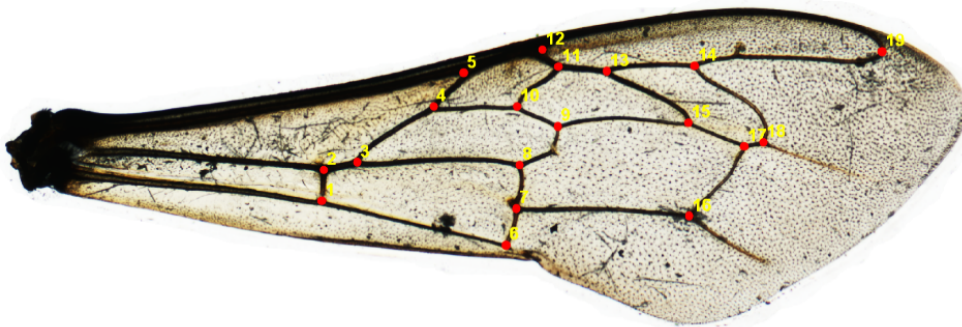
2.5 Morfometría geométrica alar como herramienta de diferenciación poblacional

La morfometría geométrica representa una evolución metodológica de la morfometría tradicional, al analizar la forma de estructuras biológicas mediante coordenadas de puntos anatómicos o landmarks. A diferencia de las mediciones lineales, este enfoque conserva la geometría espacial de la estructura analizada y permite eliminar los efectos de posición, rotación y escala mediante procedimientos de superposición. Rohlf y Marcus (1993) destacaron la importancia de este cambio metodológico en el análisis de la forma biológica, lo que facilita la comparación entre individuos, poblaciones o subespecies. En *Apis mellifera*, Francoy et al. (2008) y Oleksa et al. (2023) han demostrado que esta herramienta es especialmente útil para estudiar la variación de la venación alar y su relación con la diferenciación poblacional.

El ala anterior de *A. mellifera* constituye una estructura de alto valor diagnóstico debido a que presenta venas e intersecciones relativamente estables, fácilmente digitalizables y comparables entre poblaciones. Los puntos de referencia ubicados en la venación alar permiten capturar variaciones de forma que pueden reflejar diferencias genéticas, afinidades poblacionales o procesos de hibridación (Figura 4). Esta característica ha convertido a la morfometría geométrica del ala en una herramienta ampliamente utilizada cuando los rasgos externos no son suficientes para una clasificación confiable (Francoy et al., 2008; Payró de la Cruz et al., 2025).

Figura 4

Localización de los 19 puntos de referencia ubicados en las intersecciones venales del ala delantera izquierda de obreras de *Apis mellifera*.



En el estudio de poblaciones africanizadas, Payró de la Cruz et al. (2025) analizaron nuevamente la africanización de abejas en México y otras regiones del Nuevo Mundo mediante 19 landmarks en el ala anterior, evidenciando que la venación alar conserva capacidad discriminante para analizar variación geográfica y afinidad con linajes africanos. Esta evidencia confirma que la morfometría geométrica sigue siendo útil en contextos de hibridación, incluso frente al avance de herramientas moleculares más complejas.

En años recientes, la utilidad de la morfometría geométrica se ha fortalecido mediante el desarrollo de bases de datos digitales y herramientas de automatización. Oleksa et al. (2023) publicaron una colección de imágenes alares de *A. mellifera* con coordenadas de 19 landmarks, orientada a la identificación del origen geográfico de muestras desconocidas y a la conservación de poblaciones nativas. Este tipo de repositorio permite comparar datos regionales con bases de referencia amplias, mejorar la reproducibilidad de los análisis y apoyar programas de monitoreo poblacional.

El uso de herramientas computacionales aplicadas a la morfometría alar continúa ampliándose como estrategia para mejorar la clasificación de subespecies y poblaciones de *A. mellifera*. Zhang et al. (2025) desarrollaron un sistema de clasificación morfométrica basado en XGBoost para la identificación automática de subespecies de *Apis mellifera*, demostrando el potencial de los algoritmos de aprendizaje automático para aumentar la precisión y eficiencia del análisis alar. Este tipo de aproximaciones puede complementar los métodos tradicionales de digitalización de landmarks, especialmente en estudios con grandes volúmenes de imágenes.

La automatización del análisis alar constituye otro avance importante para reducir el error del observador

y acelerar el procesamiento de muestras, de esta manera Rodrigues et al. (2022) desarrollaron DeepWings®, una herramienta basada en aprendizaje profundo para la detección automática de landmarks y la clasificación de subespecies de *A. mellifera*. Este tipo de metodología resulta especialmente relevante para estudios de gran escala, donde el marcado manual de puntos puede ser lento, variable entre evaluadores y limitado por la experiencia técnica del analista.

En Ecuador, la morfometría geométrica ha permitido evaluar la africanización de *A. mellifera* en condiciones altoandinas, Masaquiza et al. (2024) integraron el análisis de la forma alar con ADN mitocondrial para identificar poblaciones africanizadas en el altiplano central ecuatoriano, reportando afinidad morfométrica con *A. m. scutellata* y presencia de haplotipos del linaje africano A. Este estudio demuestra que la morfometría geométrica es aplicable en ambientes de montaña y que puede detectar patrones de africanización incluso en altitudes superiores a las comúnmente asociadas con la expansión de abejas africanizadas.

