

HISTORIA EVOLUTIVA DE LAS ABEJAS MELIFERAS.



Fernando Calatayud Tortosa

Frederick A. Sabaté Arocas

Servicios Técnicos de apiADS

Septiembre de 2026



Origen remoto de las abejas recolectoras de polen y miel.

Se asume que las abejas recolectoras de polen evolucionaron a partir de avispas cazadoras de insectos que progresivamente comenzaron a recoger polen de las plantas angiospermas para cambiar el origen de su dieta proteica. Este debe ser el rasgo diferencial de estas incipientes abejas, puesto que numerosas especies de avispas ya se alimentarían de néctar como fuente de hidratos de carbono energéticos, como también ocurre en la actualidad. La evidencia fósil es escasa, pero se piensa que estas avispas pasaron de depredadoras a vegetarianas aprovechando la aparición de las plantas con flores durante el periodo Cretácico (146-100 millones de años).

Se asume que avispas semejantes a los actuales esfécidos fueron los ancestros de las abejas. Estas avispas, clasificadas en la superfamilia *Apoidea*, la misma en la que todavía están incluidas todas las abejas, son avispas solitarias cazadoras que capturan insectos, a los que paralizan con su aguijón y los llevan a sus nidos para alimentar a sus larvas. La hipótesis evolutiva principal señala que algunas de estas avispas ancestrales cazaban trips y pulgones, presas que solían visitar las flores y podían estar recubiertos de polen. Con el tiempo, las larvas empezaron a consumir el polen adherido a las presas y estas avispas las sustituyeron por el polen como fuente proteica. Este cambio de dieta pudo ocurrir hace 130 ma, coincidiendo con un periodo de expansión de las plantas con flores. Se conservan fósiles en ámbar de avispas similares a las actuales cazadoras de pulgones (familia *Crabronidae*) y también individuos con una morfología intermedia entre avispa y abeja, ambos datados hace 100 ma.

Se puede hablar de una coevolución de las plantas con flores y semillas (fanerógamas angiospermas) y de estas primeras avispas recolectoras de polen que comenzaron a cumplir funciones polinizadoras a cambio de la recompensa alimenticia que las plantas les ofrecían, un verdadero caso de mutualismo entre el reino vegetal y

animal. Uno de los fósiles de abejas más antiguos se ha clasificado como una abeja sin aguijón del género *Cretotrigona* (ámbar de New Jersey, USA) por su parecido extremo con las especies modernas del género *Trigona*, que supuestamente existió hace unos 70 ma.

Los linajes más importantes de abejas, reconocidos como familias a nivel taxonómico, comenzaron a separarse filogenéticamente durante un periodo que abarca desde los 124 hasta los 73 ma. Se asume que durante este tiempo van apareciendo los ancestros representativos de las diferentes familias de abejas de lengua corta (*Halictidae*, *Colletidae*, *Andrenidae* y *Stenotritidae*, *Melittidae*) y las de lengua larga (*Apidae*, *Megachilidae*), entre las que se encuentran las abejas melíferas del género *Apis*. La separación del antiguo continente Gondwana en Sudamérica y África hace unos 100 ma dividió algunos linajes de estas abejas incipientes, quedando excluidas de las regiones euroasiáticas.

Atendiendo al registro fósil, hacia el final del periodo Cretácico, entre los 60 y 40 ma, comienza una expansión de las abejas hacia el hemisferio norte, aprovechando un aumento global de las temperaturas. Se abren vías de difusión hacia América del norte y hacia Europa que continúan durante las épocas siguientes, el Paleoceno y Eoceno. Posteriormente, durante el Oligoceno, prácticamente todas las familias de abejas ya están presentes en el continente euroasiático (40-20 ma).

Aparición de la eusocialidad.



Las abejas melíferas han desarrollado un comportamiento **eusocial avanzado** con división de castas: En la foto una reina rodeada de obreras.

