



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TOLERANCIA TÉRMICA DE LA ABEJA MELÍFERA *APIS
MELLIFERA* LINNAEUS, 1758 (HYMENOPTERA: APIDAE)
CAMBIA A LO LARGO DE UN GRADIENTE DE
ELEVACIÓN EN LA ZONA DE TRANSICIÓN MEXICANA

Tesis que para obtener el título de
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA:
JOSÉ BENITO BARREIRO DOMÍNGUEZ

DIRECTOR: WESLEY FRANCISCO DÁTTILO DA CRUZ



DICIEMBRE, 2022

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	3
DEDICATORIA.....	4
RESUMEN.....	5
INTRODUCCIÓN.....	7
OBJETIVOS.....	11
HIPÓTESIS.....	11
MATERIAL Y MÉTODOS.....	12
Áreas de muestreo.....	12
Colecta de las abejas.....	14
Experimentos de laboratorio.....	15
Análisis de datos.....	17
RESULTADOS.....	18
DISCUSIÓN.....	22
CONCLUSIÓN.....	26
REFERENCIAS.....	28

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue apoyada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT, México) en 2022 bajo la Beca No. FOP16-2021-01-319227 otorgada a Wesley Dáttilo.

A INECOL por el apoyo brindado dentro de las instalaciones para el desarrollo de esta tesis.

A Wesley Francisco Dáttilo Da Cruz por su apoyo en todo este proceso de tesis.

A Daniel González Tockmen por prestarnos los aparatos con los que se llevaron a cabo estos experimentos.

A Fernando Escobar por su apoyo técnico en campo.

A Brenda Miriam Ratoní Guarneros y Carlos Pinilla Cruz por ayudarme en los trabajos de campo y laboratorio

DEDICATORIA

A mis padres, Teresita y Benito, gracias por apoyarme en todo momento de este camino que en algunos momentos fue complicado, pero sobretodo gracias por darme la oportunidad de estudiar. Sin ustedes y su sacrificio no lograría nada de lo que soy hoy. Los amo.

A la BUAP, mi alma máter, por brindarme un espacio cómodo, donde me permití desarrollarme como estudiante universitario y aprender mucho.

A la Facultad de Ciencias Biológicas, por todo lo aprendido dentro de sus instalaciones, donde no sólo conocí personas maravillosas sino también, han impactado en mi vida y me han enseñado una maravillosa ciencia como la biología.

A mis profesores, en especial al Dr. Juan y la M en C. Ana Lucía, gracias por todas las enseñanzas y por haberme encaminado en el área de la ecología, donde descubrí esta gran pasión.

Al Dr. Wesley, gracias por todo el apoyo recibido durante mi estancia en INECOL y sobretodo por la paciencia y todas las enseñanzas, además de permitirme haber formado parte del laboratorio con Brenda y Carlos.

A Karmina, Denis, Alejandra, Jafet y demás amigos, sin ustedes la universidad hubiese sido totalmente diferente y aburrida, gracias por los consejos, las risas y aventuras que vivimos en estos años.

A Señor Gatu y Siri, gracias a ellos por darme motivación y cariño en momentos difíciles y acompañarme en algunas clases.

Al Sucio Dan, por ser el número uno mientras yo no estaba allí.

**Tolerancia térmica de la abeja melífera *Apis mellifera* Linnaeus, 1758
(Hymenoptera: Apidae) cambia a lo largo de un gradiente de elevación en la
Zona de Transición Mexicana**

RESUMEN

La abeja melífera *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera: Apidae) es una especie denominada cosmopólita debido a su gran distribución y adaptación en diferentes ecosistemas. Debido al cambio climático las temperaturas de la superficie terrestre han aumentado, lo que provoca que *A. mellifera* se adapte a ello, influyendo en respuestas morfológicas y fisiológicas como la masa corporal y la tolerancia térmica. Sin embargo, aunque recientes estudios han mostrado que las características morfológicas y fisiológicas tienen una importancia fundamental en el desarrollo de las poblaciones de *A. mellifera*, poco se conoce sobre cómo la tolerancia térmica de *A. mellifera* cambia a lo largo de gradientes de elevación. El objetivo de este estudio fue determinar la tolerancia térmica (i.e., temperatura crítica mínima [CT_{min}] y crítica máxima [CT_{max}]) de *A. mellifera* en tres diferentes sitios con elevaciones contrastantes; además de evaluar si existe relación entre la masa corporal y la tolerancia térmica. El estudio se llevó a cabo en tres sitios ubicados en la Zona de Transición Mexicana: Actopan, Veracruz (11 msnm), Xalapa, Veracruz (1324 msnm), Tlachichuca, Puebla (3304 msnm), donde se colectaron individuos de *A. mellifera* y se llevaron a cabo los experimentos. En general, yo encontré que la masa corporal de las abejas melíferas es mayor en el sitio de elevación intermedia (i.e. 1324 msnm). Así mismo, observé que las abejas melíferas forrajeaban a temperaturas más altas en sitios con menor elevación. Además, observé que la CT_{max} fue mayor en el sitio de menor elevación, mientras que el CT_{min} fue menor en el sitio con mayor elevación. Por último, no encontré evidencia que la masa corporal de los individuos estuviera asociada con su tolerancia térmica en ninguno de los tres sitios muestreados. Mis hallazgos nos ayudan a predecir los futuros cambios en las poblaciones de *A. mellifera* debido a las modificaciones ambientales provocadas por las variaciones ambientales.

Palabras-clave: amplitud de tolerancia térmica, gradientes ambientales, tamaño corporal, variabilidad térmica; variación intrapoblacional.

INTRODUCCIÓN

La abeja *Apis mellifera* es un excelente ejemplo de dominancia ecológica ya que es capaz de recoger néctar y polen en una gran variedad de especies de plantas además de actualmente presentar una distribución cosmopolita, prosperando en regiones mucho más allá de su distribución nativa (es decir, África, Europa y partes de Asia) (Cruz et al., 2022). El éxito ecológico de *A. mellifera* está ligado a la capacidad de la especie de estar adaptadas a una amplia gama de condiciones climáticas y ambientales (Ruttner et al., 1976; Woyke J et al., 2003). Además, sus poblaciones se pueden encontrar desde los 0 hasta los 3700 msnm sobre el nivel del mar (msnm) en ambas zonas tropicales y templadas (Cortina et al., 2019; Rabe et al., 2005; Dutton et al., 1981). La distribución abundante de *A. mellifera* en distintas áreas con climas extremadamente diferentes ha llevado a la diversificación de su morfología y comportamiento (Parker et al., 2010; Aizen et al., 2009). Debido a estos factores, *A. mellifera* se considera una especie super generalista (Dáttilo et al., 2022) y gracias a ello ha propiciado un gran valor económico y ecológico ya que es un polinizador de muchos cultivos y ha contribuido a la producción de miel, siendo una actividad altamente rentable en muchas partes del mundo (Aizen et al., 2009).

En general, las abejas son vulnerables a los cambios ambientales, debido a que son animales ectotérmicos (Cloudsley-Thompson, 1953) y que por lo tanto dependen en gran medida de la temperatura y humedad ambiental para asegurar sus funciones biológicas (e.g., reproducción, forrajeo, e interacción con otras especies) (Angilletta, 2009). Por lo tanto, la temperatura determina la supervivencia, dinámica de población y distribución de abejas (Colinet Hervé et al, 2015). Este factor nos ayuda a predecir cómo la biodiversidad responderá al cambio ambiental futuro (Gaston, 2009) ya que el cambio climático actual ha provocado cambios bruscos de temperatura y humedad de diferentes regiones del planeta, afectando los rangos de distribución y fenologías de las especies (Addo-Bediako et al 2000; Pinsky et al., 2019). Eso es porque la capacidad de regulación térmica es limitada,

y su persistencia en el medio ambiente y resistencia a temperaturas desfavorables dependen en gran medida de su tolerancia térmica (Chown & Nicolson, 2004). En otras palabras, la tolerancia térmica se define como el rango óptimo de temperatura que se encuentra entre la temperatura umbral inferior (mínimo CT_{min}) y superior (máximo CT_{max}) de los insectos, en relación con la temperatura ambiente. Por lo tanto, al haber descompensación entre la temperatura ambiental y la temperatura corporal del individuo, esto puede llegar a disminuir la actividad hasta casi detener la locomoción, sin que necesariamente cause la muerte (Sunday et al., 2012; Addo-Bediako et al., 2000). Sin embargo, la tolerancia térmica en los animales puede modificarse a través de procesos a corto plazo como la plasticidad fenotípica (p. ej., aclimatación) y procesos a largo plazo como la adaptación evolutiva (Chown & Nicolson, 2004; Angilletta, 2009). Recientes estudios han mostrado patrones que se ajustan y/o desafían las expectativas basadas en nuestra comprensión actual de las respuestas fisiológicas asociadas a los límites de tolerancia térmica, y ayudan a revelar los mecanismos que los determinan como los límites mínimo y máximos térmicos que tienen diferentes especies de insectos (Amundrud & Srivastava, 2020; Sunday et al., 2019; Chidawanyika et al., 2011).