En Cuba, la morfometría geométrica del ala mostró un patrón diferente al observado en Ecuador. Masaquiza et al. (2023) analizaron poblaciones de *A. mellifera* en centros de cría de reinas en Camagüey y reportaron una marcada afinidad morfométrica hacia *Apis mellifera mellifera*. Esta evidencia demuestra que el análisis alar no solo permite evaluar procesos de africanización, sino también caracterizar estructuras poblacionales regionales influenciadas por el manejo reproductivo, la historia de introducción de subespecies y las condiciones ecológicas locales.

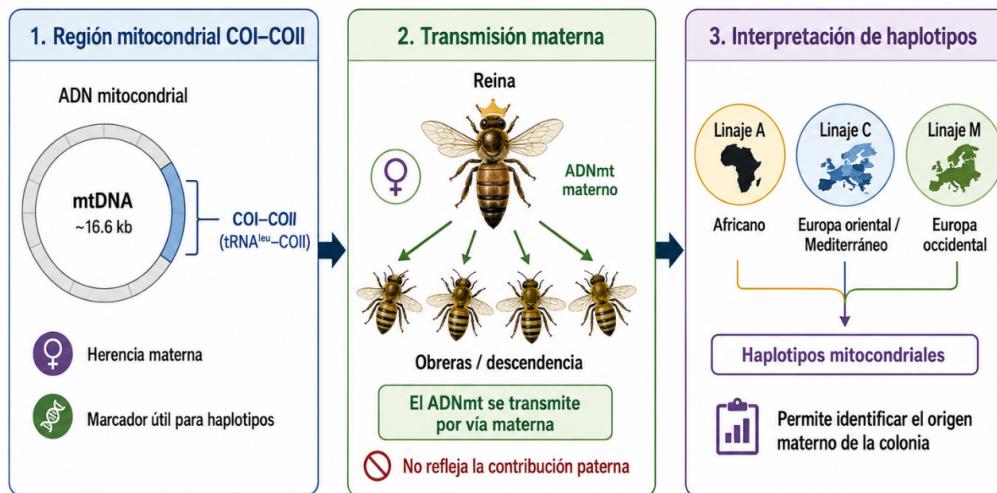
2.6 Identificación molecular mediante ADN mitocondrial

El ADN mitocondrial ha sido una de las herramientas moleculares más utilizadas para estudiar la diversidad genética, el origen materno y la estructura filogeográfica de *Apis mellifera*. Garnery et al. (1993) demostraron la utilidad del ADNmt para analizar la estructura genética de la especie, debido a su herencia predominantemente materna, ausencia de recombinación y capacidad para conservar señales históricas de linajes evolutivos. En este sentido, Meixner et al. (2013) y Taurisano et al. (2024) resaltan que el ADNmt ha permitido diferenciar poblaciones asociadas a linajes africanos, europeos y mediterráneos, aportando información clave para estudios de conservación, identificación de haplotipos e interpretación de procesos de dispersión e introgresión materna.

La región intergénica COI-COII, también descrita como región tRNA^{leu}-COII o ARN^tleu-COII, constituye uno de los marcadores mitocondriales más empleados en la identificación de linajes de *A. mellifera* (Figura 5). Garnery et al. (1993) describieron la utilidad de esta región para diferenciar linajes maternos mediante variaciones en longitud y composición de secuencias. Aunque actualmente existen herramientas genómicas de mayor resolución, Rortais et al. (2011) señalaron que el análisis COI-COII mantiene valor en estudios de conservación y monitoreo poblacional, mientras que Taurisano et al. (2024) evidenciaron su utilidad para identificar el linaje materno de colonias manejadas o silvestres.

La utilidad del ADN mitocondrial para detectar reemplazo o pérdida de linajes locales ha sido demostrada en estudios recientes de conservación, Knoll et al. (2024) analizaron la diversidad de haplotipos mitocondriales de abejas en la República Checa y reportaron el reemplazo completo de la población autóctona por haplotipos del linaje C. Este antecedente evidencia que los marcadores mtDNA no solo permiten identificar linajes maternos, sino también evaluar procesos de sustitución genética asociados al manejo apícola y a la introducción de material biológico externo.

Figura 5

Interpretación del ADN mitocondrial como marcador de linaje materno en *Apis mellifera*.

El ADN mitocondrial conserva importancia en programas de conservación de subespecies locales, debido a que permite detectar la presencia de haplotipos nativos o introducidos en poblaciones manejadas. Taurisano et al. (2024) analizaron haplotipos mitocondriales en una región italiana con protección legal para *A. m. ligustica*, demostrando que este marcador permite evaluar la distribución de linajes, la integridad genética y la posible presencia de introgresión materna. Este tipo de análisis es relevante en contextos donde la movilización de reinas no nativas puede modificar la composición genética de las colonias.