La **eusocialidad** es un hito en la evolución de las abejas, es el nivel más alto de organización social que se da en ciertos animales. Los insectos eusociales suelen cumplir unas características básicas:

- **Cuidado cooperativo de las crías:** Los individuos mayoritarios de la colonia, las obreras, cuidan de las crías que emergen de los huevos que pone una o varias reinas, únicas que asumen la función reproductiva.
- **División del trabajo o politeísmo:** En la colonia existe una casta de individuos reproductores y una casta de obreras que asumen las labores del interior de la colonia, la defensa y el acopio de alimento. Suele haber diferencias morfológicas más o menos marcadas entre las diferentes castas. Las obreras sacrifican su función reproductora en favor de la reina, un tipo de altruismo social.

- **Superposición de generaciones:** Se solapan dos o más generaciones de individuos durante la vigencia de la colonia.

Durante la larga historia evolutiva de los insectos, solo unos pocos grupos han alcanzado un comportamiento social más o menos desarrollado. En el caso de las abejas, a partir de ancestros de vida solitaria que comenzaron a exhibir adaptaciones como construcción de nidos agregados, colaboración entre individuos de la misma generación para el cuidado de las crías y delegación de la función reproductiva en algunos individuos de las primitivas colonias.

Según la filogenia del registro fósil, esta sería la secuencia de aparición de la eusocialidad en insectos:

TERMITAS	230-180 ma.
HORMIGAS	140-65 ma.
AVISPAS Y AVISPONES	140-65 ma.
ABEJAS CON CESTILLO DE POLEN (CORBICULA): (Apini, Euglossini, Bombini, Meliponini)	95-78 ma.
ABEJAS SIN AGUIJON (Meliponini)	61-56 ma.
ABEJAS ALLODAPINAS (Xylocopinae: Allodapini)	60-39 ma.
ABEJORROS (Bombini)	31-21 ma.
ABEJAS DE LAS ORQUIDEAS (Euglossini)	35-21 ma.
ABEJAS MELIFERAS (Apini: extintas)	30-16 ma.
ABEJAS DEL SUDOR (Halictidae)	25-20 ma.

En principio, se asume que las abejas ancestrales tendrían un comportamiento de tipo **solitario**, es decir, cada hembra atendería su nido, alimentando a su prole sin interactuar con ella ni con otras hembras de su especie. Es el caso de las familias actuales *Melittidae* y *Stenotritidae*, en la que todas las especies son solitarias.



Izquierda: Abeja **solitaria** perteneciente al género *Anthidium* sp. (Familia *Megachilidae*), también conocidas como abejas cardadoras. Derecha: Abeja **solitaria** perteneciente al género *Rhodanthidium* sp. (Familia *Megachilidae*), también conocida como abeja roja.

Este comportamiento solitario original ha coexistido en el tiempo con distintos grados de relación social. Cuando las hembras nidifican por sí solas, pero interactúan con las larvas en desarrollo y pueden coexistir con sus descendientes adultos se habla de comportamiento **subsocia**l. Si las hembras de la misma generación comparten la entrada del nido o nidifican de forma agregada, pero mantienen la individualidad de sus celdas de cría se considera un comportamiento **comunal**, en algunos casos **gregario**, cuando hay una densidad de nidos más elevada. Casi todas las especies pertenecientes a la familia *Megachilidae* son solitarias, excepto algunos casos con rasgos comunales. En las familias *Andrenidae*, *Anthophoridae* y *Colletidae* hay especies estrictamente solitarias, pero también hay casos de comportamiento comunal y gregario.



Abeja perteneciente al género *Xylocopa* sp. (Familia *Apidae*), también conocida como abeja carpintera. Tienen un comportamiento **solitario**, aunque es muy frecuente que construyan nidos agrupados que corresponden a un nivel **gregario**.

Podemos subir en la escala si todas las hembras cooperan en la construcción de los nidos, en el aprovisionamiento de las crías y todas son reproductivas, entonces se puede hablar de comportamiento **quasi-social**.

El nivel **eusocial** se alcanza cuando muchas hembras cooperan en el nido, presentan una clara división de las labores y las hijas comienzan a asistir a una hembra madre que asume la función reproductiva. En este caso ya se puede hablar de verdaderas colonias de comportamiento social. Si las colonias son pequeñas, de vida corta y no hay mucha diferencia morfológica entre los individuos reproductivos y no reproductivos, estamos ante un comportamiento **eusocial primitivo**. En el caso de la familia *Halictidae* existe una amplia diversidad de comportamientos, desde especies solitarias, pasando por casos comunales hasta llegar a especies con eusocialidad primitiva. Si las colonias llegan a ser populosas, de vida larga y con una estructura de castas con una morfología diferente entre la hembra

reproductiva y el resto de las hembras, llegamos por fin al comportamiento **eusocial avanzado**.