Siendo las abejas un grupo modelo para entender las respuestas inmediatas en los procesos ecológicos fisiológicos de las especies, se ha logrado evidenciar cambios en sus poblaciones debido a la rápida variabilidad de los factores climáticos (Bernier & Schoene, 2009). Por ende, algunos estudios han analizado la relación existente entre factores ambientales y fisiológicos y su tolerancia térmica. Por ejemplo, Pereboom y Biesmeijer (2003) descubrieron que abejas pequeñas sin aguijón pierden calor mucho más rápidamente que las grandes, lo que indica que las abejas pequeñas pueden ser más tolerantes a temperaturas más altas que abejas más grandes. Por otro lado Oyen et al., (2016), se ha encontrado que los abejorros más grandes pueden tolerar temperaturas extremas más altas, lo que puede deberse a una tolerancia mayor para los abejorros más grandes entre la temperatura del aire y la temperatura corporal central.

Para *A. mellifera*, Abou-Shaara (2015) estudió las características que permiten la tolerancia térmica en dos subespecies de *A. mellifera* (*carniola* y *jemenitica*),

encontrando que el tamaño pequeño de las *A. mellifera jemenitica* puede ser una adaptación para vivir en entornos cálidos y áridos; y que las *A. mellifera jemenitica* tienen una mayor tolerancia a las condiciones de calor que las *A. mellifera carniola*. Esto puede deberse a que existe evidencia de una relación entre el tamaño de las especies y el gradiente de elevación en el que se encuentren, englobado en la Regla de Bermann. Esta regla es una generalización que liga la temperatura ambiental con la morfología para animales homeotérmicos (pero que también ha sido comprobada para algunos insectos) y postula que animales (especies e individuos) deberían ser más grandes a elevaciones más altas (Meiri 2011; Mousseau 1997). Aunado al tamaño, los patrones de tolerancia térmica pueden explicarse ya que existe una relación entre el volumen del cuerpo y el calor corporal siendo que los individuos más pequeños retienen menos el calor y, como resultado, es menos probable que forrajeen a bajas temperaturas y viceversa con individuos más grandes (Maebe et al, 2021; Henrich, 1996). Recientemente, Sanchez-Echeverría et al, (2019) analizaron los cambios en la variabilidad térmica ambiental influyen en la tolerancia térmica de las *A. mellifera* en sitios urbanizados, y encontraron que las diferencias en la variabilidad térmica a lo largo de escalas espaciales pequeñas de unos cuantos kilómetros de una misma ciudad, pueden influir en la amplitud de la tolerancia térmica de *A. mellifera* siendo que la CTmin es mayor en sitios urbanos que rurales. Además McCabe et al., (2022); Conrad et al, (2021); Peters et al., (2016); Smith et al., (2015); analizaron la abundancia, diversidad y cambio en las poblaciones de las abejas a lo largo de diferentes gradientes de elevación, encontrando que *A. mellifera* disminuye considerablemente su abundancia mientras más aumenta la elevación. Estos resultados indican que la tolerancia térmica de *A. mellifera* puede ser cambiante en diferentes sitios con características ambientales contrastantes pero también demuestra la capacidad de adaptación que tiene *A. mellifera* en diferentes condiciones ambientales.

En general, las adaptaciones morfológicas, conductuales y fisiológicas permiten la actividad de las abejas adaptarse en diferentes tipos de climas (Obeso et al., 2017; Hodkinson, 2005). Por ende, la hipótesis de la variabilidad climática afirma que a medida que los rangos de variación climática, los individuos en

elevación más altas deben tener rangos más amplios de tolerancia térmica y capacidades de aclimatación que les permitan hacer frente a los cambios de las condiciones climáticas (Shah et al., 2021; Molina et al., 2012; Gutierrez et al., 2016). Es importante destacar que los cambios de los rasgos de la comunidad apuntan a un fuerte papel que juegan las condiciones ambientales como la temperatura y humedad relativa de los sitios, en la configuración de la adaptación de una especie que pueden encontrarse a lo largo de un gradiente de elevación y modificando algunas de sus características morfológicas (Hoiss et al., 2012). Sin embargo, es importante evaluar las características ambientales, como la temperatura y humedad relativa a lo largo de gradientes elevación, ya que gracias a las presiones ambientales en cada uno de los diferentes sitios, la masa y el tamaño corporal pueden diferir entre diferentes poblaciones (Oyen et al., 2016; Peters et al., 2016). Por lo tanto, la configuración de las características morfológicas y fisiológicas tienen una importancia fundamental en el desarrollo de las poblaciones de una especie que se distribuye en múltiples sitios con ambientes totalmente contrastantes.

OBJETIVOS

- Determinar la tolerancia térmica (CTmax y CTmin) y el rango de tolerancia térmica de abejas obreras de *A. mellifera* en tres sitios con distintas elevaciones (11 msnm, 1,324 msnm y 3404 msnm) en la Zona de Transición Mexicana analizando la temperatura y humedad ambiental en la que forrajean.
- Evaluar si existe relación entre la tolerancia térmica y la masa corporal de abejas obreras de *A. mellifera* de las tres poblaciones con distintas elevaciones (11 msnm, 1,324 msnm y 3404 msnm) en la Zona de Transición Mexicana.

HIPÓTESIS

Yo espero que en general la tolerancia térmica (ie. CTmax y CTmin) de *A. mellifera* cambiará lo largo del gradiente de elevación ya que la tolerancia térmica puede variar entre poblaciones ubicadas a escalas espaciales pequeñas (e.g., sitios urbanos y rurales) (Sánchez-Echeverría et al., 2019). Además, se espera encontrar que el rango de tolerancia térmica de *A. mellifera* aumente en relación a la elevación. Esto se puede explicar debido a procesos de plasticidad fenotípica en donde los individuos actúan de manera independiente sobre fenotipos, permitiendo una adaptación más rápida y una mayor divergencia en relación a ambientes (Fischman et al 2017 y Sunday et al., 2014). Por último, se espera que el peso no sea un factor determinante en la tolerancia térmica de las abejas obreras de *A. mellifera* en cada uno de los sitios estudiados, ya que esta característica debe ser más importante al comparar diferentes especies que dentro de una misma especie esta más asociada a variación interespecifica que intraespecifica (Sánchez-Echeverría et al, 2019).

MATERIAL Y MÉTODOS

Áreas de muestreo

El estudio lo llevé a cabo en tres diferentes sitios: **Sitio A.** La Mancha es una zona costera situada en la costa del estado de Veracruz, México en el municipio de Actopan, 30 km al NE de Ciudad José Cardel, entre los 19°59'61.11" N y - 96°38'36.11" O. La temperatura media anual es de 25°C, con elevación de 11 msnm y la precipitación varía entre 1200 y 1500 mm. La época más seca ocurre entre noviembre y mayo; la temporada de lluvias comienza en junio, con el pico máximo de precipitación en julio (Castillo, 2006). En el área se encuentran diversos tipos de vegetación: dunas costeras, manglar, selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia y selva baja perennifolia inundable (Castillo y Medina, 2002). **Sitio B.** El "Santuario del Bosque de Niebla" se encuentra al Suroeste de la ciudad de Xalapa, Veracruz, México un espacio natural de 30 hectáreas de bosque, (Guerrero, 2018) (19°31'05" N – 96°56' 3"O), presenta una un rango altitudinal promedio de 1,324 msnm, y cuenta con un clima templado húmedo y semicálido húmedo con una temperatura media anual de 18 °C (Ramírez, 2018), así como con una precipitación media anual de 1,500mm (INEGI, 2016). En el área se encuentran principalmente vegetación de bosque mesófilo de montaña (*Quercus*, *Liquidambar*, *Juglans*, *Dalbergia*, *Podocarpus*) (Ramírez, 2018). **Sitio C.** Por último, la comunidad de Miguel Hidalgo y Costilla, municipio de Tlachichuca, Puebla, México (19°04'56"N, 97°18'50"O) es uno de los poblados más cercanos a las faldas del Pico de Orizaba, y un rango altitudinal promedio de 3,304 msnm con predominancia de vegetación de bosque de coníferas o bosque de pino encino, con temperaturas generalmente medias de 10°C, así como una precipitación media anual de 762 mm (Villegas et al., 2011) (Figura 1).