La región COI-COII también conserva valor para describir diversidad dentro del linaje africano. Chibani Bahi Amar et al. (2024) analizaron abejas endémicas argelinas y reportaron 24 haplotipos, de los cuales 16 fueron descritos por primera vez, evidenciando que esta región mitocondrial sigue siendo informativa para detectar diversidad intraespecífica y haplotipos no registrados previamente. Este antecedente es importante para interpretar poblaciones con componente africano, ya que los haplotipos mitocondriales pueden aportar información sobre origen materno, rutas de dispersión y variabilidad regional.

No obstante, el ADN mitocondrial presenta una limitación central: solo informa sobre la línea materna. Rinderer et al. (1991) evidenciaron que la hibridación entre abejas europeas y africanizadas puede generar poblaciones con composición genética variable. En este contexto, una colonia puede presentar un haplotipo mitocondrial africano, europeo o mediterráneo, pero tener una composición nuclear distinta por la contribución de zánganos de diferentes orígenes. Por ello, Zárate et al. (2022) y Henriques et al. (2025) señalan que el ADNmt no debe interpretarse como una medida completa del grado de africanización ni de la composición genética total de una colonia.

En poblaciones del altiplano central ecuatoriano, la aplicación conjunta de ADN mitocondrial y morfometría geométrica permitió fortalecer la identificación de africanización. Masaquiza et al. (2024) utilizaron la región ARNtleu-COII para complementar la clasificación morfométrica de *A. mellifera*, confirmando la presencia de haplotipos del linaje africano A. Esta concordancia entre morfometría alar y ADNmt permitió interpretar la africanización no solo como un patrón fenotípico, sino también como una señal materna, demostrando el valor del enfoque integrado en poblaciones altoandinas.

El ADN mitocondrial constituye una herramienta útil para identificar linajes maternos y haplotipos de *A. mellifera*. Sin embargo, en poblaciones híbridas su interpretación debe realizarse con cautela, ya que no refleja la contribución genética paterna ni la composición nuclear total de la colonia. Por esta razón, sus resultados deben entenderse como una señal parcial del origen poblacional y no como una caracterización genética completa.

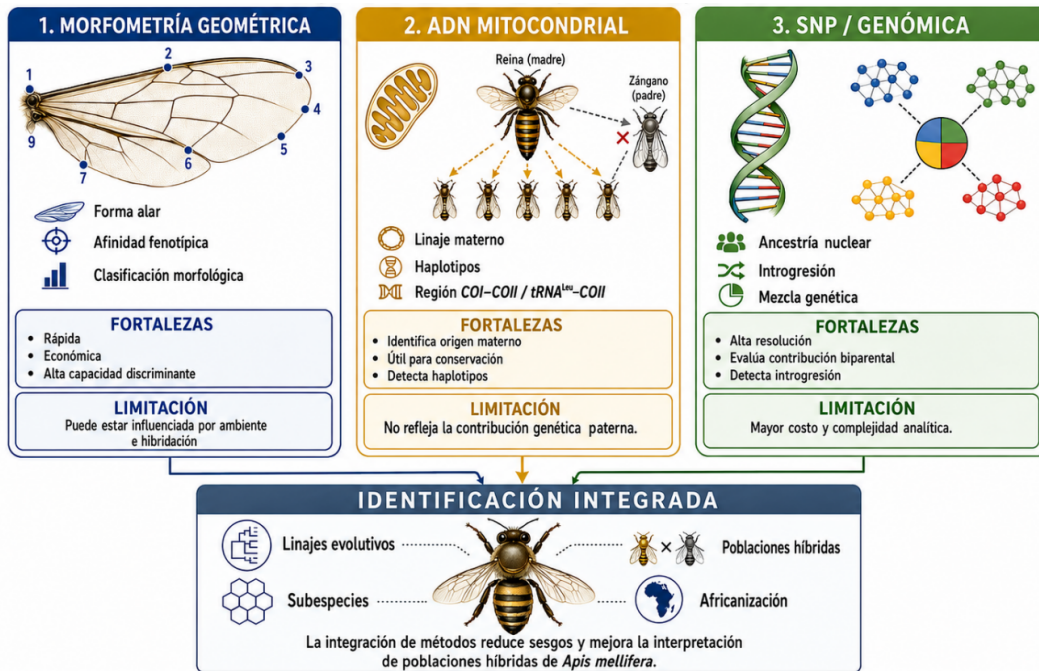
Taurisano et al. (2025) compararon datos morfométricos, ADN mitocondrial extraído de abejas y ADN mitocondrial presente en muestras de miel para identificar colonias compatibles con *Apis mellifera ligustica*. Aunque el ADN de miel no reemplaza el análisis directo de abejas individuales, los autores demostraron que puede funcionar como una herramienta complementaria y de bajo costo para iniciar programas de vigilancia genética a nivel de colonia.

2.7 Integración de evidencia morfométrica y molecular en la caracterización de *Apis mellifera*

La identificación precisa de *Apis mellifera* en contextos de hibridación requiere interpretar de manera conjunta diferentes fuentes de evidencia. La morfometría geométrica permite evaluar la expresión fenotípica de la forma alar, el ADN mitocondrial informa sobre el linaje materno y los marcadores nucleares permiten estimar la contribución genética biparental (Figura 6). En este sentido, Rinderer et al. (1991) evidenciaron que la hibridación puede generar poblaciones con señales genéticas variables, mientras que Meixner et al. (2013) y Parejo et al. (2023) respaldan la necesidad de integrar herramientas fenotípicas y moleculares para interpretar poblaciones africanizadas o híbridas.