Los abejorros, del género *Bombus* sp. (Familia *Apidae*) tienen un comportamiento **eusocial primitivo**. Forman colonias con menos individuos y no son permanentes, solo la reina sobrevive al invierno en diapausa, a diferencia de las colonias de abejas melíferas.

La **eusocialidad obligada** se refiere a un estado evolutivo en el que las castas se fijan de forma irreversible y temprana en el desarrollo, impidiendo que los individuos no reproductores tengan la opción de dispersarse y fundar sus propias colonias. Este es el caso de las abejas melíferas (Tribu *Apini*, con un solo género, *Apis*), de las abejas sin aguijón (Tribu Meliponini, abejas meliponas), de las termitas, hormigas y algunas avispas.

Aparición del género *Apis*.



Las abejas melíferas de las especies *A. mellifera* y *A. cerana* exhiben un comportamiento **eusocial avanzado**, anidan en lugares protegidos y construyen varios panales.

Los fósiles más antiguos de las abejas precursoras del género *Apis* se han descubierto en Europa, Norteamérica y Asia, con una edad de entre 10 y 25 ma. Estos miembros ancestrales del género *Apis*, parecidos a la especie actual *Apis dorsata*, se extinguieron en amplias zonas debido a efectos climáticos, sobre todo las glaciaciones. Aunque todavía no se ha estimado con certeza, una hipótesis plausible sería que algunos ancestros supervivientes de este género de abejas evolucionaron en zonas tropicales de Asia de clima más benigno dando lugar a las cuatro especies de abejas más representativas, *A. dorsata*, *A. florea*, *A. cerana* y *A. mellifera*. Estas especies comparten morfología y biología, tienen un comportamiento social muy avanzado y realizan danzas para comunicar la fuente de alimento. Pero las especies *dorsata*/*florea* forman colonias al exterior y construyen un solo panal, mientras que las

especies cerana/mellifera anidan en el interior de cavidades y construyen más de un panal. Se estima que cerana/mellifera aparecieron hace aproximadamente 6-7 ma y podrían haberse separado genéticamente al final de la era Terciaria, hace 2-3 ma, quedando posteriormente aisladas geográficamente durante las glaciaciones del Pleistoceno (1ma – 25000a). Regiones desérticas y semidesérticas mantuvieron aisladas a cerana/mellifera durante los periodos cálidos entre glaciaciones.

Clasificación sistemática del género *Apis*.

La superfamilia ***Apoidea*** engloba a las siguientes familias de himenópteros apócritos (cintura estrecha que separa los dos primeros segmentos del abdomen):

Avispas (*Spheciformes*): *Crabronidae*, *Sphecidae*, *Ampulicidae*, *Heterogynaidae*. Son avispas depredadoras que cazan insectos para alimentar a sus crías.

Abejas (*Antophila*): *Andrenidae*, *Anthophoridae*, ***Apidae***, *Colletidae*, *Halictidae*, *Megachilidae*, *Melittidae*, *Stenotritidae*. Son abejas verdaderas que se alimentan estrictamente de néctar y polen. Hay una gran variedad de comportamiento social, desde los hábitos estrictamente solitarios de la familia *Melittidae* hasta la eusocialidad avanzada de las abejas melíferas del género *Apis*.

La familia ***Apidae*** agrupa a las abejas con un grado más alto de eusocialidad, aunque también incluye especies solitarias. Se divide en tres subfamilias:

- ***Apinae***: Es la más diversa e incluye a las abejas melíferas (***Apis***), abejorros (*Bombus*), abejas sin aguijón (Meliponas), abejas de las orquídeas y abejas excavadoras (*Anthophorini*).
- ***Nomadinae***: Son abejas parásitas. A menudo se les llama "abejas cuco" porque no construyen sus propios nidos ni recolectan polen. Depositán sus huevos en los nidos de otras especies de abejas para que estas críen a sus larvas.