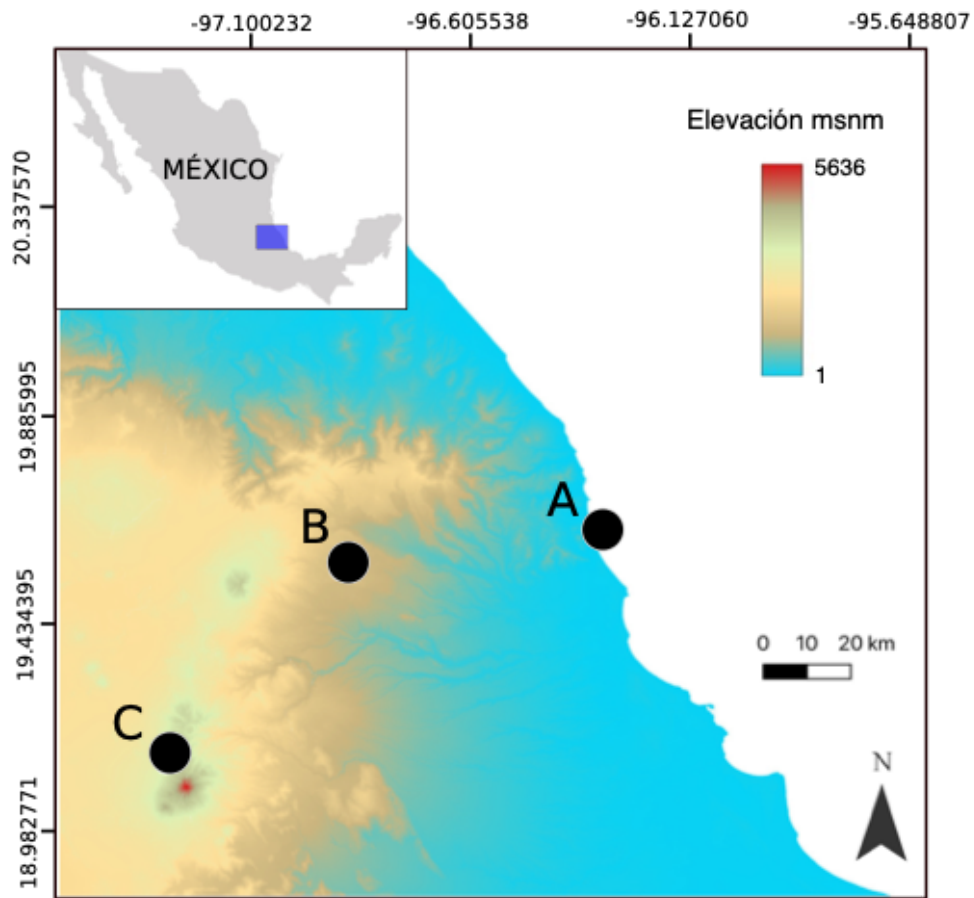


Figura 1. Localización geográfica de los tres diferentes sitios de donde se colectaron abejas obreras de *Apis mellifera*. A: “La Mancha” (11 msnm), B: “Santuario del Bosque de Niebla” (1,324 msnm) y, C: “Miguel Hidalgo y Costilla” (3,304 msnm).

Colecta de las abejas

Llevé a cabo la colecta de abejas obreras de *Apis mellifera* entre los meses de abril a julio del 2022 en horarios de 8 a 18 horas (Figura 2). Con ayuda de una red entomológica atrapé a aquellos individuos que se encontraron forrajeando en plantas, para después colocarlas dentro de frascos de plástico, con suficiente ventilación. Posteriormente anoté en una etiqueta de papel vegetal la hora de colecta, además, con ayuda de un anemómetro marca Kestrel® (Presc \pm 0.1°C, Presc \pm 0.1% RH) tomé datos de temperatura y humedad del momento de captura. Después los trasladé al laboratorio donde se llevaron a cabo los experimentos, aproximadamente 4-6 horas posterior a su captura.



Figura 2. Forrajeo de *Apis mellifera* en el “Santuario del Bosque de Niebla” ubicado en la ciudad de Xalapa, estado de Veracruz, México.

Experimentos de laboratorio

De las abejas capturadas medí su masa corporal con una balanza granataria digital (Profesional Digital Mini Scale, Rango 50g x 0.001g, Presc \pm 0.001g) y colocadas dentro de tubos eppendorf de 1.5 mL; los tubos fueron colocados en una mini dry bath incubator marca Benchmark modelo BSH300 (Figura 3). La incubadora fue programada dependiendo el experimento (ya sea CTmax o CTmin) empezando siempre a temperatura ambiente de 25°C y aumentando la temperatura un grado por minuto (en el caso de CTmax) o disminuyendo un grado por minuto (en el caso de CTmin). Cuando la abeja colapsaba (i.e., perdía su capacidad motora) se extraía al animal del tubo eppendorf, la temperatura del colapso se midió con un termómetro digital marca Kamtop (Presc \pm 0.1°C) colocando los termocoples en la incubadora y se anotaba el dato en una libreta (González V.H *et al*, 2020; Oyen *et al*, 2016). Después se colocó la muestra dentro de un frasco de plástico con su etiqueta y finalmente se fijó con alcohol al 70% para su correcta preservación. El experimento se llevaba a cabo con una semana de diferencia para cada prueba, es decir, una para hacer las pruebas de CTmin y otra para CTmax y obtener un mayor rango posible de temperatura en que las abejas pudieran ser colectadas.

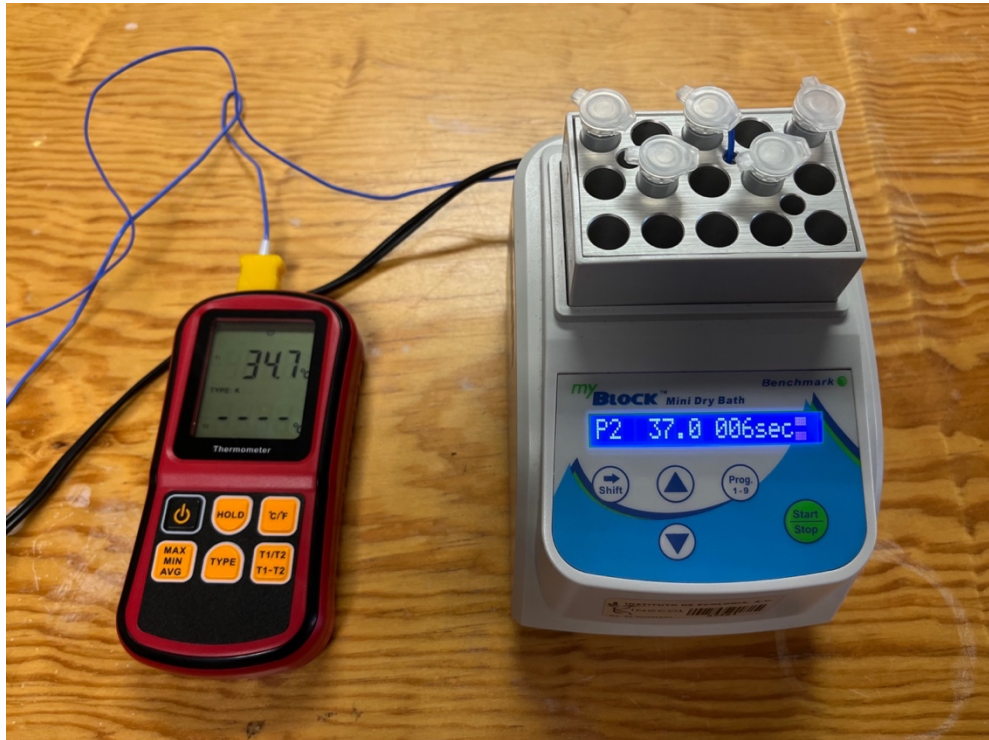


Figura 3. Incubadora llevando a cabo los experimentos de tolerancia térmica con la abeja melífera *Apis mellifera*.