Figura 6

Complementariedad de métodos morfométricos y moleculares para la identificación de *Apis mellifera*.



La concordancia entre métodos fortalece la interpretación del origen poblacional. Por ejemplo, cuando una población presenta afinidad morfométrica con linajes africanos y, al mismo tiempo, haplotipos mitocondriales africanos, la evidencia sugiere una africanización expresada tanto en el fenotipo alar como en la línea materna. En cambio, cuando la morfometría indica afinidad hacia un linaje y el ADN mitocondrial corresponde a otro, la interpretación debe considerar posibles procesos de introgresión nuclear, reemplazo de reinas o contribución diferencial de zánganos locales. Este tipo de discrepancias demuestra que ningún método debe interpretarse de forma aislada, especialmente en poblaciones manejadas o híbridas.

La morfometría geométrica aporta una lectura fenotípica accesible y aplicable a grandes cantidades de muestras. Francoy et al. (2008) demostraron su eficiencia para diferenciar abejas africanizadas, mientras que Oleksa et al. (2023) fortalecieron este enfoque mediante bases de datos de imágenes alares. De forma complementaria, Payró de la Cruz et al. (2025) confirmó que la morfometría geométrica conserva capacidad discriminante en estudios recientes de africanización, especialmente cuando se emplean bases de referencia y análisis multivariados. No obstante, su interpretación debe considerar que la forma alar puede estar influenciada por hibridación, ambiente, selección local y variación del desarrollo.

El ADN mitocondrial permite identificar el origen materno de las colonias, pero no representa la totalidad de la composición genética de una población. Esta limitación es crítica en *A. mellifera*, debido a que la reproducción implica reinas fecundadas por múltiples zánganos y a que el movimiento humano de reinas puede modificar los linajes maternos sin reflejar necesariamente la ancestría nuclear completa. Por ello, los marcadores nucleares, los SNP y los recursos genómicos permiten complementar el análisis al estimar con mayor resolución la introgresión y la mezcla genética (Parejo et al., 2023; Henriques et al., 2025).

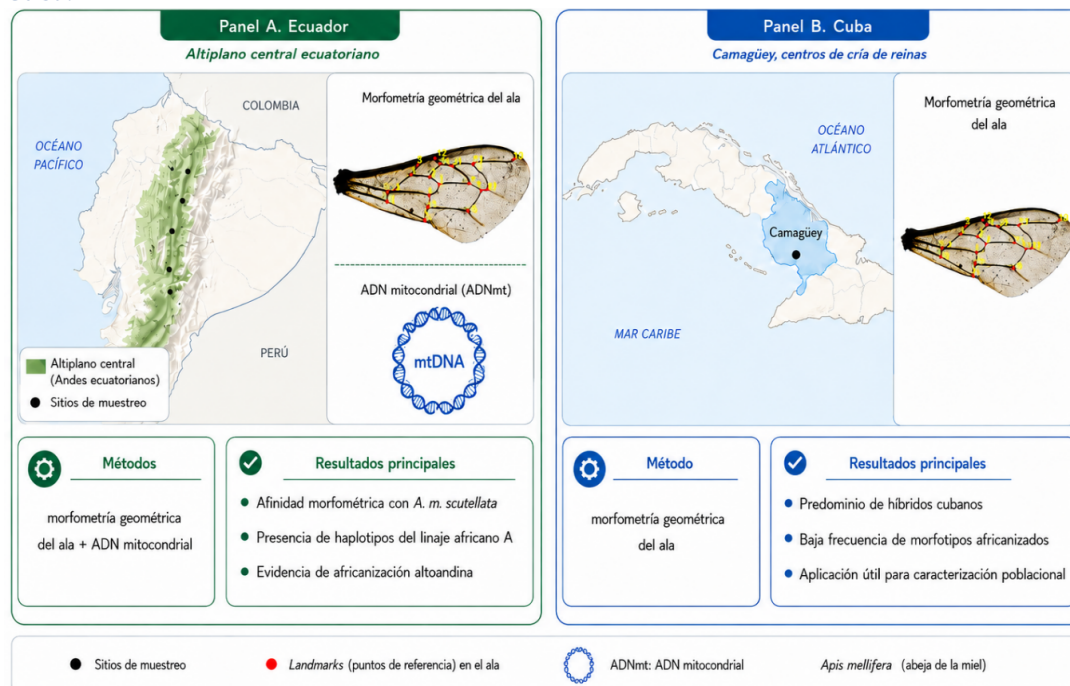
La integración de información morfométrica y molecular también puede fortalecerse mediante enfoques de inteligencia artificial explicable. Yıldız et al. (2025) combinaron caracteres morfométricos alares y

marcadores SSR con modelos de inteligencia artificial para diferenciar genotipos de abejas melíferas en Türkiye, utilizando muestras de 500 colonias. Este enfoque demuestra que la integración de datos fenotípicos y moleculares puede aumentar la capacidad de clasificación y, al mismo tiempo, ofrecer interpretaciones más transparentes sobre las variables que explican la diferenciación poblacional.