- *Xylocopinae*: Conocidas como abejas carpinteras. Presentan desde hábitos solitarios hasta comportamientos comunales o subsociales, anidando principalmente en madera muerta o tallos secos.

En resumen, la clasificación del género *Apis* sería:

ORDEN: *Hymenoptera*

SUBORDEN: *Apocrita*

SUPERFAMILIA: *Apoidea*

FAMILIA: *Apidae*

SUBFAMILIA: *Apinae*

GENERO: *Apis*

Difusión y diversificación de la especie *Apis mellifera*.

A pesar de la carencia de fósiles de esta época, se estima que la especie *A. mellifera* se diferenció de sus ancestros durante el Plioceno, hace unos 6-9 ma. La hipótesis más aceptada es que esta especie surgió en Asia, donde hoy en día habitan diversas especies del género. Otro argumento a favor de esta hipótesis es que existen en la actualidad subespecies nativas de *A. mellifera* en Kazajistán, Mongolia, sur de Rusia y China. Algunos estudios filogenéticos que agrupan resultados de técnicas moleculares muestran que la subespecie actual *A. m. syriaca* podría estar en la raíz del árbol filogenético, lo cual es congruente con una expansión desde Asia hasta el Oriente Medio y desde aquí hacia Europa y África.

Las diferentes subespecies comenzarían a conformarse durante la última época glacial, hace 0,7- 1,3 ma. Al ritmo de los periodos cálidos interglaciares, las abejas de esta especie fueron avanzando hacia el oeste y al finalizar el último periodo glacial, hace unos 14000 años, ya estarían conformadas gran parte de las subespecies, englobadas en 5 grupos según su deriva geográfica y actualmente avalados por estudios

genéticos y morfométricos: Grupo A, que incluye subespecies africanas; grupo M, que incluye subespecies del oeste y norte de Europa; grupo C, con subespecies del este de Europa; grupo O, con subespecies de Turquía y Oriente Medio; grupo Y restringida a Oriente Medio. Hay varias hipótesis para explicar la deriva geográfica de estos grupos y la que actualmente está más avalada es la que plantea una difusión ancestral de la especie *A. mellifera* desde un punto central que sería Oriente Medio o norte de África.

Recientes estudios filogenéticos confirman el origen geográfico de *A. mellifera* en Oriente Medio y África, con una población ancestral próxima a los actuales linajes A y Y, que se habría separado de *Apis cerana*. Regiones de Africa cercanas a Oriente Medio habrían actuado como refugios desde donde la especie *A. mellifera* migró hacia Europa dando lugar a los linajes O, C y M. Por tanto, los argumentos a favor de un origen africano de los actuales linajes de Oriente Medio y Europa son cada vez más concluyentes. La difusión podría haber seguido tres vías: Una directamente hacia el sur dando lugar a las diversas subespecies africanas (Linajes A); otra hacia el norte y este, vía Turquía, región Balcánica y Grecia, dando lugar a los linajes O y C; una tercera bordeando el norte de África hasta atravesar el estrecho de Gibraltar y expandirse por la península ibérica y el norte de Europa (Linaje M).

Subespecies pertenecientes a *A. mellifera*.

Durante su difusión hacia Europa y Africa, la especie *A. mellifera* ha dado lugar a variantes geográficas y/o climáticas. Para discriminar y caracterizar las distintas subespecies se usaron en primer lugar técnicas morfométricas basadas en el cuerpo o en la venación de las alas de las abejas. Posteriormente, se han sumado las técnicas de análisis molecular basadas principalmente en el ADN mitocondrial y en el ADN nuclear, que han permitido validar y ampliar los grupos o linajes. Al linaje A se le ha sumado un sublinaje Z, se ha descrito un nuevo linaje Y, manteniéndose los linajes M, C y O ya descritos. Hasta el momento, se han propuesto 33 subespecies de *A. mellifera*, 11 que habitan el

continente africano, 9 distribuidas por Oriente Medio y Asia y 13 en territorio europeo:

Subespecie	Zona geográfica	Linaje
ÁFRICA:		
<i>Apis mellifera lamarckii</i>	Egipto, Sudán	O
<i>Apis mellifera litorea</i>	Kenia	A
<i>Apis mellifera adansonii</i>	Nigeria, Uganda, Tanzania, Senegal, Sudán,...	A
<i>Apis mellifera scutellata</i>	Kenia, Tanzania, Uganda, Sudáfrica, Somalia.	A
<i>Apis mellifera monticola</i>	Kenia y Tanzania.	A
<i>Apis mellifera capensis</i>	Sudáfrica	A
<i>Apis mellifera unicolor</i>	Madagascar	A
<i>Apis mellifera simensis</i>	Etiopía	A
<i>Apis mellifera sahariensis</i>	Marruecos, Argelia, Túnez, Libia y Mauritania.	A
<i>Apis mellifera intermissa</i>	Marruecos, Libia y Túnez.	A
<i>Apis mellifera jemenitica</i>	Arabia Saudí, Chad, Somalia, Yemen, ...	Y
ORIENTE MEDIO Y ASIA:		
<i>Apis mellifera ruttneri</i>	Malta	A
<i>Apis mellifera syriaca</i>	Siria, Israel, Líbano, Palestine, Jordania.	A (Z)
<i>Apis mellifera mellifera</i>	Francia, Reino Unido, Suiza, Rusia, Polonia, Dinamarca, Noruega,...	M
<i>Apis mellifera pomonella</i>	Kazajistán, Kirguistán.	O
<i>Apis mellifera sinisxinyuan</i>	China.	M
<i>Apis mellifera meda</i>	Iran, Irak, Siria, Turquía.	A (Z)
<i>Apis mellifera caucasia</i>	Rusia, Turquía, Georgia.	C
<i>Apis mellifera remipes</i>	Armenia, Rusia, Irán, Georgia.	O
<i>Apis mellifera anatoliaca</i>	Irán, Armenia, Siria, Turquía.	A (Z)
EUROPA:		
<i>Apis mellifera iberiensis</i>	España, Portugal.	M
<i>Apis mellifera macedonica</i>	Bulgaria, Grecia, Macedonia, Ucrania.	C
<i>Apis mellifera ligustica</i>	Italia	C
<i>Apis mellifera carnica</i>	Eslovenia, Bulgaria, Polonia, Austria, Croacia, Bosnia, Serbia, Hungría, Rumania.	C
<i>Apis mellifera carpathica</i>	Bulgaria, Ucrania, Rumania, Moldavia.	C

<i>Apis mellifera rodopica</i>	Bulgaria	C
<i>Apis mellifera cecropia</i>	Grecia	C
<i>Apis mellifera siciliana</i>	Italia (Sicilia)	C
<i>Apis mellifera adami</i>	Grecia (Creta)	C
<i>Apis mellifera cypria</i>	Chipre	C
<i>Apis mellifera artemisia</i>	Rusia, Ucrania	C-O
<i>Apis mellifera sossimai</i>	Ucrania, Rusia, Crimea	C-O
<i>Apis mellifera taurica</i>	Ucrania, Rusia, Crimea	C-O

Fuente: Ilyasov et al., 2020: Revisión de la estructura de subespecies de la abeja melífera occidental *Apis mellifera*. *Arabian Journal of Biological Science*, 27: 3615–3621.

La entrada de abejas de estirpes africanas por el estrecho de Gibraltar es compatible con la hipótesis de difusión comentada en el apartado anterior. Las abejas de la península ibérica, sobre todo las del sur, conservan rasgos del linaje africano por el eventual contacto con *A.m. intermissa* y *A.m. sahariensis*. Por tanto, la subespecie *A.m. iberiensis*, a pesar de haberse encuadrado en el linaje M, también posee rasgos del linaje A. Hace unos 20000 años, durante el último máximo glacial, la distancia del Estrecho de Gibraltar se redujo considerablemente por la bajada del nivel del mar, lo que presuntamente facilitó el paso de enjambres de abejas africanas. Posteriormente, estas abejas de la península ibérica atravesarían los Pirineos por los extremos de relieve más suave, difundiéndose por el norte de Europa, sobre todo al finalizar la última era glacial.