Análisis de datos

Yo utilicé Modelos Lineales Generalizados (MLG) para probar si la masa corporal, temperatura de forrajeo, humedad de forrajeo, tolerancia térmica (i.e., CTmax y CTmin) y rango de tolerancia térmica de *A. mellifera* (variables dependientes) cambiaba entre los tres sitios muestreados (variables independientes). Para los MLG se realizaron a partir del modelo Gaussiano. Para eso los supuestos de los modelos se probaron a través del análisis residual, analizando las diferencias con una prueba de ANOVA y una prueba de Fischer. Cuando se observaron diferencias significativas, realizamos análisis de contraste para determinar las diferencias entre sitios de muestreo (Crawley, 2013). Para los análisis de residuos y contraste utilizamos el paquete RT4Bio (Reis-Jr. et al. 2015) R (ver. 4.1.2). Cabe resaltar el rango de tolerancia térmica se obtuvo por la diferencia de los valores de CTmax y CTmin a través un *bootstrapping* eligiendo 20 individuos de abejas de cada uno de los dos tratamientos. Por último, yo también utilicé un MLG para probar si la masa corporal de las abejas (variable independiente) podría explicar su tolerancia térmica (i.e., CTmax y CTmin) en cada uno de los sitios muestreados.

RESULTADOS

Colecté y realicé los experimentos con un total de 310 individuos de *Apis mellifera*, siendo 114 en el sitio A (n= 60 para los datos de CTmax y n= 54 para los datos de CTmin), 88 en el sitio B (n= 27 para los datos de CTmax y n= 61 para los datos de CTmin) y 108 (n= 54 para los datos de CTmax y n= 54 para los datos de CTmin) en el sitio C.

Yo observé que la masa corporal de *A. mellifera* difiere entre los sitios muestreados (DE= 13.2%, $P= <0.001$) (Figura 4A). Específicamente, encontré que los individuos de *A. mellifera* del sitio B tienen mayor masa corporal ($0.077\text{g} \pm 0.0109\text{g}$) comparado a los sitios A ($0.066\text{g} \pm 0.0123\text{g}$) y C ($0.071\text{g} \pm 0.0096\text{g}$). También, observé que la temperatura de forrajeo de *A. mellifera* difiere entre todos los sitios muestreados (DE= 84.76%, $P= <0.001$) (Figura 4B). En este caso, los individuos de *A. mellifera* forrajean a temperaturas más altas en las partes con menor elevación (Sitio A: $33.29^{\circ}\text{C} \pm 3.26^{\circ}\text{C}$; Sitio B: $27.72^{\circ}\text{C} \pm 2.43^{\circ}\text{C}$) comparado al sitio de mayor elevación (Sitio C: $18.41^{\circ}\text{C} \pm 2.15^{\circ}\text{C}$). Sin embargo, aunque observé que la preferencia de humedad al momento de forrajeo de *A. mellifera* difiere entre los sitios muestreados (DE= 9.18%, $P= <0.001$) (Figura 4C), los individuos de *A. mellifera* del sitio A ($69.97\% \pm 9.60\%$) y el sitio C ($68.36\% \pm 12.86\%$) forrajean en porcentajes de humedad similares y más altas comparado con los del sitio B ($62.3\% \pm 5.46\%$). En los experimentos de tolerancia térmica, observé que el máximo crítico térmico (CTmax) de *A. mellifera* difiere entre los sitios muestreados (DE= 2.31%, $P= 0.19$) (Figura 4D). Específicamente, descubrí que los individuos de *A. mellifera* de los sitios a mayor elevación (Sitio B: $48.46^{\circ}\text{C} \pm 4.81^{\circ}\text{C}$; Sitio C: $50.26 \pm 5.29^{\circ}\text{C}$) tienen un máximo crítico térmico (CTmax) similar, comparado con el de menor elevación (Sitio A: $50.54^{\circ}\text{C} \pm 4.74^{\circ}\text{C}$). Además, se observó el mínimo crítico térmico (CTmin) de *A. mellifera* también difiere entre los sitios muestreados (DE= 7.61, $P= 0.001$) (Figura 4E). En este caso, observé que los individuos de *A. mellifera* colectados en las partes con menor elevación tienen un mínimo crítico térmico (CTmin) más alto (Sitio A: $11.90^{\circ}\text{C} \pm 2.38^{\circ}\text{C}$; Sitio B: $11.29\% \pm 2.64^{\circ}\text{C}$), comparado con el sitio C de mayor elevación ($10.35^{\circ}\text{C} \pm 1.09^{\circ}\text{C}$). Por último, se observaron que los rangos de tolerancia térmica en *A. mellifera* difiere

entre los sitios muestreados (DE= 12.88%, $P=0.009$) (Figura 4F). Observé que los individuos de *A. mellifera* colectados en los sitios mas bajas tienen un rango de tolerancia térmica menor (Sitio A: $38.43\text{ °C} \pm 3.85\text{°C}$; Sitio B ($37.00\text{°C} \pm 2.67\text{°C}$) comparado con los individuos colectados en la parte más alta del gradiente de elevación (Sitio C: $39.71\text{°C} \pm 3.17\text{°C}$).

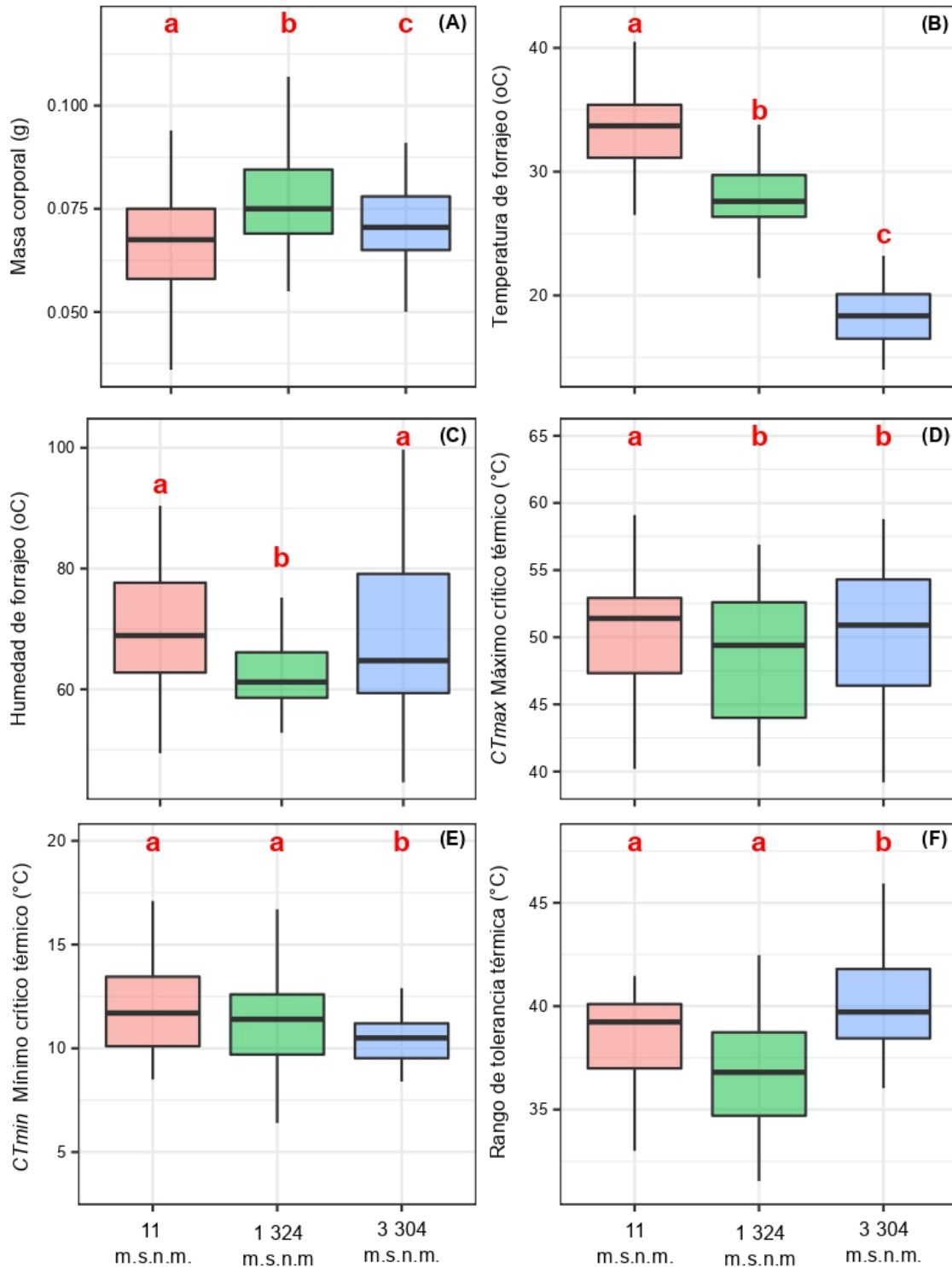


Figura 4. Gráfica que muestra los contrastes entre las diferentes variables mostrando los valores de (A) Masa corporal (g), (B) Temperatura de forrajeo (°C), (C) Humedad de forrajeo (%), (D) Máximo crítico térmico (CTmax), (E) Mínimo