La evidencia publicada en Ecuador ilustra un escenario de concordancia entre métodos. En poblaciones del altiplano central ecuatoriano, Masaquiza et al. (2024) reportaron alta afinidad morfométrica con *A. m. scutellata* y presencia de haplotipos mitocondriales del linaje africano A (Figura 7). Esta coincidencia entre forma alar y ADNmt permitió interpretar la africanización como un proceso expresado tanto en el fenotipo alar como en el linaje materno, lo que refuerza la utilidad del enfoque integrado en ambientes altoandinos.

Figura 7

Aplicación regional de la morfometría geométrica y el ADN mitocondrial en poblaciones de *Apis mellifera* de Ecuador y Cuba.



Masaquiza et al. (2023) identificaron que las poblaciones de *A. mellifera* analizadas en centros de cría de reinas de Camagüey (Cuba) presentaron una marcada afinidad morfométrica hacia *Apis mellifera mellifera*. Este resultado muestra que la morfometría geométrica no solo permite evaluar procesos de africanización, sino también caracterizar poblaciones regionales sometidas a manejo reproductivo, historia de introducción de subespecies y condiciones ecológicas particulares.

Los análisis genómicos recientes también han demostrado que la introgresión puede afectar la integridad genética de subespecies conservadas. Buswell et al. (2024) evaluaron genomas completos de *Apis mellifera mellifera* en Gran Bretaña e Irlanda y demostraron que la hibridación e introgresión pueden erosionar combinaciones alélicas asociadas con la adaptación local. Esta evidencia es relevante para interpretar poblaciones manejadas, como las de Cuba con afinidad morfométrica hacia *A. m. mellifera*, donde la caracterización molecular permitiría confirmar con mayor precisión la estabilidad genética de las poblaciones analizadas.

2.8 Importancia para estudios en la Amazonía ecuatoriana

La identificación de *Apis mellifera* en Ecuador requiere avanzar desde estudios regionales aislados hacia una caracterización poblacional más amplia que incluya ambientes costeros, altoandinos y amazónicos. La diversidad ecológica del país, expresada en gradientes de altitud, temperatura, humedad, disponibilidad floral y sistemas de manejo apícola, puede influir en la expresión morfológica, la adaptación local y la composición genética de las colonias. En este sentido, Masaquiza et al. (2024) demostraron la utilidad de integrar morfometría geométrica y ADN mitocondrial en poblaciones ecuatorianas, mientras que Oleksa et al. (2023) respaldan la importancia de contar con bases comparativas de imágenes alares para fortalecer la identificación poblacional.

La caracterización poblacional en Ecuador también debería considerar que la adaptación ambiental puede generar señales genéticas diferenciadas entre regiones. Los estudios de Everitt et al. (2023) en abejas africanizadas de Colombia y de Mazzoni et al. (2025) en abejas de montaña de África oriental muestran que los gradientes altitudinales pueden estar asociados con variación genómica y procesos de adaptación local. Estos antecedentes respaldan la necesidad de comparar poblaciones ecuatorianas de Costa, Sierra y Amazonía bajo criterios morfométricos y moleculares comunes, evitando extrapolar resultados de una región ecológica hacia todo el país.

En la Amazonía ecuatoriana, estos enfoques adquieren relevancia porque la apicultura se desarrolla en condiciones ambientales distintas a las observadas en regiones altoandinas o templadas. La elevada humedad, la disponibilidad floral estacional, la presión sanitaria, la movilidad de colmenas y la posible introducción de reinas desde otras zonas pueden modificar la estructura poblacional de las abejas manejadas. Por ello, la caracterización morfométrica y molecular permitiría diferenciar patrones asociados a adaptación local, hibridación o influencia de material genético externo.

Desde una perspectiva aplicada, la identificación de linajes y morfotipos puede contribuir al diseño de programas de selección, reproducción de reinas y conservación de germoplasma local. En sistemas donde pueden coexistir poblaciones europeas, africanizadas e híbridas, la identificación precisa de las colonias permitiría orientar decisiones sobre manejo defensivo, multiplicación de material genético, movilidad de colmenas y conservación de poblaciones adaptadas a condiciones específicas. Litvinoff et al. (2023) destacaron la utilidad de la caracterización morfométrica y genética para la selección de stocks apícolas en zonas de hibridación, criterio que puede ser relevante para fortalecer la apicultura regional.

La información generada mediante estos enfoques también puede servir como soporte para políticas de manejo apícola, regulación del movimiento de reinas y fortalecimiento de programas de selección local. Una caracterización regional permitiría diferenciar zonas con mayor influencia africanizada, áreas con posible conservación de linajes europeos o híbridos estables, y regiones donde se requiera monitoreo más frecuente por cambios en el manejo o introducción de material genético externo. De esta manera, la identificación morfométrica y molecular puede convertirse en un componente estratégico para la sostenibilidad de la apicultura ecuatoriana.

2.9 Perspectivas de investigación y monitoreo genético - poblacional

Las investigaciones futuras sobre identificación de *Apis mellifera* deberían avanzar hacia la estandarización de protocolos de muestreo, digitalización y análisis morfométrico. La comparación entre regiones solo será robusta si las imágenes alares, los puntos de referencia, los criterios de selección de individuos y los procedimientos estadísticos se aplican de manera uniforme. En este sentido, Rodrigues et al. (2022) demostraron que las herramientas automatizadas de detección de landmarks pueden mejorar la reproducibilidad de los análisis, mientras que Oleksa et al. (2023) evidenciaron la utilidad de las bases de datos alares para facilitar la comparación entre poblaciones locales, regionales e internacionales.