Otra ruta de migración desde el norte de África, a través de Oriente Medio hacia Europa, pudo atravesar Turquía o el Cáucaso. La relación entre los linajes O y C justifican esta hipótesis: Las abejas del linaje O están presentes en Oriente Medio y Cáucaso, mientras que las del linaje C son nativas del sur de Europa. Las comparaciones morfométricas entre estas subespecies favorecen la vía de difusión a través de Turquía.

Bibliografía consultada.

Almeida, E.A.B., Bossert S., Danforth B.N., Porto, D.S., Freitas F.V., Davis C.C., Murray E.A., Blaimer B.B., Spasojevic T., Ströher P.R., Orr M.C., Packer L., Brady S.G., Kuhlmann M., Branstetter M.G., Pie M.R., 2023. The evolutionary history of bees in time and space. *Current Biology* 33, 3409–3422. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.07.005>.

Borst P.L., 2015. The Origin and Distribution of Honey Bees. American Bee Journal, May 2015: 565-568.

Cardinal S., Danforth B.N., 2011. The Antiquity and Evolutionary History of Social Behavior in Bees. PLoS ONE 6(6): e21086. doi:10.1371/ journal.pone.0021086.

Carr S.M., 2023. Evolutionary origins of honey bees. Bee Craft, December 2023.

Chen, C., Parejo, M., Momeni, J., Langa, J., Nielsen, R.O., Shi, W. SMARTBEES WP3 DIVERSITY CONTRIBUTORS, Vingborg, R., Kryger, P., Bouga, M., Estonba A., Meixner M., 2022. Population Structure and Diversity in European Honey Bees (*Apis mellifera* L.)—An Empirical Comparison of Pool and Individual Whole-Genome Sequencing. Genes, 2022, 13, 182. <https://doi.org/10.3390/genes13020182>.

Cridland J. M., Tsutsui N.D., Ramírez S., 2017. The Complex Demographic History and Evolutionary Origin of the Western Honey Bee, *Apis Mellifera*. Genome Biol. Evol. 9(2):457–472. doi:10.1093/gbe/evx009.

Da Silva J., 2021. Life History and the Transitions to Eusociality in the Hymenoptera. Front. Ecol. Evol. 9:727124. doi: 10.3389/fevo.2021.727124.

De la Rúa P., Jaffe R., Dall’Olio R., Muñoz I., Serrano J., 2009. Biodiversity, conservation and current threats to European honeybees. Apidologie 40 (2009) 263–284. <https://link.springer.com/article/10.1051/apido/2009027>

Engel M., 1999. The Taxonomy of Recent and Fossil Honey Bees (Hymenoptera: Apidae; Apis). J. Hym. Res., Vol 8(2): 165-196.

Franck P., Garnery L., Solignac M., Cornuet J.M., 2000. Molecular confirmation of a fourth lineage in honeybees from the Near East. Apidologie, 31 (2), pp.167-180. 10.1051/apido:2000114.

Han F., Wallberg A., Webster M.T., From where did the Western honeybee (*Apis mellifera*) originate?. Ecology and Evolution 2012; 2(8): 1949–1957. doi: 10.1002/ece3.312.

Ilyasov R.A., Lee M., Takahashi J., Kwon H.W., Nikolenko A.G., 2020. A revision of subspecies structure of western honey bee *Apis mellifera*. Saudi Journal of Biological Sciences 27 (2020) 3615–3621. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.08.001> .

Ji Y., 2021. The geographical origin, refugia, and diversification of honey bees (*Apis* spp.) based on biogeography and niche modeling. Apidologie (2021) 52:367–377. <https://link.springer.com/article/10.1007/s13592-020-00826-6>.

Martinez-Delclós A. Nel. X., Arillo A., Peñalver E., 1999. A review of the Eurasian fossil species of the bee *Apis*. Palaeontology, Vol. 42, Part 2, 1999, pp. 243–285.

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, DOI: 10.3896/IBRA.1.52.4.05.

Tihelka E., Cai C., Pisani D., Donoghue P.C.J., 2020. Mitochondrial genomes illuminate the evolutionary history of the Western honey bee (*Apis mellifera*). Scientific Reports | (2020) 10:14515 | <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71393-0>.