crítico térmico (CTmin) y (F) Rango de tolerancia térmica de individuos de *Apis mellifera* a diferentes elevaciones: 11 msnm (Sitio A), 1324 msnm (Sitio B), y 3304 msnm (Sitio C). Letras diferentes sobre las gráficas denotan diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$), mientras que en los boxplots están representados la mediana y los cuartiles superior e inferior de los valores.

Por último, yo no encontré ninguna evidencia que la masa corporal de los individuos de *A. mellifera* estuviera asociada con su tolerancia térmica (i.e., CTmax y CTmin) en ninguno de los tres sitios muestreados (Todos valores de $P > 0.05$) (Figura 5).

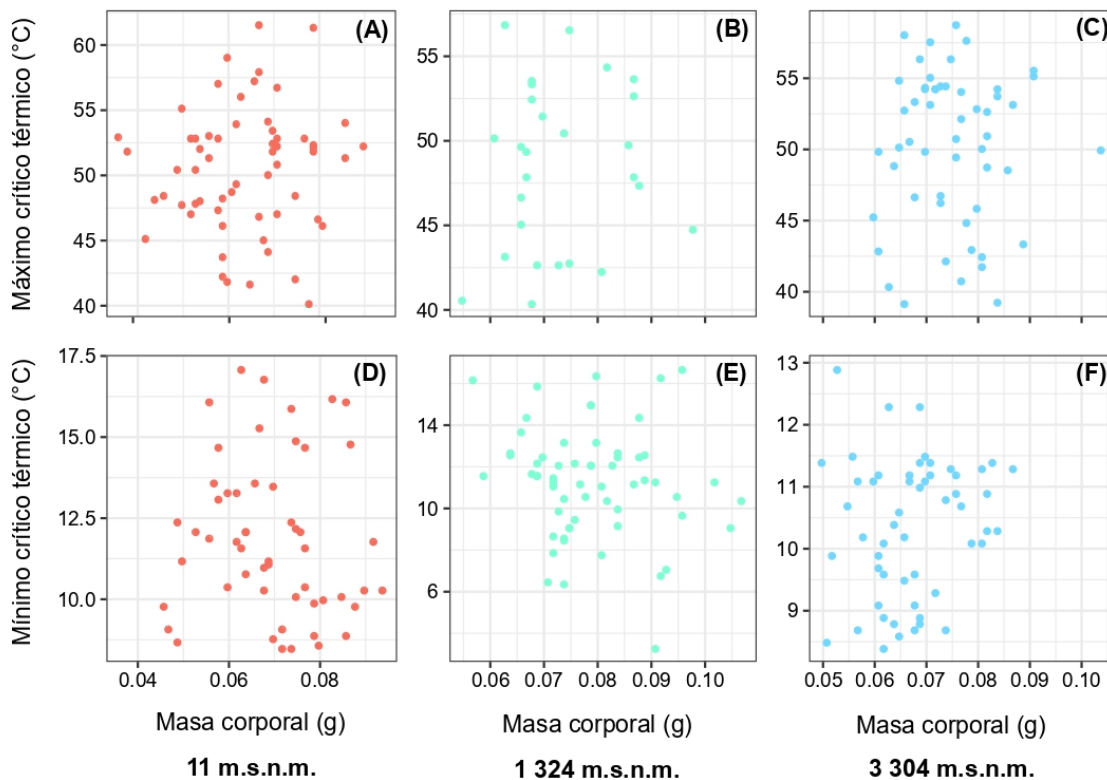


Figura 5. Relación entre la masa corporal (g) de individuos de *Apis mellifera* y su Máximo crítico térmico (CTmax) y Mínimo crítico térmico (CTmin) a diferentes elevaciones: 11 msnm (Sitio A), 1,324 msnm (Sitio B), y 3,304 msnm (Sitio C). Para **CTmax**: (A) Sitio A (DE= 0.54%, $P= 0.573$), (B) Sitio B (DE=1.18%, $P=0.584$) y (C) Sitio C (DE= 0.05%, $P=0.869$). Para **CTmin**, (D) Sitio A (DE=0.05%, $P=0.603$), (E) Sitio B (DE= 2.5% $P= 0.214$) y (F) Sitio C (DE= 1.8% $P=0.315$).

DISCUSIÓN

Diferentes estudios han mostrado que *Apis mellifera* al ser una especie invasora ha logrado adaptarse a una gran variedad de sitios, donde las condiciones ambientales (e.g., temperatura, humedad, precipitación, y velocidad de viento) son sumamente contrastantes (Maleszka, 2018). Hoy en día se espera que las abejas melíferas sobrevivan y muestren una alta productividad en los servicios ecosistémicos en una variedad de condiciones ambientales en todo el mundo (Kovačić et al, 2020) esto se debe a que, en el proceso evolutivo a largo plazo, los insectos lograron desarrollar respuestas conductuales y mecanismos fisiológicos para adaptarse a temperaturas ambientales extremas (Huey RB, 2001). Aquí se mostró que la masa corporal de las abejas melíferas es mayor en sitios con elevación intermedia. Así mismo, encontramos que las abejas melíferas forrajean a temperaturas más altas en sitios con menor elevación. Por otro lado, encontramos que las abejas forrajean en sitios con mayor humedad de menor y mayor elevación. Además, observamos que la CTmax de las abejas es mayor en el sitio de menor elevación, mientras que el CTmin fue menor en el sitio con mayor elevación. Por último, no encontré evidencia que la masa corporal de los individuos de *A. mellifera* estuviera asociada con su tolerancia térmica (i.e., CTmax y CTmin) en ninguno de los tres sitios muestreados.

Nosotros sabemos que las condiciones climáticas son importantes factores que determinan el forrajeo de abejas a nivel de comunidad (Parker et al, 2010)). Además, la influencia de los factores abióticos (e.g., temperatura y humedad) en la actividad de forrajeo está relacionada con las características morfológicas y fisiológicas de las abejas (Hrncir y Maia-Silva 2013). En este estudio, observé que la masa corporal de *A. mellifera* difiere entre los sitios estudiados. Específicamente, nosotros encontramos que las poblaciones de *A. mellifera* que se encuentran a una mayor elevación tienen mayor masa en comparación con las de menor elevación. Estos resultados concuerdan con Noteen & Rehaan (2020) quienes encontraron una relación entre el aumento del tamaño de abejorros a mayor elevación y a condiciones ambientales desfavorables. Al evaluar la Regla de Bergmann, Gerard.