Además de la estandarización del muestreo, las futuras investigaciones deberían incorporar sistemas automatizados de clasificación morfométrica que faciliten el procesamiento de grandes bases de datos. Zhang et al. (2025) propusieron un sistema basado en XGBoost para la identificación automática de subespecies de *A. mellifera*, mientras que Yıldız et al. (2025) demostraron que la integración de morfometría y marcadores SSR mediante inteligencia artificial explicable puede mejorar la diferenciación de genotipos. Estos avances sugieren que la identificación poblacional de *A. mellifera* puede avanzar hacia modelos más rápidos, reproducibles y comparables entre regiones.

Una segunda línea de investigación debería orientarse a complementar el ADN mitocondrial con marcadores nucleares, SNP o enfoques genómicos. Aunque el ADNmt es útil para identificar linajes maternos, no permite estimar por completo la composición genética de poblaciones híbridas o africanizadas. Por ello, la incorporación de marcadores biparentales permitiría diferenciar con mayor precisión entre linaje materno, afinidad morfométrica y grado real de introgresión. Este enfoque sería especialmente útil en regiones donde el movimiento de reinas, la captura de enjambres y el flujo génico local pueden generar señales morfológicas y genéticas discordantes (Henriques et al., 2025).

En Ecuador, una prioridad futura debería ser la construcción de una base nacional de caracterización de *A. mellifera* bajo protocolos comunes. Esta base debería integrar poblaciones de la Costa, Sierra y Amazonía, permitiendo comparar patrones regionales de variación e identificar áreas con mayor influencia africanizada, afinidad europea o estructuras híbridas estables. Esta información serviría como soporte para estrategias de conservación, selección de germoplasma y monitoreo del movimiento de material genético apícola.

Otra línea emergente es el uso de ADN extraído de miel como fuente complementaria de información genética. Esta aproximación no debe considerarse un reemplazo del análisis directo de abejas individuales, pero puede ser útil como herramienta de monitoreo no invasivo en estudios regionales o históricos. Bovo et al. (2022) demostraron que el ADN ambiental presente en miel puede aportar información genómica de poblaciones de *A. mellifera*, lo que abre nuevas posibilidades para ampliar la vigilancia genética sin incrementar el sacrificio de individuos ni los costos de muestreo.

Finalmente, las futuras investigaciones deberían vincular la identificación morfométrica y molecular con variables productivas, sanitarias y conductuales. La caracterización de linajes tendría mayor utilidad si se relaciona con rasgos como defensividad, comportamiento higiénico, tolerancia a enfermedades, productividad, adaptación climática y supervivencia colonial. De esta manera, los estudios de identificación poblacional podrían aportar información más aplicable para programas de selección, conservación genética y manejo apícola regional.

CONCLUSIONES

La caracterización integrada de *Apis mellifera* permite interpretar con mayor precisión la variación fenotípica y genética de las poblaciones manejadas, especialmente en regiones donde la historia de introducción, el movimiento de reinas, la hibridación y las condiciones ambientales han influido en su estructura poblacional. En este contexto, la combinación de morfometría alar, ADN mitocondrial y marcadores nucleares facilita distinguir escenarios biológicos contrastantes, como la africanización documentada en poblaciones de Ecuador y la afinidad morfométrica de las poblaciones cubanas hacia *Apis mellifera mellifera*, fortaleciendo la interpretación regional de la diversidad apícola.

La aplicación conjunta de herramientas morfométricas y moleculares puede fortalecer los programas de conservación, selección y manejo reproductivo de *Apis mellifera*. La construcción de bases regionales con imágenes alares, haplotipos mitocondriales, marcadores nucleares y metadatos ambientales permitiría comparar poblaciones entre regiones, reconocer linajes de interés productivo o conservacionista y orientar decisiones sobre multiplicación de reinas, conservación de germoplasma y sostenibilidad de la apicultura en ambientes tropicales, altoandinos e insulares

FINANCIACIÓN

La presente investigación no recibió financiación externa.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existe conflicto de intereses.

CONTRIBUCIÓN DE AUTORÍA

En concordancia con la taxonomía CRediT, los autores declaran sus contribuciones en la siguiente matriz.

Tabla 1
Contribución de autoría según taxonomía CRediT

Participar activamente en:	Autor 1	Autor 2	Autor 3	Autor 4
Conceptualización	X	X	X	X
Análisis formal	X	X	X	X
Investigación	X	X	X	X
Metodología	X	X	X	X
Recursos	X	X	X	X
Redacción – borrador original	X	X	X	X
Redacción – revisión y edición	X	X	X	X
La discusión de los resultados	X	X	X	X
Revisión y aprobación de la versión final del trabajo	X	X	X	X

Nota: Autor 1 = Leonardo Daniel Cabezas Andrade; Autor 2 = Erika Belén Pilamunga Llagua; Autor 3 = Hugo Alejandro Castro Alban; Autor 4 = Jenevith Alexandra Cuadrado Andrade.