et al (2018) también encontraron que el tamaño y peso de abejas aumentaba considerablemente a altas elevaciones debido a que hay una tendencia principal de la presencia de las abejas más grandes en hábitats más fríos, ya que la regla explica que animales de mayor tamaño tendrían una menor relación superficie/volumen, lo que ayudaría a reducir la pérdida de calor en ambientes más fríos (Shelomi 2012; Gerard et al, 2018). A lo largo de todo nuestro gradiente de elevación, nosotros encontramos un gran rango de la temperatura ambiental promedio de forrajeo de *A. mellifera* donde la diferencia puede alcanzar $\sim 15^{\circ}\text{C}$ de diferencia entre en sitio de menor (Sitio A: $33.29^{\circ}\text{C} \pm 3.26^{\circ}\text{C}$) y mayor (Sitio C: $18.41^{\circ}\text{C} \pm 2.15^{\circ}\text{C}$) elevación. El forrajeo a temperaturas elevadas aumentan la necesidad de la termorregulación de las poblaciones de las abejas, ya sea a través de la ventilación (aumentan las reservas de energía) o la evaporación (mayor recolección de agua) (Nicholson, 2009). Además, hay evidencia que en sitios fríos las abejas buscarán temperaturas más altas para poder llevar a cabo el forrajeo en contraste con sitios con temperaturas mayores (Maia-Silva et al, 2015; Tan et al 2012; Abou-Shaara, et al 2017). De manera similar, encontré que la humedad ambiental promedio de forrajeo difiere entre los sitios, donde el sitio de elevación intermedia presentó menores valores. Estos resultados muestran una semejanza con el trabajo de Abbou-Sahara et al. (2012), donde demostró que *A. mellifera* tiene un porcentaje de supervivencia mayor en sitios con humedades más altas, en comparación a sitios con menor humedad. Por lo tanto, nuestros resultados nos indican que el ambiente es un importante factor que moldea el forrajeo de *A. mellifera* y que esta especie puede forrajear en condiciones ambientales muy contrastantes. Sin embargo, es importante mencionar que además de las condiciones climáticas a lo largo de un gradiente de elevación, la disponibilidad local de recurso en el ambiente (e.g., cantidad de néctar e polen, hora de apertura de la flores, hora del amanecer) podrían afectar el forrajeo de las abejas (Maia-Silva et al, 2015).

Un importante factor que determina la distribución espacial de insectos en general es su tolerancia térmica a lo largo de gradientes de elevación (Addo-Bediako, Chown & Gaston, 2000; Overgaard et al., 2011). Además, la variación ambiental está directamente relacionada a la tolerancia térmica de las abejas. Por

ejemplo, hay evidencia que el Máximo crítico térmico (CTmax) de abejas melíferas y abejorros, puede oscilar entre 44.6- 51.3 °C en sitios con microclimas que presentan islas de calor urbano (Sanchez-Echevarría et al, 2019). En este estudio, nosotros encontramos solamente para *A. mellifera* en el sitio de menor elevación tiene una mayor CTmax comparado a los sitios de mayor elevación. Esto posiblemente se debe a los procesos de adaptación que han propiciado los cambios ambientales, ya que como se observó en el estudio *A. mellifera* en sitios con baja elevación forrajea a temperaturas cálidas y por ende, deberían tolerar temperaturas más altas. Por otro lado, también se han documentado que la CTmin en abejas melíferas y abejorros varía en un rango de 5.3-6.9 °C y está asociada con el rango de temperatura a la que se encuentran forrajeando y la temperatura promedio dentro de la colmena (Chuda-Mickiewicz et al, 2009; Oyen, Giri & Dillon, 2016; González et al, 2022). En este estudio se observó que los individuos de *A. mellifera* colectados en el sitio de mayor elevación tienen una menor CTmin. Eso es posiblemente porque las poblaciones están adaptadas para tolerar temperaturas más frías por las condiciones ambientales de los sitios, teniendo así una relación existente entre CTmin y elevación. Esto se puede explicar con procesos de plasticidad fenotípica, en donde los individuos actúan de manera independiente sobre fenotipos, permitiendo una adaptación más rápida y una mayor divergencia (Fischman et al, 2017). Además, las poblaciones del sitio de mayor elevación presentaron un rango de tolerancia térmica mayor, indicando que posiblemente, las poblaciones que se encuentran en sitios donde la temperatura promedio es baja, la plasticidad fenotípica va a jugar un papel fundamental dentro de la fisiología del individuo, ya que permitirá que permanezcan en ambientes con condiciones más extremas (Nuñez-Farfán et al, 2003). Así mismo, la Regla de Janzen predice un mayor rango de tolerancia térmica donde hay un entorno de temperatura más variable, como lo son los sitios con ubicados en altas elevaciones (Janzen, 1967; Gaston et al., 2009).

En este estudio, considerando solamente individuos de *A. mellifera*, nosotros no encontramos evidencia de que exista una relación entre la masa corporal y la tolerancia térmica (CTmax ni CTmin) en ninguno de los diferentes sitios. Estos resultados son similares a los reportados por Echeverría et al (2019), donde los

autores no encontraron una relación entre la masa corporal de *A. mellifera* y su tolerancia térmica (CTmax y Ctmin) en sitios urbanizados y rurales, mostrando la relación entre la urbanización y las islas de calor urbano. En otras palabras, aunque la masa corporal de *A. mellifera* difiere entre los sitios estudiados (como mostrado en este estudio), este rasgo de los individuos no está asociado a su tolerancia térmica aunque exista evidencia de esta relación en la literatura (véase Pereboom y Biesmeijer 2003; Oyen et al. 2016).

CONCLUSIÓN

En este estudio, nosotros encontramos que a pesar de ser la misma especie, las diferentes poblaciones de *A. mellifera* tienen características morfológicas y fisiológicas diferentes, ayudándolas a estar forrajeando en ambientes con condiciones contrastantes. En este sentido, los resultados de tolerancia térmica (tanto CTmax como CTmin) podrían ayudarnos a predecir qué poblaciones de *A. mellifera* corren riesgo de ser perjudicadas y sufrir algún desequilibrio por múltiples factores como por ejemplo el cambio de uso de suelo, la deforestación, el crecimiento de las ciudades, que anudado al calentamiento global, provocan un desequilibrio en la temperatura, (Brown & Paxton, 2009). Sugiriendo fuertemente que la morfología y fisiología de los individuos puede determinar la adaptabilidad que tienen las diferentes poblaciones a lo largo del tiempo, mejorando las interacciones interespecificas que pueden modular los efectos directos de las diferentes poblaciones que interactúan en el medio (De Souza et al, 2013). Afectando así cambios en las diferentes comunidades, debido a las alteraciones ambientales, entre los que destacan la desaparición y desplazamiento de especies vegetales y animales dentro de la comunidad, y afectando la manera como las especies interactúan (Cunningham et al 2022). Teniendo en cuenta además la importancia de la masa corporal de los individuos puede ser un factor determinante en la capacidad de termorregulación, manteniendo así una adaptación a ambientes cambiantes como consecuencia del cambio climático. (Sanchez-Echeverria et al, 2019). A pesar de ello, se ha observado que *A. mellifera* puede ser una especie que logre adaptarse a condiciones ambientales con temperaturas sumamente cambiantes (desde climas áridos a fríos). Algunas hipótesis han expresado que la eficacia de *A. mellifera* para encontrarse en múltiples sitios es que se produjeron algunos cambios fenotípicos y genotípicos durante este proceso de introducción, debido a la mezcla racial con subespecies europeas previamente establecidas y su adaptación a nuevas condiciones ambientales (Peterson 2003). Por último, es necesario llevar a cabo futuras investigaciones con el objetivo de dilucidar de

manera más clara la manera como el ambiente moldea las poblaciones de *A. mellifera* en diferentes gradientes de elevación y a lo largo del tiempo.

REFERENCIAS

- Abou-Shaara, H. F., Al-Ghamdi, A. A., & Mohamed, A. A. (2012). Tolerance of two honey bee races to various temperature and relative humidity gradients. *Environmental and experimental Biology*, 10(4), 133-138.
- Abou-Shaara, H. F. (2015). Thermal tolerance characteristics of two honey bee races1. *Journal of Agricultural and Urban Entomology*, 31(1), 1-8.
- Abrol, D. P. 2012. *Pollination Biology: Biodiversity Conservation and Agricultural Production*. Springer Science + Business Media B. V. Springer Netherlands. 707 p.
- Addo-Bediako Abraham, Chown Steven L. and Gaston Kevin J. (2000) Thermal tolerance, climatic variability and latitude *Proc. R. Soc. Lond. B*.267739–745
- Ahmed A Al-Ghamdi, Adgaba Nuru, Mohammed S Khanbash & Deborah R Smith (2013) Geographical distribution and population variation of *Apis mellifera jemenitica* Ruttner, *Journal of Apicultural Research*, 52:3, 124-133, DOI: 10.3896/IBRA.1.52.3.03
- Aizen, M.A.; Harder, L.D. The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination. *Curr. Biol.* 2009, 19, 915–918.
- Al-Kahtani, S. N., & Taha, E. K. A. (2021). Morphometric study of Yemeni (*Apis mellifera jemenitica*) and Carniolan (*A. m. carnica*) honeybee workers in Saudi Arabia. *Plos one*, 16(2), e0247262.
- Al-Qarni, A. S. 2006. Tolerance of summer temperature in imported and indigenous honeybee *Apis mellifera* L. races in central Saudi Arabia. *Saudi J. Biol. Sci.* 13: 123–127
- Amundrud, S. L., & Srivastava, D. S. (2020). Thermal tolerances and species interactions determine the elevational distributions of insects. *Global Ecology and Biogeography*, 29(8), 1315-132
- Angilletta MJ. 2009. *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford: Oxford University Press.