REFERENCIAS

- Alsharhi, M., et al. (2025). Genetic diversity and novel haplotypes of *Apis mellifera jemenitica* on the Arabian Peninsula: Insights from mtDNA markers. *Frontiers in Genetics*. <https://doi.org/10.3389/fgene.2025.1532988>.
- Bovo, S., Utzeri, V. J., Ribani, A., Cabbri, R., & Fontanesi, L. (2022). A genotyping by sequencing approach can disclose *Apis mellifera* population genomic information contained in honey environmental DNA. *Scientific Reports*, 12, 19541. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-24101-z>
- Buswell, V. G., Huml, J. V., Ellis, J. S., Brown, A., & Knight, M. E. (2024). Whole genome analyses of introgression in British and Irish *Apis mellifera mellifera*. *Journal of Apicultural Research*. <https://doi.org/10.1080/00218839.2024.2411483>
- Chibani Bahi Amar, A., Tabet Aoul, N., Fridi, R., Vignal, A., & Canale-Tabet, K. (2024). New COI-COII mtDNA region haplotypes in the endemic honey bees *Apis mellifera intermissa* and *Apis mellifera sahariensis* (Hymenoptera: Apidae) in Algeria. *Insects*, 15(7), 549. <https://doi.org/10.3390/insects15070549>
- Daly, H. V., & Balling, S. S. (1978). Identification of Africanized honeybees in the Western Hemisphere by discriminant analysis. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 51(4), 857–869.
- Daly, H. V., Hoelmer, K., Norman, P., & Allen, T. (1982). Computer-assisted measurement and identification of honey bees. *Annals of the Entomological Society of America*, 75(5), 591–594.
- Everitt, T., Wallberg, A., Christmas, M. J., Olsson, A., Hoffmann, W., & Neumann, P. (2023). The genomic basis of adaptation to high elevations in Africanized honey bees. *Genome Biology and Evolution*, 15(9), evad157. <https://doi.org/10.1093/gbe/evad157>
- Francoy, T. M., Wittmann, D., Drauschke, M., Müller, S., Steinhage, V., Bezerra-Laure, M. A. F., De Jong, D., & Gonçalves, L. S. (2008). Identification of Africanized honey bees through wing morphometrics: Two fast and efficient procedures. *Apidologie*, 39, 488–494. <https://doi.org/10.1051/apido:2008028>
- Garnery, L., Solignac, M., Celebrano, G., & Cornuet, J. M. (1993). A simple test using restricted PCR-amplified mitochondrial DNA to study the genetic structure of *Apis mellifera* L. *Experientia*, 49, 1016–1021. <https://doi.org/10.1007/BF02125651>
- Henriques, D., Lopes, A. R., Low, M., & Pinto, M. A. (2025). Human-mediated introgression and *Varroa destructor* shaped the genetic structure of honey bee populations in the Azores. *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-08950-y>
- Kerr, W. E. (1967). The history of the introduction of African bees in Brazil. *South African Bee Journal*, 39, 33–35.
- Knoll, A., et al. (2024). Haplotype diversity in mtDNA of honeybee in the Czech Republic confirms complete replacement of autochthonous population with the C lineage. *Insects*, 15(7), 495. <https://doi.org/10.3390/insects15070495>
- Leroy, T., et al. (2024). Inferring long-term and short-term determinants of genetic diversity in honey bees: Beekeeping impact and conservation strategies. *Molecular Biology and Evolution*, 41(12), msae249. <https://doi.org/10.1093/molbev/msae249>
- Litvinoff, L., Menescardi, F., Porrini, L., Russo, R., Liendo, M. C., Nucci, A., Lusarreta, E., Ventura, R., Espasandin, L., Monmany-Garzia, A. C., Scannapieco, A. C., & Galindo-Cardona, A. (2023). Morphometric and genetic characterization as tools for selection of *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) stocks in an area of natural hybridization in Argentina. *Frontiers in Insect Science*, 2, 1073999. <https://doi.org/10.3389/finsc.2022.1073999>
- Masaquiza, D., Ferrán, M. O., Guamán, S., Naranjo, E., Vaca, M., Curbelo, L. M., & Arenal, A. (2023). Geometric morphometric analysis of wing shape to identify populations of *Apis mellifera* in Camagüey, Cuba. *Insects*, 14(3), 306. <https://doi.org/10.3390/insects14030306>
- Masaquiza, D., Rodríguez, L. C., Zapata, J., Monar, J., Vaca, M., Porrini, L., Eguaras, M., Daniele, M., Romero, D., & Arenal, A. (2024). Use of wing geometric morphometric analysis and mtDNA to identify Africanization of *Apis mellifera* in the central highlands of Ecuador. *Insects*, 15(8), 628. <https://doi.org/10.3390/insects15080628>