- Arellano, et al. 2005. Diversity of dung and carrion beetles in a disturbed Mexican tropical montane cloud forest and on shade coffee plantations. *Biodiversity & Conservation* 14(3), 601-615.
- Baena-Díaz, F., Chévez, E., Ruiz de la Merced, F., & Porter-Bolland, L. (2022). *Apis mellifera* en México: producción de miel, flora melífera y aspectos de polinización. Revisión. *Revista mexicana de ciencias pecuarias*, 13(2), 525-548.
- Bernier P y D. Schoene. 2009. Adapting forests and their management to climate change: an overview. *Unasylva. An international journal of forestry and forest industries*. Vol 60. 231-232
- Brown, M.J.F., Paxton, R.J. The conservation of bees: a global perspective. *Apidologie* 40, 410–416 (2009). <https://doi.org/10.1051/apido/2009019>
- Castillo-Campos, G. 2006. Las selvas. In *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha*, P. Moreno-Casasola (ed.). Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. p. 221-229.
- Castillo, G. y M. E. Medina. 2002. *Árboles y arbustos de la Reserva Natural de La Mancha, Veracruz*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, 144 p.
- Chidawanyika, F., & Terblanche, J. S. (2011). Rapid thermal responses and thermal tolerance in adult codling moth *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Insect Physiology*, 57(1), 108-117.
- Chuda-Mickiewicz B, Prabucki J, Samborski J, Rostecki P. 2009. The response of *Apis mellifera* L. workers to low air temperature. *Annals of Warsaw University of Life Sciences-SGGW. Animal Science* 46:45-50
- Chown, S. L., Chown, S., & Nicolson, S. (2004). *Insect physiological ecology: mechanisms and patterns*. Oxford University Press.
- Cloudsley-Thompson JL. 1953. The significance of fluctuating temperatures on the physiology and ecology of insects. *Entomologist* 86:183-89
- Conrad, K.M., Peters, V.E. & Rehan, S.M. La abundancia de especies de abejas tropicales difiere dentro de un estrecho gradiente de elevación. *Sci Rep* 11, 23368 (2021). <https://doi.org/10.1038/s41598-021-02727-9>

- Cruz, C. P., Luna, P., Guevara, R., Hinojosa-Díaz, I. A., Villalobos, F., & Dáttilo, W. (2022). Climate and human influence shape the interactive role of the honeybee in pollination networks beyond its native distributional range. *Basic and Applied Ecology*, 63, 186-195.
- Colinet, Hervé; Sinclair, Brent J; Vernon, Philippe; and Renault, David, "Insects in fluctuating thermal environments." (2015). *Biology Publications*. 67.
- Cunningham, M. M., Tran, L., McKee, C. G., Polo, R. O., Newman, T., Lansing, L., ... & Guarna, M. M. (2022). Honey bees as biomonitors of environmental contaminants, pathogens, and climate change. *Ecological Indicators*, 134, 108457.
- De Souza, D. A., Bezzera-Laure, M. A. F., Franco, T. M., & Gonçalves, L. S. (2013). Experimental evaluation of the reproductive quality of Africanized queen bees (*Apis mellifera*) on the basis of body weight at emergence. *Genetics and Molecular Research*, 12(4), 5382-5391
- Dáttilo, W.; Cruz, C.P.; Luna, P.; Ratoni, B.; Hinojosa-Díaz, I.A.; Neves, F.S.; Leponce, M.; Villalobos, F.; Guevara, R. The Impact of the Honeybee *Apis mellifera* on the Organization of Pollination Networks Is Positively Related with Its Interactive Role throughout Its Geographic Range. *Diversity* 2022, 14, 917. <https://doi.org/10.3390/d14110917>
- DUTTON, R W; RUTTNER, F; BERKELEY, A; MANLEY, M J D (1981) Observations on the morphology, relationships and ecology of *Apis mellifera* of Oman. *Journal of Apicultural Research* 20: 201- 214..
- Dyer, F. D. & T. D. Seeley. 1987. Interspecific comparisons of endothermy in honey bees (*Apis*): Deviations from the expected size-related patterns. *J. Exp. Biol.* 127: 1–26.
- Espinosa, D., S. Ocegueda, et al. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. En: Conabio. *Capital Natural de México, Volumen I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 2008.

- Fischman, B. J., Pitts-Singer, T. L., & Robinson, G. E. (2017). Nutritional regulation of phenotypic plasticity in a solitary bee (Hymenoptera: Megachilidae). *Environmental entomology*, 46(5), 1070-1079.
- Gaston KJ et al. 2009 Macrophysiology: a conceptual reunification. *Am. Nat.* 174, 595-612. (doi:10.1086/605982).
- Goller F, Esch HE. 1990b. Muscle potentials and temperature acclimation and acclimatization in flight muscles of workers and drones of *Apis mellifera*. *Journal of Thermal Biology* 15:307-312.
- Gutiérrez-Pesquera, L. M., Tejedo, M., Olalla-Tárraga, M. Á., Duarte, H., Nicieza, A., & Solé, M. (2016). Testing the climate variability hypothesis in thermal tolerance limits of tropical and temperate tadpoles. *Journal of Biogeography*, 43(6), 1166-1178
- Hamblin April L., Youngsteadt Elsa, López-Urbe Margarita M. and Frank Steven D. 2017 Physiological thermal limits predict differential responses of bees to urban heat-island effects *Biol. Lett.* 132017012520170125
- Heinrich, B. (1974). Thermoregulation in endothermic insects. *Science*, 185(4153), 747-756.
- Hieinrich, B, 1996. *The Thermal Warriors: Strategies of Insect Survival*. Harvard University Press, Carmbridge, MA.
- Hernández-Medina ME. 2018. Energetic reserves (carbohydrates, lipids and proteins) of bees (*Apis Mellifera* L.) along an urbanization gradient in Pachuca, Hidalgo. M. Science Thesis, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Hochachka, P.W. & Somero, g.N. 2002. *Biochemical Adaptation*. Oxford university Press. Oxford.
- Hodkinson, I. D. (2005). Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological reviews*, 80(3), 489-513.
- Holt, R. D. (1990). Las consecuencias microevolucionales del cambio climático. *Tendencias en Ecología y Evolución*, 5, 311-315.

- Hrncir, M., Maia-Silva, C. (2013) On the diversity of foraging-related traits in stingless bees. In: Vit, P., Pedro, S.R.M., Roubik, D. (eds.) Pot-Honey: A Legacy of Stingless Bees, pp. 201–215. Springer, New York
- Huey, R. B., & Berrigan, D. (2001). Temperature, demography, and ectotherm fitness. *The American Naturalist*, 158(2), 204-210.
- Jones JC, Helliwell P, Beekman M, Maleszka R, Oldroyd BP. 2005. The effects of rearing temperature on developmental stability and learning and memory in the honey bee, *Apis mellifera*. *Journal of Comparative Physiology A* 191:1121-1129.
- (INEGI) Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. 2016. Gaia: Mapa Digital de México V6.1. Fecha de consulta: 6 septiembre 2022.
- Janzen, D. H. (1967). Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101(919), 233-249
- Kovačić, M., Puškadija, Z., Dražić, M.M. et al. Effects of selection and local adaptation on resilience and economic suitability in *Apis mellifera carnica* *Apidologie* 51, 1026-1073 (2020). <https://doi.org/10.1007/s13592-020-00783-0>
- Kingsolver, J. G., Izem, R., & Ragland, G. J. (2004). Plasticity of size and growth in fluctuating thermal environments: comparing reaction norms and performance curves. *Integrative and Comparative Biology*, 44(6), 450-460.
- Maebe, K., De Baets, A., Vandamme, P., Vereecken, N. J., Michez, D., & Smagghe, G. (2021). Impact of intraspecific variation on measurements of thermal tolerance in bumble bees. *Journal of thermal biology*, 99, 103002.
- Maia-Silva C., Hrncir M., Silva C.I., Imperatriz-Fonseca V.L. (2015) Survival strategies of stingless bees (*Melipona subnitida*) in an unpredictable environment, the Brazilian tropical dry forest. *Apidologie* 46, 631–643, <https://doi.org/10.1007/s13592-015-0354-1>
- Maia-Silva, C., da Silva Pereira, J., Freitas, B.M. et al. Don't stay out too long! Thermal tolerance of the stingless bees *Melipona subnitida* decreases with increasing exposure time to elevated temperatures. *Apidologie* 52, 218–229 (2021).

- Maleszka, R. Beyond Royalactin and a master inducer explanation of phenotypic plasticity in honey bees. *Commun Biol* 1, 8 (2018). <https://doi.org/10.1038/s42003-017-0004-4>
- Martin, T. L., & Huey, R. B. (2008). Why “suboptimal” is optimal: Jensen’s inequality and ectotherm thermal preferences. *The American Naturalist*, 171(3), E102-E118.
- McCabe, L. M., Aslan, C. E., & Cobb, N. S. (2022). Decreased bee emergence along an elevation gradient: Implications for climate change revealed by a transplant experiment. *Ecology*, 103(2), e03598.
- Meiri, S. (2011) Bergmann’s Rule - what’s in a name?: Correspondence. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 203–207.
- Molina-Montenegro, M. A., & Naya, D. E. (2012). Latitudinal patterns in phenotypic plasticity and fitness-related traits: assessing the climatic variability hypothesis (CVH) with an invasive plant species.
- Mousseau, T. A. (1997). Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule. *Evolution*, 630-632.
- Nicolson, S.W. (2009) Water homeostasis in bees, with the emphasis on sociality. *J. Exp. Biol.* 212, 429–434
- Obeso, J. R., & Herrera, J. M. (2018). Polinizadores y cambio climático. *Ecosistemas*, 27(2), 52-59. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1371>
- Oyen KJ, Dillon ME. 2018. Critical thermal limits of bumblebees (*Bombus impatiens*) are marked by stereotypical behaviors and are unchanged by acclimation, age or feeding status. *Journal of Experimental Biology*
- Oyen K. J., Giri S., Dillon M. E. (2016) Altitudinal variation in bumble bee (*Bombus*) critical thermal limits. *J. Therm. Biol.* 59, 52-57. 221:jeb165589
- Overgaard J, Kristensen TN, Mitchel KA, Hoffmann AA. 2011. Thermal tolerance of widespread tropical *Drosophila* species: does phenotypic plasticity increase with latitude? *The American Naturalist* 178:S80-S96

- Parker, R., Melathopoulos, A. P., White, R., Pernal, S. F., Guarna, M. M., & Foster, L. J. (2010). Ecological adaptation of diverse honey bee (*Apis mellifera*) populations. *PLoS One*, 5(6), e11096.
- Pereboom, J. J. M., & Biesmeijer, J. C. (2003). Thermal constraints for stingless bee foragers: the importance of body size and coloration. *Oecologia*, 137(1), 42-50.
- Peters, M. K., Peisker, J., Steffan-Dewenter, I., & Hoiss, B. (2016). Morphological traits are linked to the cold performance and distribution of bees along elevational gradients. *Journal of Biogeography*, 43(10), 2040-2049.
- Peterson AT, 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology*, 78:419-433. PMID:14737826. <http://dx.doi.org/10.1086/378926>
- Pinsky ML, Eikeset AM, McCauley DJ, Payne JL, Sunday JM. 2019 Greater vulnerability to warming of marine versus terrestrial ectotherms. *Nature* 569, 108-111. (doi:10.1038/s41586-019-1132-4)
- Ramírez Castelán, E. E. (2018). Depredación de nidos artificiales de aves en el Santuario de Bosque de Niebla en Xalapa-Enríquez, Veracruz (Bachelor's thesis, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla).
- Ramírez Gutierrez, J. (2019). Distribución Altitudinal y Tolerancia Térmica de los Escarabajos Coprófagos en la Orinoquía Colombiana. Villavicencio: Universidad de los Llanos.
- Ramírez-Segura, O., & Jones, J. W. (2016). Insectos polinizadores en ambientes urbanos: perspectivas de su estudio en México. *Entomología mexicana*, 3, 183-190.
- Rabe, M. J., Rosenstock, S. S., & Nielsen, D. I. (2005). Feral Africanized honey bees (*Apis mellifera*) in Sonoran desert habitats of southwestern Arizona. *The Southwestern Naturalist*, 50(3), 307-311.
- RUTTNER, F (1976) Honey bees of the tropics: their variety and characteristics of importance for apiculture. Proceedings of the First International Conference on Apiculture in Tropical climates, London UK. pp. 41-46.

- 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>
- Schneider SS, Hofman GD & Smith DR, 2004. The African honey bee: Factors contributing to a successful biological invasion. *Annual Review of Entomology*, 49:51-376.
- Scheiner, S. M., Barfield, M., & Holt, R. D. (2020). The genetics of phenotypic plasticity. XVII. Response to climate change. *Evolutionary Applications*, 13(2), 388-399.
- Shah, A. A., Woods, H. A., Havird, J. C., Encalada, A. C., Flecker, A. S., Funk, W. C., ... & Ghalambor, C. K. (2021). Temperature dependence of metabolic rate in tropical and temperate aquatic insects: support for the climate variability hypothesis in mayflies but not stoneflies. *Global Change Biology*, 27(2), 297-311.
- Shochat E, Warren PS, Faeth SH, McIntyre NE, Hope D. 2006. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 21:186-191
- Smith, R. D., Higgins, J., Burton, J., & Cobb, N. S. (2015). Bee diversity and abundance along an elevational gradient in Northern Arizona. *The Colorado Plateau VI: Science and management at the landscape scale*, 18, 159-189.
- Sunday, J., Bennett, J. M., Calosi, P., Clusella-Trullas, S., Gravel, S., Hargreaves, A. L., ... & Morales-Castilla, I. (2019). Thermal tolerance patterns across latitude and elevation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1778), 20190036.
- Sunday, J. M., Bates, A. E., & Dulvy, N. K. (2012). Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nature Climate Change*, 2(9), 686-690.
- Sunday JM, Bates AE, Kearney MR, Colwell RK, Dulvy NK, Longino JT, Huey RB. 2014. Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111:5610-5615

- Tan, K., Yang, S., Wang, ZW. et al. Diferencias en la temperatura de forrajeo y cría en las abejas melíferas *Apis cerana* y *A. mellifera*. *Apidologie* 43, 618-623 (2012). <https://doi.org/10.1007/s13592-012-0136-y>
- Tejedo, Miguel; Duarte, Helder; Guiérrez Pesquera, Luis M.; Beltran, Juan Francisco; Katzenberger, Marcos; et al.; El estudio de las tolerancias térmicas para el examen de hipótesis biogeográficas y de la vulnerabilidad de los organismos ante el calentamiento global: ejemplos en anfibios; Universidad de Barcelona; Boletín de la Asociación Herpetológica Española; 23; 2; 12-2012; 2-27
- Vásquez, R.; Ballesteros, H.; Castañeda, S.; Riveros, L.; Ortega, C.; Calvo, N. / Polinización dirigida con abejas *Apis mellifera*: Tecnología para el mejoramiento de la producción de cultivos con potencial exportador. Bogotá: Corpoica. 2011. 88 pp.
- Villegas, P. R., Muñoz, R. C., Muñoz, J., Gallo, G. C. A., & Ponce, R. J. (2011). Tasa de cambio de uso del suelo en el Parque Nacional Pico de Orizaba, Veracruz, México en el periodo 2003–2011. CONANP-INECOL. Xalapa Veracruz, México.
- Vital, M. V. C., Hepburn, R., Radloff, S., & Fuchs, S. (2012). Geographic distribution of Africanized honeybees (*Apis mellifera*) reflects niche characteristics of ancestral African subspecies. *Brazilian Journal of Nature Conservation*, 10(2), 84-190.
- Woyke, J., Wilde, J., & Wilde, M. (2003). Flight activity reaction to temperature changes in *Apis dorsata*, *Apis laboriosa* and *Apis mellifera*. *Journal of Apicultural Science*, 47(2), 73-80.
- Zambra E, Martinet B, Brasero N, Michez D, Rasmont P (2020) Hyperthermic stress resistance of bumblebee males: test case of Belgian species *Apidologie*<https://doi.org/10.1007/s13592-020-00771-4>