- Mazzoni, M., Loidolt, F., Kersten, S., Amulen, D. R., Vudriko, P., Meyer, P., et al. (2025). Genomic landscape of high-altitude adaptation in East African mountain honey bees (*Apis mellifera*). *Ecology and Evolution*, 15, e71846. <https://doi.org/10.1002/ece3.71846>
- Meixner, M. D., Pinto, M. A., Bouga, M., Kryger, P., Ivanova, E., & Fuchs, S. (2013). Standard methods for characterising subspecies and ecotypes of *Apis mellifera*. *Journal of Apicultural Research*, 52(4), 1–28. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.52.4.05>
- Oleksa, A., Căuia, E., Siceanu, A., Puškadija, Z., Kovačić, M., Pinto, M. A., Rodrigues, P. J., Hatjina, F., Charistos, L., Bouga, M., Prešern, J., Kandemir, İ., Rašić, S., Kusza, S., & Tofilski, A. (2023). Honey bee (*Apis mellifera*) wing images: A tool for identification and conservation. *GigaScience*, 12, giad019. <https://doi.org/10.1093/gigascience/giad019>
- Parejo, M., Talenti, A., Richardson, M., et al. (2023). AmelHap: Leveraging drone whole-genome sequence data to create a honey bee HapMap. *Scientific Data*, 10, 198. <https://doi.org/10.1038/s41597-023-02097-z>
- Payró de la Cruz, E., Valencia-Domínguez, M., Ramos-Reyes, R., & Tofilski, A. (2025). Reexamination of honey bee Africanization in Mexico and other regions of the New World. *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-00989-1>
- Rinderer, T. E., Stelzer, J. A., Oldroyd, B. P., Bucu, S. M., & Rubink, W. L. (1991). Hybridization between European and Africanized honey bees in the neotropical Yucatan Peninsula. *Science*, 253(5017), 309–311. <https://doi.org/10.1126/science.253.5017.309>
- Rodrigues, P. J., Gomes, W., & Pinto, M. A. (2022). DeepWings©: Automatic wing geometric morphometrics classification of honey bee (*Apis mellifera*) subspecies using deep learning for detecting landmarks. *Big Data and Cognitive Computing*, 6(3), 70. <https://doi.org/10.3390/bdcc6030070>
- Rohlf, F. J., & Marcus, L. F. (1993). A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(4), 129–132. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90024-J](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90024-J)
- Rortais, A., Arnold, G., Alburaki, M., Legout, H., & Garnery, L. (2011). Review of the DraI COI-COII test for the conservation of the black honeybee (*Apis mellifera mellifera*). *Conservation Genetics Resources*, 3, 383–391. <https://doi.org/10.1007/s12686-010-9351-x>
- Ruttner, F. (1988). *Biogeography and taxonomy of honeybees*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-72649-1>
- Silva, F. L., Sella, M. L. G., Francoy, T. M., & Costa, A. H. R. (2015). Evaluating classification and feature selection techniques for honeybee subspecies identification using wing images. *Computers and Electronics in Agriculture*, 114, 68–77. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2015.03.012>
- Taurisano, V., et al. (2026). A temporal distribution map of *Apis mellifera* mitochondrial lineages obtained from honey environmental DNA. *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-026-43936-4>
- Taurisano, V., Ribani, A., Sami, D., Nelson Johnson, K. E., Schiavo, G., Utzeri, V. J., Bovo, S., & Fontanesi, L. (2024). Distribution of honey bee mitochondrial DNA haplotypes in an Italian region where a legislative act is protecting the *Apis mellifera ligustica* subspecies. *Scientific Reports*, 14, 20583. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-71233-5>
- Taurisano, V., Ribani, A., Utzeri, V. J., Sami, D., Johnson, K. E. N., Formato, G., Milito, M., Schiavo, G., Bovo, S., Bertolini, F., et al. (2025). Comparing morphometric and mitochondrial DNA data from honeybees and honey samples for identifying *Apis mellifera ligustica* subspecies at the colony level. *Animals*, 15(12), 1743. <https://doi.org/10.3390/ani15121743>
- Whitfield, C. W., Behura, S. K., Berlocher, S. H., Clark, A. G., Johnston, J. S., Sheppard, W. S., Smith, D. R., Suarez, A. V., Weaver, D., & Tsutsui, N. D. (2006). Thrice out of Africa: Ancient and recent expansions of the honey bee, *Apis mellifera*. *Science*, 314(5799), 642–645. <https://doi.org/10.1126/science.1132772>
- Yadró García, C. A., Henriques, D., Cilia, G., Rufino, J., Vella, C., Aglagane, A., Sagastume, S., Zammit-Mangion, M., Martín-Hernández, R., Nanetti, A., & Pinto, M. A. (2025). Contrasting whole-genome diversity patterns and adaptation in honeybees from two southern European glacial refugia. *iScience*. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2025.114497>
- Yıldız, B. İ., et al. (2025). Explainable artificial intelligence for differentiating honey bee genotypes using morphometrics and SSR markers. *Apidologie*. <https://doi.org/10.1007/s13592-024-01139-8>
- Zárate, D., Lima, T. G., Poole, J. D., Calfee, E., Burton, R. S., & others. (2022). Admixture in Africanized honey bees (*Apis mellifera*) from Panama to San Diego, California, USA. *Ecology and Evolution*, 12, e8580. <https://doi.org/10.1002/ece3.8580>
- Zhang, M., et al. (2026). An XGBoost-based morphometric classification system for automatic subspecies identification of *Apis mellifera*. *Insects*, 17(1), 27. <https://doi.org/10.3390/insects17010027>